

CARACTERIZACION DE MICROHABITATS DE LA ARTRPOFAUNA EN PARAMOS DEL PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA CUNDINAMARCA, COLOMBIA.

GERMÁN AMAT GARCÍA
ORLANDO VARGAS RÍOS

Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS). Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. A.A. 56710. Santafé de Bogotá, Colombia.

Resumen

Se identificaron y describieron 10 microhábitats ocupados por la artrópofauna en un fraylejonal-pajonal típico del Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca). Los microhábitats descritos se derivan de los principales biotipos de la vegetación observados (caulirrosulas, macollas, bambusoides y tapetes de criptógamas), de los horizontes del suelo y de sustratos aparecidos por la alteración del páramo (sustratos de roca, estiércol bovino).

Las comunidades de la artrópofauna estudiada se caracterizan por la riqueza en especies de coleóptera y díptera, las cuales conforman el 40% de la totalidad de especies registradas. De aproximadamente 85 especies, el 40% procede de microhábitats derivados de sustratos vivos y de la necromasa de *Espeletia grandiflora*. Finalmente, se analizan los factores determinantes de los procesos de ocupación de estos microhábitats por los organismos.

Abstract

The microhabitats occupied by the arthropofauna in sites abounding in typical communities of giant rosette plants (Espeletiinae: *Compositae*) and tussock grasses were characterized and described. The microhabitats herein described come from the principal observed biotopes of vegetation (caulirrosula, tussock, bamboo-shaped and criptogam carpets), from soil horizons and substrata appearing as a result of temperature factor and heth disturbance (rocky substratum, bovine dung).

The arthropofauna community herein canvassed is featured by its abundance of coleóptera and díptera making up 40% of the total number of species. From nearly 85 species, 40% are coming from microhabitats derived both from alive substratum and from *Espeletia grandiflora* necromass. Lastly, the most relevant factors of occupancy of such microhabitats by the organisms are explained.

Introducción

Una de las posibles explicaciones a la diversidad de especies de artrópodos en los trópicos de alta montaña es la heterogeneidad espacial, de la cual se pueden considerar dos tipos: una heterogeneidad macroespacial, definida por diferencias en el relieve y otra microespacial relacionada con diferencias tanto en la arquitectura de la vegetación en pequeños espacios, como en la arquitectura del conjunto de las formas de vida de las especies que conforman un tipo de vegetación.

La flora y vegetación de las zonas altoandinas presenta características fisonómicas, biotipológicas y taxonómicas que son el reflejo de procesos históricos de especiación, estrategias adaptativas y de distribución. Durante las fases glaciares e

interglaciares del Pleistoceno ocurrieron drásticos cambios climáticos, los cuales estimularon y facilitaron la evolución de la vegetación andina, con su típica fisonomía, biotipología y corología. La heterogeneidad macroespacial del páramo tiene su origen en una geomorfología periglacial con un modelado glacial heredado y la microespacial en cuatro elementos: las formas de expresión adaptativa observados en los biotipos, de las plantas la conformación arquitectural de la vegetación, los procesos globales y aquellos factores de origen antrópico que generan alteración o disturbios en la conformación primaria de la vegetación.

Otro aspecto a tener en cuenta para explicar la riqueza en especies está dada por los diferentes ritmos fenológicos de los biotipos dominantes,

