

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/262915574>

# EFECTO DE DISTURBIOS ANTRÓPICOS EN LAS INTERACCIONES BIÓTICAS DE UN PÁRAMO HÚMEDO DE COLOMBIA

Conference Paper · May 2002

CITATIONS

0

READS

627

3 authors, including:



German Domingo Amat

National University of Colombia

94 PUBLICATIONS 568 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Orlando Vargas

National University of Colombia

147 PUBLICATIONS 998 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Environmental Assessment of Soil Restoration with two substrates of biotechnological origin in the Soratama quarry, Bogota [View project](#)



Dinámica de la vegetación en un enclave semiárido, río Chicamocha [View project](#)

# EFECTO DE DISTURBIOS ANTRÓPICOS EN LAS INTERACCIONES BIÓTICAS DE UN PÁRAMO HÚMEDO DE COLOMBIA

Diego Mauricio Trujillo-Motta, Germán Amat-García, Orlando Vargas

## RESUMEN

En un páramo húmedo del Parque Nacional Natural Chingaza se estableció un gradiente de disturbio por quema y pastoreo para el estudio de las interacciones entre el frailejón, *Espeletia killipii*; dos gorgojos, *Epistrophus cristulatus* y *Pseudanthonus* sp., y el coatí de montaña, *Nasua olivacea*.

El 93% del total de larvas y el 79% del total de adultos de *E. cristulatus* se localiza en la parte superior del tallo y en el punto vegetativo de los frailejones. El 17.7% del total de larvas de *Pseudanthonus* sp. encontradas en los frailejones vivos se ubican en la parte inferior de los tallos. El restante 82.3% de larvas de *Pseudanthonus* sp. se localizan en los troncos muertos de *E. killipii*. Estos resultados permiten afirmar que los gorgojos explotan recursos diferentes, lo que indica una marcada exclusión competitiva.

Se demostró indirectamente la interacción entre *N. olivacea* y *E. cristulatus* por medio de la correlación entre el número de daños ocasionados por el coatí a los frailejones y el número de larvas y adultos de *E. cristulatus* encontrados en estas plantas ( $r_s > 0.5$ ;  $p < 0.05$ ).

Se concluyó que los disturbios antrópicos por fuego y pastoreo favorecen el crecimiento de las poblaciones de *E. cristulatus* (la relación *E. cristulatus* - plantas vivas de *E. killipii* es directamente proporcional a la intensidad de los disturbios) debido a la reducción en el número de *Pseudanthonus* sp. (la relación *Pseudanthonus* sp. - plantas muertas de *E. killipii* disminuye con la intensidad de los disturbios).

**Palabras clave:** coatí, disturbios, frailejón, gorgojos, interacciones, páramo.

## ABSTRACT

We established a burning and grazing disturbance gradient in a humid paramo of the Parque Nacional Natural Chingaza for the study of the interactions between the stem rosette, *Espeletia killipii*; two weevils (*Epistrophus cristulatus* and *Pseudanthonus* sp.), and the mountain coati, *Nasua olivacea*.

93% of larvae and 79% of adults of *E. cristulatus* are located in the upper part of the stem and in the vegetative point of the *E. killipii*. Instead, 17.7% of larvae of *Pseudanthonus* sp. found in alive stem rosettes are located in the lower part of the stem. The remaining 82.3% of these larvae are located in dead trunks of *E. killipii*. These results allow to affirm that the weevils exploits different resources.

We established indirectly the interaction between *N. olivacea* and *E. cristulatus* by means of the correlation among the number of damages caused by the mountain coati to the stem rosette, and the number of larvae and adults of *E. cristulatus* found in these plants ( $r_s > 0.5$ ;  $p < 0.05$ ).

We concluded that the burning and grazing disturbances allows the growth of the populations of *E. cristulatus* (the relationship among larvae of *E. cristulatus* and alive stem rosettes is proportional to the intensity of disturbances), since the number of *Pseudanthonus* sp. is reduced (the relationship between larvae of *Pseudanthonus* sp. and dead stem rosettes decreased with the intensity of the disturbances).

**Key words:** disturbances, paramo, interactions, stem rosette, weevils, mountain coati.

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de los disturbios producen un paisaje heterogéneo y un efecto de “parches”; estos efectos pueden a su vez depender del estado de la comunidad antes del disturbio. Puesto que la estructura en el interior de los parches cambia a través del tiempo en composición de especies, edad, tamaño o estructura genética, las interacciones entre especies pueden también cambiar (Thompson 1985). Las interacciones pueden variar en su frecuencia, sus mecanismos y por tanto en los resultados que finalmente determinan la estructura de la comunidad.

Los disturbios afectan las densidades poblacionales de insectos, a menudo a través de cambios en la condición del hospedero o del hábitat del insecto, de manera que las interacciones y procesos se ven influenciados en diferentes niveles de organización (gremio, población, comunidad y ecosistema). Además, las respuestas de los insectos a cambios ambientales pueden representar mecanismos regulatorios que contribuyen a la estabilidad del ecosistema (Schowalter 1985).

