

**ECOLOGÍA TRÓFICA DE ARTRÓPODOS ASOCIADOS AL DOSEL DE UN BOSQUE  
ALTO ANDINO DE LA VEREDA EL COFRE, MUNICIPIO DE TOTORÓ, CAUCA,  
COLOMBIA**



**DIOMAR ESMERALDA CASILIMAS FAJARDO**

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
POPAYÁN  
2015**

**ECOLOGÍA TRÓFICA DE ARTRÓPODOS ASOCIADOS AL DOSEL DE UN BOSQUE  
ALTO ANDINO DE LA VEREDA EL COFRE, MUNICIPIO DE TOTORÓ, CAUCA,  
COLOMBIA**



**DIOMAR ESMERALDA CASILIMAS FAJARDO**

Trabajo de grado como requisito parcial para optar al título de  
Biólogo

Directora

**GISELLE ZAMBRANO GONZÁLEZ MSc.**

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
POPAYÁN  
2015**

**Nota de aceptación:**

---

---

---

---

---

---

---

---

---

**Giselle Zambrano González MSc.**  
**Directora**

**Fecha de sustentación: Popayán,**

**de 2015**

## RESUMEN

Las comunidades de artrópodos se caracterizan por cumplir funciones ecológicas importantes, puesto que contribuyen en procesos de polinización y descomposición, afectan procesos como la fotosíntesis y evapotranspiración por la alteración del follaje al consumirlo. Debido a lo anterior, se evaluó la ecología trófica de artrópodos asociados al dosel de un bosque alto andino en estado sucesional secundario temprano, que se encuentra a una altitud entre los 2900 hasta los 3300 m.s.n.m. en la vereda el Cofre, municipio de Totoró, Cauca. Las colectas se hicieron entre diciembre de 2013 y junio de 2014. Se implementaron seis técnicas de muestreo en cinco especies vegetales con diez replicas cada una. Estas fueron: trampas Van someren Rydon, de caída, malaise, de luz blanca y luz oscura, muestreo en musgos, líquenes y colecta manual en bromelias, troncos y follaje. Se colectaron 42243 individuos agrupados en 24 órdenes, distribuidos en 155 familias y 22 gremios tróficos. Los descomponedores fueron dominantes con 53.23%; seguido por los nectarívoros (19.21%). Se encontraron artrópodos pertenecientes a otros gremios como: hematófagos, coprófagos, omnívoros, micetófagos, depredador-saprófago, nectarívoro-carroñero, con porcentajes por debajo del 1%. Las trampas de caída mostraron una mayor riqueza de gremios donde dominaron los organismos con hábitos carroñeros (29.07%) seguidos de nectarívoros (15.16%) y saprófagos. El follaje fue el microhábitat que presentó la mayor riqueza de gremios en este dominaron los carroñeros (29.45%), nectarívoros (18.98%) y saprófagos (12.04%). Todas las especies vegetales trabajadas presentaron igual riqueza de gremios. Las familias de artrópodos con mayor disponibilidad de presas pertenecen al orden Aranae y las familias más vulnerables por tener un gran número de predadores fueron Entomobryidae y Thripidae. Por último se construyó una red trófica general de organismos de dosel de este bosque el cual tuvo en total 1453 enlaces, distribuidos entre 228 nodos.

**Palabras clave:** Gremio trófico, Red trófica, alto andino, Totoró, artrópodos, dosel.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Dios y mi familia por darme las fuerzas y el apoyo necesario, para llevar a cabo mis estudios y culminar con éxito. A la Universidad del Cauca por darme la oportunidad de pertenecer a esta institución y permitirme formarme como profesional y persona; al grupo de docentes que a lo largo de la carrera compartieron sus conocimientos e historias de vida y me ayudaron a formarme académicamente, a construir un proyecto de vida y formarme como persona. A la profesora Giselle Zambrano González, por aceptar dirigir y apoyar en el desarrollo de este proyecto.

Al profesor Giovanni Varona, por permitirnos trabajar en su futura reserva.

A los Doctores Carlos Prieto y Víctor González Betancourt.

Al Magister Alexander Sabogal por la colaboración en la identificación

A Catalina Fernández por sus recomendaciones Ana María Bastidas por la colaboración con la identificación.

A Jorge por apoyarme desde el principio en el desarrollo de la idea y contribuir con el desarrollo y culminación de este trabajo. Por la colaboración en el proceso de identificación del material.

A los Auxiliares de Campo Luis López, Jhoy Fleming y Fabián por el apoyo y acompañamiento durante la fase de campo a Luisa y Nicolás por el apoyo en los trabajos complementarios durante las fases de campo.

A las fundaciones Rufford Small Grants e Idea wild, por la financiación del proyecto.

A todos los compañeros, amigos, amigas que a lo largo de la carrera compartieron sus experiencias y conocimientos conmigo.

Al doctor Yves Basset (STRI) por las sugerencias y recomendaciones.

A Ivon Bolaños y Mónica Ramírez por las sugerencias y recomendaciones realizadas.

## CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>5</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>9</b>
<b>1. JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>11</b>
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>12</b>
OBJETIVO GENERAL .....	12
OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	12
<b>3. MARCO TEÓRICO</b> .....	<b>13</b>
3.1. Redes tróficas y sus componentes. ....	13
3.2. Redes tróficas como herramienta de análisis en ecología. ....	13
3.3. Antecedentes .....	17
<b>4. METODOLOGÍA</b> .....	<b>20</b>
4.1. Área de estudio.....	20
4.2. Diseño de campo .....	21
<b>5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	<b>29</b>
5.1. Gremios tróficos y estructura trófica .....	36
5.2. INTERACCIÓN ARTRÓPODO-PLANTA-ARTRÓPODO (REDES TRÓFICAS) .....	41
5.3. Red trófica artrópodos de dosel.....	50
5.4. Eliminación de nodos red trófica general artrópodos de dosel (identificación de familias importantes).....	51
<b>6. CONCLUSIONES</b> .....	<b>59</b>
<b>7. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>62</b>

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. a. Matriz de interacciones. b. Estructura base de una red trófica, se ilustran los nodos y los vínculos. Fuente: (Giacomini <i>et al.</i> , 2007). .....	13
Figura 2. Ubicación de la zona de estudio vereda El Cofre, Finca Potrero del Río, Municipio de Totoró, Departamento del Cauca. Fuente: (IGAC, 2013) .....	21
Figura 3. Tipos de colectas empleadas en la colecta de artrópodos. A. Trampa malaise; B. Bromelia; C. Mcphail adaptada (Trampa de caída); D. Tronco descompuesto; E. Jameo; F. Musgo y Liquen; G. Trampa de luz oscura; H. Trampa de luz blanca; I. Van Someren-Rydon.(Fuente propia).....	26
Figura 4. Gremios tróficos más representativos por orden y familia. ....	29
Figura 5. Gráfica riqueza de gremios respecto al tipo de colecta.....	39
Figura 6. Riqueza de gremios tróficos respecto al microhábitat.....	40
Figura 7. Gráfica riqueza de gremios tróficos en cada especie vegetal. ....	41
Figura 8. Imagen red trófica general de <i>Ilex pernervata</i> .....	45
Figura 9. Imagen red trófica general de <i>Freziera canescens</i> .....	46
Figura 10. Imagen red trófica general de <i>Persea mutisii</i> .....	47
Figura 11. Imagen red trófica general de <i>Podocarpus oleifolius</i> .....	48
Figura 12. Imagen red trófica general de <i>Weinmannia mariquitae</i> .....	49
Figura 13. Imagen red trófica general de artrópodos del dosel de un bosque en Totoró. ....	55

