



## EFFECTO DE LAS EPIFITAS EN LA DIVERSIDAD Y LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS (INSECTA: COLEOPTERA) DEL DOSEL DE ÁRBOLES TROPICALES

**Héctor Barrios**

<sup>1</sup>Universidad de Panamá, Programa de Maestría en Entomología, Panamá. <sup>2</sup>McGill University.

E-mail: hbarrios@ancon.up.ac.pa, tel/fax(507) 264-5431; cel. ph. 6613-5765.

### RESUMEN

Las epífitas de la copa de un árbol presentan una influencia potencial de en la composición de la fauna de escarabajos la cual fue estudiada durante un año en Panamá. Las técnicas de colecta para la captura de los escarabajos fue de varios tipos de trampas para insectos en 25 copas de árboles de *Annona glabra*. Los árboles del estudio fueron asignados a tres diferentes categorías según su carga de epífitas (grandes, medianas o pequeñas) y a un grupo de control, libre de epífitas. Se colectaron 7,681 individuos de 352 morfospecies ubicadas en 44 familias. Los Curculionidae fueron la familia más numerosa y más rica en especies. En gran medida la especie más abundante fue un pequeño escarabajo (Curculionidae: Scolytinae) que contribuyó con 16% de todos los individuos colectados en el estudio. La proporción de especie raras fue relativamente baja (las únicas 10%, las dobles 30%). La riqueza y la abundancia de las especies y no se diferenciaron perceptiblemente entre las cuatro categorías del árbol en estudio, no presentaron una correlación con la biomasa de epífitas. Se detectaron diferencias en la composición de especies entre las categorías con los índices de Morisita-Horn que oscilaron entre 0.49 a 0.82 además del análisis estadístico ANOVAR realizado. Las especies únicas contabilizaron generalmente la mitad de todas las especies (45-58%). Una de las razones principales de estas diferencias fue la duración del estudio (13 meses). Se concluye que las epífitas no ejercen una influencia ecológicamente significativa en la fauna de los escarabajos en la copas del árbol investigado.

## **PALABRAS CLAVES**

Escarabajos, Coleoptera, BCI, epífitas, diversidad, estructura trófica.

## **ABSTRACT**

The potential influence of a tree crown's epiphyte assemblage on its beetle fauna was studied for a year in Panama. Beetles were collected with various types of insect traps in 25 tree crowns of *Annona glabra*. The studied trees were assigned to three different categories according to their epiphyte load (small, medium and large), and to an epiphyte-free control group. We collected 7,681 specimens of 352 morphospecies and 44 families. The most abundant and species-rich family were the Curculionidae. By far the most abundant species was a small bark beetle (Curculionidae: Scolytinae) which alone contributed 16% of all individuals. The proportion of rare species was relatively low (10% singletons, 30% doubletons). Species richness and abundance did not differ significantly between the four tree categories, nor did they correlate with epiphyte biomass. We could not detect differences in species composition between categories by Morisita-Horn indices (0.49-0.82) and two-dimensional scaling analyses. Frequently, singletons accounted for approximately half of all species (45-58%), here we observed only 10% of singletons. One of the main reasons for these differences is the duration of our study (13 months). It is concluded that epiphytes do not exert an ecologically significant influence on the beetle fauna in the investigated tree crowns.

## **KEYWORDS**

Beetle, Coleoptera, BCI, epiphytes, diversity, trophic structure.

## **INTRODUCCIÓN**

Muchas especies de escarabajos, en todos los estratos del bosque, son estrictamente especialistas de estos hábitats (Basset, 2001; Barrios, 2003). Las epífitas contribuyen substancialmente a la biomasa verde en el dosel de árboles tropicales, acercándose o aún excediendo a la biomasa de follaje del árbol hospedero (Benzing, 1990). El helecho epifítico *Asplenium nidus*, contribuye casi con una tonelada de masa seca por hectárea al dosel del valle de Danum, en Australia (Ellwood, 2002). Las epífitas contribuyen también con una fuente de hojas nuevas más o menos de forma continua a través del año (Schmidt & Zotz, 2000; Zotz, 1998). Publicaciones recientes sobre la comunidad animal y la herbivoría asociada a las epífitas del dosel indican que la presencia de epífitas influencia positivamente la abundancia y la diversidad de escarabajos en el dosel (Winkler *et al.*, 2005).

