

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LAS RELACIONES ENTRE LOS FRAILEJONES (ESPELETIINAE, ASTERACEAE) Y LOS ANIMALES EN LA REGION DEL PARAMO ANDINO *

por

Helmut Sturm**

Resumen

Sturm, H.: Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) y los animales en las regiones páramo andino. Rev. Acad. Colomb. Cien. 17 (67): 667-685, 1990. ISSN 0370-3908.

Los frailejones una subtribu endémica de los Andes húmedos tropicales albergan una abundante fauna, especialmente de artrópodos. En los páramos de los alrededores de Bogotá se encuentran al abrigo de las hojas muertas muchas veces más de 80 especies de diferentes ordenes que viven allí durante mucho tiempo y llevan a cabo a veces todo su desarrollo en dicho merotopo; en las rosetas se encuentran frecuentemente más de 10 especies y en las inflorescencias más de 35. La mayor particularidad, abundancia y concentración de biomasa se presenta en la fauna estacionaria floral, donde se observa un patrón característico bastante uniforme de distribución de especies (Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera y otros) dentro de cada especie de Espeletiinae pero con diferencias marcadas en los diferentes géneros (*Espeletia*, *Espeletiopsis*, *Coespeletia*, *Ruilopezia*). La "fitness" de las Espeletiinae examinadas está influenciada por algunos insectos fitófagos de la roseta (Pseudococcidae, Aphidioidea, Curculionidae, larvas de Lepidoptera y otros), por la participación probable de especies voladoras de la fauna estacionaria y visitantes de los capítulos en la polinización ajena, por daños producidos por insectos en las flores (en las áreas de observación con un promedio hasta 5%), por pájaros frugívoros (Fringillidae spp. y otras; hasta 10% de las semillas) y en 2 páramos por *Agouti* sp. (Rodentia) que tumba los troncos y come la médula. Además se discute el origen y adaptaciones de la fauna de artrópodos.

Abstract

The giant rosette plants are endemic to the humid tropical Andes and harbour a rich fauna, especially of arthropods. In paramos near Bogotá, in some cases over 80 species of greatly diverse orders were found in the cover of dead leaves around the trunk. These species remain there for a substantial time, and in some instances complete their entire development there. A further 10 such species were found on the leaf rosettes, and

* Estudio leído en el recinto de la Academia el 20 de septiembre de 1989, con ocasión de su posesión como académico correspondiente extranjero.

** Institut für Biologie und Chemie, Universität Hildesheim D-3200 Hildesheim, Alemania.

over 35 on the flowerheads, which exhibit a characteristic guild of species (of Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, etc.) which is largely constant within each plant genus, but with marked differences between different genera (*Espeletia*, *Espeletiopsis*, *Coespeletia*, *Ruilopezia*).

The fitness of the Espeletiinae in the observation areas was influenced inter al. by the phytophagous insects of the leaf rosette (Pseudococcidae, Aphidoidea, Curculionidae, Lepidoptera larvae etc.) by the activity of flying forms of the flowerhead fauna in the necessary cross-pollination (Curculionidae: *Phyllotrox* spp., Staphylinidae: *Polylobus* spp., Bibionidae: *Dilophus* spp. and others) in the pollination, by insect damage to flowers (Lepidoptera, Diptera etc., up to 5%), by frugivorous birds (Fringillidae spp. etc., up to 10% of the fruits) and in 2 paramos by *Agouti* sp. (Rodentia) cutting the trunks and eating the medulla. Origin and adaptations of the arthropod fauna are discussed.

1. Introducción

Las espeletiinae conocidas en Suramérica como frailejones forman una subtribu dentro de las Heliantheae-Asteraceae con 7 géneros y unas 140 especies. Por su gran tamaño, sus hojas generalmente lanosas, su forma arrosada sus inflorescencias muchas veces muy vistosas, son un elemento característico de la vegetación del páramo andino. Crecen en la zona altitudinal comprendida entre 2400 y 4500 m en los Andes de Ecuador, Colombia y Venezuela. En las regiones bajas penetran al matorral o a las partes abiertas del bosque montano y son dominantes especialmente en los páramos de gramíneas.

Su dominancia en gran parte de esta región, en la cual pueden alcanzar grados de cobertura de más del 40% y la penetración en un ambiente con condiciones climáticas extremas han dado lugar a varios trabajos relativos a las adaptaciones y estrategias que sirven de hipótesis para explicar la propagación rápida de la subtribu desde su centro de origen, que muy probablemente se encuentra en los Andes venezolanos (Cuatrecasas 1986, Van der Hammen & Cleef 1986), para la radiación fuerte y para sus "fitness" probada durante los últimos 3-4 millones de años. Temas de estos trabajos han sido entre otros: Importancia de la pubescencia en las hojas (Meinzer & Goldstein 1985), la economía hídrica bajo condiciones climáticas extremas (Goldstein & Meinzer 1983, Goldstein, Meinzer & Monasterio 1984, Pérez 1987), la resistencia contra temperaturas bajas (Goldstein et al. 1985, Rada et al. 1985, 1987) y otras adaptaciones especialmente a las condiciones extremas en algunos páramos venezolanos (p.e. Baruch 1979, Smith 1981, Monasterio 1986, Azocar 1988).

Poca atención se ha prestado hasta ahora a las relaciones entre las Espeletiinae y los animales a pesar de tratarse de un factor importante con respecto a la efectividad de la estrategia general de las Espeletiinae. Sturm (1978) y Sturm & Rangel (1985) hicieron hincapié en la fauna abundante de artrópodos en las diferentes partes de los frailejones. Berry (1986) describe mecanismos de polinización del género *Espeletia* y menciona observaciones y

experimentos sobre la polinización por aves e insectos. Snow (1983) observó diferentes especies de colibríes visitando capítulos de espeletias. Hunter (1988) describe varias especies de *Drosophila*, cuyas larvas viven en los capítulos de Espeletiinae. Sturm (1990 a) entra en algunos detalles acerca de la fauna estacionaria de los capítulos de algunas especies de Espeletiinae. El presente trabajo reúne algunas observaciones sobre diferentes tipos de relaciones existentes, entre la espeletias y los animales. Uno de los objetivos es estimar en una primera aproximación los daños causados con respecto a la reproducción y sus consecuencias para la estrategia de las espeletias.

Puesto que el tiempo disponible para observaciones y experimentos en el campo fue restringido, no pueden presentarse resultados definitivos. Especialmente la diversidad de las estrategias de diferentes especies y géneros y la diversidad de las relaciones entre plantas y animales se encuentran bastante incompletas. Por eso en este trabajo se insiste en primer lugar en la importancia de la fauna para el entendimiento de la estrategia de las espeletias y se pretende estimular la realización de otros trabajos similares.

2. Material

Abreviaturas: E. = *Espeletia*, fl. = flores, gr. = grandiflora, h.m. = hojas muertas, Mons. = Monserrate, P. = Páramo, ro. = roseta.

Las observaciones se refieren a las siguientes especies y localidades de Espeletiinae:

Espeletia grandiflora H. et B., Páramo de Monserrate, 3200-3300 m, 4° 15' N, 74° 1' W: 1968, 1985, 1986, 1989.

Páramo de Chisacá, 3600-3800 m, 4° 17' N, 74° 12' W: 1985, 1986, 1989.

P. de Chingaza, 3450-3700 m, 4° 40' N, 73° 47' W: 1985, 1986, 1989.

Espeletia barclayana CUATR., P. San Cayetano (Laguna Seca), 3600 m, 5° 14' N, 74° 2' W: 1989.

Espeletia hartwegiana, ssp. *centroandina* CUATR., P. del Tolima, 3700 m, 4° 38' N, 75° 2' W: 1989.

TABLA 1

Desarrollo vegetativo de *Espeletia grandiflora*; relación de 10 clases de longitud del tronco (= distancia superficie del suelo-vértice basipétalo de las hojas jóvenes) y de la longitud de hojas con el número de ejemplares. Páramo de Monserrate, 1 + 23. IX.1989, 2 cuadrados de 100 m²; longitud de hoja = longitud de una hoja adulta con pedúnculo pero sin basipétalo, ϕ = promedio, n = número de ejemplares medidos, Δ = variación absoluta; explicaciones adicionales en el texto.

Longitud del tronco en cm	<1	1 - 4,9	5 - 9	10 - 19	20 - 39	40 - 59	60 - 79	80 - 99	100 - 119	120 - 139
Nº de ejemplares	101	61	7	12	30	26	11	9	2	1
Longitud hoja ϕ (n)	2,9 (89)	10,7 (6)	≈20	33 (6)	37 (25)	39 (26)	37 (11)	40 (9)	42 (2)	40 (1)
en cm Δ	1 - 5,5	5,5 - 15		26 - 38	31 - 42	31 - 44	32 - 44	31 - 47	40 - 44	

Espeletia argentea H. et B., P. de Chingaza, 3000 m: 1989.

Espeletia pycnophylla ssp. *angelensis* CUATR., P. El Angel, Ecuador, ca 3600 m, 0° 40' N, 77° 56' W: 1988, 1989.

Espeletia schultzei WEDD., P. Pico Espejo, 3450-4050 m, 8° 35' N, 71° 7' W, 8° 34' N, 71° 4' W: 1989.

P. de Mucujabí, 3500 m, 8° 49' N, 79° 47' W 1989.

Espeletiopsis corymbosa (H. et B.) CUATR., Bogotá, encima del Parque Nacional, 2750 m: 1985, 1986, 1989.

P. de Monserrate: 1985, 1986, 1989.

Espeletiopsis pannosa (STANDL.) CUATR., P. Pico Espejo, 3450 - 4050 m: 1989.

Coespeletia spicata (SCH. BIP.) CUATR., P. Pico Espejo, 4050 m 1989.

Ruilopezia atropurpurea (A.C.S.M.) CUATR., P. Pico Espejo, 3450 m: 1989.

Determinaciones de especies de animales encontradas en ejemplares de Espeletiinae:

Phasmatodea (Phylliidae): *Autolyca bogotensis* (GOUDOT, 1843), Mons.: h.m.; *A. flavolimbata* REDTENBACHER, 1906: Cumbal, h.m.;

Hemiptera (Membracidae): *Maturnaria lloydii* FUNKHOUSER, Alto Belén, *E. brachyaxiantha* DIAZ: ro.; *Micrutalis lugubrina*, *Duriameina*, en *Libanothamnus glossophyllus* (MATTF.) CUATR.: ro.; *Penichronphorus luteus* FUNKHOUSER, Alto Belén, Mons. *E. brachyaxiantha*: ro.; *P. reductus* RICHTER, Chingaza, *E. gr.*: ro.