Una práctica agropecuaria común en la región paramuna es el pastoreo extensivo, a menudo combinado con quemas de la vegetación natural para proveer al ganado vacuno de rebrotes de pasto frescos y más palatables (Verweij & Budde 1992, Laegaard 1992, Verweij & Kok 1995). De acuerdo con diferentes autores, las quemas, el pastoreo y demás prácticas agropecuarias son las principales actividades humanas que determinan los patrones del desarrollo en tiempo y espacio en el páramo (Pels & Verweij 1992, Vargas *et al.* en este volumen).

Ecológicamente el páramo es un sistema frágil y lento de recuperar después de perturbaciones; por lo tanto, cualquier cambio tiene un gran impacto sobre estos ecosistemas. Sin embargo, las actividades del hombre y los animales domésticos permanecen sin control y han alterado el ecosistema de manera significativa. Presiones dañinas impuestas por el hombre (talas, quemas, cultivos, pastoreo, desecación de turberas y construcción de carreteras) están amenazando los ecosistemas paramunos (Luteyn 1992, Rangel 2000).

En el presente estudio se analizan algunos aspectos de las relaciones tróficas de *Espeletia killipii* Cuatrec. var. *killipii*, un frailejón endémico del páramo en el Parque Nacional Natural Chingaza (Colombia), con dos especies de gorgojos de la subtribu Epistrophina: *Epistrophus cristulatus* Faust, 1892 y *Pseudanthonus* sp. (Coleoptera: Curculionidae), y el coatí de montaña *Nasua olivacea* (Gray) 1865 (Mammalia: Carnívora).

*E. cristulatus* se encuentra en la parte superior del tallo (base de la roseta), principalmente en el punto vegetativo de los frailejones vivos, llegando a ser un factor importante en la

mortalidad de *E. killipii*. En consecuencia, estas dos especies presentan una estrecha relación planta-herbívoro. A diferencia de *E. cristulatus*, *Pseudanthonus* sp. es un gorgojo detritívoro que se distribuye en los tallos vivos y muertos de *E. killipii* (Trujillo-Motta 2002). En esta investigación se analiza la interacción entre estas dos especies de gorgojos y sus efectos sobre la planta hospedera.

El coatí es un omnívoro oportunista, cuya dieta incluye adultos y larvas de insectos del orden Coleoptera (Rodríguez 1995, Rodríguez *et al.* 2000). Los rastros dejados por este mamífero al buscar su alimento son muy característicos, y se observan por toda el área de estudio; estos incluyen los osaderos (hoyos en el suelo) y los daños en las rosetas de los frailejones. A partir de estas evidencias y de la distribución de las dos especies de gorgojos, que coinciden en los diferentes sitios, se puede afirmar que *E. cristulatus* y *Pseudanthonus* sp. hacen parte importante de la dieta del coatí.

Los disturbios antrópicos en el páramo ocasionan cambios en la estructura de las comunidades animales y vegetales (Premauer 1999, Vargas 2002, Vargas *et al.* en imprenta), por lo tanto se espera que las interacciones entre las especies sean afectadas. Para corroborar esta hipótesis se escogió un gradiente de disturbio antrópico por fuego y pastoreo en una comunidad vegetal típica del páramo húmedo.

El gradiente de disturbio se localiza en los sectores de Buitrago y Valle del río Tunjo del páramo atmosféricamente húmedo de Palacio en el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca, Colombia).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en el páramo de Palacio en los sectores conocidos como Buitrago y Valle Tunjo (4°45'03" N, 73°50'50" W) del Parque Nacional Natural Chingaza (P.N.N.Ch), departamento de Cundinamarca. En el área de estudio se eligieron tres sitios de muestreo con una altitud que varía entre los 3450 y 3500 m. A continuación se describe cada uno de los sitios escogidos:

1. *Buitrago 1 (B1 o control)*: Altitud 3500 m. Ubicado a 500 m al suroeste de la estación 52 del sistema de conducción de energía eléctrica, en el margen izquierdo de la carretera que conduce a dicho lugar. En este sitio no se registran evidencias de disturbios antrópicos por fuego y/o pastoreo.

2. *Buitrago 2 (B2)*: Altitud 3500 m. Se encuentra aproximadamente a 500 m al sureste de la estación 52, en el margen derecho de la carretera que conduce a este lugar. Este sitio presenta evidencias de disturbios antrópicos como pastoreo ocasional y una última quema ocurrida en 1991.

3. *Valle Tunjo (VT)*: Altitud 3450 m. Se localiza aproximadamente a 625 m al noreste de la estación 52. Este sitio presenta un régimen de disturbio ocasionado por pastoreo intensivo y una última quema ocurrida en 1991.

