

## Artropofauna en necromasa de dos especies de frailejones en diferentes estados sucesionales de Páramo Andino

Arthropods in necromass of two rosette plants species in different successional stages of Andean Páramo

LAURA P. ERASO-PUENTES<sup>1</sup> y ÁNGELA R. AMARILLO-SUÁREZ<sup>2</sup>

**Resumen:** Los páramos han sufrido transformaciones de paisaje, relacionadas con la ocupación antrópica con fines de vivienda y de actividades agropecuarias, dejando a su paso áreas en diferentes estados sucesionales, alternadas con vegetación natural. Los frailejones son un tipo de planta con gran éxito en el poblamiento de los páramos y se constituyen en modelos ideales para la comprensión de la regeneración de comunidades paramunas. Debido a que los artrópodos constituyen un elemento fundamental dentro de diferentes procesos ecológicos en estas comunidades, se comparó la variación taxonómica y funcional de la artropofauna asociada a la necromasa de *Espeletia argentea* y *E. grandiflora*, haciendo énfasis en Coleoptera e Hymenoptera, en un área sin intervención y dos áreas con diferente estado de sucesión en el páramo de Cruz Verde (Colombia). La mayor riqueza, abundancia y diversidad de artrópodos, se encontró en *E. argentea* del área sin intervención. Se presentaron diferencias altamente significativas entre la abundancia de individuos de la artropofauna establecida en cada una de las tres áreas de estudio y en cada una de las dos especies de frailejón. Los órdenes Coleoptera e Hymenoptera, presentaron mayor diversidad en *E. argentea* del área sin intervención. Coleoptera presentó diferencias altamente significativas entre la abundancia de individuos por morfotipo, mientras que los morfotipos de Hymenoptera no. Estudios como este permiten la comprensión de las interacciones insecto-planta y su relación con procesos de transformación y sucesión en el páramo andino.

**Palabras clave:** Artrópodos. *Espeletia argentea*. *Espeletia grandiflora*. Interacciones insecto-planta. Sucesiones. Ecosistemas Altoandinos.

**Abstract:** The paramos have been affected by landscape changes related to anthropogenic practices to establish rural settlements and farming. Such transformation has produced areas at different successional stages, mixed with natural vegetation. Frailejones are a species of plant very successful in the paramos, and an ideal model to the understanding of the processes of regeneration of communities. Because arthropods are key players in the variety of ecological processes in these communities, the taxonomic and functional diversity of arthropofauna associated to the necromass of *Espeletia argentea* and *E. grandiflora*, were compared emphasizing in Coleoptera and Hymenoptera, in a not transformed area and two areas at different successional stages in the Cruz Verde paramo (Colombia). The highest richness, abundance and diversity of arthropods were found in *E. argentea* in the not transformed area. There were highly significant differences between the abundance of individuals established in the three study areas and in the two species of frailejón. Coleoptera and Hymenoptera had the higher diversity in *E. argentea* in the not transformed area. Coleoptera showed highly significant differences in the abundance of individuals by morphotypes. Meanwhile such differences were not found for Hymenoptera. Studies like this permit a better comprehension of the insect-plant interactions and its relationship with the transformation of the Andean paramo.

**Key words:** Arthropods. *Espeletia argentea*. *Espeletia grandiflora*. Plant-insect interactions. Successions. High Andean ecosystems.

### Introducción

Los páramos, principales ecosistemas de alta montaña en los Andes de Sur América, han estado sujetos a transformaciones de su paisaje por agroecosistemas, por quemas de vegetación para la regeneración de pastos para ganado y por la ocupación antrópica (Etter y Villa 2000; Verweij 1995; Luteyn 1992). Tradicionalmente, en los páramos de Colombia se concentran prácticas como la ganadería de altura y la instalación de cultivos de diversos productos (Rangel 2000). Después de los usos y disturbios a los que son sometidos los páramos, los estudios sobre las tasas de su regeneración estiman que después de 8 a 10 años de sucesión sus características son bastante similares a las condiciones del páramo regenerado (Ferberwerda 1987; Luteyn 1992; Jaimes y Sarmiento 2002; Sarmiento *et al.* 2003).

En la Cordillera Oriental colombiana, el páramo de Cruz Verde ha sido transformado profundamente por la extensión

de la frontera agrícola, dejando mosaicos de áreas en diferentes etapas de cultivo y regeneración, alternados con parcelas de vegetación natural (Rangel 2000). De esta manera se da paso a una fase dinámica y activa de sucesión-regeneración iniciada por la colonización de especies pioneras (Monasterio 2002). Los frailejones (*Espeletia* spp.), están entre las formas que tienen mayor éxito en el poblamiento de los ambientes y climas más extremos, debido a su diversidad de arquitecturas, patrones de crecimiento y estrategias reproductivas, lo que les permite configurar una gran diversidad de interacciones ecológicas y formaciones vegetales (Monasterio 1980).

Los artrópodos, constituyen elementos fundamentales en procesos ecológicos como la polinización, dispersión, el control de otras especies de las que se alimentan, herbivoría, entre otros (Amat y Vargas 1991; Amat *et al.* 2007). En el páramo, la artropofauna tiene una gran representatividad, ya que por su tamaño y alta plasticidad se adaptan a condiciones

<sup>1</sup> Ecóloga. Pontificia Universidad Javeriana, Transversal 4 No. 42-00 Ed. Rafael Arboleda. Piso 8. Bogotá D.C., Colombia. [erasolaura@hotmail.com](mailto:erasolaura@hotmail.com), autor para correspondencia. <sup>2</sup> Ph. D. Departamento de Ecología y Territorio. Pontificia Universidad Javeriana, Transversal 4 No. 42-00 Ed. Rafael Arboleda. Piso 8. Bogotá D.C., Colombia. [amarillo@javeriana.edu.co](mailto:amarillo@javeriana.edu.co).

ambientales difíciles (Vargas *et al.* 2004) como las bajas temperaturas y asociaciones a plantas de donde obtienen alimento y protección (Sømme 1986). Por su parte, los frailejones constituyen un hábitat importante para la artropofauna que utiliza el reservorio de alimentos de la roseta viva, el pelo denso de las hojas y la necromasa como albergue, sitio de búsqueda de alimento y protección (Sturm y Rangel 1985). El abrigo de hojas muertas o necromasa de *Espeletia argentea* Humboldt & Bonpland (1809) y *Espeletia grandiflora* Humboldt & Bonpland (1809), constituye un hábitat importante para diferentes artrópodos, ya que presenta microclimas sin cambios bruscos de radiación, temperatura y humedad, y ofrece refugio, alimentación y vivienda (Sturm y Rangel 1985; Sendoya y Bonilla 2005).

