

Variación taxonómica y funcional en la artrópoda asociada a comunidades vegetales en humedales altoandinos (Colombia)

Taxonomic and functional variation in arthropod fauna associated with plant to vegetal communities on high-Andean wetlands (Colombia)

HERNÁN CLAVIJO-AWAZACKO¹ y ÁNGELA AMARILLO-SUÁREZ²

Resumen: El crecimiento urbano no planificado transforma la estructura y funcionamiento de los ecosistemas al disminuir la biodiversidad y la composición de especies. Este impacto es particularmente fuerte en los ecosistemas de humedales, que son importantes en la regulación hídrica y en el ciclado de nutrientes. Este estudio determinó y comparó la composición y estructura funcional de las comunidades de artrópodos en los humedales de El Burro, Techo y La Vaca (Kennedy) Bogotá, Colombia, considerando su abundancia, riqueza y diversidad. En cuadrantes de 5 m de lado en cada hábitat, usando trampas de caída, jameo y captura manual, se colectaron artrópodos en Pastizales, Juncales/Tifales, Vegetación flotante-Macrófitas y en Pradera emergente herbácea. La mayor riqueza de órdenes y familias se presentó en el humedal de La Vaca (17 órdenes y 75 familias; diversidad de Shannon-Wiener = 3,45), seguida por El Burro (16 órdenes y 73 familias; Diversidad de Shannon-Wiener = 2,99) y finalmente, Techo (12 órdenes y 40 familias; Diversidad de Shannon-Wiener = 2,86). Predominaron los órdenes Diptera, Coleoptera e Hymenoptera. En cuanto a hábitats, la mayor riqueza de familias se presentó en Pastizales a excepción de El Burro donde fue en Vegetación Flotante y Macrófitas. Se registran 12 familias que no habían sido registradas en estudios previos de la artrópoda de humedales en la Sabana de Bogotá. Los depredadores, descomponedores, nectarívoros/polinívoros fueron los grupos más diversos. Sin embargo la diversidad de microhábitats posibilita una estructura trófica particular para cada humedal y para cada hábitat.

Palabras clave: Insectos. Grupos funcionales. Comunidades animales. Andes. Humedales.

Abstract: Unplanned urban growth transforms the structure and functioning of ecosystems by reducing biodiversity and species composition. These impacts are particularly strong in wetland ecosystems, which are important in hydric regulation and nutrient cycling. This study assessed and compared the composition and functional structure of arthropod communities in the wetlands of El Burro, Techo and La Vaca (Kennedy) Bogotá, Colombia, considering their abundance, richness and diversity. We collected arthropods in grasslands, reedbeds, macrophyte floating vegetation, and emergent prairie meadows by establishing three quadrants of 5x5 m in each habitat, using pitfall traps, insect nets and manual capture. The highest richness of orders and families was at La Vaca wetland (17 orders and 75 families; Shannon-Wiener diversity index (SWD) = 3.45), followed by El Burro (16 orders and 73 families; SWD = 2.99) and Techo (12 orders and 40 families; SWD = 2.86). The predominant orders were Diptera, Coleoptera and Hymenoptera. Richness was higher at grasslands, except at El Burro where it was higher in macrophyte floating vegetation. 12 families had not been previously recorded in arthropod fauna wetland studies in the Bogotá area. Predators, decomposers, and nectar/pollen feeders were the most diverse groups. Nonetheless the diversity of microhabitats enables particular trophic guilds for each wetland and for each habitat.

Key words: Insects. Functional groups. Animal communities. Andes. Wetlands.

Introducción

Los humedales juegan un papel fundamental en los ciclos de la materia y en la calidad de las aguas (Neff 1999) a través de la retención, transformación y/o remoción de sedimentos, nutrientes y contaminantes. Contribuyen en la regulación de acuíferos (Goldsborough y Robinson 1996), favoreciendo un exceso de materia orgánica y una alta productividad vegetal primaria que sirve de sustento a las cadenas tróficas (Elser y Frees 1995). Sin embargo, estos ecosistemas están desapareciendo en el último siglo debido al proceso de desarrollo urbano que provoca alteraciones en su estructura, funcionamiento y diversidad (McDonnell y Pickett 1990; Van Velzer 1991; Green y Baker 2003; Takami *et al.* 2004). Estos impactos son particularmente fuertes provocando su disminución y extinción alrededor del mundo (Holland *et al.* 1995; Semlitsch y Bodie 1998; Gallego *et al.* 1999).

Los insectos en los humedales sirven de alimento a organismos como otros insectos, aves, anfibios y mamíferos. Son descomponedores de la materia orgánica acumulada que resulta de la producción de biomasa. Es así, como los cambios ocurridos sobre las comunidades de insectos por fenómenos como la fragmentación, la urbanización y el reemplazo para el establecimiento de cultivos y potreros, además de afectar su diversidad y estructura, alteran las funciones ecológicas y tróficas del ecosistema entero. Dentro de los estudios sobre los grupos de artrópodos de humedales altoandinos en Colombia, Sturm (1978), citado en Amat y Quitiaquez (1998), trabajó sobre los hábitos de distribución de algunos grupos entomofaunísticos en turberas paramunas. Entre 1980 y 1985 se compiló información básica de la entomofauna de algunos humedales, como los de La Florida y La Herrera (Bogotá, Colombia) gracias a estudios realizados por la Universidad Nacional de Colombia.

¹ Ecólogo. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, D. C., Colombia. clavijoanime@hotmail.com. ² Ph. D. Departamento de Ecología y Territorio. Pontificia Universidad Javeriana. Transv. 4 # 42-00 piso 8. Bogotá, D.C., Colombia. amarillo@javeriana.edu.co. Autor para correspondencia.

Estudios regionales o ecológicos detallados mencionan de manera indirecta los insectos de humedales (Álvarez y Roldán 1983; Bedoya y Roldán 1984). Amat y Quitiaquez (1998) estudiaron la riqueza y abundancia de los insectos y su relación con la vegetación del humedal Juan Amarillo. Amat y Blanco (2003) estudiaron doce humedales (Torca, Parque El Lago, Parque Timiza, Tibanica, Nenje, Neuta, Fute, Tierra Blanca, La Herrera, La Floresta, El Guali y el Reservorio San Pedro), cada uno bajo diferentes sistemas de manejo dando a conocer diversos aspectos sobre composición, riqueza, abundancia y diversidad de las comunidades de artrópodos a nivel de unidades de vegetación. Se resalta en estos estudios a Diptera como grupo más abundante, al representar alrededor del 50% de las especies. Esto posiblemente debido a la humedad y abundancia de detritos orgánicos. Andrade y Amat (2000) elaboraron una guía preliminar de insectos de Santa Fe de Bogotá y sus alrededores, en la que ilustraron insectos de los principales humedales de la Sabana de Bogotá. En la actualidad sólo se han realizado investigaciones breves sobre la artropofauna presente en los humedales El Burro, Techo y La Vaca. A nivel internacional se han realizado estudios de la ecología de la artropofauna en humedales de zonas templadas en referencia con la biología y la ecología de algunos grupos de humedales de los Estados Unidos, demostrando que el incremento de cobertura de vegetación está positivamente correlacionado con algunas familias de Insecta (Culicidae, Ephydriidae y Syrphidae), mientras que está negativamente correlacionado con otras (Corixidae, Chironomidae and Hydrophilidae), lo que representa la presencia de comunidades diferentes por cada tipo de vegetación (De Szalay y Resh 2000; Keiper *et al.* 2002).