Coleoptera (Melyridae: Dasytinae): *Haplamaurus kiesenwetteri* KIRSCH, 1865, Alto Belén, Chingaza, Chisacá, Mons.: fl.; *H. suturalis* KIRSCH, 1889, Alto Belén, La Rusia, Monserrate: fl.; *H. testaceimembris* PIC, 1910, Chisacá, *E. gr.*: fl.

(Curculionidae): *Exorides lindigi* (KIRSCH), Mons. *E. gr.*: ro.; *Phyllotrox aristidis* VOISIN, 1986,

Mons., Mérida, *E. gr.*, *E. schultzei*: fl.; *Ph. lamottei* VOISIN, 1989 (como *Ph. ar.*).

(Latriidiidae): *Corticarina adamsi* JOHNSON, Chingaza, *E. gr.*: h.m.; *C. silvicola* RÜCKER, Mons., Ruiz: h.m., Guasca: *E. gr.*, *C. sturmi* RÜCKER, Mérida. fl. *Aridius montuosus* RÜCKER. Cumbal, *E. pycnophylla*: h.m.; *A. necessarius* RÜCKER, Cumbal *E. pycnophylla*, Chisacá, Mons., *E. gr.*: h.m., fl.: *Cartodere constricta*, (GYLENHAL), Guasca, *E. gr.*: h.m.

(Staphylinidae): *Gnathymenus cleofanus* HERMAN, 1981, Mons., *E. gr.*: h.m.; *G. garus* HERMAN, 1981, Mons., *E. gr.*: h.m.

Diptera (Bibionidae): *Dilophus espeletiae* STURM, 1990, Mons. *E. gr.*: fl.;

Isopoda (Bathytropidae): *Colomboscia cordillerae* VANDEL, Chisacá, *E. gr.*: h.m.;

(Philosciidae): *Proischioscia sturmi* VANDEL, Chisacá, *E. gr.*, h.m.; *Erophiloscia longistyla* VANDEL, Chingaza, Guasca, Mons.: *E. gr.*: h.m.

(Sphaeroniscidae): *Colomboniscus regressus* VANDEL, Mons., *E. gr.*: h. m.

Acari (Oribatei): *Amerioppia espeletiarum* BALOGH, Cocuy, *E. lopezii*, Mons. *E. gr.*: h.m.; *A. columbiana* BALOGH, El Tablazo, *E. gr.*, h.m.; *A. cocuyana* BALOGH, Cocuy, Es. colombiana: h.m.; *Chavinia similis* BALOGH, Huila, *E. hartwegiana*: h.m.; *Gymnocetes marginatus* BALOGH, Huila, *E. hartwegiana*: h.m.; *Oxyoppia polita* BALOGH, Mons., *E. gr.*: h. m.; *Reductoppia espeletiae* BALOGH, Huila, *E. hartwegiana*: h.m.; *Procorynetes andium* BALOGH, Mons., *E. gr.*: h.m.; *P. espeletiae* BALOGH, Huila, *E. hartwegiana*: h.m.; *Rhaphidiosus alticola* BALOGH, Mons., *E. gr.*: h. m.; *Sturmacarus espeletiae* BALOGH, Mons., *E. gr.*; Mucubají, *E. schultzei*: h.m.

(Uropodina): *Nenteria ruizae* HIRSCHMANN & WISNIEWSKI, Mons., Sumapaz, *E. gr.*, h.m.; *N. sturmi* H. & W., Chingaza, El Tablazo, *E. gr.*: h.m.; *Trichuropoda monserratisensis* H & W., Mons, *E. gr.*; *T. paucistructura* H. & W., Cocuy, *E. wrezii*; *T. ruizae* H. & W., *E. hartwegiana*; *T. sumapazae* H. & W., Mons., Suma-

paz, *E. gr.*; *T. sturmi* H. & W., Chingaza, El Tablazo, *E. gr.*; *T. sturmsimilis* H. & W., Ruiz *E. hartwegiana* (todos entre h.m.)

Arachnoidea (Pseudoscorpiones): *Parachernes albomaculatus* (BALZAN), Mons., Chisacá, *E. gr.*: h.m.

Gastropoda (Bulimulidae): *Plekocheilus (Aeropicus) succinoides* BREURE, Sumapaz, *E. gr.*; h.m.; *P. (A.) zilchi* BREURE, Mons. *E. gr.*: h.m.

Otras determinaciones véase Sturm (1978 p. 72-84) y Sturm & Rangel (1985) p. 147-157).

3. Métodos

Las poblaciones de espeletias y los daños causados por animales se registraron en lo posible en cuadrados de 5 x 5 hasta 10 x 10 m². Se determinó el número de ejemplares, longitud del tronco, diámetro de la roseta, longitud de la lámina foliar, número de inflorescencias, número y estado de capítulos y clase y escala de los daños. El grado de desarrollo medio de los capítulos se determinó como el promedio de los factores de desarrollo de todas las plantas del cuadrado (véase texto de la tabla 2 y Sturm 1990 a). Para el examen microscópico se preservaron flores y otras partes incluidas en resina

artificial (Euparal). Las recolecciones de la fauna de artrópodos se hicieron por los métodos siguientes: Red de rozar (diámetro 30 cm, por lo menos 100 golpes dobles en registros semicuantitativos); red de golpe (diámetro 80 cm, series de 10 muestras); extracción de muestras hasta más o menos 500 ml y hasta unos 100 g de peso seco en aparatos de Berlese-Tullgren (bombillos de 25-60 watos); cría de insectos de flores en bolsas de plástico perforadas, controles cada dos días, regulación de la humedad por papel de filtro seco o vaporizador de agua.

4. Observaciones con respecto al desarrollo de algunas Espeletiinae

4.1. Desarrollo vegetativo

El desarrollo vegetativo se inicia, casi siempre, de semillas (aquenios). Parece que la multiplicación vegetativa nunca se ha registrado, aunque teóricamente sería posible puesto que el tronco puede formar raíces cladógenas en un ambiente constantemente húmedo (observaciones en *E. argentea*, Chingaza). Además se pueden formar brotes laterales con hojas p.e. regularmente en *Libanothamnus*, también en *Espeletia* (p.e. en *E. hartwegiana*) y *Espeletiopsis* (p.e. en *Es. corymbosa* después de la



FIGURA 1.

Parte de un capítulo de *E. grandiflora*, visto de arriba con *Phyllotrupes* n. sp. (Chrysomelidae); flores cerca del centro cerradas y tapadas por hojas tegmentarias; estigmas de las flores cerca del centro cerradas y tapadas por hojas tegmentarias; estigmas de las flores periféricas bien visibles; diámetro del disco 2 cm.

pérdida de la yema terminal). Ambas capacidades podrían facilitar una formación de brotes laterales con raíces.

Los conocimientos sobre la viabilidad de los aquenios y las condiciones de la germinación son pocos.

Pannier (1969) hizo experimentos con aquenios de *E. schultzii* y observó que germinaron en un 25% en una temperatura constante de 17°C. Después de permanecer 30 días en 2°C hasta 52% para aquenios coleccionados en invierno. Gariguata & Azocar (1988) registraron la viabilidad de semillas de *Coespeletia timotensis*, que crece en Venezuela a una altura alrededor de 4200 m. En el campo después de un año 17% de los aquenios germinaron, 55% fueron viables y 30% murieron. En el laboratorio bajo temperaturas entre 5 y 19°C y con luz germinaron hasta 80% de las semillas. En experimentos propios con aquenios de *Espeletia grandiflora* (Monserate-Páramo) con luz del día y temperaturas entre 17 y 25 grados se registró una germinación de 36%, en la oscuridad de 17%.

Plántulas con longitudes de las láminas foliares de menos de 1 cm se encontraron para *E. grandiflora* (Monserate-Páramo) y *E. schultzii* (Páramo

Pico Espejo) en mayor número en lugares abiertos entre el estrato herbáceo. Todavía se desconoce cuánto tiempo necesitan las plantas para que sus hojas en condiciones naturales alcancen ciertas longitudes. Sin embargo, las pequeñas rosetas permanecen durante bastante tiempo muy cerca de la superficie del suelo y como este presenta condiciones climáticas extremas (en el Páramo de Monserate algunas veces la temperatura medida fue superior a 50°C: Sturm 1978 p. 22) se puede suponer una mortalidad elevada en este estado. En la tabla 1 se presentan registros de la longitud del tronco en relación con el número de ejemplares. Casi 2/3 de los ejemplares forman parte de las dos primeras clases de tamaño que ocupan únicamente 4% del espectro total. Este hecho se puede explicar fácilmente por una mayor mortalidad en este estado, pero no aclara los valores bastante bajos en las clases de tamaño 5-9 y 10-19 cm de la tabla 1, lo que podría indicar variaciones anuales de germinación y reproducción. Este sería un factor que podría probarse únicamente mediante registros tomados durante muchos años y dentro de una misma área. Algunos datos con respecto al aumento de la longitud del tronco y del número de las hojas en ejemplares mayores se encuentran en Sturm (1978 p. 64) y Monasterio (1986 p. 57). Ejemplares grandes de la mayoría de las especies pueden alcanzar una edad

TABLA 2

Distribución, abundancia y desarrollo de inflorescencia en 4 especies de Espeletiinae. E = *Espeletia*, Es. = *Espeletopsis*, longitud del tronco: véase tabla No. 1, factor de florecimiento = factor para registrar el grado medio de desarrollo de las inflorescencias, p.e. 1 = capítulo abierto, flores tubulares cerradas; 1.5 = mitad de las flores tubulares abiertas (detalles véase Sturm 1990); tamaño mínimo = tamaño del ejemplar más pequeño con flores; I = daños por insectos, P = daños por pájaros; detalles adicionales véanse en acápite "Material".