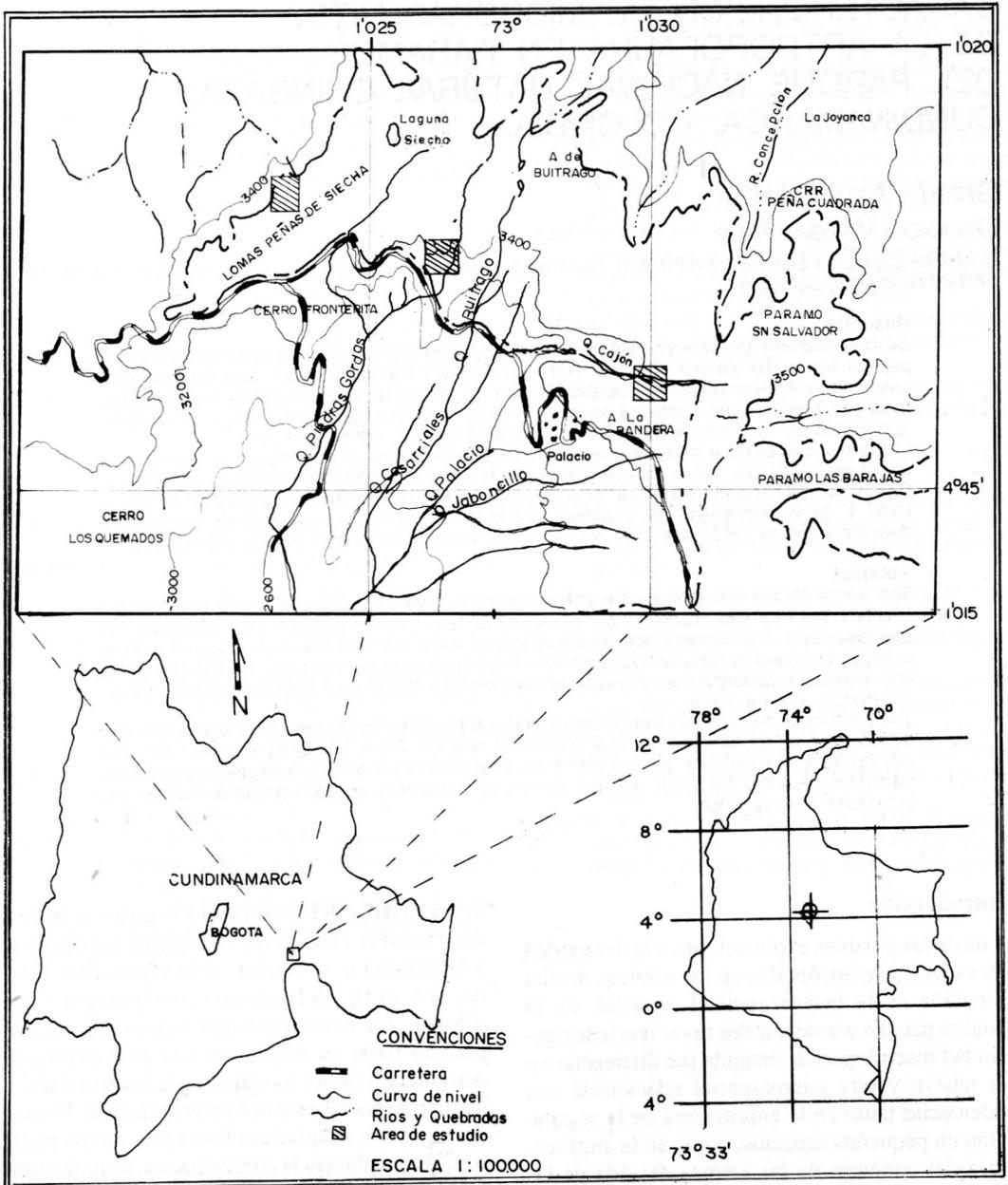


Figura 1. Area de estudio. Parque Nacional Natural Chingaza: sectores Siecha, Piedras Gordas, Palatio.

a los cuales están asociados especialmente los artrópodos. La fenofase más importante es la floración de las rosetas policárpicas de las espeleitiinae, a las que se ha asociado coevolutivamente,

una comunidad muy particular de la arthropofauna (Sturm, 1973).

Los estudios sobre la arthropofauna del páramo cuentan con las contribuciones de Bernal & Fi-

gueroa (1980). Rangel & Bernal (1980). Herrera & Ruiz (1981). Sturm (1983). Sturm & Rangel (1985). García (1987) e Infante (1987). En estos trabajos se identifican los grupos de artrópodos asociados a comunidades vegetales y a unidades de suelos; los autores proporcionan información comparable sobre distribución, abundancia y diversidad de los taxa en bosques altoandinos, páramos y áreas alteradas de la Cordillera Oriental. El presente estudio tuvo como objetivo reconocer los principales microhábitats y su artrópofauna asociada en una comunidad vegetal representativa del páramo en el Parque Nacional Natural Chingaza.

Este trabajo forma parte del programa de investigaciones en Ecología y Sistemática que se lleva a cabo en la Pontificia Universidad Javeriana (Bernal & Vargas, 1986).

Area de estudio

Los muestreos se llevaron a cabo en páramos de los sectores de Siecha, Piedras Gordas y Palacio del Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca), localizados geográficamente entre los 4° 46' y 4° 48' Latitud N. y 72° 1'024 y 73° 1'030 Longitud O, a una altitud de 3210 m.s.n.m. (Fig. 1). En el área estudiada los procesos orogénicos y los cambios climáticos han modelado un paisaje glaciar heredado. La vegetación típica es el fraylejonal-pajonal, que se establece en suelos ligeramente drenados, con horizontes superficiales humificados y que limitan el efecto de la erosión hídrica superficial. El régimen de precipitación es unimodal con un "pico" de abril a octubre y una época de menor precipitación entre diciembre y enero; la temperatura media oscila entre 10° y 7° (Guhl, 1972; Franco et al. 1989).

Metodología

El proceso metodológico comprendió las siguientes actividades:

- Observación de microhábitats mediante los principales biotipos de la vegetación y horizontes del suelo.

- Levantamiento de vegetación a partir de parcelas de 6 X 6m., para la cual se tomaron datos de estratificación, riqueza de especies por estrato y cobertura-abundancia. Según la escala de Braun-Blanquet (1979).
- Recolección de muestras vegetales para su posterior determinación taxonómica.
- Recolección de muestras de la necromasa y del suelo (horizonte A) para extracción mediante técnicas Berlesse.
- Capturas manuales de artrópodos sobre sustratos florales., caulinares, del follaje y procedentes de la vegetación muerta. Jameos dobles rozando la vegetación.
- Instalación de 15 trampas Barber en un área de 10m X 10m.

Una vez colectados los organismos se preservaron en alcohol 70% (macroartrópodos) y 30% (microartrópodos) para su registro, censo de especies y determinaciones taxonómicas. Parte del material colectado se montó en seco y se destinó a la colección de referencia de Entomología del Museo de la Pontificia Universidad Javeriana (MUJ). Los muestreos se realizaron entre septiembre y noviembre de 1988.

Resultados

DESCRIPCIÓN DE LA VEGETACIÓN. La comunidad vegetal estudiada se puede caracterizar como una asociación de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* como especies dominantes y *Swalenchloa tessellata* como especie subdominante; se caracteriza por ser una vegetación abierta, cuya fisonomía es el típico fraylejonal-pajonal de páramo propiamente dicho (Fig. 2).

Los biotipos dominantes son rosetas con caule (caulirrósculas), macollas y bambusoides de gramineas (Rivera & Vargas, 1990).