Los sitios se eligieron teniendo en cuenta un gradiente de disturbio, siendo este menor en B1 y mayor en VT. Para la elección del gradiente se manejaron los siguientes criterios establecidos por Vargas *et al.* (en imprenta.): presencia/ausencia de ramoneo en el chusque (*Chusquea tessellata*), quince clases de alturas de los bambusoides de chusque, distancia basal entre bambusoides, presencia/ausencia de musgos, número de boñigas y número de frailejones (*Espeletia killipii*) adultos, juveniles y muertos. También se registró un último fuego ocurrido en febrero de 1991 que no pasó al margen izquierdo de la carretera donde se localiza el sitio Buitrago 1.

### **Muestras**

Con el objeto de analizar la distribución espacial de la planta hospedera y la incidencia de esta distribución en los patrones de herbivoría del insecto fitófago, se realizaron en cada uno de los sitios (Buitrago 1, Buitrago 2 y Valle Tunjo) dos muestreos: uno en la época seca (enero-febrero) y otro en la estación lluviosa (junio-agosto) durante el año 2001. Cada muestreo se realizó a lo largo de un transecto de 80 m de largo por 5 m de ancho (400 m<sup>2</sup>) dividido en 16 cuadrantes de 25 m<sup>2</sup> cada uno. En cada cuadrante se determinó el número total de individuos adultos vivos y muertos de *E. killipii* y la longitud del tallo de cada planta viva (equivalente a la distancia desde la superficie del suelo a la base de la roseta).

Se censaron los gorgojos de las dos especies (*E. cristulatus* y *Pseudanchonus* sp.) encontrados en cada planta, teniendo en cuenta su estado de desarrollo (larva, pupa y adulto) y la parte del tallo en donde se localizaron los individuos, para lo cual se midió la distancia del suelo al punto en el que se hallaban éstos.

En cada uno de los transectos se registró el número de frailejones con algún tipo de daño ocasionado por el coatí. Este daño se presenta generalmente en la parte superior de la planta (roseta) y se caracteriza por la remoción de las hojas y de las bases foliares que están adheridas a los tallos de *E. killipii*.

También se colectaron larvas, pupas y adultos de las dos especies de gorgojos y se preservaron en alcohol al 70% para su posterior identificación taxonómica.

### **Fase de laboratorio**

Algunos ejemplares adultos de las dos especies de gorgojos se enviaron a Juan José Morrone, profesor de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y especialista de este grupo, quien se encargó de su identificación. El material identificado se montó en seco y fue depositado en la colección de Entomología del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-MHN-CO) de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.

Se colectaron larvas vivas en los frailejones y se llevaron a cámaras de observación (frascos transparentes con tapas perforadas) con las partes basales de las hojas de *E. killipii* que consumen en campo. Se hizo un seguimiento continuo de las larvas hasta que éstas alcanzaron su estado adulto, con el objeto de identificar plenamente todos los estados de desarrollo de las dos especies de gorgojos.

Puesto que los frailejones adultos tienen diferentes tallas, la biomasa vegetal es un parámetro menos sesgado con respecto al número de individuos, para comparar las poblaciones de *E.*

*killipii* presentes en los diferentes sitios que caracterizan el gradiente de disturbio. Se hizo una estimación aproximada de la biomasa de los frailejones adultos por medio de la ecuación de regresión reportada por Hofstede (1995), para los tallos desnudos (equivalentes al tronco más las bases foliares) de *Espeletia hartwegiana*:  $y = 81.6 + 14.6x$ ; siendo  $x$  la longitud de los tallos. Por medio de esta ecuación se obtuvo el peso de los tallos a partir de la longitud de los mismos.

## Análisis de datos

### *Distribución de los gorgojos en los frailejones vivos*

La distribución vertical de las dos especies de gorgojos en los frailejones vivos se obtuvo a partir de la relación entre la longitud total del tronco de cada planta y la altura en la cual se encontraba cada individuo en el tallo. La ubicación de los individuos se organizó en tres categorías, de acuerdo a su distribución en el tallo: parte inferior (PI)= 0-33%, parte media (PM)= 34-67% y roseta = 68-100%.

### *Efecto de los disturbios en la abundancia de los gorgojos*

Se determinó la relación entre el número total de larvas de *E. cristulatus* halladas en las plantas vivas de *E. killipii* y la biomasa estimada de estos frailejones. Se halló y se comparó esta proporción entre los sitios que caracterizan el gradiente de disturbio antrópico. En el caso de los gorgojos detritívoros, se determinó la proporción entre el número de larvas de *Pseudanconus* sp. halladas en las plantas muertas de *E. killipii* y el número de estos frailejones en cada uno de los sitios de estudio.