Los estudios previos sobre artropofauna en páramos se han centrado en la caracterización de especies (Sturm 1990; Sturm 1995), taxonomía de grupos (Andrade y Amat 1996; Moret 2003; Camero-R. 2003), interacciones insecto-planta (Sturm y Rangel 1985; Páez de Rojas 2002; Sendoya y Bonilla 2005; Fagua y Bonilla 2005; Fagua y González 2006) y los efectos provocados por cambios antrópicos en el ecosistema (Herrera y Ruíz 1981; Mora-Osejo y Sturm 1995; Salinas *et al.* 2013). En este estudio, se caracterizó y comparó la artropofauna asociada a la necromasa de *E. argentea* y *E. grandiflora* entre un área sin intervención, un área con 10-12 años de sucesión y otra con 30 años de sucesión, en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Colombia). Además, debido a que insectos de los órdenes Coleoptera e Hymenoptera constituyen grupos altamente diversos, de amplia distribución y de amplitud trófica (Camero-R. 2003; Martínez 2005), se comparó su diversidad taxonómica y funcional, a nivel de morfotipos.

### Materiales y métodos

**Área de estudio.** Se encuentra sobre la Cordillera Oriental entre los 3.300 y 3.500 m.s.n.m en el predio “La Bolsa”; 4°35'13.89"N 73°59'40.55"O, en el páramo de Cruz Verde, vereda San Francisco (Municipio de Choachí). Corresponde a una zona geomorfológicamente plana, con régimen de lluvias monomodal, temperatura media anual de 8,4°C, suelos en su mayoría de tipo “humíferos de páramo”, vegetación compuesta principalmente de pajonales, frailejonales, matorrales, prados y chuscales (Cárdenas y Moreno 1993; Jaimes y Sarmiento 2002; Vanegas 2001). El predio “La Bolsa” cuenta con aproximadamente 350 hectáreas, en las cuales se han instalado pastos para ganado. Sin embargo, durante los últimos 30 años, grandes áreas del predio se han dejado en descanso con el fin de mantener zonas de conservación. A medida que las áreas con antiguos pastos para ganado han empezado procesos de regeneración, han quedado zonas en diferentes estados de sucesión ideales para la realización de este estudio.

**Especies de estudio.** La primera especie *Espeletia argentea* Humboldt & Bonpland 1809 (Asteraceae), es conocida como el frailejón plateado. Se encuentra en páramos de los Andes de Colombia y de Mérida en Venezuela (Standley 1915). Presenta una forma de crecimiento arrosetada y suele ser encontrada en áreas de fuerte disturbio antrópico. De acuerdo con Jaimes y Sarmiento (2002), en zonas como cultivos, pastos abandonados y de sucesión del páramo de Cruz Verde, *E. argentea* comienza a aparecer a los seis años y alcanza su máximo de cobertura a los ocho. La segunda especie, *Espeletia*

*grandiflora* Humboldt & Bonpland 1809 (Asteraceae), también está ampliamente distribuida en los páramos de los Andes de Colombia y de Mérida en Venezuela (Standley 1915). Su arquitectura favorece la acumulación de necromasa en pie, la cual la protege de las bajas temperaturas y la congelación (Sendoya y Bonilla 2005). Es resistente y agresiva, con amplios rangos de tolerancia que le permite crecer en sitios húmedos, secos, entre rocas, con diversas especies vegetales y en sitios alterados como cultivos y pastos abandonados (Rangel y Sturm 1995).

**Muestreo.** Inicialmente se identificaron zonas en donde las quemadas de vegetación natural, la instalación de pastos para ganado y su posterior abandono, han dado paso a áreas con sucesiones secundarias, paulatinamente colonizadas por *E. argentea* y *E. grandiflora*. En julio de 2012, se ubicó un área de 10-12 años de sucesión, otra de 30 años de sucesión y un área sin intervención. De acuerdo con fotografías áreas revisadas e información de la comunidad local, se pudo determinar que el área sin intervención si bien no era prístina, nunca ha sido sometida a cambios antrópicos de gran escala como quemadas o actividades agropecuarias. Para cada área, se seleccionaron al azar cinco individuos adultos de cada una de las especies de frailejón. Se definieron como adultos, los individuos que presentaban inflorescencias en pie o cicatrices visibles de inflorescencias de floraciones pasadas (Vanegas 2001). Dado que los individuos pueden variar en edad, se seleccionaron individuos de tamaños similares en cada especie, para cada estado sucesional.

De cada especie e individuo de frailejón, se colectó el equivalente a 3,78 litros de necromasa, siempre asociada a la parte más basal del individuo. Con el fin de evitar la pérdida de artrópodos en el momento de la colecta, se ubicó debajo de cada planta, un plástico blanco impregnado con alcohol, de manera que se pudieran capturar los artrópodos que a éste se fijaran. En total se colectaron 30 muestras (cinco por cada especie de frailejón en cada una de las tres áreas de estudio). La necromasa recolectada se llevó al laboratorio de Ecología Evolutiva y Conservación de la Facultad de Estudios Ambientales y Rurales de la Pontificia Universidad Javeriana, y se mantuvo a -4°C. Cada resto vegetal fue descongelado y cepillado con un pincel fino, extrayendo la artropofauna con pinzas entomológicas. Los individuos extraídos fueron etiquetados y preservados en frascos herméticos con alcohol al 70%.

**Identificación de artrópodos y análisis de datos.** La identificación taxonómica de los individuos adultos colectados y la determinación de los gremios tróficos, para la artropofauna en general, Coleoptera e Hymenoptera, se realizó mediante las claves de Borror y White (1970), White (1983), Lawrence *et al.* (1999), y Fernández y Sharkey (2006). Para el caso de Borror y White, las identificaciones a familias se actualizaron con la taxonomía de Insecta tal y como aparece en The Tree of Life Project (<http://tolweb.org/>). La representatividad del muestreo, se evaluó mediante el estimador Chao 1 a través del programa EstimateS v7.5 (Colwell 2005). El estimador Chao 1 es el más riguroso cuando se tienen datos de abundancia, como es el caso de este estudio. Chao 1 permite determinar qué tan completo ha sido el muestreo realizado, a través de la estimación de especies raras con abundancia total de 1 individuo (“singletons”) o 2 individuos (“doubletons”) (Chao 2005).

La estimación de la diversidad para la artropofauna en general, coleópteros e himenópteros, en cada área y especie de frailejón, se realizó mediante el programa PAST (Hammer *et al.* 2001). Para la determinación de las diferencias en diversidad taxonómica y funcional entre las comunidades de artrópodos en la necromasa de frailejones, se realizaron dos tipos de análisis: el primero con el objetivo de comparar las variaciones entre los tres estados sucesionales y el segundo para comparar las variaciones entre *E. grandiflora* y *E. argentea*. Para ambos casos, la diversidad se analizó mediante el índice de Shannon ( $H = -\sum ni/n \ln (ni/n)$ ), donde  $ni$  = número de individuos de cada especie,  $n$ =número total de individuos, y  $\ln$ =logaritmo natural. La dominancia se analizó mediante el índice de Simpson ( $Simpson = 1-\sum (ni/n)^2$ ), donde  $ni$  = número de individuos de cada especie, y  $n$  = número total de individuos. La equitatividad se analizó mediante el índice de Pielou ( $J = H/\ln(S)$ ), donde  $S$  = número máximo de especies en la muestra (Magurran 1988). Además, se determinaron las similitudes taxonómicas entre las comunidades de artrópodos de las distintas áreas y especies de frailejón, mediante

el índice de Bray-Curtis que hace comparaciones a partir de las abundancias de individuos por orden para la artropofauna en general y por morfotipo para Coleoptera e Hymenoptera. Finalmente, para evaluar las diferencias en la abundancia de individuos y en la riqueza de órdenes para la artropofauna en general y de morfotipo para Coleoptera e Hymenoptera, entre áreas de estudio y entre especies de frailejón, se realizaron pruebas de chi cuadrado de Pearson ( $\chi^2 = \sum (o-e)^2/e$ ) donde  $o$  = frecuencia observada, y  $e$  = frecuencias esperadas. Dado que en uno de los análisis se comparan dos muestras (especies de frailejón), se aplicó la corrección de Yates (Fowler y Cohen 1986).