Este tipo de comunidad se encuentra en suelos cuyos gradientes hídricos cambian rápidamente su contenido de humedad, razón por la cual se mezclan biotipos de áreas bien pantanosas

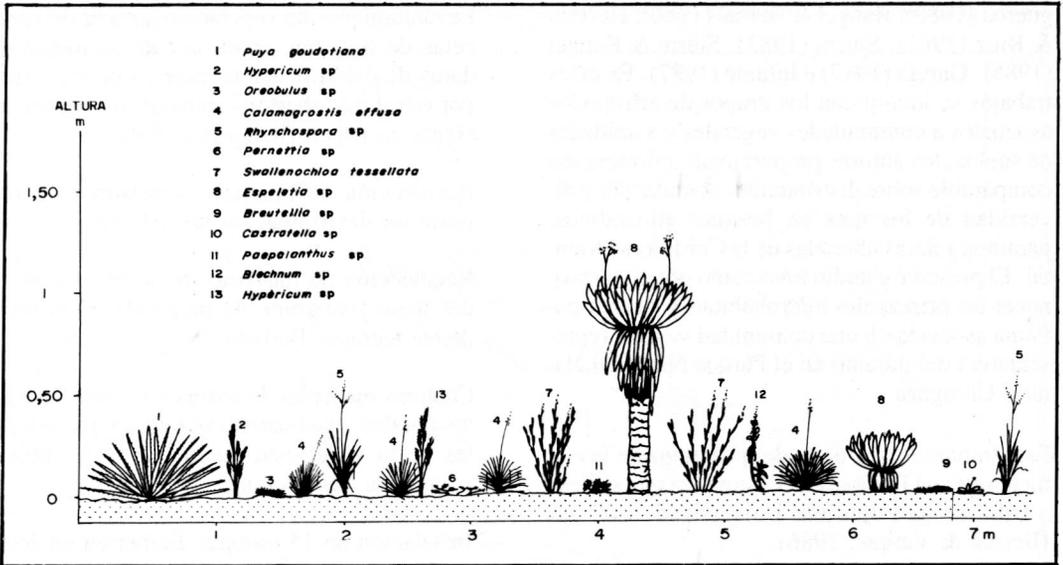


Figura 2. Perfil representativo del frailejónal-pajonal para el estudio de la artopofauna en el P.N.N. Chingaza.

(*Swallenochloa tessellata*) con biotipos de suelos escasamente drenados (*Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa*). Se observa también que la comunidad presenta alteraciones por efectos de las quemas y pastoreo.

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA VEGETACIÓN.

La comunidad de *Espeletia grandiflora* y *Calamagrostis effusa* tiene 3 estratos de vegetación: estrato arbustivo entre 0 y 1.50 m., con una cobertura del 1%; estrato herbáceo entre 0 y 50 cm., con un 70% de cobertura y el estrato rasante entre 0 y 5 cm., con un 10% de cobertura. El suelo desprovisto de vegetación apenas presenta una cobertura del 5%. Los valores de cobertura-abundancia se relacionan en la Tabla 1.

MICROHÁBITATS PREFERENCIALES. Los microhábitats identificados corresponden a aquellos espacios derivados de los biotipos de la vegetación, de los horizontes del suelo y de sustratos especiales asociados a fragmentos de roca y estiércol de ganado. Se identificaron 10 tipos de microhábitats ocupados por la artopofauna. 7 de los cuales se derivan directamente de los sustratos de la vegetación (Fig. 3):

- Inflorescencias de las caulirrósulas con tamaños entre 1 y 1.50 m.

- Metapoblaciones de hojas de caulirrósulas.
- Necromasa de rosetas y tallo monocaule de *Espeletia grandiflora*.
- Sustratos florales de macollas y bambusoides.
- Metapoblaciones de hojas macollas y bambusoides.
- Tapetes de criptógamas.
- Horizonte A del suelo.
- Necromasa de rosetas y tallo monocaule de *Espeletia grandiflora* caídos al suelo.
- Sustratos bajo piedras.
- Sustratos de estiércol.

La artopofauna procedente de los microhábitats identificados comprende aproximadamente 85 especies. Al comparar el espectro de microhábitats y su relación con la riqueza de especies, las caulirrósulas son las que presentan el mayor número de microhábitats y de especies (46.5%). Las macollas y bambusoides suministran microhábitats para el 18.5% de toda la artopofauna muestreada. El 26.7% restante de las especies de artrópodos registradas no están asociadas directamente con la vegetación.

ARTROPOFAUNA PRESENTE EN LAS CAULIRRÓSULAS.

En el interior de los capítulos de *Espeletia grandiflora* habitan individuos inmaduros y adultos,

Tabla 1. Valores de cobertura-abundancia para la comunidad de *Espeletia grandiflora* y *Swallemochloa tessellata* (Parque Nacional Natural Chingaza).

Estrato	Especie	Cobertura Abundancia	
Arbustivo	<i>Espeletia grandiflora</i>	(+)	
	<i>Espeletia grandiflora</i>	(2)	
	<i>Calamagrotis effusa</i>	(3)	
	<i>Swallemochloa tessellata</i>	(2)	
	<i>Hypericum goyanesii</i>	(1)	
Herbáceo	<i>Rhynchospora macrochaeta</i>	(1)	
	<i>Blechum loxense</i>	(1)	
	<i>Eryngium humboldtii</i>	(1)	
	<i>Geranium santanderiense</i>	(1)	
	<i>Puya goudotiana</i>	(1)	
	<i>Senecio sp.</i>	(+)	
	<i>Pernettya sp.</i>	(+)	
	<i>Senecio vaccinioides</i>	(+)	
	<i>Lycopodium sp.</i>	(+)	
	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	(+)	
	<i>Bartsia santolinaefolia</i>	(+)	
	Rasante	<i>Castratella pilloselloides</i>	(1)
		<i>Arcytophyllum muticum</i>	(1)
		<i>Pernettya prostata</i>	(1)
		<i>Oreobolus obtusangulus</i>	(1)
<i>Breutellia sp.</i>		(1)	
<i>Sphagnum spp.</i>		(1)	
<i>Blechum loxense</i>		(+)	
<i>Paspalum hirtum</i>		(+)	
<i>Geranium sibbaldioides</i>		(+)	
<i>Rhynchospora sp.</i>		(+)	
<i>Lycopodium sp.</i>		(+)	
<i>Paepalanthus cf. karstenii</i>		(+)	
<i>Espeletia grandiflora</i>		(+)	
<i>Gentiana corymbosa</i>		(+)	
<i>Polytrichum sp.</i>		(+)	
<i>Hypochoeris sessiliflora</i>		(+)	
<i>Paepalanthus sp.</i>		(+)	