	Nº de ejempl.	Longitud del tronco en cm	Ejemplar. florecidos	Factor de florecimiento	Nº de inflorescencias por ej.	Nº de capítulos por ejemplar	Nº de capítulos por 100 m ²	Capítulos dañados	Area de control en m ²
<i>Espeletia grandifl.</i> Monserate	1.IX.89	24-125	74%	1,2	4,4 (1-10)	13 (1-38)	1281	14 %	100
	23IX.89	20-84	72%	1,8	4,5 (1-10)	12 (3-25)	1354	7%	100
	27IX.89	17-78	82%	1,6	4,3 (1-9)	10 (3-28)	1382	>2 %	100
	30IX.89			2	5,1 (1-10)			I: 4% P: 11%	Tasación de línea
<i>E. hartwegiana</i> Tollima 13. IX. 89	198	20-210	8% 20-49cm 82% 50-210cm	1,5	7,1 (1-15)	≈ 5	≈ 1800	14%	70
<i>E. schultzii</i> Mérida 27.IX.89	38	13-64	82%	1,4	4,7 (1-12)	≈ 15 (7-36)	≈ 8700	>3%	25
<i>Es. corymbosa</i> Bogotá 27.VIII.89	39	40-120	36%	2	9 (2-17)	≈ 60 (19-87)	≈ 7500	≈ 5%	>500

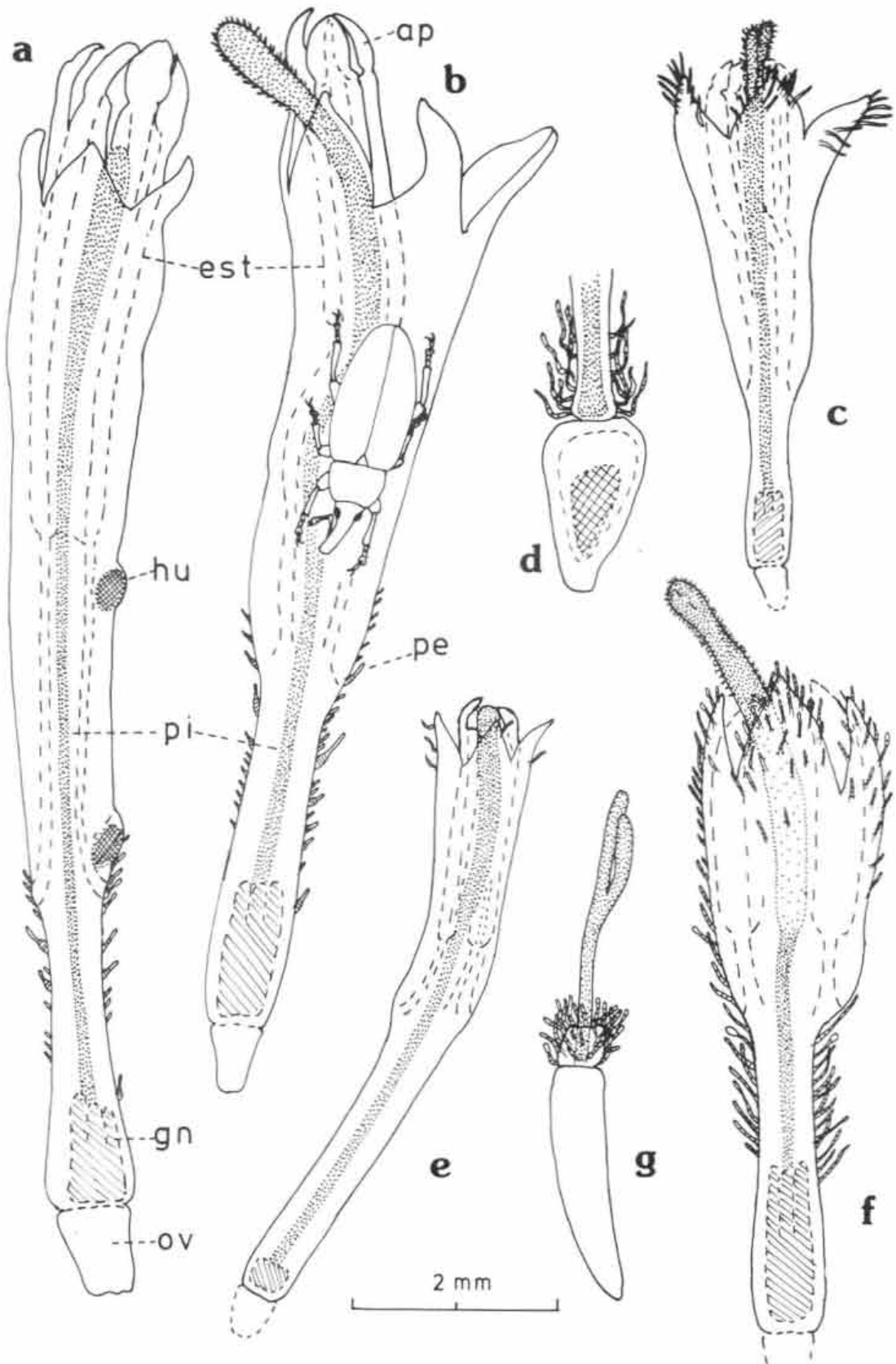


FIGURA 2

Flores aisladas de diferentes especies y géneros de Espeletiinae; vista lateral en escala igual, con base en preparaciones en resina: a. Flor tubular de *Espeletia summapacis* con 2 huevos de *Phyllotrox aristidis* (Curculionidae); b. Flor tubular de *Espeletia grandiflora* con *Phyllotrox aristidis*.; c. + d. *Espeletia pinnosa*: Flor tubular + aquenio joven con base del pistilo; e. Flor tubular de *Coespeletia spicata*; f. + g. *Ruilopezia atropurpurea*, flor tubular + flor femenina con pétalos reducidos. ap = apéndice del estambre, est = estambres, hu = huevo de *Phyllotrox*, ov = ovario, pe = pelos pluricelulares, pi = pistilo.

de varios decenios. Monasterio (1986 p. 57) indica para 2 especies de *Coespeletia* edades máximas entre 130 y 170 años.

Las hojas muertas de los ejemplares adultos quedan fijas al tronco cuando no hay quemaduras y forman un abrigo protector. Solamente en casos de permanente alta humedad (cerca del suelo o en páramos muy húmedos) la descomposición es más rápida. Esquemas de la estructura de ejemplares adultos del género *Espeletia* se hallan p.e. en Weber (1958), Sturm (1978 p. 87) y Cuatrecasas (1986, p. 269).

4.2. Desarrollo reproductivo

Casi todas las especies de Espeletiinae muestran una periodicidad anual de floración. Por cierto, el porcentaje de ejemplares adultos que producen inflorescencias durante un período depende de la especie, de la población, del clima y del año (Monasterio 1986, Sturm 1990). Algunos datos que demuestran tales diferencias se encuentran en la tabla 2. Es notable la semejanza de los resultados en el P. de Mons. (*E. grandiflora*) a pesar de ser tomados en 3 cuadrados diferentes. Los registros en 1986 en la misma población (Sturm 1990) tampoco muestran diferencias esenciales. Las diferencias aumentan en *E. schultzei* con un período de florecimiento bastante tardío y *E. hartwegiana* donde los ejemplares alcanzan una frecuencia de florecimiento de más del 50% sólo cuando las longitudes del tronco sobrepasan 50 cm, y son mayores en *Espeletopsis corymbosa* con un período de floración temprano, un porcentaje muy bajo de ejemplares con flores y con capítulos pequeños que se producen en gran número. En el lugar de registro para *Espeletopsis c.* (2750 m, cerca de Bogotá) el número de ejemplares pequeños (longitud del tronco debajo de 10 cm) es bajo, debido aparentemente a influencias antropógenas (plantaciones de *Pinus*, caminos, erosión etc.).

Diferencias mayores se presentan también en la morfología de las flores con respecto a las diferentes especies y géneros (figuras 1, 2). La mayor parte de las espeletias tiene flores periféricas con láminas bien desarrolladas que las hacen bastante vistosas, por lo menos para el ojo humano. Las glándulas nectararias, generalmente están bien desarrolladas. En *Coespeletia spicata* las glándulas nectararias y los pétalos de las flores fértiles están reducidos. Únicamente el polen amarillo garantiza cierta atracción óptica. Poco vistosas se presentan también las flores de *Ruilopezia atropurpurea*, especie que tiene glándulas nectararias muy bien desarrolladas. Estas diferencias probablemente tienen consecuencias también para el espectro de la fauna visitante y estacionaria de las flores.

5. Observaciones con respecto a la fauna de las Espeletiinae

Por su tamaño grande y la diferenciación de las partes aéreas, las espeletias ofrecen especialmen-

te a la meso y macrofauna muchas posibilidades de abrigo y alimentación. Especialmente la fauna de artrópodos y dentro de los artrópodos los insectos aparecen en gran abundancia y diversidad. Por eso se trata en primer lugar a este grupo.

En espeletias con una longitud del tronco de más de 10 cm se pueden distinguir 3 merotopos (merotopos):

- a. El abrigo de hojas muertas que persiste generalmente, durante muchos años y presenta en el interior un sistema de espacios formado por las partes basales que dejan solamente hendiduras muy finas entre sí y por la posición inclinada retienen el agua lluvia debido a lo cual son generalmente más húmedas que las láminas. En la parte exterior, generalmente más seca, los espacios que se forman por las láminas son mayores.
- b. Las rosetas semiglobulares con hojas vivas de edad diferente, generalmente con pelos abundantes que dan el aspecto de lana.
- c. Las inflorescencias, especialmente los capítulos, forman merotopos particulares con una provisión periódica de nutrientes valiosos (tejidos tiernos, polen rico en proteínas, néctar rico en azúcares, semillas con grasas).

El tallo principal y las partes basales de las hojas vivas no se mencionan como merotopos puesto que muy pocos animales aprovechan estas partes.

Para animales fitófagos el contenido alto de resina (diterpenos, Bohlmann et al. 1980) en los tejidos vivos podría ser un obstáculo. En 4 especies de *Espeletia* se determinó el contenido de diterpenos en la materia seca en valores entre 2 y 17%, dependiendo de la parte analizada. Los contenidos más altos se encontraron en los discos basales de (receptáculos) capítulos. Durante la descomposición el contenido de resinas probablemente disminuye.

La fauna de cada uno de los 3 merotopos mencionados tiene una composición particular y no se puede comparar con ningún otro merotopo o estrato del resto del páramo o del bosque montano (tabla 3). Datos cuantitativos se encuentran en Sturm (1978, 1990) y Sturm & Rangel (1985).

En la tabla 3 se muestran los datos de abundancia y constancia para grupos grandes de artrópodos con el fin de reiterar las diferencias entre los diferentes merotopos.