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies vegetales abundantes del estrato arbóreo inferior de un bosque alto andino, vereda el Cofre, Totoró.....	22
Tabla 2. Órdenes y familias de artrópodos presentes en el dosel de un bosque alto andino, con su respectivo gremio trófico, estado de desarrollo porcentaje y número de individuos. ....	30
Tabla 3. Grupos tróficos encontrados en el dosel del bosque alto andino. ....	38
Tabla 4. Variables para el análisis de las redes tróficas.....	44
Tabla 5. Valores promedio densidad y volumen de copa para cada especie vegetal. ...	44
Tabla 6. Variables análisis red trófica artrópodos de dosel. ....	56
Tabla 7. Correlaciones en análisis de regresión simple. ....	57
Tabla 8. Significancia del análisis de regresión simple para los grupos tróficos. ....	58

## INTRODUCCIÓN

Los insectos presentan una alta diversidad trófica y cumplen una función importante en los ecosistemas como herbívoros, parásitos, descomponedores, depredadores y polinizadores (Schoenly *et al.*, 1991), convirtiéndolos en organismos clave dentro del estudio de la dinámica ecosistémica. Muchos investigadores han sugerido que las interacciones bióticas entre parejas de especies juegan un rol mayor en la estructura ecológica y los patrones evolutivos en los sistemas naturales e impactados por la humanidad (Wootton, 1994). Tales interacciones bióticas pueden ser analizadas mediante los flujos de energía dentro del ecosistema, con la finalidad de entender cómo se encuentran estructurados tróficamente los individuos que componen el sistema.

Las redes tróficas son una representación gráfica de cómo se pasan los flujos de energía a través de los diferentes niveles tróficos y permiten observar las interacciones entre los organismos que hacen parte de ella. Al mismo tiempo se convierten en una herramienta útil en el momento de realizar estudios y análisis de cómo se encuentran organizados los ecosistemas. Puesto que la estructura de las redes ecológicas condiciona muchas de las funciones de los ecosistemas que éstas representan (Montoya *et al.*, 2001).

Debido a las complejas interacciones entre especies en las redes alimentarias la extinción de una especie puede dar lugar a una cascada de nuevas extinciones y por lo tanto causar cambios dramáticos en la composición de especies y los procesos del ecosistema (Borrvall and Ebenman, 2006). Considerando que los sistemas a menudo consisten en: un número de especies de gran tamaño y las interacciones entre las especies. Lo que hace que la complejidad de los sistemas ecológicos sea difícil de estudiar empíricamente. Por lo tanto, investigar las comunidades ecológicas dentro de un enfoque teórico, mediante modelos matemáticos y simulaciones, es una alternativa o un complemento a los estudios experimentales (Borrvall and Ebenman, 2006).

Las cascadas tróficas se definen como el efecto recíproco predador-presa que altera la abundancia, biomasa o productividad de una población, comunidad o nivel trófico a través de más de un vínculo en una red trófica (Pace *et al.*, 1999). Dichas alteraciones pueden ser consecuencia de cambios en las variables climáticas, destrucción o reducción del hábitat o por la intervención antrópica. Las redes ecológicas son frágiles ante perturbaciones que eliminan las especies más conectadas, y ocasionan gran número de coextinciones de otras especies del ecosistema (Montoya *et al.*, 2001). La identificación de grupos funcionales de artrópodos que son clave dentro de un ecosistema, son la base para el planteamiento de estrategias de conservación de diversos ambientes, enfocados no solo en espacios que albergan gran número de organismos sino también en la diversidad funcional que representa y el rol que cumple.

En muchos hábitats las comunidades de plantas determinan la estructura física del ambiente y además tienen una influencia considerable en la distribución de interacciones entre las especies animales (Tews *et al.*, 2004). Sumado a esto la complejidad creciente del hábitat genera una riqueza más alta de especies con muchas relaciones depredador-presa y que pueden concentrarse en sub-hábitats específicos, como estratos bien definidos de vegetación (Andramuno-Acero y Caraballo, 2012). Debido a esto y diferentes condiciones como densidad de follaje y factores abióticos como temperatura del aire, luz solar, humedad relativa, condensación del agua (Basset *et al.*, 2003) entre otros, es posible encontrar diferentes microclimas que a su vez condicionan la distribución de artrópodos y su preferencia hacia un determinado microhábitat de acuerdo a sus necesidades y la disponibilidad de los recursos.

## 1. JUSTIFICACIÓN

Los estudios de diversidad aparte de ser importantes por el aporte en cuanto a riqueza, distribución y abundancia de organismos son en la mayoría limitados en el momento de proporcionar información, debido a que se restringen a dar “listas” de organismos, sin tener en cuenta el rol que esa diversidad representa. Este trabajo se realizó con la intención de conocer y entender cómo la diversidad de organismos se encuentra estructurada tróficamente dentro del dosel de un bosque alto andino y por tanto reconocer la importancia de los mismos, debido a que el bosque alto andino es uno de los más amenazados en el país (Rangel-Ch., 2000).

Además, en Colombia hasta el momento se han realizado pocos estudios de estructura trófica en artrópodos terrestres, sin embargo aún no hay registros de estudios que a partir de la estructura trófica analicen la funcionalidad y los efectos que pueda causar en el ecosistema la alteración de su estructura.

## **2. OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Analizar la estructura trófica de la comunidad de artrópodos presentes en diferentes microhábitats del dosel de un bosque alto andino vereda el Cofre, municipio de Totoró, Cauca, Colombia.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

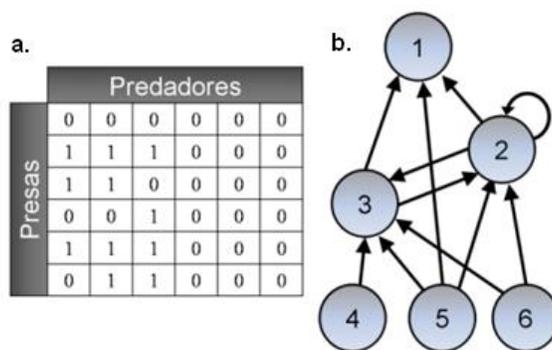
- Identificar las familias de artrópodos importantes dentro de la dinámica ecosistémica en los diferentes microhábitat del dosel de un bosque alto andino del municipio de Totoró, Cauca, Colombia.
- Identificar interacciones y familias raras (funcionalmente importantes) de artrópodos presentes en el dosel de un bosque alto andino.

### 3. MARCO TEÓRICO

#### 3.1. Redes tróficas y sus componentes.

En los diferentes tipos de ecosistemas del planeta, los organismos se encuentran estrechamente ligados y actúan recíprocamente, llevando a cabo la transferencia de energía alimenticia. Dicha transferencia inicia desde los organismos fotosintetizadores (plantas), a una serie de organismos con actividades de comer y ser comidos, formando así las cadenas alimenticias (Aburto *et al.*, 2010).