(+) . igual o menor que el 1% de cobertura

- 1 entre 1% y 10%
 2 entre 10% y 25%
 3 entre 25% y 50%
 4 entre 50% y 75%
 5 entre 75% y 100%

especialmente de las familias Curculionidae (Coleoptera). Thripidae (Thysanoptera). Anthorcoridae (Heteroptera) y microlepidópteros (Tabla 2): de estos últimos se observaron en una misma inflorescencia los estadios larvario, prepupal y pupal. Es notoria la zonación espacial de los grupos mencionados en el interior del

capítulo, con gran abundancia de formas pupales (Fig. 4). En otros casos, las inflorescencias son visitadas durante los períodos de actividad de especies dípteras, como *Dilophus speletiae* (Bibionidae).

La composición de artrópodos varía según el estado de vitalidad o senescencia de las rosetas: en el primer caso, los insectos pterigotos son importantes, mientras que en las hojas senescentes y en el tallo monocaule son predominantes las formas inmaduras de Coleoptera y microartrópodos de *Acarina*, *Collembola* y *Diplura*. Hacia la parte basal, en el interior de las rosetas muertas, predominan macroartrópodos tales como opiliónidos e insectos fasmóideos como *Autolyca bogotensis*.

Especies de insectos fitófagos como *Penichrophorus luteus*: Membracidae y *Hyllotrupes sp.*: Chrysomelidae, presentan una marcada preferencia por las hojas jóvenes de las rosetas vivas de *Espeletia grandiflora*. Especies dípteras como *Urophora hodgei* Tephritidae y tipúlidos indet, encuentran igualmente asociadas a estos microhábitats.

ARTROPOFAUNA PRESENTE EN MACOLLAS Y BAMBUSOIDES. Especies consideradas como visitantes ocasionales de *Calamagrostis effusa* y biotipos bambusoides como *Swallemochloa tessellata* son aquellas pertenecientes a las familias Tachinidae (Díptera) y Satyridae (Lepidóptera). Como resultado de los jameos rasantes sobre el follaje de estos dos biotipos se encontró un total de 20 familias y aproximadamente 24 especies, 16 de las cuales pueden considerarse como las más importantes (Tabla 2).

Las especies de Díptera presentaron la mayor regularidad durante los muestreos realizados, es decir que durante todos los períodos de tiempo de captura fue el taxón de mayor constancia con relación a los demás taxa. *Diptera* también fue el grupo con los mayores valores en abundancia de individuos y riqueza de especies. El artrópodo fitófago más común en estos dos biotipos corresponde a la especie *Stenodema excelsa* de la familia Myridae (Heteroptera). Ejemplares de Apidae (Hymenoptera), como *Bombus fune-*

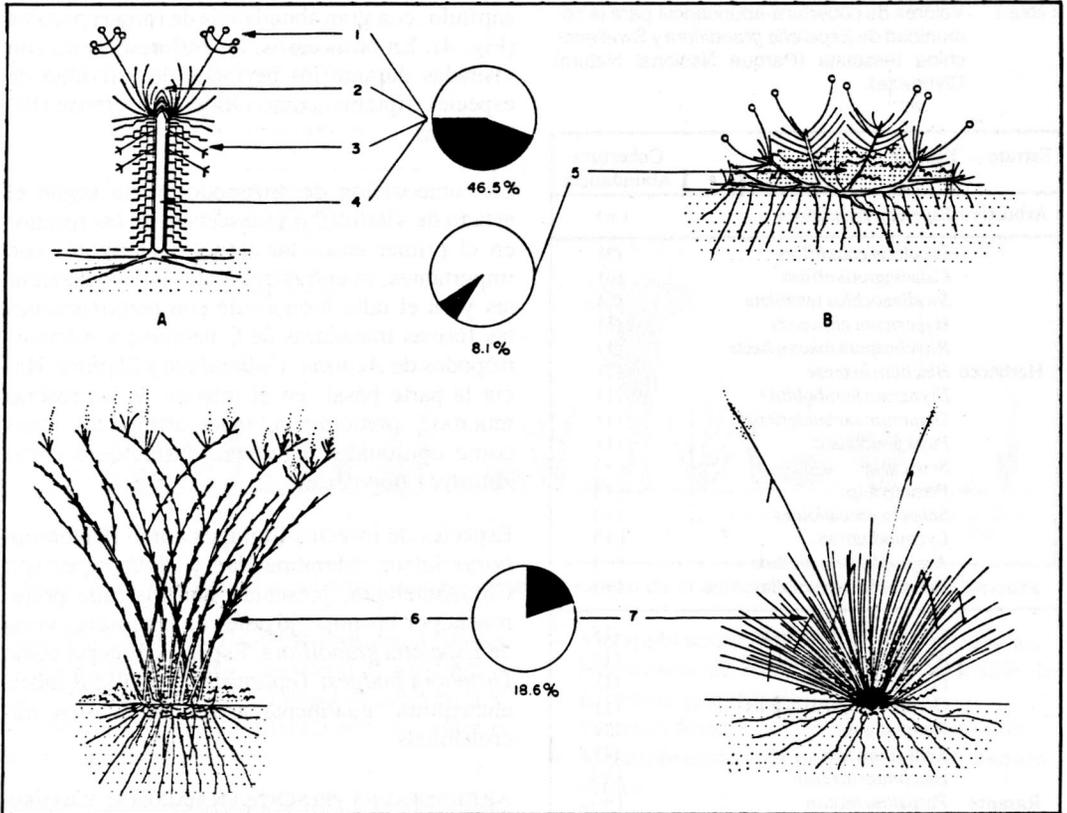


Figura 3. Porcentajes de especies de la artropofauna y procedencia de sus microhábitats. A: Caulirrosula, B: Tapete. C: Bamusoide y D: Macolla.

brisy Bombus rubicundus se capturaron al vuelo, sin embargo son consideradas como especies vistantes de sustratos florales, particularmente de *Bartsia santolinaefolia* y *Paepalanthus* spp.