5.1. Fauna del abrigo de hojas muertas

La estructura del abrigo depende de varios factores. Así muchas especies de *Coespeletia* por ejemplo, presentan gran densidad de hojas en el tronco y forman un abrigo grueso y denso con una capa ex-

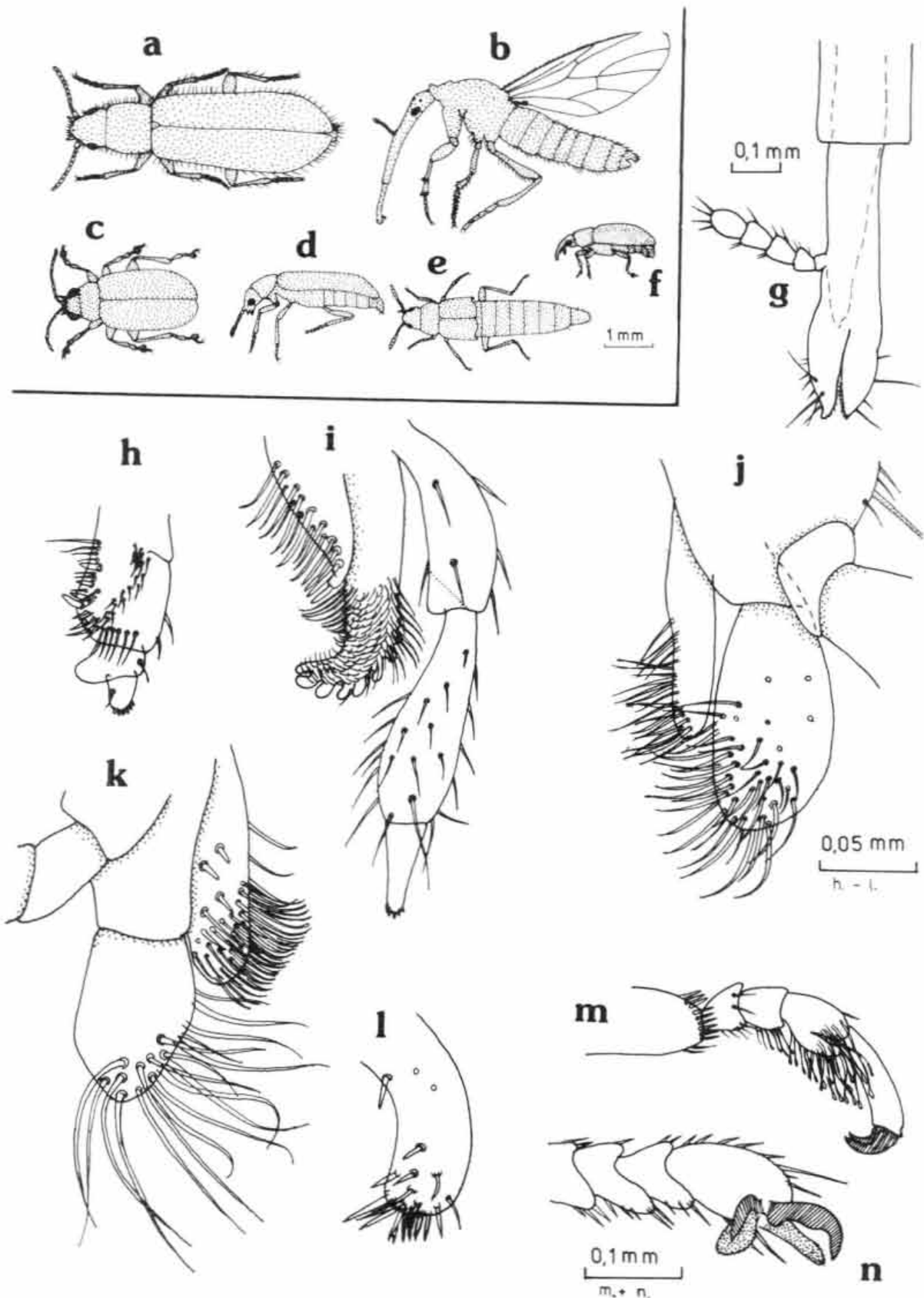


FIGURA 3

Ejemplos de la fauna estacionaria de los capítulos de las Espeletiinae. a.-f. Hábito morfológico; g.-o. Partes bucales y tarsos a escala aumentada. a. *Haplamaurus kiesenwetteri* (Melyridae), vista dorsal; b. *Dilophus espeletiae* (Bibionidae), vista lateral; c. *Phyllotrupes* n. sp. (Chrysomelidae), vista dorsal; d. *Haplamaurus suturalis* (Melyridae), vista lateral; e. *Polylobus* n. sp. (Staphylinidae), vista dorsal; f. *Phyllotrox aristidis* (Curculionidae), vista lateral; g. Pico de la trompa de *Dilophus espeletiae*, no totalmente estirada; Maxila de *Phyllotrox*, vista ventral; i, Maxilla de *Polylobus* n. sp. con palpo, galea con proyecciones en forma de cuchara, vista dorsal; j. Galea y lacinia de *Haplamaurus kiesenwetteri*, vista ventral; k. Galea y lacinia de *Phyllotrupes*, vista dorsal; l. Galea de Halcinae n. sp. (Chrysomelidae), vista dorsal, comparación con un representante de la misma subfamilia viviendo en la vegetación baja; m. tarso I de *Phyllotrox aristidis* con brocha adhesiva, vista lateral; n. tarso de *Haplamaurus suturalis* sin brocha, con lóbulos adhesivos, vista lateral.

TABLA 3

Distribución de órdenes y familias de artrópodos en diferentes estratos del páramo y bosque montano y dentro de 3 merotopos del género *Espeletia*. Base: colecciones en los años 1978, 1985, 1986 y 1989; métodos: colecciones a mano (=M), red de rozar (=R), trampas Barber (=BA), extracción en aparatos de Berlese (=BE); (+) = presente por lo menos en 1 muestra, += en 2 diferentes páramos o con constancia de > de 10%; ++ = presente por lo menos en 3 diferentes páramos o constancia > 30%; +++ = abundante por lo menos en 4 diferentes páramos, constancia > 50%; O = grupo ligado a sustratos húmedos; → = especies del grupo que visitan durante la noche las rosetas.

Merótopo Método	Bosque	P á r a m o				
	Hojarasca +Musgos BE	Superficie Suelo BA+M	Vegetación baja R+BE	Espeletinae Hojas mu. BE	Roseta BE+M	Flores BE+C
COLLEMBOLA Arthro. Symph.	+++	++	+++	+++	+++	++
PROTURA	(+)			(+)		
DIPLURA	(++)	+		(++)		
ARCHAEOGNATHA	(+)			++		
DERMAPTERA	(+)	+				
BLATTODEA	+	++		++	→	
PHASMATODEA		(+)		+		
ENSIFERA		+		+		
CAELIFERA	+	+	++			
PSOCOPTERA	+	+	++	++		
THYSANOPTERA	+		++	+	++	+++
HEMIP. Auchenorrhyncha	+	+	+++		+	
HEMIP. Sternorrhyncha	+++	++	++	++	++	++
HEMIP. Heteroptera	+	+	++	+		++
PLANIPENNIA	+		+			
COLEOPTERA Larvae	+++	+	++	++		+++
COLEOPTERA Carabidae	+	+++		++	→	
COLEOPTERA Staphylinidae	++	+	+	+		++
COLEOPTERA Curculionidae	++	++	+++	+++	→	+++
COLEOPTERA Chrysomelidae			+++			++
COLEOPTERA Otros	++	+	+++	+++	++	++
HYMENOPTERA Paras.	+	++	++	+	+	++
HYMENOPTERA Otros		++	(+)			+
LEPIDOPTERA Larvae	++	+	++	+++	+	++
LEPIDOPTERA Adulti			+	+		(+)
DIPTERA Larvae	+++	++	+	++		+++
DIPTERA Adulti	+	+	+++	+	+	++
MYRIAPO. Diplopoda	+++	++		++		
MYRIAPO. Chilopoda	+	+		+		
MYRIAPO. Pauropoda	(+)			(+)		
MYRIAPO. Symphyla	(+)			(+)		
CRUSTACEA Isopoda	(++)	++		(+)		
CRUSTACEA Copepod.	(+)			(+)		
ARACHNOI. Pseudoscorpion.	+++			++		
ARACHNOI. Opiliones	+	+	+	+	→	
ARACHNOI. Araneae	++	+++	+++	+++		+
ARACHNOI. Oribatei	+++		+	+++	+++	(+)
ARACHNOI. Uropodina	+			+		

terior y un microclima probablemente más equilibrado. Sobre la fauna de este tipo se sabe muy poco. Contrastando con él, muchas especies de *Espeletia*, *Espeletiopsis* y *Libanothamnus* p.e. tienen un abrigo más laxo. La descomposición de las hojas muertas se acelera bastante con humedad creciente. En el Páramo del Huila, extremadamente húmedo, los abrigos de *Espeletia hartwegiana* alcanzan una longitud de pocos decímetros; la parte basal de los individuos adultos muestra el tronco desnudo, sin las bases de las hojas.

La fauna del abrigo de hojas muertas tiene algunas semejanzas con la fauna de la hojarasca en el bosque montano (tabla 3): En ambos se registran Protura, Diplura, Archaeognatha, Blattodea, Diplopoda, Chilopoda, Pauropoda, Symphyla y Uropodina (Acari). Los registros demarcados en la tabla están ligados con una humedad elevada. Característico para ambos merotopos es también el número bajo de Collembola Symphypleona en relación con los Arthropleona y además los valores bajos de Diptera adultos y altos para Pseudoscorpiones y Oribatei. Algunas especies comunes se mencionan en el capítulo "Discusión".

Por otro lado hay también muchas diferencias entre las dos faunas especialmente con respecto a las partes secas del abrigo. Así las especies características del abrigo de *E. grandiflora*, los Curculionidae *Ulosominus* n. sp. y *Pseudopentarthrum* n. sp. no pudieron ser encontrados en ninguno de los otros merotopos o estratos que se controlaron para fines de comparación. Lo mismo vale para un representante de los Cerambycidae (*Parmenini* n.g. n. sp.) cuyas larvas perforan los nervios principales de las hojas muertas y para especies del género *Nannotus* (Pseudophylinae, Ensifera, Orthoptera). Entre los Araneae, los representantes de la familia Anyphaenidae se han especializado aparentemente al abrigo y muestran gran variabilidad.

Aparte de la fauna estacionaria del abrigo hay también huéspedes de muy diferentes grupos que lo utilizan como refugio (especies de Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Embioptera, etc.).

En vista general resulta para el abrigo de hojas muertas una alta diversidad de la fauna con respecto a los grupos grandes de los artrópodos. Probablemente eso es causado parcialmente por la falta de una capa de hojarasca típica en el páramo y por la escasez de un sistema de poros grandes y de tamaño medio en el suelo. Así el abrigo reemplaza parcialmente la hojarasca ofreciendo condiciones semejantes. Las partes húmedas del abrigo dejan entrar además muchos representantes de la fauna edáfica. Los rasgos particulares de la fauna del abrigo podrían ser el resultado de las condiciones climáticas más extremas (p.e. amplitudes mayores de temperatura y humedad relativa, corrientes de aire más fuertes) y el aislamiento de los merotopos que favorece un desarrollo particular en cada uno de ellos.

