

**DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS EN TRES COBERTURAS VEGETALES DE LA  
ALTA MONTAÑA TROPICAL, BOGOTÁ, COLOMBIA**

**JUAN SEBASTIAN PALACIOS RODRIGUEZ  
NICOLÁS AYALA TOVAR**

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS  
FACULTAD DE CIENCIAS Y EDUCACIÓN  
PROYECTO CURRICULAR DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA  
BOGOTA D.C.**

**2021**

**DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS EN TRES COBERTURAS VEGETALES DE LA  
ALTA MONTAÑA TROPICAL, BOGOTÁ, COLOMBIA**

**PROPUESTA DE TRABAJO DE GRADO BAJO LA MODALIDAD INVESTIGACIÓN  
INNOVACIÓN PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

**AUTORES:**

**JUAN SEBASTIAN PALACIOS RODRIGUEZ**

**NICOLÁS AYALA TOVAR**

**DIRECTOR:**

**M. Sc. ALEXANDER GARCÍA GARCÍA**

**CODIRECTOR:**

**M. Sc. GERMAN DOMINGO AMAT GARCIA**

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS  
FACULTAD DE CIENCIAS Y EDUCACIÓN  
PROYECTO CURRICULAR DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA  
BOGOTÁ D.C.**

**2021**

Nota de aceptación

---

---

---

Evaluator

---



**Febrero de 2021**

**Nota de la Universidad**

“La universidad no se hace responsable de las ideas ni del contenido del presente trabajo, debido a que estas hacen parte única y exclusivamente de los autores”.

Capítulo XV, Artículo 117, Acuerdo NÚMERO 029 DE 1988 del Consejo Superior de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas

## **DEDICATORIA**

*A nuestras familias por habernos forjado con los valores que hacen de nosotros unos mejores profesionales y personas cada día, muchos de nuestros logros se los debemos a ustedes, incluyendo esta investigación.*

*También a todos aquellos jóvenes investigadores y docentes del país que mantienen intacta las esperanzas de una nación mejor y contribuyen a ella a través de sus profesiones, a pesar del riesgo que conlleva ejercerlas.*

*Por último, a los entomólogos que con sus aportes precedentes a este maravilloso orden que son los Coleópteros hicieron posible la realización de este trabajo; después de todo si llegamos hasta aquí, es porque estamos parados sobre hombros de gigantes.*

## AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sus agradecimientos a:

Dios y la naturaleza por proporcionarnos tan maravilloso grupo de estudio.

Nuestras familias por apoyarnos en nuestras decisiones y proyectos, su comprensión, teniendo siempre fe en nosotros, animándonos cada día y permitiéndonos culminar este trabajo.

Alexander García, docente del Proyecto Curricular Licenciatura en Biología y Director del Grupo de Investigación y Semillero en Artrópodos Kumangui, por permitirnos entrar al grupo de investigación, a su confianza, consejo y correcciones durante los años de desarrollo de este proyecto y de nuestro crecimiento como personas e investigadores.

Todos los integrantes del grupo de investigación por sus enseñanzas, las experiencias vividas y las palabras de aliento que siempre nos dieron.

Germán Amat, profesor de la Universidad Nacional de Colombia, por la inspiración y confianza que nos entregó y la proyección que le dio a nuestra investigación.

Nediker González por llevarnos a conocer el lugar que se convirtió en nuestra área de estudio.

Mónica, el cánido que nos acompañó durante casi todas las sesiones de muestreo y las extensas caminatas hacia el páramo.

Todas las personas que nos ayudaron desinteresadamente en la fase de campo del proyecto, la separación de las muestras y la determinación vegetal regalándonos su tiempo y energía, principalmente a nuestros amigos, cuyo apoyo fue también anímico y muy importante durante este proceso.

Los especialistas, quienes corroboraron y dieron su visto bueno en la determinación taxonómica de los escarabajos.

La Universidad Distrital Francisco José de Caldas, al PCLB y todo su cuerpo docente y administrativo, por la formación y apoyo recibido en el transcurso de nuestra carrera.

El camino no fue sencillo de recorrer, pero gracias a todos ustedes, sus aportes, su aliento, sus palabras de ánimo, su inmensa bondad y apoyo, el camino se hizo menos complicado de transitar. Les agradecemos de corazón y manifestamos nuestro gran afecto a cada uno de ustedes.

## RESUMEN

Los ecosistemas de la alta montaña tropical son reserva de una gran diversidad de especies, por su alta heterogeneidad geográfica marcada por las condiciones ambientales y los cambios altitudinales. Lamentablemente, estos ecosistemas están siendo gravemente alterados por la intervención humana, que afecta a las comunidades de artrópodos y coberturas vegetales residentes. En la presente investigación, se evaluó la diversidad de la Coleopteroфаuna y su relación con tres diferentes coberturas vegetales de la alta montaña tropical. Considerando los diferentes hábitos de los escarabajos presentes, se utilizaron métodos de muestreo tales como: barrido con red entomológica, red de golpeo, colecta manual, trampas de caída, embudo Berlese y tamizado, para tres coberturas vegetales delimitadas con base en su vegetación dominante; Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado (BF), Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo (ET) y Frailejonal-Pajonal - Páramo medio (PM). Se analizaron los patrones de diversidad, composición taxonómica y biomasa de la coleopteroфаuna presente, al igual que su relación con cada una de las coberturas vegetales establecidas y aspectos biológicos y ecológicos de los diferentes grupos, con sus respectivas implicaciones en bioindicación y conservación; mediante curvas de Whittaker, curvas de interpolación extrapolación de diversidad verdadera ( $q = 0, 1, 2$ ), índices de similaridad, análisis de componente principales, escalamiento multidimensional no métrico y la observación de individuos durante la fase de campo. En total se registraron 2256 individuos distribuidos en 28 familias y 161 morfotipos. Curculionidae, Chrysomelidae, Carabidae y Staphylinidae fueron las familias más abundantes y diversas. Los géneros con mayores valores de dominancia fueron *Phyllotrox*, *Aleochara*, *Astylus* y *Heterothops*. Los valores de diversidad y biomasa disminuyen a medida que incrementa la altitud a nivel general, con excepciones en grupos particulares como Staphylinidae con tendencias opuestas. La biomasa aportada por las diferentes familias varía drásticamente entre coberturas; Melyridae, Carabidae y Staphylinidae presentan los mayores valores, considerándose de gran importancia en el flujo de energía, en contraste con las familias de Phytophaga pese a las altas abundancias de estas últimas. Se presenta un alto recambio en la composición de especies de escarabajos en las tres coberturas, determinado en gran parte por los cambios en la vegetación. Los análisis multivariados muestran diferentes grados de asociación de los escarabajos con las tres coberturas vegetales, y se plantea un modelo sobre la dinámica de distribución y desplazamiento de los coleópteros entre zonas, considerando las alteraciones presentes en el gradiente. La presente investigación es un aporte considerable al conocimiento de los escarabajos de la alta montaña; se brinda información sobre el flujo de energía, nuevos registros, la importancia de la vegetación en relación a la diversidad y abundancia de los escarabajos, se documentan nuevos aspectos ecológicos y se postula un modelo sobre las dinámicas de desplazamiento de las especies en coberturas intervenidas.

**Palabras clave:** Biomasa, Bosque altoandino, Conservación, Escarabajos y Páramo.

## ABSTRACT

Tropical high mountain ecosystems are a reserve for a great species diversity, due to their high geographic heterogeneity marked by environmental conditions and altitude changes. Unfortunately, these ecosystems are being seriously altered by human intervention, affecting arthropod communities and resident vegetation cover. In the present research, the diversity of the coleoptero fauna and its relationship with three different vegetation covers of the tropical high mountain was evaluated. Considering the different habits of the beetles present, sampling methods such as: sweeping with an entomological net, beating net, manual collection, pitfall traps, Berlese funnel and sieving, were used for three vegetation covers delimited based on their dominant vegetation; Mosaic of forest and intervention matrix - High Andean fragmented forest (BF), Mixed vegetation of ecotone - Low paramo or subparamo (ET) and Frailejona - Pajonal - Middle paramo (PM). Diversity patterns, taxonomic composition and biomass of the coleoptero fauna present were analyzed, as well as their relationship with each of the established vegetation covers and biological and ecological aspects, with their respective implications in bioindication and conservation; using Whittaker curves, true diversity extrapolation interpolation curves ( $q = 0, 1, 2$ ), similarity indices, principal component analysis, non-metric multidimensional scaling, and observation of individuals during the field phase. A total of 2256 individuals distributed in 28 families and 161 morphotypes were recorded. Curculionidae, Chrysomelidae, Carabidae and Staphylinidae were the most abundant and diverse families. The genera with the highest dominance values were *Phyllotrox*, *Aleochara*, *Astylus* and *Heterothops*. Diversity and biomass values decrease with increasing altitude, with exceptions in particular groups such as Staphylinidae with opposite trends. The biomass contributed by the different families varies drastically between coverages; Melyridae, Carabidae and Staphylinidae present the highest values, being considered of great importance in the energy flow, in contrast to the Phytophaga families despite their high abundances. There is a high turnover in beetle species composition in the three coverages, largely determined by changes in vegetation. Multivariate analyses show different degrees of association of the beetles with the three vegetation covers, and a model of the distribution and movement dynamics of the beetles between zones is proposed, considering the alterations present in the gradient. The present research is a considerable contribution to the knowledge of high mountain beetles; it provides information on energy flow, new records, the importance of vegetation in relation to the diversity and abundance of beetles, new ecological aspects are documented, and a model is postulated on the dynamics of species movement in intervened cover.

**Key words:** Beetles, Biomass, Conservation, High Andean forest and Paramo.



## CONTENIDO

	Pag.
<b>INTRODUCCIÓN.</b>	1
<b>1. PLANTEAMIENTO</b>	2
<b>1.1 PROBLEMA</b>	2
<b>1.2 JUSTIFICACIÓN</b>	3
<b>1.3 OBJETIVOS</b>	4
<b>1.3.1 Objetivo general</b>	4
<b>1.3.2 Objetivos específicos</b>	4
<b>1.4 ESTADO DEL ARTE</b>	4
<b>1.4.1 Antecedentes</b>	4
<b>1.4.2 Generalidades</b>	8
<b>1.4.3 Evolución y relaciones filogenéticas de Coleoptera</b>	9
<b>1.4.5 Coleópteros neotropicales</b>	10
<b>1.4.6 Vegetación de alta montaña neotropical</b>	12
<b>1.4.7 Los páramos</b>	13
<b>2. METODOLOGÍA</b>	15
<b>2.1 TIPO DE INVESTIGACIÓN</b>	15
<b>2.2 ÁREA DE ESTUDIO</b>	15
<b>2.3 FASE DE CAMPO</b>	17
<b>2.4 FASE DE LABORATORIO</b>	19
<b>2.5 FASE ANALÍTICA</b>	21
<b>2.5.1 Patrones de diversidad, composición y biomasa para la coleopterofauna presente en el área de estudio</b>	21
<b>2.5.2 Relación de la coleopterofauna y las tres coberturas vegetales evaluadas en el área de estudio</b>	23
<b>2.5.3 Reconocimiento de aspectos biológicos y ecológicos de la coleopterofauna presente en el área de estudio</b>	24
<b>3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	25
<b>3.1 Abundancia y composición taxonómica de la coleopterofauna presente en el área de estudio</b>	25
<b>3.2 Patrones de diversidad para la coleopterofauna presente en el área de estudio.</b>	34
<b>3.3 Valores de biomasa para la coleopterofauna presente en el área de estudio.</b>	36
<b>3.4 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para las familias de escarabajos con mayor representatividad en el área de estudio.</b>	37
<b>3.4.1 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para los escarabajos fitófagos (Clado Phytophaga) presentes en el área de estudio.</b>	38
<b>3.4.2 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para los escarabajos carábidos (Familia Carabidae) presentes en el área de estudio.</b>	39
<b>3.4.3 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para los escarabajos estafilínidos (Familia Staphylinidae) presentes en el área de estudio.</b>	41
<b>3.5 Relación de la coleopterofauna presente con las tres coberturas vegetales evaluadas en el área de estudio.</b>	42
<b>3.6 Aspectos biológicos y ecológicos de la coleopterofauna presente</b>	48
<b>4. CONCLUSIONES</b>	56
<b>5. RECOMENDACIONES</b>	58
<b>6. PRODUCCIÓN</b>	58
<b>7. BIBLIOGRAFÍA</b>	59



## INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas altoandinos presentan una alta diversidad de especies de artrópodos debido a su heterogeneidad geográfica y a la variedad de biotopos definidos por una cobertura vegetal variable (Amat-García, 1991; Amat-García y Vargas-Ríos, 1991; Morales-Castaño y Amat-García, 2012), sin embargo, dichos ecosistemas están siendo gravemente afectados por la expansión de la frontera agrícola y ganadera, la explotación desmedida de los recursos, el crecimiento urbano y la introducción de especies invasoras, afectando directamente las especies residentes y rompiendo el equilibrio natural de los ecosistemas (Amat-García *et al.*, 1997; Amat-García *et al.*, 2007; Arellano *et al.*, 2008; Reinoso-Flórez *et al.*, 2016). Comprender la influencia del cambio masivo en las comunidades biológicas es de gran importancia para el desarrollo de estrategias de conservación en ecosistemas gravemente afectados por la fragmentación (Donatelli-Gatti *et al.*, 2018).

Actualmente, existen vacíos en el conocimiento de grupos particulares de artrópodos, especialmente de aquellos grupos denominados hiperdiversos como los coleópteros, que resultan ser junto con otros insectos holometábolos de los más abundantes en los ecosistemas (Silva *et al.*, 2011; Bogoni y Hernández, 2014; Barretto *et al.*, 2019). Los escarabajos presentan un número aproximado de 400.000 especies (Segura, 2012), aunque muchos de sus aspectos ecológicos son en parte desconocidos para los ecosistemas alto andinos del neotrópico, se conoce que son de gran importancia para el mantenimiento de los suelos, las comunidades asociadas a coberturas vegetales, las complejas redes tróficas, la descomposición de la materia orgánica, su papel como polinizadores e incluso como antagonistas del ecosistema, en el caso de especies invasoras o plagas de cultivos adyacentes (Hanski y Cambefort, 1991; Nichols *et al.*, 2008; Slade *et al.*, 2011; Portilho *et al.*, 2012; Morales-Castaño y Amat-García, 2012; Bogoni y Hernández, 2014; Pompeo *et al.*, 2017; Tissiani *et al.*, 2017; Barretto *et al.*, 2019).

Debido a que muchos grupos especializados se encuentran estrechamente relacionados a una cobertura vegetal determinada, su diversidad y abundancia cambiarán dependiendo del grado de intervención que ésta sufra (Gonçalves, 2017), por lo que conocer y diferenciar las coberturas vegetales que posee un ecosistema, es de gran importancia al momento de evaluar los ensamblajes de escarabajos presentes, sobre todo en aquellos ecosistemas de los que se tiene escasa información, como la alta montaña neotropical (Morales-Castaño y Amat-García, 2012). Además, es de resaltar que debido a su abundancia, diversidad y cortos ciclos de vida, los escarabajos pueden ser usados en programas de monitoreo a corto plazo de zonas intervenidas o en vía de restauración, convirtiéndolos en un grupo de gran utilidad en estudios de conservación. (Andrade, 1998; Wettstein y Schmid, 1999; Werner y Raffa, 2000; Méndez-Rojas *et al.*, 2012). En este sentido, la presente investigación planteó evaluar la diversidad de la coleopterofauna y la relación de los diferentes grupos de escarabajos en tres coberturas vegetales de gradiente de la alta montaña tropical, con inmediaciones con el páramo de Sumapaz, de tal forma que la información obtenida sea útil para generar estrategias de conservación y se aporte nuevo conocimiento ecológico sobre los escarabajos en la región de los Andes Colombianos.

# 1. PLANTEAMIENTO

## 1.1 PROBLEMA

La fragmentación y pérdida de los ecosistemas observada en todas las regiones del globo pone en evidencia las consecuencias negativas de la actividad humana (Hudson *et al.*, 2014). En Colombia, los ecosistemas altoandinos sufren las consecuencias de una intervención antropogénica cada vez mayor, debido al incremento de la actividad agropecuaria, el reemplazo por plantaciones forestales, la explotación indiscriminada de los recursos hídricos y la deficiente planeación en el uso de la tierra, modificando las condiciones naturales tanto de los páramos como de los bosques altoandinos. (Arellano *et al.*, 2008; Reinoso-Florez *et al.*, 2016). Estos factores en conjunto pueden ocasionar la pérdida de especies residentes rompiendo el equilibrio natural del ecosistema y afectando en general la composición, riqueza y diversidad local de las comunidades originales (Amat-García *et al.*, 1997).

Estudios sobre la artropofauna en estos ecosistemas de alta montaña son relativamente escasos considerando la enorme diversidad que albergan, aún así cuentan con algunas contribuciones hechas por Sturm, 1990; Amat-García, 1991; Amat-García & Vargas-Ríos, 1991; Sturm & Rangel-Ch, 1995; Andrade & Amat-García, 1996; Amat-García *et al.*, 1997; Andrade & Amat-García, 2000; Gasca, 2004; Sendoya & Bonilla, 2005 y Fagua & Bonilla, 2005) en las cuales se logran identificar varios grupos de artrópodos, entre ellos los escarabajos, junto a las posibles asociaciones con comunidades vegetales que estos presentan, brindando información sobre la distribución, abundancia, diversidad y ecología del grupo. Sin embargo, los estudios no profundizan en cuanto a taxones particulares, por lo que se desconoce información sobre la composición de especies a nivel general y la importancia e impacto de los coleópteros y otros grupos de artrópodos en los ecosistemas de la alta montaña. La importancia de los estudios de la entomofauna en estos ecosistemas radica en la información que proporciona para la conservación de los mismos, su utilidad como bioindicadores, las relaciones de interacción con su medio y de la diversidad aún desconocida de los diferentes taxones (Ibañez-Jacome y Granadillo-Cuello, 2014). La situación actual de los ecosistemas conlleva a la necesidad de ampliar la información disponible, con el fin de llevar a cabo estrategias adecuadas para su conservación, priorizando el conocimiento sobre los grupos menos estudiados (Reinoso-Florez *et al.*, 2016).

En la última década, los escarabajos han sido útiles en estudios de biología de la conservación debido a su fragilidad a las perturbaciones y a sus cortos ciclos de vida que permiten llevar a cabo estudios de monitoreo a corto plazo (Andrade, 1998; Bohac, 1999; Wettstein y Schmid, 1999; Werner y Raffa, 2000). Su alta abundancia y diversidad ecológica ofrecen información sobre cambios en riqueza de especies y composición de grupos locales, convirtiéndolo en uno de los grupos más utilizados como indicador biológico (Andrade, 1998; Didham *et al.*, 1998; Bohac, 1986; Bohac, 1988a; Bohac, 1988b; Bohac, 1990; Bohac, 1999; Lozada *et al.*, 2004; New, 2007; Nichols y Gardner, 2011; Sánchez-Reyes *et al.*, 2014; Donatelli-Gatti *et al.*, 2018). Por esta razón, es necesario contribuir al conocimiento sobre los escarabajos en ecosistemas

altamente afectados y poco estudiados como los de la alta montaña partiendo desde la siguiente pregunta de investigación:

¿Cuál es la diversidad de la coleopterofauna en tres coberturas vegetales de gradiente de la alta montaña tropical y cómo la composición, recambio y relación con la vegetación refleja las alteraciones producidas en el ecosistema?

## 1.2 JUSTIFICACIÓN

Los insectos son el grupo animal más diversificado, ocupan una gran variedad de hábitats y poseen alta relevancia económica, agrícola y médica (Triplehorn y Johnson, 2005). En particular, los escarabajos junto con otros insectos holometábolos, son de los grupos más exitosos evolutivamente (Triplehorn y Johnson, 2005). Estudios de la entomofauna proporcionan información importante sobre el conocimiento biológico y ecológico de los diferentes grupos y el estado de los ecosistemas que habitan, que puede ser utilizado para llevar a cabo procesos de recuperación y conservación (Simmons y Muñoz-Saba, 2005; Ibañez-Jacome y Granadillo-Cuello, 2014; Reinoso-Florez *et al.*, 2016). En los ecosistemas de la alta montaña, las especies residentes deben adaptarse a los cambios climáticos bruscos del ecosistema, a las bajas temperaturas y la alta radiación (Mora-O y Sturm, 1994). De esta manera, es posible identificar cambios en la composición de especies de escarabajos ligados a las diferencias altitudinales y relacionados a su vez con una cobertura vegetal dependiente del gradiente. Debido a la creciente intervención antropogénica, los ecosistemas altoandinos se están viendo gravemente afectados; la actividad agrícola trae consigo daños a nivel de cobertura vegetal, estado de los suelos y en ocasiones la introducción de especies de insectos que pueden dañar igualmente las especies vegetales nativas (Amat-García y Vargas-Ríos, 1991; Andrade & Amat-García, 2000; Arellano y Rangel, 2008; Reinoso-Florez *et al.*, 2016).

Coleoptera, al ser un grupo extremadamente diverso permite hacer una evaluación del daño causado al ecosistema, teniendo en cuenta los cambios en la composición y distribución de especies, su desplazamiento a zonas de menor intervención y la posible presencia de especies introducidas, en relación con las coberturas vegetales afectadas (Bohac, 1999; Gonçalves, 2017). Dado que los cambios ambientales generan un desequilibrio ecológico que amenaza la biodiversidad, es importante realizar inventarios biológicos que permitan conocer la diversidad local de escarabajos, y cómo los ensamblajes en determinados ecosistemas se ven afectados y se adaptan a dichas perturbaciones. (Maveety *et al.*, 2011; Sanchez-Reyes *et al.*, 2014). A través de esta investigación, se pretende aportar conocimiento sobre la diversidad y composición de especies de escarabajos de la región, de tal forma que sea de utilidad en programas de conservación y biomonitorio y una herramienta de gran impacto para concientizar a la comunidad en general sobre los daños causados por el uso inadecuado de los recursos naturales a partir de la propia riqueza de la zona.

## **1.3 OBJETIVOS**

### **1.3.1 Objetivo general**

Evaluar la diversidad de coleópteros en tres coberturas vegetales de gradiente de la alta montaña tropical.

### **1.3.2 Objetivos específicos.**

- ❖ Analizar los patrones de diversidad, composición taxonómica y biomasa de los escarabajos presentes en las tres coberturas vegetales establecidas y su implicación en estudios de monitoreo y conservación.
- ❖ Establecer la relación de la coleopterofauna presente con las tres coberturas vegetales evaluadas y cómo esta refleja las alteraciones producidas en el ecosistema.
- ❖ Reconocer aspectos biológicos y ecológicos de los coleópteros presentes en el área de estudio.

## **1.4 ESTADO DEL ARTE**

### **1.4.1 Antecedentes**

Los estudios sobre la artropofauna de los ecosistemas altoandinos de Colombia y de la región Andina son escasos, desconociendo información sobre la biología, ecología y diversidad de grupos particulares como los escarabajos.

La mayoría de aportes disponibles tienen como enfoque grupos faunísticos como vertebrados y grandes caracterizaciones vegetales (Moret, 2009). Entre estos, resaltan los trabajos realizados por Rangel-Ch y coautores (1985; 1991; 1992, 1993; 1994; 1995; 1997; 1999; 2000; 2004; 2008), los cuales consisten en múltiples caracterizaciones vegetales que abarcan desde la parte baja del piedemonte llanero en la vertiente oriental, la llanura aluvial del río Magdalena en la vertiente occidental, hasta la zona limítrofe con la región paramuna, aclarando que la vegetación cambia conforme cambia la geografía, permitiendo a los investigadores encontrar grupos de plantas diferentes en determinadas zonas geográficas, por lo que se establecen límites entre los diferentes ecosistemas en base a las especies vegetales presentes. Es relevante resaltar que altitudinalmente las coberturas vegetales cambian y por lo tanto lo hará la fauna asociada.

Por su parte, los primeros estudios realizados enfocados a la artropofauna en la región, hicieron especial énfasis en las interacciones ecológicas entre la flora nativa y las comunidades de artrópodos allí presentes (Sturm, 1978; 1983; 1989; Sturm y Rangel, 1995). Por ejemplo, Tobón (1986) encontró aproximadamente 11 órdenes de insectos con 48 familias, entre ellos Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Homóptera, Hemiptera, Colembola, Diplura, Psocoptera, Thysanoptera y Dermaptera, demostrando que los insectos no solamente son abundantes y diversos en estos ecosistemas, sino que también son vitales para este, ya que

activamente son partícipes de procesos ecológicos, como la translocación de energía, la polinización, la dispersión de semillas, la herbivoría, etc. Por otro lado, Wettstein y Schmid (1999) al revisar la artropofauna en un ecosistema altoandino, evalúan como la altitud y la fragmentación de los hábitats altera la diversidad de órdenes como Orthoptera y Lepidoptera, discutiendo cómo a medida que las coberturas vegetales se ven intervenidas, la diversidad disminuye en ambos grupos, más no la abundancia, es decir, la dominancia de ciertas especies incrementa, evidenciando además un gran recambio de especies entre las áreas no intervenidas y las que si tienen algún tipo de impacto antrópico.

Posteriormente, estudios como el realizado por Amat-Garcia y Vargas-Rios (1991), se concentraron en evaluar la relación ecológica de la artropofauna presente y los biotipos dominantes en el ecosistema, caracterizando diez microhábitats en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza, Cundinamarca, Colombia, derivados de los principales biotipos vegetales presentes, concluyendo que gran parte de la riqueza de la artropofauna paramuna se debe a las caulirrosulas de *Espeletia grandiflora*, destacando que encontraron ocho familias de escarabajos, entre ellas Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Melyridae y Staphylinidae.

Aproximadamente una década más tarde, Gazca-Álvares (2004) en colaboración con la corporación SUNA-HISCA y el Parque Ecológico Distrital de Montaña Entre Nubes, encontró doce familias de coleópteros, mencionando que la alta diversidad y abundancia de este orden se debe a factores como la cantidad de microhábitats y recursos disponibles, la alta plasticidad a las condiciones de la alta montaña por parte de algunas familias como Curculionidae, y las adaptaciones que facilitan la supervivencia en este ecosistema, tales como adaptarse a una vida edáfica, abundante pilosidad corporal y coloraciones oscuras o metalizadas, como en el caso de las familias Carabidae o Melyridae.

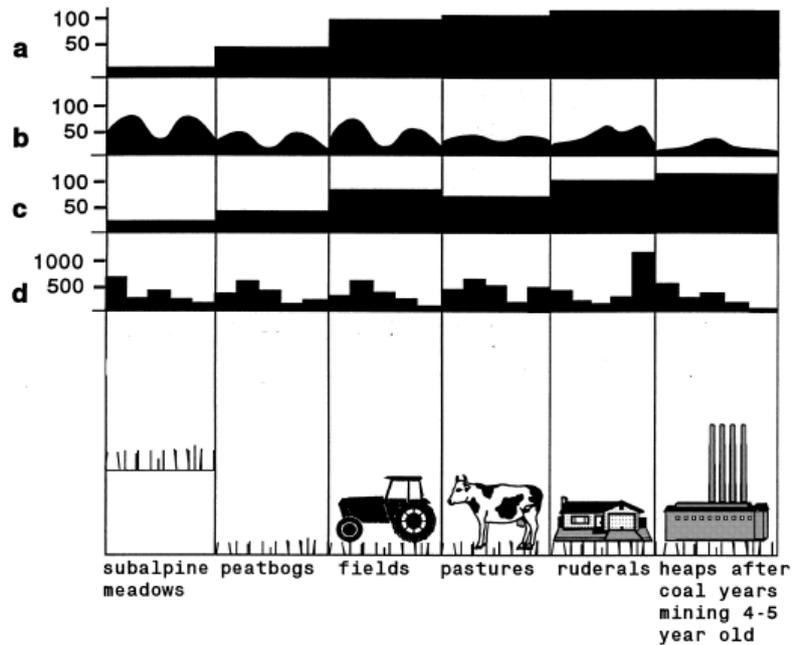
Del mismo modo Morales-Castaño y Amat-García (2012) evaluaron la diversidad de artrópodos de “La Parada del Viento” en la cordillera oriental, Cundinamarca, Colombia, donde encontraron nueve familias de coleópteros entre la gran cantidad de familias de artrópodos que fueron colectadas. La conclusión de este estudio es que la alta riqueza de artrópodos presente en los páramos y en sí en los ecosistemas de alta montaña, se ve estrechamente relacionada a la heterogeneidad en la vegetación y las fenofases de la misma, conclusiones que comparte con Méndez-Rojas; López-García y García-Cárdenas (2012). De forma similar Vásquez-Cerón y colaboradores (2012) en su estudio de diversidad en el páramo de Santa Inés bajo la financiación y apoyo de la Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia (CORANTIOQUIA), encontraron 21 familias de escarabajos (cabe aclarar que el trabajo realizado fue solo de inventariado, por lo que no se realizaron pruebas estadísticas utilizando sus datos de abundancias) y al igual que en prácticamente todos los estudios de diversidad en la alta montaña, se concluye que la expansión en la frontera agrícola y la modificación intensiva de las características del suelo están contribuyendo a la pérdida de vegetación y fauna de estos ecosistemas.

Otro trabajo para resaltar, es el realizado por Ibañez-Jacome y Granadillo-Cuello (2014), en el que elaboraron a manera de monografía una recopilación bibliográfica y de datos de gran valor sobre la importancia de los estudios de la entomofauna en los ecosistemas del páramo, en el

que se evidencia como diferentes estudios han demostrado que los páramos presentan una alta diversidad de insectos y que estos cambian conforme el impacto antrópico avanza en la frontera del páramo.

Los estudios más recientes en estos ecosistemas que incluyen dentro de sus resultados al orden Coleoptera, fueron los realizados por Bohórquez-Salazar y colaboradores (2016), en el cual se encontraron 16 familias de escarabajos y se reportaron seis nuevos registros altitudinales para familias como Scarabeidae y Carabidae en el municipio de Santa Rosa de Viterbo (Boyacá); el estudio realizado por Reinoso-Flórez, Villa-Navarro y Losada-Prado (2016), en el cual se registraron doce familias de coleópteros además de ser el orden que presentó mayor diversidad y abundancia en el páramo de Estambul (Tolima); y por último, el estudio de Eraso-Puentes y Amarillo-Suarez (2016), en el que se reportaron diez familias, en el páramo de Cruz verde, Choachí, Cundinamarca, de las cuales Coccinellidae fue la más abundante y Chrysomelidae la menos abundante, contrastando los datos obtenidos en estudios anteriores, en los cuales Curculionidae, Chrysomelidae, Melyridae y Carabidae solían ser las familias más abundantes. Estos últimos tres estudios concuerdan en varios aspectos entre lo que se puede destacar lo importante que son los coleópteros en los ecosistemas de bosques alto andinos y páramos, tanto por sus roles ecológicos como descomponedores que reintegran nutrientes al suelo, como por su aporte a la red trófica, además de la preocupante situación que están viviendo estos ecosistemas por el avance de la frontera agrícola, el establecimiento de zonas de pastaje para ganadería y la contaminación de las fuentes hídricas adyacentes, que perjudican tanto a la vegetación como a la fauna allí presentes.

Continuando la idea anterior, cabe mencionar que los escarabajos también han sido utilizados como bioindicadores del estado de los ecosistemas durante varias décadas (Halfpeter y Favila 1993; Eyre y Garside, 1996; Grandchamp *et al.*, 2000; Niemelä *et al.*, 2002). Particularmente porque la alteración de su hábitat provoca el desplazamiento de algunas especies o incluso su extinción local, lo que permite realizar estudios de monitoreo de hábitats y conservación (Ribera, 1999), como por ejemplo en la investigación realizada por Didham y coautores (1998), en la que evaluaron y compararon el estado de zonas intervenidas antropicamente y el de zonas mucho más conservadas. Así, se encontró que las densidades de población de 15 de las 32 especies de escarabajos analizadas se vieron afectadas significativamente por la fragmentación del bosque, con tasas estimadas de pérdida de especies de casi el 50%. También se encontró que las especies más comunes tienden a sufrir extinciones locales, mientras que las más “raras” no. Por otra parte, todo el trabajo realizado por Bohac, se centró en determinar, clasificar e identificar las familias, géneros e incluso especies de escarabajos que podían ser utilizadas como bioindicadores en ecosistemas afectados por la expansión de la frontera agrícola y ganadera (Bohac, 1986; Bohac, 1988a; Bohac, 1988b; Bohac, 1990; Bohac y Fuchs, 1991; Bohac, 1999) determinando incluso en qué tipo de intervención antrópica hay un mayor porcentaje de especies euritópicas, aquellas que tienen una buena “capacidad migratoria” o tendencia al recambio, etc (Figura 1).



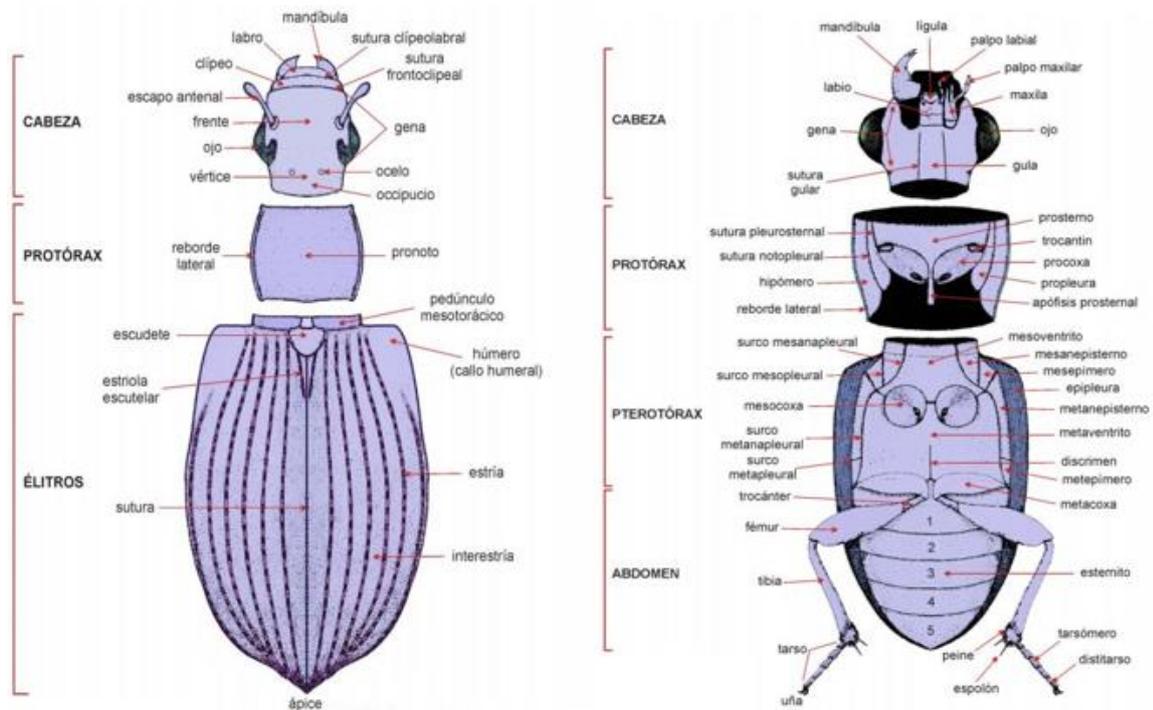
**Figura 1.** La influencia del hombre en las comunidades de escarabajos estafilínidos en paisajes no forestales: **a.** Porcentaje de especies euritópicas, **b.** Dinámica estacional (espec./m<sup>2</sup>), **c.** Porcentaje de especies con buena capacidad migratoria. Distribución de los individuos en relación con el tamaño corporal, en el que las barras representan el tamaño del cuerpo (Modificado Bohac y Fuchs, 1991).

De igual manera, el uso de otras familias como indicador biológico, tales como Carabidae, Scarabaeidae e Histeridae ha incrementado debido a que son muy sensibles a las condiciones ambientales en las que habitan, cambiando su distribución ante la mínima perturbación (Niemelä *et al.*, 2000), ofreciendo información sobre cambios en la riqueza de especies y composición de grupos locales (Andrade 1998; Didham *et al.*, 1998; Bohac, 1999; Lozada *et al.*, 2004; New, 2007), proporcionando modelos de apoyo empírico de convivencia multispecífica bajo perturbaciones, que sugieren que las principales especies competitivas, pero poco dispersas son las primeras en extinguirse debido a la destrucción del hábitat. A pesar de esto, algunos autores han cuestionado este papel en los escarabajos debido a que muchos factores no relacionados con la degradación de los ecosistemas pueden afectar el estatus de poblaciones de especies indicadoras (Villard, 2002). Sin embargo, la conservación de estos de todos los hábitats es de vital importancia para mantener la diversidad y riqueza de no solo los escarabajos sino toda la entomofauna.

#### 1.4.2 Generalidades Coleoptera

Son un orden de insectos conocidos típicamente como escarabajos, cuenta con aproximadamente 400000 especies descritas, abarcando el 25 % de la diversidad de todos los organismos (Stork *et al.*, 2015) y aproximadamente el 40% de todas las especies de insectos

(Hammond, 1992). Como todos los insectos poseen dos pares de alas, un par de antenas y seis patas; como características propias, tienen las piezas bucales de tipo masticador y el primer par de alas transformadas en rígidas estructuras denominadas élitros, que protegen la parte posterior del tórax (pterotórax), el segundo par de alas (membranosas y útiles para el vuelo) y el abdomen, con diez u once segmentos básicos (Rosenzweig, 1995; Hunt *et al.*, 2007; Powell, 2009) (Figura 2); presentan también una fuerte esclerotización corporal con reducción de las áreas membranosas expuestas, antenas generalmente de once antenómeros y con forma variable, pronoto bien diferenciado, tarsos de máximo 5 segmentos con fórmula tarsal variable y de importancia taxonómica (Ribera, 1999; Arnett y Thomas, 2001a; 2001b; Triplehorn y Johnson, 2005).