Dada la gran complejidad de los sistemas de humedales de Bogotá y los diferentes tipos de perturbación que los afectan, este estudio caracterizó y comparó la diversidad de artrópodos terrestres asociada a las comunidades vegetales de los humedales El Burro, La Vaca y Techo de la región altoandina colombiana de Bogotá, actualmente bajo grandes presiones y perturbaciones antrópicas de diferente índole. Se determinó y comparó, en primer lugar, la composición y estructura de las comunidades de artrópodos de los tres humedales por vegetación asociada considerando su abundancia, riqueza y diversidad y en segundo, por grupos funcionales. Los resultados obtenidos se compararon con los estudios realizados en otros humedales del área urbana de Bogotá, con el fin de identificar elementos comunes en cuanto a la distribución de riqueza y grupos funcionales.

Materiales y métodos

Áreas de estudio. Este estudio se llevó a cabo en los humedales de El Burro, Techo y La Vaca ubicados dentro del espacio urbano de la localidad de Kennedy, Bogotá, Colombia (Fig. 1) localidad que cuenta con una extensión de 3.785 ha. En su conjunto, es plana con un declive notorio que corresponde al área inundable del río Bogotá. Debido a la construcción de un aeródromo y de una avenida, la laguna El Tintal, que pertenecía al sistema hidrológico de los ríos Fucha y Tunjuelito, fue fraccionada en cinco cuerpos de agua formando los actuales humedales de Tibanica, La Vaca, El Burro, Techo y la laguna de Timiza, declarados en 1994 reserva ambiental natural de interés público y patrimonio ecológico de Santafé de Bogotá D.C.



Figura 1. Ubicación de los humedales objeto de este estudio. A. La Vaca. B. El Burro. C. Techo.

El humedal El Burro ($4^{\circ}38'29.82''N$ $74^{\circ}8'59.96''O$) presenta forma alargada, con una extensión de 18 ha de área legal y 0,2 ha de espejo de agua. Se encuentra fraccionado en dos porciones desiguales (norte con 4,15 ha y sur con 13,84 ha) rodeadas de urbanizaciones y bodegas. La mayor parte del humedal está cubierta por pastizales, seguidos de praderas emergentes. El humedal de Techo ($4^{\circ}38'52.72''N$ $74^{\circ}8'35.32''O$) comprende 2,5 ha de zona húmeda, fragmentado en tres porciones desconectadas por procesos de urbanización. Posee comunidades vegetales compuestas por un espejo de agua cubierto por enea (*Typha latifolia* L.) (0,47 ha) y otra área de kikuyo (*Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov.) (0,15 ha). El humedal es alimentado principalmente por aguas superficiales de escorrentía, además de aguas subterráneas y flujos ocasionales de desborde de aguas negras provenientes del canal vecino. El humedal La Vaca ($4^{\circ}37'38.23''N$ $74^{\circ}9'37.12''O$) es el más degradado del Distrito de Bogotá en términos ecológicos. Se encuentra fraccionado en dos sectores inmersos en una matriz urbana. Posee comunidades herbáceas emergentes de botoncillo (*Bidens laevis* (L.) Britton, Sterns & Poggenb), barbasco (*Polygonum* sp.), y sombrilla de agua (*Hydrocotyle ranunculoides*). El resto del humedal se encuentra cubierto por pastizales de kikuyo. De las ocho ha que conforman el área declarada, cinco presentan coberturas relacionadas con usos urbanos (vías, viviendas, botaderos de escombros, etc.) (EE/Hidromecánicas 1996-1998; EE/Hidromecánicas 1998).

Definición de tipos de vegetación. El estudio se realizó en los tres humedales entre abril y mayo de 2009. En cada humedal se colectaron artrópodos en cuatro tipos de hábitat definidos según los trabajos de Hernández *et al.* (2003) y Amat y Quitiaquez (1998). Los tipos de vegetación identificados fueron Pastizales, Juncales y/o Tifales, Pradera emergente herbácea y Vegetación flotante y Macrófitas. Los Pastizales corresponden a las comunidades de vegetación amortiguadora terrestre del humedal, de la ronda hidráulica, muchas veces implantada con especies forestales con fines de conservación, masas densas, altas (a veces hasta 1 m o más) e invasivas de pasto kikuyo, bosques de aliso (*Alnus* spp.), sauce (*Salix humboldtiana* Willd.), eucalipto (*Eucalyptus* spp.), acacia (*Acacia* spp.), urapán (*Fraxinus chinensis* Roxb.) y otras especies típicas de transición. El hábitat de Juncales y Tifales corresponde a vegetación de rivera a manera de cinturón de macollas gigantes de junco, alcanzando hasta los 3 m de altura, creciendo en agua con enea, y asociaciones de junco (*Juncus* sp. y *Schoenoplectus* sp.). El hábitat de Praderas Emergentes Herbáceas lo constituyen comunidades mesoacuáticas enraizadas de tipo camalotal que crecen en aguas someras y emergen para formar una capa densa de vegetación con especies como barbasco, sombrilla de agua, lengua de vaca (*Rumex* sp.), botoncillo y buchón (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). El hábitat de Vegetación Flotante y Macrófitas corresponde a la comunidad de vegetación flotante semiarraigada que forma un tapete densamente pluriestratificado y de acuerdo con el estado de eutroficación, pueden invadir rápidamente el espejo de agua con presencia de especies vegetales de biotipo acropleustofíticas como buchón, sombrilla de agua y lenteja de agua (*Lemna* sp.).

Muestreo. En cada humedal se utilizaron tres métodos de captura: trampas de caída, red entomológica y captura manual. Para cada tipo de vegetación se establecieron tres cuadrantes de 5 m de lado en los que se muestrearon artrópodos como sigue: (1): trampas de caída: efectivas para muestrear poblaciones de artrópodos terrestres de la superficie del suelo. En cada una de las esquinas de un cuadrado de 5 m de lado y en el centro se colocó una trampa de caída por espacio de 48 horas. Cada trampa poseía en el fondo una solución de aproximadamente 150 ml de alcohol al 70%. (2): red entomológica, empleada para la captura de insectos y arácnidos asociados a vegetación herbácea y arbustiva. Se realizaron barridos, con tres repeticiones, de 50 pases dobles en cada cuadrante. (3): captura manual, para la captura de insectos que se encuentran en grietas, interior de las flores etc. desde donde es difícil extraerlos por otros medios. Se realizaron capturas sobre sustratos florales, caulinares, herbáceos y debajo de rocas, con un esfuerzo de captura de 30 min (tres intervalos) en cada cuadrante.