Las redes tróficas permiten observar las relaciones tróficas entre diversos grupos (especies-comunidades) dentro de un ecosistema (Figura 1a). Los elementos que componen una red son: nodos, que representan las especies o grupos de especies, generalmente simbolizados por círculos y los eslabones o vínculos que representan las relaciones entre nodos simbolizados por líneas (Figura 1b). El uso de flechas (flujos) permite observar la dirección en la que las interacciones ocurren, es decir indican quién se alimenta de quién.



**Figura 1.** a. Matriz de interacciones. b. Estructura base de una red trófica, se ilustran los nodos y los vínculos. Fuente: (Giacomini *et al.*, 2007).

#### 3.2. Redes tróficas como herramienta de análisis en ecología.

Una red trófica al ser una representación gráfica de cómo un ecosistema está constituido en un tiempo y espacio determinado, representa todas las posibles vías de alimentación de cada una de las especies que lo componen (Aburto *et al.*, 2010). Las

redes en general se caracterizan por una variedad de propiedades o métricas que se calculan al usar la estructura básica de una red, la cuantificación e interpretación de datos se hace mediante la implementación de topologías de las interacciones alimenticias, como densidad de enlaces y la conectancia, entre otros. Estas topologías se han desarrollado para el estudio y análisis de las redes, permiten determinar atributos muy generales de la red trófica; como la caracterización de la proporción o porcentaje de taxa, que caen dentro de un “nivel trófico” definido por una topología y la distribución de los vínculos entre taxa (Dunne, 2012). Las propiedades topológicas permiten evaluar modelos simples de la estructura de una red trófica (Dunne, 2012).

El análisis de redes permite obtener información de la estructura de los ecosistemas en tres niveles diferentes: individual, intermedio y de grupo, considera espacio y tiempo, que son factores principales para este tipo de estudios, ya que limitan la estructura y forma de red en que las diferentes especies pueden construir sus relaciones. Aporta información importante en las investigaciones acerca de las perturbaciones ocurridas en los ecosistemas como resultado de eventos naturales o inducidos por el hombre. Para el análisis en los niveles intermedio y de grupo se tienen en cuenta: las relaciones que van más allá de un solo grupo (intermedio) y medidas que describan de manera generalizada varios aspectos de la red (grupo). A nivel individual las medidas pueden describir la posición de una especie dentro de la red, así como su potencial efecto sobre otras especies de la misma. En este caso uno de los indicadores más importantes es el grado de centralidad, propiedad de la red en la que una especie ejerce un papel claramente central debido a que todas las demás están conectadas a ella, derivado de la centralidad la cual se define como el número de especies a las cuales una especie está directamente unida (Aburto *et al.*, 2010).

Además de la centralidad, otra serie de topologías que permiten realizar análisis a las redes tróficas son:

**Índice de centralización:** es una medida que permite identificar nodos que ejercen un papel clave o importante dentro de la red debido a que presentan una alta conectividad,

es decir un gran porcentaje de los nodos se encuentran asociados a él, lo que hace que la red tenga un nodo “principal” y se comporte como estrella (Velázquez y Aguilar, 2005), por lo tanto todas las conexiones van estar asociadas a un nodo que presenta alto grado de centralización.

**Coefficiente de clusterización o agrupamiento (CI):** Índice dado por la relación de pares de especies que comparten una presa común o depredador, también comparten un enlace trófico entre ellos (Giacomini *et al.*, 2007), por lo tanto son subgrupos de organismos relacionados entre sí, por compartir una fuente alimenticia, por ejemplo una planta, pero son presa del mismo depredador.

**Robustez:** Definida como la propiedad, que permite a un sistema mantener sus funciones a pesar de las perturbaciones internas o externas que puedan ocurrir (Kitano *et al.*, 2004; Képès, 2007)

**Densidad de conexiones:** Número promedio de enlaces por especie (Giacomini *et al.*, 2007).

$$D = \frac{L}{S}$$

**Grado de nodo (D):** Numero de nodos conectados directamente a un nodo particular. En una red trófica el grado de un nodo  $i$  ( $D_i$ ) es la suma de sus presas (grado de entrada,  $D_{in,i}$ ) y predadores (grado de salida  $D_{out,i}$ ):

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i} \quad (\text{Jordán, et al. 2006}).$$

**Enlaces totales (L):** Número total de enlaces o vínculos tróficos. (Giacomini *et al.*, 2007).

**Vulnerabilidad: ( $V_{i,m}, D_{out}$ )** Número de depredadores de una especie (Tylianakis, 2007; Espinoza-Olvera *et al.*, 2013).

**Conectancia (C):** En una red trófica se define como la fracción de todas las conexiones tróficas posibles, incluye el canibalismo (Dunne *et al.*, 2002b); es decir el número total de conexiones de la red dividido por el número total de conexiones en una red del mismo tamaño.

$$\text{a. } C = \frac{2L}{S(S-1)} \quad \text{b. } C = \frac{L}{S^2}$$

No tiene en cuenta canibalismo. b. Tiene en cuenta canibalismo

Para tipos de taxa, se tienen en cuenta los nodos basales (Bas) carentes de presa pero no de predador; los intermedios (Int) taxa con presas y predador y los nodos tope (Top) taxa con presa mas no predadores.

Las comunidades de artrópodos son consideradas como sistemas complejos porque presentan un gran número de interacciones en un área muy pequeña (Chen *et al.*, 1999). Los artrópodos son importantes en los sistemas naturales porque realizan funciones relevantes como herbívoros o depredadores, asimismo, son una fuente crucial de alimento para otros organismos (Price, 1975).

### **Cascadas tróficas.**

Las cascadas tróficas son interacciones fuertes dentro de las redes tróficas que influyen las propiedades del sistema. Pace *et al.* (1999) la definen como el efecto recíproco predador-presa que altera la abundancia, biomasa o productividad de una población, comunidad o nivel trófico a través de más de un vínculo en la red trófica. Schmitz, *et al.* (2004) la define como los efectos indirectos de los carnívoros en las plantas mediados por herbívoros.

La estructura de una red trófica media los efectos dramáticos de la pérdida de biodiversidad y las extinciones secundarias y en cascada; en el caso de la eliminación de nodos con bajas conexiones tróficas generalmente tiene efectos leves sobre la estructura trófica, mientras que al eliminar nodos con altas conexiones tróficas (alta

centralidad) el efecto es mayor, esto como resultado de ser un “nodo” funcionalmente importante (Dunne *et al.*, 2002a).

### **3.3. Antecedentes**

A nivel internacional las redes ecológicas han sido estudiadas y empleadas en el análisis de las interacciones, para entender mejor la dinámica del sistema. Entre los estudios realizados:

Wootton (1994) en “The nature and consequences of indirect effects in ecological communities” menciona que hay 5 tipos de efectos indirectos que ocurren en la naturaleza demostrados experimentalmente, además del uso de modelos de simulación. Indican que en los sistemas ecológicos los efectos son resultado de las variaciones en la abundancia de una especie que afecte de manera indirecta a otra, mediante la variación de la abundancia de especies intermediarias lo que se conoce como cadena de interacción o mediante la modificación de la interacción. Mas adelante Beckerman *et al* (1997) en su documento “Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain” evaluaron experimentalmente la dinámica de la cadena trófica, para analizar si los efectos indirectos de los depredadores en las plantas surgían como respuesta de poblaciones de herbívoros a variaciones en la densidad herbívoros o en el comportamiento.