**Figura 2.** Morfología general de Coleoptera (Alonso-Zarazaga, 2015).

Presentan una enorme diversidad morfológica y ocupan virtualmente cualquier hábitat, exceptuando los ecosistemas marinos (Zahradnik, 1990; Gilliott, 1995; Arnett y Thomas, 2001b; Triplehorn y Johnson, 2005; Gullan y Cranston, 2010). Además, poseen múltiples hábitos alimenticios que van desde la carnivoría (Staphylinidae, Carabidae o Dytiscidae), herbivoría (Curculionidae y Chrysomelidae), consumo de materia orgánica en descomposición (Silphidae, Dermestidae) (Kromp, 1999; Navarrete *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2010; Rodríguez y Navarrete-Heredia, 2014; Irmeler *et al.*, 2018) o de hongos como los (Érotylidae) (Arnett y Thomas, 2001a; Navarrete *et al.*, 2002; Triplehorn y Johnson, 2004; Betz, *et al.*, 2018). Generalmente son de vida libre, pero existen especies de hábitos parásitos y destacan algunos grupos asociados a nidos de otros insectos y de mamíferos (Ashe y Timm, 1987a; 1987b; Triplehorn y Johnson, 2004). También muchas especies se consideran plaga de diferentes cultivos de interés agrícola y forestal (Zahradnik, 1990; Triplehorn y Johnson, 2004) y algunas de interés médico (Paulian, 1988; Irmeler, *et al.* 2018).

De las aproximadamente 180 familias en las que se subdivide este orden (Segura, 2012; McKenna *et al.*, 2015), las más abundantes, diversas y con algún tipo de valor económico o de conservación son las más estudiadas (Triplehorn y Johnson, 2004). Familias como Staphylinidae, Coccinellidae, Scarabaeidae, Carabidae y muchos grupos de escarabajos acuáticos han llamado considerablemente la atención por su uso como bioindicadores o en control biológico de plagas (Halffter y Favila, 1993; Navarrete *et al.*, 2002; Triplehorn y Johnson, 2004; Palomares-Péres *et al.*, 2016; Irmiler *et al.*, 2018) o su importancia agroeconómica al considerarse plagas, como en el caso de Phytophaga (Triplehorn y Johnson, 2004).

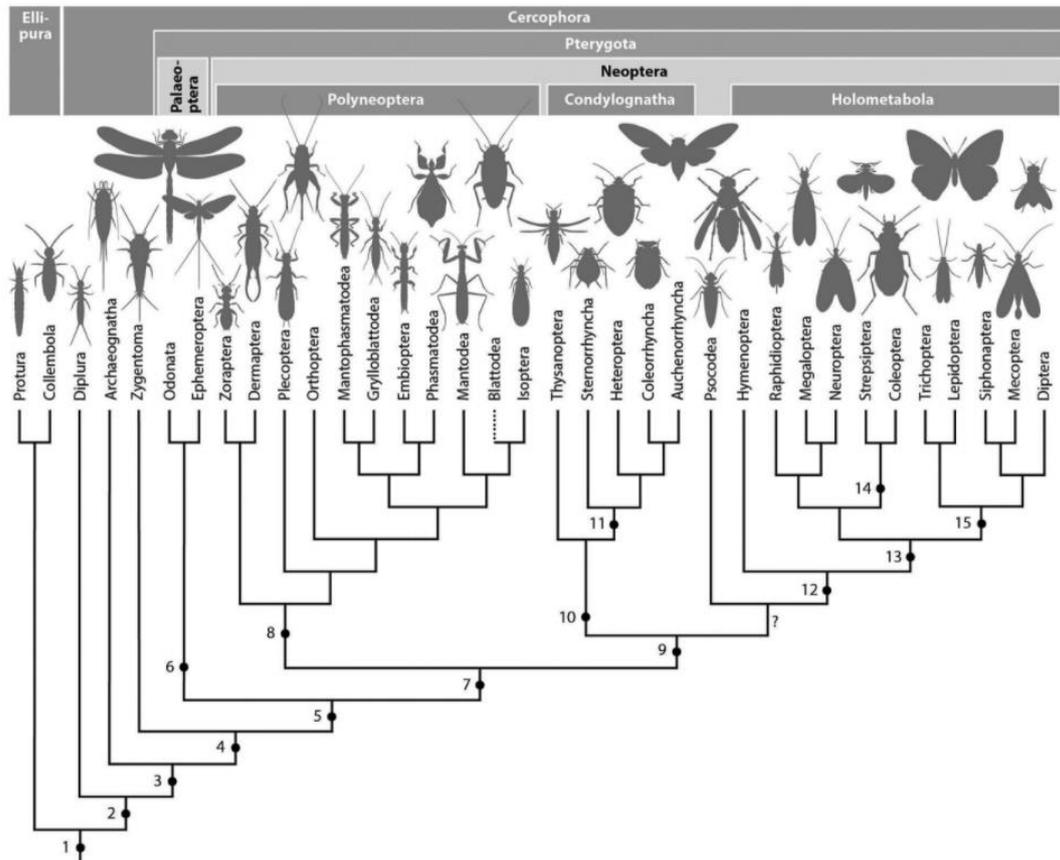
De estas familias, Curculionidae (51000 spp.), Chrysomelidae (32500 spp.), Carabidae (40300 spp.) y Staphylinidae (56200 spp.), serán tenidas en cuenta particularmente en este estudio debido a sus abundancias. Curculionidae y Chrysomelidae hacen parte del linaje de Phytophaga (Shao-Qian *et al.*, 2018; McKenna *et al.*, 2019), que como su nombre indica son en su mayoría herbívoros (Triplehorn y Johnson, 2004). Por otra parte, Staphylinidae y Carabidae, son familias con hábitos mayoritariamente depredadores (Triplehorn y Johnson, 2004).

### **1.4.3 Evolución y relaciones filogenéticas de Coleoptera**

Coleoptera es un grupo monofilético soportado por análisis filogenéticos moleculares y caracteres morfológicos; aproximadamente 10 autapomorfias soportan la monofilia del grupo, éstas están relacionadas principalmente con un cuerpo altamente esclerotizado, incluyendo la ausencia de membranas externas, la formación de élitros y la invaginación de los segmentos terminales (Misof *et al.*, 2014; McKenna *et al.*, 2015). Dentro de Insecta, Coleoptera está ubicado en Neoptera, Holometabola con Strepsiptera como grupo hermano (Figura 3) (Misof *et al.*, 2014; Beutel *et al.*, 2017). Strepsiptera es un grupo de insectos endoparásitos altamente especializados y juntos conforman el clado Coleopterida, el cual es soportado por modificaciones del protórax, reducido número de antenómeros, ausencia de salivario, ductos y glándulas salivares y varias pérdidas musculares relacionadas con el posteromotorismo (Beutel *et al.*, 2019).

Los coleópteros se habrían originado hace aproximadamente 297 m.a., durante el Pérmico temprano (Figura 4) (McKenna *et al.*, 2015). Los élitros fueron una característica clave en la evolución de Coleoptera, además desarrollaron un exoesqueleto muy esclerotizado sin membranas expuestas, con la protección mecánica como un beneficio obvio, pero las habilidades de vuelo más o menos reducidas como costos evolutivos (Crowson, 1955; McKenna *et al.*, 2015; Beutel *et al.*, 2019). Probablemente se especializaron desde muy temprano en la penetración de espacios estrechos, especialmente bajo la corteza de las coníferas, que probablemente también proporcionaron refugio y alimento a las larvas (Kukalová, 1991; Beutel, 1997). Relacionado con este estilo de vida asociado a la madera, evolucionó una cabeza en forma de cuña y prognata, y también élitros esclerotizados que cubren el lado dorsal del abdomen y las regiones pleurales superiores y tergos del pterotórax (Kukalová, 1991; Kukalová y Lawrence, 1993; Beutel *et al.*, 2019). El origen temprano del grupo, la alta supervivencia de los linajes, la alta tasa de especiación y la diversificación de las

angiospermas en el Cretácico, son considerados factores importantes en el éxito evolutivo de los escarabajos (McKenna *et al.*, 2015; Shao-Qian *et al.*, 2018; McKenna *et al.*, 2019).



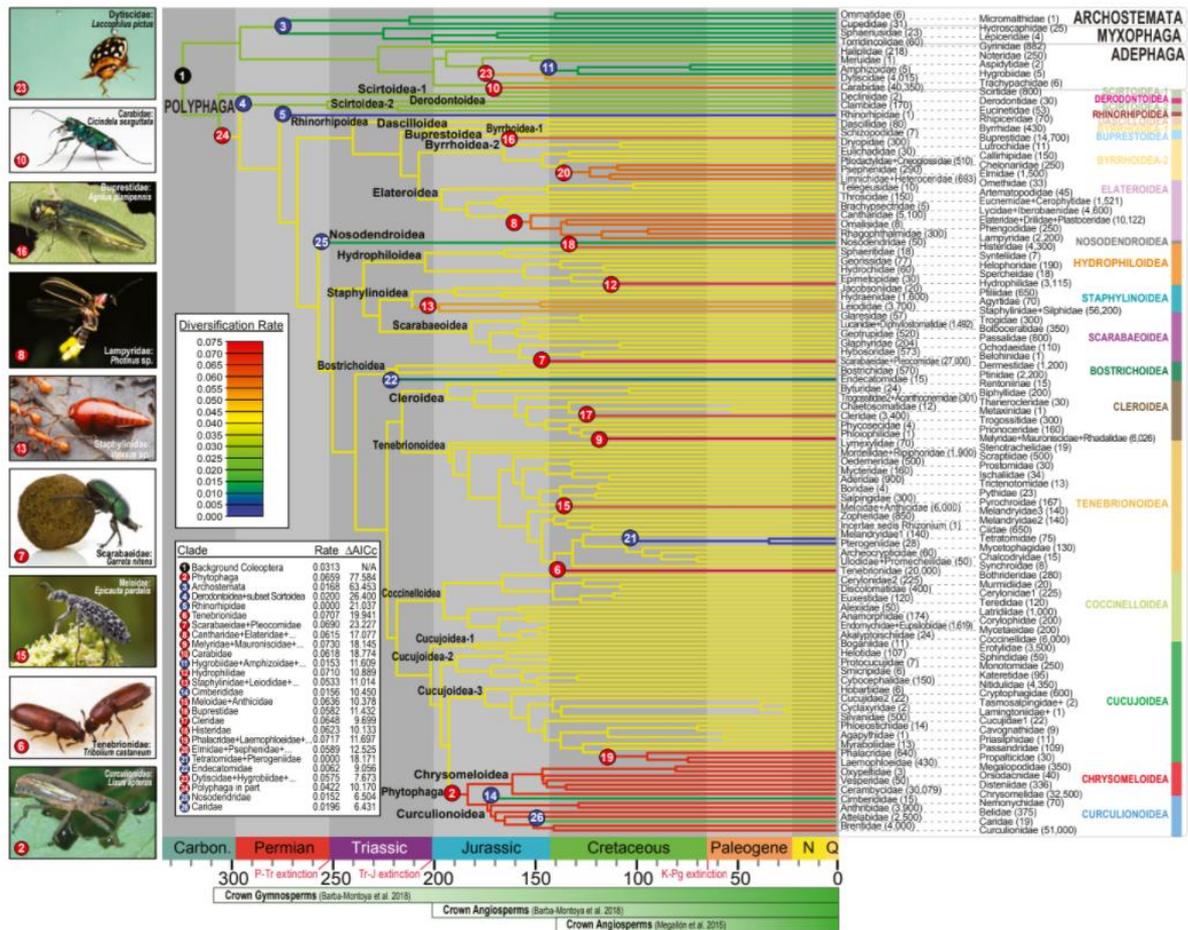
**Figura 3.** Relaciones filogenéticas de Hexapoda (Misof *et al.*, 2014; Beutel *et al.* 2017)

### 1.4.5 Coleópteros neotropicales

Los coleópteros son uno de los órdenes más diversos dentro de los insectos, se sabe que muchas de sus especies presentan relaciones muy íntimas con varias especies de plantas, ya sea porque las usan como hogar, alimento, sitio de apareamiento, etc., cumpliendo además varias funciones clave en los ecosistemas, ya sea como presa de otros organismos o depredadores mismos, polinizadores, herbívoros y descomponedores (Redolfi De Zan *et al.*, 2014).

El neotrópico hace referencia a la región biogeográfica que incluye a casi toda América del Sur (excepto algunas zonas de Argentina y Chile que se incluyen dentro de la región Antártica), Centroamérica, las Antillas y parte sur de México (Schultz, 2005). Presenta ecosistemas únicos, como la selva amazónica y todos aquellos que derivan de la presencia de los Andes, por lo que se considera una ecorregión megadiversa (Dinerstein *et al.*, 1995; World Conservation Monitoring Centre, 2000). Como es de esperar entre la gran diversidad que alberga, los coleópteros son uno de los grupos mejor representados (Lawrence y Newton, 1995). Se estima que de las 180 familias de Coleoptera, unas 130 estén presentes en el neotrópico (Kusschel, 1969; Costa, 2000; Barriga-Tuñón, 2009). Muchos han sido los trabajos a nivel mundial que han abordado la coleopterofauna presente en el neotrópico y a nivel general, desde los aportes

de Linnaeus (1758), hasta trabajos como los realizados por Crowson, 1955; Bechyné, 1956; Seeno y Wilcox, 1982; Dellacasa, 1988; Hansen, 1988; Morón, 1990; Pakaluk y Slipinski, 1995; Mazur, 1997; Beutel, 1999; Borowiec, 1999; Borowiec y Świętojańska, 2002; Ślipiński *et al.*, 2011; McKenna *et al.*, 2015, mientras que por su lado trabajos como los desarrollados por Blackwelder, 1944; 1957; Costa, 1955; Ruffinelli, 1969; Kuschel, 1969; Fernandez, 1978; Jirón y Vargas, 1986; Morón, 1991; 2003; Alvarenga, 1994; Llorente-Bousquets *et al.*, 1996; Costa, 2000 y Navarrete-Heredia, 2004, entre muchos otros que se enfocan exclusivamente en la coleopterofauna neotropical, ya sea en Centroamérica o Sur América.



**Figura 4.** Relaciones filogenéticas y diversificación para las familias de Coleoptera (tomado de McKenna *et al.*, 2019)

Retomando una idea que se trató anteriormente, algunas familias suelen tener mucha más información que otras por diferentes motivos (Triplehorn y Johnson, 2004). Dentro de las familias más diversas y abundantes está Curculionidae, que en lo que respecta a estudios en el neotrópico, necesita una revisión general de su estado, pues el último estudio que englobó a toda la familia fue el realizado por Alonso-Zaragaza y Lyal (1999), que amplió la información sobre su distribución y estado taxonómico que Marshall (1922) y Wibmer y O'Brien (1986), habían documentado. Esto es entendible por la diversidad del grupo, por lo que muchas investigaciones se han concentrado en categorías taxonómicas más pequeñas, como las subfamilias, tribus y géneros neotropicales (Chapuis, 1873; Pascoe, 1886; Schedl, 1951; Vanin,

1983; Wood, 1982; 2007; Morrone, 1999; 2002; Jordal *et al.*, 2000; Gaiger, 2001; Cognato, 2013). Chrysomelidae ha tenido un tratamiento similar, en el que las investigaciones se han concentrado en niveles taxonómicos inferiores, sobre todo a nivel de subfamilias, con trabajos como Fiebrig, 1910; Bruch, 1914; Buzzi, 1994; Borowiec, 1996; Cabrera-Walsh y Cabrera, 2004; Bachmann y Cabrera, 2010.

Otras familias como Staphylinidae, han llamado bastante la atención de investigadores, siendo la única de las familias megadiversas de Coleoptera en tener una revisión de su distribución y estado taxonómico reciente (Asenjo *et al.*, 2019), además de otros múltiples aportes en todos los países centro y suramericanos (Fauvel, 1891; Newton y Thayer, 1992; Campbell, 1994; Herman, 2001; Navarrete-Heredia *et al.*, 2002). Lo mismo ocurre con la familia Scarabaeidae, la cual tiene un historial amplio de investigaciones enfocadas sobre todo en géneros y especies de importancia agrícola o bioindicadores (Howden y Young, 1981; Delgado, 1997; Stebnicka, 2001; Hawks, 2001; 2003a; 2003b). De igual forma la familia Carabidae, ha sido bien tratada con lo respecta al conocimiento neotropical de su distribución y taxonomía, teniendo estudios como los de Reichardt, 1977; Moret y Bousquet, 1995; Maddison *et al.*, 1999; Martínez y Ball, 2003; Moret, 2003; 2009; Martinez, 2005; Delgado y Ruiz-Tapiador, 2014, que han abordado casi todos los países de Suramérica y algunos de Centroamérica. Por último, no se puede hablar de los escarabajos neotropicales sin hacer referencia a la página web [coleoptera-neotropical.org](http://coleoptera-neotropical.org) (Barriga-Tuñón, 2009), donde se pueden encontrar desde fotografías de varias especies de más de 100 familias, links a páginas gubernamentales de diversidad y bibliografía básica del grupo.

#### **1.4.6 Vegetación de alta montaña neotropical**

En Colombia existe un amplio conocimiento de la vegetación tanto de bosques altoandinos como del páramo, gracias a trabajos clásicos como los de Cuatrecasas (1934, 1958), que continuó Cleef (1981), Monasterio (1980), Sturm y Rangel-Ch (1985), Mora-O y Sturm (1994), Sturm (1998), Luteyn (1999), Rangel-Ch (2000, 2007) y Van der Hammen (2005, 2007). Incluso, el conocimiento vegetal de la alta montaña no se limita solamente a plantas superiores, ya que gracias a los aportes de Richards (1984), el conocimiento sobre los briófitos fue ampliado considerablemente, generando un interés creciente en las últimas décadas.

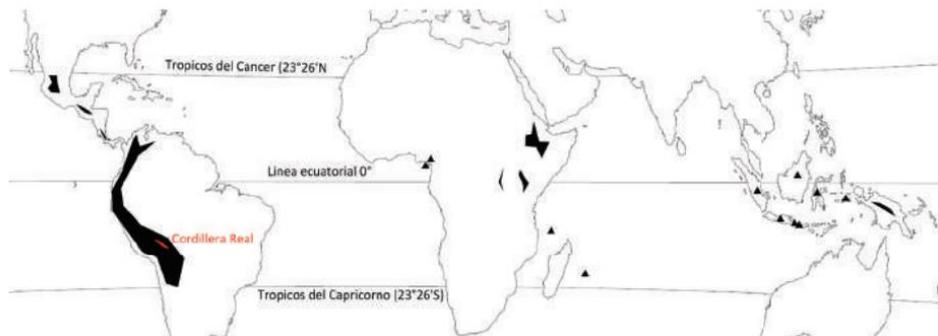
Con respecto a la riqueza y diversidad de plantas altoandinas, se estima que puede haber más de 4000 especies vegetales, muchas de ellas con distribuciones limitadas y un gran número de especies endémicas (Bernal *et al.*, 2015), tan solo los paramos representan aproximadamente el 17% de la diversidad florística de Colombia en apenas 2,5% del territorio continental (Van der Hammen, 2007; Bernal *et al.*, 2015). Dentro de la vegetación paramuna típica resaltan los frailejones (*Espeletia* spp), que han sido uno de los mejores ejemplos de diversificación y radiación adaptativa en la alta montaña tropical, con cerca de 130 especies endémicas de la región norte tropical de la Cordillera de los Andes (Monasterio y Sarmiento, 1991) representando para Colombia 42 especies endémicas (Van der Hammen, 2007).

Además de la diversidad, la ecofisiología de las plantas de la alta montaña ha sido ampliamente estudiada, encontrando múltiples adaptaciones a estas condiciones extremas, entre las que

destacan la acumulación de osmolitos como prolina, glicina-betaína, beta-alanina, betaína y azúcares reductores, que funcionan como compuestos osmoprotectores y facilitadores de la retención de agua (Azcón-Bieto y Talón 2000, Oliver *et al.*, 2000) o la necromasa que generan las hojas de los frailejones con sus hojas muertas para conservar agua, calor y facilitar relaciones con micorrizas (Gomez, 2005).

#### 1.4.7 Los páramos

Geológicamente el origen de los páramos se remonta al surgimiento de los sistemas montañosos tropicales, hace tres millones de años en Oceanía y diez millones de años en África y América (Figura 5) (únicos tres continentes con presencia de estos ecosistemas en el mundo), y que desencadenó hace millones de años una importante migración de especies tanto vegetales como animales desde las zonas templadas (Hofstede *et al.*, 2003). En Colombia aproximadamente existen unos 29.000 kilómetros cuadrados de territorios denominados como páramos (Sarmiento *et al.*, 2013), que corresponde a un 2,5% del área continental del país y que suministran aproximadamente el 70% del agua potable a la población colombiana (Yate, 2010).



**Figura 5.** Ubicación de las principales regiones páramunas del mundo (negro). (Tomado de: Meneses *et al.*, 2015).

Con respecto a sus características macro climáticas, en los páramos se pueden diferenciar dos modalidades en las que se pueden presentar las épocas de lluvias: la monomodal y la bimodal (Lauer, 1979; 1981; Florez, 2000). El régimen monomodal (o biestacional), se caracteriza por presentar periodos de lluvias extensos, donde se alcanza el máximo de precipitación anual entre los meses de abril a noviembre y entre diciembre y marzo, con pocas semanas e incluso días, sin que no haya lluvias, este régimen es típico del sur del país (Mejía, 1982; Halle, 1999; Florez, 2000). Por otra parte, el régimen bimodal (o tetraestacional), es caracterizado por presentar dos épocas de lluvias en el año bien delimitadas, una en los meses de marzo a mayo y la segunda en los meses de septiembre a noviembre, intercaladas con épocas de poca precipitación, este régimen es común en las zonas septentrionales, centrales y meridionales del país (Mejía, 1982; Sarmiento, 1986; Rangel-Ch, 2000b; Florez, 2000).

Sin embargo, los páramos siguen siendo ecosistemas controversiales en cuanto a su definición y delimitación. Rangel-Ch y coautores (1997) los definen como aquellos territorios ubicados

entre los bosques altoandinos y los límites con las nieves perpetuas, con alturas que van desde los 3300 hasta los 4100 msnm. Ortiz y Reyes (2009) definen el páramo como aquel ecosistema ubicado a más de 3000 msnm, con alta incidencia de radiación solar durante todo el año y de gran importancia en la regulación hídrica. Según Rangel-Ch (2000), los páramos en Colombia representan el 2.6% del territorio nacional. A pesar de su importancia, la delimitación de los páramos y los bosques altoandinos está ligada a múltiples factores de reconocimiento basados en la distribución de la vegetación, sin embargo estos límites no han sido completamente esclarecidos y varían constantemente, lo que dificulta planes de acción para la conservación de los mismos (IAvH, 2015). Las múltiples limitaciones que pueden aparecer también dependen de los intereses políticos y económicos del momento, según los cuales se pueden establecer límites a conveniencia, modificando las leyes que los regulan para favorecer algún tipo de explotación directa como la minería, la agricultura o la ganadería. Todos estos procesos de transformación antropogénica dan como resultado lo que se conoce como un páramo antrópico, caracterizados por la perturbación constante producida por el hombre a diferentes niveles ecosistémicos (Vargas, 2013; Suárez-Parra, 2016)

Es de resaltar que en ecosistemas de páramo la riqueza de especies no es muy alta, sin embargo, el grado de endemismo que presentan muchos de los taxa presentes si lo es (Reinoso-Florez *et al.*, 2016). Los estudios disponibles sobre la biota de páramo indican bajos niveles de riqueza de especies en comparación con otros ecosistemas tropicales, sin embargo, presentan niveles mayores de endemismo y una alta singularidad en los taxa representativos. (Torres-Carvajal, 2007; Tirira, 2011; Reinoso-Florez *et al.*, 2016). Los páramos se encuentran desde la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia, la Cordillera de Mérida en Venezuela y Cordillera de Ecuador, hasta la depresión de Huancabamba en el Perú (Mena-Vásconez y Hofstede, 2003). Los páramos en Colombia por sus condiciones climáticas y fisonómicas, se distribuyen en tres sistemas diferentes: El superpáramo que se extiende a partir de los 4.100 m hasta el límite inferior de las nieves perpetuas, el páramo propiamente dicho que se extiende desde los 3.600 a 4.100 m de altura y el subpáramo que se distribuye desde los 3.200 a 3.600 m. (Cuatrecasas, 1958; Cleef, 1981; Sturm y Rangel-Ch. 1985; Rojas-Zamora *et al.*, 2013).

## **2. METODOLOGÍA**

### **2.1 TIPO DE INVESTIGACIÓN**

Para definir el tipo de investigación realizada, se establece la distinción entre los términos enfoque y tipo de investigación según lo establecido por Niño-Rojas (2011) donde un enfoque hace referencia a los paradigmas de investigación cualitativa y cuantitativa, mientras que el tipo de investigación trata de los modelos utilizados por el investigador. En una caracterización faunística o estudios de biodiversidad en general se tienen en cuenta tanto datos cualitativos (presencia-ausencia de especies) como cuantitativos (abundancia, biomasa) mediante índices de diversidad ya establecidos (Moreno & Halffter, 2001). En la práctica ambos enfoques se complementan facilitando la interpretación de los resultados y dando mayor credibilidad a la

investigación. En lo que a tipo de investigación se refiere, los principales modelos en los que se enmarca este estudio son descritos y justificados a continuación:

- ❖ **Exploratorio:** Proporcionan una visión general de un tema particular que tiene pocos o nulos antecedentes o del cual no se tienen disponibles los recursos necesarios para estudiar en totalidad (Niño-Rojas, 2011). En este caso, estudios de diversidad con especial énfasis en la coleopterofauna de la alta montaña no han sido realizados previamente en la región, por lo que la composición específica de los coleópteros en estos ecosistemas es casi desconocida.
- ❖ **Correlación:** Este tipo de investigaciones evalúa el grado de relación existente entre dos o más variables. Esta investigación se enfoca en evaluar la relación entre la cobertura vegetal del ecosistema y la composición faunística de coleópteros presente en dichas coberturas.
- ❖ **Descriptivo:** Son investigaciones que describen, categorizan o caracterizan el objeto de estudio con el fin de comprobar una hipótesis o enunciado (Niño-Rojas, 2011). En este trabajo se plantea la caracterización de la coleopterofauna según su riqueza, abundancia y relaciones en tres coberturas vegetales, aportando al conocimiento biológico y ecológico del grupo, para su conservación y la del ecosistema en el que habitan.

## **2.2 ÁREA DE ESTUDIO**

Este estudio se realizó en la zona rural sur de la ciudad de Bogotá, en los límites de la Vereda “El Destino” con la Vereda “Curubital” (4°22’45” N; 74°10’12” W), Kilómetro 14 Vía San Juan de Sumapaz (Figura 6A), en inmediaciones con el páramo de Sumapaz y el embalse “La Regadera”, abarcando un área de aproximadamente 150 hectáreas y con una altura entre los 3100 y 3300 msnm. A lo largo del trayecto se encuentra la Quebrada “Piedra Gorda” donde en su parte más baja es común encontrar en las cercanías del afluente actividades populares tales como pesca, asados y camping. Las principales actividades económicas de la región son la ganadería extensiva y el cultivo en crecimiento (principalmente de papa y cebada), los cuales causan graves consecuencias ambientales (UDFJC-SDA, 2010). El clima de la región cumple un régimen ligeramente bimodal, con pequeñas variaciones en la precipitación en diferentes épocas del año, con una constancia anual de la radiación solar, la temperatura y cambios bruscos en el clima a lo largo del día (Sarmiento, 1986; Rangel-Ch, 2000b; Florez, 2000; Pedraza-Peñalosa *et al.*, 2004), la temperatura varía de entre 3°C a 18°C con una humedad relativa media mensual de menos del 60%. La zona estudiada incluye porciones incluidas dentro del sistema de áreas protegidas de Bogotá, en la clasificación Reserva forestal Distrital, específicamente incluido dentro de las áreas de Reserva de Subpáramo la Regadera, Reserva Forestal Corredor de Restauración Aguadita-La Regadera, Subpáramo la Regadera y Reserva forestal Corredor de Restauración Piedra Gorda (Alcaldía Local de Usme, 2017).

Se establecieron tres coberturas vegetales delimitadas en tres zonas teniendo en cuenta los límites establecidos por la vegetación representativa de cada zona, basados en la delimitación realizada por Rangel-Ch (1995) y Rangel-Ch *et al.* (1997):

**1. Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado (BF):** Los tipos de vegetación característicos del bosque altoandino según Rangel-Ch (1995), incluyen bosques altos dominados por *Weinmannia* (encenillo), *Hesperomeles* (mortiño), *Clethra* (manzano), *Escallonia* (rodamonte) y *Drimys* (canelo de páramo), y matorrales altos con *Gynoxys*, *Diplostephium* (romero) y *Vallea stipularis* (gaque). Es una zona que ha sufrido procesos de intervención humana, resultando en un mosaico de fragmentos de bosque altoandino mezclados con áreas de matriz antrópica. En las áreas donde la cobertura natural se ha alterado, aparecen grandes extensiones de chusqueas, retamo espinoso (*Ulex europaeus*) y pastos con fines ganaderos (Figura 6B). En la parte más baja aparecen parches de vegetación producto de procesos de reforestación relacionados con el afluyente (Quebrada Piedra Gorda) que se entremezclan con una parte de los fragmentos de bosque natural, limita además con fincas ganaderas, cultivos, el Centro de Instrucción y Entrenamiento Militar (CIE), predios del acueducto y empresas piscícolas (Guataquira-Lara y Vargas-Acosta, 2016). Desde 3140 msnm hasta 3170 msnm.

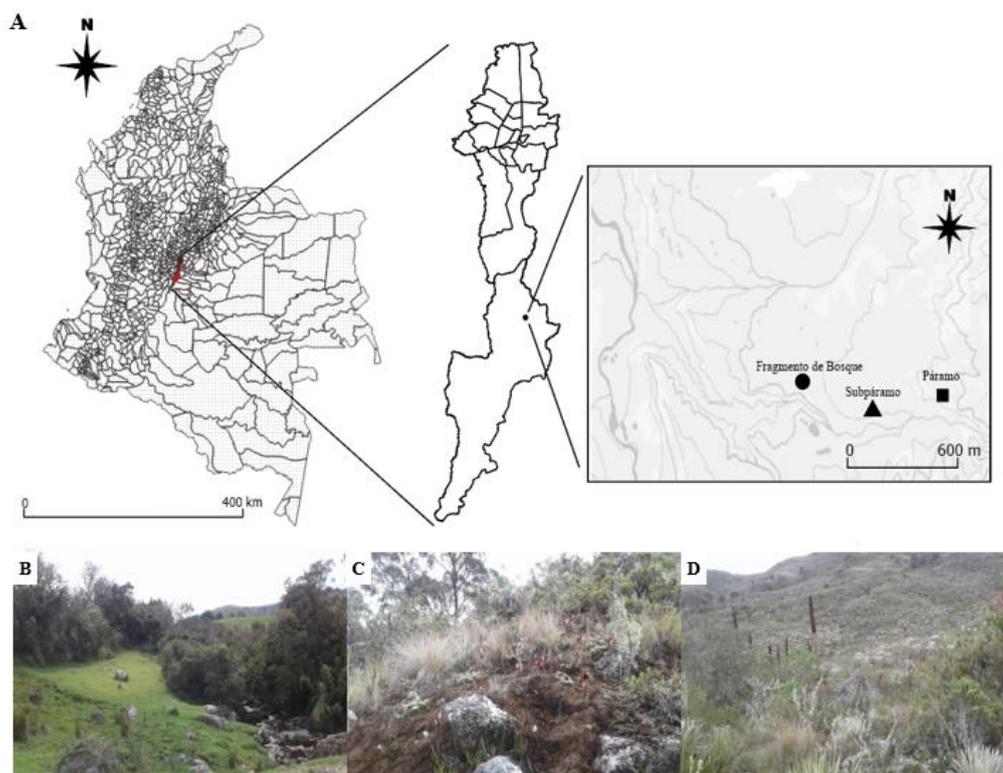
**2. Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo (ET):** Se caracteriza por el predominio de vegetación arbustiva. Allí dominan especies de *Diplostephium* (romero), *Pentacalia*, *Gynoxys*, *Hypericum* (guardarocio), *Pernettya* (reventardera), *Vaccinium*, *Bejaria* (pegamosca) y *Gaultheria* (totiadera) (Rangel-Ch, 1995). Se encuentran zonas de contacto con la vegetación de la franja altoandina, generando una mezcla de comunidades vegetales característica de zonas de transición. La cobertura vegetal es densa, continua y el grado de conservación es alto (Figura 6C). Desde 3200 msnm hasta 3260 msnm.

**3. Frailejonal-Pajonal - Páramo medio o páramo propiamente dicho (PM):** La diversificación comunitaria es máxima, se encuentran casi todos los tipos de vegetación, pero predominan principalmente los frailejonales con rosetas de *Espeletia spp.*, seguido de pajonales de *Calamagrostis effusa* y *Agrostis toluensis* (Rangel-Ch, 1995), los demás tipos de vegetación están representados por especies aisladas en medio de la matriz frailejonal-pajonal. El grado de alteración de esta cobertura en la zona de estudio es bajo, siendo transitada ocasionalmente por habitantes y visitantes del lugar (Figura 6D). Desde 3270 msnm hasta 3300 msnm.

## 2.3 FASE DE CAMPO

Los muestreos se realizaron para toda la comunidad de coleópteros, durante 18 sesiones (6 sesiones por zona) distribuidas en los meses de marzo-mayo del año 2018 y octubre-diciembre del año 2019, siguiendo aspectos metodológicos propuestos por Amat-García y Vargas-Ríos (1991) y Márquez-Luna (2005). Teniendo en cuenta la gran variedad de hábitos de los escarabajos presentes (Steyskal *et al.*, 1986), se utilizaron en total 6 métodos de recolecta:

(i) *Barrido red entomológica*: Se utilizó una red entomológica de 30cm de diámetro, realizando barridos consecutivos sobre la vegetación en forma de zigzag, con un esfuerzo de muestreo de una hora/hombre por sesión, dividido en dos unidades muestrales (Tabla 1).



**Figura 6.** A. Ubicación geográfica del área de estudio, Cundinamarca, zona rural de Bogotá D.C., vereda “El Destino” B. Fotografía correspondiente a la cobertura vegetal de la zona Bosque altoandino fragmentado C. Fotografía correspondiente a la cobertura vegetal de la zona Subpáramo D. Fotografía correspondiente a la cobertura vegetal de la zona Páramo medio.

(ii) *Red de golpeo*: Se implementó utilizando una sábana de 1.50cm x 1.50cm, con periodos de agitación de la vegetación arbustiva-arbórea de un minuto por planta con un esfuerzo de muestreo de una hora/hombre por sesión, dividido en dos unidades muestrales (Tabla 1).

(iii) *Colecta manual*: La colecta manual se llevó a cabo en diferentes sustratos, entre los que se encuentra la vegetación arbustiva, el suelo, troncos en descomposición, la necromasa de los frailejones, debajo de rocas, estiércol, plantas epífitas, líquenes y musgos. Para esto se utilizaron varios tipos de pinzas y pinceles impregnados con alcohol al 90% (Imes, 1992; Stuntz *et al.*, 2002). También se revisaron charcas temporales, estanques y la zona litoral del río en búsqueda de coleópteros acuáticos o semiacuáticos. En total, el esfuerzo de muestreo de la colecta manual fue de una hora/hombre por cada sesión, dividido en dos unidades muestrales (Tabla 1).

**Tabla 1.** Esfuerzo de muestreo y total de unidades muestrales en el estudio.

Zona	Esfuerzo de muestreo								Total
	Br	Di	Jm	Pt	Rg	Tm	Muestras por sesión	Número de sesiones	
ET	1	2	2	10	2	1	18	6	108
BF	1	2	2	10	2	1	18	6	108
PM	1	2	2	10	2	1	18	6	108
<b>Total de unidades muestrales</b>									324

(iv) *Embudo Berlese*: En cada sesión de muestreo se tomó una muestra de suelo (hojarasca, porciones de tierra o de colchones de musgo), la cual fue depositada en una bolsa de tela y transportada hasta el lugar donde se tenían los embudos. Una vez puestas las muestras se dejaban un total de 48 horas bajo la luz de un foco amarillo, correspondiendo a una unidad muestral (Tabla 1).

(v) *Tamizado*: Se tomaron dos muestras de suelo de cinco centímetros cúbicos a cinco centímetros de profundidad que fueron tamizadas sobre una sábana blanca, capturando los individuos que caían con un pincel humedecido con alcohol al 90% y correspondiendo a una unidad muestral (Tabla 1).

(vi) *Trampa de caída (Pitfall)*: Las trampas de caída se elaboraron con vasos plásticos de 8 cm de diámetro y de 0,3 L de capacidad. Se dispusieron diez trampas en cada zona en un transecto de 100 metros, cada una ubicada a diez metros de distancia, ocultas entre hojarasca y material vegetal del suelo. Los envases fueron vaciados y reemplazados entre cada sesión de muestreo y cada uno representó una unidad muestral (Tabla 1).