Identificación taxonómica. El material recolectado fue preservado en alcohol al 70%. Los lepidópteros se conservaron en sobres de papel milano. Todo el material se identificó a orden y a familia. Se emplearon las claves y diagnosis de González y Carrejo (1992), Borror *et al.* (1989), Sáenz y De La Llana (1990), Rupert & Barnes (1996), Fernández (2003). En Araneae, la identificación y determinación se realizó con base en las claves de Kaston (1978). Estas fueron revisadas y ajustadas con la colaboración del profesor experto en el grupo, Eduardo Flórez, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Asignación a grupos funcionales. Para la caracterización de los roles funcionales de cada una de las familias, se realizó una revisión de la literatura sobre sus historias de vida y hábitos alimenticios con base en Sáenz y De La Llana (1990), González y Carrejo (1992), Borror *et al.* (1989), Rupert y Barnes (1996), Fernández (2003) y Triplehorn y Johnson (2005). Se establecieron así 10 categorías o grupos funcionales: descomponedores, parasitoides, saprófitos/saprófagos/coprófagos, nectarívoros/polinívoros, fitófagos, fitófagos succionadores de savia, fitófagos xilófagos/perforadores de tallos/comedores de semillas, depredadores, hematófagos, fitófagos formadores de agallas y parásitos de plantas. Esta clasificación se basó en la definición de grupo funcional de Steneck (2001) quien lo define como un grupo de especies que cumplen papeles equivalentes en comunidades y ecosistemas. Así, un grupo funcional está relacionado con la manera en que un recurso es procesado por diferentes especies proveyendo así una función ecosistémica (Blondel 2003).

Análisis de datos. Tanto para los análisis de diversidad y abundancia taxonómica como de grupos funcionales, se realizaron las siguientes pruebas: Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965) y el test de Kolmogorov-Smirnov/Lilliefors (Stephens 1970) para determinar el tipo de pruebas estadísticas a emplear. Índices de diversidad alfa y beta permitieron evaluar riqueza, abundancia y estructura de la artrópofauna de cada una de los hábitats, en los tres humedales y para los diferentes grupos funcionales. Para cuantificar la diversidad alfa se utilizó el índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') (Magurran 1988); para analizar la estructura de las comunidades se utilizó el índice de Dominancia de Simpson (D) que tiene en cuenta los taxa que están mejor representados. Para estimar la uniformidad en la distribución de la abundancia de los artrópodos se utilizó el Índice de equidad de Pielou (J) (Ludwig y Reynolds 1988). Se calculó la diversidad β a partir del índice cuantitativo de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957) que considera la composición y la abundancia como las medidas de distancia para definir la similitud y como método de unión de grupos el promedio entre grupos (UPGMA) utilizando el programa PAST. Se comparó la diversidad (abundancia de familias) entre hábitats y entre humedales por medio de un análisis estadístico no paramétrico de Kruskal-Wallis (K-W) (Zar 1996) y una prueba de comparación de rangos múltiples HSD Tukey para establecer diferencias entre pares de muestras en los casos en que la prueba de K-W arrojó diferencias significativas.

Resultados y discusión

Composición y estructura de la artrópofauna en humedales. La tabla 1 presenta los resultados de riqueza y abundancia general de órdenes y familias por humedal y por tipo de vegetación. Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera y Araneae, obtuvieron las mayores riquezas a nivel de familia, siendo Diptera el que presentó los mayores valores (Fig. 2). Estos grupos son denominados de alto rango o megadiversos por su alta riqueza, abundancia y su predominio en un gran número de microhábitats (Amat y Blanco 2003). Los órdenes restantes presentan valores heterogéneos en relación con la riqueza de familias entre los humedales (Fig. 2). Los valores de riqueza aquí mostrados son altos comparados con los presentados por Amat y Quitiaquez (1998) quienes registraron diez órdenes, 34 familias,

en el humedal Juan Amarillo y los de Amat y Blanco (2003) quienes registraron 15 órdenes y 81 familias de artrópodos en doce humedales de la Sabana de Bogotá. Así mismo Sánchez y Amat (2005) registraron siete órdenes y 48 familias en el humedal Jaboque. La diferencia entre los altos valores obtenidos en este estudio y los de los anteriores responde muy probablemente a la época de muestreo, a las metodologías de captura empleadas y a la intensidad de los muestreos. Igualmente, el pulso de inundación y el periodo de lluvias ejerce una fuerte influencia en la dinámica de la vegetación y composición florística de los humedales (Worbes *et al.* 1992; Wittmann *et al.* 2002), que además condicionan las características del paisaje, la estructura biótica, y las relaciones entre productores, consumidores y descomponedores (Bruquetas de Zozaya 1986; Poi de Neiff y Bruquetas de Zozaya 1989; Neiff 2001).

Para muchas especies de dípteros el humedal representa el hábitat ideal por la alta cantidad de materia orgánica derivada de la vegetación en descomposición y la alta humedad (González y Carrejo 1992). Las familias Ephydriidae (moscas de las riberas) y Chloropidae se encuentran relacionadas con la vegetación que se desarrolla en los humedales (Keiper *et al.* 2002).

En cuanto a Hymenoptera, se encontraron las familias Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Eucharitidae, Eupelmidae y Chrysididae consideradas reguladoras del tamaño poblacional de otros artrópodos, dado que son parásitas o depredadoras de otros insectos, especialmente de aquellos que pueden ser plagas. Esto puede estar indicando la presencia de una buena oferta de larvas de mariposas y de escarabajos para ser parasitadas. Se presentaron polinizadoras de plantas de la familia Apidae y formadores de agallas de la familia Figitidae con poca abundancia. La abundancia de Coleoptera pudo deberse a la presencia de abundante materia orgánica, la alta humedad y a la existencia de vegetación que sirven como fuente de alimento y un lugar para el desarrollo de larvas. Individuos de este orden contribuyen al reciclaje de nutrientes al incorporar eficientemente compuestos nitrogenados al sistema edáfico.

La riqueza de la araneofauna y la de los demás depredadores en los humedales radica en la variabilidad de sustratos

derivados de la fisonomía de la vegetación; esto permite la construcción de redes y las condiciones microclimáticas que estimulan el incremento de la densidad de los insectos-presa (Amat y Blanco 2003). La mayor abundancia de Lycosidae en el humedal de Techo puede explicarse por el hecho de que son especies cazadoras activas abundantes en pastizales y campos agrícolas (Dondale y Redner 1990).

En cuanto a la diversidad beta, los humedales La Vaca y El Burro presentaron la similitud más alta (48%), seguidos después por la asociación [(La Vaca, El Burro) Techo] con una similitud cercana al 30%. La prueba de Kruskal-Wallis indicó que hay diferencias significativas entre los humedales en la abundancia de individuos por familia ($H = 32,6$, $\alpha < 0,05$). La prueba de contraste múltiple de rango arrojó diferencias significativas (7,15) únicamente entre los humedales de El Burro y Techo.

En el humedal La Vaca se evidenció la alta riqueza de familias de Diptera propias de aguas estancadas con bajo contenido de oxígeno y de fácil adaptación a ambientes con tendencia a la eutroficación (Fig. 2). Actualmente el espejo de agua es amplio y alargado superando en área a otras coberturas y rodeado de pastizales lo que permite una alta presencia de organismos con afinidad a estos lugares.