ARTROPOFAUNA PRESENTE BAJO TAPETES DE CRIPTOGAMAS Y HORIZONTE A DEL SUELO. En estos dos microhábitats se concentra aproximadamente el 17.5% de las especies asociadas a la comunidad vegetal en estudio (Tabla 3), donde se aprecia una notable regularidad y abundancia de estadios inmaduros tales como larvas, pupas y ninfas de Diptera, Coleoptera, Homoptera y Lepidoptera: los macroartrópodos adultos son, en contraste, escasos en número y se reducen a especies de las familias Staphylinidae (Coleóptera) y Cryptopidae (Chilopoda).

ARTROPOFAUNA BAJO SUSTRATOS DE PIEDRA. Los microhábitats definidos por estos sustratos son los que registran el número más bajo de familias y de especies, sólo el 9% de las especies censadas en la comunidad vegetal se asocian a este tipo de microhábitat (Tabla 4). Carabidae (Coleoptera), Campodeidae (Diplura), Blattidae (Dictyoptera) y Cosmetidae (Opilionida) presentan un 90% de constancia en estos sustratos, esta medida indica el número de unidades de muestreo en los que se presenta el taxón correspondiente.

ARTROPOFAUNA EN SUSTRATOS DE ESTIÉRCOL. En las áreas de estudio la vegetación está sometida a pastoreo semipermanente, por tal razón los excrementos del ganado se convierten en mi-

Tabla 2. Composición de la artrópofauna (órdenes-familias) en caulirrosulas de *Espeletia grandiflora* H. et B. del P.N.N. Chingaza.

Microhábitat Orden	Inflorescencia	Roseta viva	Roseta muerta Tallo monocaulo
Diptera	Tipulidae Adultos Syrphidae Syrphidae. Larvas Varias familias visitantes	Varias familias indet.	Tipulidae. Larvas Tipulidae. Pupas Varias familias larvas/puparios
Coleoptera	Curculionidae. Larvas Curculionidae. Adultos	Meloidae Lycidae	Curculionidae. Larva Curculionidae. Adult 2 familias indet. larvas/pupas
Lepidoptera	Infraor. Heterocera Indeterminado (Micro-lepidóptera)	Infraor Heterocera Indeterminado	Varias familias larvas, pupas
Heteroptera Homoptera Thysanoptera Diplura Collembola	Anthocoridae Thripidae	Miridae Membracidae. Adultos	Membracidae. Adultos Thripidae Campodeidae Sminthuridae Entomobrydae
Acarina		Subor Prostigmata	Subor. Cryptostigmata (Oribatei)
Número aproximado familias por sustrato (No. aprox. spp.)	8(10)	9(12)	15(17)

crohábitats temporales de colonización por algunos componentes de la artrópofauna: entre estos figuran como los más importantes Acarina, Coleoptera con adultos de estafilínidos como *Oxytelus* sp., escarábidos coprininos y larvas vermiformes de Díptera.

Discusión y Conclusiones

La lenta descomposición de la materia orgánica es un proceso global de importancia en el ecosistema de páramo, que origina la acumulación de necromasa en pie y en suelo de la mayoría de caulirrosulas. Este factor explica, en gran medida, el alto número de especies artrópodas presentes en las áreas de estudio.

Los diferentes ritmos fenológicos de los biotipos dominantes corresponde a otro factor responsable de la presencia de especies: el período de floración observado, por ejemplo, determina que ciertas especies ajusten su ciclo de vida a

tal fenofase, todo ello indica el carácter temporal de la oferta de alimento con destino a ciertos organismos (Wolda, 1982).

A continuación se discuten factores posibles de ocupación de microhábitats por los componentes de la artrópofauna, considerados en el presente estudio como los más importantes.

Las especies de Curculionidae, Thripidae y Anthocoridae, cuyo tamaño oscila entre 0.1 y 0.25 cm., son insectos que residen en los microhábitats de los capítulos de *Espeletia grandiflora*; en estos se cumplen las distintas etapas de su desarrollo. En algunos estadios inmaduros, como por ejemplo en las larvas microlepidópteras, se observaron hábitos de forrajeo en las partes más basales de las flores femeninas; los adultos consumen preferencialmente polen. Especies pertenecientes a Díptera e Hymenoptera con individuos de tamaños entre 0.5 y 20 mm., son las más