En “Network Structure and Biodiversity Loss in Food Webs: Robustness Increases with Connectance” (Dunne *et al.*, 2002b), simularon la pérdida de nodos (bajo cuatro criterios) , en 16 redes tróficas de diversos ecosistemas, hubo mayor sensibilidad en las redes, al eliminar nodos altamente conectados, en cambio los poco conectados, por lo general tienen efectos leves, pero en muchas redes tróficas pueden llevar a extinciones secundarias dramáticas, al igual que al remover las especies mas conectadas al comparar con las eliminaciones realizadas al azar. De acuerdo con los resultados obtenidos las redes con los valores de conectancia mas altos mostraron ser mas robustas ante la eliminación de nodos.

Memmott *et al* (2005), en su trabajo titulado “Biodiversity Loss and Ecological Network Structure” resaltan las redes ecológicas, como herramienta ampliamente usada en investigaciones de ecología por proporcionar información sobre las conexiones o interacciones dentro de una comunidad, como un instrumento base para la aproximación a la investigación experimental y para enfocar los programas de conservación al estimar un factor importante, las interacciones entre especies. Factor que se ve alterado por la caza, la destrucción del hábitat, la introducción de especies, entre otros y que por lo tanto “exige” conocer la estructura de la red para estudiar, analizar, interpretar y entender los efectos que tiene tal alteración.

En el mismo año Quince *et al* (2005) en “Deleting species from model food webs” analizaron mediante un modelo matemático los efectos de la pérdida de especies en una red trófica, con ayuda de varias redes se estudió la dinámica al borrar especies. Los resultados mostraron que la eliminación de nodos altamente conectados conlleva a un mayor número de extinciones y que el desarrollo de un índice de especie clave sería efectivo al predecir la importancia de las especies basales.

Poco después Petchey *et al* (2008) en el trabajo titulado “Trophically Unique species are vulnerable to cascading extinction”, analizaron el efecto que generan las extinciones secundarias en la diversidad trófica, concluyendo que las extinciones secundarias reducen la diversidad de los roles tróficos que juegan las especies.

Aburto *et al* (2010) publicaron un artículo “Redes Ecológicas, una herramienta de estudios ecosistémicos” en el cual abordan las redes como herramienta, resaltando los niveles en los cuales se puede realizar un estudio, además de algunas medidas útiles en el momento de estudiar y analizar estos instrumentos de trabajo.

Para Colombia se han realizado estudios de redes tróficas en ecosistemas acuáticos, por ejemplo Navia *et al* (2010) en “Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia” mediante

revisión de contenido estomacal definieron las relaciones para construir una red trófica con el fin de evaluar la función ecológica de elasmobranquios con ayuda de algunas topologías como el índice de centralidad y grado de nodo, que permitieron observar que depredadores como tiburones al tener altos valores del índice de importancia topológica, eran especies claves debido a que su eliminación podría resultar en un alto número de extinciones secundarias.

Más adelante Navia *et al* (2012) en “Changes to Marine Trophic Networks Caused by Fishing” determinaron que debido a la pesca intensiva en el Golfo de Tortugas esta no solo afecta la estructura de la red trófica sino que además puede afectar la función de las especies, por tal razón decidieron eliminar nodos bajo dos criterios las especies de importancia comercial (camarones, pargo, carduma y plumuda) y especies topológicamente importantes, la eliminación de especies topológicamente importantes generó cambios en el valor de coeficiente de clusterización, la red mostró una resistencia al eliminar especies de importancia comercial pero no al eliminar las especies con alta conectividad (topológicamente importantes).

En el caso de (Gasca e Higuera, 2008) realizaron un estudio sobre “Artrópodos asociados al dosel de un robleal de *Quercus humboldtii* bonpl. (fagaceae) de la reserva bosque Macanal (Bojacá, Colombia)” determinaron la abundancia, distribución y composición de artrópodos, además de realizar la estructura trófica del dosel de este bosque. Los gremios tróficos con mayor número de representantes fueron descomponedores de materia orgánica y para el caso de las bromelias el más abundante fue colectores representado por la familia Chironomidae y los detritívoros por Entomobryidae y Blattidae.

Noriega *et al.* (2007) en “Dinámica estacional de la estructura trófica de un ensamblaje de Coleoptera en la Amazonia Colombiana” Buscaron entender los diferentes patrones de variación estacional de la estructura trófica del ensamblaje de Coleópteros en la Amazonia Colombiana, concluyendo que algunos roles tróficos están demarcados por la estacionalidad.