## Resultados y discusión

**Generalidades sobre la artropofauna.** En total se colectaron 3126 individuos agrupados en 22 órdenes. En la Tabla 1 se presenta el número de individuos por orden, colectados en las 30 muestras del páramo de Cruz Verde. En general, los órdenes más representativos en abundancia de individuos

**Tabla 1.** Abundancia de individuos por orden de artropofauna asociada a la necromasa de dos especies de frailejones (*Espeletia grandiflora* y *Espeletia argentea*) en tres áreas de estudio (área sin intervención, estado 30 años en sucesión y estado 10-12 años en sucesión) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Orden	Área sin intervención		10-12 años en sucesión		30 años en sucesión		Total
	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	
<b>Arachnida</b>							
Acari	237	428	312	247	288	136	1648
Araneae	18	48	16	22	7	13	124
Opiliones	0	7	3	2	2	2	16
Pseudoscorpionida	0	3	1	1	0	3	8
<b>Myriapoda</b>							
Chordeumatida	5	29	6	19	7	15	81
Geophilomorpha	0	1	0	0	0	0	1
Polyxenida	40	75	19	16	12	4	166
Polyzoniida	0	5	0	0	0	0	5
Scolopendromorpha	0	4	0	0	0	1	5
Siphonophorida	0	7	0	0	0	1	8
<b>Crustacea</b>							
Isopoda	7	43	2	2	1	1	56
<b>Hexapoda</b>							
Blattodea	21	43	9	3	10	1	87
Coleoptera	36	14	18	16	90	6	180
Collembola	57	32	52	44	142	9	336
Dermaptera	6	0	2	0	8	0	16
Diptera	5	10	7	8	7	1	38
Hemiptera	6	66	9	157	10	62	310
Hymenoptera	2	7	3	3	1	5	21
Lepidoptera	0	0	0	0	3	0	3
Orthoptera	0	1	0	0	0	0	1
Thysanoptera	0	1	0	0	0	0	1
Thysanura	9	0	0	1	3	2	15
Total	449	824	459	541	591	262	3.126

fueron Acari con 1648 individuos, Collembola con 336, Hemiptera con 310 y Coleoptera con 180, mientras que los de menor abundancia fueron Polyzoniida y Scolopendromorpha con 5 individuos cada uno, Lepidoptera con 3 individuos, y Geophilomorpha, Orthoptera y Thysanoptera con 1 individuo cada uno. La cantidad de individuos y órdenes capturados, representan altos valores de abundancia y riqueza, comparados con los resultados de otros estudios sobre artropofauna asociada a necromasa de frailejones, como los de Alzáte (2010), Páez de Rojas (2002), y Sendoya y Bonilla (2005). En cuanto a la composición de la artropofauna, los resultados de los estudios mencionados y este estudio son similares en términos generales, con una dominancia de Acari, Collembola y Coleoptera, y con la diferencia de que en este estudio se destaca la alta abundancia de hemípteros en *E. argentea*.

En este estudio se capturaron un total de 22 órdenes, que comparado con los 25 órdenes estimados por Chao 1, indican que la muestra fue representativa.

#### Variación de la artropofauna entre estados sucesionales.

En general, la riqueza de órdenes y la abundancia de individuos por orden de la artropofauna encontrada, fueron mayores en el área sin intervención (Tabla 2). Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas en la riqueza ( $\chi^2 = 1$ ; g.l = 2;  $P > 0,05$ ), pero sí en la abundancia ( $\chi^2 = 395,03$ ; g.l = 42;  $P < 0,01$ ). Acari, Collembola, Coleoptera y Hemiptera, fueron los órdenes con mayores valores de abundancia en las tres áreas. Siguiendo la tendencia en donde los mayores valores de riqueza, diversidad y abundancia se presentaron en el área sin intervención, esta fue también la única área en donde estuvieron presentes los órdenes Geophilomorpha, Orthoptera, Thysanoptera y Polyzoniida. Los miriápodos Geophilomorpha y Polyzoniida habitan principalmente el suelo y la materia vegetal en descomposición. El primero es un taxón de ciempiés típicamente depredador (Lewis 1981), mientras que el segundo es un taxón de milpiés de hábitos detritívoros (Blower 1985). El estado de 30 años en sucesión fue el único que presentó el orden Lepidoptera con un solo individuo. Finalmente, el estado 10-12 años en sucesión no presentó ningún orden exclusivo. Sin embargo, no hay clara explicación que permita establecer por qué estos órdenes se encontraron sólo en ciertos estados sucesionales. Para ello sería necesario un estudio detallado y de mayor duración sobre las especies y su funcionalidad dentro de la necromasa de los frailejones. Los índices de diversidad, equitatividad y dominancia, mantuvieron la tendencia mencionada, siendo el área sin intervención la que presentó los mayores valores en comparación con los estados 30 y 10-12 años en sucesión (Tabla 2).

Esta tendencia, puede ser debida a que la vegetación que lleva mayor tiempo establecida en un lugar ofrece mayor estabilidad ambiental, generando una mayor estabilidad y diversidad de la artropofauna específica que se asocia a esta vegetación (Siemann *et al.* 1999; Brown 1984; Paquin y Coderre 1997; Montilla *et al.* 2002) y posiblemente una mayor heterogeneidad ambiental. De esta manera el área sin intervenciones antrópicas de gran escala, presenta asociaciones vegetales propias del páramo, instaladas allí durante largos períodos de tiempo y a la que se ha asociado una artropofauna específica (Brown 1984; Sturm 1990). Por otro lado, las dos áreas en sucesión secundaria han sufrido quemadas de su vegetación nativa, dando paso a la colonización de especies pioneras y generalistas. En estas áreas se presenta una dominancia de pajonales, prados y turberas, las cuales son reemplazadas paulatinamente por otras especies a medida que avanza la sucesión, pero que significan una reducción en la diversidad de la vegetación original, influyendo en la disminución de la riqueza de órdenes de su artropofauna asociada (Brown 1984; Rangel 2000; Jaimes y Sarmiento 2002; Monasterio 2002). En resumen, la complejidad de la matriz en la que se encuentran insertos *E. grandiflora* y *E. argentea*, puede influir en la diversidad, riqueza y abundancia de los artrópodos al interior de los frailejones ya que ésta facilita en mayor o menor medida el tránsito de los artrópodos entre los frailejones y otras especies de plantas. Así, los frailejones son un refugio permanente de especies residentes y hábitats de paso para especies visitantes (Paquin y Coderre 1977; Sturm 1990).