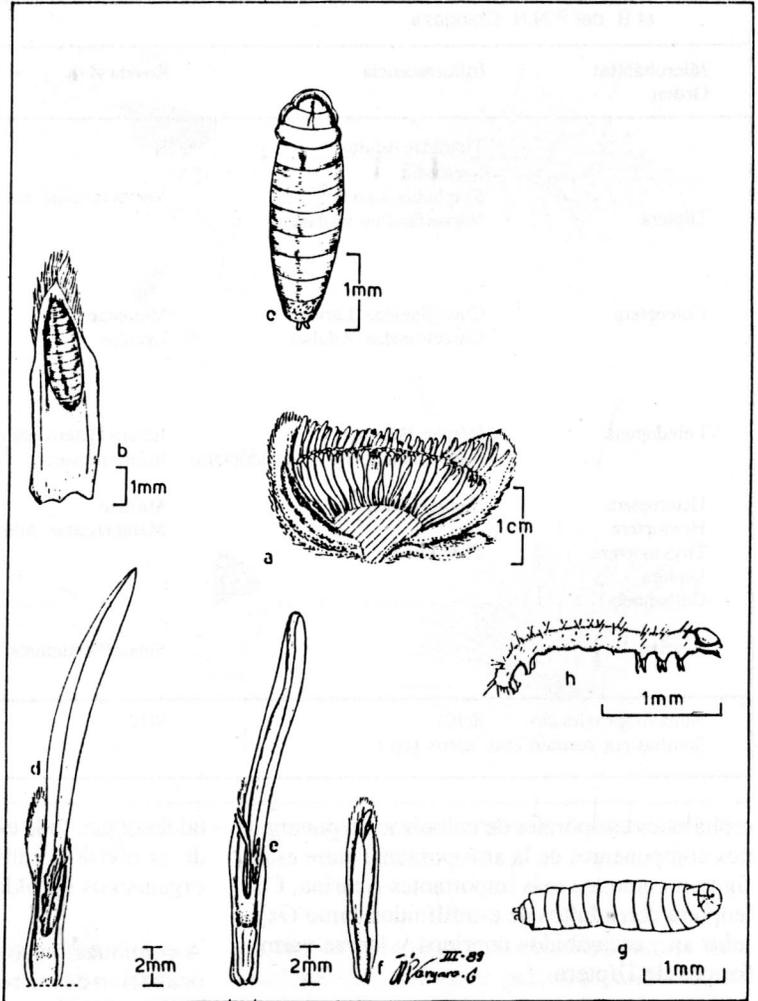


Figura 4. Características de zonación de microlepidópteros en sustratos florales de *Espeletia grandiflora*. a) Capitulo b) Pupa en bráctea interna del involucro c) Detalle pupal d-e) Flores femeninas con señales de forrajeo larvario g) Prepupa h) Larva.

importantes como visitantes florales. El bibiónido *Dilophus espeletiae*, es una de las especies más representativas del orden por su gran actividad, abundancia y frecuencia en los capítulos florales de *Espeletia grandiflora*. La conformación morfoestructural del aparato bucal sugiere hábitos nectarívoros. Sin embargo, estos microhábitats imponen ciertas restricciones a la artropofauna; en el caso de visitantes florales, parece ser determinante el grado de producción de néctar, ya que al considerar el conjunto de especies visitantes y las bajas tasas de visita por *Bombus* spp. (Apidae) se deduce una baja producción nectarina. Las especies de *Bombus* pre-

sentan unos altos requerimientos energéticos (Heinrich, 1976; Plowright & Laverty, 1984); el patrón de comportamiento de estas especies es el de acudir a plantas con una alta producción de néctar.

Las especies visitantes reconocidas en estos microhábitats están involucradas en mecanismos de polinización, pese a que Berry (1986) las califica como poco efectivas en la reproducción de otras especies de *Espeletia*. Los artrópodos residentes de pequeño tamaño no tienen gran significancia para las estrategias reproductivas de las caulirrósculas.

Tabla 3. Composición de la Artropofauna (órdenes-familias) en microhábitats del estrato herbáceo, rasante y suelo en comunidades de *Espeletia grandiflora* y *Swallenochloa tessellata*, sector Piedras Gordas.

Microhábitat Orden	Follaje	Superficie Horizonte A
Diptera	Adultos Drosophylidae	
	Tipulidae	Tipulidae Larvas
	Empididae	Varias familias indet
	Sarcophagidae	
	Chironomidae	
Coleoptera	Bombyliidae	Staphylinidae adultos
	Familia indet.	Staphylinidae Larvas
	Coccinellidae	Familia indet. Larvas adultos
Heteroptera	Miridae	
Homoptera	Membracidae adultos	Membracidae ninfas
	Coccidae	Coccidae ninfas
Hymenoptera	Infraor. Parasitica	
	Apidae	
	Varias familias indet.	
	Braconidae	
Orthoptera	Grillydae	
Thysanoptera		Thripidae
Diplura		Campodeidae
		Japygidae
Collembola		Sminthuridae
Acarina		Entomobrydae
Scolopendromorpha		Subor. Cryptostigmata
Araneida		Cryptopidae
		Varias familias indet.
Número aproximado de familias por estrato		
(No. aprox. de spp.)	20(24)	17(22)

En los microhábitats florales de vegetación con biotipos diferentes a caulirrósulas Lepidoptera, Hymenoptera y Diptera son los grupos de la artropofauna más importantes. El comportamiento de sus especies es muy activo ya que cubren en sus desplazamientos gran parte de la flor y sus movimientos son en general rápidos; Barry (1986) asocia estos rasgos a los de agentes eficaces en los mecanismos de polinización del páramo.

Para explicar la ocupación de microhábitats de las rosetas vivas, parecen importantes las prácticas de termoregulación pasiva que llevan a cabo insectos pterigotos de mediano porte, al utilizar energía calorífica reflejada de las superficies foliares, cuya fina y densa pubescencia blanca promueve estos procesos (Kevan 1975; Arroyo et al., 1986). Una adaptación sinérgica a estos mecanismos puede considerarse la coloración oscura y pilosidad en los tegumentos externos de especies pertenecientes a las familias *Melyridae*, *Lycidae*, *Chrysomelidae* y *Coccinellidae*.

Las rosetas muertas en pie y en el suelo de las caulirrósulas estudiadas son microhábitats en los cuales los artrópodos asociados no están expuestos a condiciones de stress microambiental y posiblemente a bajos niveles de predación o competencia; el aspecto más importante desde el punto de vista microclimático son los incrementos térmico y de humedad ligeramente mayores en relación con el ambiente externo. Smith (1989) comprueba la selectividad de algunos artrópodos por microhábitats derivados de sustratos de calirrésulas.