## 2.4 FASE DE LABORATORIO

El transporte de los escarabajos recolectados desde el lugar donde se elaboró la investigación hasta las instalaciones del grupo de investigación en artrópodos KUMANGUI, ubicado en la sede B de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, se realizó en frascos plásticos de 0,6 L de capacidad, tapa rosca blanca, marcados con el código único de la muestra, llenados hasta un tercio de su capacidad con alcohol al 90% dentro de una nevera de icopor de 25 L de capacidad (Figura 7A), siguiendo las recomendaciones de Millan *et al.* (2000). Posteriormente,

los individuos fueron separados en viales de vidrio con cierre hermético de 8 mL, con alcohol al 90%, hasta tres cuartos de su capacidad y depositados en la colección CAUD-026 de Artrópodos y otros invertebrados de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas (Figura 7B), siguiendo lo propuesto por Simmons y Muñoz-Saba (2005).

La creación del código de colecta y posterior etiquetado de los organismos para su almacenamiento en la colección, se realizó de acuerdo a Millán *et al.* (2000); Márquez-Luna (2005); Simmons y Muñoz-Saba (2005), situando en la etiqueta los siguientes datos en orden: la sesión de muestreo en la que se colectó la muestra (1 a 18); la cobertura vegetal a la que pertenece la muestra, donde A hace referencia a BF (*Mosaico de bosque y matriz de intervención* - Bosque altoandino fragmentado), B a ET (*Vegetación mixta de ecotono* - Páramo bajo) y C a PM (*Frailejónal-Pajonal* - Páramo medio); y por último, el método de colecta del que proviene dicha muestra, en este caso Di hace referencia a colecta directa, Rg a red de golpeo, Jm a jameo o red entomológica, Pt a trampa de caída o pitfall, Br a embudo de Berlese y Tm a tamizado, junto al número de trampa cuando corresponde (Figura 7C).

La determinación taxonómica de los individuos se llevó a cabo con la ayuda de un estereoscopio marca Motic SMZ 17 utilizando las claves elaboradas por Navarrete *et al.* (2002); Anderson (2002); Moret (2003); Martínez (2005); Triplehorn y Johnson (2005); Wood (2007); Baker *et al.* (2009); Lawrence *et al.*, (2010); Millán *et al.* (2014); Laython (2017) según los diferentes grupos. En algunos casos particulares se procedió a la disección y separación de estructuras como alas membranosas, aparato bucal, mesoesternitos, metaesterintos, élitros y patas, dada su importancia a nivel taxonómica como caracteres diagnósticos de algunas subfamilias, tribus y géneros. Debido a limitaciones metodológicas, sólo una parte de los individuos se determinaron a nivel genérico, sin embargo, estos fueron corroborados por expertos como en Staphylinidae con el Ph. D. Angélico Asenjo, Ph. D. José Luis Navarrete Heredia y Ph. D. William David Rodríguez, Carabidae por la M. Sc. Claudia Martínez, Coccinellidae por el Ing. Guillermo Gonzales y por último la familia Curculionidae por el Ph. D. Juan Morrone.

Posteriormente, los individuos fueron delimitados a morfotipos y morfoespecies siguiendo la metodología de Thormann (2015) y Fuentes (2015), considerando las características externas existentes, tales como variaciones a nivel del pronoto (forma, ornamentaciones), élitros (forma, borde, segmentos expuestos, esculturas), cabeza, disposición, antenas, forma del ojo, suturas, estrías y setas, aparato bucal (sin disecciones), patas y estructuras asociadas. Color y tamaño fueron tenidos en cuenta con cuidado ya que podrían presentarse variaciones intraespecíficas a nivel de poblaciones de diferentes alturas, planta hospedera asociada e incluso alto grado de dimorfismo sexual (Scolytinae) (Wood *et al.*, 1992; Thormann, 2015).



**Figura 7.** A. Nevera de icopor y frascos de plástico tapa rosca blanca en los que se transportaron los coleópteros. B. Compactador de la colección CAUD-206 de Artrópodos y otros invertebrados de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas C. Ejemplo de la etiqueta utilizada en los códigos que se asignaron a cada muestra.

El registro fotográfico de los individuos se realizó mediante el estereoscopio marca Zeiss stemi 2000-C, con el software Axiovision 7.0 y editadas en el programa Combine z5. 3 updated 2006 tomando fotografías del cuerpo completo en vista dorsal y/o lateral para cada morfotipo-morfoespecie, junto con el largo de cada espécimen. Posteriormente, se elaboraron láminas correspondientes a los escarabajos registrados en el estudio (Figura 10, 15, 17).

## 2.5 FASE ANALÍTICA

### 2.5.1 Patrones de diversidad, composición y biomasa para la coleopterofauna presente en el área de estudio.

Para los diferentes análisis solo se tuvieron en consideración individuos adultos pertenecientes a cada una de las familias encontradas (La presencia de estadios larvales de algunos grupos es sólo mencionada en discusión). Inicialmente, se registraron las abundancias totales y por zona para cada uno de los morfotipos-morfoespecies establecidos, mientras que las abundancias por familias fueron visualizadas mediante gráficas de cuadrantes jerárquicos o *treemap*. Las abundancias fueron además relacionadas con el método de colecta empleado tanto en general como por zona, y considerando la probabilidad de captura a partir del porcentaje de unidades muestrales con al menos un individuo perteneciente a Coleoptera. Para observar la distribución de las abundancias en cada cobertura, se utilizaron curvas de Whittaker o de rango-abundancia relativa (Whittaker, 1965), realizadas a través del software GraphPad Prism 9.0.1. Previamente, los valores de abundancia fueron transformados a escala logarítmica base diez, para facilitar la interpretación de los datos y evitar que morfoespecies con una cantidad de individuos muy

elevada influyera en la tendencia de los resultados (Tóthmérész, 1995; Magurran, 2004; Chao *et al.*, 2015; Barrientos *et al.*, 2016).

Se realizaron curvas de interpolación-extrapolación con matrices de datos basadas en incidencia (presencia-ausencia) para evaluar la representatividad del muestreo tanto para los coleópteros del área total estudiada como para cada una de las zonas, y comparar además la riqueza ( $q=0$ ) observada y estimada presente en cada cobertura. Este tipo de curva de acumulación unifica la interpolación o rarificación de la muestra de referencia (a tamaños de muestra más pequeños) y la extrapolación (a tamaños de muestra más grandes) guiados por una estimación de la curva asintótica, teniendo en cuenta una varianza incondicional, permitiendo comparar estadísticamente y de forma robusta la riqueza de especies entre múltiples sitios, brindando interpretaciones más sólidas y detalladas de los ensamblajes muestreados (Colwell *et al.*, 2012; Chao y Jost, 2012; Chao *et al.*, 2014a; Hsieh & Chao, 2016).

La diversidad en las zonas fue evaluada usando los números efectivos de especie de la serie de Hill, basados en la diversidad de orden  $q$  o diversidad verdadera (Hill, 1973; Jost, 2006; 2007), mediante matrices basadas en abundancia y obteniendo sus respectivas estimaciones y curvas de diversidad interpoladas-extrapoladas para cada zona (Colwell *et al.*, 2012; Chao *et al.*, 2014a; Hsieh *et al.*, 2016). Estos índices permiten obtener resultados más apegados a la realidad del comportamiento de las comunidades biológicas, ya que cumplen con una serie de propiedades matemáticas acordes con la interpretación intuitiva del concepto biológico de diversidad (Jost, 2006; Jost y González-Oreja, 2012; Chao *et al.*, 2014a). Se usaron los números de orden  $q=1$  y  $q=2$ , que corresponden al exponencial de la entropía de Shannon y la transformación matemática del índice de dominancia de Simpson, respectivamente (Chao *et al.*, 2014a). Las curvas de interpolación-extrapolación, valores de diversidad y sus respectivas estimaciones, se realizaron utilizando el paquete `iNEXT` del software libre R (R Core Team, 2019) a través de la función `iNEXT()` (Chao *et al.* 2014a; Hsieh *et al.* 2016). Las extrapolaciones se realizaron máximo al doble de las muestras o individuos de referencia, debido a que tamaños mayores disminuyen el rendimiento y la confiabilidad de las estimaciones (Colwell *et al.*, 2012; Chao *et al.*, 2014a).

La separación de las estimaciones de riqueza de especies ( $q=0$ ) y los índices de diversidad ( $q=1$  y  $q=2$ ) en matrices de incidencia (muestras) y abundancia (individuos), respectivamente, se realizó debido a que las curvas de interpolación-extrapolación para riqueza de especies basadas en muestras, tienen en cuenta mejor los aspectos de la estructura espacial de los ensamblajes (Smith *et al.*, 1985; Gotelli y Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2004; Colwell *et al.*, 2012) siendo en este caso un atributo útil para la comparación y estimación entre coberturas vegetales, además de ser completamente insensibles a las abundancias de las especies en la muestra empírica o de referencia (Moreno *et al.*, 2011), sumado al hecho de que la interpolación de la riqueza basada en individuos sobreestima inevitablemente el número de especies que se habrían encontrado con menos esfuerzo (Gotelli & Colwell, 2001; Uglund *et al.*, 2003); mientras que para los índices de diversidad utilizados, indudablemente los datos de abundancia son un parámetro determinante en los análisis y comparaciones entre comunidades y que permiten

comprender cómo se distribuyen las especies dentro de un ecosistema (Moreno *et al.*, 2011; Verberk, 2011).

Se calculó la biomasa con el fin de aportar y comparar información sobre la composición y estructura de las coberturas evaluadas (Saint-Germain *et al.*, 2007), a través de la ecuación propuesta por Rogers *et al.* (1976), y la cual ha sido utilizada en varios estudios (Stork y Blackburn, 1993; Suarez-Villasmil *et al.*, 2012). Otras fórmulas previamente aplicadas (Sample *et al.*, 1993; Reyes, 1987) suelen dañar morfológicamente los organismos, evitando su posterior almacenamiento en colecciones biológicas (Gruner, 2003). La abundancia de las familias fue tomada en cuenta como principal criterio de selección para efectuar las mediciones, dado que la estimación de biomasa con menos de diez organismos se considera poco informativa y estadísticamente poco representativa (Stork y Blackburn, 1993; Pompeo *et al.*, 2017), por lo que únicamente se midieron los escarabajos pertenecientes a familias que superaron la decena de individuos en buen estado. La medición del largo de los escarabajos se realizó con un Calibrador electrónico marca Shahe tipo pie de rey serie 5150, siguiendo la metodología propuesta por Stork y Blackburn (1993), tomando como largo óptimo para la medida, desde la punta del clípeo hasta el final de abdomen.

Las curvas de Whittaker, curvas de interpolación-extrapolación de riqueza, números de Hill y cálculos de biomasa, fueron replicados para los tres grupos más abundantes de coleópteros en el estudio: Phytophaga (Curculionoidea+Chrysomeloidea), Carabidae y Staphylinidae; con el objetivo de evidenciar posibles diferencias en los patrones de diversidad a niveles taxonómicos menores, en comparación a los resultados hallados para la totalidad de la coleopterofauna, y los cuales, serían difíciles de percibir de forma general debido a la gran cantidad de morfotipo-morfoespecies, sumado al hecho de que pueden proporcionar información valiosa sobre la respuesta diferenciada de grupos particulares a los cambios en la vegetación y a las consecuencias de la alteración en los ecosistemas. Igualmente, al ser las familias más abundantes, los análisis pueden ser replicados con un grado de confiabilidad aún considerable, debido a que el margen de error aumenta con muestras más pequeñas (Colwell *et al.*, 2012; Chao *et al.*, 2014a).

### **2.5.2 Relación de la coleopterofauna y las tres coberturas vegetales evaluadas en el área de estudio.**

Inicialmente, se realizó un análisis de similaridad con el fin de evaluar el grado de recambio entre las coberturas vegetales establecidas (Saiz, 1980; Moreno y Halffter, 2001; Magurran, 2004; Gotelli & Chao, 2013); para ello, se empleó el coeficiente de similaridad cuantitativo de Bray-Curtis (Odum, 1950; Bray y Curtis, 1957) utilizando la función `vegdist()` del paquete `vegan` en R (Oksanen *et al.* 2014).

Luego, siguiendo lo propuesto por Donatelli-Gati y colaboradores (2018); y Kindt y Coe (2005), se evaluó la similaridad entre las coberturas a partir de la incidencia de especies vegetales, mediante un análisis de similaridad cualitativo o binario de Sorensen-Dice, (Dice, 1945; Sorensen, 1948) utilizando la función `vegdist()` del paquete `vegan` en R (Oksanen *et al.* 2014). El índice de Sorensen-Dice es la versión cualitativa del índice de Bray-Curtis utilizado

previamente (Moreno, 2001; Magurran, 2004) y ambos tienen la propiedad de ser asimétricos, esto quiere decir que evalúa las presencias y ausencias de forma diferente, por lo que son más adecuados y robustos en estudios de diversidad (Legendre y Legendre, 1998; Palacio *et al.*, 2020). Posteriormente, se ejecutó un análisis de correlación de Mantel para responder que tanto la similitud de escarabajos (Bray-Curtis) varía y se correlaciona con la similitud vegetal (Sorensen-Dice) mediante el paquete *vegan* en R (Oksanen *et al.*, 2014).

La similitud vegetal se hizo en base a la incidencia debido a que el estudio no está centrado en la diversidad vegetal como tal; si bien, datos de abundancia son más apropiados y corrigen el problema del submuestreo y la falta de información sobre las especies (Gotelli & Chao, 2013) el propósito en este estudio es meramente comparativo. Así, la vegetación representativa de cada zona fue muestreada mediante un transecto simple por zona, seleccionando las plantas en lo posible sin signos de algún tipo de patología o herida, colectando en algunos casos la planta completa (López-Ríos y Rosas-López, 2002). El proceso de herborización se llevó a cabo de acuerdo a lo propuesto por Quesada (1999); López-Ríos y Rosas-López (2002); Jørgensen y colaboradores. (2015). La determinación taxonómica se llevó a cabo con las claves específicas para plantas de páramo en Colombia propuestas por Betancur *et al.* (2018), hasta la categoría taxonómica más baja posible. Posteriormente por medio de fotografías se corroboraron los géneros y especies determinados con ayuda de expertos de la Universidad Nacional de Colombia y la Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Todo este procedimiento, manejo, determinación y montaje del material vegetal fue realizado con la ayuda e instrucción de la compañera Botánica Daniela Niño.

Finalmente, se ejecutaron métodos multivariados de ordenación para obtener una aproximación visual y exploratoria de la relación y distribución de las especies de escarabajos con las tres coberturas vegetales establecidas (Legendre y Legendre, 1998). Primero, un análisis de componentes principales (PCA) (Pearson, 1901; Hotelling, 1933) fue ejecutado mediante el programa PAST 3.17 (Hammer *et al.*, 2001), y segundo, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (Shepard 1962; Kruskal, 1964) con sus respectivos valores de stress, usando Bray-Curtis como coeficiente de distancia, mediante la función `metaMDS()` del paquete *vegan* en R (Oksanen *et al.* 2014). Los datos de abundancia fueron inicialmente estandarizados a abundancias relativas mediante la función `decostand()`, del paquete *vegan* en R, debido a que esto proporciona resultados más informativos y se disminuye el efecto de abundancias muy elevadas (Legendre y Legendre, 1998).

Ambos métodos permiten reducir la dimensionalidad de los datos, facilitando su interpretación (Moreno y Halffter, 2001; Legendre y Legendre, 1998), sin embargo, el NMDS puede ser utilizado con cualquier coeficiente de distancia, evitando los sesgos producidos por distancias simétricas, es decir, aquellas que no evaden el problema de las dobles ausencias (como las distancias Euclidianas utilizadas por el PCA), acomodándose mejor a datos basados en abundancia o a comparaciones de la distribución de especies entre sitios (Legendre y Legendre, 1998). Aún así, como análisis exploratorio, el PCA puede aportar información relevante en estudios en gradientes pequeños, ya que se ve menos influenciado por las ausencias debido a que la mayoría de las especies van a estar presentes en todos los sitios (Legendre y Legendre, 1998). Siguiendo lo planteado por Lopez-Gonzales e Hidalgo (2010) y Legendre y Legendre

(1998), el PCA es útil en compañía de análisis de ordenación menos sesgados para datos de abundancia de especies, como el escalamiento multidimensional no métrico, dado que proporciona además, una medida de la cantidad de variación explicada por los pocos ejes principales independientes (Legendre y Legendre, 1998).

### **2.5.3 Reconocimiento de aspectos biológicos y ecológicos de la coleopterofauna presente en el área de estudio.**

La toma de datos biológicos y ecológicos de los escarabajos, se llevó a cabo mediante observación de los individuos en campo, realizando anotaciones sobre su actividad, el sustrato en el cual se encontraron los organismos y la parte de la planta en la que fueron capturados (flor, hojas, tallos o cerca a la raíz), siguiendo lo propuesto por Montes y Ramírez-Díaz (1978). Igualmente, se revisaron los microhábitats propuestos por investigaciones previas para la artropofauna de los ecosistemas altoandinos (Sturm, 1990, Amat-García y Vargas-Ríos, 1991; Sendoya, 2002; Morales-Castaño y Amat-García, 2012; Sissa-Dueñas y Navarrete-Heredia, 2016).

También se tuvo en consideración el método de muestreo empleado, analizando la frecuencia de las familias en cada uno de ellos, con el fin de obtener información general sobre su preferencia a hábitos edáficos o arbóreos. En vista de que la totalidad de sesiones de muestreo (18) fue dividida en dos partes sin tener en cuenta diferencias estacionales, 9 de ellas durante la primera mitad del año (Marzo-Mayo) y otras 9 durante la segunda mitad (Octubre-Diciembre); se evalúa si existe alguna diferencia en la composición y abundancia de morfoespecies y si estas responden a características ecológicas observadas en los individuos.

Los valores de abundancia encontrados y sus preferencias a determinada cobertura fueron relacionados con la información sobre ecología y biología disponible en la literatura, particularmente para aquellos individuos determinados a nivel de género y corroborados por especialistas, puesto que de esta manera se proporciona información precisa. Por último, se compara si los escarabajos encontrados en este estudio, presentan las características y adaptaciones descritas en la literatura para la entomofauna habitante de grandes altitudes.

## **3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

Los resultados obtenidos se presentan a continuación, siguiendo el orden ascendente de los objetivos y la metodología, con sus respectivas tablas, gráficas y discusión. Además, se incluye un apartado correspondiente a los nuevos registros de taxones de escarabajos encontrados en el área de estudio.

### **3.1 Abundancia y composición taxonómica de la coleopterofauna presente en el área de estudio.**

Se registraron un total de 2256 individuos pertenecientes a 28 familias y 161 morfotipos/morfoespecies (Tabla 2), de los cuales, debido a inconvenientes metodológicos, solo un 28% fue determinado hasta nivel de género y 13 morfotipos no fueron determinados a nivel de familia. Páramo medio (PM) fue la zona con mayor número de individuos con 973 (43,1%), seguido de Bosque altoandino fragmentado (BF) con 721 (32%) individuos y Subpáramo (ET) con 562 (24,9%) individuos. Las familias con mayor abundancia fueron Curculionidae con 842 (37,3%) individuos, Chrysomelidae con 278 (12,3%), Carabidae con 252 (11%), Staphylinidae con 245 (10,8%) y Melyridae con 186 (8,2%) (Figura 8). Las familias con mayor riqueza o número de morfotipos/morfoespecies son Curculionidae (32), Staphylinidae (24), Chrysomelidae (21), Coccinellidae (11) y Carabidae (10). Respecto a los morfotipos/morfoespecies, *Phyllotrox* sp1 (Figura 10G) fue el más abundante con 505 (22,4%) individuos, seguido de *Corthylus* sp1 (Figura 10L) con 123 (5,4%), *Bembidion* sp3 con 117 (5,2%), *Astylus* sp1 con 89 (3,9%) y *Aleochara* sp1 (Figura 10V) con 86 (3,8%).

**Tabla 2.** Morfoespecies de escarabajos y sus respectivas abundancias para cada cobertura y el área total de estudio. BF: Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado, ET: Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo, PM: Frailejonal-Pajonal - Páramo medio.

Familia	Subfamilia	Género	Morfotipo/ Morfoespecie	Abundancia			Total
				BF	ET	PM	
Aderidae			AderidaeM1	2	7	75	84
			AderidaeM2	1	0	0	1
			AderidaeM3	2	4	2	8
Anthicidae			AnthicidaeM1	3	0	0	3
Anthribidae			AnthribidaeM1	0	1	0	1
Cantharidae			CantharidaeM1	2	3	6	11
			CantharidaeM2	0	1	0	1
			CantharidaeM3	1	0	1	2
Carabidae	Psydrinae	<i>Bembidion</i>	<i>Bembidion</i> sp1	8	3	6	17
			<i>Bembidion</i> sp2	4	1	10	15
			<i>Bembidion</i> sp3	19	0	98	117
	<i>Trechisibus</i>	<i>Trechisibus</i> sp1	3	4	2	9	
		<i>Trechisibus</i> sp2	12	2	7	21	
	Carabinae	<i>Ceroglossus</i>	<i>Ceroglossus</i> sp1	1	1	0	2

	Harpalinae	<i>Dercylus</i>	<i>Dercylus</i> sp1	8	5	23	36
		<i>Dyscolus</i>	<i>Dyscolus</i> sp1	1	0	0	1
		<i>Notiobia</i>	<i>Notiobia</i> sp1	0	1	0	1
		<i>Pelmatellus</i>	<i>Pelmatellus</i> sp1	16	7	10	33
<b>Chrysomelidae</b>	Cryptocephalinae		CryptocephalinaeM1	0	2	0	2
			CryptocephalinaeM2	1	0	0	1
			CryptocephalinaeM3	0	2	0	2
			CryptocephalinaeM4	0	1	0	1
	Eumolpinae		EumolpinaeM1	6	2	1	9
			EumolpinaeM2	5	0	1	6
			EumolpinaeM3	1	0	0	1
			Eumolpinae M4	6	1	4	11
	Galerucinae		GalerucinaeM1	4	4	2	10
			GalerucinaeM2	11	36	4	51
			GalerucinaeM3	5	0	2	7
			GalerucinaeM4	3	2	0	5
			GalerucinaeM5	34	0	7	41
			GalerucinaeM6	0	0	1	1
			GalerucinaeM7	43	3	0	46
			GalerucinaeM8	1	0	13	14
			GalerucinaeM9	0	1	1	2
			GalerucinaeM10	1	1	0	2
			GalerucinaeM11	59	1	4	64
			GalerucinaeM12	0	0	1	1
		GalerucinaeM13	1	0	0	1	
<b>Coccinellidae</b>			CoccinellidaeM1	8	3	11	22
			CoccinellidaeM2	1	2	1	4
			CoccinellidaeM3	2	7	6	15
			CoccinellidaeM4	1	4	5	10
			CoccinellidaeM5	4	1	4	9

			CoccinellidaeM6	9	2	2	13	
			CoccinellidaeM7	1	0	0	1	
			CoccinellidaeM8	0	1	1	2	
			CoccinellidaeM9	9	9	4	22	
			CoccinellidaeM10	3	0	0	3	
	Coccinellinae	<i>Eriopis</i>	<i>Eriopis</i> sp1	8	0	1	9	
<b>Corylophidae</b>			CorylophidaeM1	0	0	5	5	
<b>Curculionidae</b>		<i>Anchonus</i>	<i>Anchonus</i> sp1	1	3	4	8	
		<i>Apinocis</i>	<i>Apinocis</i> sp1	2	4	8	14	
		<i>Conotrachelus</i>	<i>Conotrachelus</i> sp1	7	2	5	14	
		<i>Phyllotrox</i>	<i>Phyllotrox</i> sp1	68	30	407	505	
			<i>Phyllotrox</i> sp2	4	0	2	6	
		<i>Otiorhynchus</i> cf.	<i>Otiorhynchus</i> sp1	10	2	8	20	
			CurculionidaeM1	2	0	3	5	
			CurculionidaeM4	1	0	0	1	
			CurculionidaeM9	0	0	5	5	
			CurculionidaeM10	1	1	0	2	
			CurculionidaeM11	0	1	0	1	
			CurculionidaeM12	0	2	0	2	
			CurculionidaeM13	0	0	1	1	
			CurculionidaeM14	1	0	1	2	
			CurculionidaeM15	1	0	0	1	
			CurculionidaeM16	1	2	0	3	
			CurculionidaeM17	1	1	0	2	
		Scolytinae	<i>Chramesus</i>	<i>Chramesus</i> sp1	1	1	2	4
			<i>Corthylus</i>	<i>Corthylus</i> sp1	26	72	25	123
				<i>Corthylus</i> sp2	10	17	3	30
	<i>Corthylus</i> sp3			1	1	0	2	
	<i>Corthylus</i> sp4			9	7	1	17	
	<i>Corthylus</i> sp5			1	1	2	4	

		<i>Corthylocorus</i>	<i>Corthylocorus</i> sp1	2	4	0	6
		<i>Monarthrum</i>	<i>Monarthrum</i> sp1	8	7	3	18
			<i>Monarthrum</i> sp2	1	1	0	2
			ScolitynaeM5	5	15	3	23
			ScolitynaeM7	0	0	1	1
			ScolytinaeM12	2	4	1	7
			ScolytinaeM13	5	4	0	9
			ScolytinaeM14	1	1	0	2
			ScolytinaeM15	1	1	0	2
<b>Dytiscidae</b>			DytiscidaeM1	0	0	1	1
			DytiscidaeM2	8	0	0	8
			DytiscidaeM3	5	0	0	5
<b>Elateridae</b>			ElateridaeM1	0	0	1	1
			ElateridaeM2	1	0	0	1
<b>Eucnemidae</b>			EucnemidaeM1	3	0	0	3
			EucnemidaeM2	1	0	0	1
<b>Gyrinidae</b>			GyrinidaeM1	2	0	0	2
<b>Lampyridae</b>			LampyridaeM1	0	0	7	7
			LampyridaeM2	0	0	3	3
<b>Latridiidae</b>			LatridiidaeM1	9	16	25	50
		Corticariinae	LatridiidaeM2	3	1	6	10
			LatridiidaeM3	1	0	0	1
<b>Leiodidae</b>		Cholevinae	LeiodidaeM1	21	2	1	24
			LeiodidaeM2	0	1	0	1
			LeiodidaeM3	2	0	0	2
<b>Lycidae</b>			LycidaeM1	3	0	1	4
			LycidaeM2	2	1	3	6
			LycidaeM3	0	6	11	17
<b>Melyridae</b>			MelyridaeM1	3	38	40	81

	Melyrinae	<i>Astylus</i>	<i>Astylus</i> sp1	59	26	4	89
	Melyrinae	<i>Astylus</i>	<i>Astylus</i> sp2	11	4	0	15
	Malachiinae		MalachiinaeM1	0	1	0	1
<b>Monotomidae</b>			MonotomidaeM1	1	10	3	14
<b>Mordellidae</b>			MordellidaeM1	1	2	0	3
<b>Nitidulidae</b>			NitidulidaeM1	0	1	5	6
			NitidulidaeM2	1	0	0	1
<b>Phengodidae</b>			PhengodidaeM1	1	1	2	4
			PhengodidaeM2	1	0	0	1
			PhengodidaeM3	1	0	0	1
			PhengodidaeM4	0	2	0	2
<b>Ptiliidae</b>			PtiliidaeM1	0	4	1	5
<b>Ptilodactylidae</b>			PtilodactylidaeM1	0	1	0	1
<b>Scarabaeidae</b>			ScarabaeidaeM1	2	0	0	2
			ScarabaeidaeM2	1	0	1	2
			ScarabaeidaeM3	0	0	1	1
			ScarabaeidaeM4	0	2	0	2
			ScarabaeidaeM5	0	0	1	1
			ScarabaeidaeM6	0	1	0	1
<b>Scirtidae</b>			ScirtidaeM1	5	0	0	5
<b>Staphylinidae</b>	Aleocharinae	<i>Aleochara</i>	<i>Aleochara</i> sp1	27	55	4	86
			<i>Aleochara</i> sp2	0	5	9	14
		<i>Gyoncha</i>	<i>Gyoncha</i> sp1	3	4	1	8
	Euaesthetinae		EuaesthetinaeM1	0	1	1	2
		<i>Edaphus</i>	<i>Edaphus</i> sp1	1	3	2	6
	Megalopsidiinae	<i>Megalopinus</i>	<i>Megalopinus</i> sp1	0	3	0	3
	Paederinae	<i>Ochthephilum</i>	<i>Ochthephilum</i> sp1	0	2	2	4
			<i>Ochthephilum</i> sp2	1	0	5	6
		<i>Taenodema</i>	<i>Taenodema</i> sp1	6	2	3	11

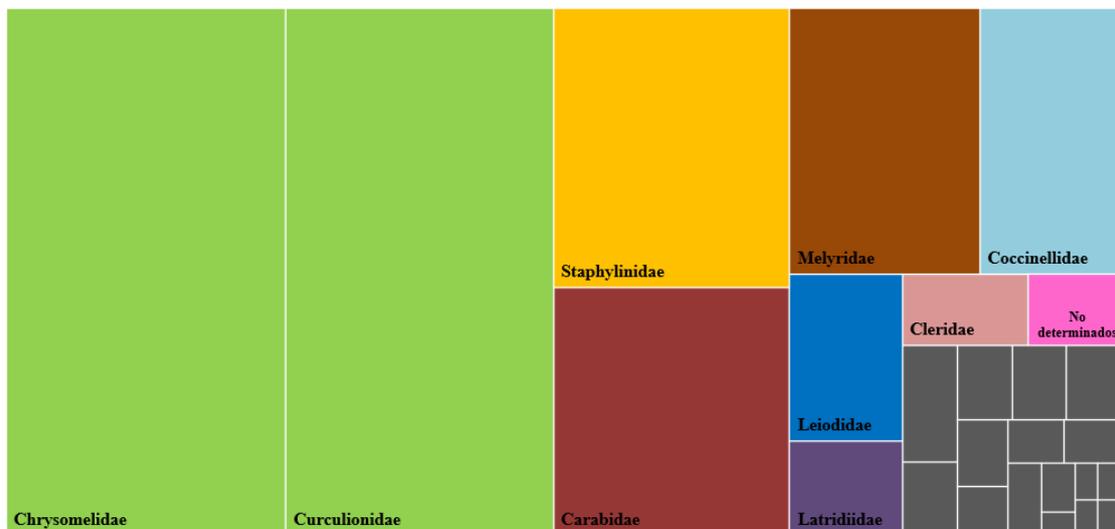
	Pselaphinae		PselaphinaeM1	0	1	0	1
			ArthydiniM1	4	1	1	6
			BatrisiniM1	2	0	0	2
			BatrisiniM2	0	5	0	5
			DimeriniM1	0	1	1	2
			PhalepsiniM1	0	1	0	1
			RhinoscepsiniM1	0	2	0	2
	Scaphidinae	<i>Scaphisoma</i>	<i>Scaphisoma</i> sp1	3	0	0	3
			<i>Scaphisoma</i> sp2	3	1	1	5
	Staphylininae	<i>Heterothops</i>	<i>Heterothops</i> sp1	25	30	10	65
			<i>Heterothops</i> sp2	0	0	1	1
		<i>Philonthus</i>	<i>Philonthus</i> sp1	5	0	3	8
		<i>Lithocarodes</i>	<i>Lithocarodes</i> sp1	1	1	0	2
	Steninae	<i>Stenus</i>	<i>Stenus</i> sp1	0	1	0	1
Tachyporinae	<i>Coproporus</i>	<i>Coproporus</i> sp1	0	0	1	1	
<b>Tenebrionidae</b>			TenebrionidaeM1	1	0	0	1
<b>No determinados</b>				8	14	5	27
<b>TOTAL</b>				721	562	973	<b>2256</b>



**Figura 8.** Gráfico de cuadrantes jerárquicos para la abundancia de individuos por familia en el área de estudio. En gris las familias presentes en el área con menos de 27 individuos.

En conjunto, las cuatro familias más abundantes (Curculionidae, Chrysomelidae, Carabidae, Staphylinidae) aportan el 71% del total de escarabajos capturados, y ya se han reportado anteriormente como familias con alta representatividad a lo largo de un rango altitudinal entre los 3200-3600 msnm (Moret, 2009; Reinoso-Florez *et al.*, 2016); además, han sido encontradas en prácticamente todos los estudios de diversidad de artrópodos o insectos enfocados en la alta montaña del país y el neotrópico, incluyendo valores altos de abundancia (Amat-García y Vargas-Rios, 1991; Gasca-Álvarez, 2004; Morales-Castaño y Amat-García, 2012; Vásquez-Cerón, 2012; Bohórquez-Salazar *et al.*, 2016; IAvH, 2015; Reinoso-Flórez *et al.*, 2016; Eraso-Puentes y Amarillo-Suarez, 2016). En cuanto a la abundancia total de coleópteros, este estudio ha registrado los valores más altos, en comparación con los 538 individuos que reportó Vásquez-Cerón (2012), los 100 registrados por Morales-Castaño y Amat-García (2012) y los 270 individuos que reportó Bohórquez y colaboradores (2016), resaltando que estas investigaciones no se enfocan particularmente en Coleoptera, sino en toda la comunidad de artrópodos.

En cuanto a la abundancia por zonas, en BF (Bosque altoandino fragmentado) aparecen 24 familias, de las cuales las más abundantes son Chrysomelidae con 181 individuos (25,1%), Curculionidae con 173 individuos (24%), Staphylinidae con 81 individuos (11,2%), Melyridae con 73 individuos (10,1%), y Carabidae con 72 individuos (10%), mientras que las menos abundantes fueron Tenebrionidae (1), Nitidulidae (1), Mordellidae (1), Monotomidae (1) y Elateridae (1) (Figura 9).



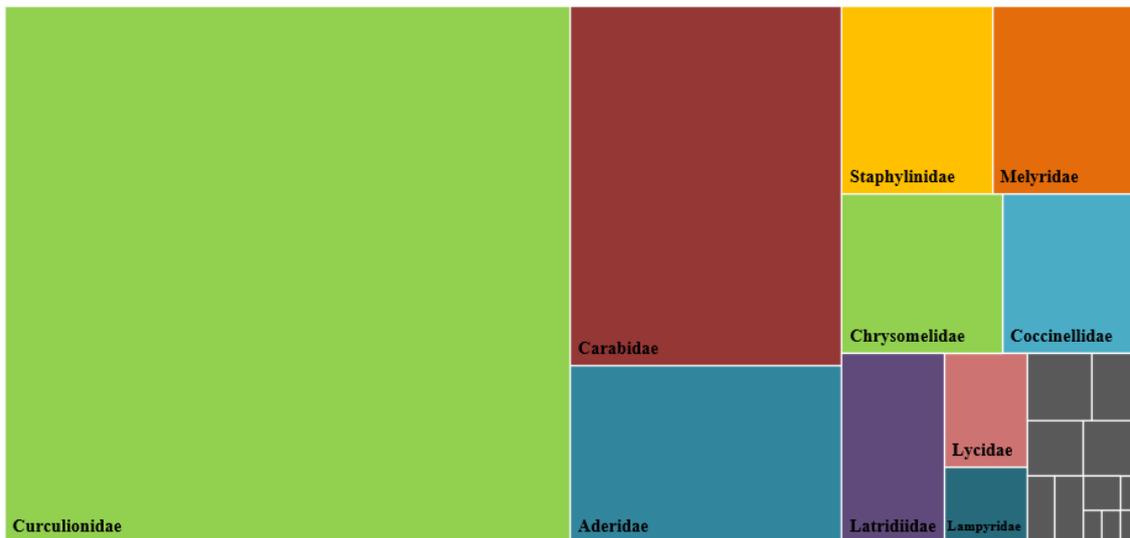
**Figura 9.** Gráfico de cuadrantes jerárquicos para la abundancia de individuos por familia en la zona de bosque altoandino fragmentado (BF). En gris el resto de familias presentes con menos de ocho individuos.

En ET (subpáramo o ecotono) las familias más abundantes de las 19 presentes fueron Curculionidae con 184 individuos (32,7%), Staphylinidae con 119 individuos (21,1%), Melyridae con 69 individuos (12,3%), Chrysomelidae con 56 individuos (10%), y Coccinellidae con 29 individuos (5,1%), mientras que las menos abundantes fueron Nitidulidae (1), Ptilodactylidae (1) y Mordellidae (2) (Figura 10).

En PM (Páramo medio), se encontraron 20 familias, de las cuales las más abundantes fueron Curculionidae con 485 individuos (49,8%), Carabidae con 156 individuos (16%), Aderidae con 77 individuos (7,9%), Staphylinidae con 45 individuos (4,6%), y Melyridae con 44 individuos (4,5%), mientras que las menos abundantes fueron Dytiscidae (1), Elateridae (1), Leiodidae (1), Ptiliidae (1) y Phengodidae (2) (Figura 11).



**Figura 10.** Gráfico de cuadrantes jerárquicos para la abundancia de individuos por familia en la zona de subpáramo - ecotono (ET). En gris, el resto de familias presentes con un solo individuo.