También contribuyen de forma significativa con una biomasa verde, las epífitas son también capaces de aportar una gran cantidad de materia orgánica muerta (suelo suspendido) entre sus hojas y bases de la hoja (Rodgers & Kitching, 1998; Benzing, 2000). Los escarabajos Saprófagos pueden por lo tanto beneficiarse de este aumento en biomasa de la hojarasca. Las epífitas también aumentan la complejidad estructural del hábitat del dosel, que podría desempeñar un papel importante en la determinación de la diversidad y abundancia de artrópodos (Lawton, 1986; Pianka, 1967; Ribeiro, 2003). Ellwood y Foster (2004) han demostrado que hay casi tanta biomasa de invertebrados en un solo espécimen de helecho como en el resto del dosel de ese árbol en la cual está creciendo. Así, la presencia de epífitas debe tener un impacto en las actividades de escarabajos durante la estación seca.

Otros estudios similares llevados a cabo con anterioridad Stuntz *et al.* (2002a, 2003) mostraron que los escarabajos contabilizaron el 10% de las especies de artrópodos, y no hubo casi traslape de especies entre las tres especies de epífitas estudiadas. Esto conllevó a proponer la hipótesis que dice que las comunidades de artrópodos en la copa de árboles con una estructura más compleja deben presentar una mayor diversidad de especies y que esto se debe reflejar en la estructura de la comunidad en especial de las especies raras. Las epífitas representan un sistema interesante para estudiar factores que afectan la diversidad de los escarabajos. En este estudio se examinan las copas enteras de los árboles para entender cómo el aumento en la complejidad de la arquitectura de la copa de los árboles provocada por la presencia de epífitas influencia en la diversidad y estructura de la comunidad de escarabajos en el dosel. Nuestras hipótesis específicas son: a) árboles con una carga más baja de epífitas albergará una fauna menos diversa y depauperada de escarabajos comparada con los árboles con una carga alta de epífitas; b) la dominancia de especies raras en la comunidad del dosel de escarabajos será afectada por la longitud del período de muestreo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

*Sitio del estudio:* El estudio fue conducido en el Monumento Nacional de Barro Colorado (MNBC, 9°10' N, 79°51' W) en Panamá.

Descripciones detalladas del clima, de la vegetación y de la ecología se pueden encontrar en Croat (1978), Leigh *et al.* (1982).

*Árboles y epífitas del estudio:* La especie de árbol elegida como hospedero de las epífitas fue *Annona glabra* L. Este árbol es dominado a menudo por una sola especie de epífita (Zotz *et al.*, 1999), permitiendo elegir así categorías del árbol hospedero con complejos diferentes de epífitas. A pesar de su altura algo pequeña (altura promedio de los árboles en el estudio  $4.9 \text{ m} \pm 0.9 \text{ SD}$ ,  $n = 25$ ), las condiciones climáticas en la copa del árbol son algo similares al dosel superior del bosque (Zotz *et al.*, 1999) debido a su exposición al sol y al viento a lo largo de la orilla del lago Gatún. Se definieron cuatro categorías distintas del árbol hospedero con una carga cada vez mayor del tamaño de la epífita: 1) árboles sin epífitas como grupo de control, 2) árboles con la orquídea *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Höhne, considerado como el de menor tamaño, 3) árboles dominados por la bromelia *Tillandsia fasciculata* var. *fasciculata* Sw de tamaño intermedio y 4) árboles con la bromelia *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal considerado el de mayor tamaño. De cada una de estas categorías, se seleccionaron siete árboles (excepto *Tillandsia*) distribuidos en siete sitios en MNBC. Sin embargo, los árboles hospederos de *Tillandsia* fueron encontrados solamente en la proximidad de cuatro de los siete sitios de estudios. Estos cuatro árboles fueron muestreados solamente cuando se esperaba que la abundancia de artrópodos fuera alta, ejemplo: inicio de la temporada de lluvias. Una descripción más detallada de las epífitas y el protocolo del muestreo se pueden encontrar en Stuntz *et al.* (1999, 2002a, 2002b).