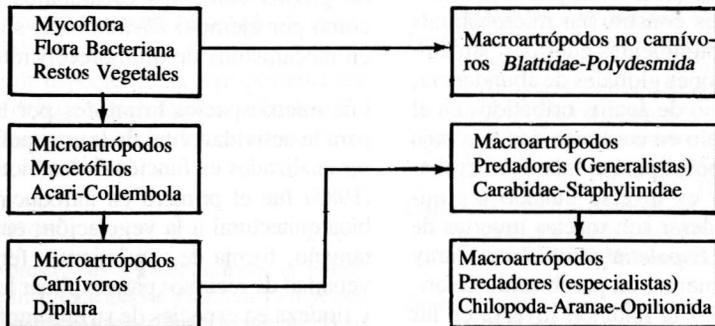


Figura 5. Relaciones tróficas entre los grupos de la artropofauna bajo sustratos de piedra y vegetación caída (Piedras Gordas. P.N.N. Chingaza).

Tabla 4. Principales taxa presentes en sustratos de piedra y vegetación caída del P.N.N. Chingaza *Grupos de alta constancia.

Orden	Familia
Collembola	Isotomidae
Diplura	* Campodeidae
Coleoptera	* Carabidae
Dyctióptera	* Blattidae
Polydesmidae	Indet.
Scolopendromorpha	Cryptopidae
Opilionidae	* Cosmetidae
No. aprox. de flias.	7
No. aprox. de spp.	7

Los microhábitats definidos a partir del follaje en pie de los bambusoides y marcollas presentan una alta riqueza en especies de Díptera. Aunque no hay explicaciones muy claras como respuesta a la alta composición en especies dípteras. Janzen et al. (1976) encontraron este mismo fenómeno en fraylejonaes de Venezuela y afirman que tanto larvas como adultos están expuestas a una predación baja.

Los microespacios derivados de los tapetes de criptógamas y el horizonte A del suelo son un espacio de común actividad para artrópodos residentes en cada uno de estos dos microhábitats; esto supone desplazamientos verticales de los individuos ocasionados por fluctuaciones diarias de temperatura, humedad o en consecución de alimento.

En cuanto a las consideraciones para la microartropofauna, los sustratos muertos en pie de caulirósulas y bambusoides constituyen microhábitats alternos a los microambientes edáficos: sin embargo, por estimaciones globales de abundancia, existe un predominio de ácaros oribátidos en el horizonte A del suelo en contraste con una baja densidad de colémbolos para el mismo microhábitat: esta relación es inversa cuando los microhábitats a considerar son rosetas muertas de caulirósulas como *Espeletia grandiflora*. Garay (1981) halló, igualmente, un predominio de oribátidos en el suelo y la relación inversa en las rosetas vivas; esto indica que tanto Acarina como Collembola, tienen especies con capaci-

dad de ocupar microhábitats diversos. Otras consideraciones sobre preferencias de microhábitats de la microartropofauna de páramo son tratadas por Van Der Hammen (1984).

En microhábitats bajo piedras se encontró el grado más alto de constancia entre los grupos de artrópodos; se destacan los macroartrópodos lignívoros y predadores. Al evaluar los hábitos alimentarios de los grupos que componen estos microhábitats, se obtuvo una aproximación de las relaciones tróficas (Fig. 5); aunque estas pueden explicar en parte la presencia de algunos de los grupos encontrados, debe considerarse, en gran medida, las variaciones térmicas o de humedad que pueden ocasionar el abandono temporal de estos microhábitats (Valentini, 1984).

La colonización de estiércol de ganado por artrópodos está regida por el grado de humedad y el estado de compactación del sustrato (Camporro & Anadon, 1984; Avila y Fernández-Sigler, 1988). La abundancia de estados larvarios de Díptera y de Coleoptera indica condiciones óptimas de humedad y compactación presentes mucho tiempo después de la deposición. Estas condiciones óptimas están dadas por pérdida de una gran parte de humedad en el excremento, por lo cual la corteza es más gruesa y seca y su interior más consistente, lo que posibilita el establecimiento de los organismos.

Koskela y Hanski (1977) sugieren modelos de sucesión de comunidades de artrópodos determinados por la edad del sustrato después de la deposición. Las formas de expresión adaptativas de grupos como los escarabajos estercoleros, como por ejemplo *Dichotomius* sp., convergen en mecanismos de quimorrección especial.

Los microespacios brindados por la vegetación para la actividad vital de la artropofauna pueden ser analizados en función de los biotipos. Lawton (1983) fue el primero en introducir el concepto bioarquitectural a la vegetación, en términos de tamaño, forma de crecimiento, fenología y diversidad de recursos para explicar la distribución y riqueza en especies de su entomofauna asociada. La arquitectura de la vegetación determina la cantidad de nichos disponibles durante los

procesos dinámicos de la sucesión vegetal. Los cambios arquitecturales hacen aparecer y desaparecer nichos cambiando las relaciones tróficas de la artropofauna. La dinámica de los nichos en el páramo depende primordialmente de los procesos de alteración de la vegetación (quema, pastoreo), de tal manera que su aparición o desaparición está ligada a la arquitectura de la vegetación en sus diferentes fases de recuperación. Muchos procesos naturales han sido afectados, como la acumulación de la materia orgánica y el régimen de microclimas. En consecuencia la disminución del volumen y distribución de los nichos ha llevado a la extinción de especies de artrópodos.

La investigación realizada permite definir las siguientes conclusiones:

- Los principales biotipos presentes en comunidades de fraylejonal-pajonal del Parque Nacional Natural Chingaza determinan la existencia de 7 microhábitats, en los que se encontró el 73% de la artropofauna.
- Gran parte de la riqueza de la artropofauna paramuna se debe a las caulirrósulas de *Espeletia grandiflora*.
- La regeneración de la vegetación de páramo, por los efectos de las prácticas de pastoreo y quemadas, genera la aparición de microhábitats especiales que son colonizados por elementos de la artropofauna.
- Coleoptera y Diptera son los taxa de Artrópoda más importantes en fraylejones-pajonales del Parque Nacional Natural Chingaza.
- La composición de la artropofauna edáfica estudiada indica que la comunidad vegetal a la cual se asocia presenta un estado de recuperación del ecosistema.
- La riqueza de especies de la artropofauna del páramo se debe en gran medida a la diversidad de nichos presentes en los diferentes biotipos de la vegetación.