El índice de Bray-Curtis mostró alta similaridad de órdenes de artropofauna entre estados sucesionales, resultando mayor similitud entre el área sin intervención y el estado 10-12 años ( $\geq 90\%$ ), y este grupo asociado al área de 30 años ( $\geq 74\%$ ). Estas asociaciones pueden deberse a que el estado 30 años en sucesión presentó la menor abundancia de individuos, mientras que el área sin intervención y el estado 10-12 años en sucesión mostraron mayor similitud y abundancia.

#### Variación de la artropofauna entre especies de frailejones.

La riqueza de órdenes y la abundancia de individuos por orden de la artropofauna encontrada, fueron mayores en *E. argentea* (Tabla 3). Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas para los valores de riqueza ( $\chi^2 = 0,47$ ; g.l = 1;  $P > 0,05$ ), pero sí en la abundancia de individuos por orden ( $\chi^2 = 483,26$ ; g.l = 21;  $P < 0,01$ ). Los órdenes con mayor abundancia de individuos en *E. grandiflora* fueron Acari (837), Collembola (251), y Polyxenida (71), y en *E. argentea* fueron Acari (811), Collembola (85), y Polyxenida (95). Además, en *E. grandiflora*, el orden Coleoptera tam-

**Tabla 2.** Valores de los índices de riqueza, abundancia, diversidad, dominancia y equitatividad de la artropofauna, para cada área de estudio (área sin intervención y los dos estados sucesionales) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Índices	Área sin intervención	10-12 años en sucesión	30 años en sucesión
Riqueza (Órdenes)	21	15	18
Individuos (Abundancia)	1.273	1.001	852
Dominancia Simpson (1-D)	0,7025	0,6467	0,7002
Diversidad Shannon (H)	1,853	1,533	1,676
Equitatividad (J)	0,5995	0,553	0,5692

**Tabla 3.** Valores de los índices de riqueza, abundancia, diversidad, dominancia y equitatividad de la artropofauna, para *E. grandiflora* y *E. argentea* en cada área de estudio (área sin intervención y los dos estados sucesionales) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Índices	Área sin intervención		10-12 años en sucesión		30 años en sucesión	
	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>
Riqueza (Familias)	13	19	14	13	14	15
Individuos (Abundancia)	449	824	459	541	591	262
Dominancia Simpson (1-D)	0,6858	0,7043	0,5198	0,6969	0,6808	0,6662
Diversidad Shannon (H)	1,672	1,845	1,297	1,568	1,517	1,568
Equitatividad (J)	0,6519	0,6158	0,4789	0,5942	0,5472	0,5654

bién presentó alta abundancia de individuos (144), mientras que Geophilomorpha, Polyzoniida, Scolopendromorpha, Siphonophorida, Orthoptera y Thysanoptera no estuvieron presentes. Para *E. argentea*, los órdenes Hemiptera y Araneae también presentaron alta abundancia de individuos, mientras que Dermaptera y Lepidoptera no presentaron ningún individuo. Los índices de diversidad, equitatividad y dominancia, mostraron que *E. argentea* del área sin intervención presentó los mayores valores. *E. grandiflora* del estado 10-12 años en sucesión presentó la menor diversidad, equitatividad y dominancia (Tabla 3).

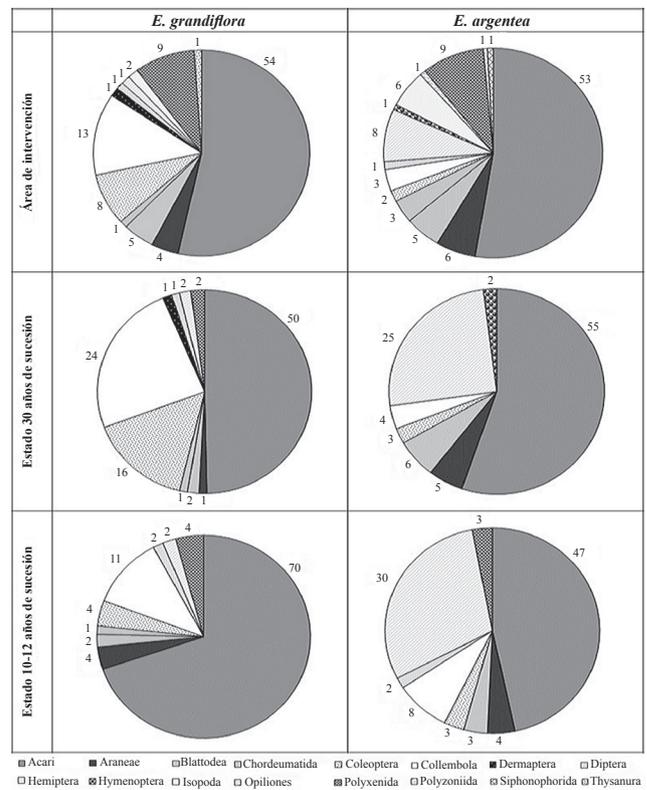
Pocos artrópodos logran adaptarse a las difíciles condiciones climáticas de ecosistemas como el páramo, es por eso que buscan hábitats que los protejan de estas condiciones para sobrevivir (Sømme 1986). Por ejemplo, Sendoya y Bonilla (2005) y Bonilla *et al.* (2005), muestran que los mayores espacios entre las hojas muertas de la necromasa de *E. grandiflora* dejan expuesta a la artropofauna a las condiciones ambientales del páramo, lo cual puede influir en la disminución de su abundancia. Esta es una posible razón para explicar por qué a pesar de que *E. grandiflora* es una planta de mayor porte, presentó menos abundancia de individuos en comparación con *E. argentea*. Además, cabe mencionar que en parte de la necromasa muestreada de *E. grandiflora*, se encontraron residuos de resina (sustancia frecuente en la roseta viva del frailejón), lo cual puede ser un obstáculo para la colonización de artrópodos saprófagos en la necromasa (Sturm 1990).

Otros estudios demuestran la importancia de la distancia entre la necromasa de los frailejones y el suelo (Smith 1979; Sturm y Rangel 1985; Barberena y Aide 2003). La cercanía con el suelo permite un fácil acceso de la edafofauna a la planta, generando una amplia diversidad que incluye a los artrópodos que habitan permanentemente la necromasa y los artrópodos del suelo que llegan a ella. Esta relación siempre va a ser más estrecha entre el suelo y la necromasa de *E. argentea* que es sésil. También, la necromasa mantiene una alta humedad en el interior de la planta y en la capa superior del suelo que está alrededor de la base de la planta, lo que influye en los procesos de descomposición de las hojas que representan una importante fuente de alimento y nutrientes para las especies saprófagas, las cuales a su vez son alimento de especies depredadoras y parasitoides, formando complejas cadenas alimenticias.