Hasta ahora no se han registrado en las espeletias daños causados por la fauna del abrigo. Parece que la corteza del tronco, el contenido de diterpenos y el anillo de las bases foliares que se conserva generalmente durante mucho tiempo, garantizan una protección contra daños de la fauna del abrigo exterior.

5.2. La fauna de la roseta

En comparación con la fauna del abrigo la fauna de artrópodos de la roseta es más pobre en especies y en taxa mayores. El único grupo que alcanza abundancias grandes es el de los Oribatei (Acari). Hasta más de 100 individuos por hoja pueden ser extraídos. Aún no se sabe cuales factores favorecen la presencia de este grupo dentro de la capa de pelos. En otros lugares los Oribatei generalmente se encuentran en musgos o en detritus. En abundancias medias llegan Collembola Anthropleona, Pseudococcidae (*Puto* spp.), Membracidae (p. e. *Penichrophorus* spp. y *Maturaria* sp.) y larvas de Lepidoptera. Coleoptera de las familias Curculionidae, Lampyridae, Lycidae, Buprestidae, Elateridae (*Semiotus* spp.) se encuentran más esporádicamente pero en diferentes páramos. Las especies de Diptera e Hymenoptera que se registraron visitan la roseta generalmente por corto tiempo. Esta fauna se complementa con algunos artrópodos que son visitantes nocturnos. En los páramos Monserrate, Cocuy, Sumapaz y Tolima se recogieron durante la noche representantes de los siguientes grupos: Blattodea, Coleoptera (Carabidae + Curculionidae) y Opiliones (Sturm & Rangel 1985). Se trata de animales de tamaño medio, que se mueven lentamente en las hojas y que salen probablemente del abrigo de hojas muertas. Aún se ignoran las causas y ventajas de este comportamiento.

Un daño evidente en las hojas vivas es causado por *Exorides* spp. (Curculionidae) que comen las láminas por debajo de la capa de pelos, por orugas de Lepidoptera que comen en la superficie de las hojas (Páramo Alto Belén) o dañan las hojas jóvenes (*E. pycnophylla*: P. de Cumbal, *E. schultzei*: P. Pico Espejo). En el Páramo del Tolima una especie de Aphidoidea produjo torsiones fuertes de las hojas y daños en la formación de las inflorescencias (*E. hartwegiana*). Hasta un 10% de las plantas adultas puede ser dañado de esta manera. Los otros daños de la roseta generalmente se encuentran por debajo de este valor. En algunos casos se registraron daños causados por caballos y mulas que pueden comer mayores cantidades de hojas aparentemente sin ningún perjuicio.

5.3. Fauna de las inflorescencias

5.3.1. Composición de la fauna de las inflorescencias

En contraste con la fauna del abrigo y la de la roseta que muestran un intercambio entre sí y con el suelo, la fauna de las inflorescencias y especial-



FIGURA 4

Capítulo de *E. grandiflora* con achenios maduros, vista lateral; abierto lateralmente por aves que quitaron parte de los achenios; diámetro 2 cm.

mente la de los capítulos es bastante específica. Únicamente para 2 especies de Latridiidae se comprobó una congruencia con la fauna del abrigo. De las otras especies características, se encuentran a lo sumo algunos ejemplares extraviados de otros lugares. En los capítulos la fauna específica muestra una abundancia por volumen que por lo menos para Coleoptera y larvas de Diptera y Lepidoptera es la más alta en toda la región.

Con base en la fauna estacionaria floral de diferentes frailejones de Colombia —en primer lugar *E. grandiflora*— Sturm (1990) describe los taxa típicos, abundancia y para algunos representantes, también el comportamiento y desarrollo. Berry (1986) menciona 6 grupos de insectos que fueron observados en la polinización de 6 especies de Espeletiinae venezolanas. Voisin (1986, 1989) describe 2 especies de *Phyllotrox* (Curculionidae) que se encontraron en los capítulos de Espeletiinae de Venezuela.

El espectro de los animales que visitan las flores de Espeletiinae por corto tiempo es muy amplio. Al lado de muchas especies de insectos (*Bombus* spp., Tachnidae, Syrphidae, Tephritidae, Lepidoptera y otras: Berry 1986, Sturm 1990) a, varias especies de colibríes visitan los capítulos.

Para una sola especie de Espeletiinae la composición de los taxa de la fauna estacionaria y las relaciones de abundancia son más o menos constantes. Cuando se comparan diferentes especies y géneros de frailejones, el patrón de distribución de la fauna varía (tabla 4). Si los grupos ampliamente distribuidos en flores (p. e. Collembola, Psocoptera, Thysanoptera y Acari) se dejan a un lado, los grupos típicos se presentan de manera más clara: En *E. grandiflora* se coleccionaron 6 familias de Coleoptera (por lo menos 5 de ellas representadas por un sólo género) y los Bibionidae del género *Dilophus*. De menor valor indicativo es el resto de los grupos holometábolos que se encuentran también en las flores de otras Compositae o cuyos géneros y especies aún no han sido determinados (Hymenoptera parasítica, Lepidoptera, Cecidiomyiidae). Los pocos adultos de Lepidoptera desarrollados en los capítulos representan las familias Gelechiidae, Pyralidae, Oecophoridae y Momphidae. Según la tabla 4 las Bibionidae están restringidas al género *Espeletia*. De las 5 especies de este género 4 alojan todas las familias características de Coleoptera; para la quinta especie de Ecuador (de la cual se coleccionaron sólo 2 muestras) el número de familias de Coleoptera comunes baja a 4. Las diferencias aumentan en la sucesión *Espeletiopsis corymbosa* y *pannosa*, *Coespeletia* sp. (en las 3 especies faltan Bibio-

TABLA 4

Cambios del patrón de distribución de especies de artrópodos en las flores de diferentes especies y géneros de Espeletiinae. Colecciones 21.VIII. -5.X. 1989 (véase acápite "Material"); (+) = < 4 ejemplares; + = 4 - 15 ej., ++ = 16 - 50 ej., +++ = > 50 ej.: números referidos más o menos a 3 muestras, 1 muestra correspondiente a 100 capítulos de *Espeletia grandiflora* (peso seco 50 g); C = cría, B = extracción en aparatos de Berlese, M = colección a mano; subrayado = adultos y larvas presentes, subrayado = adultos casi únicamente en las crías; informaciones adicionales véase texto y capítulo "Material".

Especies	<i>Espeletia</i>					<i>Espeletiop.</i>		<i>Coes.</i>	<i>Ruilop.</i>
	<i>pycn.</i>	<i>gran.</i>	<i>barc.</i>	<i>hart.</i>	<i>schu.</i>	<i>cory.</i>	<i>pann.</i>	<i>spic.</i>	<i>atro.</i>
Localidad	Angel	Mons.	Cayet.	Tolima	Mérida	Mons.	M é r i d a		
Nº de muestras	2	6	5	5	9	9	5	3	3
Métodos	C, M	B, C, M	B, C, M	B, C, M	B, C, M	B, C, M	B, M	B, C	B C
COLLEMBOLA	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>	(+)	<u>+</u>	<u>+++</u>	(+)		<u>++</u>
PSOCOPTERA		(+)	(+)	(+)	+	<u>+</u>		<u>+</u>	(+)
THYSANOPTERA	<u>+</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>		<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>
HEMI.	Anthocoridae	(+)	<u>+</u>	<u>+</u>		<u>+++</u>	<u>+++</u>	(+)	<u>+</u>
	Sternorrhyncha	<u>+</u>	<u>+++</u>	<u>+</u>	<u>++</u>		<u>+++</u>		(+)
COLEOPTERA	Chrysomelidae (Phyllotrupes)		<u>+++</u>	(+)	<u>++</u>	<u>+</u>	(+)	(+)	
	Curculionidae (Phyllotrox)		<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>+</u>	<u>+++</u>	<u>+</u>	<u>++</u>	<u>+</u>
	Latridiidae (Corticarina)	<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>	(+)	<u>+</u>	(+)	(+)	(+)
	Melyridae (Haplamaurus)	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+</u>	
	Colydiidae	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+</u>			(+)
	Staphylinidae (Polylobus)	<u>+++</u>	<u>+++</u>	(+)	<u>+++</u>	(+)			
	Otras familias	<u>+</u>	<u>+</u>	<u>+</u>	(+)	<u>+</u>	<u>+</u>	(+)	
HYMENOPTERA	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+</u>	<u>++</u>	<u>++</u>
LEPIDOPTERA	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	(+)	<u>+</u>	<u>++</u>
DIPTERA	Bibionidae (Dilophus)	<u>+++</u>	<u>+</u>	(+)	<u>+</u>	<u>++</u>			
	Cecidiomyiidae		<u>+</u>	<u>++</u>		<u>+++</u>	<u>+</u>		<u>+</u>
	Drosophilidae (Drosophila)	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>+</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+</u>	<u>++</u>
	Tephritidae (Urophora)		<u>+</u>			<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+</u>	<u>+</u>
	Otras famil.	<u>+++</u>	<u>+</u>	<u>+</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+</u>	<u>+</u>	<u>++</u>
ARANEAE	(+)	<u>+</u>	<u>+</u>			<u>+</u>		<u>+</u>	
ACARI	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>++</u>	<u>++</u>	<u>+++</u>	<u>+++</u>	<u>+</u>	<u>+++</u>	<u>++</u>

nidae), *Ruilopezia a.* (de las 6 familias de Coleoptera sólo Curculionidae presentes). Estas diferencias tienen que ser confirmadas con más material. Parece digno de mención que las diferencias arriba mencionadas coinciden bastante bien con las diferencias morfológicas de las flores y con la particularidad del género *Ruilopezia* con respecto al desarrollo, puesto que las plantas florecen una sola vez en su vida y producen un gran número de capítulos.

La fauna estacionaria de los capítulos generalmente alcanza altas abundancias. De 100 capítulos florecidos de *E. grandiflora* (peso seco 83 g) salieron en un caso entre otros 4140 ejemplares de *Phyllotrox*; 85 Melyridae, 126 Chrysomelidae y 113 larvas de Diptera y Lepidoptera (aparato de Berlese). Los 5096 artrópodos en total correspondieron a un volumen de 5.5 ml y un peso seco de 0.63 g equivalente al 0.7% del peso seco total.