*Colecta y procesamiento de los escarabajos:* Los escarabajos fueron colectados con tres tipos de trampas: trampas de interceptación del vuelo, trampas de rama y trampas de color amarillo, que fueron colocadas en las copas de los árboles por un año entero, con excepción de las trampas en los árboles con *Tillandsia* las cuales fueron removidas durante la segunda mitad de la estación lluviosa, es decir de julio a noviembre de 1998. Una solución de sulfato de cobre al 1% se utilizó como líquido preservante. Las trampas fueron servidas una vez cada dos semanas y los insectos transferidos a etanol al 70%. Todas las trampas se ilustran y se describen en Stuntz *et al.* (1999). Los

escarabajos fueron contados y separados del resto de la colecta con la ayuda de asistentes entrenados. El material fue revisado por el autor el cual identificó algunas especies a género y a nivel de especie. Si los especímenes estudiados no se pudieron identificar a nivel de especie se les asignó un código y fueron consideradas como morfoespecies basados en morfología externa, siguiendo la metodología usada por Oliver and Beattie, (1996).

*Biomasa de las epífitas y fenología del árbol:* Se estimó la biomasa de las epífitas en el árbol hospedero midiendo la longitud máxima de la hoja de cada bromelia en este árbol o, la longitud del último vástago de cada orquídea respectivamente. Estos parámetros están firmemente correlacionados al peso seco de la planta (Schmidt & Zotz, 2001).

*Análisis de las muestras:* Las variables dependientes consideradas para el ANOVA fueron: el número total de familias, especie y de individuos muestreados en cada árbol. Estas variables fueron obtenidas agregando los datos de los 27 muestreos. Para caracterizar los árboles hospederos, también analizó el área total de las hojas de cada árbol, el área total de las hojas de las epífitas por árbol y el peso seco de las epífitas. Las variables independientes fueron las cuatro categorías de las epífitas definidas anteriormente. La colecta de insectos se realizó durante 1998-99 (13 meses de muestreo con dos muestras cada mes). Para reducir el número de variables dependientes analizamos los datos con una muestra por mes en vez de dos utilizando el análisis de varianza con medidas repetitivas (ANOVAR). El ANOVAR fue ejecutado tomando en consideración cualquiera de las tres categorías de cargas de las epífitas: control, *Dimerandra* y *Vriesea* y 10 episodios de muestreo para cuatro categorías de cargas de las epífitas, incluyendo también *Tillandsia* con 13 períodos de muestreo. En este análisis, las variables dependientes fueron el número de especie o individuos presentes en cada árbol y en cada episodio del muestreo.

El ANOVAR fue realizado como una medida para la diversidad alfa ( $\alpha$ ) se utilizó la riqueza de especies que fueron encontradas en una unidad de muestreo (dos semanas de colecta con 3 tipos de trampas). Para el análisis de escala multidimensional usamos una matriz de valores 1-Sørensen como una medida de disimilitud entre las comunidades de escarabajos de sus respectivos árboles hospederos

(Southwood, 1978). Con el programa Estimates se calculó el índice del Morisita-Horn como medida de la diversidad ( $\beta$ ) (Magurran, 1988). Dos conjuntos de datos fueron utilizados para las comparaciones entre categorías, ya que las trampas en los árboles de *Tillandsia* fueron retirados durante la segunda mitad de la estación de lluviosa. Cuando el período de muestreo entero de 13 meses era incluido, se comparó solamente las categorías 1, 2 y 4, cuando las cuatro categorías fueron consideradas, se analizaron datos de ocho meses con las trampas activas en todos los árboles.