El índice de Bray-Curtis mostró alta similaridad de órdenes de artropofauna entre los individuos de *E. grandiflora* del área sin intervención y el estado 10-12 años ( $\geq 82\%$ ), y entre este grupo y el del estado de 30 años ( $\geq 77\%$ ). Este índice

también mostró alta similaridad de órdenes de artropofauna entre los individuos de *E. argentea* de los estados 30 años y 10-12 años ( $\geq 64\%$ ), y este grupo asociado al área sin intervención ( $\geq 56\%$ ). Las asociaciones en *E. argentea* pueden deberse que los estados 30 años y 10-12 años en sucesión, han estado sometidos a procesos similares como quemas, sucesión secundaria y colonización de especies vegetales y artrópodos.

Comparando la abundancia relativa y la composición de la artropofauna en distintas áreas y muestras, tanto entre los estados sucesionales como entre las especies de frailejones, se consideraron solo los órdenes con cinco o más individuos (16 órdenes). De estas comparaciones se deduce: (1) Acari se encontró en los tres estados sucesionales y en las dos especies de frailejón con más del 40% de la abundancia total. (2) Coleoptera y Collembola presentaron mayor abundancia



**Figura 1.** Porcentajes de abundancia de individuos por orden para cada área de estudio (el área sin intervención y los dos estados sucesionales) y para las dos especies de frailejones (*E. grandiflora* y *E. argentea*) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

en *E. grandiflora* que en *E. argentea*, en los tres estados sucesionales. (3) La mayor abundancia de Hemiptera fue en *E. argentea* del estado sucesional 10-12 años, siendo este el segundo porcentaje más elevado después de Acari. (4) Entre más reciente el estado sucesional, mayor la abundancia de Hemiptera en *E. argentea*. (5) Chordeumatida presentó mayor abundancia en *E. argentea* que en *E. grandiflora*, en los tres estados sucesionales. (6) Collembola fue uno de los órdenes más abundante en *E. grandiflora*. (7) Hymenoptera solo estuvo representado en *E. argentea*, ya que en *E. grandiflora* se registraron menos de cinco individuos (Fig. 1).

De otra parte, los altos valores de riqueza de órdenes y de abundancia de individuos registrados en este estudio pueden explicarse por la relativa estabilidad climática que ofrece la necromasa (Sturm 1995; Sømme 1986). Modelos de abundancia hacen referencia a que las especies no son igualmente abundantes en las comunidades, sino que por lo general se encuentran unas pocas especies muy abundantes y una gran mayoría con unos pocos individuos (Magurran 1988), mismo patrón que se observa en los resultados de este estudio y que permite explicar las diferencias altamente significativas en la abundancia de individuos por orden entre los tres estados sucesionales y entre las dos especies de frailejones. En este estudio, la alta abundancia de Acari y Collembola

podría explicarse por su asociación al suelo y por sus hábitos saprófagos que de acuerdo con Sturm (1995) inciden en el aumento del tamaño poblacional, al aumentar los recursos por mayor acumulación de materia en descomposición. Hemiptera y Coleoptera también presentaron alta abundancia de individuos, lo cual puede explicarse debido a que son órdenes con especies de una gran movilidad y amplitud trófica, permitiéndoles tener amplios rangos de distribución en función de sus presas ó su alimento (Paquin y Coderre 1977; Sturm 1990).

**Variación taxonómica y funcional de Coleoptera en diferentes especies de frailejones y estados sucesionales.** Se colectaron un total de 180 individuos, agrupados en 9 familias y 24 morfotipos (Tabla 4). La familia Coccinellidae fue la más abundante (111 individuos), seguida por Curculionidae (22), Lathridiidae (14) y Staphylinidae (13). La menor abundancia de individuos se presentó en las familias Bostrichidae y Chrysomelidae con un individuo cada una. En general, para los resultados de Coleoptera, se resalta la presencia de 6 taxones con abundancias de un individuo lo cual puede significar que la comunidad de artropofauna es bastante específica para los estados y especies analizados.

**Tabla 4.** Abundancia de individuos por morfotipo de Coleoptera en *E. grandiflora* y *E. argentea* presentes en cada área de estudio (área sin intervención y los dos estados sucesionales) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Familia / morfotipo	Área sin intervención		10-12 años en sucesión		30 años en sucesión		Total
	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	
Bostrichidae morfo. 1	1	0	0	0	0	0	1
Carabidae morfo. 1	7	0	1	0	0	0	8
Carabidae morfo. 2	0	0	0	0	1	0	1
Chrysomelidae morfo. 1	0	0	0	1	0	0	1
Coccinellidae morfo. 1	11	0	12	6	82	0	111
Curculionidae morfo. 1	3	0	0	0	0	0	3
Curculionidae morfo. 2	0	1	0	0	0	0	1
Curculionidae morfo. 3	0	1	0	0	0	0	1
Curculionidae morfo. 4	0	2	0	0	0	0	2
Curculionidae morfo. 5	0	1	1	0	0	0	2
Curculionidae morfo. 6	0	1	0	5	0	0	6
Curculionidae morfo. 7	0	0	1	0	0	2	3
Curculionidae morfo. 8	0	0	0	0	0	2	2
Curculionidae morfo. 9	0	0	1	0	1	0	2
Endomychidae morfo. 1	4	0	0	0	0	0	4
Lathridiidae morfo. 1	5	0	1	0	5	0	11
Lathridiidae morfo. 2	2	0	0	1	0	0	3
Scydmaenidae morfo. 1	0	0	1	1	0	0	2
Staphylinidae morfo. 1	1	0	0	0	1	0	2
Staphylinidae morfo. 2	2	3	0	1	0	0	6
Staphylinidae morfo. 3	0	0	0	0	0	1	1
Staphylinidae morfo. 4	0	1	0	0	0	1	2
Zopheridae morfo. 1	0	2	0	0	0	0	2
Zopheridae morfo. 2	0	2	0	1	0	0	3
Total	36	14	18	16	90	6	180

**Tabla 5.** Valores de los índices de riqueza, abundancia, diversidad, dominancia y equitatividad de morfotipos del orden Coleoptera asociadas a la necromasa de *E. grandiflora* y *E. argentea* en cada área de estudio (área sin intervención y los dos estados sucesionales) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Índices	Área sin intervención		10-12 años en sucesión		30 años en sucesión	
	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>
Riqueza (Órdenes)	9	9	7	7	5	4
Individuos (Abundancia)	36	14	18	16	90	6
Dominancia Simpson (1-D)	0,8225	0,8673	0,537	0,7422	0,1664	0,7222
Diversidad Shannon (H)	1,926	2,107	1,234	1,598	0,3954	1,33
Equitatividad (J)	0,8767	0,9587	0,634	0,8211	0,2457	0,9591

Las familias de Coleoptera encontradas en este estudio (Curculionidae, Carabidae y Staphylinidae), son similares a las encontradas en estudios como los de Sturm (1995), Páez de Rojas (2002), y Sendoya y Bonilla (2005), en *E. grandiflora*, y el estudio de Alzáte (2010) en *E. hartwegiana*. En general los coleópteros pueden estar distribuidos en una gran cantidad de hábitats, presentar hábitos diurnos y nocturnos y tener todo tipo de preferencias alimenticias, dependiendo de la especie (White 1983; Barberena y Aide 2003). Especies de este orden, han logrado adaptarse a las condiciones extremas del páramo, en lo relativo a metabolismo, desarrollo y comportamiento (Sømme 1986).