### *Relación entre E. cristulatus y los frailejones con daños ocasionados por N. olivacea*

Para determinar la relación entre la cantidad de larvas y adultos de *E. cristulatus* presentes en los frailejones, y el número plantas con algún tipo de daño ocasionado por el coatí en cada uno de los sitios, se estimaron los coeficientes de correlación de Spearman ( $r$ ). Estos coeficientes se hallaron por medio del programa Statistica para Windows (StatSoft 1997).

## RESULTADOS

### *Distribución vertical de los gorgojos en los frailejones vivos*

Las larvas de *E. cristulatus* están ubicados principalmente en la roseta (93.3%) y en pocas ocasiones (6.7%), en la parte media de *E. killipii*. Todas las pupas de esta especie se localizan en la roseta de las plantas, mientras que los adultos se distribuyen de la siguiente forma: 79% en la roseta, 14% en la parte media y 7% en la parte inferior (tabla 1).

Por el contrario, la mayoría de larvas de *Pseudanconus* sp. se ubican en la parte inferior (82%), y en algunos casos (18%) en la parte media (PM) de los frailejones vivos. Las larvas y pupas de esta especie se localizan en la parte inferior de los tallos de *E. killipii* (tabla 2).

Ubicación	<i>E. cristulatus</i>		
	Larvas	Pupas	Adultos
ROSETA	93.3%	100%	79%
PM	6.7%	0	14%
PI	0	0	7%

**Tabla 1.** Distribución vertical de *E. cristulatus* en los frailejones vivos. PM= Parte media; PI= Parte inferior.

Ubicación	<i>Pseudanchonus</i> sp.		
	Larvas	Pupas	Adultos
ROSETA	0	0	0
PM	18%	0	0
PI	82%	100%	100%

**Tabla 2.** Distribución vertical de *Pseudanchonus* sp. en los frailejones vivos. PM= Parte media; PI= Parte inferior.

### ***Efecto de los disturbios en la abundancia de los gorgojos***

De acuerdo con los resultados (tabla 3), la relación entre el número de larvas de *Pseudanchonus* sp. y la cantidad de frailejones muertos disminuye a medida que se incrementa la intensidad de los disturbios antrópicos. Por el contrario, la relación entre el número de larvas de *E. cristulatus* y la biomasa estimada de *E. killipii* es directamente proporcional a la intensidad de los disturbios.

Relación Gorgojos / Recursos	Buitrago 1	Buitrago 2	Valle Tunjo
<i>Pseudanchonus</i> sp.-Detritos <i>E. killipii</i>	1.93	1.55	1.11
<i>E. cristulatus</i> -Biomasa <i>E. killipii</i>	1.92	3.23	4.95

**Tabla 3.** Relación entre el número de larvas de *Pseudanchonus* sp. y la cantidad de frailejones muertos; y entre el número de larvas de *E. cristulatus* y la biomasa de *E. killipii*.

## ***Asociación entre E. cristulatus y los frailejones con daños ocasionados por N. olivacea***

Los resultados de la tabla 4, muestran claramente que existe un alto grado de asociación entre las larvas de *E. cristulatus* y el número de frailejones con daños ocasionados por los coatis, puesto que los coeficientes de correlación fueron significativos en todos los sitios ( $p < 0.05$ ). Con respecto a los adultos de *E. cristulatus* (tabla 5), se encontró una correlación positiva entre las dos variables en Buitrago 1 y Buitrago 2 ( $p < 0.05$ ), a diferencia de Valle Tunjo, en donde las dos variables no están relacionadas ( $p > 0.05$ ).

Prueba	Buitrago 1	Buitrago 2	Valle Tunjo
Spearman	0.525*	0.619*	0.669*
<i>P</i>	0.002	0.000	0.000

**Tabla 4.** Coeficientes de correlación de Spearman entre el número de larvas de *E. cristulatus* y el número de frailejones con daños ocasionados por *N. olivacea* en los tres sitios de muestreo. \*Significativo al 5%.

Prueba	Buitrago 1	Buitrago 2	Valle Tunjo
Spearman	0.641*	0.548*	0.309
<i>P</i>	0.000	0.001	0.084

**Tabla 5.** Coeficientes de correlación de Spearman entre el número de adultos de *E. cristulatus* y el número de frailejones con daños ocasionados por *N. olivacea* en los tres sitios de muestreo. \*Significativo al 5%.

Por último, se encontró que la relación entre los frailejones vivos con daños ocasionados por *N. olivacea* y el total de plantas vivas en los tres sitios de estudio es inversamente proporcional a la intensidad de los disturbios antrópicos.

## **DISCUSIÓN**

### ***Distribución vertical de los gorgojos en los frailejones vivos***

Los resultados sobre la distribución vertical de los gorgojos en los frailejones vivos indican claramente que las dos especies explotan recursos diferentes, por lo cual la competencia interespecífica es poco probable. Esto corrobora las preferencias tróficas de cada especie:

1. *E. cristulatus* es un gorgojo herbívoro que se alimenta de tejidos vivos y blandos de *E. killipii* como las partes basales de las hojas y el punto vegetativo.