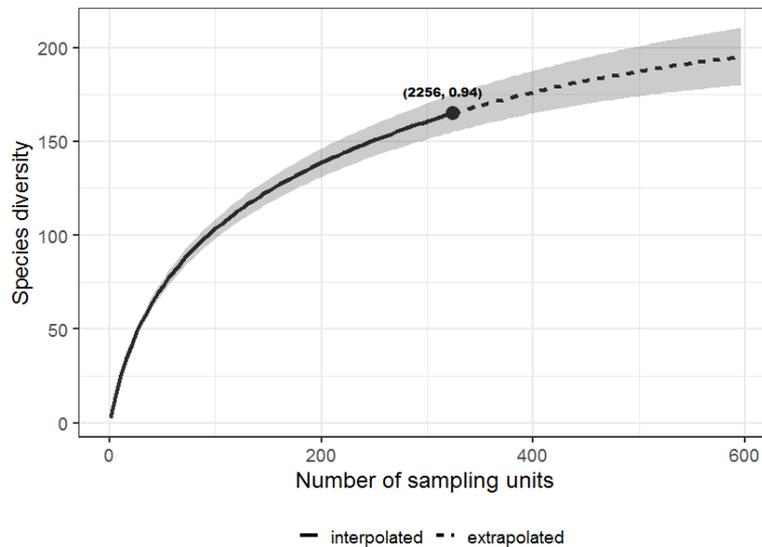
**Figura 11.** Gráfico de cuadrantes jerárquicos para la abundancia de individuos por familia en la zona de páramo medio (PM). En gris el resto de familias presentes en el área con menos de diez individuos.

Según las curvas de rango-abundancia, las morfoespecies más abundantes para la zona de bosque altoandino fragmentado (BF) fueron *Phyllotrox* sp1 (68 individuos) (Figura 10G), *Astylus* sp1 (59 individuos), GalerucinaeM11 (59 individuos) y Galerucinae M7 (43 individuos) (Figura 16R); en la zona de subpáramo (ET) fueron *Corthylus* sp1 (72 individuos) (Figura 10L), *Aleochara* sp1 (55 individuos) (Figura 10V), MelyridaeM1 (38 individuos) y GalerucinaeM2 (36 individuos) (Figura 16M); y para la zona de páramo medio (PM) fueron *Phyllotrox* sp1 (407), *Bembidion* sp3 (98), AderidaeM1 (75) y MelyridaeM1 (40). Las abundancias muestran un comportamiento similar para las tres coberturas y la equitatividad se reduce ligeramente a medida que se avanza altitudinalmente entre coberturas, a excepción de en el páramo medio donde la dominancia incrementa abruptamente debido a la alta abundancia de *Phyllotrox* sp1. La especie *Phyllotrox aristidis* ha sido reportada como un polínivoro altamente abundante en inflorescencias de *Espeletia grandiflora* en otros estudios (Sturm, 1990; Bonilla, 2005), sin embargo, la morfoespecie encontrada en este caso no limita su presencia únicamente a esta especie vegetal, dado que es encontrada también como la más abundante en BF, aunque en una proporción 83% menor.

### 3.2 Patrones de diversidad para la coleopterofauna presente en el área de estudio.

La curva de interpolación-extrapolación para el área total de estudio (Vereda “El Destino”) (Figura 11) muestra un total de 215 especies estimadas para 161 especies encontradas, con valores de cobertura de muestreo del 94%, lo que significa, que a pesar de que la asíntota no es alcanzada, el muestreo fue significativo (Colwell *et al.*, 2012), teniendo en cuenta que en ecosistemas neotropicales y grupos hiperdiversos como Coleoptera, la mayoría de las especies encontradas son raras, por lo que generalmente las muestras de biodiversidad son una

aproximación sesgada a la verdadera riqueza de especies y es imposible completar en la muestra de referencia la totalidad de las especies presentes en los sitios muestreados (Ugland *et al.*, 2003; Hortal *et al.*, 2006; Chao *et al.* 2014a). La riqueza encontrada es alta, aun cuando este estudio no abarcó un área relativamente grande en comparación a otros estudios de diversidad, además, coincide con la alta riqueza del orden, estimada en aproximadamente >400000 especies, y la alta diversidad que presentan las familias observadas (Crowson, 1981; Lawrence y Newton, 1995; Arnett y Thomas, 2001a; Vanin e Ide, 2002; Triplehorn y Jhonson, 2005; McKenna *et al.*, 2019).



**Figura 11.** Curva de acumulación de especies de coleópteros interpolada y extrapolada para el área total de estudio (Vereda “El Destino”).

En cuanto a las curvas de interpolación-extrapolación por zona, se encontraron valores de cobertura del muestreo entre 84-86% para las tres zonas, con un total de 186 especies estimadas para 111 especies observadas en BF, 141 estimadas para 99 observadas en ET y 128 estimadas para 90 observadas en PM. Los valores de cobertura del muestreo (SC), muestran la proporción de individuos de la comunidad que están representados en las especies encontradas en la muestra de referencia (Colwell *et al.*, 2012), indicando que las tres coberturas evaluadas presentan tanto una alta representatividad en el muestreo, como altos valores de riqueza (Colwell *et al.*, 2012). Se ha demostrado que la diversidad tiende a disminuir a medida que la altitud incrementa (Rangel & Sturm, 1994; Stevens, 1992; Ruggiero, 2001; Anderson y Ashe, 2000) y al menos a nivel general la tendencia se mantiene para la riqueza de especies en este estudio.

A pesar de las perturbaciones ambientales evidentes en la cobertura de mosaico de bosque - matriz de intervención (BF), ésta se consolida como la más rica en especies; aún así, esto no significa que las alteraciones no están teniendo ningún efecto sobre la dinámica de los ensamblajes de escarabajos, puesto que el cambio climático y las perturbaciones adyacentes

pueden producir tanto una pérdida de especies por extinción, como un aumento de la riqueza reflejo de las características de los diferentes grupos y del tipo de las alteraciones (Gotelli & Chao, 2013), haciendo más complejas las respuestas producidas en las comunidades presentes. De igual forma, aunque se han realizado procesos de reforestación aledaños que pueden haber evitado una mayor pérdida de riqueza, y que la zona evaluada incluye partes de un área protegida (Corredor de restauración de Piedra Gorda), perturbaciones como el aumento de las extensiones de retamo, y el movimiento y pastoreo de ganado siguen teniendo una muy alta incidencia dentro de la cobertura (Guataquira-Lara y Vargas-Acosta, 2016).

Es de resaltar que la diferencia de especies encontradas-observadas también es mayor en Bosque Altoandino Fragmentado (BF), esto puede deberse a la alta diversidad misma de la zona o a una diferencia producto de la intervención antrópica, que reduce la riqueza presente y a su vez la probabilidad de encontrar en la muestra especies que se están viendo más afectadas (Castellón y Sieving 2006; Silva *et al.*, 2016). Sin embargo, aunque el grado de intervención de la zona hace más verosímil esta última afirmación, es necesario realizar una comparación con coberturas de bosque altoandino altamente conservadas para dar una respuesta más robusta, puesto que las diferencias en riqueza entre las coberturas evaluadas en este estudio pueden ser también explicadas por diferencias ambientales (Jimenez-Valverde y Hortal, 2003; Piñol y Martínez-Vilalta, 2006; González-Ramírez, *et al.*, 2017).

Los valores de diversidad mediante los números de Hill parecen responder coherentemente con los cambios en la composición vegetal de cada zona establecida. Los valores  $q=1$  muestran que BF (Bosque altoandino fragmentado) es la zona más diversa, un 18% por encima de ET (Ecotono); PM (Páramo medio) posee una diversidad tres veces más baja en comparación. La diversidad  $q=2$  refleja una tendencia similar, pero PM presenta una diversidad hasta 5 veces más baja que BF; puesto que este índice le da mayor importancia a las especies más abundantes (Chao *et al.*, 2014b), los valores también son reflejo de la dominancia presente en cada zona, siendo mayor en PM gracias a la gran cantidad de individuos encontrados de *Phyllotrox* sp1 (407 individuos). Los estimadores extrapolados no varían en comparación a la muestra de referencia, a excepción de  $q=1$ , que aumenta ligeramente para BF y ET. Al igual que con la riqueza de especies, la diversidad en términos de  $q=1$  y  $q=2$  disminuye a medida que la altitud incrementa, sin embargo, es importante resaltar que en este estudio no se tuvieron en cuenta grandes rangos altitudinales más allá del páramo medio, por lo que esta tendencia puede ser más evidente incrementando la altitud evaluada (Moret, 2009).

### **3.3 Valores de biomasa para la coleopterofauna presente en el área de estudio.**

Los mayores valores de biomasa fueron obtenidos por la familia Melyridae, en específico por el género *Astylus*, con una talla media de 9,8 mm, seguido de las familias Carabidae, Curculionidae y Staphylinidae, con valores de talla media de 5,1 mm, 3,4 mm y 2,9 mm,

respectivamente. De acuerdo a Stork y Blackburn (1993) y de forma similar a los estudios de Rodríguez-Barrios y coautores (2007); y Suárez-Villasmil y colaboradores (2012), las familias con mayores valores de biomasa fueron aquellas que tenían morfotipos con mayores tallas, particularidad que aplica especialmente a la familia Melyridae, que presenta valores tanto de abundancia como de talla más equitativos.

En contraste, familias como Curculionidae pese a ser las más abundantes, no presentan valores de biomasa tan elevados, debido a que no poseen morfoespecies con tallas relativamente grandes. Staphylinidae, que gracias a géneros como *Taenodema* con una talla media de 15,8 mm; o Carabidae, con el género *Dercylus* y una talla media de 11,2 mm, logran ubicarse entre los que mayor biomasa aportan. Este fenómeno coincide con lo propuesto por Morin (2003), quien postula que en los ecosistemas los organismos más pequeños suelen ser los más abundantes y tienden a tener hábitos fitófagos (Curculionidae y Chrysomelidae) formando la base de las cadenas tróficas, mientras que los organismos con hábitos carnívoros (Staphylinidae y Carabidae) suelen compensar su falta de abundancia con tallas más grandes. Los valores totales de biomasa para la coleopterofauna, son mayores para el bosque fragmentado (BF), posiblemente debido a las restricciones de tamaño que presentan los artrópodos a mayores altitudes (Somme, 1982), de igual forma la biomasa total es ligeramente mayor en el páramo medio (PM) que en el subpáramo (ET), probablemente consecuencia de un menor número de individuos y a la mayor cantidad de morfoespecies raras o con baja abundancia en la zona transicional, que impide que muchas de ellas sean tenidas en cuenta en los cálculos de biomasa (Stork y Blackburn, 1993). Es importante evaluar los cambios en biomasa aportada en bosques altoandinos altamente conservados para grupos de gran talla y poco abundantes en este estudio como Scarabaeidae, conocidos por su alta sensibilidad a los cambios ambientales (Nichols *et al.*, 2008; Nichols y Gardner, 2011; Bernardes *et al.* 2018), puesto que si el bajo número de individuos responde a diferencias en la calidad de las coberturas vegetales, las implicaciones a nivel ecosistémico pueden tener gran importancia en estudios de conservación; además, se ha demostrado que la fragmentación del bosque afecta principalmente a aquellos especialistas forestales de tamaño grande a mediano (Fujita, *et al.*, 2008), lo que en consecuencia puede llevar a una gran pérdida de biomasa.

La biomasa ha sido una medida utilizada en ecología desde hace varias décadas (Sheldon *et al.*, 1972; Kerr, 1974 y Jenkinson *et al.*, 1976), aportando información principalmente sobre el comportamiento en las comunidades en los ecosistemas en torno a sus relaciones de talla-tamaño (Damunth, 1981, 1987, 1991; Peters, 1983), las relaciones tróficas (Stork y Blackburn, 1993) y recientemente para la postulación de gremios ecológicos (Pompeo *et al.*, 2017). Con respecto a la biomasa seca en mg, esta medida ha sido ampliamente utilizada en estudios ecológicos de diversidad de artropofauna y entomofauna en el neotrópico en las últimas décadas, destacando los estudios de Sanches-N y Amat-García (2005); Rodríguez-Barrios *et al.* (2007); Suárez-Villasmil *et al.* (2012); García-de-Jesús *et al.* (2016). En este estudio la biomasa proporciona una imagen más amplia y precisa de la comunidad y de los procesos que impulsan la estructura y el cambio de los ensamblajes, aportando información comparable a la dada por la riqueza y abundancia de las especies (Saint-Germain *et al.*, 2007; Cultid *et al.*,

2012). Estos resultados difieren con los obtenidos por Sanches-N y Amat-García (2005), donde los cálculos de biomasa se utilizaron como una variable para determinar los grupos tróficos de la artrópoda de cuatro coberturas vegetales, encontrando que los artrópodos de hábitos fitófagos, saprófagos, nectarívoros y polinívoros tenían mayores valores de biomasa que los artrópodos de hábitos carnívoros y parasitoides. Las diferencias encontradas en este estudio donde los grupos con hábitos carnívoros obtuvieron mayores valores de biomasa que aquellos con preferencia fitófaga, podría explicarse en términos de las diferencias tanto altitudinales como geográficas de ambas zonas de estudio en las coberturas vegetales evaluadas (Lawton 1983; Ferguson, 2001; Sanches-N y Amat-García, 2005), e incluso el grado de intervención de la zona (García-de-Jesús *et al.*, 2016), dado que todos estos factores determinan la variación en las proporciones de abundancia, riqueza, pero sobretodo de biomasa en los grupos tróficos.

### **3.4 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para las familias de escarabajos con mayor representatividad en el área de estudio.**

Dado que no todos los grupos y especies responden de igual forma a los cambios ambientales, incluyendo los cambios producidos por alteraciones antrópicas, los diferentes análisis de diversidad previamente utilizados fueron replicados para las 4 familias más abundantes en este estudio; las cuales fueron Curculionidae, Chrysomelidae, Carabidae y Staphylinidae (Tabla 2; Figura 9).

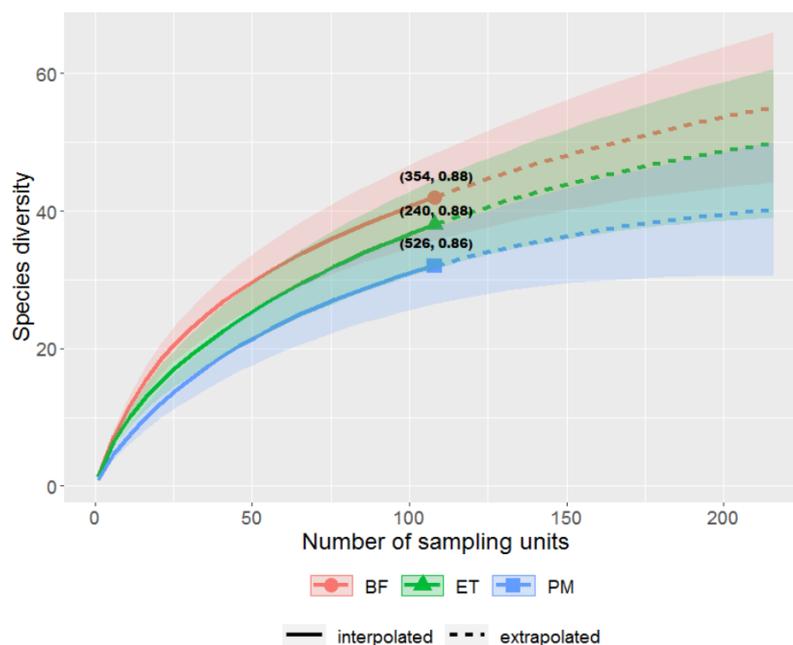
#### **3.4.1 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para los escarabajos fitófagos (Clado Phytophaga) presentes en el área de estudio.**

El clado Phytophaga, en este estudio está representado únicamente por las familias Curculionidae y Chrysomelidae, con un total de 1120 individuos y 53 morfotipos/morfoespecies. Este grupo contiene aproximadamente 120000 especies, casi un tercio de la diversidad total de Coleoptera (McKenna *et al.*, 2019). Este éxito se debe precisamente a su especialización a la herbivoría, que junto con la hiperdiversificación de las angiospermas y la relación estrecha con microorganismos simbiotes, fue la causa de la radiación adaptativa del linaje, y en consecuencia, propició la conquista de muchos ecosistemas en todo el mundo, incluyendo a la alta montaña neotropical (Farrell, 1998; Vanin e Ide, 2002; McKenna *et al.*, 2009; McKenna *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2018; McKenna *et al.*, 2019). La familia Chrysomelidae presentó un total de 21 morfotipos, en 3 subfamilias; Galerucinae (13), Eumolpinae (4) y Cryptocephalinae (4). Curculionidae, en cambio, obtuvo un total de 32 morfoespecies, de los cuales 15 pertenecen a Scolytinae. Esta subfamilia, además, acumuló un total de 250 individuos colectados, alcanzando los valores obtenidos por las familias más representativas; si bien, esto puede ser producto de un sesgo metodológico debido a su natural atracción por compuestos alcohólicos presentes en las trampas de caída (Roling y Kearby, 1975; Montgomery y Wargo, 1983; Santos-Alves-Bastos *et al.*, 2018; Gusmao *et al.*, 2020), otros estudios de artrópoda realizados en la alta montaña con el uso de este método no han reportado resultados similares. Por otro lado, no se abandona la posibilidad de que el número

de morfoespecies sea menor con una identificación completa de las especies debido a dimorfismo sexual no detectado, aspecto que es muy común en la mayoría de las especies (Wood *et al.*, 1992).

*Phyllotrox* sp1 (68), Galerucinae M11 (59), y Galerucinae M7 (43) fueron las morfoespecies más abundantes en la zona de Bosque Altoandino Fragmentado (BF); *Corthylus* sp1 (72), Galerucinae M2 (36) y *Phyllotrox* sp1 (30) lo fueron en el ecotono (ET); y, *Phyllotrox* sp1 (407), *Corthylus* sp1 (25) y Galerucinae M8 (13) para el páramo medio (PM). Las curvas de rango abundancia muestran un comportamiento similar a los resultados encontrados para todo Coleoptera, nuevamente resaltan las enormes diferencias de abundancia de *Phyllotrox* sp1, debido a su alta dominancia en PM. Son ligeramente más evidentes las diferencias de equitatividad entre las zonas, aumentando la dominancia a medida que se avanza altitudinalmente entre coberturas.

Se encontraron valores de cobertura de muestreo entre el 86-88%, con un total de 68 especies estimadas para 42 observadas en BF, 57 estimadas de 37 observadas para ET y 44 estimadas para 32 observadas en PM, indicando una buena representatividad del muestreo para este grupo. Se refleja una tendencia similar a los resultados encontrados a nivel general para la Coleopterofauna. El alto número de morfotipos/morfoespecies encontradas (53) y los valores de riqueza por cobertura, se correlacionan con el hecho de que la región de los Andes tropicales es considerada un hotspot de biodiversidad vegetal, que a su vez propicia la existencia de una gran diversidad de coleópteros fitófagos estrechamente asociados a las plantas presentes (Thormann, 2015).



**Figura 12.** Curva de acumulación de especies interpolada y extrapolada de Phytophaga para las tres coberturas vegetales establecidas. BF: Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado, ET: Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo, PM: Frailejonal-Pajonal - Páramo medio.

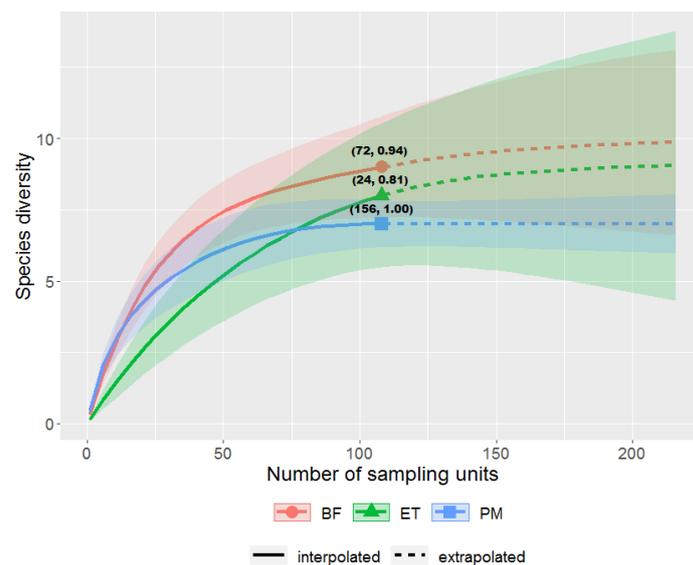
Los valores de diversidad  $q=1$  muestran nuevamente que la diversidad disminuye a medida que la cobertura vegetal cambia en el gradiente altitudinal. El bosque altoandino fragmentado (BF) es un 18% más diversa que el ecotono (ET), mientras que en este caso es mucho más evidente la baja diversidad de Páramo medio (PM), siendo un 80% menos diversa que BF. Los valores de diversidad  $q=2$  reflejan una tendencia similar con BF siendo un 30% y un 84% más diversa que ET y PM, respectivamente. Los valores extrapolados no muestran mayores diferencias en los resultados de la muestra de referencia. Se reitera que la amplia disminución en la diversidad en PM en comparación a las otras dos zonas, es en respuesta a valores muy altos de dominancia de especies como *Phyllotrox* sp1.

### **3.4.2 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para los escarabajos carábidos (Familia Carabidae) presentes en el área de estudio.**

De forma general, se encontraron dos subfamilias; Psydrinae, con 179 individuos (65,8%) repartidos en cinco morfoespecies de dos géneros, y Harpalinae, con 73 individuos (34,2%) en cinco morfoespecies repartidas en cuatro géneros; para un total de 252 individuos distribuidos en 10 morfoespecies. A pesar de sus valores de riqueza, Carabidae fue la tercera familia más abundante en este estudio. Los valores de abundancia en Bosque altoandino fragmentado (BF) se debieron a las morfoespecies *Bembidion* sp3 con 19 individuos, *Pelmatellus* sp1 con 16 y *Trechisibus* sp1 con 12; en Subpáramo o ecotono (ET), la abundancia fue baja en general para todas las morfoespecies, no superando los 7 individuos, posiblemente por la alta competencia con otros depredadores de hábitos edáficos, incluyendo los estafilínidos (Sissa-Dueñas y Navarrete-Heredia, 2016; Grimbacher *et al*, 2018); y para el páramo medio (PM) *Bembidion* sp3 y *Dercylus* sp1 fueron las especies más abundantes. Las curvas de rango-abundancia siguen una tendencia similar a los resultados previos para toda la coleopterofauna, mostrando una dominancia mucho mayor en PM. *Bembidion* sp3 fue dominante en BF y PM; este género ha sido reportado previamente con un amplio rango de distribución altitudinal y es bien conocido por ser uno de los más representativos de Carabidae en los ecosistemas de la alta montaña neotropical (Martínez y Ball, 2003; Moret, 2005; Martínez, 2005), de hecho, aportó el 6,6% a la abundancia total del estudio y un 46% del total de los individuos para esta familia. Los géneros *Dercylus*, *Pelmatellus* y *Trechisibus* también han sido asociados a ecosistemas y hábitats boscosos a grandes altitudes a lo largo de la Cordillera de los Andes (Etoni y Mateu, 1998; Martínez, 2005; Moret, 2005; Allegro *et al.*, 2008; Castro y De los Ángeles, 2013; Castro *et al.*, 2017).

Los valores de cobertura de muestreo son considerablemente altos; BF cuenta con una cobertura de muestreo del 94%, con un total de nueve especies encontradas de diez esperadas, en ET se encuentra un valor de SC del 81%, con ocho especies encontradas de nueve esperadas, por último, para PM, el valor de SC fue del 100%, con siete especies encontradas de siete esperadas. Cabe mencionar que las estimaciones poseen un margen de error inversamente proporcional al número de datos, es decir, entre menor sea el número de datos, mayores serán

los intervalos de confianza (Colwell *et al.*, 2012; Chao *et al.*, 2014a), sin embargo, las aproximaciones son significativas teniendo en cuenta que el propósito de estos análisis por familia es rastrear algún patrón diferente a los evidenciados para toda la coleopterofauna; de igual forma un aumento de la intensidad del muestreo, aunque puede favorecer que se encuentren nuevas especies, aumentar la representatividad de las especies raras y dilucidar nuevas relaciones presentes, en general sólo provocaría una exacerbación de las tendencias presentes en los datos encontrados (Macedo *et al.*, 2017), por lo que se considera que los patrones de diversidad encontrados son significativos y aportan al objetivo de los análisis



**Figura 13.** Curva de acumulación de especies interpolada y extrapolada de Carabidae para las tres coberturas vegetales establecidas. BF: Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado, ET: Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo, PM: Frailejonal-Pajonal - Páramo medio.

Los análisis de diversidad mediante los números de Hill muestran que si bien la zona de Bosque altoandino fragmentado (BF) y el ecotono (ET) no presentan grandes diferencias, BF es ligeramente más diverso para la muestra de referencia, mientras que Páramo medio (PM) es aproximadamente un 50% menos diverso que las otras dos zonas, las razones de esto han sido explicadas anteriormente y en otras investigaciones (Haas y Beutel, 2001; Martínez y Ball, 2003; Pohl *et al.*, 2007), y están relacionadas con el incremento del gradiente altitudinal y de la dominancia. Para los valores extrapolados la tendencia cambia levemente, siendo ET un 15% y un 9% más diverso que BF según los valores  $q=1$  y  $q=2$ , respectivamente, mostrando una leve tendencia a aumentar la diversidad en la zona ecotonal. Este cambio en las estimaciones, es probablemente producto del incremento de los intervalos de confianza debido a la reducción en el número de datos (individuos) en esta zona (Colwell *et al.*, 2012). Interpretaciones más profundas requieren comparaciones con ecosistemas no intervenidos desde la franja del bosque altoandino.

### **3.4.3 Patrones de abundancia, diversidad y biomasa para los escarabajos estafilínidos (Familia Staphylinidae) presentes en el área de estudio.**

Staphylinidae fue la segunda familia con mayor riqueza por debajo de Curculionidae, con 24 morfoespecies y una abundancia de 245 individuos. Las curvas de rango-abundancia muestran como *Aleochara sp 1* se mantiene dominante en las tres coberturas vegetales, con abundancias de 27 y 55 individuos para Bosque altoandino fragmentado (BF) y Ecotono (ET), respectivamente, siendo únicamente superada por otras tres especies en el páramo. *Heterothrops sp 1* domina igualmente en las tres zonas por detrás de *Aleochara sp 1*, superando en abundancia a esta última en el páramo, con abundancias de 25, 30 y 10 individuos, para cada zona respectivamente. Los valores de cobertura de muestreo (SC) fueron del 90%, 86% y 71% respectivamente para cada zona, indicando una buena eficiencia de muestreo para esta familia.

En cuanto a los valores  $q=1$  y  $q=2$ , en términos generales se evidencia una alta diversidad en PM, contradiciendo a lo encontrado en los anteriores grupos; mientras que ET es la zona con menor diversidad, consecuencia de una alta dominancia, en este caso provocada por las morfoespecies *Aleochara sp1* y *Heterothrops sp 1* que representan el 71% de la abundancia total de la zona.

### **3.5 Relación de la coleopterofauna presente con las tres coberturas vegetales evaluadas en el área de estudio.**

Inicialmente, en el muestreo vegetal realizado, se registraron un total de 34 plantas ubicadas dentro de 33 géneros y 17 familias, de las cuales 24 fueron determinadas a nivel de especie y 10 determinadas sólo hasta género (Anexo 1). Las familias Asteraceae (7 especies), Ericaceae (4 especies), Fabaceae (3 especies) junto con Poaceae (3 especies) fueron las familias con mayor número de especies registradas. Para la franja altoandina, Rangel-Ch y colaboradores (2008) determinan que las familias Asteraceae, Orchidaceae, Melastomataceae y Ericaceae poseen la mayor riqueza, concordando parcialmente con lo encontrado en este estudio.

La riqueza vegetal encontrada en cada zona difiere significativamente, con 14 especies en el bosque altoandino fragmentado (BF), 18 especies en subpáramo-ecotono (ET) y 20 especies en el páramo medio (PM). La menor riqueza en BF es consecuencia del incremento en extensión de la matriz antropogénica, que reduce la diversidad del bosque altoandino a los parches de vegetación resultantes, sumado al aumento de pastos ganaderos, suelo utilizado con fines económicos y la cobertura altamente invasiva de *Ulex europaeus*, que provoca en consecuencia una reducción y homogeneización de la vegetación original.

Los resultados concuerdan con lo propuesto por Cuatrecasas (1968); Malagón y Pulido (2000); y Barbosa (2013), evidenciando una alta riqueza y heterogeneidad vegetal en la zona ecotonal y un recambio conforme se asciende en el gradiente de elevación, en el cual, las plantas leñosas se mantienen en las zonas más bajas dado que tienen una capacidad menor de colonización, mientras que las rosetas, gramíneas y plantas herbáceas aumentan su abundancia y dominancia en cuanto más alto se asciende en el gradiente (Llambi, 2015), sin embargo, cabe aclarar que al no utilizarse una metodología específica para el muestreo de la vegetación y al no tener en

cuenta su abundancia, los resultados presentados deberán considerarse como una aproximación en cuanto al comportamiento vegetal en las zonas.

La similaridad biótica es un concepto directamente ligado a la diversidad beta, es decir, al grado de recambio en la composición de especies entre un conjunto de sitios (Magurran, 2004; Gotelli & Chao, 2013). Los análisis de similaridad según la composición de especies de escarabajos (Bray-Curtis) y según la presencia de especies vegetales (Sorensen-Dice), muestran tendencias semejantes, en cuanto a que en ambos métodos la agrupación BF-ET se mantuvo, siendo mayor la similaridad dada por el índice de Sorensen-Dice, lo que expresa que las especies vegetales en estas dos coberturas poseen un menor grado de recambio que las especies de escarabajos. Por el contrario, este recambio es mayor para la vegetación en PM, con valores similares para Coleoptera.

De igual forma, los valores dados por la vegetación muestran una baja similaridad entre las coberturas BF-PM debido a la distancia geográfica presente entre ellas (Nekola y White, 1999; Barnes y Archer, 2009), mientras que los valores basados en las especies de escarabajos revelan una similaridad no muy diferente entre zonas, tanto distantes como adyacentes, e incluso la relación BF-PM es ligeramente mayor que ET-PM; esto es debido evidentemente a la capacidad de dispersión y movilidad de los escarabajos (González-Ramírez *et al.*, 2017), produciendo dinámicas de distribución y recambio más complejas en zonas de gradiente. Estas dinámicas y su relación con los análisis multivariados serán exploradas más adelante con mayor profundidad.

En términos generales, tanto el análisis a partir de la composición vegetal, como con base en la coleopterofauna, determinan que la similaridad es baja entre las zonas evaluadas, por lo que a altitudes del páramo alto o superpáramo, donde las condiciones ambientales cambian más drásticamente, las diferencias en composición de especies pueden ser aún mayores (Moret, 2009). Estas diferencias en la similaridad dependen de la configuración del ambiente, a mayor número de barreras, ya sean geográficas o fisiológicas, más decrece la similaridad, a diferencia de un sitio topográficamente abierto y homogéneo (Nekola y White, 1999; Soininen *et al.*, 2007; Gonzalez-Ramírez *et al.*, 2017).

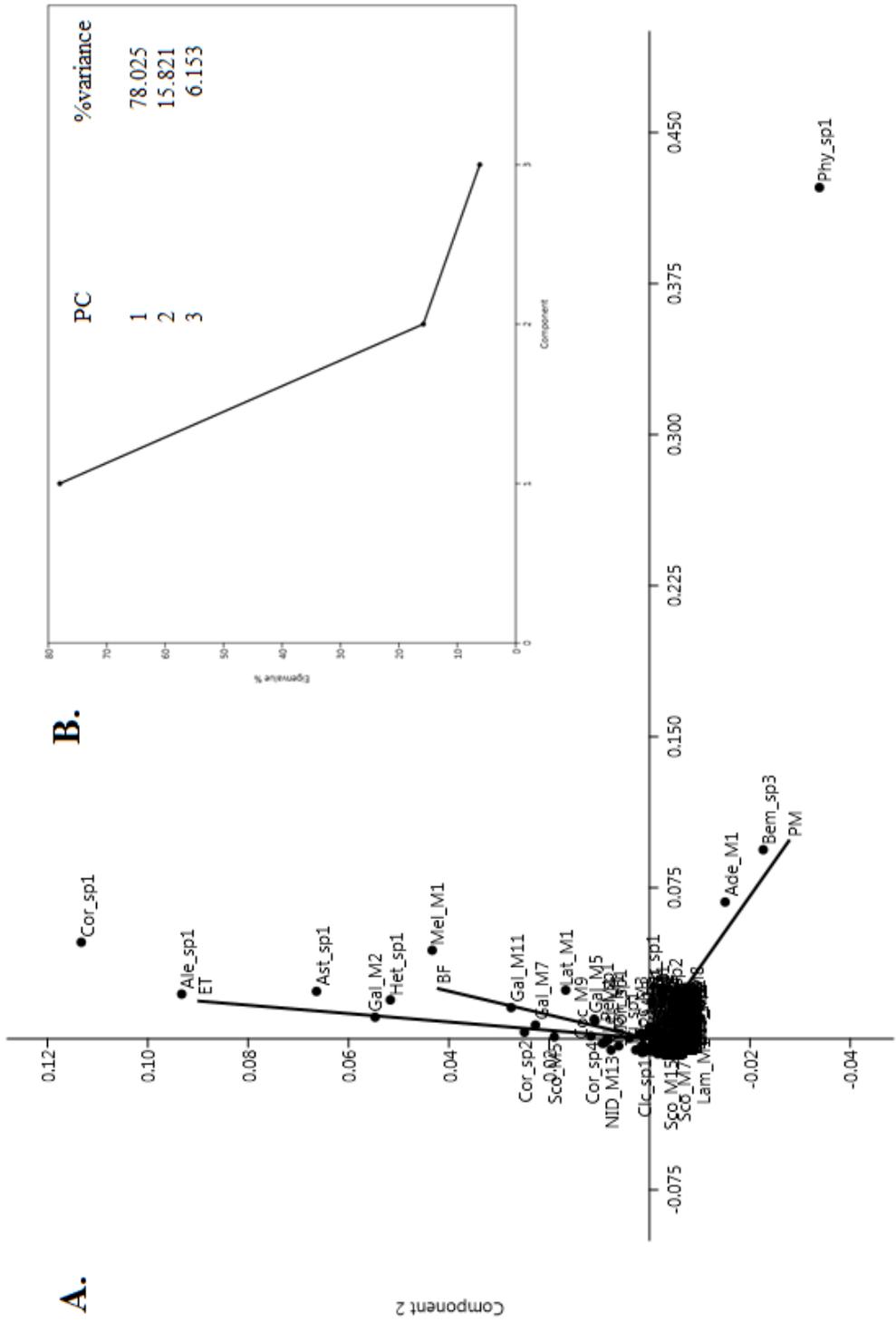
**Tabla 3.** Distancias de similaridad de especies de escarabajos y de plantas, para las tres coberturas vegetales en el área de estudio (Vereda “El Destino”).

Análisis similaridad	BF-ET	ET-PM	BF-PM
Bray-Curtis (Escarabajos)	0,4536	0,3179	0,3447
Sorensen-Dice (Plantas)	0,6666	0,3529	0,1290

Aunque ambos análisis de similaridad siguen una tendencia semejante, su correlación no está fuertemente apoyada de forma estadística ( $r= 0.83$ ,  $P= 0.33$ ), por lo que las disimilitudes en la

composición de las especies vegetales no explican por sí solas las disimilitudes en composición de las especies de escarabajos como se ha visto en otros estudios (Leal *et al.*, 2015). Si bien el valor de  $r$  muestra correlación, la significancia ( $P$ ) no es confiable en términos estadísticos, por lo que la distribución y recambio de especies de escarabajos debe responder también a otro tipo de variables ambientales (Leal *et al.*, 2015) o incluso, a los comportamientos ecológicos propios de las diferentes especies de coleópteros en el ensamblaje (Wardhaugh, 2014; Leal *et al.*, 2016). Aún así se debe resaltar que el recambio de la vegetación configura en mayor o menor medida la composición de especies de insectos en los ecosistemas, ya que influye en factores como la temperatura, humedad, luminosidad, incidencia de sombra, volumen de hojarasca, la disponibilidad de materia orgánica y posibles microhábitats (Halffter y Favila, 1993; Chown, 2001; Giffard *et al.*, 2012; Vojtech *et al.*, 2012; Sousa-Souto *et al.*, 2014; Lima *et al.*, 2015; González *et al.*, 2017; 2019; Grimbacher *et al.*, 2018; Garzia *et al.*, 2018; Barretto *et al.*, 2019; Bernardes *et al.*, 2020). Es necesario realizar una comparación más robusta de estas variables, aplicando datos de abundancia y un muestreo estandarizado para la vegetación, comparable al establecido para la coleopterofauna.

En el análisis de componentes principales (Figura 37A), se evidencia una densa nube de especies entre los ejes de las zonas, reflejando una distribución dispersa de las diferentes especies de escarabajos en las tres coberturas vegetales, consecuencia de la capacidad de muchas de ellas para desplazarse o movilizarse entre zonas dada la cercanía geográfica, y a pesar de las diferencias evidentes de la composición vegetal. Se obtuvieron un total de tres componentes; el primero explica el 78% de la variabilidad de los datos, mientras que el segundo y tercero, explican un 15% y 7%, respectivamente (Figura 37B), por lo que el modelo sugiere una buena aproximación e indica que las variables están muy correlacionadas y se conservan bien en el espacio reducido bidimensional (Palacio *et al.*, 2020). Unas cuantas especies se asocian a un vector en particular, principalmente aquellas que presentan una abundancia alta en una determinada cobertura, como *Phyllotrox* sp1, *Bembidion* sp3 y AderidaeM1 en la zona de páramo medio (PM), *Corthylus* sp1, *Aleochara* sp1 y Galerucinae M2 para la zona de ecotono (ET) y *Astylus* sp1 y Galerucinae M11 para el bosque altoandino fragmentado (BF). Es evidente además la cercanía entre los ejes descriptores de las zonas ET y BF, que coinciden en parte con los valores de similaridad presentados anteriormente; mientras que PM se diferencia más ampliamente con las otras dos zonas, influyendo de forma totalmente diferente en la distribución de algunas especies.