La riqueza de morfotipos de coleópteros entre estados sucesionales fue mayor en el área sin intervención, y su abundancia por morfotipos arrojó diferencias altamente significativas ( $\chi^2=128,91$ ; g.l = 46;  $P < 0,01$ ). Cuando se comparó la abundancia de estos morfotipos entre especies de frailejones, esta fue mayor en *E. grandiflora*, y su abundancia por morfotipo también arrojó diferencias altamente significativas ( $\chi^2 = 121,61$ ; g.l = 23;  $P < 0,01$ ).

Los índices de diversidad de morfotipos de Coleoptera (Tabla 5), mostraron una mayor diversidad para *E. grandiflora* y *E. argentea* en el área sin intervención, mientras que

una menor diversidad en *E. grandiflora* en el estado 30 años en sucesión. Con el índice de Bray-Curtis no se obtuvo similitud de morfotipos de Coleoptera entre estados sucesionales, resultando un grupo de asociación entre el área sin intervención y el estado 10-12 años (47%), y este grupo asociado a 30 años ( $\geq 26\%$ ). Este índice no arrojó similitud de morfotipos de Coleoptera entre las especies de frailejones. Tanto para *E. grandiflora* como para *E. argentea*, resultó un grupo de asociación entre el área sin intervención y el estado 10-12 años con resultados de Bray-Curtis de 49% y de 23%, respectivamente, y este grupo asociado a 30 años con resultados de Bray-Curtis de 25% y de 10%, respectivamente. Las diferencias altamente significativas encontradas para las abundancias de individuos de Coleoptera, pueden explicarse por la alta abundancia de Coccinellidae comparada con las demás familias encontradas. Coccinellidae presentó un único morfotipo de alta abundancia con 111 individuos de un total de 180 coleópteros, lo que representa más de la mitad de los ejemplares colectados (la mayoría presente en el estado 30 años en sucesión y en *E. grandiflora*).

**Variación taxonómica y funcional de Hymenoptera en diferentes especies de frailejones y estados sucesionales.**

**Tabla 6.** Abundancia de individuos por morfotipo de Hymenoptera en *E. grandiflora* y *E. argentea* presentes en cada área de estudio (área sin intervención y los dos estados sucesionales) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Familia / morfotipo	Área sin intervención		10-12 años en sucesión		30 años en sucesión		Total
	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	
Ceraphronidae morfo. 1	0	0	1	0	0	0	1
Diapriidae morfo. 1	0	0	0	1	0	0	1
Diapriidae morfo. 2	1	0	0	0	0	0	1
Diapriidae morfo. 3	0	1	0	1	0	0	2
Diapriidae morfo. 4	0	1	0	1	0	0	2
Figitidae morfo. 1	0	1	0	0	0	0	1
Formicidae morfo. 1	0	0	0	0	0	4	4
Ichneumonidae morfo. 1	1	1	0	0	0	0	2
Ichneumonidae morfo. 2	0	0	1	0	0	0	1
Scelionidae/T. morfo. 1	0	0	0	0	1	1	2
Scelionidae/S. morfo. 1	0	1	1	0	0	0	2
Scelionidae/S. morfo. 2	0	1	0	0	0	0	1
Platygastridae morfo. 1	0	1	0	0	0	0	1
Total	2	7	1	5	3	3	21

**Tabla 7.** Valores de los índices de riqueza, abundancia, diversidad, dominancia y equitatividad de morfotipos del orden Hymenoptera asociadas a la necromasa de *E. grandiflora* y *E. argentea* en cada área de estudio (área sin intervención y los dos estados sucesionales) en el páramo de Cruz Verde (Choachí, Cundinamarca).

Índices	Área sin intervención		10-12 años en sucesión		30 años en sucesión	
	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>	<i>Espeletia grandiflora</i>	<i>Espeletia argentea</i>
Riqueza (Órdenes)	2	7	3	3	1	2
Individuos (Abundancia)	2	7	3	3	1	5
Dominancia Simpson (1-D)	0,5	0,8571	0,6667	0,6667	0	0,32
Diversidad Shannon (H)	0,6931	1,946	1,099	1,099	0	0,5004
Equitatividad (J)	1	1	1	1	0	0,7219

Se colectaron 21 individuos, agrupados en 7 familias y 13 morfotipos (Tabla 6). Las familias Diapriidae y Scelionidae fueron las que presentaron mayor abundancia con apenas 5 individuos cada una, y siendo en su mayoría de hábitos parasitoides. Hymenoptera presentan 7 de sus taxones con abundancias de un individuo, lo cual puede significar que la artropofauna posee altas singularidades en composición de especies.

La composición y presencia de Hymenoptera en la necromasa de frailejones de páramo se puede relacionar con la abundancia de grupos a los que pueden parasitar tales como Diptera y Hemiptera, entre otros (Fernández y Sharkey 2006). Hymenoptera se encuentra entre los grupos más diversos e importantes debido a su riqueza y a su diversidad biológica, que incluye organismos fitófagos, carnívoros, entomófagos, depredadores, mutualistas, parasitoides e hiperparasitoides (Arias 2004). La familia Scelionidae encontrada en este estudio, comprende especialmente especies endoparasitos idiobiontes (oófagos) que se desarrollan completamente dentro del huevo de hospederos como chinches, mariposas y polillas, moscas, grillos, escarabajos y algunas arañas (Arias 2004; Fernández y Sharkey 2006), todos también presentes en la necromasa de los frailejones.

La riqueza de morfotipos de himenópteros fue mayor en el área sin intervención, mientras que su abundancia por morfotipos no arrojó diferencias significativas ( $\chi^2 = 33,25$ ; g.l = 24;  $P > 0,05$ ). Cuando se comparó la abundancia de estos morfotipos entre especies de frailejones, ésta fue mayor en *E. argentea*, mientras que su abundancia por morfotipo no arrojó diferencias significativas ( $\chi^2 = 13,65$ ; g.l = 12;  $P > 0,05$ ).