Una suposición para la presencia de altas abundancias es un alto grado de compatibilidad entre individuos y especies que habitan un capítulo. Además en capítulos con alta densidad de fauna nunca se observaron efectos de dominancia o agresiones, exceptuando el comportamiento de los Hymenoptera parasítica. La invasión de este último grupo alcanzó, en las 17 crías que se hicieron y con referencia a los Tephritidae y Drosophilidae como los grupos más infestados, un promedio de un 23%. Todavía no hay observaciones sobre enfermedades causadas por microorganismos. Carabidae predadores entran a veces en los capítulos. Los Araneae (Thomisidae) frecuentes en las brácteas involucrales de los capítulos se observaron únicamente en la captura de insectos visitantes de tamaño grande. Entre los vertebrados, aparentemente colibríes (Snow 1983) y tal vez *Phenacosaurus* spp. (Reptilia: Lacertilia) aprovechan la fauna estacionaria como alimento.

5.3.2. Desarrollo de la fauna de las inflorescencias

Con respecto a las generaciones siguientes, surge el problema de cómo sobreviven los insectos hasta el siguiente período de floración. En la tabla 6 se reunieron algunos datos sobre el desarrollo en algunas especies holometábolos que pueden completar todo su ciclo en los capítulos. Los datos resultaron de registros hechos en las crías (temperaturas 16–22°C, humedad relativa > 90%, luz del día). Los intervalos de tiempo durante los cuales más de la mitad de los animales de un grupo salieron, fueron demasiado cortos para facilitar a los adultos la postura de huevos en capítulos de la siguiente generación. Aun cuando se admite que el desarrollo se retarda bajo las condiciones de campo, un paso directo podría esperarse sólo para Lepidoptera, pero justamente para este grupo los datos no son representativos. Para la mayoría de los casos se podría esperar un estado de quiescencia de huevos puestos en espeletias, o un estado imaginal longevo que aprovecha otros alimentos, o una generación intermedia en la cual las larvas se alimentan con otras sustancias. La recolección de algunos ejemplares de *Phyllostrox aristidis* en la hojarasca del bosque cercano deja pensar en esta última posibilidad.

5.3.3. Importancia de la fauna para la reproducción de las espeletias

En conjunto con las estrategias de las Espeletiinae hay que destacar los visitantes y habitantes de las flores que influyen sobre la reproducción de este grupo. Bajo este aspecto se pueden distinguir 3 grupos de animales:

- a. Especies que tienen importancia como polinizadores
- b. Especies que producen daños en inflorescencias y flores antes de la madurez de los aquenios

- c. Especies que comen los frutos en proceso de maduración o maduros.

Ad a. Para *E. schultzei* Sobrevilla (1989) pudo comprobar que en caso de autopolinización dentro de la misma planta se forman solamente aquenios vacíos. Únicamente la polinización ajena (exocruce) produjo frutos viables pero está influenciada por efectos de incompatibilidad. Berry (1986) estudió la dependencia entre la formación de aquenios llenos y la manera de polinización en 13 especies de Espeletiinae. Mostró que todas las especies eran autoincompatibles ya que la producción de semillas con embrión en la prueba de autopolinización es nula o es mucho más baja que la producción de semillas en condiciones naturales. Para 6 especies la tasa de visitas por 7 grupos de insectos fue registrada. Sus resultados indican que las especies son obligadas a exocruce y requieren de visitas de polinizadores para garantizar una producción suficiente de semillas viables. A pesar de que hacen falta experimentos correspondientes en especies colombianas parece bastante probable que éstas también necesitan exocruce para la producción de aquenios viables.

Hasta hace poco se consideró que sólo los visitantes por corto tiempo eran los responsables del exocruce. Pero es muy probable que al menos unas pocas especies de la fauna estacionaria —especialmente el “guild” de los comedores de polen— tomen parte en la transmisión de polen de una planta a otra. Algunos argumentos en favor de esta suposición son: El contenido intestinal de los adultos de *Polylobus* sp., *Phyllostrox* sp., *Phyllostropus* sp., *Haplamaurus* spp. y *Dilophus* sp. el cual consiste casi exclusivamente de polen de Espeletiinae. Debido a este hecho, el período de máxima abundancia y actividad de estas especies coincide con la floración de las Espeletiinae. Todas estas especies llevan polen en los pelos de su cuerpo y se mueven en el disco floral. Especialmente en situaciones de perturbación buscan la periferia del disco con los estigmas de las flores fértiles; además tienen capacidad de volar y cuando el capítulo empieza a marchitarse (en el P. de Monserrate, en *E. grandiflora* máximo 2 semanas después) tienen que cambiar de capítulo o de planta.

Para probar si las especies mencionadas son atraídas por el color amarillo —color que predomina en los capítulos de las Espeletiinae— más que por otros colores se hizo un experimento con vasos coloreados (tabla 6). Durante el período de floración se instalaron 12 vasos de diferentes colores durante 4 semanas en lugares abiertos del P. de Monserrate. Resultó que en los 6 vasos amarillos, 5 taxa se recogieron en abundancias por lo menos cuatro veces más altas que en los seis vasos con otros colores: Sternorrhyncha (en primer lugar Aphidioidea), *Phyllostrox aristidis*, *Phyllostropus* sp., Hymenoptera y Diptera. Es reconocido que Aphidioidea, Hymenoptera y Diptera son atraídos fuertemente por los colores amarillos. Más interesante parece el resulta-



FIGURA 5

Planta de *E. grandiflora* tumbada por un roedor, probablemente *Agouti taczanowskii*; el animal comió la médula; longitud del tronco 70 cm.

do para las 2 especies de Coleoptera, que son características de la fauna floral de *Espeletia* spp. Representantes de otras 7 familias de Coleoptera que no son típicos para la fauna floral, aparecen en los vasos de diferentes colores en una relación mucho más equilibrada. Colecciones mediante red de rozar en la vegetación baja del páramo no dieron ninguna indicación para la alta abundancia de las 2 especies de Coleoptera. Por eso parece muy probable que fueran atraídas a varios metros de distancia por el color amarillo, lo que indica la probable importancia de los 2 taxa para la polinización de las espeletias.

Ad b. Mientras que las especies mencionadas en el punto a se alimentan en primer lugar de polen y néctar, sustancias que son producidas por la planta en exceso, los animales de este grupo comen los tejidos blandos de las flores o chupan el jugo. Ningún daño causado por las especies chupadoras (Thysanoptera, Anthocoridae, Sternorrhyncha) se pudo comprobar en visión macroscópica. Larvas de Tephritidae causaron agallas en las flores tubulares de *E. boyacensis*, un daño que es bien limitado. Claramente se observó el daño causado por las larvas de fitófagos que destruyeron los tejidos (Curculio-

nidae, Tephritidae, Drosophilidae, Agromyzidae y Lepidoptera) y el resultado es la floración irregular (no en anillos concéntricos) de las flores tubulares (frecuente p.e. en *E. grandiflora* y *E. schultzei*). Un examen de más de 100 capítulos de *E. grandiflora* permitió comprobar que los 3 grupos mencionados primero no influyen casi en la producción de semillas, puesto que los daños se concentran en las flores tubulares. Por el contrario las larvas de Lepidoptera —abundantes en todas las especies de Espeletiinae examinadas— dañan directamente los ovarios o achenios. Otra forma de daño la producen las larvas minadoras en los ejes de las inflorescencias (Agromyzidae y Lepidoptera). Un daño total bien visible y causado por insectos se registró en diferentes cuadrados hasta en un 5% (tabla 2).

Ad c. Datos sobre los pájaros que comen los achenios de las espeletias se encuentran en Vuilleumier & Ewert (1978 p. 78) para páramos venezolanos. J. Hernández (comunicación personal, 1989) observó *Catamenia inornata minor* Berlepsch, *Phrygilus unicolor geospizopsis* (Bonaparte) (Fringillidae) y *Bolborhynchus ferrugineifrons* (Lawrence) (Psittacidae) comiendo frutos de espeletias. Según observaciones propias *Spinus sp. spinescens* (Bonaparte) (Fringillidae) come frutos de *Espeletia corymbosa*. Daños abundantes se registraron en el Páramo de Monserrate donde los pájaros quitaron parte de las brácteas involucrales de los capítulos para comer los achenios (figura 4). Hasta ahora se desconocen las especies responsables. En los cuadrados examinados (tabla 2), los daños causados por pájaros alcanzaron un 10% y aumentan probablemente más en poblaciones con un porcentaje más alto de achenios maduros. Entonces alcanzan casi

TABLA 5

Resultados de colecciones mediante vasos de color (3 vasos azules, 3 rojos, 6 amarillos) expuestos en lugares abiertos del Páramo de Monserrate: posición en línea recta, distancia mínima 5 m, diámetro apertura 12 cm, contenido: formol 3%; 25.VIII - 25.IX, 1989, controles cada semana; subrayados = número de ejemplares en los vasos amarillos más de cuatro veces superior a la suma del mismo grupo en los vasos rojos y azules.

	Nº de imágenes	Período de eclosión en días	
		promedio	mínimo-máximo
DROSOPHILIDAE + AGROMYZIDAE	245	15	2 - 66
CECIDIOMYIIDAE	41	24	14 - 72
LATRIDIIDAE Corticarina spp.	43	26	8 - 52
HYMENOPTERA Par.	124	29	2 - 64
COLYDIIDAE	75	35	2 - 58
TEPHRITIDAE Urophora spp.	81	39	4 - 74
CURCULIONIDAE Phyllotrox arist.	502	43	8 - 92
LEPIDOPTERA	4	(77)	23 - 118

el doble de las pérdidas causadas por insectos dentro de las áreas examinadas. Hay que tener en cuenta que es necesario aumentar la base de los registros. Por ejemplo, en el Páramo del Tolima se observaron dos clases de daños no registrados en las otras áreas (fuertes daños por Aphidoidea y pérdidas de parte de las inflorescencias causadas por animales ??).

6. Discusión

Ya con los resultados bastante incompletos que se presentan aquí se comprueba que las espeletias en sus diferentes partes aéreas albergan una fauna bastante característica y abundante en cada merotopo. La composición y la abundancia de esta fauna dependen de una pluralidad de factores; entre ellos, la especie, la edad de la planta, el tamaño de la población, la altitud, la humedad, la estación climática, la frecuencia de quemas y factores históricos.

6.1. Origen de la fauna de artrópodos en espeletias

Una primera reacción que surge en relación con este tema es la pregunta acerca del origen de las especies. Hay que tener en cuenta que ecosistemas semejantes a los páramos actuales empezaron a formarse cuando los Andes en el proceso de su levantamiento alcanzaron altitudes de unos 3000 m o más, esto es desde el plioceno o hace 5—6 millones de años (Cuatrecasas 1986, Van der Hammen & Cleef 1986).