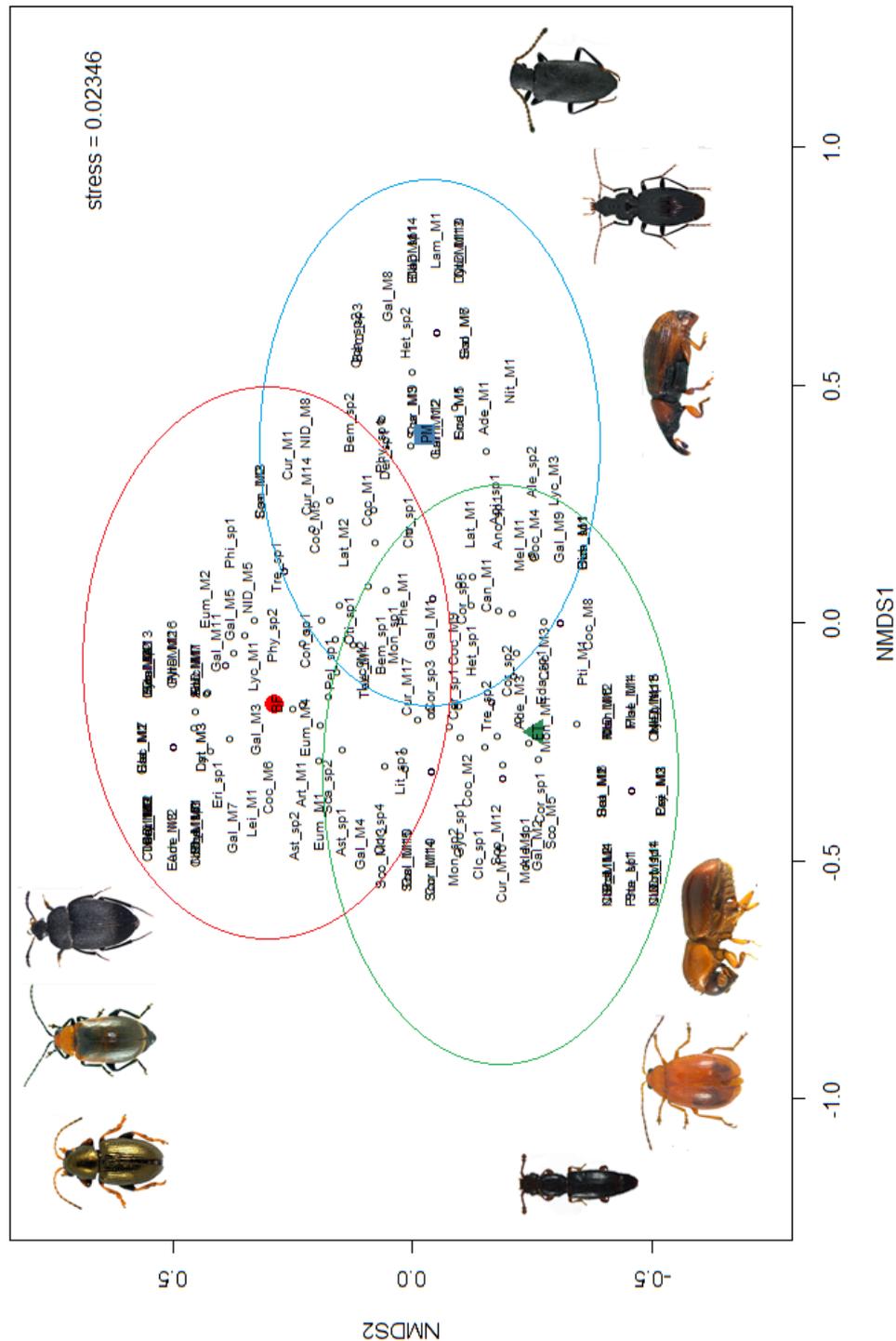
Component 1

**Figura 14. A.** Análisis de Componentes principales (PCA) para las morfoespecies/morfotipos de escarabajos presentes en las coberturas evaluadas en el área de estudio (Vereda “El Destino”). **B.** Valores de varianza explicados por los componentes principales. Los nombres de los morfotipos/morfoespecies fueron abreviados a las tres primeras letras y al número correspondiente. BF: Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado, ET: Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo, PM: Frailejonal-Pajonal - Páramo medio.

Sin embargo, algunas de las relaciones especies-sitios presentados en el análisis, contradicen los datos de abundancia hallados previamente. Por ejemplo, Melyridae M1 se muestra como un morfotipo más estrechamente asociado con el complejo BF-ET, no obstante, el número de individuos encontrado en PM supera con creces la abundancia en BF. Esto es producido por la distancia de los descriptores en la ordenación, la cual ocasiona que algunos grupos se muestran más relacionados a una cobertura por la cercanía de los ejes, que por su relación natural, mostrando parte del sesgo producido por el fundamento de este análisis. Esto es debido a que las distancias Euclidianas son más sensibles a las especies más abundantes y sufren del sesgo de los dobles ceros, produciendo estimaciones inadecuadas de las distancias entre sitios de muestreos (Legendre y Legendre, 1998).

En términos ecológicos, el efecto de las especies dominantes se ve incrementado de sobremanera en la ordenación, ya que se asume que estas son más informativas que las especies raras; mientras que el sesgo de las dobles ausencias es explicado siguiendo la premisa de que las presencias compartidas son señal de que una especie en particular se encuentra en dos zonas porque ambas comparten características ecológicas dentro de su valor óptimo de requerimientos, lo que las hace más similares; por el contrario, si una especie está ausente en dos sitios, puede deberse a que los dos lugares pueden estar tanto por encima, como por debajo de su valor de nicho óptimo, y por ende no demuestra una similaridad, produciendo que los análisis que no excluyen estos valores sean una ordenación poco aproximada a la realidad (Legendre y Legendre, 1998). Sin embargo, como se planteó metodológicamente, el PCA es usado como análisis exploratorio y proporciona la cantidad de variación explicada por las variables evaluadas (Coberturas vegetales), además, brinda una evidencia empírica sobre el uso de métodos más adecuados para este tipo de datos, como el NMDS.

El escalamiento multidimensional no métrico muestra una distribución segregada de las especies a lo largo de las tres coberturas (Figura 15), apareciendo algunas ordenadas en relación a una única cobertura, mientras que otras se relacionan con dos o con las tres coberturas en mayor o menor medida, lo que implica dinámicas complejas de recambio y distribución, más típicas de zonas interconectadas en gradiente. Así mismo, no es posible evidenciar alguna agrupación particular entre las zonas, resultado coherente con lo obtenido en el análisis de similaridad, expresando que las coberturas difieren claramente entre sí a partir de su coleopterofauna.



**Figura 15.** Escalamiento multidimensional no métrico para las especies de coleópteros presentes en el área de estudio (Vereda “El Destino”) y su relación con las coberturas evaluadas. Los nombres de los morfotipos/morfoespecies fueron abreviados a las tres primeras letras y su número correspondiente. Se indican las zonas con un color característico y tres de sus morfotipos/morfoespecies más representativos. BF (Rojo): Mosaico de bosque y matriz de intervención - Bosque altoandino fragmentado (de izquierda a derecha, GalerucinaeM5, GalerucinaeM7 y LeiodidaeM1); ET (Verde): Vegetación mixta de ecotono - Páramo bajo o subpáramo (de izquierda a derecha, MonotomidaeM1, GalerucinaeM2 y Corthylus sp5); PM (Azul): Frailejonal-Pajonal - Páramo medio (Phyllotrox sp1, Dercylus sp1 y AderidaeM1).

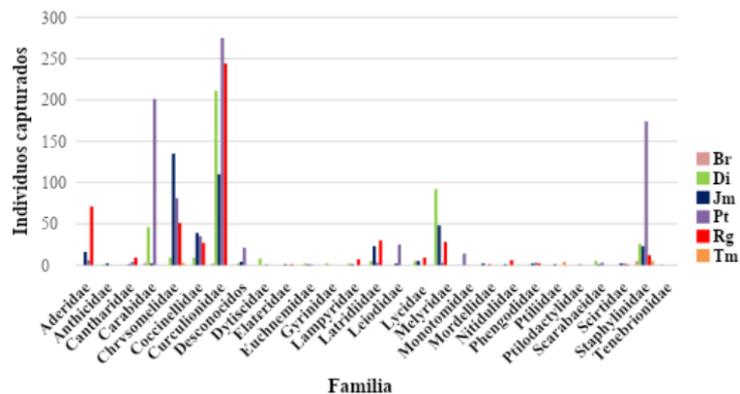
El valor de stress por debajo de 0,05 es señal de un buen ajuste, ya que a menor valor, menor es la distorsión de los datos representados en el espacio reducido, lo que significa que las morfoespecies y sus distancias de ordenación se ajustan bien al modelo, y reflejan adecuadamente las distancias del espacio multidimensional original (Sneath y Sokal, 1973; Clarke, 1993; Palacio *et al.*, 2020). En contraste a lo encontrado en el PCA, el NMDS presenta la ventaja de poder utilizar coeficientes de distancias más coherentes para estudios biológicos, como el índice de Bray-Curtis, la cual es una medida más intuitiva y que refleja propiedades ecológicas más aproximadas a la realidad de los ecosistemas, ya que proporciona el mismo valor a las especies raras y comunes, además de excluir las dobles ausencias (Legendre y Legendre, 1998; Palacio *et al.*, 2020).

Sin embargo, un problema común de los multivariados aplicados a análisis de asociación especies-sitios, es que debido al gran número de especies, la reducción de la dimensionalidad de los datos produce un enjambre desestructurado de especies alrededor del sistema de ejes, dificultando las interpretaciones (Legendre y Legendre, 1998).

### **3.6 Aspectos biológicos y ecológicos de la coleopterofauna presente en el área de estudio.**

Los aspectos biológicos y ecológicos evidenciados mediante observación y métodos de recolecta, son expuestos a continuación y complementados con información bibliográfica de los diferentes grupos, particularmente aquellos determinados y corroborados a nivel de género.

Primero, en cuanto a la relación familias-método de captura, Pitfall aporta significativamente a las familias Staphylinidae y Carabidae con más del 70% de los individuos capturados, debido a que son los principales representantes de la coleopterofauna edáfica en el ecosistema (Newton y Peck, 1975; Navarrete- Heredia *et al.*, 2002; Seldon y Beggs, 2010); resalta también la familia Melyridae con aproximadamente un 50% de los individuos aportados mediante el método directo y un 25% mediante jameo. En Aderidae la predominancia es dada por individuos capturados mediante red de golpeo, mientras que para Chrysomelidae las capturas se dieron principalmente mediante Jameo con casi la mitad de los individuos, seguido de Pitfall y Red de Golpeo. Sorprendentemente para Curculionidae, Pitfall fue el método que más individuos aportó, con aproximadamente un 33% de la abundancia total, seguido de Red de golpeo y Jameo, con cerca del 30% y 24%, respectivamente (Figura 16).



**Figura 16.** Frecuencia de individuos en los diferentes métodos de muestreo empleados en el área de estudio (Vereda “El Destino”).

Este gran aporte de individuos mediante pitfall para familias consideradas en su mayoría habitantes de dosel o cobertura vegetal como Curculionidae y Chrysomelidae, se debe principalmente a dos razones; primero, en ambas familias las larvas son en su mayoría rizofagas o se alimentan de semillas y frutos, por lo que los adultos pueden ocasionalmente encontrarse en el suelo al momento de la oviposición o reproducción; e incluso, parte de los géneros encontrados en Curculionidae son habitantes de hojarasca o se alimentan de frutos y semillas en su estado adulto (Anderson, 2002; Jolivet y Hawkeswood, 1995; Daly *et al.*, 1998; Jones *et al.*, 2008); y segundo, en Curculionidae, los principales representantes capturados mediante Pitfall son las especies pertenecientes a la subfamilia Scolytinae, que conformaron el 87,6% del total de individuos capturados bajo este método, esto puede deberse a que a pesar de que son habitantes estrictos de la corteza (Wood, 2007), estos individuos se ven atraídos en gran medida por sustancias volátiles como el alcohol etílico, por lo que es ampliamente usado como atrayente en Scolytinae, e incluso, la concentración de etanol puede influir en las especies encontradas en ambientes naturales (Moeck, 1970; Montgomery y Wargo, 1993; Flechtmann y Gaspareto, 1997; Miller y Rabaglia, 2009; Santos-Alves-Bastos *et al.*, 2018; Gusmao *et al.*, 2020).

La proporción de individuos colectados varió significativamente durante ambas mitades del año. Las familias Dytiscidae (9), Elateridae (2); Euchnemidae (4), Gyrinidae (2), Noteridae (5), Ptiliidae (5), Ptilodactylidae (1), Tenebrionidae (1) son casi exclusivas de la primera mitad del año, incluyendo grupos particulares como *Stenus*, Bruchinae, Cryptocephalinae y *Astylus* sp1. Por el contrario grupos como Lampyridae (10), 9 morfotipos no identificados, 3 morfotipos de Coccinellidae, 7 morfotipos de Curculionidae, 5 morfotipos de Scarabaeidae y Melyridae M1 son encontrados sólo en la segunda mitad. Esta incidencia asincrónica de géneros y especies a lo largo del año es común en insectos holometábolos como los escarabajos, puesto que no solo evitan la competencia entre individuos de la misma especie al diferenciarse ecológicamente entre larvas y adultos, sino que evitan la competencia interespecífica al repartir los recursos temporalmente; y se ha demostrado que está determinada la mayoría de veces por la fenología

de sus plantas hospederas e indirectamente por las temporadas de precipitación (Hernández y Caballero, 2016).

Dado que en este estudio solo se evaluaron individuos adultos, es común encontrar algunas especies restringidas a una única temporada, debido a que probablemente durante la otra se encuentran representados por su fase larval. Por otro lado, algunas especies se ven influenciadas por la fenofase de la vegetación, principalmente polinívoros o nectarívoros o aquellas especies que depredan de forma especializada a otras pertenecientes a estos grupos tróficos (Hernández y Caballero, 2016).

En el caso de Melyridae, *Astylus sp1* es encontrado durante la primera mitad del año (solo 1 individuo durante la segunda mitad), mientras que Melyridae M1 solo es encontrado durante la segunda mitad, por lo que es necesario evaluar si este comportamiento depende de un factor ambiental en particular o alguna característica ecológica propia de las especies. Además, se presenta una tendencia interesante en torno a estas dos morfoespecies, puesto que *Astylus sp1* se distribuye preferentemente en el Bosque Altoandino Fragmentado (BF), reduciendo su abundancia a medida que aumenta la altitud, mientras que Melyridae M1, por el contrario, muestra preferencia por las otras dos coberturas e incrementa el número de individuos a medida que se avanza altitudinalmente. Ambas morfoespecies son polinívoras y nectarívoras (Human y Nicolson, 2003); principalmente, Melyridae M1 fue varias veces colectado directamente desde flores e inflorescencias. *Astylus sp1* fue en cambio colectado usualmente sobre musgos y suelo, en áreas rocosas, generalmente copulando y en compañía de un gran número de larvas.

El número de individuos colectados en el Páramo Medio (PM) incrementa un 32% durante la segunda mitad del año; mucho más que en las otras zonas y es consecuencia de la fenología de la vegetación dominante de la cobertura vegetal. *Phyllotrox sp1* presenta un aumento del 250% en el número de individuos colectados, siendo el principal causante de este incremento en la zona. Este género ha sido asociado a inflorescencias de *Espeletia grandiflora*, incluso las flores masculinas son utilizadas como sitio de reproducción, oviposición y crecimiento de las larvas (Sturm, 1990; Bonilla, 2005) y en alguna de estas era posible encontrar cantidades que superan fácilmente los 30 individuos por capítulo. La apertura de los capítulos de *E. grandiflora* se ha completado en aproximadamente un 60% de los individuos entre los meses de Septiembre-Octubre, mientras que durante Octubre-Noviembre, casi un 70% de los capítulos se encuentran con sus inflorescencias senescentes, es decir, aptas para la colección de sus capítulos, en los cuales las semillas están maduras y listas para ser dispersadas (Tobón, 2011; Figueroa y Cardenas; 2015).

De igual forma en las hojas de *E. grandiflora*, era común encontrar individuos de la familia Lycidae, Curculionidae, Elateridae, Coccinellidae y Melyridae. Los lícidos por su toxicidad no tienden a esconderse de los depredadores insectívoros y dados los hábitos fitófagos de la mayoría de sus larvas es común encontrarlos en las hojas más verdes y jóvenes (Nascimento, 2013), también se observaron imagos en reposo sobre hojas muertas de *Puya sp.* Los elatéricos se encontraron en el envés de las hojas, conducta que ya había sido reportada en muchas

especies como una forma de evitar la depredación (Zurita-García *et al.*, 2014). En especial, Coccinellidae M4 fue encontrado en tiempos prolongados sobre las hojas de *E. grandiflora* durante la cópula.

Respecto a otros aspectos biológicos particulares; en Phytophaga, uno de los rasgos evidenciados para destacar, es que los diferentes grupos de Chrysomelidae y Curculionidae encontrados en este estudio, poseen adultos que se alimentan típicamente del follaje y flores (con algunas excepciones), mientras que las larvas son en general endófagas, que se alimentan de raíces, bajo la corteza o en el interior de otros tejidos (Anderson, 2002; Jolivet y Hawkeswood, 1995; Daly *et al.*, 1998).

Por su parte, uno de los grupos mejor representados, los escolítinos, son principalmente barrenadores de tejidos vegetales; aunque se distinguen seis patrones básicos de hábitos alimenticios: floefagía, xilomicetofagía, xilofagía, herbifagía y espermatofagía (Schedl, 1958; Wood, 1982; Atkinson, 1982). De los géneros identificados hasta el momento todos cumplen un régimen alimenticio en su mayoría basado en la xilomicetofagía, a excepción de *Chramesus* que es preferentemente floefago (Wood, 1982; Wood, 2007). La xilomicetomagía consiste en la alimentación de hongos ectosimbióticos dentro de las galerías construidas en el xilema. Los adultos suelen colonizar tejidos de hospederos susceptibles, troncos muertos y hasta árboles sanos; en donde construyen sus galerías y cultivan géneros del grupo Ambrosía que descomponen la madera y de los cuales se alimentan (Atkinson, 1982; Wood, 1982; Wood *et al.*, 1992; Wood, 2007). Estos insectos transportan micelio o esporas de hongos y levaduras simbióticas en órganos especializados llamados mycangia (Barras y Perry, 1975; Whitney, 1982; Wood *et al.*, 1992). En un bosque natural de crecimiento primario desempeñan un papel importante en el mantenimiento de una vegetación vigorosa y en la descomposición de la madera muerta (Roling and Kearby, 1974; Wood, 2007; Smith y Hulcr, 2015); y de los géneros presentes (*Corthylus*, *Monarthrum* y *Corthylocurus*), los pocos que pueden llegar a establecerse en vegetación sana como árboles robustos o la base de vegetación arbustiva no llegan a producir la muerte del hospedero (Wood, 2007).

Sin embargo, árboles que crecen en condiciones desfavorables son más susceptibles al ataque de Scolytinae (Wood *et al.*, 1992; Smith y Hulcr, 2015), y para el país se ha reportado que *Corthylus zulmae* produce graves daños a árboles de la especie *Alnus acuminata*, ya que las perforaciones realizadas propician la colonización de hongos fitopatógenos que producen la marchitez y muerte del aliso (Ospina-Penagos, 2015). La cobertura vegetal en el bosque altoandino fragmentado es gravemente afectada por altas tasas de herbivoría y de colonización líquénica; en particular una de las especies más afectadas fue *Alnus* sp., por lo que puede existir una correlación entre la presencia de alguna de las especies de Scolytinae encontradas y el estado de la vegetación.

La diversidad de Scolytinae para el país es alta, con un alto número de especies endémicas (Girón-Duque y Cardona-Duque, 2018) y una amplia diversidad de hospederos en bosques de montaña (Wood, 2007). Esta diversidad y aspectos biológicos han sido poco estudiados en la región, por lo que las preferencias alimenticias específicas pueden llegar a aportar de alguna

manera en los resultados encontrados, considerando además el alto número de morfoespecies encontradas y los comportamientos, hospederos y hábitos variados que estos pueden tener (Wood *et al.*, 1992). Scolytinae es un grupo que merece mayor atención en estudios posteriores, con el fin de dilucidar las interacciones de las especies con cada una de las coberturas, corroborar las hipótesis planteadas y aportar al conocimiento taxonómico del grupo, sus plantas hospederas y su biología en la región; esto requiere examinar directamente el material vegetal infestado y el uso de técnicas especializadas de colecta (Atkinson, 1982).

Aunque Curculionidae fue la familia más abundante; a excepción de *Phyllotrox* sp1. y Scolytinae, las abundancias son bajas para el resto de las morfoespecies. *Apinocis* fue encontrado ocasionalmente en inflorescencias y hojas de *E. grandiflora* y sobre las hojas de diferentes plantas en todas las coberturas; suelen estar asociados principalmente a especies de gramíneas (Anderson, 2002). Los individuos de *Conotrachelus* también fueron encontrados sobre la vegetación en todas las coberturas; la mayoría se alimentan de semillas, frutos y madera en descomposición, o son formadores de agallas en tallos y se les ha atribuido una gran variedad de plantas hospederas (Pinzón-Navarro *et al.*, 2010), además fueron reportados por Sturm (2000) en páramos a 4100m. *Anthonus* fue observado en hojarasca y necromasa de *E. grandiflora* y su captura se dio exclusivamente en trampas de caída; ha sido reportado a altitudes por encima de los 2500m, son ápteros y habitantes obligados de hojarasca (Jones *et al.*, 2008). *Otiorhynchus* cf. fue colectado mediante métodos de dosel y edáficos y tiene un gran número de familias de plantas hospederas en sus aproximadamente 1500 especies descritas, son ápteros y varias especies partenogenéticas; su distribución es paleártica y ha sido introducida ampliamente a nivel mundial (Warner & Negley, 1976; Anderson, 2002).

Estos géneros han sido reportados por diferentes autores como plagas de diferentes grupos de plantas, *Apinocis* en pastos y cañas (Cardona *et al.*, 2003; Ruiz-Montiel *et al.*, 2015); *Conotrachelus* en frutos de aguacate, ciruela y guayaba en altitudes de hasta 4000 m (Boscán y Casáres, 1980; Luna *et al.*, 2017); *Otiorhynchus* en varias especies, principalmente arándanos y fresas, y su importancia como insectos plaga se ha incrementado debido a los cambios ambientales y el incremento del comercio global (Anderson, 2002; Hirsh y Reineke, 2014). Aunque es posible que alguna de estas especies haya ingresado a las coberturas a través de cultivos aledaños asociados, al no tener efectos negativos evidentes sobre la vegetación local, es más probable que pertenezcan a la coleopterofauna nativa de la zona, a excepción de *Otyorhynchus* cf.

En Carabidae, el género *Bembidion* fue uno de los más encontrados bajo rocas y en menor medida en la ribera rocosa del río y *Dercylus* era típicamente observado en la necromasa de frailejones o colchones de musgo. *Bembidion* es común de los ecosistemas altoandinos y la mayoría de sus especies son de hábitos depredadores generalistas (Martínez y Ball, 2003; Moret, 2005; Martínez, 2005), su tamaño pequeño le permite acceder a espacios reducidos como grietas, recovecos y agujeros dentro de los diferentes hábitats, por lo que se le considera uno de los depredadores de alta montaña más común y abundante (Martínez, 2005). En relación a *Dercylus*, las hojas muertas del frailejón ofrecen protección contra fluctuaciones climatológicas extremas, mantienen la humedad y sirven de refugio, lo que a su vez favorece a

depredadores especializados en la persecución edáfica, pues es relativamente sencillo para ellos movilizarse en estas condiciones (Martinez, 2005).

Por otro lado en Staphylinidae, los género más abundantes, *Aleochara sp1* y *Heterothops sp1*, siguen en general los hábitos edáficos típicos de la familia, ya que fueron encontrados en su mayoría mediante trampas de caída o método directo en el suelo de las tres zonas; solo *Aleochara sp1*, fue ocasionalmente capturado sobre la vegetación y en la ribera rocosa del río. Esto muestra que entre estas dos morfoespecies posiblemente haya un marcado repartimiento de las presas, fenómeno ya reportado por Navarrete-Heredia y colaboradores (2002), pues la mayoría de especies pertenecientes al género *Heterothops* suele alimentarse de colémbolos, ácaros y otros artrópodos de tallas pequeñas en el horizonte A del suelo (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002); en contraste, *Aleochara* es uno de los géneros más diversos y abundantes del mundo (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002; Irmeler *et al.*, 2018; Asenjo *et al.*, 2019), posee hábitos necrófilos y se alimentan de larvas de otros insectos (sobre todo dípteros) que se encuentren cerca a la orilla de ríos y ambientes lóticos (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002), por lo que su abundancia en las zonas cercanas al río, estanques de agua y coberturas vegetales más heterogéneas donde abunda más la materia orgánica está justificada.

El género *Taenodema*, fue únicamente recolectado directamente mediante el levantamiento de las rocas, generalmente de a dos o tres individuos bajo la misma roca. Los estafilínidos poseen una relativa facilidad para movilizarse en ambientes edáficos por su movilidad y flexibilidad innatas (Bohac, 1999; Navarrete-Heredia *et al.*, 2002; Irmeler *et al.*, 2018) lo que les permitiría depredar de forma más eficiente en microhabitats de la alta montaña (Sissa-Dueñas y Navarrete-Heredia, 2016).

El uso de métodos de colecta diversos permitió también la captura de individuos con hábitos altamente especializados dentro de Staphylinidae; micofagos como *Scaphisoma*, coprófagos como *Coproporus*, con hábitos semiacuáticos como *Stenus* y hasta mirmecófilos como los Pselaphinae (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002; Irmeler *et al.*, 2018; Asenjo *et al.*, 2019).

Individuos de Latridiidae M2, Corylophidae M1 y *Aleochara sp2* fueron también observados dentro de las inflorescencias de *E. grandiflora* ocasionalmente, este último dado los hábitos depredadores predominantes del género, posiblemente se encontraba alimentándose de alguna otra especie presente (Navarrete *et al.*, 2002; Irmeler *et al.*, 2018). Por otro lado Latridiidae y Corylophidae son en general micófagos (Hinton, 1941; Freude, 1971), pero que pueden estar aprovechando la alta disponibilidad de polen y néctar en las inflorescencias.

Con respecto a las familias de coleópteros con hábitos netamente acuáticos, Dytiscidae y Gyrinidae fueron observadas y colectadas en estanques y charcas de poca profundidad; todas con excepción de Dytiscidae M1 residían en la zona más intervenida, presumiblemente porque los pastizales de la matriz favorecen la formación de cuerpos de agua temporales y a que la mayor parte de su alimentación proviene de larvas de dípteros con alta tolerancia a la contaminación del agua como ya se ha reportado (Macan, 1977; Zaret, 1980; González-Castillo, 2017). Familias con adultos terrestres y estadios larvales acuáticos también fueron

colectados, como Scirtidae y Ptilodactylidae a través de trampas Pitfall y jameo en vegetación riparia.

González-Castillo, (2017) evaluó la entomofauna acuática presente en la Quebrada “Piedra Gorda”, encontrando las familias Elmidae (individuos adultos) y Scirtidae (estadios larvales) como las más abundantes y con géneros presentes tanto en zonas intervenidas como conservadas, además de otras familias en menor abundancia como Psephenidae, Ptilodactylidae y Heteroceridae en estadios larvales. De Psephenidae, se capturó una larva en una trampa de caída, pero sin incidencias de individuos adultos mediante otros métodos. Es ampliamente conocido que el estadio larval en esta familia suele predominar su ciclo de vida y los imagos pueden no ser detectados incluso durante varios años (Laython, 2017; Mosquera-Murillo y Sanchez-Vasquez, 2018). Por último, algunos géneros con hábitos semiacuáticos capturados fueron *Stenus* y *Megalopinus*. Del género *Stenus* solo se capturó un individuo y del género *Megalopinus* tres, a través del método de agitación de follaje, en arbustos riparios, lo que concuerda con los hábitos conocidos para el género (Navarrete *et al.*, 2002; Laython, 2017; Irmiler *et al.*, 2018).

Para finalizar, las condiciones meteorológicas, climáticas y topológicas hostiles de los ecosistemas de alta montaña (Troll, 1968; Barry e Ives, 1974; Brink, 1974; Flohn, 1974; Franz, 1979; Mani y Giddings, 1980; Sarmiento, 1986); han llevado a que los diferentes organismos que los habitan desarrollen diversas adaptaciones, tanto morfológicas y fisiológicas, como comportamentales (Mora-O y Sturm, 1994). A continuación, se mencionan las adaptaciones evidenciadas en los coleópteros encontrados en el presente trabajo.

La reducción del tamaño corporal es una característica común en la mayoría de las familias de insectos presentes a grandes altitudes. En este estudio son pocas las morfoespecies de escarabajos que alcanzan una talla mayor a 10 mm, incluso algunos lograron alcanzar tamaños menores o cercanos a un 1 mm (Corylophidae o Ptiliidae) y en el páramo medio se encuentran las morfoespecies de menor tamaño para las familias Coccinellidae (M3), Staphylinidae (*Heterothops* sp2) y hasta Scarabaeidae (M3 y M5), familia conocida por escarabajos de tamaño considerable. Esta reducción en su talla trae consigo múltiples beneficios, entre lo que destacan el aprovechamiento más eficiente de los microhabitats (Mani, 1968), disminuir la pérdida de agua al disminuir el área de evaporación (Leinaas y Fjellberg, 1985; Somme, 1982; Ottesen y Somme, 1987) y conservar la temperatura corporal (Kevan, 1975).

La melanización térmica hace referencia a la hiperpigmentación cutánea oscura que tienden a presentar los insectos que habitan altitudes elevadas (Mani, 1968; Kettlewell, 1973) y la cual les permite retener de manera más eficiente el calor generado durante el día (Kevan, 1975), lo mismo ocurre con los colores rufinistas (cafés, dorados y amarillos quemados), comunes en curculionidos, chrisomelidos y carabidos de alta montaña (Ottesen, 1980). Observando las fotos de las morfoespecies se percibe inmediatamente que un gran porcentaje de los escarabajos presentan alguno de los tipos de pigmentación anteriormente descritos. La pubescencia, es también considerada una adaptación a este tipo de ecosistemas (Kingsolver, 1983) dado que a

mayor densidad de pelos y setas, mayor aislamiento en altitudes elevadas (Somme, 1989), esta particular adaptación es evidente en géneros como *Astylus* (Melyridae), y varias morfoespecies de Chrysomelidae, Curculionidae y Coccinellidae, sobretodo en aquellas de la zona frailejona.

La reducción o pérdida de alas es uno de los cambios morfológicos más estudiados. Desde las investigaciones de Salt (1954) y Mani en (1968, 1974), se sabe que el porcentaje de insectos ápteros, micrópteros y braquípteros aumenta con la altitud, demostrando incluso que alrededor del 60% de los insectos por encima de los 4000 m tienen alas reducidas y varias especies han perdido la capacidad de volar (Darlington, 1943; Hackman, 1964; Byers, 1969). Con respecto a los coleópteros, los estudios que analizan la reducción alar no son escasos (Forbes, 1922; 1926; Crowson, 1955; Ponomarenko, 1973; Wallace y Fox, 1975; 1980; Kukalová y Lawrence, 1993) y es un rasgo crucial en los territorios montañosos, ya que los insectos voladores fácilmente pueden ser atrapados por el viento y ser llevados a hábitats poco favorable (Somme, 1989). Además, las bajas temperaturas dificultan el desplegamiento de las alas membranosas e incrementan el gasto energético (Hackman, 1964; Byers, 1969).

En este estudio las morfoespecies de Carabidae *Bembidion* sp2 y *Bembidion* sp3 son ápteras, mientras *Bembidion* sp1 es braquíptera, como ya ha sido reportado para esta familia (Lovei y Sunderland, 1996; Park *et al.*, 2013); también fueron encontrados individuos ápteros en curculiónidos como *Anchonus*, mientras que otras morfoespecies requieren una mayor revisión morfológica, que no pudo realizarse debido a limitaciones metodológicas. En otras familias como Ptiliidae, aparecen adaptaciones como el ala flecosa o plumosa con iguales beneficios y consecuencia también del reducido tamaño de los individuos.

El aprovechamiento de la energía calorífica reflejada de las superficies foliares, promovida por la pubescencia blanca y densa presente en gran parte de la vegetación típica de ecosistemas altoandinos como las rosetas, es un método usual de termoregulación pasiva desarrollado sinérgicamente por escarabajos (Kevan 1975; Amat-García y Vargas-Ríos, 1991). Este comportamiento fue evidenciado en organismos de mayor talla del páramo medio, como Lycidae, Lampyridae y Cantharidae.

Esta investigación es uno de los más grandes aportes al conocimiento de la coleopterofauna de los ecosistemas altoandinos de Colombia. La diversidad de especies de escarabajos y a su vez la diversidad de hábitos y preferencias encontradas, permite observar un amplio rango de respuestas a las perturbaciones ambientales, en un tipo de ambiente que está siendo cada vez más afectado por la intervención antrópica. Los insectos son uno de los grupos más afectados por la constante destrucción de los ecosistemas y el calentamiento global. Ya se ha reportado que algunas familias de coleópteros reducen su diversidad local en ecosistemas de grandes altitudes debido a que muestran altos grados de especialización a la altura (Macedo *et al.*, 2017).

En la región, el bosque natural ha sido fuertemente afectado por la deforestación y se han perdido aproximadamente más del 50% de las coberturas boscosas en los últimos 20 años (ECOFORREST *et al.*, 2006). Si bien, el páramo no se ha visto muy afectado en su pérdida de

área, ha sido alterado por la expansión de la frontera agrícola, con el establecimiento de cultivos de papa y praderas para la ganadería (ECOFOREST *et al.*, 2006). Por otro lado, la extensión cada vez mayor de las coberturas invasivas de retamo espinoso (*Ulex europaeus*) es otra de las problemáticas que afectan gravemente a los ecosistemas altoandinos, ya que una vez establecidos transforman el paisaje, desplazan a las especies vegetales nativas y a su fauna asociada, forman parches densos e impenetrables y modifican las características naturales del suelo (León y Vargas, 2011). En el área de estudio evaluada se observaron grandes parches de retamo abarcando una proporción similar a la extensión de los parches de bosque y cuyos límites alcanzan el borde con la zona de páramo medio, siendo una amenaza inminente para todo el sistema de coberturas de las zonas y su fauna residente.

Este trabajo es entonces un llamado para conservar la heterogeneidad propia de los ecosistemas altoandinos, donde grupos hiperdiversos como Coleoptera presentan altos valores de riqueza, abundancia y biomasa, cumplen además importantes funciones en el ecosistema y responden de forma variada a las perturbaciones, pudiendo ser utilizados potencialmente como bioindicadores.

#### 4. CONCLUSIONES

Para las coberturas evaluadas en el área de estudio (Vereda “El Destino”) se recolectaron un total de 2256 individuos distribuidos en 28 familias y 161 morfotipos/morfoespecies; lo que indica altos valores de riqueza y abundancia de los escarabajos presentes, particularmente las familias Curculionidae, Staphylinidae, Chrysomelidae y Carabidae fueron de las más diversas, y dan cuenta de la alta representatividad que tiene este orden de insectos en los ecosistemas neotropicales y en la alta montaña.

La cobertura Frailejonal-Pajonal (Páramo medio), presentó los mayores valores de abundancia y dominancia, principalmente debido al alto número de individuos de *Phyllotrox* sp1; mientras que la cobertura de Mosaico de Bosque-Matriz de intervención (Bosque altoandino fragmentado) obtuvo los mayores valores de riqueza.

Los morfotipos/morfoespecies más abundantes o dominantes pertenecen a los grupos más representativos y a otras familias como Melyridae. Dentro de estos destacan *Phyllotrox* por su relación a las inflorescencias de *E. grandiflora*, grupos en su mayoría tolerantes a los daños en el ecosistema como *Aleochara*, *Astylus* y *Heterothops*, y grupos estrechamente relacionados a una cobertura vegetal como *Corthylus*, Aderidae y *Bembidion*.

Los valores de diversidad y biomasa reflejan una tendencia a disminuir a medida que aumenta la altitud, con mayores valores en el Bosque Altoandino Fragmentado a pesar de las perturbaciones presentes. Sin embargo, al analizar los resultados de diversidad en un grupo hiperdiverso como Coleoptera, debe tenerse en cuenta la respuesta particular de cada una de las especies presentes, o en otro caso, un nivel taxonómico (género, familia), grupo trófico u otra entidad que permita visualizar una tendencia argumentada bajo aspectos ecológicos, para

evitar que los resultados encontrados sean contraproducentes para la conservación de los ecosistemas; dado que las perturbaciones pueden provocar tanto una pérdida de diversidad, como un aumento de esta dependiendo de las características de los diferentes grupos y del tipo de las alteraciones.