## 4. METODOLOGÍA

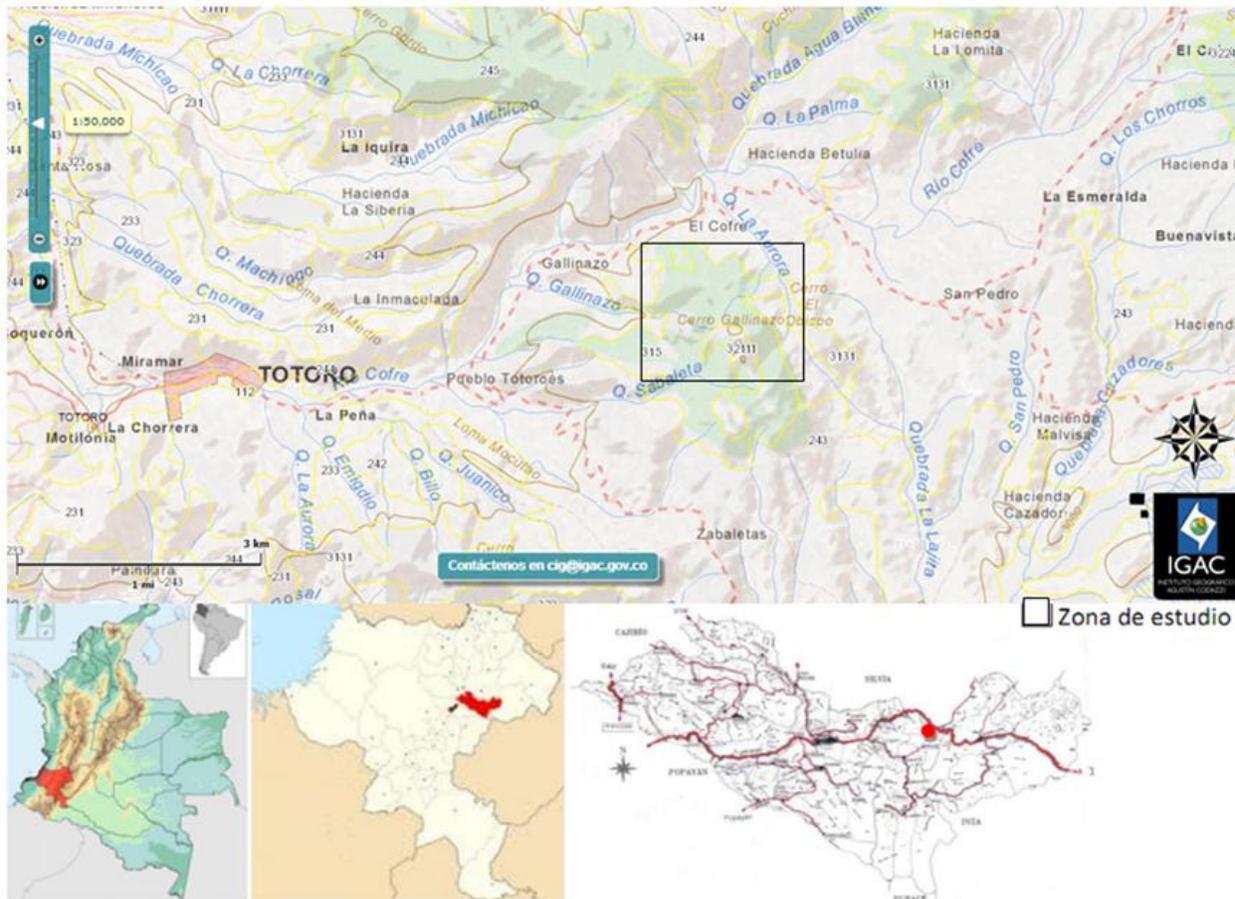
### 4.1. Área de estudio

La vereda El Cofre se encuentra ubicada en el municipio de Totoró y hace parte del resguardo indígena de Totoró. El municipio con coordenadas geográficas 2°30'N - 76°24'W, colinda por el norte con Cajibío y Silvia, por el este con Inzá, hacia el sur con el área en litigio entre los departamentos de Cauca y Huila, al igual que con Puracé y Popayán y por el oeste con una parte de Popayán y Cajibío. La mayor parte del territorio se caracteriza por ser montañosa con topografía que va desde ligera hasta fuertemente ondulada, escarpada y quebrada. El relieve hace parte de la cordillera central con pendientes que varían entre los 3 y 70 grados. Posee alturas desde los 1800 y por encima de 3400 m.s.n.m. La temperatura oscila entre los 8 y 14 °C. El municipio posee una precipitación promedio anual de 2000mm. Está influenciado por la subcuenca hidrográfica del río Cofre, afluente del río Cauca y a su vez principal fuente de servicios para la población residente. Sus suelos están formados a partir de cenizas volcánicas, las cuales descansan sobre rocas ígneas, andesitas, basaltos y diabasas; caracterizados por estar de bien a moderadamente drenados, presenta procesos erosivos evidentes en algunos sectores provocados por reptación, solifluxión y nichos de deslizamientos (Arcos, 2009).

La vereda el Cofre presenta una cobertura vegetal dentro del complejo Guanacas, Puracé, Coconucos correspondiente a Bosque muy húmedo montano bajo según la clasificación de Holdridge (Bmh-MB/T). Posee una importante riqueza biótica y ecosistémica por ser un área de contacto entre las biotas andinas y paramunas; presentándose así actividades extractivas que elevan significativamente la deforestación y la contaminación hídrica.

La zona de muestreo se ubica entre 2900 y 3300 m.s.n.m., en el cuadrante con coordenadas 2°30'50"N, 76°20'14"W y 2°31'44"N, 76°21'18"W (Figura 2). El área del bosque posee 7 ha. aproximadamente. La precipitación promedio anual es de 2000 mm con estacionalidad climática correspondiente a un estado bimodal, donde la mayor

precipitación se presenta en los meses de abril a mayo y la escasez de régimen de lluvias en los meses de noviembre a enero (Martinez, 2011). La zona presenta una humedad relativa entre el 79.3 y 83.1% con temperatura promedio anual entre 9 y 13°C. Este punto posee una pendiente entre 20 y 70%. El acceso es por la vía que conduce al municipio de Totoró.



**Figura 2.** Ubicación de la zona de estudio vereda El Cofre, Finca Potrero del Río, Municipio de Totoró, Departamento del Cauca. Fuente: (IGAC, 2013) .

#### 4.2. Diseño de campo

Se realizaron cinco salidas de campo, una cada treinta días. Las primeras cuatro fueron de trece días efectivos de muestreo cada una. Se distribuyeron los días de muestreo uniformemente para el montaje, desactivación de trampas y preparación del material para su posterior transporte e identificación en los laboratorios de la Universidad del

Cauca. Por último, la quinta salida fue de nueve días para coleccionar las últimas muestras y hacer el desmontaje total de las trampas. Previo a las salidas de campo se realizó una primera salida que fue de tres días donde se hizo el reconocimiento de la zona de estudio. Se muestreo bajo un criterio temporal en una estacionalidad climática bimodal (épocas de mayor y menor precipitación).

Se escogieron las cinco especies arbóreas mas dominantes de la zona de estudio propuestas por Arcos (2009) (Tabla 1). Quien plantea que en el bosque se presentan tres estratos arbóreos, pero debido al estado de sucesión secundaria temprana en que se encuentra, la mejor conectividad de dosel se da en el estrato arbóreo inferior que va desde los 5 hasta los 11 metros de altura.

**Tabla 1.** Especies vegetales abundantes del estrato arbóreo inferior de un bosque alto andino, vereda el Cofre, Totoró.

Familia	Especie	Nombre Común
<b>Theaceae</b>	<i>Freziera canescens</i>	Cerezo de monte
<b>Aquifoliaceae</b>	<i>Ilex pernervata</i>	Cobre blanco
<b>Cunoniaceae</b>	<i>Weinmannia mariquitae</i>	Encenillo
<b>Lauraceae</b>	<i>Persea mutisii</i>	Aguacatillo blanco
<b>Podocarpaceae</b>	<i>Podocarpus oleifolius</i>	Pino Colombiano

Por cada especie arbórea, se muestrearon diez arboles los cuales son las unidades de muestreo. Se escogieron teniendo en cuenta que tuvieran buena conectividad de copa y características dasométricas similares como el volumen y la densidad. El volumen se determinó con la fórmula  $(AltoDosel * (2/3)\pi) * ((AnchoDosel/2) * (LargoDosel/2))$  y la densidad del follaje tomada con ayuda de un densiometro (Cancino, 2006). En cada árbol se examinaron cuatro microhábitats correspondientes al follaje, bromelias, troncos en descomposición y musgos-liquenes. Adicionalmente para aumentar el esfuerzo de muestreo se instalaron trampas (Tabla 2) conservando el mismo rango de altura (8-10 m.), orientación y distribución equitativa entre las especies arbóreas. Se empleó la técnica de cuerda simple para acceder al dosel (Basset *et al.*, 2003).

### ***Tipos de colectas empleadas en la recolección de artrópodos:***

**Trampa aérea de intercepción de vuelo (Malaise):** En el dosel se pueden encontrar artrópodos activos en medio del follaje y las ramas. Para capturarlos se empleó una trampa aérea de intercepción de vuelo (Figura 3A). La trampa malaise se suspendió en las ramas más altas del dosel. Esta trampa consiste en cuatro paredes de tela de nylon de color blanco y negro. Se asemeja a una carpa pero con las entradas laterales abiertas y separadas por una pared central. En uno de sus extremos se ubicó un frasco de plástico colector que contuvo como sustancia letal alcohol al 70% (Gasca e Higuera, 2010). En total se usaron 25 trampas. Se trabajó en cinco árboles por especie arbórea donde se instaló una trampa por cada árbol, para un total de cinco por especie vegetal. Esta fue cambiada de árbol cada 30 días. Con un esfuerzo de muestreo de una trampa por árbol x cinco árboles por especie x cinco especies arbóreas x 30 días por árbol, para un total de 750 días.