## RESULTADOS

*Composición general de la fauna de escarabajos:* Se colectó 7,681 especímenes de escarabajos distribuidos en 352 especies y 44 familias. En promedio, se colectó 720 individuos cada dos semanas (rango 337-1156). La producción media anual por árbol fue de 330 especímenes de escarabajos pertenecientes a 72 especies (valores promedios,  $n=21$ ). El 10% de las especies estuvieron representadas por un solo individuo (*singletons*) mientras casi un tercio (30%) presentaron dos individuos (*doubletons*), donde la mayoría de estas últimas, el 81%, fueron muestreadas en pares en una sola ocasión. Varias especies de escarabajos se presentaron de forma muy abundante en los árboles muestreados y distribuidas uniformemente. Se encontraron especies muy abundantes, y dentro de este grupo, solamente un quinto de las especies fueran encontradas en cada una de las cuatro categorías, las cuales representaron a la gran mayoría de los especímenes (82%). Las 20 especies más abundantes (con 50 individuos o más) fueron colectadas en los árboles estudiados de todas las categorías. Noventa y cuatro especies (27% de todas las especies) estuvieron representadas por diez individuos o más, alcanzando un total de 89% de todos los especímenes. Las cinco especies más abundantes se ubicaron en la subfamilia Scolytinae, las familias Staphylinidae, Anthicidae, Alleculidae y Buprestidae contribuyendo con el 44% del número total de individuos. Un pequeño escarabajo de la sub familia Scolytinae fue en gran medida la especie más abundante con 1,258 individuos. Las familias más diversas fueron: Curculionidae (45 especies, sin los Scolytinae), Chrysomelidae (31) y Cerambycidae (29). Los taxa más abundantes fueron: Scolytinae (1,298), seguido por Staphylinidae (1,116) y Anthicidae (1,073).

*Composición Faunística de árboles con diversa carga de epífitas (diversidad alfa):* La carga de epífitas de los árboles en estudio varió considerablemente: la biomasa total de las epífitas fue perceptiblemente diferente entre las categorías y osciló entre 90 y 3,900 g. de peso seco (Stuntz *et al.*, 2003). El número total de individuos y de especies de escarabajos en los árboles del estudio no se diferenció de forma perceptible a través de las categorías de árboles (ANOVA,  $p > 0.1$ ). Éste también fue el caso al analizar las familias de escarabajos por separado. También se examinó si la composición faunística estaba correlacionada con la biomasa de las epífitas, independientemente de la asignación de la categoría, pero éste no fue el caso. Ni la riqueza ni la abundancia de las especies de escarabajos estuvo correlacionada con la cantidad de epífitas en un árbol (ANOVAR,  $p > 0.1$ ). De hecho, el número más elevado de especies y/o morfoespecie por árbol (75) fue encontrado en un árbol con la biomasa más baja de epífitas.

*Diversidad beta:* Para determinar si la composición faunística de escarabajos en las cuatro categorías de árboles con su respectivas epífita se diferenció en su composición de especies y/o morfoespecies, se efectuaron cálculos del índice de Morisita-Horn para las comunidades de escarabajos de las cuatro categorías como medida de semejanza faunística. Los valores ocuparon un rango entre 0.49 a 0.82 a través de las categorías. La semejanza más grande ocurrió entre los árboles de *Tillandsia* y los árboles con *Vriesea* (Morisita-Horn =0.82), y la semejanza más baja entre los árboles de control y los árboles con *Tillandsia* (Morisita-Horn =0.49). El índice de Morisita-Horn oscila entre 0 y 1, baja similaridad y alta similaridad respectivamente. También se hizo un análisis de escala de dos dimensiones basado en las desemejanzas (1-Sorensen) entre todos los árboles del estudio, pero no hubo agrupamiento de las categorías de los árboles.

Los escarabajos fitófagos deben estar más ligados a su árbol hospedero y a sus epífitas que otros grupos tróficos que no dependen de la biomasa verde para la nutrición. Por lo tanto se llevaron a cabo análisis de 1-Sorensen en dos escalas restringidos a la composición de los escarabajos herbívoros. Los resultados no se diferenciaron del resultado del análisis cuando se tomó en cuenta la fauna entera de los

escarabajos. Con este análisis no se evidenció ninguna asociación obvia correspondiente a las categorías de los árboles en estudio.