Agradecimientos

Los autores expresan sus agradecimientos al Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales de Colciencias por la financiación otorgada, a los doctores Carlos Castaño, director de Parques Nacionales de Inderena y Santiago Gaviria, de la

E. A. A. B. por las facilidades operativas proporcionadas, al Pr. Dr. Helmuth Sturm (U. de Hildesheim, Alemania), por la revisión del material colectado y la revisión final, a las doctoras Amanda Bernal (Natural History Museum, N. Y.) y Clara Chamorro (U. Nal. de Colombia) por las correcciones y sugerencias al manuscrito. Expresamos también nuestro agradecimiento a los profesores de la Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS) de la U. Javeriana por su apoyo y colaboración constante y al estudiante de tesis Danilo Salas (Depto. de Biología, U. Javeriana), por su colaboración efectiva durante la fase de campo.

Literatura citada

- ARROYO, M., SQUEO F. & D. LAFRANCO 1987. Polinización biótica en Los Andes de Chile: Avances hacia una síntesis. *Anal. del IV Congreso Latinoamericano de Botánica*. Medellín-Col. II: 55-76.
- AVILA, J., A. FERNANDEZ-SIGLER 1988. Influencia de la textura del excremento en la distribución y abundancia de algunas especies de escarabaeidos coprófagos en el sur de la Península Ibérica. *Elitron* 2(1): 27-36.
- BARRY, P. 1986. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* en los páramos venezolanos. *Anal. del IV Congreso Latinoamericano de Botánica*. Medellín, Colombia. II: 55-76.
- BERNAL, H., & O. VARGAS. 1986. Perfil de programa de investigaciones para el desarrollo de la Ecología y la Sistemática en la Pontificia Universidad Javeriana. Depto. de Biología. Bogotá-Colombia.
- BERNAL, C. & C. FIGUEROA 1980. Estudio ecológico y comparativo de la entomofauna en un bosque altoandino y un páramo localizado en la región de Monserrate. Bogotá. Tesis Universidad Nacional de Colombia.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología*. Blume ed. Madrid.
- CAMPORRO, C. 1984. Variación de la comunidad de Coleópteros coprófagos (Hydrophilidae y Scarabaeidae) a lo largo del proceso de degradación de la boñiga. *Rev. de Biol. de la U. de Oviedo* 2: 143-153.
- FRANCO, P. 1982. Estudios fitoecológicos en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca). Tesis de grado. Depto. Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- GARAY, I. 1981. Le peuplement de microartropodes dans la litere sur pied de *Espeletia timotensis*. *Rev. Ecol. and Biol. Sol.* 18(2): 209-219.
- GARCIA, M. 1987. Influencia del uso del suelo sobre la mesofauna edáfica en el Páramo de Monserrate. C/marca. Tesis Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- GUHL, E. 1982. *Los páramos circundantes de la Sabana de Bogotá*. Jardín Botánico. Bogotá. 127.
- HEINRICH, B. 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Mon.* 46: 105-128.

- HERRERA, R. & F. RUIZ.** 1981. Algunos aspectos de la Ecología y de los efectos inmediatos del fuego sobre la arthropofauna asociada a *Espeletia grandiflora* H. et B. Páramo de Monserrate. Bogotá. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia.
- INFANTE, J.** 1987. Influencia del uso del suelo sobre la mesofauna edáfica en el Páramo de Chingaza. Tesis Universidad Nacional de Colombia.
- JANZEN, D. et al.** 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica* 8(3): 191-203.
- KEVAN, L.** 1983. Insects as flowers visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 407-453.
- LAWTON, J.** 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 23-39.
- PLOWRIGHT, A. & C. LAVERTY.** 1984. The ecology and sociobiology of bumblebees. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 175-199.
- RANGEL, O. & A. BERNAL.** 1980. La entomofauna asociada a tres formaciones vegetales. *Bol. Div. Depto. Biol. U. Nal.* 1(2): 34-51.
- RIVERA, D. & O. VARGAS.** 1990 Notas sobre las formas de vida de las plantas de los páramos del P.N.N. Chingaza. Cuadernos Divulgativos No. 24. Universidad Javeriana. Bogotá.
- SMITH, A.** 1979. The function of dead leaves in *Espeletia schultzei* an andean giant rosette plant. *Biotropica* 11: 43-47.
- STURM, H.** 1978. Zur ökologie der andinen Paramoregion *Biogeographica* The Hague 14: 1-121.
- 1983. Zur Bodenfauna der andinen Paramoregion. *Amazoniana* 8(1): 129-147.
- 1989. Beziehungen zwischen den Blüten einiger hochandiner Wollschöpfungspflanzen (Espeletinae, Asteraceae) und Insekten. *Studies on Neotropical Fauna and Environment.* 24(3): 137-155.
- & O. RANGEL. Ecología de los páramos andinos. Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural. Biblioteca José Jerónimo Traina No. 9. Edit. Bogotá. Universidad Nacional de Colombia.
- VALENTINIS, S.** 1984. Consideraciones ecológicas sobre algunas especies de opiliones (Arachnida). *Comunic. del Museo de Cien. Nat. "Florentino Arce" 7:* 1-16.
- VAN DER HAMMEN, T.** 1984. La Fauna de suelos en el transecto Buritaca-La Cumbre (Sierra Nevada de Santa Marta). In: *Studies on Tropical Andean Ecosystems.* J. Cramer Ed. Berlín. 2: 1-603.
- WOLDA, H.** 1982. Spacial and temporal variation in abundance in tropical animals. In: LEIGH, E. et al. *The Ecology of a Tropical Forest.* Smithsonian Institution Press. Washington. D.C.