Según el índice de Shannon los humedales de este estudio presentaron una diversidad media y alta dominancia, indicativo de una diversidad en donde las familias no presentaron valores similares en abundancia. Este hecho es confirmado por el alto valor de equidad que representa la uniformidad de la distribución de la abundancia entre las familias capturadas en los humedales (Tabla 1).

Las familias Anyphaenidae (Araneae), Forficulidae (Dermaptera) Dryomyzidae, Micropezidae, Otitidae, Simuliidae, Tanyderidae y Trichoceridae (Diptera); Pyrrhocoridae (Hemiptera); Bethyidae (Hymenoptera); Hemerobiidae (Neuroptera) y Pulicidae (Siphonaptera) no habían sido registradas en los estudios de artropofauna de humedales en la Sabana de Bogotá. Todas ellas, con excepción de Eulophidae y Pyrrhocoridae, se encontraron con números menores a diez individuos, lo que podría explicar el hecho de que no se hayan registrado anteriormente.

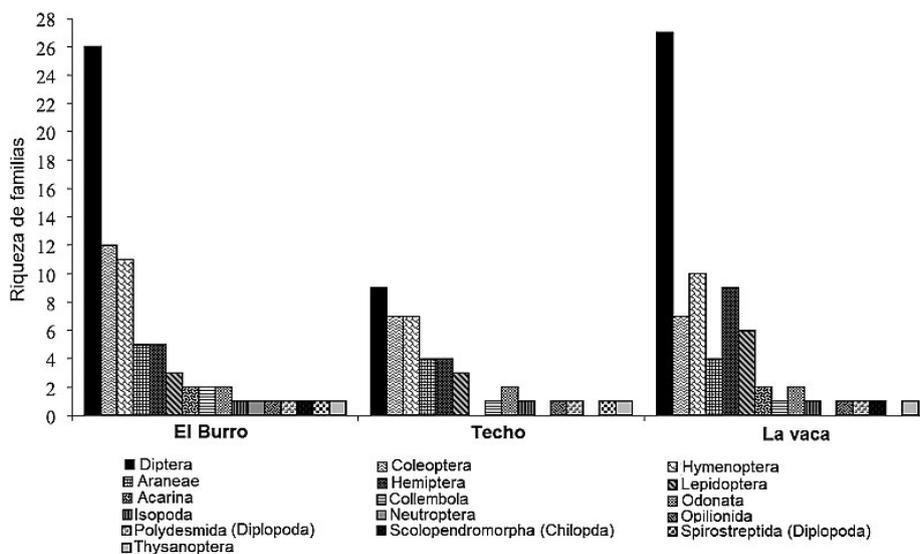


Figura 2. Riqueza de familias por orden en los humedales El Burro, Techo y la Vaca en la localidad de Kennedy, Bogotá, Colombia.

Tabla 1. Valores de los índices de abundancia, riqueza y diversidad de artrópodos asociados a diferentes tipos de hábitats en los humedales de Burro, La Vaca y Techo de la localidad de Kennedy, Bogotá, Colombia. **Hábitats:** PA: Pastizales, JT: Juncales y/o Tifales, PEH: Pradera emergente herbácea, VFM: Vegetación flotante y Macrófitas.

Variables	EL BURRO					TECHO					LA VACA				
	Hábitats	JT	PEH	VFM	PA	Total	JT	PEH	VFM	PA	Total	JT	PEH	PA	Total
Riqueza (Órdenes)		10	8	10	12	16	8	7	6	10	12	13	10	14	17
Riqueza (Familias)		26	19	42	37	73	16	15	14	17	40	27	47	45	75
Individuos (Abundancia)		125	213	377	241	956	50	68	67	55	240	17	168	63	734
Diversidad de Shannon (H)		2,54	2,05	2,39	2,5	2,99	2,33	2,18	1,88	2,59	2,86	1,31	2,09	2,15	3,45
Dominancia de Simpson (1-D)		0,84	0,82	0,81	0,82	0,9	0,85	0,84	0,77	0,91	0,9	0,61	0,79	0,8	0,95
Equidad (J)		0,78	0,69	0,64	0,69	0,69	0,84	0,8	0,71	0,91	0,77	0,73	0,71	0,76	0,8

Composición y estructura de la artropofauna entre hábitats por humedal. Diptera presentó los mayores valores de riqueza de familias en todos los hábitats, seguido por Hymenoptera y Hemiptera, con excepción de los Pastizales que arrojaron tres familias más de Coleoptera que de Hymenoptera. Los órdenes restantes, presentaron valores heterogéneos con respecto a la riqueza de familias entre los distintos hábitats (Fig. 3). En el humedal El Burro el hábitat Juncales-Tifales presentó la mayor diversidad, dominancia y equidad, seguido de Pastizales, Pradera Emergente Herbácea y Vegetación Flotante-Macrófitas. (Tabla 1). Los hábitats Pradera Emergente Herbácea y Vegetación Flotante-Macrófitas presentaron una similitud del 50% que corresponde al valor más alto, seguido por los hábitats [(PEH - VFM) - JT] con una similitud del 39%. Pastizales conformó un hábitat independiente. La prueba de Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas entre estos hábitats ($H = 13,9, \alpha < 0,05$) y la prueba de contraste múltiple de rango no arrojó diferencias con respecto a la abundancia.

En el humedal Techo, el hábitat Pastizales presentó la mayor riqueza de órdenes y familias seguido de Juncales-Tifa-

les, Pradera Emergente Herbácea y Vegetación Flotante-Macrófitas (Tabla 1). Hymenoptera presenta los mayores valores de riqueza de familias en Juncales-Tifales y Vegetación Flotante-Macrófitas, seguido de Diptera y Aranae. En Pastizales la mayor riqueza correspondió a Aranae, Coleoptera y Lepidoptera y en Pradera Emergente Herbácea la mayor riqueza fué de Diptera seguida de Aranae y Odonata. Los demás órdenes se distribuyeron uniformemente entre los hábitats en un rango de una a dos familias (Fig. 3). La mayor abundancia se encontró en Pradera Emergente Herbácea Vegetación Flotante-Macrófitas. Pastizales tuvo la mayor diversidad, dominancia y equidad, seguido de Juncales-Tifales, Pradera Emergente Herbácea y Vegetación Flotante-Macrófitas. (Tabla 1). En cuanto a diversidad beta, los hábitats Pradera Emergente Herbácea y Vegetación Flotante-Macrófitas presentaron una similitud del 56% que corresponde al valor más alto. La asociación [(PEH-VFM)-JT] posee una similitud del 37%. Finalmente, Pastizales conformó un hábitat independiente. La prueba de Kruskal-Wallis no mostró diferencia entre los hábitats con respecto a la abundancia ($H = 1,26, \alpha > 0,05$).