Los resultados de los índices de diversidad de morfotipos de Hymenoptera (Tabla 7), mostraron una mayor diversidad en *E. argentea* del área sin intervención, mientras que la menor diversidad se presentó en *E. grandiflora* del estado 30 años en sucesión. Con el índice de Bray-Curtis no se obtuvo similitud de morfotipos de Hymenoptera entre estados sucesionales, resultando un grupo de asociación entre el área sin intervención y el estado 10-12 años (4%), y este grupo asociado a 30 años ( $\geq 1\%$ ). Tampoco existió similitud de morfotipos de Hymenoptera entre las especies de frailejones. Para *E. grandiflora* el índice de Bray-Curtis arrojó 0% en similitud. Para *E. argentea*, resultó un grupo de asociación entre el área sin intervención y el estado 10-12 años con resultados de (40%) y este grupo con 30 años arrojó 0% en similitud. Las mayores variaciones se deben a las diferencias entre las abundancias de individuos. Para este caso el morfotipo 1 de Formicidae presentó la mayor abundancia de individuos (la mayoría presentes en el estado 30 años en

sucesión y en *E. argentea*). Los morfotipos de Formicidae y Scelionidae son ápteros, lo cual puede explicar su mayor relación con el suelo y con la necromasa. Sin embargo, en general Hymenoptera presentó muy pocos individuos en la necromasa de los frailejones lo cual puede estar relacionado con la gran movilidad por diferentes nichos y especies vegetales de los morfotipos con alas capturados (Fernández y Sharkey 2006). Dado que los valores de riqueza y de número de individuos fueron bastante bajos, merecería especial atención la realización de un muestreo mucho más amplio con el objetivo de determinar la permanencia de este patrón.

### Conclusiones

Este estudio determinó que existe una mayor riqueza, abundancia y diversidad de la artropofauna en general y de las familias de Hymenoptera y Coleoptera, en la necromasa de *E. argentea* muestreada en el área sin intervención. Igualmente la abundancia de individuos en las tres áreas de estudio y en las dos especies de frailejones, presentó diferencias altamente significativas para la artropofauna general y en Coleoptera, mientras que para Hymenoptera la abundancia de individuos entre las tres áreas de estudio y las dos especies de frailejones no presentó diferencias significativas.

La composición de artrópodos encontrados en las tres áreas de estudio fue similar, mientras que los morfotipos de los órdenes Hymenoptera y Coleoptera encontrados en las tres áreas de estudio no tuvieron similitudes. Esta conclusión, muestra la necesidad de profundizar en investigación sobre los artrópodos que se establecen en frailejones de diferentes estados en sucesión en páramos, pues si bien a partir de grandes grupos taxonómicos como los órdenes no siempre se logra demostrar diferencias de composición y funcionalidad de artrópodos en el ecosistema, identificaciones taxonómicas por ejemplo a morfotipos o especies si logran mostrar las variaciones en las relaciones entre vegetación, artrópodos y ecosistemas perturbados. Este estudio ofrece un tema novedoso dentro de la investigación relacionada con el conocimiento del páramo andino, al relacionar sus procesos de sucesión con la diversidad taxonómica y funcional de artropofauna que se establece en cada momento de la sucesión. Los resultados de la determinación en las variaciones de la composición taxonómica y estructural de la artropofauna asociada a la necromasa de dos especies de frailejones, que han colonizado áreas del páramo en condiciones naturales y después de ser intervenidas, aportan además información sobre las relaciones y funciones que se cumplen en la interacción artropofauna - especies vegetales.

### Agradecimientos

A la Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Laboratorio de Ecología Evolutiva y Conservación, por brindar apoyo logístico y financiero para este estudio. Andrés Etter, Santiago Bustamante y Augusto Repizo suministraron valiosos comentarios que permitieron una mejor ejecución del proyecto y mejorar la versión preliminar del manuscrito. El señor José Alver y su familia ofrecieron su tiempo y autorización para la realización del trabajo de campo, en su predio. Revisores anónimos realizaron precisiones y sugerencias valiosas que mejoraron la versión final del documento.

### Literatura citada

- ALZATE, N. F. 2010. Insectos asociados a la necromasa de frailejón (*Espeletia hartwegiana* Cuatrec), en un páramo de Villamaría, Caldas. *Revista Agronomía* 18 (1): 59-68.
- AMAT, G.; VARGAS RÍOS, O. 1991. Caracterización de microhabitats de la artropofauna en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza. Cundinamarca, Colombia. *Caldasia* 16 (79): 539-550.
- AMAT, G. G.; ANDRADE-C., M. G.; AMAT, E. C. (Eds). 2007. Libro Rojo de Invertebrados Terrestres de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. 216 p.
- ANDRADE, M. G.; AMAT, G. 1996. Un estudio regional de las mariposas alto andinas de la Cordillera Oriental de Colombia. En: Andrade, M. G.; Amat, G., Fernández, F. (Eds). *Insectos de Colombia. Estudios escogidos. Vol. I. Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales. Centro Editorial Javeriano (CEJA)*.
- ARIAS, T. 2004. La superfamilia Platigastroidea (Hymenoptera) en Colombia. pp. 351-432. En: Fernández, F.; Andrade, G.; Amat, G. (Eds.). *Insectos de Colombia. Vol. 3. Universidad Nacional de Colombia-Instituto Humboldt, Bogotá D. C.*
- BARBERENA-ARIAS, M. F.; AIDE, T. M. 2003. Species diversity and trophic composition of litter insects during plant secondary succession. *Caribbean Journal of Science* 39 (2): 161-169.
- BLOWER, J. G. 1985. Millipedes synopses of the British fauna (N.S.) 35: 1-242
- BONILLA, M. A.; SENDOYA, S.; TRUJILLO, L.; DÍAZ, A. 2005. Relaciones alométricas en la roseta y la necromasa de *Espeletia grandiflora* en el páramo El Granizo. pp. 323-243. En: Bonilla, M. A. (Ed.). *Estrategias adaptativas de plantas de páramo y de bosque alto andino en la Cordillera Oriental de Colombia. Unibiblos, Bogotá, Colombia.*
- BORROR, D. J.; WHITE, R. E. 1970. A field guide to Insects. America north of Mexico. Peterson Field Guides.
- BROWN, V. K. 1984. Secondary Succession: Insect-Plant Relationships. *BioScience* 34 (11): 710-716.
- CAMERO-R., E. 2003. Caracterización de la fauna de Carábidos (Coleoptera: Carabidae) en un perfil altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27 (105): 491-516.
- CÁRDENAS, G.; MORENO, G. 1993. Características foliares adaptativas en 6 comunidades vegetales del páramo de Cruz Verde (Cundinamarca). Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- CHAO, A. 2005. Species richness estimation. pp. 7909-7916. In: N. Balakrishnan, C. B. Read, and B. Vidakovic, eds. *Encyclopedia of Statistical Sciences*. New York, Wiley.
- COLWELL, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5.1 User's Guide and application. University Connecticut, Storrs. EE.UU.
- ETTER, A.; VILLA, L. A. 2000. Andean forest and farming systems in part of the Eastern Cordillera (Colombia). *Mountain Research and Development* 20 (3): 236-243.
- FAGUA, J. C.; BONILLA, M. A. 2005. Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. En: Bonilla, M. A. (Ed). *Estrategias adaptativas de plantas de páramo y de bosque alto andino en la Cordillera Oriental de Colombia. Unibiblos, Bogotá, Colombia.*
- FAGUA, J. C.; GONZÁLEZ, V. H. 2006. Growth rates, reproductive phenology, and pollination ecology of *Espeletia grandiflora* (Asteraceae), a giant andean caulescent rosette. *Plant Biology* 9 (1): 127-135.
- FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. 2006. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Editorial Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- FERWERDA, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass páramo in the Colombian Cordillera Oriental. Internal Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory. Department of Palynology and Palaeo/Actuo-Ecology. University of Amsterdam.
- FOWLER, J.; COHEN, L. 1986. *Statistics for Ornithologists*. BTO Guide No. 22. British Trust for Ornithology, Tring.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis.
- HERRERA, R.; RUIZ, F. 1981. Algunos aspectos de la ecología y de los efectos inmediatos del fuego sobre la artropofauna asociada a *Espeletia grandiflora* H. et B. Páramo de Monserrate. Bogotá. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia.
- JAIMES, V.; SARMIENTO, L. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera oriental de Colombia. *Ecotrópicos* 15 (1): 61-74.
- LAWRENCE, J. F.; HASTINGS, A. M.; DALLWITZ, M. J.; PAINE, T. A.; ZURCHER, E. J. 1999. 'Beetles of the World: A Key and Information System for Families and Subfamilies.' Version 1.0 for MS-Windows. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.
- LEWIS, J. E. 1981. *The biology of Centipedes*. Cambridge, Cambridge University Press, Inglaterra.
- LUTEYN, J. L. 1992. Páramos: Why study them? pp. 1-14. En: Balslev, H.; Luteyn, J. (Eds.). *Páramo: An andean ecosystem under human influence*. Academic Press. London, England.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, EE.UU.
- MARTÍNEZ, C. 2005. Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 546 p.
- MONASTERIO, M. 1980. Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. pp. 15-27. En: Monasterio, M. (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. 2002. Evolución y transformación de los páramos en la cordillera de Mérida: paisajes naturales y culturales. pp. 99-109. En: Mujica, E. (Ed.). *Paisajes Culturales en los Andes*. UNESCO, Lima, Perú.
- MONTILLA, M.; MONASTERIO, M.; SARMIENTO, L. 2002. Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo. *Ecotrópicos* 15 (1): 75-84.
- MORA-OSEJO, L. E.; STURM, H. 1995. *Estudios Ecológicos del Páramo y el Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia*. ACCEFN. Colección J. A. Lleras. No. 6. Bogotá, Colombia.
- MORET, P. 2003. Clave de identificación para los géneros de Carabidae (Coleoptera) presentes en los páramos del Ecuador y del