Casi la mitad de todas las especies ocurre en solamente una de las cuatro categorías, y la proporción de individuos únicos llegó a ser del 10% (Cuadro 1). En el cuadro 2 se aprecia la distribución de las especies y de individuos a través de las cuatro categorías.

## **DISCUSIÓN**

*Semejanza faunística entre árboles:* Contrario a la hipótesis planteada en este trabajo la fauna de escarabajos de las 25 copas de árboles fue similar sin el efecto obvio de la flora de las epífitas que las acompañaban. Ni la presencia de epífitas ni su abundancia relativa o biomasa llevó a cualquier diferencia faunística significativa. La composición de los escarabajos fue similar con respecto a las medidas de diversidad alfa ( $\alpha$ ), diversidad beta ( $\beta$ ) y de composición de grupos tróficos, a excepción de los escarabajos herbívoros (Fig. 2). Así mismo no respondieron con un aumento de la riqueza de las especies o de la abundancia al aumentar la biomasa de las epífitas (Cuadro 2). Estas semejanzas faunísticas también han sido reportadas por Wittman (2000) en estudios con especie de bromelias en Perú. La autora, encontró que ni los Coleoptera ni los insectos en general aumentaron la abundancia cuando el número de hojas de las bromelias aumentó.

En otros estudios sobre la composición de especies de insectos tropicales ya sea en el sotobosque (Didham *et al.*, 1998a; Novotny & Basset, 2000) como en el dosel (Horstmann *et al.*, 1999), se han reportado una proporción considerable de especies con uno o dos individuos durante el período de muestreo. De lo reportado, el promedio de las especies únicas componen aproximadamente la mitad de todas las especies 58% (Morse *et al.*, 1988), 48% (Allison *et al.*, 1997), 45% (Novotny, 1993), 45% (Didham *et al.*, 1998a). En este trabajo se observó solo 10% de especies únicas (Cuadro 1) lo cual contrasta con los trabajos anteriores.

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

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

Cuadro 2. Comparación de las cuatro categorías del árbol con epífitas. Los datos faunísticos son de ocho meses de colecta en 28 árboles en este estudio (con “n” réplicas por categoría). Se dan los valores medios, mínimos y máximos.

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

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

Una de las razones principales de este fenómeno son las diferencias en la duración de nuestro estudio si se compara con el tiempo de duración de los estudios citados anteriormente, en los cuales el periodo de muestreo fue mucho más corto. Un prolongado tiempo de muestreo puede disminuir el número de especies únicas. En nuestro estudio, la proporción de especies únicas y las dobles en los ocho meses de muestreo es más alto que durante el año entero (Cuadro 1). Por otro lado, la mayor parte de las especies dobles fueron capturadas en la misma fecha en una sola trampa. Así, al agregar las especies únicas y dobles se alcanzó un total de 40% de especies raras, que es más constante con resultados anteriores, aunque aún en el extremo inferior del rango.

Sobre la base de estudios previos Barrios, (1997); Stuntz *et al.* (2002a, 2003); Barrios & González, 2006), se infiere que hay un efecto ecológico de las epífitas sobre la fauna arbórea de los artrópodos en los árboles estudiados. Stuntz *et al.* (2002a, 2003) encontraron diferencias en la composición de las especies y/o de los grupos tróficos. Estos autores encontraron que las especies de epífitas ofrecen características estructurales muy diversas, y abrigan faunas evidentemente distintas de artrópodos en los mismos árboles estudiados. Ellwood (2002), Ellwood *et al.* (2004) encontraron, en estudios similares usando otras especies de epífitas del dosel, que el número de especies y la abundancia de artrópodos aumenta cuando el tamaño y peso de las epífitas aumentó. Es importante señalar que los Coleoptera no es el grupo más representativo de los insectos acuáticos asociados a las bromelias y por ende afectan los resultados. Los Coleoptera acuáticos asociados al cuerpo de agua que contienen las bromelias, son en su mayoría, los estados inmaduros y estos no se capturan en las técnicas de colecta utilizadas.