2. *Pseudanthonus* sp. es un gorgojo detritívoro que consume las bases de las hojas muertas que quedan adheridas a los troncos de *E. killipii*. Sin embargo, el consumo de esta necromasa se realiza en la parte inferior de las plantas vivas y en los troncos caídos, en donde la humedad es más alta que en los estratos superiores (con respecto al gradiente térmico entre el suelo y las partes superiores de las plantas de los páramos, véase Sturm 1994).

### ***Efecto de los disturbios en la abundancia de los gorgojos***

Los resultados obtenidos por medio de la relación entre la abundancia de gorgojos herbívoros y la biomasa de sus plantas hospederas muestran que los disturbios favorecen el establecimiento de *E. cristulatus* en los frailejones.

Los disturbios antrópicos por quema y pastoreo pueden favorecer el crecimiento de las poblaciones de *E. cristulatus* al alterar la condición de los frailejones, factor clave para el establecimiento físico de sus herbívoros, y la oferta de alimento, específicamente el nitrógeno que se acumula en los tejidos vegetales (Mattson 1980, Ritchie 2000). Mattson (1980) sugiere que diversos factores como el estrés por temperatura y humedad, el daño de tejidos por agentes bióticos y abióticos, y varias condiciones impuestas por la intervención humana (disturbios antrópicos), afectan la calidad y cantidad del nitrógeno en las plantas. Sin embargo, es probable que los frailejones sometidos a condiciones ambientales difíciles como bajas temperaturas, frecuentes heladas, intensa radiación solar, drásticos cambios de temperatura día-noche, humedad relativa baja, entre otras (Sobrevila 1986, Sturm & Mora-Osejo 1994, Sturm 1994 y 1998, Rangel, 2000), tengan la capacidad de amortiguar los cambios en el medio originados por los disturbios antrópicos, y por lo tanto no manifiesten variaciones significativas en la concentración y asignación de elementos esenciales como el nitrógeno.

Esta suposición está sustentada por Hofstede (1995) y Sturm (1998), quienes mencionan que la vegetación natural del páramo es en cierta medida tolerante a prácticas como la quema y el pastoreo. Durante un fuego, *Espeletia* spp. usualmente pierden la cubierta de hojas muertas externa y los anillos exteriores de hojas vivas, mientras que la capa interna densa y húmeda de necromasa foliar y la porción interior de la roseta son en gran parte preservadas (Sturm 1998). Schowalter (1985) afirma que la vegetación de ecosistemas como desiertos, tundras y praderas, que está adaptada a disturbios naturales como humedad y temperaturas extremas, fuertes vientos y/o fuegos, también presenta adaptaciones que minimizan el impacto de disturbios antrópicos.

Estos disturbios pueden afectar la cantidad y calidad de los nutrientes en los frailejones al alterar la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Sin embargo, investigaciones realizadas en diferentes regiones paramunas (Hofstede 1995, O. Vargas & J. Premauer, datos no publ.) muestran que los disturbios por fuego y pastoreo tienen un impacto mínimo sobre la disponibilidad de nutrientes para las plantas.

A partir de lo mencionado anteriormente, se puede afirmar que los disturbios por fuego y pastoreo no afectan la concentración y asignación de los nutrientes en los frailejones, por lo cual el incremento de las poblaciones de *E. cristulatus* en los sitios con mayor incidencia de disturbios por fuego y pastoreo, está determinado por factores que serán discutidos posteriormente cuando se traten las interacciones entre todos los niveles tróficos. Sin embargo,

faltan estudios más prolongados y detallados en el área de análisis, sobre los efectos de los disturbios antrópicos en la concentración de nutrientes en el suelo y en los tejidos de *Espeletia* spp., y su relación con la dinámica de las poblaciones de insectos herbívoros.

### **Relación entre los gorgojos, los coatíes y los frailejones**

Las correlaciones obtenidas entre el número de larvas y adultos de *E. cristulatus* y el número de frailejones con algún tipo de daño ocasionado por los coatíes, corroboran la interacción existente entre los gorgojos herbívoros y los mamíferos predadores. A partir de estos resultados se deducen dos aspectos importantes de la interacción predador-presa, los cuales se discutirán a continuación: 1. Los coatíes son muy eficientes en la búsqueda de su alimento en los frailejones, y 2. Los predadores no consumen la totalidad de las larvas halladas en las plantas.

Decker & Wozencraft (1991, citado en Rodríguez *et al.* 2000) sugieren que los coatíes presentan algunas características anatómicas que pueden ser adaptaciones a su dieta insectívora. Entre éstas se encuentra su hocico alargado, asociado con un olfato sensible, el cual es empleado por los coatíes para buscar su alimento. Esta adaptación explica la eficiencia de *N. olivacea* para hallar las larvas endofíticas de *E. cristulatus*.