Una adaptación a las condiciones especiales de esta región no puede haber evolucionado mucho, y desde el punto de vista taxonómico habrá alcanzado a lo máximo el nivel de género o tribu. Cuando se presentan adaptaciones fuertes que sólo se encuentran en el páramo, hay que pensar en posibles preadaptaciones. Algunas posibilidades generales del origen de la flora y de la fauna se mencionan a continuación (compárese también Chardon 1951):

- a. Invasión de parte del bosque montano cercano con flora y fauna muy abundantes.
- b. Inmigración a lo largo de los Andes de especies que vivieron antes más al norte o más al sur de la región paramuna y que ya estaban adaptadas a condiciones semejantes a las del páramo.
- c. Inmigración de especies cosmopolitas con base en una alta capacidad de propagación.
- d. Introducción por el hombre.
- e. Inmigración desde montañas más antiguas de Suramérica con vegetación abierta y condiciones abióticas semejantes a las del páramo.

- f. Migración de especies parcialmente adaptadas dentro de la región paramuna.

Dentro de estas posibilidades se pueden diferenciar más p.e. en:

- Especies que visitan el páramo de manera transitoria (p.e. muchas especies de aves) y otras que permanecen allí durante períodos largos o durante toda su vida.
- Especies que se encuentran aún en la etapa de intercambio genético con las poblaciones que les dieron origen y otras que ya están genéticamente aisladas, en el páramo.
- Especies que habitan toda la zona paramuna de las espeletias o por lo menos grandes partes y otras que están presentes o son endémicas de áreas pequeñas.
- Especies que no se diferenciaron claramente de las especies originales (generalistas, especies preadaptadas) y otras que ya muestran adaptaciones.

Para algunos grupos de plantas y animales ya se pueden verificar varias posibilidades de las arriba mencionadas (compárese Descimon 1986, Haffer 1970, Van der Hammen & Cleef 1986, Vuilleumier 1986). Para la mayoría de los artrópodos los datos son muy incompletos, puesto que más del 80% de las especies menores todavía no están descritas y las colecciones sistemáticas en esta región se han iniciado recientemente. Una inmigración desde el bosque montano se puede comprobar o es probable para muchos artrópodos del páramo. Dentro de la fauna de las hojas muertas de las espeletias, las siguientes especies se encuentran también en el bosque montano cercano: *Meinertellus bogotensis* Sturm (Archaeognatha), *Autolyca bogotensis* (Goudot) (Phasmatodea), *Gnathymenus garus* Herman (Staphylinidae), *Bothinodontes* n.sp. + *Conotrachelus* n.sp. (Curculionidae), *Corticarina adamsi* Rücker (Latridiidae), *Polistes v. versicolor* (Olivier) (Vespidae), *Colomboscia cordillerae* Vandel, *Erophiloscia longistyla* Vandel, *Colomboniscus regressus* Vandel, *Proischioscia sturmi* Vandel (Isopoda), *Tyrannoctonius columbicus* Beier, *Parachernes albomaculatus* (Balzan) (Pseudoscorpiones), *Symphylella* n. sp. (Symphyla).

Dentro de los habitantes de la roseta, 2 especies se coleccionaron también en el matorral o en el bosque: *Maturaria lloydi* (Membracidae) y *Conotrachelus* n.sp. (Curculionidae).

Contrastando con esto, no se pudo comprobar hasta ahora una presencia constante de habitantes de los capítulos —un grupo para el cual las determinaciones son más completas que para los otros— en el bosque montano. En este caso hay que pensar en la posibilidad de que géneros ampliamente distribuidos, p.e. *Dilophus*, *Phyllostrox*, *Haplamaurus* y



FIGURA 6

Grupo de *E. brachyaxiantha* en el P. Alto Belén poco después de una quema que destruyó casi totalmente el abrigo de las hojas muertas; longitud del tronco del ejemplar en el primer plano 120 cm.

Drosophila dieron lugar a nuevas especies durante la adaptación a las condiciones del páramo.

La inmigración desde el Norte y a lo largo de los Andes se comprobó para los Melanoplinae (Caelifera, Orthoptera), que llegaron hasta Perú y dieron lugar a varios géneros endémicos para Suramérica (Rehn 1954, Ronderos 1979). Lo mismo vale para algunos Pieridae (Lepidoptera) (Descimon 1986, Shapiro 1980) que suben hasta altitudes de más de 4000 m. Sin embargo, ambos grupos tienen sólo conexiones laxas con las espeletias. Migraciones dentro de la región paramuna podrían explicar la distribución amplia de *Phyllotrox aristidis* y *Ph. lamottei* (Andes de Mérida hasta el P. de Chisacá al Sur de Bogotá) o de *Meinertellus bogotensis* (P. de Monserrate y P. de Duríameina en la Sierra Nevada de Sta. Marta).

Para aclarar estas relaciones son necesarias más colecciones sistemáticas y más determinaciones exactas.

El concepto de que ciertas especies de insectos no han alcanzado hasta ahora a ciertas poblacio-

nes o especies de espeletias y por eso no se encuentran allá, tal vez es demasiado simple. Así en el P. del Tolima (Cordillera Central) donde predominan en los capítulos de *E. hartwegiana* los Staphylinidae del género *Polylobus* se encontraron también algunos Curculionidae del género *Phyllotrox* abundante en la Cordillera Oriental. Parece que los *Phyllotrox* de la Cordillera Central a causa de la falta de adaptación, no tienen la capacidad de competir con *Polylobus*; sin embargo en la Cordillera de Mérida, donde predominan los *Phyllotrox* en las flores de *E. schultzei* se encontraron también algunos ejemplares de *Polylobus*. En el P. de Monserrate parece ser que la presencia de unos pocos ejemplares de *Phyllotrox aristidis* en *Espeletiopsis corymbosa* depende de la sobreproducción de *Phyllotrox* en *E. grandiflora*. Podría ser que sin este refuerzo la presencia de *Phyllotrox* en *Espeletiopsis*, con sus capítulos bastante pequeños, terminaría o que un refuerzo constante favorecería la adaptación a *Espeletiopsis c.*

6.2. Adaptaciones

Adaptaciones de los artrópodos a las condiciones de las espeletias pueden esperarse puesto que este grupo por su disposición de merotopos diferenciados y por su dominancia en amplias partes de la región paramuna ejerce una presión evolutiva. La distribución del páramo en forma de islas de diferente tamaño produce grandes zonas de contacto con el bosque montano y ofrece muchas posibilidades para una inmigración variada.

Especialmente la fauna estacionaria de los capítulos tuvo que adaptarse. El ritmo de floración y el contenido de resinas exigen muy probablemente adaptaciones fisiológicas. Más difícil parece el problema de si hay también adaptaciones morfológicas especializadas a la vida en las flores. La diversidad de los habitantes de las flores desde el punto de vista morfológico y taxonómico muestra que no ocurre una adaptación uniforme. También el examen de un grupo ("guild") que se ha especializado en alimentarse con polen y néctar no permite comprobar una uniformidad en la diferenciación de las partes bucales. Según Schremmer (1961) esta forma de vida favorece setas largas o apéndices especialmente en las maxilas que pueden servir para barrer el polen hacia la boca. Tales formaciones se encontraron p.e. en *Polylobus*, *Phyllotrupes* y *Haplamaurus* (figuras 3 i, j, k). Pero en este grupo también se realizaron otros principios de ingestión. *Dilophus* recoge el polen probablemente por succión y por los lóbulos terminales del labio retractible que tiene sólo algunas setas poco especializadas (figura 3 g). En *Phyllotrox* las partes bucales están muy próximas en la trompa y las setas relativamente cortas de la maxila (figura 3 h) probablemente ayudan al transporte del polen que se recoge por las mandíbulas. Aquí el tamaño menor y la menor cantidad de alimento, tal vez han favorecido esta adaptación. También las especializaciones para agarrarse

a las partes lisas de las flores carecen de uniformidad (figura 3 m, n).

En general, se puede decir que las condiciones dentro del merotopo de los capítulos admite un espectro amplio de adaptaciones morfológicas. Gran parte de ellas probablemente son preadaptaciones. Parece importante también para la "conquista" de este merotopo por una pluralidad de especies, que las de la fauna estacionaria quedaron por debajo de un tamaño máximo, que adaptaron su alimentación a las sustancias de los capítulos y a su contenido de resina, que adaptaron sus ciclos de desarrollo a los períodos de floración, que adaptaron su comportamiento a una "coexistencia pacífica" entre gran número de individuos de diferentes especies y que dispusieron de buenas capacidades de propagación. Especializaciones extremas de la fauna aparentemente no han sido favorecidas por las espeletias.

6.3. Relaciones entre las Espeletiinae y su fauna

La fauna del abrigo de hojas muertas probablemente no tiene importancia para la "fitness" de las espeletias. El promedio de los daños causados en las rosetas dentro de una población no ascendió de un 10% y la existencia de una población nunca pareció amenazada por estos daños. Lo mismo vale para los daños producidos en las inflorescencias que no sobrepasaron un promedio del 5% a simple vista. Probablemente este daño está compensado parcialmente por la participación de la fauna estacionaria de los capítulos en la polinización ajena. Más importancia tienen las pérdidas de frutos por parte de los pájaros que alcanzaron un 10% en los casos controlados; cifra que podría aumentar con el avance en la madurez media de los frutos. Un efecto adicional positivo debe mencionarse, los pájaros frugívoros probablemente tienen gran importancia para la propagación de los frutos de las espeletias que no disponen de especializaciones de propagación. La presencia aislada de espeletias en el extremo norte de la Cordillera Occidental puede explicarse casi únicamente por este tipo de propagación.

El porcentaje alto de plantas de espeletias en la mayoría de las áreas mejor controladas indica que los daños mencionados, aparentemente no merman la dominancia de este grupo en amplias partes de la región paramuna. Años con pérdidas de semillas o de plántulas extremadamente altas pueden compensarse durante los años siguientes, gracias a la longevidad de las espeletias. En estos ecosistemas relativamente jóvenes probablemente muchos procesos de evolución y adaptación están en pleno desarrollo. Los 3 ejemplos que siguen (con base en observaciones personales) tal vez podrían señalar tendencias hacia un mejor aprovechamiento del gran reservorio en forma de abrigo y/o alimento que ofrecen las espeletias. Especies de *Autolyca* (Phasmatoidea) se encuentran en el bosque montano y en el páramo muchas veces debajo de piedras. A veces grupos bastante grandes de ejemplares muy jóvenes hasta

adultos se encuentran en el abrigo de hojas muertas de espeletias comiendo partes grandes del abrigo y ensanchando así las cavernas donde viven (P. de Monserrate, P. de Cumbal). *Spinus spinescens* (Fringillidae) construye sus nidos muchas veces dentro del abrigo y los recubre con pelos de espeletias (P. de Monserrate, P. de Sumapaz). El roedor *Agouti taczanowskii* (Stolzmann) tumba troncos de *E. grandiflora* abre el cilindro leñoso y come la medula (figura 5). Queda como pregunta abierta si una especialización más fuerte de pájaros frugívoros que se alimenten de frutos de espeletias, o de agouties que consumen los troncos podría diezmar las poblaciones de Espeletiinae.