**Colecta y revisión de bromelias de dosel:** Dado que las fitotelmas de las bromelias contienen reservas de agua y acumulaciones de hojarasca y materia orgánica en descomposición puede albergar una compleja comunidad de artrópodos (Gasca e Higuera, 2010). (Figura 3B). En la zona se registraron las denominadas bromelias tanque (*Tillandsia* sp.). Se tuvo en cuenta que fueran plantas con dimensiones similares (Diámetro 30-45 cm) y en un rango de altura determinado (30-40 cm). Además se revisó que no hubiese presencia de larvas de anuros para no afectar su población. Se colectaron 50 bromelias, una por cada individuo arbóreo muestreado, para un total de diez bromelias por especie. Con un esfuerzo de muestreo de 7 h. por bromelia x una bromelia por árbol x diez árboles por especie x cinco especies, para un total de 350 horas.

**Trampa de caída (Macphail adaptadas):** Es una botella plástica (Figura 3D) con una entrada en la mitad y en cuyo interior contuvo cebo (pescado descompuesto) y una sustancia letal (alcohol al 70%). Se instalaron en la parte superior, izquierda, derecha y centro del dosel. Se conservaron la mismas posiciones en todos los árboles (Álvarez et

*al.*, 2006). Se usaron cinco de estas trampas en cada árbol. Para un total de 250 trampas. Se instalaron en los puntos más extremos de los planos vertical, horizontal y medio. El esfuerzo de muestreo fue de 30 días efectivos por trampa x cinco trampas en cada árbol x diez arboles de cada especie x cinco especies, para un total de 7500 días.

**Colecta y revisión de troncos en estado de descomposición:** Se colectaron troncos en estado de descomposición (Figura 3D) bajo la clasificación hecha por Gasca e Higuera (2010). En la clasificación el estado 1 es el comienzo de la descomposición donde el tronco aún conserva su dureza y los hongos comienzan la colonización, en el estado 2 la corteza comienza a caerse, el 3 se caracteriza por la presencia de galerías en el interior del tronco, en el estado 4 el sub-cortex y la médula ya se encuentran completamente colonizados y en el estado 5 el tronco está completamente descompuesto. Una vez determinado si el tronco se encontraba en estado de descomposición se colocó dentro de una bolsa plástica para su posterior inspección y colecta de individuos. En total se muestrearon 50 troncos en descomposición uno por cada individuo arbóreo para un total de diez troncos por especie. Con un rango entre 20 a 80 cm, en cualquier estado de descomposición. El esfuerzo de muestreo fue de 2 h. por tronco x un tronco por árbol x diez árboles por especie x cinco especies, para un total de 100 horas.

**Jameo y colecta manual:** Consistió en usar la red entomológica (Figura 3E) pasándola varias veces por el follaje para capturar los artrópodos que estaban en tránsito. Además se colectó manualmente todo artrópodo que fuera visible y fácil de capturar (Gasca e Higuera, 2010). Se usó esta técnica en cada uno de los 50 árboles en los que se trabajó y se procuró hacer el muestreo a la misma hora. El esfuerzo de muestreo fue de 2 horas por árbol x diez árboles por especie x cinco especies, para un total de 100 horas.

**Colecta de líquen y musgo:** Se tomaron muestras de musgo y líquen (Figura 3F) en el dosel de 3x5 cm Se colectaron en puntos opuestos de los planos vertical, horizontal y medio. Para colectar los artrópodos asociados a este microhábitat cada muestra se

colocó dentro de una bolsa hermética y posteriormente se llevó a un embudo Berlesse por un lapso de 48 horas (Gasca e Higuera, 2010). Se tomaron en total 250 muestras de 3x5 cm, cincuenta por especie y cinco por individuo arbóreo trabajado. El esfuerzo de muestreo fue de 48 h. muestra x cinco muestras por árbol x diez árboles de cada especie; para un total de 2400 horas por especie.

**Trampas de luz:** Consistió en estructura cilíndrica que captura a los artrópodos atraídos por luz (Álvarez *et al.*, 2006). Se usaron de luz oscura (Figura 3G) y blanca (Figura 3H), alternando su instalación en los arboles. Se usaron 20 trampas de luz oscura y 20 de luz blanca en total. Se instalaron cuatro trampas de luz blanca y cuatro de luz oscura por cada especie arbórea. Se instalaron a la misma altura entre las ramas del dosel. El esfuerzo de muestreo fue de 13 horas cada trampa por árbol x cuatro árboles de cada especie x cinco especies, para un total de 260 horas.

**Van Someren-Rydon:** Tubo cilíndrico recubierto por un velo de color blanco (Figura 3I); en la boca inferior se colocó un plato ancho, en donde se adicionó el atrayente para los lepidópteros o dípteros que fue pescado descompuesto (Rydon, 1964). Se ubicaron 20 trampas en total, cuatro por cada especie arbórea. El esfuerzo de muestreo fue de 10 h cada trampa por árbol x cuatro árboles por especie x cinco especies, para un total de 200h.

La identificación a nivel de familia de los artrópodos colectados en cada micro hábitat estuvo apoyada mediante el uso de claves y descripciones de Serna (1996), Borror *et al.*, (1998; 1989). Los formícidos se identificaron a nivel de género. Se separaron los taxa dentro de cada familia bajo el concepto de morfoespecie (Beattle y Oliver, 1995).



**Figura 3.** Tipos de colectas empleadas en la colecta de artrópodos. A. Trampa malaise; B. Bromelia; C. Mcphail adaptada (Trampa de caída); D. Tronco descompuesto; E. Jameo; F. Musgo y Liquen; G. Trampa de luz oscura; H. Trampa de luz blanca; I. Van Someren-Rydon.(Fuente propia).

Para cada especie arbórea se realizó una red trófica y adicionalmente se realizó una red trófica general de artrópodos del dosel. Las interacciones se registraron de acuerdo a la revisión bibliográfica apoyada en Borrer *et al.* (1989) y Wolf (2006). Debido a que el nivel taxonómico trabajado es familia y a que dentro de una familia de artrópodos el tipo de alimentación puede variar, las interacciones son una aproximación teórica de las relaciones tróficas que pueden existir, sin embargo en el caso de los insectos y debido a la morfología del aparato bucal, esta característica y la información consultada permitieron realizar el registro de las interacciones, por ejemplo para el caso de la familia Cicadidae (Homoptera) tienen un aparato bucal diseñado para picar y succionar, adicionalmente de acuerdo con Wolf (2006) estos organismos suelen alimentarse de jugos de plantas como savia, lo que permitió plantear una relación trófica entre la familia Cicadidae y la especie vegetal donde fue encontrada. Todas las interacciones se registraron siguiendo el ejemplo anterior, razón por la cual las redes presentadas

son simplemente modelos que permiten analizar el comportamiento trófico entre las diferentes familias encontradas en el dosel, debido a que para tener un registro adecuado de las interacciones tróficas reales deben implementarse metodologías complementarias tales como revisión de contenido estomacal o realizar un registro directo de las interacciones mediante la construcción de terrarios o aislando los organismos y evaluando preferencias alimenticias, estos procesos permiten tener un registro acertado en cuanto a la dieta alimenticia, sin embargo requieren de largos periodos de tiempo de evaluación.