## **CONCLUSIONES**

Nuestros resultados sugieren que no hay un efecto en el aumento de la diversidad de los Coleoptera asociados a las copas de árboles cuando la carga de epífitas que poseen aumenta. Si hay tal efecto, es demasiado sutil para poder ser detectado a pesar que en nuestro diseño del estudio se han controlado otras condiciones ambientales tanto cuanto fue posible.

Los resultados referentes a la dominancia de especies raras dependiendo de cuan largo tiempo sea el esfuerzo de muestreo, podemos afirmar según nuestro estudio y con nuestro sistema Coleoptera-epifitas que al aumentar el período de muestreo se reducirá la dominancia de especies raras. Queremos llamar la atención a que se han realizado trabajos, como los mencionados en la discusión, donde el tiempo de muestreo ha sido muy corto y han concluyendo que el número de especies raras puede llegar cerca del 50% de todas las especies, siendo esto tan solo un problema metodológico en cuanto al esfuerzo de muestreo.

Los resultados obtenidos referentes a la primera hipótesis se debieron, probablemente, al efecto producido por la poca altura de los árboles y del dosel parcialmente abierto que permite la entrada de gran cantidad de luz solar a lo interno de la copa, provocando cambios en las condiciones abióticas como la temperatura, humedad y la cantidad de sombra. Esta clase particular de hábitat compartido por el árbol en estudio es similar a un bosque secundario donde las características son estructural y funcionalmente menos complejas que en un bosque primario. Posiblemente, todas estas características comunes de los árboles en estudio con respecto a sus parámetros ambientales e intrínsecos son parcialmente responsables de la semejanza de la composición de especies de los escarabajos. Además, estos resultados quizás pudieron deberse al gran número de los insectos visitantes ocasionales que se encuentran constantemente en muchos estudios, por ejemplo, muchos herbívoros colectados sobre un árbol en particular no se alimentan en esa misma plantas ya que han podido ser llevados por el viento o estar en búsqueda de su planta hospedera. Este resultado contrario a la hipótesis planteada en el estudio no impide la posibilidad que otras especies de epifitas influyen la composición de artrópodos en su árbol hospedero, como lo han demostrado otros autores en otros estudios y en otras condiciones.

## **AGRADECIMIENTOS**

Queremos agradecer a Enrique Medianero y Anayansi Valderrama por su ayuda con la identificación y el montaje de los especímenes. Yves Basset, del Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian, que han dado valiosos consejos durante todo el desarrollo del trabajo. Los consejos y la ayuda extraordinaria con el análisis estadístico fueron proporcionados por Catherine Potvin.

## **REFERENCIAS**

Allison, A., G. A. Samuelson & S. E. Miller. 1997. Patterns of beetle species diversity in *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae) trees studied with canopy fogging in mid-montane New Guinea rainforest. In *Canopy Arthropods*, ed. Stork, N. E., Adis, J. & Didham, R. K., pp. 224-236. London: Chapman & Hall.

Barrios, H. 2003. Insects herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. In: *Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*, eds. Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller & R.L. Kitching. pp. 282-290. Cambridge University Press, Cambridge.

Barrios, H. 1997. Fluctuación Poblacional de Curculionidos (Coleoptera: Curculionidae) Capturados en Trampa de Luz en la Isla Barro Colorado. *Scientia* 12(1): 55-68.

Barrios, H. & M. González. 2006. Estratificación Vertical y Diversidad de Coleoptera: (Curculionoidea) en Trampas de Luz de la Isla Barro Colorado, República de Panamá. *Scientia* 21(1):57-75.

Basset, Y. 2001. Communities of insect herbivores foraging on mature trees vs. seedlings of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia*, 129, 253-260.

Benzing, D. H. 1990. Vascular Epiphytes. Cambridge: Cambridge University Press, 152 pp.

Benzing, D. H. 2000. Bromeliads - Profile of an adaptive radiation. Cambridge: Cambridge University Press, 690 pp.

Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford: Stanford California Press, 943p.