A partir de la biomasa, se encuentra que familias como Melyridae, Carabidae y Staphylinidae son de gran importancia en el flujo de energía y dinámica de las cadenas alimenticias en el ecosistema. Estas familias en particular son altamente dependientes del estado de los ecosistemas e indirectamente de las condiciones microambientales proporcionadas por coberturas vegetales conservadas. Así mismo, las familias de Phytophaga presentaron menores valores pese a sus altas abundancias, consecuencia de menores tallas en insectos herbívoros, en comparación a tamaños relativamente más grandes en escarabajos de hábitos depredadores como Carabidae y Staphylinidae.

La biomasa es una variable igual de informativa que la diversidad y riqueza de las especies, puesto que los valores aportados por los diferentes grupos de coleópteros en este estudio varían ampliamente entre las coberturas evaluadas y permiten tener una medida ecológica más apropiada sobre la productividad y la estructura de los ecosistemas, así como de la importancia de las especies presentes; útil en comparaciones entre ambiente conservados e intervenidos.

Los patrones de diversidad varían en los grupos más representativos; Phytophaga, mantiene la tendencia general, con la zona afectada por intervención como la más diversa, y coherente con el hecho de que los escarabajos fitófagos representan el 50% de la abundancia total para toda la muestra, por lo que en parte definen la tendencia principal de los resultados para toda la coleopterofauna, sumado al hecho de que varias especies pertenecientes a grupos como Chrysomelidae pueden verse favorecidas por las alteraciones en la vegetación; en contraste, Staphylinidae presenta una tendencia totalmente diferente, con el páramo medio como la zona más diversa y el bosque fragmentado con valores de diversidad equiparables al ecotono, debido probablemente a la alta sensibilidad de esta familia a las perturbaciones.

El grado de recambio entre las coberturas evaluadas es alto, tanto para la coleopterofauna como para la vegetación; la zona de páramo medio presenta mayores diferencias debido a los cambios abruptos en las condiciones ambientales producto de la altitud, y la variación en la composición de especies de escarabajos entre coberturas responde de forma significativa a la composición vegetal.

En consecuencia de la alta diversidad de especies de escarabajos en este estudio, su capacidad de dispersión, sus características ecológicas, y las condiciones ambientales y de la vegetación de cada zona, se presentan diferentes grados de asociación entre los coleópteros y cada una de las coberturas vegetales evaluadas, que van desde aquellos estrechamente ligados a una cobertura, hasta otros que se distribuyen ampliamente entre diferentes coberturas.

Se evidencian diferentes aspectos biológicos y ecológicos de la coleopterofauna presente; que incluyen desde su relación con determinadas especies vegetales, con la fenología de la vegetación (principalmente de *E. grandiflora*), generalidades en preferencias y hábitos

alimenticios, relaciones con otros grupos de artrópodos como ácaros, incidencia en microhábitats particulares, y hasta adaptaciones relacionadas con la vida en ecosistemas de la alta montaña.

La presente investigación es un aporte considerablemente amplio al conocimiento de la ecología y taxonomía de los escarabajos de la alta montaña y de Colombia; los objetivos establecidos respecto al análisis de los patrones de diversidad, composición taxonómica y biomasa de los coleópteros, su relación con cada una de las coberturas vegetales evaluadas y los aspectos biológicos y ecológicos evidenciados, proporcionan información de gran importancia para la Coleopterofauna de la región, muy útil en estudios de conservación de los ecosistemas altoandinos.

## **5. RECOMENDACIONES**

Con base en la presente investigación, se hacen las siguientes recomendaciones para trabajos futuros relacionados con el estudio de la coleopterofauna en ecosistemas de la alta montaña tropical:

Realizar muestreos en diferentes ecosistemas altoandinos del territorio colombiano, la revisión de colecciones entomológicas en busca de escarabajos pertenecientes a estos hábitats, y la publicación de dicha información, con el fin de contribuir al conocimiento taxonómico, ecológico, biogeográfico, entre otros, de este grupo de insectos.

Utilizar métodos de muestreo especializados para ciertos grupos como Pselaphinae, Steninae, Scaphidinae, Ptiliidae, Scolytinae, entre otros; y si es logísticamente posible, implementar muestreos nocturnos y en diferentes épocas del año, para ampliar el conocimiento ecológico de los diferentes grupos.

Así mismo es necesario evaluar el impacto de la pérdida de riqueza, abundancia y biomasa aportada en familias como Scarabaeidae y otros grupos conocidos como especialistas forestales, en comparación con coberturas de gradiente altamente conservadas.

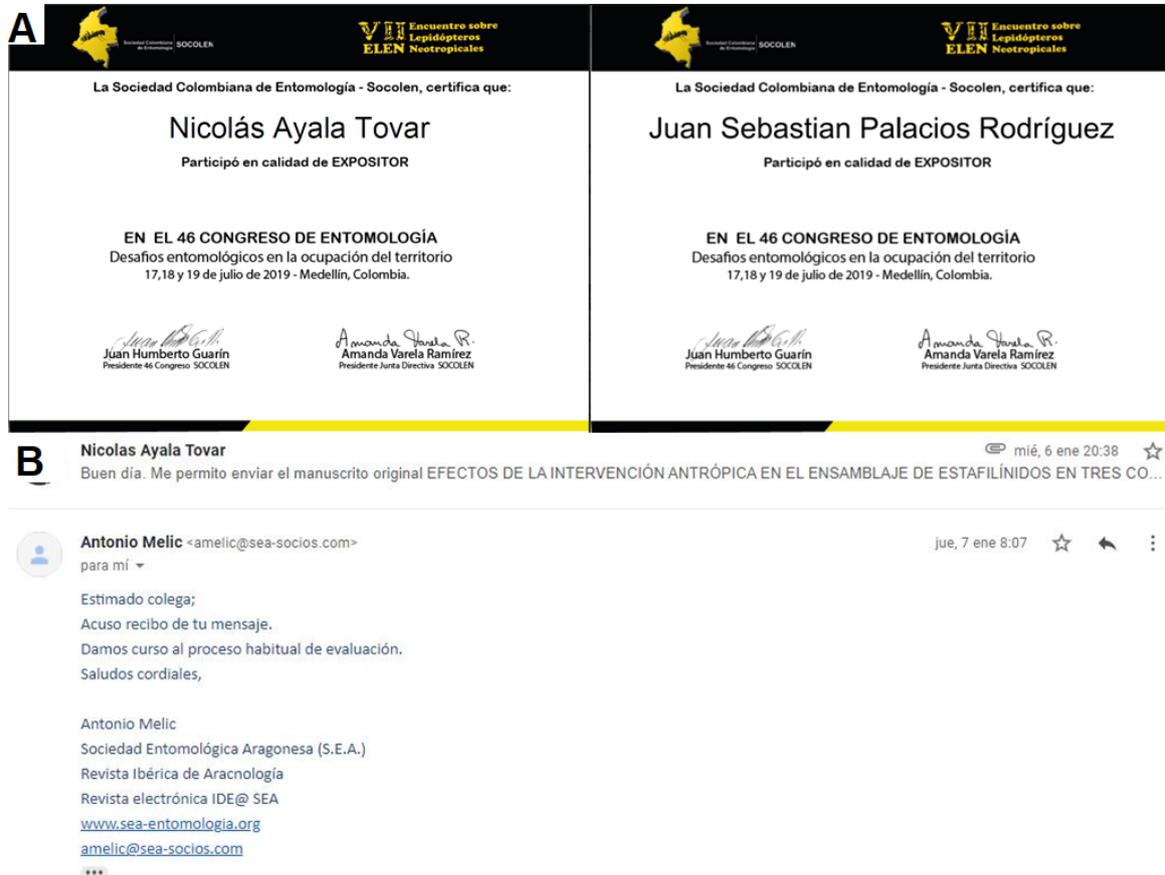
Ampliar el conocimiento sobre aspectos biológicos y ecológicos de las diferentes especies de escarabajos presentes en la alta montaña tropical, dada su alta diversidad de hábitos alimenticios y comportamientos.

## **6. PRODUCCIÓN.**

De la presente investigación dado el volumen de información, el tiempo de desarrollo y la diversidad de resultados obtenidos, se han generado varios aportes a la comunidad científica, empezando por la divulgación en el 46 Congreso Nacional de Entomología (SOCOLEN) de dos ponencias obtenidas de los resultados de la primera etapa de muestreo (Figura 17, B);

correspondientes a un estudio de los estafilínidos en el área de estudio y a una aproximación de la diversidad de los coleópteros en el área de estudio.

Por otra parte, se sometió a proceso de evaluación y publicación un artículo científico titulado “Efectos de la intervención antrópica en el ensamblaje de estafilínidos en tres coberturas vegetales de la alta montaña, Bogotá, Colombia”, en la revista de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A) (Figura 17, A).



**Figura 17.** Producción académica lograda a partir de los resultados de la investigación **A**. Presentación de dos ponencias en el 46 congreso de entomología SOCOLEN. **B**. Evidencia de artículo en proceso de revisión y evaluación por parte del comité editorial de la Revista de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A).

## 7. BIBLIOGRAFÍA

Adler, P. B. y Lauenroth, W. K. (2003). The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6: 749-756. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00497.x>

Agrain, F. A., Buffington, M. L., Chaboo, C. S., Chamorro, M. L., & Schöller, M. (2015). Leaf beetles are ant-nest beetles: the curious life of the juvenile stages of case-bearers (Coleoptera,

Chrysomelidae, Cryptocephalinae). *ZooKeys*, (547), 133–164.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.547.6098>

Alcaldía Local de Usme. (2017). Atlas Usme Ambiental.

Allegro, G., Giachino, P. y Sciaky, R. (2008). Notes on some Trechini (Coleoptera Carabidae) of South America with descriptions of new species from Chile, Ecuador and Peru.

Allegro, G. y Sciaky, R. (2003). Assessing the potential role of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators in poplar stands, with a newly proposed ecological index (FAI). *Forest. Ecol. Manag.* 175: 275–284.

Alonso-Zarazaga, M. A. (2010). *Gompelia*, a replacement name for *Olotelus* Mulsant & Rey, 1866 (Coleoptera, Aderidae). *Graellsia*, 66(2): 299-301.

Alonso-Zarazaga, M. A. (2015). Orden Coleoptera. *Revista IDE@-SEA*. 55: 1-18.

Alonso-Zarazaga, M. A. y Lyal, C. H. C. (1999). A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (Excepting Scolytidae and Platypodidae). Entomopraxis S.C.P. Edition, Barcelona

Alvarenga, M. (1994). Catálogo dos Erotylidae (Coleoptera) Neotropicais. *Revista Brasileira de Zoologia*, 11(1): 1-175.

Amat-García, G. D. (1991). Artopofauna del Parque Nacional Natural Chingaza. *Universidad Javeriana Cuadernos Divulgativos* (14), 1-12.

Amat-García, G. D. (2007). “Fundamentos y métodos para el estudio de los insectos”. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Colección de notas de clase.

Amat-García, G. D., Lopera, A. y Amezcuita, J. (1997). Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto de bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*, 19(1-2), 191-204.

Amat-García, G. D., y Vargas-Ríos, O. (1991). Caracterización de microhábitats de la artopofauna en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza. Cundinamarca, Colombia. *Caldasia* 16 (79), 539-550.

Anderson, R. S. (2002). Family 131. Curculionidae Latreille 1802. Pp. 722-806. : R. H. Arnett, Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley & F. J. Howard (Eds.). American Beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press LLC, Boca Raton.

Anderson, R. S. y Ashe, J. S. (2000). Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera; Staphylinidae, Curculionidae). *Biodiversity and Conservation* 9 (5): 617-653.

Andrade, M. G. (1998). Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su diversidad en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales* 22 (84), 407-421.

Andrade, M. G. y Amat-García, G. D. (1996). Un estudio regional de las mariposas altoandinas de la Cordillera Oriental de Colombia. Pp: 149 – 180. En: Andrade, M. G., Amat, G. y Fernández, F. (eds). Insectos de Colombia. Estudios escogidos. Vol. I. Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales. Centro Editorial Javeriano (CEJA). 541

Andrade, M. G. y Amat-García, G. D. (2000). Guía preliminar de insectos de Santa Fé de Bogotá y sus alrededores. Departamento Técnico Administrativo Medio Ambiente. Alcaldía Mayor de Santa fe de Bogotá. 95

Araújo, M. y Rahbek, C. (2006). How Does Climate Change Affect Biodiversity?. *Science*, 313: 1396-7. [doi:10.1126/science.1131758](https://doi.org/10.1126/science.1131758).

Araújo, R. A., Badji, C. A., Corrêa, A. S., Ladeira, J. A. y Guedes, R. (2004). Impacto causado por deltametrina em coleópteros de superfície do solo associados à cultura do milho em sistemas de plantio direto e convencional. *Neotrop Entomol*, 33: 379-85. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000300017>

Arellano, L., León-Cortés, J. L., Halfpeter, G. (2008). Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conserv. Divers.*, 1(4): 253–262. [doi:10.1111/j.1752-4598.2008.00033x](https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00033x).

Arguedas, M., Hilje, L., Quirós, L., Chaverri, P., Scorza F. y Araya, C. (1997). Catálogo de plagas y enfermedades forestales en Costa Rica. 2a ed. Cartago, CR. Programa Interinstitucional de Protección Forestal PIPROF.

Arguedas, M. (1992). Problemas fitosanitarios en viveros forestales en Costa Rica. *Tecnología en Marcha*. 2(3): 81-88.

Arguedas, M. (2006). Diagnóstico de plagas y enfermedades en Costa Rica. In Congreso Latinoamericano IUFRO. IUFROLAT (2do, La Serena, CH). Memoria. La Serena.

Armbrecht, I. & Ulloa-Chacón, P. (1999). Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de Bosque seco Colombianos y sus matrices. *Biotropica*, 31: 646–653.

Arnett, R. y Thomas, M. (2001a) *American Beetles*. CRC Press. United States of America. Vol.1

Arnett, R. y Thomas, M. (2001b) *American Beetles*. CRC Press. United States of America. Vol.2

Asenjo, A., Klimaszewski, J., Chandler, D., Fierros-López, H., y Vieira, J. (2019). Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) in Latin America: synopsis, annotated catalog, diversity and distribution. *Zootaxa*, 4621(1): 1–406. [doi:http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4621.1.1](http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4621.1.1)

Ashe, J. S. y Timm, R. M. (1987a). Predation by and activity patterns of ‘parasitic’ beetles of the genus *Amblyopinus* (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Zoology*, 212: 429–437.

Ashe, J. S. y Timm, R. M. (1987b). Probable mutualistic association between staphylinid beetles (*Amblyopinus*) and their rodent hosts. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 177–181

Atkinson, T. H. (1982). Los géneros de la familia Scolytidae (Coleoptera) en México. Resumen de Taxonomía y Biología. in Cibrián T., D., eds., Memorias del Simposio Nacional de Parasitología Forestal, II & III. Publicación Especial No. 46. Secretaría Agricultura y Recursos Hidráulicos. 106-141

Aunnas, T., Baust, J. y Zachariassen, K. (1983). Ecophysiological studies on arthropods from Spitsbergen. *Polar Research*, n.s. I: 235-240.

Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (2000). Fundamentos de fisiología vegetal. McGraw-Hill, Madrid, España

Baars, M. A. (1979). Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41: 25–46. <https://doi.org/10.1007/BF00344835>

Bachmann, A. O. y Cabrera, N. (2010). A catalog of the types of Chrysomelidae sensu lato (Insecta, Coleoptera, Polyphaga) deposited in the Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, Nueva Serie, 12: 57–80

Baguena, L. (1948). Estudio de los Aderidae. Instituto de Estudios Africanos, Madrid.

Baker, J. R., LaBonte, J., Atkinson, T. y Bambara, S. (2009). An Identification Tool For Bark Beetles of the Southeastern United States. North Carolina State University. Lucid® v. 3.4.1.

Barbosa, C. (2013) Composición y estructura de la vegetación del páramo de guerrero. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - Proyecto páramos y sistemas de vida.

Barbosa, P. y Castellanos, I. (2004). Ecology of predator-prey interactions. Nueva York: Oxford University Press.

Barnes, P. W. y Archer, S. (2009). Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science*, 10: 525-536.

Barras, S. J. y Perry, T. J. (1976). Interrelationships among bibliography, 1965-1974 or ambrosia beetles, and woody host tissue: an annotated bibliography, 1965-1974. U.S. Dept. Agr. Forest. Serv. Gen. Tech. Rep. 50:10.

Barretto, J. W., Cultid-Medina, C. A., Escobar, F. (2019) Annual abundance and population structure of two dung beetle species in a human-modified landscape. *Insects*;10:2. <https://doi.org/10.3390/insects10010002>

Barrientos, M., Leirana, J. y Navarro, J. (2016). Métodos gráficos para la exploración de patrones de diversidad en Ecología. *Bioagrobiencias*, Volumen 9: 2.

Barriga-Tuñón, J. (2009). Coleoptera neotropical. Página web. Link: <http://coleoptera-neotropical.org/paginaprincipalhome.html>

Barry, R. G. e Ives, J. D. (1974). Introduction. In Arctic and alpine environments (ed. Ives, J. D. y R. G. Barry), pp. I 13. Methuen, London.

- Bartelt, R. y Hossain, M. (2010). Chemical ecology of *Carpophilus* sap beetles (Coleoptera: Nitidulidae) and development of an environmentally friendly method of crop protection. *Terr Arthropod Rev.* 3:29-61. <https://doi.org/10.1163/187498310X489981>
- Bechyné, J. (1956). Reise des Herrn G. Frey in Südamerika: Galerucidae (Col. Phytophaga). *Entomologische Arbeiten*, 7: 241-358.
- Bernal, R., Gradstein, R. y Celis, M. (eds.). (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. [catalogoplantascolombia.unal.edu.co](http://catalogoplantascolombia.unal.edu.co)
- Bernardes, A. C. C., Oliveira, O. C. C., Silva, R. A., Albuquerque, P. M. C., Rebêlo, J. M. M., Viana, J. H., Siqueira, G. M. (2020) Abundance and diversity of beetles (Insecta: Coleoptera) in land use and management systems. *Rev. Bras. Cienc. Solo*.
- Betancur, J., González, M., Hernández-Aldana, E., Castro, C., Gómez-Suescun, F., Hernandez, D., Jaimes, M. y Galindo-Tarazona, R. (2018). Los colores del páramo Chingaza. *Guía de plantas*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia.
- Betz, O., Irmeler, U. y Klimaszewski, J. (Eds.). (2018). Biology of Rove Beetles (Staphylinidae) – Life History, Evolution, Ecology and Distribution. Springer, New York. 379 p.
- Beutel, R. G. (1997). Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)*, 31, 1–64.
- Beutel, R. G. (1999). Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) with a redescription of *Lepicerus horni* (Lepiceridae). *Zoologischer Anzeiger*, 237: 291-308.
- Beutel, R. G., Pohl, H., Yan, E. V., Anton, E., Liu, S. P., Ślipiński, A., McKenna, D. y Friedrich, F. (2019). The phylogeny of Coleopterida (Hexapoda) – morphological characters and molecular phylogenies. *Syst Entomol*, 44: 75-102. <https://doi.org/10.1111/syen.12316>
- Beutel, R. G., Yavorskaya, M. I., Mashimo, Y., Fukui, M. y Meusemann, K. (2017). The phylogeny of Hexapoda (Arthropoda) and the evolution of megadiversity. *Proceedings of the Arthropodan Embryological Society of Japan*, 51: 1– 15
- Beutelspacher, C. R. (1999). Bromeliáceas como ecosistemas. Con especial referencia a *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb. Ed. Plaza y Valdés, México
- Binns, E. S. (1982). Phoresy as migration: Some functional aspects of phoresy in mites. *Biological Review* (57):57-620.
- Blackwelder, R. E. (1944). Checklist of Coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part I. Bulletin of the United States National Museum. 185 - 1188
- Blackwelder, R. E. (1957). Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, The West Indies, and South America. Bulletin of the United States National Museum, (185): 1-6
- Blaisdell, F. (1938). A Generic Synopsis and Generic Revision of the Tribe Dasytini of North America, North of Panama (Coleoptera: Melyridae). *Transactions of the American Entomological Society* (1890-), 64 (1): 1-31.

Bogoni, J. y Hernández, M. (2014). Attractiveness of native mammal's feces of different trophic guilds to dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *J Insect Sc.*, 14:1-6. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieaa006>

Bohac, J. (1986). Kurzflügelkäfer als Bioindikatoren für ökologische Gleichgewichte einer Landschaft und menschlichen Einfluss. In: Paukert, J., Ruzicka, V., Bohac, J. (Eds.), Proc. 4th Int. Conf. Bioindicators Deterioration Regionis, Institute of Landscape Ecology CAS, Ceske Budejovice, pp. 23–34

Bohac, J. (1988a). Staphylinid beetles – bioindicators of anthropogenous changes of the environment. Thesis, University of Ceske Budejovice (in Russian).

Bohac, J. (1988b). Communities of staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae) as bioindicators of the quality of the environment. *Zpravy Cs. Spol. Ent.*, Praha, 24, 33–41 (in Czech with English summary).

Bohac, J. (1990). Numerical estimation of the impact of terrestrial ecosystems by using the staphylinid beetles communities. *Agrochem. Soil Sci.*, 39: 565–568.

Bohac, J. (1999). Staphylinidae beetles as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74: 357-372.

Bohac, J. y Fuchs, R. (1991). The structure of animal communities as bioindicators of landscape deterioration. In: Jeffrey, D.W., Madden, B. (Eds.), *Bioindicators and Environmental Management*. Academic Press, London, pp. 165-178.

Bohórquez-Salazar, H., Buitrago-Burgos, S. M., Cristancho-Chinome, J. R., Robles-Piñeros, J., Mendieta, M. P. y Gutiérrez-Gómez, G. L. (2016). Diversidad de Coleópteros en un bosque alto andino del municipio de Santa Rosa de Viterbo (Boyacá). *Revista Mutis*, 6(2), 32-46. <https://doi.org/10.21789/22561498.1149>

Bonilla, M. (2005). Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. En M. Bonilla (Ed.) Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque alto andino en la cordillera Oriental de Colombia. Bogotá: UNAL.

Borowiec, L. (1996). Faunistic records of Neotropical Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Pol. Pismo Ent.*, 65: 119-251.

Borowiec, L. (1999). A world catalogue of the Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae).

Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2002) Cassidinae of the World - an interactive manual (Coleoptera: Chrysomelidae). Permanent electronic publication (open in 2002). Available from: [www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm](http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm)

Boscán, N. y R. Cásares. (1980). El gorgojo de la guayaba *Conotrachelus psidii* Marshall (Coleoptera: Curculionidae). I. Evaluación de daños. *Agronomía Tropical*, 30 (1-6): 77- 83

Boughton, D. A. (1999). "Empirical Evidence for Complex Source-Sink Dynamics with Alternative States in a Butterfly Metapopulation". *Ecology*, 80: 2727-2739.

- Bouzan, A. M., Flinte, V., Macedo, M. y Monteiro, V. R. F. (2015). Elevation and temporal distributions of Chrysomelidae in southeast Brazil with emphasis on the Galerucinae. *ZooKeys*, 547, pp. 103-117, 10.3897/zookeys.547.9723
- Bowstead, S. (2007). Corylophidae, pp. 631-635. In I. Löbl & A. Smetana (ed.): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 935 pp
- Bray, J. y Curtis, J. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol Monogr.*, 27: 325-349.
- Brink, P. (1974). Strategy and dynamics of high altitude faunas. *Arctic and Alpine Research* 6: 107-116.
- Brown, J. M. y Wilson, D. S. (1992). Local specialization of phoretic mites on sympatric carrion beetle hosts. *Ecology*, (73): 463 -478
- Brown, J. R., Keith, S. (1991). Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. In: Collins, N. M., Thomas, J. A., editors. *The conservation of insects and their habitats*. London: Academic Press;. p. 349-404.
- Brown, J. R., Scholtz, C. H., Janeau, J. L., Grellier, S. y Podwojewski, P. (2010). “Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties,” *Applied Soil Ecology*, 46 (1): 9–16.
- Bruch, C. (1914). Catálogo sistemático de los coleópteros de la República Argentina. Pars IX. Chrysomelidae. *Revista del Museo de La Plata, Zoología*, 19, 346–400. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.8799>
- Buitrago, A. y Roa, J. (2011) Composición de la fauna de escarabajos (insecta: coleoptera) de la Reserva Lourdes, Vereda El Chilcal, municipio Bojacá, Cundinamarca, Colombia. Tesis de pregrado. Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Buzzi, Z. J. (1994). Host plants of Neotropical Cassidinae. In: Jolivet, P.H., Cox, M.L. & Petitpierre, E. (Ed.), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Kluger Academic Publishers, Netherlands, pp. 205–212. [http://dx.doi.org/10.1007/978-94-011-1781-4\\_13](http://dx.doi.org/10.1007/978-94-011-1781-4_13)
- Byers, G. W. (1969). Evolution of wing reduction in crane flies (Diptera: Tipulidae). *Evolution*, 23: 346-54.
- Cabrera-Walsh, G. y Cabrera, N. (2004). Distribution and hosts of the pestiferous and other common Diabroticites from Argentina and southern South America: a geographical and systematic view, p. 333-350. In: P. Jolivet; J. A. Santiago-Blay & M. Schmitt (eds.). *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. The Hague, SPB Academic Publishing.
- Campbell, J. (1994). *Cileoporus*, a new genus of rove beetle from Central and South América (Coleoptera:Staphylinidae, Tachyoporinae). *Studies on Neotropical Fauna and Enviroment*, 29: 125-144.
- Cardona, M., Sotelo, G. y Pabón A. (2003). Primer registro del barrenador de tallos *Apinocis subnudus* (Buchanan) (Coleoptera: Curculionidae), importante plaga del pasto pará en el Valle

del Cauca, p. 84. Memoria, XXX. In Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología, Pereira, Colombia 17–19 Julio.

Castellón, T. D. y Sieving, K. E. (2006). An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology*, 20(1), 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00332.x>

Castro, A., Porrini, D. y Cicchino, C. (2017). Diversidad de Carabidae (Insecta: Coleoptera) en distintos ambientes de un agroecosistema del sudeste bonaerense, Argentina. *Ecología Austral*, 27: 252-265.

Castro, A. y De-los-Ángeles, M. (2013) Cambio climático e insectos: elaboración de una línea base con Carabidae de altura. Tesis de maestría. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Chamberlin, W. J. (1939) The bark and timber beetles of North America north of Mexico. The taxonomy, biology and control of 575 species belonging to 72 genera of the super family Scolytoidea. Oregon State College Cooperative Association, Corvallis. 513 pp.

Champion, F. Z .S. (1911). IX.—Some new Curculioninæ from Central and South America. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(37): 94-98, DOI:10.1080/00222931108692909

Chandler, D. S. (2001). Biology, morphology, and systematics of the ant-like litter beetle of Australia (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae). *En: Memoirs on Entomology, International x*, 1-562.

Chandler, D. S., Nardi, G. y Telnov, D. (2004) Nomenclatural notes on Palaearctic Anthicidae (Coleoptera). *Mitt. internat. entomol.*, 29 (4): 109-173.

Chao, A., Chiu, C. H. & Jost, L. (2014b) Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through hill numbers. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 45: 297–324. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. & Ellison, A. M. (2014a). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

Chao, A., Hsieh, T. C., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. and Gotelli, N. J. (2015). Unveiling the species- rank abundance distribution by generalizing the Good- Turing sample coverage theory. *Ecology*, 96: 1189-1201. doi:[10.1890/14-0550.1](https://doi.org/10.1890/14-0550.1)

Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93: 2533–2547

Chapuis, F. (1873). Synopsis des Scolytides. *Société Royale des Sciences de Liège, Mémoires* 2(3): 213–269.

Chown, S. L. (2001) Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications. *J Insect Physiol* 47, 649–660. [doi:10. 1016/S0022-1910\(00\)00163-3](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00163-3)

- Clarke, K. (1993). Non-Parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Cleef, A. (1981). The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae*, 61: 320 pp.
- Cognato, A. (2013). Molecular phylogeny and taxonomic review of Premnobiini Browne, (1962) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 1. [Doi: 10.3389/fevo.2013.00001](https://doi.org/10.3389/fevo.2013.00001)
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L. y Longino, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* 5, 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Colwell, R. K., Mao, C. X., Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves, *Ecology*, 85, pp: 2717-2727
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 345: 101-118.
- Costa, A. (1955). Insetos do Brasil. 9º Tomo Coleópteros. 3ª Parte. Escola Nacional de Agronomia, Série Didática, 11: 1–255.
- Costa, C. (2000). Estado de conocimiento de los Coleoptera Neotropicales. pp. 99-114. In: Martín-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (Eds.). Hacia un proyecto de CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica. Monografías Tercer Milenio, Vol I. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Cristancho, V., Gómez, D. y Núñez-Avellaneda, L. (2018). Relación de visitantes florales con las fases florales de *Carludovica palmata* (Ruiz & Pav 1798) (Cyclanthaceae) en un bosque seco tropical en Colombia. *Entomología mexicana*, 4: 315–321.
- Crowson, R.A. (1955). The Natural Classification of the Families of Coleoptera, London: N. Lloyd & Co.
- Crowson, R. A. (1981) The Biology of Coleoptera. Academic Press, London, 802.
- Cuatrecasas, J. (1934). Observaciones geobotánicas en Colombia. Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. Ser. Bot. 27, 144 pp. Madrid.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colom. Ci. Exact.* 10 (40): 221-268
- Cuatrecasas, J. (1968). Páramo Vegetation and its Life Forms. En: Troll, C. (ed.). Geocology of Mountainous Regions of Tropical America. Coll. Geogr. (Bonn) 9: 163-186
- Cultid, C., Medina, C., Martínez, B., Escobar, A., Constantino, L., y Betancur, N. (2012). *Escarabajos Coprófagos (Scarabaeinae) del Eje Cafetero: guía para el estudio ecológico*. WCS, CENICAFÉ, Federación Nacional de Cafeteros. Colombia.

Daly, H. V., Doyen, J. T. y Purcell, A. H. (1998). *Introduction to Insect Biology and Diversity*. Oxford: Oxford University Press. 680 p

Damunth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*. 290: 699-700.

Damunth, J. (1987). Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. *Biol. J. Lin. Soc.* 31: 193-246

Damunth, J. (1991). Of size and abundance. *Nature* 351: 268-269

Darlington, P. (1943). Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings. *Ecological Monographs*, 13: 37-61

Delgado, L. (1997). Distribución estatal de la diversidad y nuevos registros de Scarabaeidae (Coleoptera) mexicanos. *Folia Entomol. Mex.* 99: 37-56.

Delgado, P. y Ruiz-Tapiador, I. (2014). Estado actual del conocimiento del género *Trechisibus* Motschulsky, 1862 (Coleoptera, Carabidae). *Rev. Peru. entomol.*, 49 (2): 149-159.

Dellacasa, M. (1988). Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, (67): 1-229.

Díaz, A., Galante, E. y Favila, M. E. (2010). The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rainforest. *J. Insect Sci.* 10(81): 1-16. [doi: 10.1673/031.010.8101](https://doi.org/10.1673/031.010.8101).

Díaz, J., Amat-García, G. D. & Vargas, O. (2007). Caracterización de la artropofauna epigea de zonas intervenidas en los predios del embalse de Chisacá. Pp: 199-214. En: Vargas O. (Ed). Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.) Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 516 pp.

Dice, L. R. (1945) Measures of the Amount of Ecologic Association between Species. *Ecology*, 26: 297-302. <http://dx.doi.org/10.2307/1932409>

Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P. & Stork, N. E. (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68 (3): 295-323

Dinerstein, E., Olson, D. y Graham, J. (1995). A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. World Bank, Washington DC.

Dodonov, P., Harper, K. y Silva-Matos, D. (2013). The role of edge contrast and forest structure in edge influence: Vegetation and microclimate at edges in the Brazilian cerrado. *Plant Ecology*. 214: 10.1007. [doi:s11258-013-0256-0](https://doi.org/10.1007/s11258-013-0256-0).

Donatelli-Gatti, G. F., Araujo-Rodrigues, T. H., Dias-Figueiredo, L. A. y Alves-Carneiro, M. A. (2018). Longhorn Beetle (Coleoptera: Cerambycidae) Assemblage and the Structural Heterogeneity of Habitat at the Brazilian Atlantic Forest. *Environmental Entomology*, 47(6):

ECOFORREST LTDA., PLANEACIÓN ECOLÓGICA LTDA. & CAR. (2006). Elaboración del diagnóstico, prospectiva y formulación de la cuenca hidrográfica del río Bogotá de conformidad con lo establecido en el Decreto 1729 de 2002 del MAVT. Bogotá, D. C.

Epler, J. (2010). The Water Beetles of Florida - an identification manual for the families Chrysomelidae, Curculionidae, Dryopidae, Dytiscidae, Elmidae, Gyrinidae, Haliplidae, Helophoridae, Hydraenidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Noteridae, Psephenidae, Ptilodactylidae and Scirtidae (en inglés). Tallahassee: Florida Department of Environmental Protection.

Eraso-Puentes, L. P. y Amarillo-Suárez, A. R. (2016). Artrópofauna en necromasa de dos especies de frailejones en diferentes estados sucesionales de Páramo Andino. *Revista Colombiana de Entomología* 42(1): 81-90.

Erber, D. (1988). Biology of Camptosomata Clytrinae - Cryptocephalinae - Chlamisinae - Lamprosomatinae. In: Jolivet, P. A., Petitpierre, E., Hsiao, T.H. (Eds) Biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, 513–552. doi:10.1007/978-94-009-3105-3\_30

Ermisch, K. (1941). Tribus Mordellistenini (Col. Mordell.). *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft* 31: 710–726.

Estavillo, C., Pardini, R., Rocha, P. L. B. (2013). Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One* 8: 82369. doi:10.1371/journal.pone.0082369

Esterhuizen, J. (1997). “Bio-ecological aspects of the adult spotted maize beetle”. In *Astylus atromaculatus* Blanchard (Coleoptera: Melyridae). MSc thesis, University of the Orange Free State, Bloemfontein, South Africa.

Etoni, M. y Mateu, J. (1998). Trechini nuovo poco noti di Argentina e Cile (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Venecia*, 48: 65-76.

Eyre, M. y Garside, A. (1996). Assessing the potential for environmental monitoring using ground beetles (Coleoptera: Carabidae) with riverside and Scottish data. *Ann. Zool. Fenn.* 33: 157–163.

Fagua, J. C. y Bonilla, M. A. (2005). Ecología de la polinización de *Espeletia grandiflora* en el Parque Chingaza. pp .247-271. En: Bonilla M. A. (ed.). Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Colección textos. UNIBIBLOS.

Fagundes, C. K., Di Mare, R. A., Wink, C. y Manfio, D. (2011). Diversity of the families of Coleoptera captured with pitfall traps in five different environments in Santa Maria, RS, Brazil. *Braz. J. Biol.* 71(2), 381-390

- Farrell, B. (1998). "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? *Science* 281, 555–559.
- Fauvel, A. (1891). Voyage de Me. E. Simon au Venezuela (Décembre 1887 Avril 1888), 11 e mémoire: Staphylinides. *Revue d'Entomologie*, 10: 87-127
- Ferguson, S. (2001). Changes in trophic abundance of soil arthropods along a grass-shrub-forest gradient. *Can. J. Zool.*, 79: 457–464
- Fernandez, F. (1978). Contribución a la historia de la entomología agrícola en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 26: 11-27.
- Fernández, V., Gamarra, P., Outerelo, R., Cifrián, B. y Baz, A. (2010). Distribución de estafilíninos necrófilos (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Guadarrama, España. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)*, 104, 61-86
- Fiebrig, K. (1910). Cassiden und Cryptocephaliden Paraguays. *Zoologische Jahrbücher*, Supplement 12, 161–264.
- Figueroa, K. y Cárdenas, J. (2015). Aspectos de la propagación sexual de *Espeletia grandiflora* en un sector intervenido del páramo de Chisacá (P.N.N. Sumapaz, Colombia). Tesis de maestría. Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Flechtmann, C. y Gaspareto, C. (1997). A new trap for capturing Scolytidae (Coleoptera), based on primary attraction. *Journal of Applied Entomology*, Berlin, 121 (6): 357-359
- Flinte, V., de Freitas, S., de Macedo, M. V. y Monteiro, R. F. (2011). Altitudinal and temporal distribution of *Plagiometriona Spaeth, 1899* (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) in a tropical forest in southeast Brazil. *ZooKeys*, 157: 15–31. doi:10.3897/zookeys.157.1179
- Flohn, H. (1974). Contribution to a comparative meteorology of mountain areas. In *Arctic and Alpine Environments* (ed. J. D. Ives and R. G. Barry), pp. 55-71. Methuen, London.
- Florez, A. (2000). Geomorfología de los páramos. En: J.O. Rangel Ch. (ed.). *Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna*.
- Forbes, W. (1922). The wing venation of the Coleoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 15( 4): 328–345.
- Forbes, W. (1926). The wing folding patterns of the Coleoptera, J. N.Y. *Entomol. Soc.*, 34(1): 91–139.
- Frank, J. H. (1982). The parasites of the Staphylinidae (Coleoptera): A contribution towards an encyclopedia of the Staphylinidae. Agricultural Experiment Station, Institute of food and Agricultural Sciences, University of Florida, Bulletin 824.
- Franz, H. (1979). *Ökologie der Hochgebirge*, 495 pp. Ulmer, Stuttgart.

Freude, H. (1971). Familie: Corylophidae, pp. 303-310. In Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A. (eds.), Die Käfer Mitteleuropas 3. Goecke & Evers Verlag, Krefeld.