Los resultados sugieren que *E. cristulatus* representa un recurso fácil de explotar para los coatíes debido a la relativa abundancia y a la movilidad restringida de estos gorgojos en los frailejones. Sin embargo, el hecho de que en la mayoría de plantas con alguna evidencia de daño ocasionado por el coatí se encuentren larvas y adultos de *E. cristulatus*, permite suponer que algunos de estos gorgojos no son detectados por *N. olivacea* al encontrarse muy ocultos dentro de los tejidos vegetales, o que son individuos que posiblemente han “repoblado” las plantas después de la incidencia del predador.

Las larvas y adultos de *E. cristulatus* presentes en los frailejones con evidencias de daños ocasionados con mucha anterioridad (rastros en la parte media e inferior de los tallos), probablemente corresponden a gorgojos que en el momento del ataque del coatí se encontraban en sus primeros estados de desarrollo (huevos o larvas en instares iniciales), con tallas muy pequeñas (D. Trujillo-Motta, datos no publ.) que les permitieron escapar.

Los daños ocasionados por *N. olivacea* a *E. killipii* inducen la mortalidad únicamente a las plantas afectadas por una gran cantidad de individuos, principalmente larvas, de *E. cristulatus* (Trujillo-Motta 2002). A partir de estos resultados se sugiere que los coatíes aceleran en forma sinérgica la muerte de los frailejones cuando estos se encuentran gravemente afectados por los gorgojos herbívoros, es decir, cuando estos individuos han atacado el punto vegetativo de las plantas. En circunstancias en las que el número de *E. cristulatus* en los frailejones es moderado (cuando los herbívoros no han alcanzado los anillos foliares internos de la roseta), los coatíes solamente “escarban” en la cobertura de hojas externas, produciendo un daño mecánico mínimo a las plantas.

Se puede afirmar, en consecuencia, que la presión ejercida por el mamífero predador sobre *E. cristulatus*, actúa como un factor regulador de las poblaciones de este gorgojo. Esto beneficia indirectamente a las plantas vivas debido a la reducción en el número de sus

insectos fitófagos. Autores como Price *et al.* (1980) indican que el tercer nivel trófico (en este caso *N. olivacea*) debe ser considerado como una parte de la “batería defensiva” de la planta contra sus herbívoros. De acuerdo a varios modelos de interacciones tróficas (véase Oksanen *et al.* 1981 & Schmitz *et al.* 1997), los predadores indirectamente benefician a las plantas por la reducción en el número de los herbívoros que se alimentan de éstas. Este efecto se conoce como “cascada trófica”, y parte de la suposición de que todas las interacciones estudiadas manifiestan un control de tipo “top-down” (véase Schoener 1989, Power 1992, Schmitz *et al.* 1997).

Como lo sugieren numerosos autores (Oksanen *et al.* 1981, Hunter & Price 1992, Power 1992, Ritchie 2000), los factores que regulan las poblaciones de insectos herbívoros dependen de la productividad ambiental. Los insectos en ambientes con recursos muy limitados, están sometidos a restricciones en los nutrientes de las plantas o a un efecto “bottom-up” debido a que la producción primaria es insuficiente para sostener el rápido crecimiento de las poblaciones de insectos y las altas densidades de predadores. Por el contrario, los ambientes ricos en recursos pueden mostrar altas tasas de predación o efectos “top-down”, porque una gran productividad vegetal promueve el rápido crecimiento de las poblaciones de herbívoros que pueden sostener grandes poblaciones de predadores.

Los páramos son biomas con una productividad primaria neta (PPN) baja (Cardozo & Schnetter 1976, Luteyn 1992, Hofstede 1995, Sturm 1998) comparados con otros ambientes terrestres (por ejemplo, bosques altoandinos o selvas de lluviosas, Rangel & Sturm 1994, Sturm 1998). Entre los factores que determina la baja PPN de los páramos se encuentran: 1. La disminución constante de los nutrientes en el suelo por el lavado y arrastre superficial que sucede con frecuencia en los pajonales y frailejonales propios de estos ecosistemas (Rangel & Sturm 1994); 2. La baja disponibilidad de los nutrientes para las plantas, como consecuencia de los jóvenes suelos paramunos (Hofstede 1995); 3. Las bajas temperaturas promedio (Hofstede 1995); y 4. Las bajas tasas de descomposición de la materia orgánica (Hofstede 1995). Esto indicaría por lo tanto que el sistema estudiado está controlado principalmente por factores “bottom-up”, y que los predadores juegan un papel secundario en la regulación de las poblaciones de consumidores primarios.