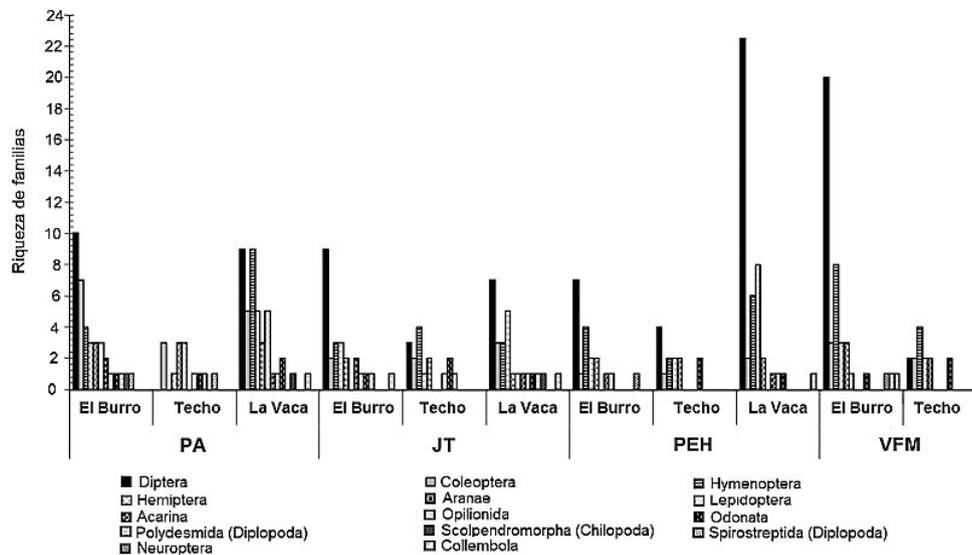


Figura 3. Riqueza de familias por orden en los hábitats de los Humedales El Burro, Techo y La Vaca. **Hábitats:** PA: Pastizales. JT: Juncales y/o Tifales. PEH: Pradera emergente herbácea. VFM: Vegetación flotante y Macrófitas.

En el humedal La Vaca, el hábitat Pastizales presentó la mayor riqueza en órdenes, mientras que la mayor riqueza de familias correspondió a Pradera Emergente Herbácea, la menor riqueza de órdenes a Pradera Emergente Herbácea y la menor de familias a Juncuales-Tifales (Tabla 1). El orden Diptera presentó la mayor riqueza de familias en todos los hábitats, seguido de Hymenoptera, Coleoptera y Hemiptera (Fig. 3). La mayor abundancia se encontró en Pradera Emergente Herbácea seguida por Pastizales. La mayor diversidad se presentó en Pastizales seguida por Pradera Emergente Herbácea y Juncuales-Tifales. Los hábitats Pastizales y Pradera Emergente Herbácea presentaron la mayor dominancia, seguido de Juncuales-Tifales, la mayor equidad correspondió a Pastizales, seguido por Juncuales-Tifales y Pradera Emergente Herbácea (Tabla 1) Los hábitats PEH-PA presentaron una similitud del 26% que correspondió al valor más alto, luego los hábitats [(PEH, PA), JT] presentaron una similitud del 16% (Kruskall- Wallis $H = 17,3$, $\alpha > 0,05$) y la prueba de contraste múltiple de rango arrojó diferencias entre JT-PEH (-5,2) y PA-PEH (-3,46).

Las características ecológicas que ofrece cada habitat en los humedales en su aspecto fisionómico y su composición florística entre otros, influyeron en los valores de riqueza de las familias y órdenes presentes. En los tres humedales aunque esto no fue una constante, se observó que Juncuales-Tifales y Pastizales son los que presentaron diversidad, dominancia y equidad mayor. Al analizar los factores que pudieron favorecer esta diversidad se pueden mencionar factores climáticos como precipitación y humedad. El incremento de la lluvia puede afectar los periodos de reproducción, estimular la floración y la fructificación de plantas que luego sirven de alimento a los herbívoros. La artropofauna presente en los humedales corresponde a organismos adaptados a la persistencia de alta humedad durante largos periodos de tiempo y a consumir alimento que proviene o depende del agua, muchos de los cuales son presa de las arañas, principalmente Diptera y Hemiptera.

Comparación de la composición y estructura de grupos funcionales entre humedales. La mayor riqueza de grupos funcionales y la mayor abundancia de individuos se encontró en el humedal El Burro, seguido de Techo y La Vaca (Tabla 2) El grupo funcional Depredadores presentó la mayor riqueza de familias en los humedales El Burro y Techo (Fig. 4). El grupo Depredador presentó la mayor abundancia de

individuos en El Burro. A nivel de diversidad, dominancia y equidad el humedal La Vaca presentó los mayores valores, seguido de El Burro y Techo. En cuanto a diversidad beta, entre La Vaca y El Burro se obtuvo el mayor valor de similitud de (78%), seguido por la asociación La Vaca-El Burro-Techo con similitud cercana al 38%, (Kruskall-Wallis $H = 7,93$, $\alpha > 0,05$). La prueba de contraste múltiple de rango mostró diferencias significativas entre los humedales El Burro y Techo (101).

Composición y estructura de grupos funcionales entre hábitats por humedal. En El Burro la mayor riqueza de grupos funcionales se presentó en Pastizales, seguida de Pradera Emergente Herbácea, Vegetación Flotante-Macrófitas y Juncuales-Tifales que poseen la misma riqueza de grupos funcionales. Sin embargo en Pradera Emergente Herbácea no se encontraron Parasitoides ni Xilófagos/Perforadores de tallos/Comedores de Semillas. En la Vegetación Flotante-Macrófitas y Juncuales-Tifales no se encontraron los grupos Fitófagos formadores de Agallas y Xilófagos/Perforadores de tallos/Comedores de Semillas (Fig. 5).

Los grupos funcionales Depredadores y Saprófitos/Saprófagos/Coprófagos presentaron los mayores valores de riqueza de familias en todos los hábitats, seguido por Nectarívoros/Polinívoros y Parasitoides. Los grupos restantes presentaron valores heterogéneos en relación con la riqueza de familias entre los hábitats (Fig. 5) Los hábitats PEH-JT arrojaron la similitud más alta (70%), seguida por el grupo de hábitats ((PEH-JT)-VFM) con similitud del 50% y finalmente el grupo [(PEH-JT)-VFM)-MHD] con similitud del 30% (Kruskall- Wallis $H = 1,57$, $\alpha > 0,05$) La prueba de contraste múltiple de rango no mostró diferencias entre hábitats con respecto a la abundancia.

En el humedal Techo la mayor riqueza de grupos tróficos se presentó en Vegetación Flotante-Macrófitas seguida de Pradera Emergente Herbácea, Juncuales-Tifales y Pastizales (Tabla 2) El grupo Depredadores presentó la mayor riqueza de familias en todos los hábitats, seguido de Parasitoides en Vegetación Flotante-Macrófitas y Juncuales-Tifales, y Saprófitos/Saprófagos/Coprófagos en Pastizales y Pradera Emergente Herbácea (Fig. 5). Juncuales-Tifales posee la mayor diversidad, dominancia y equidad, seguido de Pradera Emergente Herbácea, Pastizales y Vegetación Flotante-Macrófitas (Tabla 2). Los hábitats (PEH-VFM) presentaron la mayor similitud con el 83%, seguida por el conjunto de hábitats [(PEH-VFM)- JT] con una similitud

Tabla 2. Valores de los índices de abundancia, riqueza y diversidad de Grupos Funcionales asociados a diferentes tipos de hábitats en los humedales de Burro, La Vaca y Techo, localidad de Kennedy, Bogotá, Colombia. **Hábitats:** JT: Juncuales y/o Tifales, **PEH:** Pradera emergente herbácea, **VFM:** Vegetación flotante y Macrófitas, **PA:** Pastizales.