Fuentes, A. F. (2015). Identificación de especímenes y delimitación de morfoespecies. En: Manual de Trabajo, Proyecto Inventario Botánico de la Región del Madidi (pp.181-191). Capítulo: 15. Editores: Jorgensen, P.M., Fuentes, A.F., Miranda, T. y Cayola L.

Fujita, A., Meato, K., Kagawa, Y. y Noboru, I. (2008). Effects of forest fragmentation on species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) in urban landscapes. *Entomological Science*, 11(1): 39-48.

Furrow, J. (1979). The systematics of the American species of *Alnus* (Betulaceae) Part 1. *Rhodora*, 81(825): 1- 121.

Gaiger, F. (2001). Systematic revision and cladistic analysis of the genus *Rhigus* Schoenherr, 1823 (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, (45): 43–85.

García-de-Jesús, S., Moreno, C. y Morón, M. (2016). Densidad y biomasa de larvas de escarabajos Dynastinae (Coleoptera: Melolonthidae) en un bosque templado con manejo forestal en México.

García, R., y Ulloa-Chacón, P. (2005). Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en fragmentos de bosque seco del valle geográfico del río Cauca. *Revista Colombiana de Entomología* 31(1), 43-50.

Garzia, M., Mei, Y. y Zimmerman, J. (2018). Effects of vegetation structure and landscape complexity on insect parasitism across an agricultural frontier in Argentina, *Basic and Applied Ecology*, 29 :69-78. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.04.002>.

Gasca-Álvarez, H. (2004). Entomofauna. pp: 398-427. En: Inventario preliminar asociado al Parque Entrenubes: Una aproximación a su diagnóstico ambiental. Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente y Corporación Suna Hisca. Santa Fé de Bogotá. Tomo I.

Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard Jr., R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M. y Borges, S. (1999). Matrix habitat and species persistence in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91: 231- 239

Giffard, B., Hervé, J., Corcket, E., y Barbaro, L. (2012). Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: A matter of spatial scale and herbivore specialization. *Basic and Applied Ecology*, 13(5): 458-465, <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.08.004>.

Gillott, C. (1995). Entomology, Springer, New York, NY, USA, 2nd edition.

Girón-Duque, J. y Cardona-Duque, J. (2018). Estado del conocimiento de los Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) en Colombia. En: Cuauhtémoc, D. y Gasca-Alvarez, H. J. Escarabajos del Neotrópico (Insecta: Coleoptera) (pp.171-204). Publisher: Corporación Sentido Natural y S y G Editores. Bogotá, Colombia.

Gómez, M. (2005). Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. D.C.

Gonçalves, M. P. G. (2017). Relação entre tempo e besouros em Mata de Cocal. *Rev Bras Meteorol.*, 32: 543-554. <https://doi.org/10.1590/0102-7786324003>

González-Castillo, N. S. (2017). Estudio de la entomofauna acuática de la Quebrada “Piedra Gorda”, Cuenca Alta del Río Tunjuelo, Bogotá D.C. Tesis de Pregrado. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia.

González, E., Salvo, A. y Valladares, G. (2017), Natural vegetation cover in the landscape and edge effects: differential responses of insect orders in a fragmented forest. *Insect Science*, 24: 891-901. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12377>

González, E., Salvo, A. y Valladares, G. (2019) Insects moving through forest-crop edges: a comparison among sampling methods. *Journal of Insect Conservation*, [10.1007/s10841-019-00201-6](https://doi.org/10.1007/s10841-019-00201-6)

González-Ramírez, M., Zaragoza-Caballero, S. y Pérez-Hernández, C. X. (2017). Análisis de la diversidad de Coleoptera en el bosque tropical caducifolio en Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2),381-388.

Gotelli, N. J. y Chao, A. (2013). Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. Pages 195–211 in S. A. Levin, editor. The encyclopedia of biodiversity. Second edition, volume 5. Academic Press, Waltham, Massachusetts, USA.

Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.

Grandchamp, A. C., Niemelä, J. y Kotze, J. (2000). The effects of trampling on assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in urban forests in Helsinki, Finland. *Urban Ecosystems*, 4(4):321-332.

Greenslade, P. (1964). Pitfall Trapping as a Method for Studying Populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, 33(2), 301-310. doi:10.2307/2632

Grimbacher, P., Edwards, W., Liddell, M., Nelson, P., Nichols, C., Wardhaugh, C. y Stork, N. (2018). Temporal variation in abundance of leaf litter beetles and ants in an Australian lowland tropical rainforest is driven by climate and litter fall. *Biodiversity and Conservation*. 27. [10.1007/s10531-018-1558-2](https://doi.org/10.1007/s10531-018-1558-2).

Gruner, D. S. (2003). Regressions of length and width to predict arthropod biomass in the Hawaiian Islands. *Pacific Science*, 57(3): 325-336.

Guataquira-Lara, D. A. y Vargas-Acosta, E. C. (2016). Formulación del programa para el uso eficiente y ahorro del agua e implementación del proyecto de educación ambiental en los acueductos veredales Asoaguasclarasolarte y Aacupasa de Bogotá. Tesis de pregrado. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia.

Gullan, P. y Cranston, P. S. (2010). The Insects: An Outline of Entomology, John Wiley & Sons, Oxford, UK, 4th edition.

- Gusmao, R., Filho, O., Dorval, A., Souza, M. y Nascimento, D. (2020) Use of ethanol in the collector recipiente of ethanolic traps as attractive bait for Scolytinae (Coleoptera: Curculionidae) in eucalyptus stands in region of Cerrado. *IDESIA (Chile)*, 38 (1): 99-104.
- Gutiérrez-Chacón, C. y Ulloa-Chacón, P. (2006). Composición de los estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) asociados a hojarasca en la cordillera oriental de Colombia. *Folia Entomológica Mexicana* 45(2), 69-81.
- Haas, F. y Beutel, R.G. (2001) Wing folding and the functional morphology of the wing base in Coleoptera. *Zoology*, 104: 123–141.
- Hackman, W. N., (1964). On reduction and loss of wings in Diptera. *Notulae Entomologicae* 4.7: 3-93.
- Halfpeter, G. y Favila, M. H. (1993). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biol. Intl.*; 27: 15-21.
- Halfpeter, G., Favila, M. H. y Arellano, L. (1995). Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151–185.
- Halle, F. (1999). Un mundo sin invierno. Los trópicos: naturaleza y sociedades. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Hammond, P. M. (1992). “Species inventory,” in *Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources*, B. Groombridge, Ed., pp. 17–39, Chapman & Hall, London, UK.
- Hammond, P. M. (1994). Practical approaches to estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Phil. Trans. R. Soc. Lon. B.* 345: 119-136.
- Hansen, M. (1998). *World Catalogue of Insects. Vol. 1. Hydraenidae (Coleoptera)*. Apollo Books, Stenstrup.
- Hanski, I. y Cambefort, Y. (1991). Dung beetle ecology. *Journal of Tropical Ecology*, 8 (3), 264-264. doi:10.1017/S0266467400006489
- Hardt, E., Pereira-Silva, E., Santos, R., Tamashiro, J., Ragazzi, S. y Lins, D. (2013). The influence of natural and anthropogenic landscapes on edge effects. *Landscape and Urban Planning*, 120: 59-69. [10.1016/j.landurbplan.2013.08.014](https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.08.014).
- Hawks, D. C. (2001). Taxonomic and nomenclatural changes in *Chrysinina* and a synonymic checklist of species (Scarabaeidae: Rutelinae). *Occ. Pap. Consort. Coleop.* (4): 1-8.
- Hawks, D. C. (2003a). Subfamilia Geotrupinae (pp. 95-106). En: Morón, M. A. (Ed.). *Atlas de los Escarabajos de México. Vol. II. Argania Editio*, Barcelona.

- Hawks, D. C. (2003b). Subfamilia Ceratocanthinae (pp. 114-121). En: Morón, M. A. (Ed.). Atlas de los Escarabajos de México. Vol. II. Argania Editio, Barcelona.
- Herman, L. (2001). Catalog of the Staphylinidae (insecta: coleoptera) 1758 to the end of the second millennium. Parts I VIII. Bulletin of the American Museum of Natural History. 265 (1).
- Hernández, C. X. P. y Caballero, S. Z. (2016). Variación temporal en la diversidad de Cantharidae (Coleoptera), en siete ensamblajes en el bosque seco tropical en México. *Tropical Conservation Science* , 439–464.
- Hernández, M. I. M., Barreto, P., Costa, V. H. et al (2014) Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in Restinga forest. *J Insect Conserv* 18:539–546. doi:10.1007/s10841-014-9645-5.
- Hernández-Torres, H., García-Martínez, O., Romero-Nápoles, J., Sánchez-Valdez, V. M., Aguirre-Uribe, L. A. y Sánchez-Peña, S. (2018). Escarabajos de la Savia de Coahuila, México y atrayentes efectivos para su recolecta. *Southwest Entomol*, 43:151-66. <https://doi.org/10.3958/059.043.0107>
- Hill, M. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54:427–432.
- Hinton, H. E., (1941). The Latridiidae of Economic Importance. *Bull. Ent. Res.*, 32 (3): 191-247.
- Hirschmann, W. y Ru"hm, W. (1955). Ein "Haustier" des Buchdruckers? *Mikrokosmos* (44): 234 -236.
- Hirsch, J., Reineke, A. (2014). Efficiency of commercial entomopathogenic fungal species against different members of the genus *Otiorhynchus* (Coleoptera: Curculionidae) under laboratory and semi-field conditions. *J Plant Dis Prot*, 121: 211–218. <https://doi.org/10.1007/BF03356513>
- Hoffman, T. y Mason, F. (2006). Importance of management on the distribution and abundance of Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) on coastal grazing marshes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 114: 397-406.
- Hofstede, R., Segarra, P y Mena, P. (2003). Los páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland initiative/NC-UICN/ Ecociencia. Quito.
- Holland, J. M. (2002). *The agroecology of carabid beetles*. Andover, MA: Intercept.
- Horák, J. (2008). Family Mordellidae Latreille, 1802. In: Löbl I, Smetana A (Eds) Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Tenebrionoidea. Apollo Books, Stenstrup: 87–105.
- Hortal, J., Borges, P. y Gaspar, C. (2006), Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*, 75: 274-287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01048.x>

- Hotelling, H. (1933). Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology*, 24(6), 417–441. <https://doi.org/10.1037/h0071325>
- Howden, H. y Young, O. P. (1981). Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, distribution and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contr. Amer. Ent. Inst.* 18 (1): 1-204.
- Hsieh, T. C., Ma, K.H., y Chao, A. (2016). *iNEXT*: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.
- Hudson, L. N., Newbold, T., Contu, S., Hill, S. L., Lysenko, I., De Palma, A., Phillips, H. R., Senior, R. A., Bennett, D. J., Booth, H. *et al.* (2014). The PREDICTS database: a global database of how local terrestrial biodiversity responds to human impacts. *Ecol. Evol.* 4: 4701–4735.
- Human, H. y Nicolson, S. (2003). Digestion of maize and sunflower pollen by the spotted maize beetle *Astylus atomaculatus* (Melyridae): is there a role for osmotic shock?. *J. Insect Physiol.*, 49: 633–643.
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z. *et al.* (2007). “A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation,” *Science*, vol. 318, no. 5858, 1913–1916.
- Huston, M. A. (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81–101. doi: 10.1086/283366
- IAvH. (2015). Caracterización biótica del complejo de páramos Cruz Verde Sumapaz en jurisdicción de la CAM, CAR, CORMACARENA, CORPORINOQUIA Y LA SDA. Subdirección de Servicios Científicos y Proyectos Especiales Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Bogotá, D.C. 1222.
- Ibañez-Jácome, L. A. y Granadillo-Cuello, J. A. (2014) La importancia de la entomofauna en los ecosistemas de páramo. *Revista de Semilleros de investigación*.
- Imes, R. (1992). *The Practical Entomologist: An introductory guide to observing and understanding the world of insects*. Simon & Schuster Building, New York.
- Irmeler, U., Klimaszewski, J. y Betz, O. (2018). Biology of Rove Beetles (Staphylinidae). Canadá, Springer, pp 1-4: 47-63.
- Jain, M. y Balakrishnan, R. (2011), Microhabitat selection in an assemblage of crickets (Orthoptera: Ensifera) of a tropical evergreen forest in Southern India. *Insect Conservation and Diversity*, 4: 152-158. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00118.x>
- Jenkinson, D. Powelson, D. y Wedderburn, R. (1976). The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. III. The relationship between soil biovolume, measured by optical, microscopy and the flush of decomposition by fumigation. *Soil Biol. Biochem.* 8: 189-202
- Jiménez, Q., Rojas, V., Rojas, F. y Rodríguez, L. (2002). Árboles maderables de Costa Rica. Ecología y silvicultura. Cartago, CR, Editorial Tecnológica de Costa Rica.

- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 151–161.
- Jirón, L. F. y Vargas, R. G. (1986). La entomología en Costa Rica: una reseña histórica. *Revista "Quipu" de Historia de la Ciencia*, 3(1): 67-77.
- Jolivet, P. (1988). Food habits and food selection of Chrysomelidae: bionomic and evolutionary perspectives. In: Jolivet P, Hsiao TH (Eds) *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1-24. doi: 10.1007/978-94-009-3105-3\_1
- Jolivet, P. y Hawkeswood, T. J. (1995). Host plants of Chrysomelidae of the world. London: Backhuys Publ; p. 281
- Jones, R. W., Illescas-Riquelme, C., López-Martínez, B., Bautista-Martínez, N. & O'Brien, C. W. (2019). Emergent and possible invasive pest species of weevils in México. *Florida Entomologist*, 102(3): 480-485. URL: <https://doi.org/10.1653/024.102.0302>
- Johnson, D. M. (2004). "Source-sink dynamics in a temporally, heterogeneous environment". *Ecology* (85): 2037-2045.
- Jones, R. W., O'Brien, C., Ruiz-Montoya, W. L. y Gomez-Gomez, B. (2008). Insect Diversity of Tropical Montane Forests: Diversity and Spatial Distribution of Weevils (Coleoptera: Curculionidae) Inhabiting Leaf Litter in Southern Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(1):128-139
- Jordal, B., Normark, B. y Farrell, B. (2000). Evolutionary radiation of an inbreeding haplodiploid beetle lineage (Curculionidae, Scolytinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 483–499.
- Jørgensen, P. M., Fuentes, A. F., Miranda, T., Cayola, L. (2015). Manual de trabajo: Proyecto Madidi, Inventario botánico de la Región Madidi.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363–375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427–2439.
- Jost, L. y González-Oreja, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56 (1-2), 3-14.
- Joy, N. (1932). Un manual práctico de escarabajos británicos, HF & G. Witherby, Londres.
- Jung, J. K., Kim, S. T., Lee, S. Y., Park, C. G., Park, J. K., y Lee, J. H.. (2012). Community structure of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) along an altitudinal gradient on Mt. Sobaeksan, Korea. *J. Asia-Pac. Entomol.*, 15: 487–494.
- Kerr, S. (1974). Theory of size distribution in ecological communities. *J.Fish. Res. Board Can.* (31): 1859-1862
- Kettlewell, B. (1973). *The Evolution of Melanism*, Clarendon, Oxford.

- Kevan, P. G. (1975). Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* (189): 723-726
- Kindt, R. y Coe, R. (2005). Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi, Kenya.
- Kinn, D. N. (1967). Notes on the life cycle and habits of *Digamasellus quadrisetus* (Mesostigmata: Digamasellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* (60): 862-865.
- Kinn, D. N. (1980). Mutualism between *Dendrolaelaps neodisetus* and *Dendroctonus frontalis*. *Environ. Entomol.* (9): 756 -758.
- Kinn, D. N. (1984). Life cycle of *Dendrolaelaps neodisetus* (Mesostigmata: Digamasellidae), a nematophagous mite associated with pine bark beetles (Coleoptera: Scolytinae). *Environ. Entomol.* (13): 1141-1144
- Kingsolver, J. G. (1983). 'Thermoregulatory strategies in *Colias* butterflies. I. The determinants of body temperature and flight activity : elevational patterns and mechanistic limitations. *Ecology*, 64: 534-546
- Kistner, D.H. (1979). Social and evolutionary significance of social insect symbionts. In: Herman, H.R. (Ed.), *Social Insects*. Academic Press, New York, pp. 340–413.
- Klimaszewski, J. (1984). A revision of the genus *Aleochara* Gravenhorst of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae, Aleocharinae). *Memories of the Entomological Society of Canada*, 129: 1-211
- Kromp, B. (1999). "Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement," *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74(1)–3: 187–228.
- Krooss, S. y Schaefer, M. (1998). The effect of different farming systems on epigeic arthropods: a five-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera: Staphylinidae) of winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 69: 121-133.
- Kruskal, J. B. (1964). Nonmetric Multidimensional Scaling: A Numerical Method. *Psychometrika*, 2: 115-129.
- Kukalová, P. (1991). Fossil history and evolution of hexapod structures, in CSIRO, *Insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers*, 2nd ed., Carlton: Melbourne Univ. Press, (1):141–179.
- Kukalová, P. y Lawrence, J. F.,(1993) Evolution of the hind wing in Coleoptera, *Can. Entomol.*, 125: 181–258.
- Kuschel, G. (1969). Biogeography and ecology of South American Coleoptera, p. 709-722. En: Fittkau, E. J., Illies, J., Klinge, H., Schwabe, G. H. y Sioli, H. (eds.). *Biogeography and ecology in South America*, v. 2. The Hague, Dr. W. Junk N.V. Publishers, *Monographiæ Biologicae*.

- Lanteri, A., Hernández, E. y Flores, G. (2017). A catalog of the type specimens of various families of Tenebrionoidea (Insecta: Coleoptera) housed at the "Museo de La Plata", Argentina.
- Larsen, T., Lopera, A. y Forsyth, A. (2006) Extreme Trophic and Habitat Specialization by Peruvian Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 60(4), 315–324.
- Lauer, W. (1979). La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales. En: CIFCA et al., (eds.), El medio ambiente páramo. Actas del seminario de Mérida, Venezuela. Ediciones Centro de Estudios Avanzados.
- Lauer, W. (1981). Ecoclimatological conditions of the paramo belt in the tropical high mountains. *Mountain research and development*, 1(34): 209–221.
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C. y Luizã o, R. C. C. (2011) The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biol Conserv* 144, 56–67. [doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021)
- Lawrence, J. y Newton, A. (1995). Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). pp. 779-1006 in: J. Pakaluk and S.A. Slipinski (eds.): Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Museum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Lawrence, F; Hastings, A. Seago, A. y Slipinski, A. (2010). Key Publisher: CSIRO Entomology, TRIN, Beetle Tree of Life Key. Lucid Key Server, <https://keyserver.lucidcentral.org/key-server/player.jsp?keyId=40>
- Lawton, J. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 28: 23-39.
- Laython, M. (2017). Los Coleópteros Acuáticos (Coleoptera: Insecta) en Colombia, Distribución y Taxonomía. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- Leal, C., Fagundes, M. y Neves, F. (2015). Change in herbivore insect communities from adjacent habitats in a transitional region. *Arthropod-Plant Interactions*. 9: 311-320. [10.1007/s11829-015-9362-3](https://doi.org/10.1007/s11829-015-9362-3).
- Leal, C., Silva, J., Souto, L. y Neves, F. (2016). Vegetation structure determines insect herbivore diversity in seasonally dry tropical forests. *Journal of Insect Conservation*. 20. [10.1007/s10841-016-9930-6](https://doi.org/10.1007/s10841-016-9930-6).
- Legendre, P., y Legendre, L. (1998). Numerical ecology. 2nd edn. Elsevier Science, Amsterdam, Netherlands.
- Leinas, H. y Fjellberg, A. (1985). Habitat structure and life history strategies of two partly sympatric and Closely Related, Lichen Feeding Collembolan Species. *Oikos*, 44(3), 448-458. [doi:10.2307/3565786](https://doi.org/10.2307/3565786)

León, O. y Vargas, O. (2009). Las especies invasoras: Un reto para la restauración ecológica. In *Restauración Ecológica en Zonas Invasadas por Retamo Espinoso y Plantaciones Forestales de Especies Exóticas*; Universidad Nacional de Colombia: Bogotá, Colombia; pp. 19–38.

León, O. y Vargas, O. (2011). Estrategias para el control, manejo y restauración de áreas invadidas por retamo espinoso (*Ulex europaeus*) en la vereda El Hato, Localidad de Usme, Bogotá D.C. *La Restauración Ecológica en la práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica*

Levey, B. (1984) Afreminae: a new subfamily of Anthicidae (Coleoptera) from southern Africa. *Entomologica scandinavica*, 15: 419-422.

Li, W. B., Liu, N. Y., Wu, Y. H., Zhang, Y. C., Xu, Q., Chu, J., Wang, S. Y., y Fang, J. (2017). Community composition and diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Yaoluoping National Nature Reserve. *Journal of Insect Science*, 17(6), 114. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iex081>

Lindquist, E. E. (1969). Mites and the regulation of bark beetle populations, pp. 389-399. In G. O. Evans (ed.), *Proceedings of the 2nd International Congress of Acarology, 19 -25 July 1967, Sutton Bonington, United Kingdom*.

Lindquist, E. E. (1970). Relationships between mites and insects in forest habitats. *Can. Entomol.*, (102): 978 -984

Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Holmiae, L. Salvii.*

Linzmeier, A. M. y Ribeiro-Costa, C. S. (2009) Spatio-temporal dynamics of Alticini (Coleoptera, Chrysomelidae) in a fragment of Araucaria Forest in the state of Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(2): 294–299. doi: 10.1590/S0085-56262009000200013

Linzmeier, A. M. y Ribeiro-Costa, C. S. (2013) Seasonal pattern of Chrysomelidae (Coleoptera) in the state of Paraná, southern Brazil. *Biota Neotropica*, 13(1): 1–10. doi: 10.1590/S167606032013000100018

Lima, J. D. N., Silva, V. C., Bianchi, V., Silva, P. y Maré, R. A. D. (2015). Estrutura e organização de assembleias de Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) em diferentes fitofisionomias no sul do Brasil. *Iheringia Ser Zoo.*, 105: 393-402. <https://doi.org/10.1590/1678-476620151054393402>

Listabarth, C. (1996). Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica*, 28:69–81

Llambí, L. (2015). Estructura, diversidad y dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-páramo: revisión de la evidencia en la Cordillera de Mérida. *Acta biol. Colombia.*, 20(3):5-19. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n3.46721>

Llorente-Bousquets, J., García-Aldrete A. N. y González-Soriano, E. (1996). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. CONABIO y UNAM, México.

- López-Gonzales, E. e Hidalgo, R. (2010). Escalamiento multidimensional no métrico. Un ejemplo con R empleando el algoritmo SMACOF. *Estudios sobre educación*. 18: 9-35
- López-Ríos, G. F. y Rosas-López, U. Y. (2002). El Herbario. Serie Apoyos Académicos. Texcoco, México: Universidad Autónoma de Chapingo.
- Lovei G. L., y Sunderland K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* 41: 231–256.
- Lozada, A., Fernández, I. y Trujillo, M. (2004). Lista Preliminar de los Coleópteros (Insecta, Coleoptera) de Topes de Collantes, Trinidad, Sancti Spíritus, Cuba. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) (34)*: 101-106
- Luna, A., López-Martínez, V., Pérez-De-la-O, N. B., Jiménez-García, D., Jones, W. R., Castañeda-Vildozola, A. y Ruiz-Montiel, C. (2017). "Actual and Potential Distribution of Five Regulated Avocado Pests Across Mexico, Using the Maximum Entropy Algorithm," *Florida Entomologist*, 100(1): 92-100.
- Luteyn, J. L. (1999). *Páramos, a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature*. Memoirs of the The New York Botanical Garden vol. 84, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Macan, T. T. (1977). The influence of predation on the composition of freshwater animal communities. *Biol Rev*, 52:45–70.
- Macedo, M. V., Flinte, V., Araujo, C. O., Silveira, L. F. L., Bouzan, A. M., Dufrayer, R., Viana, J. H., Araujo, R. O., Hentz, E. y Monteiro, R. F. (2016). Elevational ranges and local extinction risk of beetles occurring in the ‘Campos de Altitude’ in southeastern Brazil. *Oecologia Australis*, 20: 121–132.
- Machingambi, N., Roux, J., Dreyer, L. y Roets, F. (2018) Bark and ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae), their phoretic mites (Acari) and associated Geosmithia species (Ascomycota: Hypocreales) from Virgilia trees in South Africa. *Fungal Biol.*, 118(5-6): 472-83. [doi: 10.1016/j.funbio.2014.03.00](https://doi.org/10.1016/j.funbio.2014.03.00)
- Maddison, D. R., Baker, M. D. y Ober, K. A. (1999). Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae). *Systematic Entomology*, 24(2):103-138.
- Magurran, A. E. (2004). Measuring biological diversity. London: Blackwell Science Ltd.
- Malagón, D. y Pulido, C. (2000). Suelos del Páramo Colombiano. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá
- Mani, M. S. (1968). Ecology and Biogeography of High Altitude Insects, 528 pp. W. Junk, The Hague.
- Mani, M. S. (1974). Fundamentals of High Altitude Biology. New Delhi: Oxford & IBH Publishers. pp. 196.
- Mani, M. S. y Giddings, L (1980) Ecology and biogeography of high altitude insects. W. Junk, The Hague.

- Marquez-Luna, J. (2005). Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 37, 385 – 408.
- Marshall, G. A. K. (1922). On new genera and species of Neotropical Curculionidae. *Trans Entomol Soc Lond*, (1, 2): 181–224.
- Martinez, C. (2001). Primer registro de los géneros *Glipodes* y *Boatia* (Coleoptera: Mordellidae) para Colombia. *Entomotrópica: Revista internacional para el estudio de la entomología tropical*. 16 (3): 199-201
- Martínez, C. (2005). Introducción a los escarabajos Carabidae(Coleoptera) de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. Colombia.
- Martínez, C. y Ball, G. (2003). Los Platynini (Coleoptera: Carabidae) de Colombia *Biota Colombiana*. 4(2): 175- 186
- Maurer, B. A. y McGill, B. J. (2011). Measurement of species diversity. *In: Magurran, A. E. & McGill, B. J. (Eds.) Biological Diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press Oxford, pp. 55-65
- Maus, C., Mittmann, B. y Peschke, K. (1998). Host records of parasitoid *Aleochara Gravenhorst* (Coleoptera, Staphylinidae) attacking puparia of cyclorrhapheous Diptera. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 45: 231-254.
- Maveety, S. A., Browne, R. A. y Erwin, T. L. (2011). Carabidae diversity along an altitudinal gradient in a Peruvian cloud forest (Coleoptera). *ZooKeys*, 147: 651–666.
- Mazur, S. (1997). A world catalogue of the Histeridae (Coleoptera: Histeroidea). *Genus International Journal of Invertebrate Taxonomy (Supplement)*: 1-373.
- McKenna, D. D., Sequeira, A., Marvaldi, A. y Farrell, B. (2009) Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 106: 7083–7088
- McKenna, D. D., Shin, S., Ahrens, D., Balke, M., Beza-Beza, C., Clarke, D. J., Donath, A., Escalona, H. E., Friedrich, F., Letsch, H., et al. (2019). The evolution and genomic basis of beetle diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116 (49) 24729-24737. DOI: 10.1073/pnas.1909655116
- McKenna, D. D., A. L. Wild, K. Kanda, C. L. Bellamy, R. G. Beutel, M. S. Caterino, C. W. Farnum, D. C. Hawks, M. A. Ivie, M. L. Jameson, R. A. B. Leschen, A. E. Marvaldi, J. V. Mchugh, A. F. Newton, J. A. Robertson, M. K. Thayer, M. F. Whiting, J. F. Lawrence, A. Slipinski, D. R. Maddison & B. D. Farrell. (2015). The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology*, 40: 835–880
- Mejía, G. M. (1982). Contribución al conocimiento de la climatología colombiana. *Revista de geografía de la Universidad Nacional*, (3): 9–160.

- Mena-Vasconez, P. y Hofstede, R. (2006). Los páramos ecuatorianos. En Morales R., M., Øllgaard, B., Kvist, L.P., Borchsenius, F. y H. Balslev, H. (ed.), *Botánica económica de los Andes centrales* (pp. 91- 109). La Paz: Universidad Mayor de San Andrés.
- Méndez-Rojas, D., López-García, M. y García-Cárdenas, R. (2009). Diversidad de escarabajos (Coleoptera, Staphylinidae) en dos localidades del departamento del Quindío. *Boletín Científico Centro*.
- Méndez-Rojas, D., López-García, M. y García-Cárdenas, R. (2012). Diversidad de escarabajos (Coleoptera, Staphylinidae) en los bosques altoandinos restaurados de los Andes centrales de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 38 (1), 141-147.
- Meneses, R., Beck, S. y Anthelme, F. (Eds). (2015). *La Cordillera Real y sus plantas*. IRD & Herbario Nacional de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Milhomem, M. S., Mello, F. Z. V, Diniz, I. R. (2003) Técnicas de coleta de besouros copronecrófagos no Cerrado. *Pesq Agropec Bras.*, 38:1249-1256. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2003001100001>
- Millán, A., Sánchez-Fernández, D., Abellán, P., Picazo, F., Carbonell, J., Lobo, J. y Ribera, I. (2014). *Atlas de los coleópteros acuáticos de España peninsular*. Madrid. Gobierno de España.
- Miller, D. y Rabaglia, R. (2009). Ethanol and (-)- $\alpha$ -pinene: attractant kairomones for bark and ambrosia beetles in the southeastern US. *Journal of Chemical Ecology*, New York. 35 (4): 435–448.
- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K. et al. (2014) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346: 763–767.
- Moeck, H. (1970). Ethanol as the primary attractant for the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Entomologist*, Canada. 102: 985-994.
- Monasterio, M. (1980). Las formaciones vegetales de los páramos Venezolanos. En: Monasterio, M. (ed.). *Estudios ecológicos en los páramos*. Universidad de los Andes, Mérida: 47-92.
- Monasterio, M. y Sarmiento, L. (1991). Adaptive Radiation of Espeletia in the Cold Andean Tropics. *TREE*, 6: 387-391.
- Monmany-Garzia, A. C., Yu, M. y Zimmerman, J. K. (2018). Effects of vegetation structure and landscape complexity on insect parasitism across an agricultural frontier in Argentina. *Basic and Applied Ecology*, 29: 69–78. doi:10.1016/j.baae.2018.04.002
- Montes, C. y Ramírez-Díaz, L. (1978). Descripción y muestreo de poblaciones y comunidades animales y vegetales. Publicaciones de la Universidad de Sevilla. Sevilla
- Montes-Rodríguez, J. (2010). Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque en el nordeste antioqueño, Colombia. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Colombia.

- Montgomery, M. y Wargo, P. (1993). Ethanol and other host-derived volatiles as attractants for beetles that bore into hardwoods. *Journal of Chemical Ecology*, New York., 9 (2): 181-190.
- Mora-O, L. y Sturm, H (eds). (1994). Estudios ecológicos del páramo y del bosque alto andino cordillera Oriental de Colombia. Colección Jorge Álvarez Lleras 6:715 pp. Acad. Col. Ci. Exact. Fis. Nat.
- Morales-Castaño, I. y Amat-García, G. (2012). Diversidad de la artropofauna terrestre del páramo La Parada del Viento, Cordillera Oriental, Cundinamarca – Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, n 51, 211–216.
- Morales, J. y Sarmiento, L. (2002). Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo Venezolano. *Ecotropicos*, 15 (1): 99-110
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. Vol. 1. Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis SEA. 84 pp.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Numa P. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82, 1249-1261. <https://doi.org/10.7550/rmb.28802>.
- Moreno, C. E. y Halffter, G. (2001). On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.*, 38, 487-490
- Moret, P. (2003). Clave de identificación para los géneros de Carabidae (Coleoptera) presentes en los páramos del Ecuador y del sur de Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 29 (2): 185- 190
- Moret, P. (2005) Los coleópteros Carabidae del páramo en los Andes del Ecuador. Sistemática, ecología y biogeografía. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Gruppo Editoriale il Capitello. 306pp.
- Moret, P. (2009). Altitudinal distribution, diversity and endemism of Carabidae (Coleoptera) in the páramos of Ecuadorian Andes, *Annales de la Société Entomologique de France*, 45(4), 500-510, <https://doi.org/10.1080/00379271.2009.10697632>
- Moret, P. y Bousquet Y. (1995). Le sous-genre *Dercylus* (*Licinodercylus*) Kuntzen, 1912: Position systématique, révision des espèces et description de la larve (Carabidae, Dercylini). *The Canadian Entomologist*, 127:753-798.
- Morin, P. (2003). Community ecology. Blackwell Science, Malden, Massachusetts.
- Morón, M. A. (1990). The Beetles of the World, Part 10. Rutelini I. Sciences Nat, Compiègne, France.
- Morón, M. A. (1991). Los escarabajos fitófagos, un ejemplo de la riqueza biótica de Mesoamérica (Coleoptera: Scarabaeoidea). *G. it. Ent.* 5 (27): 209-218.
- Morón, M. A. (2003). Atlas de los Escarabajos de México. Vol. II. Argania Editio, Barcelona.

- Morrone, J. J. (1999). The species of Entiminae (Coleoptera: Curculionidae) ranged in America south of the United States. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM, serie Zoología* 70: 99–168
- Morrone, J. J. (2002). The Neotropical weevil genus *Entimus* (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae): Cladistics, biogeography, and modes of speciation. *The Coleopterists Bulletin*, 56: 501–513.
- Moser, J. C. (1975). Mite predators of the southern pine beetle. *Ann. Entomol. Soc. Am.* (68): 1113-1116.
- Moser, J. C y Roton, L. M. (1971). Mites associated with southern pine bark beetles in Allen Parish, Louisiana. *Can. Entomol.* (103): 1775 -1798
- Mosquera-Murillo, Z. y Sánchez-Vázquez, S. P. (2018). Inventario preliminar de la riqueza genérica y distribución de los coleópteros acuáticos del departamento del Chocó, Colombia. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, 21(1): 155-165. <https://dx.doi.org/10.31910/rudca.v21.n1.2018.674>
- Muona, J. (1993) Revisión de la filogenia, clasificación y biología de la familia Eucnemidae (Coleoptera). *Entomologica Scandinavica*
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2): 52- 62.
- Nardi, G. (2007). Nomenclatorial and faunistic notes on some world Aderidae (Coleoptera). *Zootaxa*, 1481: 21–34.
- Nascimento, E. (2013). The current status of knowledge on Lycidae Laporte, 1836 from Brazil (Insecta: Coleoptera). *Check List*. 9. 323-328. [doi: 10.15560/9.2.323](https://doi.org/10.15560/9.2.323)
- Navarrete, D. y Halffter, G. (2008). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers. Conserv.* 17(12): 2869–2898. [doi: 10.1007/s10531-008-9402-8](https://doi.org/10.1007/s10531-008-9402-8).
- Navarrete-Heredia, J. L. (2004). Catálogo de autoridad de Histeridae, Hydraenidae y Erotylidae (Coleoptera) de México. Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. México D. F.
- Navarrete-Heredia, J. L., Newton, A. F., Thayer, M.K., J. S., Ashe, J. S. y Chandler, D. S. (2002). Guía Ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México.
- Nekola, J. C. y White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*: 26, 867–878.
- New, T. R. (2007). Beetle and Conservation. *Journal of Insect Conservation*, 11 (1): 1-4
- Newton, A. F., Gutierrez, C. y Chandler, D. (2005). Checklist of the Staphylinidae (Coleoptera) of Colombia. *Biota colombiana* 6 (1): 1-72.

- Newton, A. F. y Peck, S. (1975). Baited pitfall traps for beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 29(1): 45-46.
- Newton, A. F. y Thayer, J. (1992). Current classification and family-group names in Staphyliniformia (Coleoptera). *Fieldiana: Zoology (New Series)*, 67: 1-9
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S. y Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol Conserv.*; 141: 1461-1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Nichols, E. y Gardner, T. A. (2011). Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In: Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ (eds) *Ecology and evolution of dung beetles*. Wiley-Blackwell, Oxford, pp 267–291.
- Niemela, J., Kotze, J. D., Ashworth, A., Brandmayr, P., Desender, K., New, T. et al. (2000). The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation* 4: 3–9
- Niemelá, J., Kotze, J. D., Venn, S., Penev, L., Stoyanov, I., Spence, J. et al. (2002). Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology* 17(5): 387- 401.
- Niño-Rojas, V. M. (2011). Metodología de la investigación: Diseño y ejecución. Primera Edición. Ediciones de la U. Bogotá, Colombia.
- Noriega, J., Palacio, J., Monroy, G. y Valencia, E. (2012). Estructura de un ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres sitios con diferente uso del suelo en Antioquia, Colombia. *Acta Biológica*, 34 (96): 43-54.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y. y Weiblen, G. D. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science*, 313: 115-118. doi: 10.1126/science.1129237
- Núñez, L. A. (2014). Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica (Tesis de doctorado). Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- Odum, E. P. (1950) Bird populations of the Highlands (North Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology* 31: 587–605
- Oliver, M., J. Velten y Word, A. (2000). Bryophytes as Experimental Models for the Study of Environmental Stress Tolerance: *Tortula ruralis* Desiccation-Tolerance in Mosses. *Plant Ecology*, 151: 73-84.
- Oliveros, D. (1999). Reconocimiento de insectos y arácnidos asociados a siete especies forestales durante la fase de vivero. Pasto, Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Agrícolas. Tesis Ingeniero Agroforestal.
- Oksanen, J., Blanchet, F. y Guillaume, K. R. (2014) Vegan: community ecology package. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Ortiz, L y Reyes, A. (2009). Páramos en Colombia. Un ecosistema vulnerable. Observatorio grupo de estudios en economía política y medio ambiente, Universidad Sergio Arboleda. Bogotá D.C., Colombia.