Hasta ahora nada indica una coadaptación de las espeletias y los animales. En todos los casos en los cuales una adaptación parece probable, aparentemente los animales se han adaptado a las condi-

TABLA 6

Desarrollo de insectos holometábolos en los capítulos de Espeletiinae. Resumen de resultados basados en 18 crías (VIII. 1989 - I. 1990, véase acápite "Métodos") y 10 especies de Espeletiinae (13 x *Espeletia* spp., 3x *Espeletiopsis* spp., 1 x *Coespeletia* sp., 1 x *Ruilopezia*). Registro: períodos de tiempo entre colección de capítulos con frutos en maduración y eclosión de los imagos; controles: cada 2 días.

Color de los vasos		rojo	azul	amarillo	
Cantidad		3	3	6	
COLLEMBOLA	Arthro.	4	7	29	
	Symphy.	2	6	27	
BLATTODEA		1	1	1	
ENSIFERA		1	1		
CAELIFERA			4	3	
PSOCOPTERA		1		2	
THYSANOPTERA			7	13	
HEMIPTERA	Heteroptera			1	
	Auchenorrhyncha	6	9	34	
	Sternorrhyncha		1	12	
COLEOPTERA	Larvae			2	
	Carabidae		1	1	
	Curculion.	Phyllo.		4	93
		otras	9	3	31
	Chrysom.	Phyllo.	1	19	171
		otras	2		2
Otras familias	3	1	9		
HYMENOPT.	Parasit.	5	3	63	
	otras	1	2	9	
LEPIDOPT.	Larvae		1	3	
	Adulti		2	6	
DIPTERA	Larvae	1		2	
	Nematocera	5	18	110	
	Brachycera	16	27	265	
ARACHNO.	Opliones	1			
	Araneae	1		6	
	Acari	Oribatei	1	2	7
		otras		1	5
REPTILIA: Lacertilia				1	

ciones ofrecidas por las espeletias. Mientras que la adaptación de las espeletias fue en primer lugar una adaptación a condiciones abióticas o tal vez también a la concurrencia de otras plantas.

A pesar de que la investigación acerca de la fauna de las Espeletiinae apenas se inicia, ya se puede decir que los estudios sobre "fitness" y estrategias de las espeletias tienen que incluir más que nunca el papel de la fauna. Tales estudios podrían aclarar no únicamente relaciones ecológicas sino también conexiones evolutivas y biogeográficas.

El abrigo de las hojas muertas es el merotopo más rico de las espeletias. Por las especies que salen durante la noche hacia la roseta, está en conexión con las partes vivas de la planta. Cada quema destruye casi totalmente la fauna de artrópodos del abrigo (figura 6) y disminuye de manera drástica la diversidad total de la fauna paramuna, puesto que la fauna del abrigo posee alta particularidad. Después de una quema en el P. de Monserrate en febrero de 1979 el abrigo de hojas muertas de *E. grandiflora* todavía no había recobrado la diversidad original en septiembre de 1989. Protección de ecosistemas característicos del páramo significa también protección contra quemaduras.

Agradecimientos

Quisiera agradecer a las siguientes instituciones, las cuales hicieron posibles las investigaciones aquí referidas: Deutsche Forschungsgemeinschaft, Bonn; Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Eschborn; Bundesministerium für wirtschaftliche Zusammenarbeit, Bonn; Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. A los señores Prof. Dr. K. Boettger, Kiel y E. Patzelt agradezco las colecciones en el P. El Angel (Ecuador). A los siguientes especialistas tengo que agradecer por la determinación de material de plantas y animales: Dr. J. Cuatrecasas, Washington (Espeletiinae, partim); K. Bond, Cork (Lepidoptera, partim) Dr. A.S. Hunter Stockton (Drosophilidae), Dr. J. Klimaszewski, Pretoria (Staphylinidae, partim) Dr. K. Majer, Brno (Melyridae), Dr. A. Matile-Ferrero, París (Pseudococcidae), Dr. A. L. Norrbom, Washington (Tephritidae), H.W. Ruecker, Neuwied (Latriidiidae), Dr. Scheer, Munich (Chrysomelidae, partim), Dr. H. Strümpel, Hamburgo (Membracidae), Dr. J.F. Voisin, París (Curculionidae, partim). Agradezco especiales expresos a mis colaboradores en Colombia quienes me ayudaron en la realización de los trabajos de campo: Prof. Dr. L.E. Mora O., Prof. O. Rangel, los biólogos H. Arenas, M.A. Murcia, C. Moreno, Prof. G. Amat, Prof. O. Vargas y a todos los estudiantes que me acompañaron en las excursiones. A la señorita Mary Ruth García le agradezco la revisión del texto español.

Bibliografía

- Baruch, Z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan paramos. *Ecology* 60 (1): 85-98.
- Berry, P.E. 1986. Los sistemas reproductivos y mecanismos de polinización del género *Espeletia* en los páramos venezolanos. *Anales del IV. Congreso Latinoamericano de Botánica, Medellín, Colombia*. 2: 25-33.
- Bohlmann, F., H. Suding, J. Cuatrecasas, R.M., King & H. Robinson. 1980. Neue Diterpene aus der Subtribus Espeletiinae. *Phytochemistry* 19: 267-271.
- Chardon, C.E. 1951. Apuntes sobre el origen de la vida de los Andes. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exactas Fis. y Nat.* 8 (30): 185-202, Bogotá.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (eds.): *High altitude tropical biogeography*, New York, Oxford: 267-303.
- Gariguata, M.R. & A. Azocar. 1988. Seed bank dynamics and germination ecology in *Espeletia timotensis* (Compositae), an andean giant rosette plant. *Biotropica*. 20 (1): 54-59.
- Descimon, H. 1986. Origins of lepidopteran faunas in the high tropic Andes. En: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (eds.): *High altitude tropical biogeography*: 500-532, New York Oxford.
- Goldstein, G., F. Rada & A. Azocar. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia* 68: 147-152, Berlín.
- Goldstein, G., F. Meinzer, & M. Monasterio. 1984. The role of capacitance in the water balance of andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*. 7: 179-186.
- Goldstein, G. & F. Meinzer. 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an andean giant rosette plant. *Plant, Cell and Environment*. 6: 649-656.
- Haffer, J. 1970. Entstehung und Aushbreitung nordandiner Bergvögel. *Zool. Jb. Syst.* 97: 301-337.
- Hunter, A.S. 1988. High altitude flower-breeding *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Pan-Pacific Entomologist*. 64 (4): 299-312.
- Meinzer, F. & G. Goldstein. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*. 66 (2): 512-520.
- Monasterio, M. 1986. Adaptive strategies of *Espeletia* in the andean desert paramo. En: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (eds.): *High altitude tropical biogeography*. New York, Oxford: 49-80.
- Pannier, F. 1969. Untersuchungen zur Keimung und Kultur von *Espeletia*, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone ("Páramos") der venezolanisch-kolumbianischen Anden. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82 (9): 559-571.
- Pérez, F.L. 1987. Soil moisture and the upper altitudinal limit of giant paramo rosettes. *J. Biogeogr.* 14: 173-186.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azocar & F. Torres. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *J. Experimental Bot.* 38 (188): 491-497.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azocar & F. Meinzer. 1985. Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment*. 8: 501-507.
- Rehn, J.A.G. 1954. The distribution centers of the Melanoplinae. *Ent. News* 65 (3): 57-65.
- Ronderos, R.A. 1979. Dichroplinae de Colombia y Venezuela (Orthoptera, Acridiidae, Melanoplinae). *Obra Centenario Museo La Plata*. 6: 289-305.
- Schremmer, F. 1961. Morphologische Anpassungen von Tieren -insbesondere Insekten- and die Gewinnung von Blümenahrung. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*: 375-401.
- Shapiro, A.M. 1980. Convergence in pierine polyphenisms (Lepidoptera). *J. Nat. Hist.* 14: 781-802.
- Smith, A.P. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contrib. Botany*. 48: 1-45. Washington.
- Snow, D.W. 1983. The use of *Espeletia* by paramo hummingbirds in the eastern Andes of Colombia. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 103 (3): 94-98, London.

- Sobrevilla, C.** 1989. Effects of pollen donors on seed formation in *Espeletia schultzii* (Compositae) populations at different altitudes. *Pl. Syst. Evol.* 166: 45-67.
- Sturm, H.** 1978. Zur Ökologie der andinen Paramoregion. *Biographica* 14: 1-121. The Hague, Boston, London.
- 1990 a. Beziehungen zwischen den Blüten einiger andiner Wollschopfpflanzen (Espeletiinae, Asteraceae) und Insekten. *Studies Noetr. Fauna and Environm.* 24 (3): 137-155.
- 1990 b. Eine neue *Dilophus*-Art (Insecta, Diptera, Bibionidae) aus den Hochanden Kolumbiens. *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 91 B: 197-204.
- Sturm, H. & O. Rangel.** 1985. Ecología de los páramos andinos, una visión preliminar integrada. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Van der Hammen, Th. & A.M. Cleef.** 1986. Development in the high andean paramo flora and vegetation. En: **Vuilleumier, F. & M. Monasterio** (eds.). High altitude tropical biogeography: 153-201, New York, Oxford.
- Voisin, J-F.** 1986. Description de *Phyllotrox aristidis* n. sp. des páramos du Venezuela (Col. Curculionidae). *Nouv. Revue Ent.* 3 (2): 187-188.
- 1989. Description de *Phyllotrox lamottei* n. sp. des páramos de Venezuela (Col. Curculionidae). *Bull. Soc. Ent. Fr.* 94 (3-4): 95-97.
- Weber, H.** 1956. Histogenetische Untersuchungen am Sprosskeitel von *Espeletia* mit einem Überblick über das Scheitelwachstum überhaupt. *Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, Math. naturw. Klasse:* 566-618. Wiesbaden.
- Zwölfer, H.** 1979. Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. *Fortschr. Zool.* 25 (2/3): 331-335 Stuttgart.