Variables	El Burro					Techo					La Vaca			
	JT	PEH	VFM	PA	Total	JT	PEH	VFM	PA	Total	JT	PEH	PA	Total
Riqueza (Grupos Funcionales)	8	8	8	10	10	6	6	7	5	8	7	8	9	9
Individuos (Abundancia)	143	313	532	347	1278	52	68	71	65	262	84	704	184	1005
Diversidad de Shannon (H)	1,78	1,61	1,86	1,323	1,92	1,557	1,361	1,245	1,318	1,53	1,77	1,99	1,96	2,03
Dominancia de Simpson (1-D)	0,79	0,76	0,82	0,64	0,84	0,75	0,69	0,62	0,69	0,72	0,81	0,86	0,83	0,85
Equidad (J)	0,86	0,77	0,9	0,57	0,83	0,87	0,76	0,64	0,82	0,74	0,91	0,95	0,89	0,92

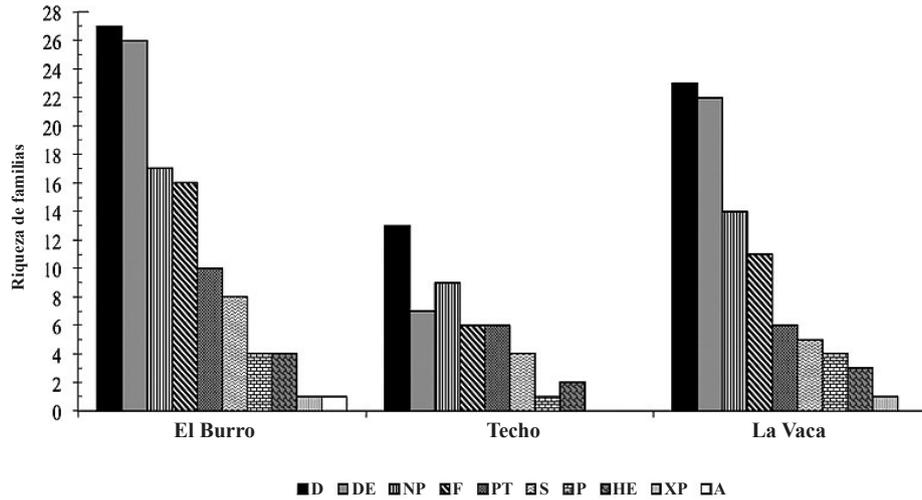


Figura 4. Riqueza de familias de artrópodos por Grupos Funcionales en los humedales de El Burro, Techo y La Vaca de la localidad de Kennedy, Bogotá, Colombia. Categorías Funcionales: **DE:** Saprófitos/Saprófagos/Coprófagos, **NP:** Nectarívoros/Polinívoros, **PT:** Parasitoide, **F:** Fitófago, **S:** Succionador de savia, **XP:** Xilófagos/Perforadores de tallos/Comedores de Semillas, **D:** Depredador, **HE:** Hematófago, **A:** Formador de Agallas, **P:** Parásito.

del 74 %. Pastizales apareció como un hábitat independiente. La prueba de Kruskal-Wallis ($H = 0,70, \alpha < 0,05$) no mostró diferencias significativas entre los hábitats.

En el humedal La Vaca, la mayor riqueza de grupos funcionales se presentó en el hábitat Pastizales, seguido de Pradera Emergente Herbácea, y Juncales-Tifales (Tabla 2) Los grupos Depredadores, Saprófitos/Saprófagos/Coprófagos y Nectarívoros/Polinívoros, arrojaron la mayor riqueza de familias en todos los hábitats, seguidos de Parasitoide y Fitófago en Pastizales y Pradera Emergente Herbácea. En Juncales-Tifales continúan los grupos Fitófago y Fitófagos succionadores de savia (Fig. 5) La asociación (JT-PA) presentó la similitud más alta (53%), seguida por el conjunto de hábitats [(JT- PA)-PEH] con una similitud del 30%. Kruskal-Wallis arrojó diferencias significativas entre los hábitats (H

$= 11,74, \alpha > 0,05$) y la prueba de contraste múltiple de rango indicó que existen diferencias estadísticamente significativas entre los hábitats JT-PEH (-68,8) y entre PA-PEH (-57,7).

En los humedales estudiados, se observó que en general la taxocenosis y su distribución variaron de acuerdo con la diversidad del hábitat, con la diversidad florística y con la cobertura vegetal. Estas variaciones correspondieron, a variaciones proporcionales en la riqueza y abundancia de artrópodos. Los artrópodos en cadenas alimentarias desempeñan relaciones ecológicas que al conectarse forman una red trófica (Price 1999). La composición trófica de la artropofauna de los Humedales de El Burro, Techo y La Vaca está constituida, fundamentalmente por organismos Saprófitos/Saprófagos/Coprófagos y Fitófagos que contribuyen en el flujo de energía y reciclaje de nutrientes. En la actualidad en estos humedales

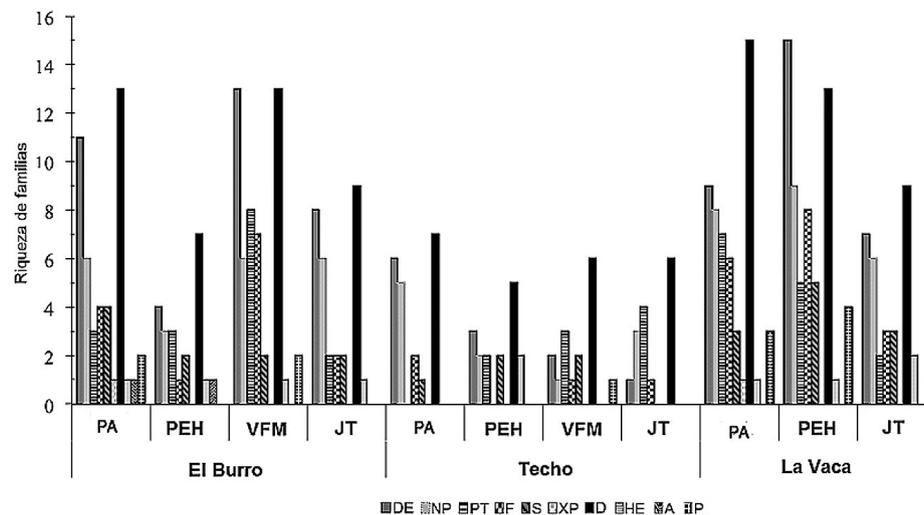


Figura 5. Riqueza de familias de artrópodos por Grupos Funcionales presentes en los hábitats de los Humedales El Burro, Techo y La Vaca de la localidad de Kennedy. Categorías Funcionales: **DE:** Saprófitos/Saprófagos/Coprófagos, **NP:** Nectarívoros/Polinívoros, **PT:** Parasitoide, **F:** Fitófago, **S:** Succionador de savia, **XP:** Xilófagos/Perforadores de tallos/Comedores de Semillas, **D:** Depredador, **HE:** Hematófago, **A:** Formador de Agallas, **P:** Parásito. Hábitats: **PA:** Pastizales. **JT:** Juncales y/o Tifales. **PEH:** Pradera emergente herbácea. **VFM:** Vegetación flotante y Macrófitas.