Sin embargo, el coatí es un predador omnívoro que puede disponer de otros recursos alimenticios, lo cual permite que su densidad poblacional se mantenga en niveles estables que controlen efectivamente a las poblaciones del gorgojo herbívoro. De acuerdo con Polis & Strong (1996), la mayoría de la energía fijada por las plantas pasa a través de la cadena detritica (cerca del 90%). Por lo tanto, se podría esperar que los gorgojos detritívoros jueguen un papel primordial en el sistema estudiado, ya que éstos pueden servir de alimento al mamífero omnívoro, permitiendo que las poblaciones de consumidores se incrementen o se mantengan estables, aunque los niveles de gorgojos herbívoros se encuentren disminuidos por la baja disponibilidad de nutrientes.

Como producto de este estudio se propone un modelo en donde las poblaciones de gorgojos herbívoros están controlados por dos tipos de factores: 1. La reducida disponibilidad de nutrientes en los páramos, es decir por factores “bottom-up”; y 2. La presión del predador

omnívoro, cuyas poblaciones se mantienen estables por el suministro de nutrientes y energía a través de los detritos principalmente (control de tipo “top-down”). Puesto que en el sistema estudiado los disturbios antrópicos no afectan la disponibilidad de los nutrientes para las plantas (véase la discusión relacionada con la abundancia de los gorgojos herbívoros), el control “top-down” adquiere especial importancia en el mantenimiento del equilibrio entre los herbívoros y las plantas.

El efecto de cascada trófica ocasionado por el control “top-down” de los consumidores primarios (herbívoros) se explica por la gran disponibilidad de recursos alternos que representan los detritívoros para las poblaciones del predador omnívoro. Las bajas tasas de descomposición de la materia orgánica en los ambientes paramunos (Hofstede 1995, Sturm 1998), permiten que se acumule una gran cantidad de este material (detritos), lo cual representa un importante canal de energía que sostiene a las poblaciones de predadores omnívoros en niveles que ejercen una presión significativa sobre los herbívoros.

Puesto que los disturbios ocasionados por el pastoreo y las quemas afectan la disponibilidad de los recursos para los organismos detritívoros (Trujillo-Motta 2002), se espera que a medida que se incrementen los disturbios antrópicos disminuya la energía y los nutrientes provenientes del detrito, que sostienen a las poblaciones de predadores omnívoros. Esto reduce los efectos del control “top-down” ejercido por los coatíes sobre las poblaciones de gorgojos herbívoros, por lo cual la relación herbívoros-frailejones vivos aumenta con la intensidad de los disturbios por fuego y pastoreo.

La relación entre los frailejones vivos con daños por *N. olivacea* y el total de plantas vivas en los tres sitios de estudio es inversamente proporcional a la intensidad de los disturbios, lo cual confirma que la frecuencia de las interacciones entre los coatíes y los gorgojos herbívoros disminuye en los sitios más disturbados. Estos resultados corroboran lo mencionado por Polis & Strong (1996), sobre los efectos de los detritos (como un canal importante de energía y nutrientes) en la activación de las “cascadas tróficas”.

A partir de lo expuesto anteriormente se sugiere que los disturbios antrópicos por fuego y pastoreo, alteran los factores que mantienen en equilibrio este complejo sistema, pues al disminuir el número de predadores se favorece el crecimiento de las poblaciones de gorgojos herbívoros, lo cual puede llegar a afectar en forma severa a los frailejones, reduciendo su biomasa y, eventualmente, la tasa de renovación vegetal. Esto confirma los modelos sobre la dinámica poblacional de los insectos fitófagos (véase Price *et al.* 1980), los cuales predicen que los herbívoros en hábitats inestables o con niveles muy bajos de estabilidad (en este caso Valle Tunjo) tienen grandes posibilidades de escapar de sus enemigos naturales en el espacio y en el tiempo.

Sin embargo, también se podría esperar que las poblaciones de gorgojos herbívoros en los sitios más perturbados estén controladas por las restricciones en los nutrientes propias de estos ecosistemas (control “bottom-up”), por lo cual tengan un crecimiento limitado que nunca llegue a afectar severamente a las poblaciones de frailejones. Por último, es importante mencionar que se necesitan investigaciones más prolongadas en el área de estudio, para corroborar las hipótesis planteadas anteriormente.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestros más sinceros agradecimientos a las siguientes entidades y personas sin las cuales no hubiera sido posible la culminación exitosa de este estudio: a COLCIENCIAS por el apoyo económico a esta investigación dentro del proyecto "Sucesión-regeneración del páramo después de quemas y pastoreo" –Cód. 1101-13-607-96- y a la DINAIN (Dirección Nacional de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia), que financió parte de este estudio en el marco del proyecto D100C331. A la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales (UAESPNN) y al personal del Parque Nacional Natural Chingaza; a Héctor Campos, del Departamento de Biología de la Universidad Nacional. A Marisol Amaya, del Instituto de Ciencias Naturales; a Juan José Morrone de la Universidad Nacional Autónoma de México y a Helmut Sturm de la Universidad Hildesheim de Alemania. A la Universidad Nacional de Colombia, especialmente al Departamento de Biología y al Instituto de Ciencias Naturales.