Una vez registradas las interacciones se construyó una matriz binaria por cada red realizada, donde se registraron las interacciones presa-depredador con 1 para presencia y 0 para ausencia. Se asignaron colores a cada gremio trófico trabajado y se tuvo en cuenta la abundancia de individuos de cada familia para el tamaño del nodo, para analizar más adelante si la abundancia tiene alguna relación con la estructura general de la red.

La construcción de las redes tróficas y cálculo de las variables se realizó con ayuda del programa Ucinet 6 Version 6.528 (Borgatti *et al.*, 2002). Ucinet es un software que dispone de distintas rutinas analíticas aplicables a estructuras en red y provee una plataforma para el manejo de datos y herramientas de transformación, para aplicar procedimientos de teoremas gráficos con un lenguaje algebraico interpuesto por matrices (Trujillo *et al.*, 2009). Por otra parte, la visualización de las redes es posible a través de NetDraw, que permite realizar grafos de estructuras reticulares usando distintos algoritmos para generar aquellos en segunda y tercera dimensión, además de facilitar la lectura de archivos matriciales generados por Ucinet y su transformación en gráficos (Trujillo *et al.*, 2009).

La eliminación de nodos se realizó para la red general donde se puede analizar la dinámica en el dosel; bajo cuatro criterios con la eliminación únicamente de nodos correspondientes a familias de artrópodos:

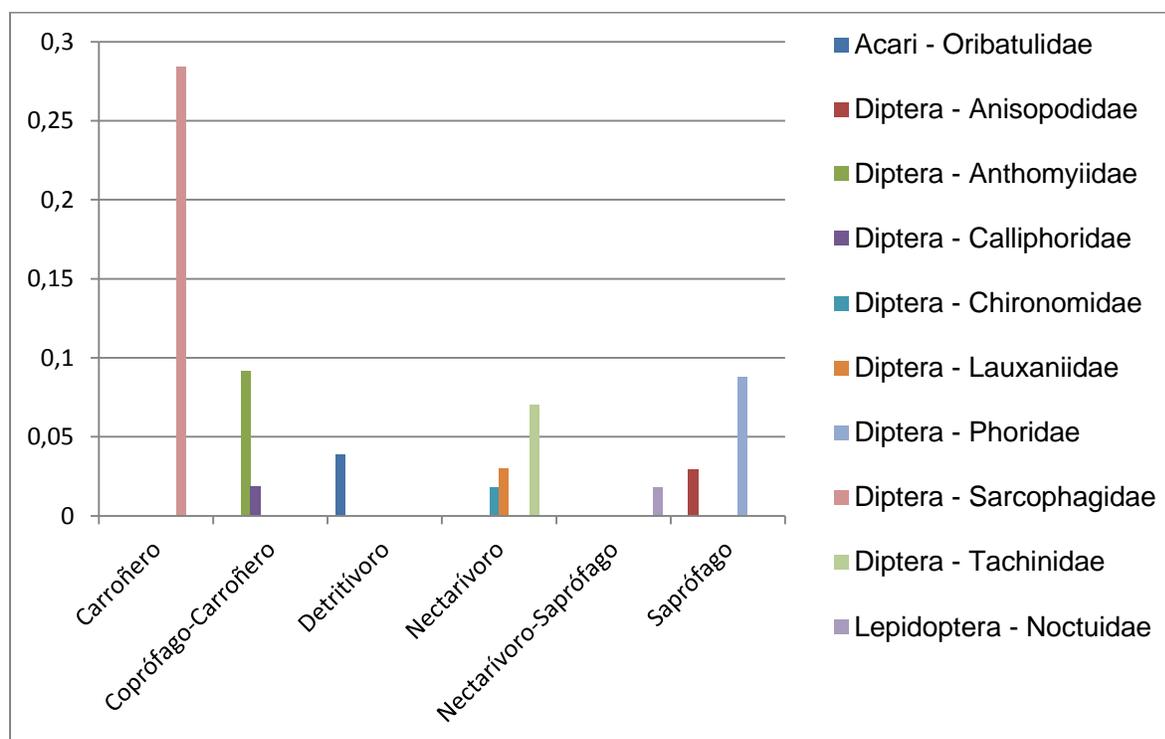
1. Los nodos con mayor grado (Out): es decir las familias de artrópodos con mayor número de presas (Clubionidae, Lyniphiidae, Anyphaenidae)
2. Los nodos con mayor grado (In): es decir las familias con mayor número de predadores (Entomobryidae, Caeculidae, Thripidae)
3. La familia más abundante que en este caso fue Sarcophagidae.
4. Las dos familias de artrópodos con hábitos herbívoros más abundantes, Chrysomelidae y Curculionidae.

Por último se realizaron tres análisis de regresión simple para evaluar cuál es el efecto de atributos dasométricos de las especies arbóreas como volumen o densidad de copa (Variables independientes) (Escobar, 2008) sobre la abundancia de gremios tróficos de artrópodos (Variables dependientes) en el microhábitat del follaje, esto se hizo con ayuda del paquete estadístico SPSS (Pardo y Ruiz, 2002). Para facilitar el análisis del efecto de los atributos dasométricos sobre la abundancia de los gremios tróficos estos se asociaron en grupos funcionales que se definen según su morfología y mecanismos para conseguir alimentos (Cummins *et al.*, 2005). Se determinaron tres grandes grupos basados en la clasificación de Gasca e Higuera (2008): herbívoros, descomponedores y entomófagos; lo anterior porque estos grupos son los que albergan mayor número de gremios y abundancia de artrópodos.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se encontraron 42243 individuos, en 24 órdenes de artrópodos distribuidos en 155 familias y agrupados en 20 gremios tróficos (Tabla 2) y dos grupos adicionales Indeterminado e inactivo correspondientes a organismos que no pudieron ser identificados debido a la poca información o al estado de desarrollo en el que se encontraban.

Las 10 familias de artrópodos con mayor número de individuos y su respectivo gremio son en su mayoría familias de dípteros, el mayor porcentaje lo tuvo Sarcophagidae (28.37%) con hábitos carroñeros, Anthomyiidae coprófago-carroñero con (9.15%) y Phoridae saprófago (9%) (Figura 4).



**Figura 4.** Gremios tróficos más representativos por orden y familia.

**Tabla 2.** Órdenes y familias de artrópodos presentes en el dosel de un bosque alto andino, con su respectivo gremio trófico, estado de desarrollo porcentaje y número de individuos.