se encuentra una gran cobertura de pastizales dominados por kikuyo, que proporciona una gran biomasa; recurso que es explotado de diferentes formas por la artrópofauna de hábitos fitófagos y nectarívoros. Las especies fitófagas habitan en su mayoría en estratos herbáceos y arbustivos ocupando el follaje y sustratos florales. Los parasitoides y depredadores encontrados podrían estar ejerciendo un control biológico sobre las especies fitófagas. Por ejemplo, la dieta de *Alpaida variabilis* (Keyserling, 1864) (Araneae: Araneidae), encontrada en pastizales en Tenjo, Cundinamarca, comprende Cicadellidae (Homoptera) y Sciaridae y Bibionidae (Diptera) (Flórez 2004). En la fracción superficial del suelo y en los troncos en descomposición dominan los organismos saprófagos al igual que muchas especies depredadoras que presentaron los mayores valores de abundancia debido a la alta oferta de alimento representada en fitófagos y organismos que emplean excremento bovino como sustrato de alimentación, desarrollo y nidificación (Begon *et al.* 1996; Basto y Fierro 1999).

Juncuales-Tifales configuran un estrato arbustivo predominante con vegetación de sitios terrarizados hasta sitios con espejo de agua de buena profundidad que favorecen la presencia de ninfas de Odonata. En la Vegetación Flotante-Macrófitas las capas vegetales sobre el agua tienen un efecto directo sobre el desarrollo de otros organismos. Ésta posee una comunidad de artrópodos que puede ser única, porque ahí las especies encuentran condiciones fisicoquímicas muy diferentes a las que existen en otras microzonas de los humedales (Agostinho *et al.* 2003).

La diversidad de la fauna con interface agua-tierra genera una diversidad florística y una estructura característica que puede configurar una heterogeneidad para inducir selección activa de hábitats por parte de un gran número de especies de artrópodos (Keiper *et al.* 2002), lo que explicaría en parte la diversidad significativamente diferente en relación con la artrópofauna encontrada en cada uno de los hábitats estudiados. Finalmente la Pradera Emergente Herbácea es un mosaico establecido sobre terreno en procesos de consolidación, que atrae grandes cantidades de insectos, sobre todo polinizadores y depredadores.

En conclusión, la composición trófica funcional en los humedales estudiados está establecida en su base por grupos descomponedores que sirven de alimento a otros organismos como depredadores y parasitoides. La heterogeneidad de los hábitats y las condiciones que presentan favorecen la abundancia de órdenes como Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera y Araneae, hecho que se confirma con la abundancia de microhábitats para organismos descomponedores, depredadores y parasitoides. En este estudio se registraron además doce familias que no han sido registradas en estudios anteriores (Anyphaenidae de Araneae, Forficulidae de Dermaptera, Dryomyzidae, Micropezidae, Otitidae, Simuliidae, Tanyderidae y Trichoceridae de Diptera, Pyrrhocoridae de Hemiptera, Bethyilidae de Hymenoptera, Hemerobiidae de Neuroptera y Pulicidae de Siphonaptera). A pesar de las diferentes amenazas que presentan estos humedales por presiones antrópicas, el tipo de presión ejercida sobre cada humedal es diferente, lo que genera una estructura de comunidad particular para cada uno y diferencias en la distribución de la riqueza y diversidad de órdenes y familias. Esto hace difícil la extrapolación de datos de otros estudios en la comprensión general de la composición, estructura y diversidad de artrópodos en los humedales altoandinos. Estudios posteriores podrían encaminarse a analizar la relación entre las

perturbaciones de cada humedal y la diversidad y estructura de las comunidades de artrópodos. Hasta la fecha todos los estudios realizados en humedales de la Sabana de Bogotá han trabajado únicamente a nivel de familia. La identificación a especie de cerca de los 2.000 individuos colectados en este estudio y de los cerca de 2.000 colectados en otros estudios puede arrojar datos valiosos en términos de especies nuevas, endémicas o en peligro de extinción, dadas las condiciones particulares de estos ecosistemas. No obstante, a pesar de la problemática que por años han enfrentado estos ambientes con el crecimiento de la ciudad, estos ecosistemas aún hoy albergan una gran diversidad de organismos.

Agradecimientos

Agradecemos a la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) por brindar fondos necesarios para la ejecución de este proyecto mediante el convenio de cooperación EAAB-Fundación Alma. A la directora del convenio Anabelle Arenas por el apoyo en los muestreos, a las guías ambientales Luz Mery García de Techo, y Dora Villalobos en el humedal La Vaca por permitir el trabajo y por su valiosa ayuda. A la Pontificia Universidad Javeriana, Departamento de Ecología y Territorio y en especial al laboratorio de Ecología Evolutiva y conservación quien brindó apoyo para el análisis de las muestras de artrópodos. Byron Calvachi (EAAB) brindó importantes elementos para el desarrollo de este estudio. A la ecóloga Pamela Terán por sus ideas durante las fases iniciales de campo de este estudio y a Ángela Cantero por la confianza y ayuda en el trabajo con las comunidades aledañas a los humedales. A la ecóloga Sandra Sierra por colaboración durante la fase de campo. A los profesores Helmut Aguirre, Eduardo Flórez y Santiago Bustamante por su ayuda en la corroboración taxonómica de algunos grupos de artrópodos.

Literatura citada

- AGOSTINHO, A.; GOMES, L.; JULIO, H. 2003. Relações entre macrófitas e fauna de peixes. pp. 261-279. En: Thomaz, S. M.; Bini, L. M. (Ed.). Ecología e Manejo de macrófitas aquáticas. EDUEM. Maringá, Brasil.
- ÁLVAREZ, L.; ROLDÁN, G. 1983. Estudio del orden Hemiptera (Heteroptera) en el Departamento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales. Actualidades Biológicas 12 (44): 31-45.
- AMAT, G.; QUITIAQUEZ, G. 1998. Un estudio de la entomofauna de humedales: El Humedal Juan Amarillo en Bogotá. pp. 107-123. En: Guerrero, E. (Ed.). Una aproximación a los humedales en Colombia. Fondo FEN Colombia - Unión Mundial para la Naturaleza (UICN), Bogotá.
- AMAT, G.; BLANCO, E. 2003. Artrópofauna de los humedales de la Sabana de Bogotá. pp. 90-106. En: Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) y Conservación internacional - Colombia (Eds.). Los Humedales de Bogotá y la Sabana. Tomo I, Bogotá.
- ANDRADE, G.; AMAT, G. 2000. Guía preliminar de insectos de Santafé de Bogotá y sus alrededores. Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente (DAMA) Bogotá.
- BASTO, G.; FIERRO, L. 1999. Manejo sostenible de praderas. Programa regional Transferencia de Tecnología. Publicación de Corpoica Regional Uno. Santafé de Bogotá, Colombia. 30 p.
- BEDOYA, I.; ROLDÁN, G. 1984. Estudio de los dípteros acuáticos en diferentes pisos altitudinales en el Departamento de Antioquia. Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas 2: 113-134.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWSEND, C. R. 1996. Decomposers and detritivores. pp. 402-428. En: Begon, M.; Harper, J. L.;