Didham, R. K., P. M. Hammond, J. H. Lawton, P. Eggleton & N. E. Stork. 1998a. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68, 295-323.

Ellwood, M. D. 2002. Canopy ferns in lowland dipterocarp forest support a prolific abundance of ants, termites, and other invertebrates. *Biotropica* 34(4):575-583.

Ellwood, M. D. & W. A. Foster. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature*, 429: 549-551.

Horstmann, K., A. Floren & K. E. Linsenmair. 1999. High species richness of Ichneumonidae (Hymenoptera) from the canopy of a Malaysian rain forest. *Ecotropica*, 5: 1-12.

Lawton, J. H. 1986. Surface availability and community structure: the effects of architecture and fractal dimension of plants. Pp. 317–331 in Juniper, B. E. & T. R. E. Southwood. (eds). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London.

Leigh, E. G. Jr., A. S. Rand & D. M. Windsor. 1982. *The Ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press, 546p.

Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton University Press, 185p.

Morse, J. G., J. A. Immaraju, & O. L. Brawner. 1988. Citrus thrips: looking to the future. *Citrograph* 73: 112-115.

Novotny, V. 1993. Spatial and temporal components of species diversity in Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) communities of Indochinese montane rain forests. *J. Trop. Ecol.*, 9: 93-100.

Novotny, V. & Y. Basset. 2000. Ecological characteristics of rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, 89: 564-572.

Olivier, R. & A. Beattie. 1996 Invertebrate Morphospecies Surrogates for Species. A Case of Study. *Conservation Biology*. 10(1): 99-109.

Pianka, E. R. 1967. On Lizard Species Diversity: North American Flat Land Deserts. *Ecology*, 48: 333-351.

Ribeiro, S. P. 2003. Insect Herbivores In The Canopies Of Savannas And Rainforests. In: *Arthropods Of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics And Resource Use In The Canopy*. Ed. Basset, Y., Novotny, V.,

Miller, S. E. & R. Kitching. Pp. 348-359. Cambridge: Cambridge University Press.

Rodgers, D. J. & R. L. Kitching. 1998. Vertical Stratification Of Rainforest Collembolan (Collembola: Insecta) Assemblages: Description of Ecological Patterns And Hypotheses Concerning Their Generation. *Ecography*, 21: 392-400.

Schmidt, G. & G. Zotz. 2000. Herbivory In The Epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). *J. Trop. Ecol.*, 16: 829-839.

Schmidt, G. & G. Zotz. 2001. Ecophysiological consequences of differences in plant size - in situ carbon gain and water relations of the epiphytic bromeliad, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal. *Plant, Cell and Environment*, 24: 101-112.

Stuntz, S., U. Simon & G. Zotz. 1999. Assessing potential influences of vascular epiphytes on arthropod diversity in tropical tree crowns. *Selbyana*, 20: 276-283.

Stuntz, S., C. Ziegler, U. Simon & G. Zotz. 2002a. Structure and diversity of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in Central Panama. *J. Trop. Ecol.*, 18: 161-176.

Stuntz, S., U. Simon & G. Zotz. 2002b. Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *International Journal of Biometeorology*, 46: 53–59.

Stuntz, S., U. Simon & G. Zotz. 2003. Seasonality and abundance of arthropods in tree crowns with different epiphyte loads. In *Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*, ed. Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E. & Kitching, R., pp. 195-200. Cambridge: Cambridge University Press

Winkler, M., K. Hülber, K. Mehltreter, J.G. García-Franco & P. Hietz. 2005. Herbivory of epiphytic bromeliads, orchids and ferns, in a Mexican montane forest. *J. Trop. Ecol.*, 21:147–154.

Wittman, P. K. 2000. The Animal Community Associated With Canopy Bromeliads of the Lowland Peruvian Amazon Rain Forest. *Selbyana* 21(1,2): 48-51.

Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J. Trop. Ecol.*, 14: 725-741.

Zotz, G., G. Dietz & P. Bermejo. 1999. The epiphyte community of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *J. Biogeogr.*, 26: 761-776.

***Recibido julio de 2011, aceptado marzo de 2012.***