## LITERATURA CITADA

- Cardozo, H. & M. Schnetter. 1976. Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia. III. La biomasa de tres asociaciones vegetales y la productividad de *Calamagrostis effusa* (H.B.K.) Steud y *Paepalanthus columbiensis* Ruhl. en comparación con la concentración de clorofila. *Caldasia* 11(54): 69-83
- Hofstede, R. 1995. Effects of burning and grazing on a Colombia páramo ecosystem. Universidad de Amsterdam. I C G. Holanda.
- Hunter, M. & P. Price. 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732.
- Laegaard, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. Pp. 151-170. In: H. Balslev & J. L. Luteyn (eds.). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. UK.
- Luteyn, J. 1992. Páramos: Why study them?. Pp. 1-14. In: H. Balslev & J. L. Luteyn (eds.). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. UK.
- Mattson, W. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- Oksanen, L., S. Fretwell, J. Arruda & P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystem in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.
- Pels, B. & P. Verweij. 1992. Burning and grazing in a bunchgrass páramo ecosystem: Vegetation dynamics described by a transition model. Pp. 243-263. In: H. Balslev & J. L. Luteyn (eds.). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. UK.
- Polis, G. & D. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.

- Power, M. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy. *Ecology* 73: 733-746.
- Premauer, J. 1999. Efecto de diferentes regímenes de disturbio por quema y pastoreo sobre la estructura horizontal y vertical de la vegetación de páramo (Parque Nacional Natural Chingaza). Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Price, P., C. Bouton, P. Gross, B. McPheron, J. Thompson & A. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: Influence of plant on interactions between insects herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Rangel, O. 2000. La región paramuna y franja aleadaña en Colombia. Pp. 1-23. En: O. Rangel (ed.). Colombia. Diversidad Biótica III: La región de vida paramuna. UNIBIBLOS. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Rangel, O. & H. Sturm. 1994. Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la artropofauna asociada en regiones paramunas de la Cordillera Oriental. Pp. 47-70. En : L. Mora-Osejo & H. Sturm (eds.). Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá.
- Ritchie, M. 2000. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81: 1601-1612.
- Rodríguez, A. 1995. Rango de acción y hábitos alimenticios del coatí de montaña *Nasuella olivacea*, en la Reserva Biológica Carpanta (Cundinamarca). Trabajo de grado. Departamento de Biología. Universidad Distrital. Bogotá.
- Rodríguez, A., A. Cadena & P. Sánchez. 2000. Trophic characteristics in social groups of the Mountain coati, *Nasuella olivacea* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation* 23: 1-6.
- Schmitz, O.; A. Beckerman & K. O'brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399.
- Schoener, T. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70: 1559-1589.
- Schowalter, T. 1985. Adaptations of insects to disturbance. Pp. 235-322. In: S. Pickett & P. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. USA.
- Sobrevila, C. 1986. Variación altitudinal en el sistema reproductivo de *Espeletia schultzii* en los páramos venezolanos. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Medellín. Colombia II: 35-54.
- Statsoft, Inc. 1997. Statistica for Windows. Release 5.1.
- Sturm, H. 1994. Suelo. Pp. 35-46. En: L. Mora-Osejo & H. Sturm (eds.). Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colombia.

- Sturm, H. 1998. The ecology of the páramo region in tropical high mountains. Verlag Franzbecker. Alemania.
- Sturm, H. & L. Mora-Osejo. 1994. Clima. Pp. 15-33. En : L. Mora-Osejo & H. Sturm (eds.). Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colombia.
- Thompson, J. 1985. Within-patch dynamics of life histories, populations, and interactions: Selection over time in small spaces. Pp. 253-264. In: Pickett, S & P. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. USA.
- Trujillo-Motta, D. 2002. Interacciones entre el frailejón (*Espeletia killipii* Cuatrec.), gorgojos (Curculionidae) y el coatí de montaña (*Nasua olivacea* (Gray)) en un gradiente de disturbio. Parque Nacional Natural Chingaza. Trabajo de Grado. Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Vargas, O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especies en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. *Perez-Arbelaezia* 13: 73-89.
- Vargas, O., J. Premauer & C. Cárdenas. En imprenta. Cambios en la estructura de la vegetación a lo largo de un valle en un páramo húmedo colombiano: El Pastoreo como factor determinante. *Ecotrópicos*.
- Verweij, P. & P. Budde. 1992. Burning and grazing gradients in páramo vegetation: Initial ordination analyses. Pp. 177-195. In: H. Balslev & J. L. Luteyn (eds.). Páramo. An andean ecosystem under human influence. Academic Press. UK.
- Verweij, P. & K. Kok. 1995. Effects of fire and grazing on plant populations. Pp. 97-126. In: P. Verweij (ed). Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. ITC. Holanda.