- Townsend, C. R. Ecology: individuals, populations and communities. Third edition. Blackwell Scientific Publications. Boston, EE.UU.
- BLONDEL, J.; 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.
- BORROR, D.; TRIPLEHORN, D.; JHONSON, N. 1989. An introduction to the study of insects. 6th Ed. Saunders College Publishing, Philadelphia. 875 p.
- BRAY, J. R.; CURTIS, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- BRUQUETAS de ZOZAYA, I. Y. 1986. Fitófagos y otros invertebrados que habitan esteros densamente vegetados del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 1: 160-175.
- DE SZALAY, F. A.; RESH, V. H. 2000. Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. *Freshwater Biology* 45: 295-308.
- DONDALE, C. D.; REDNER, J. H. 1990. The wolf spiders, nurseryweb spiders, and lynx spiders of Canada and Alaska. Araneae: Lycosidae, Pisauridae, and Oxyopidae. *The Insects and Arachnids of Canada*: 17. Agriculture Canada, Canada, 383 p.
- E.E.I./HIDROMECANICAS LTDA. 1996-1998. Plan de manejo ambiental del humedal de Techo. Tomo 5 - Anexo No. 5. Plan de manejo ambiental de los humedales Torca, Guaymaral, El Burro, Techo, La Vaca y Tibanica. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá-ESP. Santa Fe de Bogotá D.C.
- EEI/HIDROMECANICAS. 1998. Plan de manejo ambiental de los humedales Torca, Guaymaral, Embalse de Córdoba, Capellania, El Burro, La Vaca y Tibanica. Tomo 5 Anexo 7. Plan de Manejo Ambiental del Humedal La Vaca. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.
- ELSER, J.; FREES, D. 1995. Microconsumer grazing and sources of limiting nutrients for phytoplankton growth: Applications and complications of a nutrient-depletion/dilution gradient technique. *Limnology Oceanography* 40 (1): 1-16.
- FERNÁNDEZ, F. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- FLÓREZ, E. 2004. Selección de presas y composición de la dieta de la araña *Alpaida variabilis* (Aranae: Araneidae), en praderas de la Sabana de Bogotá. *Revista Ibérica de Aracnología* 9: 241-248.
- GALLEGO, J. B.; FERNÁNDEZ, M.; GARCÍA-MORA, M. R.; GARCÍA-NOVO, F. 1999. Small wetlands lost: a biological conservation hazard in Mediterranean landscapes. *Environmental Conservation* 26: 190-199.
- GOLDSBOROUGH, G.; ROBINSON, G. 1996. Pattern in wetland. pp. 77-108. En: Stevenson, R.; Bothwell, M.; Lowe, R. *Algal ecology freshwater benthic ecosystems*. Academic. San Diego, California.
- GONZÁLEZ, R.; CARREJO, N. S. 1992. Introducción al estudio de los Díptera. Centro Editorial Universidad del Valle, Cali.
- GREEN, D. A.; BAKER, M. G. 2003. Urbanization impacts on habitat and bird communities in a Sonoran desert ecosystem. *Landscape and Urban Planning* 63: 225-239.
- HERNÁNDEZ, J.; RANGEL-CH., O.; GRANEZ, A. 2003. La vegetación de Jaboque. Informe final. Convenio de cooperación interinstitucional empresa de acueducto y alcantarillado de Bogotá-Universidad Nacional de Colombia.
- HOLLAND, C.; HOMEA, J. E.; GWIN, S. E.; KENTULA, M. E. 1995. Wetland degradation and loss in the rapidly urbanizing area of Portland, Oregon. *Wetlands* 15: 336-345.
- KASTON, B. J. 1978. *Cómo saber las arañas*. 3ª ed. Wm. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 272 p.
- KEIPER, J. B.; WALTON, W. E.; FOOTE, B. A. 2002. Biology and Ecology of higher Diptera from Freshwater Wetlands. *Annual Review of Entomology* 47: 207-232.
- LUDWIG, J. A.; REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology: A primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. University Press, Cambridge. 179 p.
- McDONNELL, M. J.; PICKETT, S. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71: 1232-1237.
- NEIFF, J. J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. pp. 97-145. En: Malvarez, A. I.; Kandung, P. (Eds.). *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos*. ORCYT-MAB (UNESCO). 224 p.
- NEIFF, J. J. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. pp. 157-186. En: Gopal, B.; Junk, W.; Davis, J. (Eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*, Vol II. Backhuys Publish. The Netherlands.
- PRICE, P. 1999. The concept of the ecosystem. pp. 19-52. En: Huffaker, C. B.; Gutiérrez, A. P. (Eds.). *Ecological Entomology*. Second edition. John Wiley & Sons, Inc. EE.UU. 756 p.
- POI de NEIFF, A.; BRUQUETAS de ZOZAYA, I. Y. 1989. Efecto de las crecidas sobre las poblaciones de invertebrados que habitan macrófitas emergentes en islas del río Paraná. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 22 (1): 13-20.
- RUPERT, E.; BARNES, D. 1996. *Zoología de los invertebrados*. Mc Graw -Hill, México. 114 p.
- SÁENZ, M. R.; DE LA LLANA, A. A. 1990. *Entomología Sistemática*. Universidad Nacional Agraria. Managua, Nicaragua.
- SÁNCHEZ, N.; AMAT, G. 2005. Diversidad de la Fauna de Artrópodos Terrestres en el Humedal Jaboque, Bogotá-Colombia. *Caldasia* 27 (1): 311-329.
- SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. 1965. Un análisis de la prueba de la variación para la normalidad. *Biometrika* 52 (3): 591-611.
- SEMLITSCH, R. D.; BODIE, J. R. 1998. Are small, isolated wetlands expendable? *Conservation Biology* 1129-1133.
- STENECK, R. 2000. Functional groups. pp. 121-139. En: Levin, S. A. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. 4666 p.
- STEPHENS, M. A. 1970. Use of the Kolmogorov-Smirnov, Cramer-von Mises and related statistics without extensive tables. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 32:115-122.
- TAKAMI, Y.; KOSHIO, C. H.; ISHI, M.; FUJII, H.; HIDAKA, T.; SHIMIZU, I. 2004. Genetic diversity and structure of urban populations of *Pieris* butterflies assessed using amplified fragment length polymorphism. *Molecular Ecology* 13: 245-258.
- TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. 2005. *Borrór and Delong' introduction to the study of insects*. Thompson Brooks/Cole, México, D. F.
- VAN VELZER, H. 1991. Prioridades para la conservación de los Andes Colombianos. Seminario sobre ecosistemas de montaña tropicales. IUBS. *Memorias Univ. Cauca*. 58 p.
- WITTMANN, F.; ANHUF, D.; JUNK, W. J. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology* 18: 805-820.
- WORRES, M.; KLINGE, H.; REVILLA, J. D.; MARTIUS, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 3: 553-564.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3ª ed. Prentice Hall.