- sur de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 29 (2): 185-190.
- PÁEZ DE ROJAS, L. E. 2002. Estudio comparativo de la entomofauna asociada a *Espeletopsis corymbosa* en páramo y paramillo en los alrededores de la Sabana de Bogotá. Trabajo de pregrado. Facultad de Ciencias. Carrera de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- PAQUIN, P.; CODERRE, D. 1997. Changes in soil macroarthropod communities in relation to forest maturation through three successional stages in the Canadian boreal forest. *Oecologia* 112 (1): 104-111.
- RANGEL, O. (Ed.). 2000. Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- RANGEL, O.; STURM, H. 1995. Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la artropofauna asociada en regiones paramunas de la Cordillera Oriental. En: Mora-Osejo, L. E.; Sturm, H. (Eds.). *Estudios Ecológicos del Páramo y el Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia*. ACCEFN. Colección J. A. Lleras. No. 6. Bogotá, Colombia.
- SALINAS, C.; FUENTES, L. S.; HERNÁNDEZ, L. 2013. Caracterización de los lepidópteros fitófagos asociados a la herbivoría de frailejones en la microcuenca de la quebrada Calostros del Parque Nacional Natural Chingaza. *Revista Mutis* 3 (1): 1-22.
- SARMIENTO, L.; LLAMBI, L. D.; ESCALONA, A.; MARQUEZ, N. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession in the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166: 63-74.
- SENDOYA, S.; BONILLA, M. A. 2005. La necromasa de *Espeletia grandiflora* como hábitat de la artropofauna de páramo. pp. 197-224. En: Bonilla, M. A. (Ed.). *Estrategias adaptativas de plantas de páramo y de bosque alto andino en la Cordillera Oriental de Colombia*. Unibiblos, Bogotá, Colombia.
- SIEMANN, E.; HAARSTAD, J.; TILMAN, D. 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22: 406-414.
- SMITH, A. P. 1979. Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), and Andean caulescent rosette species. *Biotropica* 11 (1): 43-47.
- SØMME, L. 1986. Tolerance to low temperatures and desiccation in insects from Andean Páramos. *Arctic and Alpine Research* 18 (3): 253-259.
- STANDLEY, P. C. 1915. The genus *Espeletia*. *American Journal of Botany* 2 (9): 468-486.
- STURM, H. 1990. Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones y los animales de la región del páramo andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 17 (67): 667-685.
- STURM, H. 1995. Fauna. pp. 71-87. En: Mora-Osejo, L.E.; Sturm, H. (Eds.). *Estudios ecológicos del páramo y el bosque altoandino Cordillera Oriental de Colombia*. ACCEFN. Colección J. A. Lleras. No. 6. Bogotá, Colombia.
- STURM, H.; RANGEL, O. 1985. *Ecología de los páramos andinos: Una visión preliminar integrada*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. En: Hammen, T. van der.; Pérez P., A.; Pinto E., P. (Eds.). 1983. *La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque Los Nevados (Introducción y datos iniciales)*. *Estudios de ecosistemas tropoandinos 1*. Cramer, Vaduz.
- TREE OF LIFE WEB PROJECT. 2002. *Insecta*. Insecta. Version 01 January 2002 (under construction). <http://tolweb.org/Insecta/8205/2002.01.01> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- VANEGAS, M. V. 2001. Estructura poblacional y fenología de *Espeletia argentea* H. & B. en campos cultivados del páramo de Cruz Verde (Cundinamarca, Colombia). Tesis de posgrado. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- VARGAS, O.; JAIMES, V.; CASTELLANOS, L.; MORA, J. 2004. Propuesta de actividades de investigación para los páramos de Colombia Proyecto páramo Andino - Bogotá Universidad Nacional de Colombia Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt. 31 p.
- VERWEIJ, P. A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the páramo of Los Nevados National Park, Colombia.
- WHITE, R. E. 1983. A field guide to the beetles: of North America. Peterson Field Guides. EE.UU. 384 p.

Recibido: 10-nov-2014 • Aceptado: 24-feb-2016

Citación sugerida:

ERASO-PUENTES, L. P.; AMARILLO-SUÁREZ, Á. R. 2016. Artropofauna en necromasa de dos especies de frailejones en diferentes estados sucesionales de Páramo Andino. *Revista Colombiana de Entomología* 42 (1): 81-90. Enero-Junio 2016. ISSN 0120-0488.