Ospina-Penagos, C. M. (2015). Interacción entre *Corthylus zulmae* Wood y hongos ambrosiales y su relación en la muerte descendente de árboles de *Alnus acuminata* HBK. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

Ottesen, P. S. (1980). Evolusjon av rufinisme hos 10pebiller (Coleoptera: Carabidae). 75 pp. Thesis University of Oslo

Ottesen, P. S. y Sømme, L. (1987) Adaptations to high altitudes in beetles from Tenerife. *Vieraea*, 17: 217–226.

Pakaluk, J. y Slipinski, S. A. (1995). Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoology PAN, Warszawa

Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. V. (2020). Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

Palomares-Pérez, M., Rodríguez-Vélez, B., Ayala-Zermeño, M. A., De la Cruz-Llanas, J. J., Mendoza-Castañeda, A. M., Sánchez-González, J. A., Arredondo-Bernal, H. C., y Córdoba-Ortiz, E. G. (2016). Aspectos biológicos y capacidad de depredación de *A Exochomus marginipennis* (LeConte) (Coleoptera: Coccinellidae) Sobre *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae). *Chilean journal of agricultural & animal sciences*, 32(2), 102-109. <https://dx.doi.org/10.4067/S0719-38902016000200003>

Park J., Park S. J y Park J. K.. (2013). The fauna of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in paddy fields, four Province, Korea. *J. Asia-Pac. Entomol.* 6: 249–253.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 37: 637–669. [10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100).

Pascoe, F. P. (1886). New Neotropical curculionidae—Part IV. *Ann Mag Nat Hist (Ser 5)*, 17: 415–428.

Paulian, R. (1988). *Biologie des Coléoptères*. Éditions Lechevalier, Paris.

Pearson, K. (1901) On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space. *Philosophical Magazine*, 2, 559-572.

Pedraza-Peñalosa, P., Betancur, J. y Franco-Rosselli, P. (2004). Chisacá. Un recorrido por los páramos andinos. Instituto de Ciencias Naturales e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Peters, R. (1983) The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press. Cambridge

- Pinzón-Navarro, S., Barrios, H., Múrria, C., Lyal, C. H. C. y Vogler, A. P. (2010). DNA-based taxonomy of larval stages reveals huge unknown species diversity in neotropical seed weevils (genus *Conotrachelus*): relevance to evolutionary ecology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(1): 281–293. [doi:10.1016/j.ympev.2010.02.022](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.02.022)
- Piñol, P. J., Martínez-Vilalta, J. (2006). *Ecología con números: una introducción a la ecología con problemas y ejercicios de simulación*. Bellaterra: Lynx, 2006. 440 p.
- Pizarro-Araya, J., Alfaro, F., Muñoz-Rivera, R., Barriga, J., Letelier, L. y Tirado, C. (2019). Distribución espacial de artrópodos en agroecosistemas de la cuenca del río Limarí (Región de Coquimbo, Chile). *Revista de geografía Norte Grande*, (72): 133-144. <https://dx.doi.org/10.4067/S0718-34022019000100133>
- Plaza, E. (1983) Mordellidae (Col.) de la provincia de Madrid. *Actas del I Congreso Iberico de Entomología*: 567–577.
- Pohl, G. R., Langor, D y W. Spence, J. (2007). Rove beetles and ground beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. *Biological Conservation*, 137 (2): 294-307
- Poinar, G. O. (1982). Sealed in amber. *Nat. Hist.* (91): 26 -32
- Pompeo, P. N., Oliveira-Filho, L. C. L., Borges, M., Mafra, A; Filho, O. y Baretta, D. (2017). Morphological diversity of coleoptera (Arthropoda: Insecta) in agriculture and forest systems. *Rev. Bras. Cienc. Solo*. 41.
- Pompeo, P. N., Oliveira-Filho, L. C. I., Klauberg-Filho, O., Mafra, A. L. , Baretta, C. y Baretta, D. (2016). Diversidade de Coleoptera (Arthropoda: Insecta) e atributos edáficos em sistemas de uso do solo no Planalto Catarinense. *Sci Agrar*.17:16-28. <https://doi.org/10.5380/rsa.v17i1.46726>
- Ponomarenko, A. G. (1973). Division of Coleoptera to suborders, in Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo “Voprosy paleontologii nasekomykh” (Readings Dedicated to the Memory of N.A. Kholodkovskii “Paleontology of the Insects”), Leningrad: Nauka, 78–89.
- Portilho, I. I. R., Crepaldi, R. A., Borges, C. D., Silva, R. F., Salton, J. C y Mercante, F.M. (2012). Fauna invertebrada e atributos físicos e químicos do solo em sistemas de integração lavoura-pecuária. *Pesq Agropec Bras.* ; 46: 1310-20. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2011001000027>
- Powell, J. (2009). “Coleoptera,” in *Encyclopedia of Insects*, H. Vincent Resh and T. Ring Cardé, Eds., p. 199, Academic Press, New York, NY, USA, 2nd edition.
- Prevedello, J. A., Vieira, M. V. (2010) Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodivers Conserv* 19,1205–1223
- Price, M. y Young, D. (2006). An annotated checklist of Wisconsin sap and short-winged flower beetles (Coleoptera: Nitidulidae, Kateretidae). *Insecta Mundi.*, 20:69-84.

Quesada O. C., Baena C. L., Linares C. J. E. y Morales T. C. (1999). Los herbarios como centros de documentación para el estudio y conservación de la biodiversidad. Encuentro medioambiental Almeriense: en busca de soluciones. Comunicación y Multimedia, Granada.

Quinteiro, T., Lopes, J., Martins, I. C. F. (2012). Diversidade de Carabidae (Coleoptera) amostrados em áreas de reflorestamento de mata ciliar e fragmento florestal, no Estado do Paraná. *EntomoBrasilis*; 5:217-222.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing.

Rafes, P. (1968). The role and significance of phytophagous insects in forests. Moscow: Science Pub. House.

Ramírez, M., Montoya-Lerma, J. y Armbrecht, I. (2009). Importancia de la heterogeneidad de hábitats para la biodiversidad de hormigas en los Andes de Colombia. *Acta Agronómica*, 58(2): 97-102.

Rangel-Ch., J. O. (1991). Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia. Tesis de Doctor. 349 pp. Universidad de Amsterdam, Amsterdam, Países Bajos.

Rangel-Ch., J. O. (1995). La diversidad florística en el espacio andino colombiano. En: Churchill, S., H. Balslev, E. Forero, J. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. pp. 187-206. The New York Botanical Garden. New York, USA.

Rangel-Ch., J. O. (2000). Catálogo florístico de los macizos de Chingaza y Sumapaz. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. 563-598. Instituto de Ciencias Naturales-Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá.

Rangel-Ch., J. O. (2000b). Clima de la región paramuna en Colombia. En: J.O.Rangel Ch. (ed.). Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna.

Rangel-Ch., J. O. (2004). Patrones de riqueza y diversidad en la flora paramuna. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 39(3-4): 307-314. Córdoba. Argentina.

Rangel-Ch., J. O. (2007). Colombia Diversidad Biótica V. La alta montaña de la serranía de Perijá. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales-CORPOCESAR. 492 pp. Bogotá.

Rangel-Ch., J. O., Cleef, A. M. y Arellano, H. (2008). La vegetación de los bosques y selvas del transecto del Sumapaz. En: Van der Hammen, T., Rangel-Ch., J. O. y Cleef, A. M. (eds). Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 7. La cordillera Oriental, transecto de Sumapaz: 695-798. Cramer, J. (BORNTRAEGER) Berlín-Stuttgart.

Rangel-Ch., J. O. y Franco, R. P. (1985). Observaciones fitoecológicas en varias regiones de vida de la Cordillera Central de Colombia. *Caldasia*, 14 (67), 211-249.

Rangel-Ch., J. O. y Lowy-C, P. D. (1993). Tipos de vegetación y rasgos fitogeográficos. En: Leyva, P. (ed.). Colombia Pacífico: 182-198. Fondo FEN- Colombia, Bogotá.

Rangel-Ch., J. O., Lowy-C, P. D. y Aguilar, P. M. (1997). *Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. Aproximación inicial*. Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de Vegetación en Colombia. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D. C.

Rangel-Ch, J.O., Sánchez, D. y Ariza, C. (1999). Fitosociología del páramo de Frontino. En: Velásquez-R., C. A., Parra, L. N., Sánchez, D., Rangel-Ch., J. O., Ariza, C. & Jaramillo, A.. Tardiglaciario y holoceno del norte de la cordillera Occidental de Colombia: 110-120 (Más anexos). Universidad Nacional de Colombia-COLCIENCIAS: 236 pp Medellín.

Rangel-Ch., J. O. y Sturm, H. (1994). *Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la artropofauna asociada en regiones paramunas de la cordillera Oriental*. Pp. 47–70. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, D. C., Colombia.

Reddy, M. V. y Venkataiah, B. (1990) Seasonal abundance of soil-surface arthropods in relation to some meteorological and edaphic variables of the grassland and tree-planted areas in a tropical semi-arid savanna. *Int J Biometeorol* 34: 49–59

Redolfi De Zan, L., Bellotti, F., D'Amato, D. y Carpaneto, G. M. (2014) Saproxilic beetles in three relict beech forests of central Italy: Analysis of environmental parameters and implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 328: 229–244.

Reichardt, H. (1977). A synopsis of the genera of neotropical Carabidae (Insecta: Coleoptera). *Quaestiones Entomologicae* 13: 346-493

Reinoso-Flórez, G., Villa-Navarro, F. y Losada-Prado, S. (2016). Artropofauna epigea del páramo Estambul (Tolima). *Colombia Biota Colombiana*, vol. 17 (2): 39-51

Reyes, T. (1987). Efecto del fuego sobre las comunidades de insectos de sabana. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

Ribeiro, S. P., Carneiro, M. A. A. y Fernandes, O. W. (1994) Distribution of Brachypnoea (Coleoptera:Chrysomelidae) in an altitudinal gradient in a Brazilian savanna vegetation. *Phytophaga* 6: 29–33.

Ribera, I. (1999). Evolución, filogenia y clasificación de los Coleoptera (Arthropoda: Hexapoda). *Bol. S.E.A.*, 26: 435-458

Ribera I. y Foster, G. N. (1992). Use of Coleoptera as biological indicators. *Elytron*. 20: 61-75.

Richards, P. (1984). The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. En R. M. Shuster (eds), *New Manual 01 Bryology* Vol. 1, J. Hattori Bot. Lab., Nichinan, pp. 1233-1270.

Ro's, M., Escobar, F. y Halffter, G. (2012). How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Divers. Dist.* 18: 377–389.

Roberge, J. y Angelstam, P. (2004). «Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool». *Conservation Biology* 18 (1): 76-85. [doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x).

Rodriguez-Barrios, J., Ospina-Torres, R., Gutierrez, J y Ovalle, H. (2007). Densidad y biomasa de macroinvertebrados acuáticos derivantes en una quebrada tropical de montaña (Bogotá, Colombia). *Caldasia* 29(2): 397-412

Rodriguez, W. y Navarrete-Heredia, J. (2014). Modificación de la necrotampa permanente (ntp-80) para la recolecta de estafilínidos necrófilos (Coleoptera: Staphylinidae) y aspectos metodológicos para estudios sistemáticos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)* 55, 147–152.

Rogers, L., Hinds, L. y Buschbom, R. (1976) A general weight vs length relationships for insects. *Ann. Entomol.Soc.Am.* 69: 387-389

Rojas-Zamora, Insuasty-Torres, O. J., Cárdenas, C. y Vargas, O. (2013) Reubicación de plantas de *Espeletia grandiflora* (Asteraceae) como estrategia para el enriquecimiento de áreas de páramo alteradas (PNN Chingaza-Colombia). *Revista de Biología Tropical* 61(1).

Roling, M. P. y Kearby, W. H. (1975). Seasonal flight and vertical distribution to Scolytidae attracted to ethanol. *Can. Entomol.* 107: 1315-1320.

Rosenzweig, M. (1995). *Species Diversity in Space and Time*, Cambridge University Press.

Ruffinelli, R. (1967). Insectos y otros invertebrados de interés forestal. *Silviculture, Uruguay* (17): 5–79.

Ruggiero, A. (2001). *Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica*. En J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (pp. 81–94). Ciudad de México: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.

Ruiz, M. B., Carrillo, J. G. y Torres-Mendez, J. L. (2012) Contribución al estudio de los aderidos Ibéricos (Coleoptera: Aderidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*. 51: 289–293.

Ruiz-Montiel, C., Illescas-Riquelme, C. P., Altamirano-Hernández, U. y Jones, R. W. (2015). Nuevos registros de picudos (Coleoptera: Curculionidae) afectando caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) en Veracruz, México. *SouthWestern Entomologist* 40: 427-432.

Saint- Germain, M., Buddle, C. M., L'arrivéé, M., Mercado, A., Motchula, T., Reichert, E., Sackett, T. E., Sylvain, Z. y Webb, A. (2007). Should biomass be considered more frequently as a currency in terrestrial arthropod community analyses?. *Journal of Applied Ecology*, 44: 330-339. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01269.x>

Saiz, F. (1980). Experiencias en el Uso de Criterios de Similitud en el Estudio de Comunidades. *Arch. Biol. Med. Exp.* 13: 387-402

Salamanca, S., Cleef, A. M. y Rangel-Ch., J. O. (1992). La vegetación del páramo en: S. Salamanca: La vegetación del páramo y su dinámica en el Macizo volcánico Ruiz-Tolima (Cordillera Central Colombiana). Análisis geográficos. Publicación del Instituto Geográfico Agustín Codazzi. (IGAC) 21:38-63. Bogotá.

Salomão, R. P., Pordeus, L. M., de Araujo-Lira, A. F. y Ianuzzi, L. (2018). Edaphic beetle (Insecta: Coleoptera) diversity over a forest-matrix gradient in a tropical rainforest. *J Insect Conserv* 22, 511–519 <https://doi.org/10.1007/s10841-018-0079-3>

Salt, G. (1954). A contribution to the ecology of Upper Kilimanjaro. *Journal of Ecology* 4: 375-423.

Sample, B., Cooper, R., Greer, R. y Whitmore, R. C. (1993). Estimation of insect biomass by length and width. *American Midland Naturalist*, 129 (2):234-240.

Samways, M. J. (2005) *Insect Diversity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

Sanabria, M., Armbrecht, I. y Gutiérrez, C. (2008). Diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en cinco sistemas productivos de los Andes Colombianos. *Revista Colombiana de Entomología* 34 (2), 217-223.

Sánchez-de-Jesús, H., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E. y Escobar, F. (2016). Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology* 31, 843–854.  
doi: <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0293-2>

Sanchez-Hernandez, G., Gomez, B., Delgado, L., Rodríguez-López, M. E, Chamé-Vazquez, E. R. (2018). Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia* 40(1), 144-160.

Sánchez-N, D. y Amat-García, G. (2005). Diversidad de la fauna de artrópodos terrestres en el humedal Jaboque, Bogotá-Colombia. *Caldasia* 27 (2): 311-329.

Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., Barrientos-Lozano, L., Jones, R. y Sandoval-Becerra, F. (2015). Análisis del nicho ecológico de Cryptocephalinae (Coleoptera: Chrysomelidae) en la Sierra de San Carlos, Tamaulipas, México. *Entomología Mexicana*. 2: 526-532.

Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., De-León-González, E. I., Rodríguez-De-León, I. R., Hernández-Hernández, L. y Barrientos-Adrián, K. Y. (2012) Efecto del disturbio en la vegetación sobre la composición de Coleoptera en un fragmento de matorral de Victoria, Tamaulipas, México. *Dugesiana*, 19(2): 49–56.

Sanchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S. y Jones, W. R. (2014). Diversity and altitudinal distribution of Chrysomelidae (Coleoptera) in Peregrina Canyon, Tamaulipas, México. *ZooKeys* 417: 103-132. <https://doi.org/10.3897/zookeys.417.7551>

Santiago-Fragoso, S. y Sandoval-Manrique, J. C. (2001). Coleópteros acuáticos y su relación con la dinámica fisicoquímica del Río Cuautla (Tramo Tetelcingo-Anenecuilco), Morelos,

Santos-Alves-Bastos, E., Dorval, A., Peres-Filho, O., Dias-De-Souza, M., Nunes-Marques, E., & Gomes-Da-Silva-Junior, J. (2018). Influence of ethanol concentration on Scolytinae (Coleoptera: Curculionidae) in a native forest in the municipality of Campo Verde - MT. *Idesia (Arica)*, 36(4): 51-59. <https://dx.doi.org/10.4067/S0718-34292018005002501>

Sarmiento, G. (1986). Ecological features of climate in high tropical mountains. pp. 11-45. En: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (eds.) (1986). High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.

Sarmiento, C., Cadena, C., Sarmiento, M., Zapata, J. y León, O. (2013). Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Schedl, K. E. (1940) Scolytidae, Coptonotidae y Platypodidae Mexicanos. *An. Esc. Nal. Cienc. Bio.*, México 1:317-377.

Schedl, K. (1951) Fauna Argentinensis, VI. 115 Beitrag. *Acta Zoologica Lilloana* 9: 283–292.

Schultz, J. (2005) *The Ecozones of the World*, Springer, Berlin Heidelberg New York.

Seeno, T. N. y Wilcox, J. A. (1982). Leaf Beetle Genera (Coleoptera; Chrysomelidae). *Entomography* 1(1): 221

Shao-Qian, Z., Che, L., C., Li, Y., Dan, L., Pang, H., Ślipiński, A. y Zhang, P. (2018). "Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species". *Nature Communications*. 9 (1): 205.

Segura, M. O. (2012). Coleoptera (Insecta) em sistemas aquáticos florestados: aspectos morfológicos, comportamentais e ecológicos [tese]. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos.

Seldon, D. y Beggs, R. (2010). The efficacy of baited and live capture pitfall traps in collecting large-bodied forest carabids. *New Zealand Entomologist*, 33: 30-37.

Sendoya, S. (2002). Caracterización de la estructura trófica de la comunidad de artrópodos asociados a la necromasa de *Espeletia grandiflora* (Humboldt y Bonpland) en el páramo El Granizo (Cundinamarca, Monserrate). Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá.

Sendoya, S. y Bonilla, M. (2005). La necromasa de *Espeletia grandiflora* como hábitat para la artropofauna del páramo. pp.197-224. En: Bonilla M. A. (ed.). Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera Oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Colección textos. UNIBIBLOS.

Serrahima, I. (2011) Catálogo provisional de los Mordellidae (Coleoptera) de Cataluña (España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 48: 375–381.

Shepard, R. (1962): The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function. *Psychometrika*, 27: 125-140, 219-246.

Shepard, W. y Chaboo, C. (2015). Beetles (Coleoptera) of Peru: A Survey of the Families. Dryopidae, Limnichidae, Lutrochidae, Psephenidae, and Ptilodactylidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 88. 163-166. [doi:10.2317/kent-88-02-163-166.1](https://doi.org/10.2317/kent-88-02-163-166.1).

Sheldon, R; Prahash, W y Sutcliffe, W (1972). The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 327-339

Shulke, R. H. y Murdock, L. L. (1983). Lipoxigenase trypsin inhibitor and lectin from soybeans: effects on larval growth of *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). *Environmental Entomology*, vol. 12, p. 787-791.

Silva, P. G., Mello, F. Z. V., Mare, R. A. (2011) Guia de identificação das espécies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) do município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotrop.*, 4: 329-345. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000400027>

Silva, R. A., Siqueira, G. M., Costa, M. K. L., Guedes-Filho, O., Silva, E. F. F. (2018). Spatial variability of soil fauna under different land use and managements. *Rev Bras Cienc Solo*; 42. <https://doi.org/10.1590/18069657rbc20170121>

Silva, R. J., Storck-Tonon, D. & Vaz-de-Mello, F. Z. (2016). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *J Insect Conserv* 20, 549–564. <https://doi.org/10.1007/s10841-016-9885->

Simmons, J. E. y Muñoz-Saba, Y. (eds.). (2005). Cuidado, manejo y conservación de las colecciones biológicas. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 288pp.

Sissa-Dueñas, Y. y Navarrete-Heredia, J. (2016). Composición y estructura de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en dos localidades de Santa María (Boyacá, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología* 42 (1), 59-68

Skole, D. y Tucker, C. (1994). «Tropical deforestation and habitat loss fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978-1988». *Science* 260 (5116): 1905-1910.

Slade, M., Mann, D. y Lewis, O. (2011). Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biol Conserv.*, 144: 166-74. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.011>

Slipinski, S. A., Leschen, R. A. y Lawrence, J. F. (2011). Order Coleoptera Linnaeus, (1758). pp 203-208. En: Zhang, Z.-Q. (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, 3148: 203-208

Smith, P. K., Krohn, R. I., Hermanson, G. T., Mallia, A. K., Gartner, F. H., Provenzano, M. D., Fujimoto, E. K., Goeke, N. M., Olson, B. J., & Klenk, D. C. (1985). Measurement of protein using bicinchoninic acid. *Analytical biochemistry*, 150(1): 76–85. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(85\)90442-7](https://doi.org/10.1016/0003-2697(85)90442-7)

Smith, S.M., Hulcr, J. (2015). *Scolytus* and other economically important bark and ambrosia beetles, pp. 495–532 In Vega FE, Hofsteer RW [eds.], *Bark Beetles: Biology and Ecology of Nave and Invasive Species*. Elsevier Inc., San Diego, California, USA

Sneath, P.H. y Sokal, R.R. (1973) *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. 1st Edition, W. H. Freeman, San Francisco.

Soininen, J., McDonald, R. y Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30: 3–12.

Solar, R. R. C., Barlow, J., y Ferreira, J. (2015). How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes. *Ecol Lett.* [doi:10.1111/ele.12494](https://doi.org/10.1111/ele.12494)

Somme, L. (1982). Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. *Comparative Biochemistry and Physiology* 73 A: 519-543.

Somme, L. (1989) Adaptations of terrestrial arthropods to alpine environments. *Biol. Rev.* 64: 367-407

Sorensen, T. (1948) A Method of Establishing Groups of Equal Amplitudes in Plant Sociology Based on Similarity of Species Content and Its Application to Analyses of the Vegetation on Danish Commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, 5: 1-34.

Sørensen, T. (1957). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons». *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 5 (4): 1-34.

Sousa-Souto, L., Santos, E., Figueiredo, P., Santos, A. y Neves, F. (2014). Is there a bottom-up cascade on the assemblages of trees, arboreal insects and spiders in a semiarid Caatinga?. *Arthropod-Plant Interactions*. 8. 581-591. [10.1007/s11829-014-9341-0](https://doi.org/10.1007/s11829-014-9341-0).

Spence, J. y Niemelä, J. (1994). Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and method. *Can. Entomol.*, 126: 881–894. doi:10.4039/Ent126881-3

Stebnicka, Z. (2001). A revision of the Neotropical species of Saproites Redtenbacher, 1858 (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). *Entomol. Abhand. Staat. Mus. Tierk. Dresden* 59 (7): 221-242.

Steyskal, G. C., Murphy, W. L. y Hoover, E. M. Eds. (1986). *Insects and mites: Techniques for collection and preservation*. U. S. Department of Agriculture, Miscellaneous.

Stewart, B. P. (2006). *The beetles of the Galapagos Islands, Ecuador: Evolution, Ecology and Diversity (Insecta: Coleoptera)*. National Research Council Canada

Suárez-Parra, V., Cely-Reyes G. E. y Forero-Ulloa, F. E. (2016). Validación de la metodología Corine Land Cover (CLC) para determinación espaciotemporal de coberturas: caso microcuenca de la quebrada Mecha (Cómbita, Boyacá, Colombia). *Biota Colombiana* 17 (1): 1-15. [doi: 10.21068/C2016v17r01a01](https://doi.org/10.21068/C2016v17r01a01)

Suárez-Villasmil, L., Bulla, L., Souki, M., Martínez, H. y Candia, R. (2012). Abundancia, Biomasa y Riqueza de los insectos y arañas en herbazales del Archipiélago Los Roques (Mar Caribe-Venezuela). *Métodos en Ecología y Sistemática Vol.* 7(1): 1-19

Stevens, G. C. (1992). The elevation gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140: 893-911.

Stork, N. E., McBroom, J., Gely, C. & Hamilton, A. J. (2015) New approaches to narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 112: 7519–7523.

Stork, N. E. y Blackburn, T. M. (1993). Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. *Oikos* 67: 483-489.

Stribling, J. (1986). World Generic Revision of Ptilodactylidae (Coleoptera: Dryopoidea). [doi: 10.13140/RG.2.2.23362.79040](https://doi.org/10.13140/RG.2.2.23362.79040).

Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U. y Zotz, G. (2002). Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *J. Trop. Ecol.* 18: 161-176

Sturm, H. (1978). Zur ökologie der andinen Paramoregion Biogeographica. *The Hague* 14: 1-12

Sturm, H. (1983). Zur Bodenfauna der andinen Paramoregion. *Amazoniana*, 8(1): 129-147.

Sturm, H. (1989). Beziehungen zwischen den Blüten einiger hochandiner Wollschopf Pflanzen (Espeletiinae, Asteraceae) und Insekten. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24(3): 137-155.

Sturm, H. (1990). Contribución al conocimiento de las relaciones entre los frailejones (Espeletiinae, Asteraceae) y los animales en la región del páramo Andino. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales*, XVII (67): 668-683

Sturm, H. (1998). The ecology of the Páramo region in tropical high mountains. Verlag Franzbecker: 286 pp. Hildesheim. Berlín.

Sturm, H. (2000). Insekten Gemeinschaften auf Riesen Rosettenpflanzen (Espeletiinae, Asteraceae) im Páramogürtel der tropisch andinen Hochgebirge – Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf: 15-22.

Sturm, H. y Rangel-Ch, O. (1985). Ecología de los páramos andinos. Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural. Biblioteca José Jerónimo Triana No.9. Edit. Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. VAIENTiNIS.

Sturm, H. y Rangel-Ch O. (1995). Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la artropofauna asociada en regiones paramunas de la Cordillera Oriental. En: Mora Osejo. L. E. & H. Sturm (eds). Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino. Cordillera Oriental de Colombia. Tomo I. Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras (6), 715p.

Sujayanand, G. y Karuppaiah, V. (2016). Aftermath of climate change on insect migration: A review. *Agricultural Reviews*.

Thormann, B. (2015). Biodiversity of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in a tropical montane rainforest ecosystem assessed with DNA barcoding. Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

Tirira, D. G. (2011). *Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador*. 2a edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador. Publicación Especial 8. Quito.

Tissiani, A., Mello, F. y Campelo-Júnior, J. (2017). Besouros rola-bostas das pastagens brasileiras e chave para identificação dos gêneros (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pesq Agropec Bras.*, 52:401-418. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2017000600004>

Tobón, A. (2011). Caracterización de la fenología floral de *Espeletia grandiflora* Humb. & Bonpl. en tres elevaciones en el Parque Nacional Natural Chingaza. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Javeriana.

Tobón, R. (1986). Insectos de los páramos: maravillas en la coevolución entre plantas y animales. *Boletín Cultural y bibliográfico*, 23(8): 333-42

Torres-Carvajal, O. (2007). Phylogeny and biogeography of a large radiation of Andean lizards (Squamata: Stenocercus). *Zoologica Scripta* 36:311-326.

Tóthmérész B. (1995). Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science* 6: 283-290.

Trejo, I. (1998). Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 210 pp.

Triplehorn, C.A. y N. F. Johnson. (2005). Borror and DeLong's introduction to the Study of insects. Thomson Brooks/Cole, USA

Troll, C. (1968). The cordilleras of the tropical Americas. In Troll, C (ed): Geo-Ecology of the mountainous Regions of the Tropical Americas . Colloquium Geogr.

UDFJC-SDA. (2010). Diagnóstico de las Áreas Rurales de Bogotá D.C. Tomo V Localidad de Sumapaz.

Ugland, K. I., Gray, J. S. y Ellingsen, K. E. (2003). The species–accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 72: 888-897. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x>

Umetsu, F., Metzger, J. y Pardinim, R. (2008) Importance of estimating matrix quality for modeling species distribution in complex tropical landscapes: a test with Atlantic forest small mammals. *Ecography* 31: 359–370. [doi:10.1111/j.2008.0906-7590.05302.x](https://doi.org/10.1111/j.2008.0906-7590.05302.x)

Van der Hammen, T. (2005). Zonal ecosystems of the West and East flanes of the Colombian Western Cordillera (Tatamá transect). Ecosistemas zonales en las vertientes Oeste y Este de la

cordillera Occidental colombiana (Transecto Tatamá). In: *Studies on Tropical Andean Ecosystems* 6: 935-972. J. Cramer (Borntraeger), Berlín-Stuttgart.

Van der Hammen, T. (2007). Zonal ecosystems of the West and East flanes of the Colombian Eastern Cordillera (Sumapaz transect). *Ecosistemas zonales de las vertientes Oeste y Este de la cordillera Central colombiana (Transecto Sumapaz)*. In: *Studies on Tropical Andean Ecosystems* 7. J. Cramer (Borntraeger), Berlín-Stuttgart.

Vanin, S. A. (1983). Revision of *Phaedropus* Schoenherr with notes on the male genitalia of Entimini (Coleoptera: Curculionidae: Leptopiinae). *Coleopterists Bulletin* 37: 283–298.

Vanin, S. A. e Ide, S. (2002). Classificação comentada de Coleoptera. *Monografías del Tercer Milenio, SEA*, 2: 193-205.

Vargas, O. (2013). Distribución de los páramos Andinos. pp: 39-57. En: Cortez-Duque, J., Sarmiento, O. *Visión socio ecosistémica de los páramos y la alta montaña Colombiana: Memorias del proceso de redefinición de criterios para la delimitación de los Páramos*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.

Vásquez-Cerón, A. (2012). Biodiversidad, agua y cultura en el páramo de Santa Inés. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Vásquez-Vélez, L. M., Bermúdez, C., Chacón, P., Lozano-Zambrano, F. H. (2010). Analysis of the richness of Staphylinidae (Coleoptera) on different scales of a sub-Andean rural landscape in Colombia. *Biodiversity Conservation* 19, 1917-1931.

Verberk, W. (2011). "Explaining General Patterns in Species Abundance and Distributions". *Nature Education Knowledge*. 3(10): 38 - 46

Villard, M. (2002). Habitat fragmentation: Major conservation issue or intellectual attractor. *Ecological Applications*, 12: 319-320. <https://doi.org/10.1890/1051-0761>

Villaseñor, J. L. (2015). ¿La crisis de la biodiversidad es la crisis de la taxonomía?. *Botanical Sciences*, 93(1): 03-14. <https://doi.org/10.17129/botsci.456>

Vojtech, N., Miller, S., Hrcak, J., Baje, L., Basset, Y., Lewis, O., Stewart, A. y Weiblen, G. (2012). Insects on Plants: Explaining the Paradox of Low Diversity within Specialist Herbivore Guilds. *The American naturalist*. 179. [doi: 351-62. 10.1086/664082](https://doi.org/10.1086/664082).

Vorontsov, A. (1967). Ierusalimov, and E. G. Mozolevskaya: The role of leaf-eating insects in forest biogeocenoses. *Zh. Ob. Biol.*, 28: 172–187

Wallace, F. L. y Fox, R. C. (1975) A comparative morphological study of the hind wing venation of the order Coleoptera, I, *Proc. Entomol. Soc. Washington*. 77(3): 329-354.

Wallace, F. L. y Fox, R. C. (1980) A comparative morphological study of the hind wing venation of the order Coleoptera, II, *Proc. Entomol. Soc. Washington*. 82(4): 609–654.

- Wardhaugh, C. W. (2014). The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: Uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 89. [doi:10.1111/brv.12094](https://doi.org/10.1111/brv.12094).
- Wardhaugh, C. W., Edwards W. y Stork N. E.. (2013). Variation in beetle community structure across five microhabitats in Australian tropical rainforest trees. *Insect Conserv. Divers.* 6, 463 – 472.
- Warner, R. E. & Negley F. B. (1976). The genus *Otiorhynchus* in American North of México (Coleoptera: Curculionidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 78: 240-262.
- Wayne, K., Forbes, M. R. y Beaulieu, F. (2013). "Diversity and Host use of Mites (Acari: Mesostigmata, Oribatida) Phoretic on Bark Beetles (Coleoptera: Scolytinae): Global Generalists, Local Specialists?," *Annals of the Entomological Society of America* 106(3): 339-350. <https://doi.org/10.1603/AN12092>
- Werner, F. y Chandler, D. (1995) Anthicidae (Insecta: Coleoptera). Fauna of New Zealand.
- Werner, S. M.; Raffa, K. F. (2000). Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region Forest. *Ecology and Management* 139 (1-3): 135-155
- Wettstein, W. y Schmid, B. (1999). Conservation of arthropod diversity in montane Wetlands: effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36 (3): 363-373
- Wibmer, G. J. y O'Brien, C. W. (1986). Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America (Coleoptera: Curculionoidea). *Mem Am Entomol Inst*, 39: 1–563.
- Wielkopolan, B. (2016). Obrępalska-Stęplowska, A. Three-way interaction among plants, bacteria, and coleopteran insects. *Planta* 244: 313–332, <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2543-1>
- White, R. (1983). Peterson Field Guides: Beetles. Houghton Mifflin.
- Whitney, H. S. (1982). Relationships between bark beetles and symbiotic organisms on Bark Beetles in North American Conifers, Eds. J.B. Mitton and K.B. Surgeon. Univ. Texas Press, Austin, Texas. 183-211.
- Whittaker, R. H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Nature* 147: 250–260.
- Wilson, E.O. (1971). *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Wolda, H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47: 369–381. doi: 10.2307/3789
- Wood, S. L. (1982). The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae) a taxonomic monograph. Great Basin Naturalist Memoirs 6:1-1359.

Wood, S. L. (2007) Bark and ambrosia beetles of South America (Coleoptera: Scolytidae). Brigham Young University, M.L. Bean Life Science Museum, Provo, 900p.

Wood, S. L., Stevens, G. C. y Lezama, H. J. (1992). Los Scolytidae (Coleoptera) de Costa Rica: Clave de la subfamilia Scolytinae, Tribu Corthylini. *Revista de Biología Tropical* 40(3): 247-286.

Woodcock, B. A., Pywell, R. F., Roy, D. B., Rose, R. J. y Bell, D. (2005). Grazing management of calcareous grasslands and its implications for the conservation of beetle communities. *Biological Conservation* 125: 193-202.

World Conservation Monitoring Centre. (1992). Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources. Chapman & Hall, Londres.

Yate, E. (2010). Hacia la construcción de la cuenta del agua a nivel nacional. Informe. WAVES. DANE, IDEAM. Bogotá, Colombia.

Yu, X. D., Luo, T. H., Zhou, H. Z. y Yang, J. (2007). Distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) across a forest-grassland ecotone in southwestern China. *Environ. Entomol*, 36: 348–355

Zahradnik, J (1990). *Guía de los Coleópteros de España y de Europa*. Omega, Barcelona, 570.

Zaret, T. M. (1980). Predation and freshwater communities. Yale Univ Press, New Haven, London.

Zhang, S. *et al.* (2018). Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nat. Commun.* 9, 205

Zurita-García, M., Johnson, P. y Zaragoza-Caballero, S. (2014) Biodiversidad de Elateridae (Coleoptera) en México, *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1): 303-311. <https://doi.org/10.7550/rmb.31749> .

## 8. ANEXOS

**Anexo 1.** Registro de presencia-ausencia para las especies vegetales encontradas en el área de estudio (Vereda “El Destino”) y las coberturas establecidas. BF: *Bosque altoandino fragmentado*, ET: *Subpáramo*, PM: *Páramo medio*.

Género/Especie	ZONAS		
	BF	ET	PM
<i>Alnus</i> sp.	*		
<i>Ageratina</i> sp.	*	*	
<i>Arcytophyllum</i> sp.			*

<i>Baccharis</i> sp.	*	*	
<i>Bejaria</i> sp.		*	*
<i>Bidens andicola</i>	*	*	
<i>Bucquetia glutinosa</i>	*	*	*
<i>Calamagrostis effusa</i>			*
<i>Chusquea tessellata</i>			*
<i>Coriaria ruscifolia</i>	*	*	
<i>Cortaderia</i> sp.			*
<i>Digitalis purpurea</i>	*		
<i>Diplostephium phyllicoides</i>	*	*	*
<i>Disterigma</i> sp.			*
<i>Donae viscosa</i>		*	*
<i>Epidendrum zipaquiranum</i>		*	
<i>Espeletia grandiflora</i>			*
<i>Gentiana sedifolia</i>			*
<i>Gentianella corymbosa</i>		*	*
<i>Hypericum goyanesii</i>			*
<i>Hypericum mexicanum</i>			*
<i>Lycopodium</i> sp.			*
<i>Lupinus bogotensis</i>	*	*	
<i>Macleania rupestris</i>		*	*
<i>Passiflora mixta</i>	*		
<i>Paepalanthus alpinus</i>			*
<i>Pernettya prostrata</i>			*
<i>Phlegmariurus</i> sp.			*
<i>Puya goudotiana</i>			*
<i>Sabazia trianae</i>	*	*	
<i>Stevia lucida</i>		*	

<i>Telipogon</i> sp.		*	
<i>Tibouchina grossa</i>	*	*	
<i>Trifolium</i> sp.	*	*	
<i>Weinmannia tomentosa</i>	*	*	