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
Acari	Depredador	Adulto	Anystidae	0.03%	11
			Bdellidae	0.23%	99
			Caeculidae	0.40%	167
			Indeterminado	0.15%	65
		Larva	Caeculidae	0.002%	1
		Ninfa	Anystidae	0.002%	1
	Caeculidae		0.01%	5	
	Detritívoro	Adulto	Galumnidae	0.16%	66
			Indeterminado	1.23%	521
			Megeremaeidae cf.	0.005%	2
			Oribatulidae	3.86%	1630
	Ninfa	Oribatulidae	0.002%	1	
	Inactivo	Adulto	Indeterminado	0.02%	9
	Indeterminado	Adulto	Indeterminado	0.005%	2
Parasitoide	Adulto	Indeterminado	0.05%	21	
Aranae	Depredador	Adulto	Anyphaenidae	0.25%	105
			Caponiidae	0.002%	1
			Clubionidae	0.005%	2
			Hahniidae	0.005%	2
			Indeterminado	1.29%	544
			Linyphiidae	0.07%	30
			Oonopidae	0.002%	1
			Pholcidae	0.01%	3
			Salticidae	0.01%	6
			Theridiidae	0.04%	17
		Indeterminado	Anyphaenidae	0.02%	7
			Indeterminado	0.01%	6
		Inmaduro	Anyphaenidae	0.37%	158
			Hahniidae	0.002%	1
			Indeterminado	0.05%	20
			Linyphiidae	0.01%	6
			Pholcidae	0.005%	2
			Salticidae	0.03%	12
		Subadulto	Theridiidae	0.01%	4
			Anyphaenidae	0.17%	73
Hahniidae	0.002%		1		
Indeterminado	0.002%	1			

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
			Linyphiidae	0.03%	11
			Salticidae	0.02%	7
			Theridiidae	0.01%	5
			Titanoecidae	0.002%	1
			Inactivo	Huevo	Indeterminado
<b>Archaeognata</b>	<b>Detritívoro</b>	Adulto	Meinertellidae	0.002%	1
<b>Blattaria</b>	<b>Inactivo</b>	Huevo	Blattellidae	0.02%	9
	<b>Omnívoro</b>	Adulto	Blattellidae	0.19%	80
		Ninfa	Blattellidae	0.47%	200
<b>Colembolla</b>	<b>Detritívoro</b>	Adulto	Entomobryidae	1.04%	439
			Hypogastruridae	0.80%	340
			Indeterminado	0.002%	1
			Neanuridae	0.09%	37
			Paronellidae	0.03%	11
			Sminthuridae	0.06%	24
	<b>Saprófago</b>	Adulto	Isotomidae	0.03%	12
<b>Coleoptera</b>	<b>Carroñero</b>	Adulto	Tenebrionidae	0.02%	10
		Larva	Tenebrionidae	0.002%	1
	<b>Carroñero-Detritívoro</b>	Adulto	Cucujidae	0.08%	35
	<b>Coprófago</b>	Adulto	Scarabaeidae	0.16%	69
	<b>Defoliador</b>	Adulto	Cerambycidae	0.04%	15
			Chrysomelidae	0.35%	147
			Elmidae	0.005%	2
			Lagriidae	0.03%	11
			Ptilodactylidae	0.005%	2
			Larva	Chrysomelidae	0.03%
	<b>Depredador</b>	Adulto	Carabidae	0.32%	135
			Cleridae	0.89%	375
			Coccinellidae	0.002%	1
			Phengodidae	0.005%	2
			Pselaphidae	0.03%	11
			Rhizophagidae	0.005%	2
			Staphylinidae	0.32%	136
		Larva	Carabidae	0.04%	15
			Cleridae	0.22%	93
			Cleridae cf.	0.01%	3
<b>Detritívoro</b>	Adulto	Indeterminado	0.01%	4	
		Leiodidae	0.005%	2	

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
			Leiodidae cf.	0.002%	1
			Scydmaenidae	0.002%	1
	Fitófago	Larva	Indeterminado	0.01%	3
		Adulto	Curculionidae	0.27%	116
	Inactivo	Larva	Indeterminado	0.002%	1
		Pupa	Curculionidae	0.005%	2
	Indeterminado	Adulto	Indeterminado	0.01%	5
		Larva	Indeterminado	0.005%	2
	Micetófago	Adulto	Endomychidae	0.005%	2
			Erotylidae	0.002%	1
			Latridiidae	0.66%	278
	Nectarívoro	Adulto	Cantharidae	0.04%	18
			Elateridae	0.02%	7
			Indeterminado	0.002%	1
			Melyridae	0.002%	1
			Nitidulidae	0.23%	96
			Oedemeridae	0.22%	95
			Phalacridae cf	0.002%	1
	Larva	Cantharidae	0.04%	18	
	Saprófago	Adulto	Corylophidae	0.005%	2
	Xilófago	Adulto	Anobiidae	0.06%	26
Lymexylidae			0.002%	1	
Scolytidae			0.52%	221	
Larva		Curculionidae	0.09%	37	
		Indeterminado	0.005%	2	
		Oedemeridae	0.03%	11	
Dermaptera	Depredador	Adulto	Forficulidae	0.002%	1
		Ninfa	Forficulidae	0.01%	3
	Depredador-saprófago	Adulto	Labiduridae	0.03%	13
		Ninfa	Labiduridae	0.03%	13
Díptera	Carroñero	Adulto	Piophilidae	1.42%	598
			Sarcophagidae	28.29%	11951
		Larva	Sarcophagidae	0.08%	34
			Tachinidae	0.02%	8
	Coprófago-Carroñero	Adulto	Anthomyiidae	9.15%	3865
		Calliphoridae	1.83%	774	
	Depredador	Adulto	Anthomyiidae	0.002%	1
			Asilidae	0.01%	3
			Dolichopodidae	0.02%	7

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
			Indeterminado	0.002%	1
			Therevidae	0.01%	3
		Larva	Syrphidae	0.13%	53
	<b>Detritívoro</b>	Adulto	Drosophilidae	0.44%	184
			Indeterminado	0.002%	1
			Tipulidae	0.35%	148
		Larva	Chironomidae	1.07%	454
			Culicidae	0.02%	8
			Indeterminado	0.01%	6
			Muscidae	0.09%	37
			Psychodidae	0.005%	2
	Tipulidae	0.14%	59		
	<b>Fitófago</b>	Adulto	Cecidomyiidae	0.02%	10
			Psychodidae	0.22%	92
			Simuliidae	0.07%	29
		Larva	Tephritidae	0.005%	2
	<b>Hematófago-Fitófago</b>	Adulto	Culicidae	0.20%	84
	<b>Inactivo</b>	Pupa	Anisopodidae	0.03%	14
			Chironomidae	0.01%	3
			Culicidae	0.002%	1
			Indeterminado	0.005%	2
			Syrphidae	0.01%	3
			Tachinidae	0.01%	5
			Tipulidae	0.005%	2
	<b>Indeterminado</b>	Adulto	Indeterminado	0.02%	7
	<b>Nectarívoro</b>	Adulto	Acroceridae	0.002%	1
			Bibionidae	0.37%	155
Ceratopogonidae			0.38%	159	
Chironomidae			1.79%	755	
Empididae			0.08%	34	
Indeterminado			0.002%	1	
Lauxaniidae			2.96%	1252	
Lauxaniidaecf			0.01%	3	
Mycetophilidae			1.37%	579	
Syrphidae			0.39%	163	
Tabanidae			0.005%	2	
Tachinidae			7.00%	2957	
Tephritidae		0.38%	160		
Larva	Mycetophilidae	0.005%	2		

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
	<b>Nectarívoro-Saprófago</b>	Adulto	Muscidae	0.44%	187
			Xylophagidaecf	0.85%	357
	<b>Parasitoide</b>	Adulto	Pipunculidae	0.01%	6
	<b>Rizófago</b>	Larva	Bibionidae	0.03%	12
	<b>Saprófago</b>	Adulto	Anisopodidae	2.84%	1198
			Chloropidae	0.002%	1
			Otitidae	0.13%	57
			Phoridae	8.76%	3700
		Sciaridae	0.59%	251	
		Larva	Anisopodidae	0.05%	21
	Indeterminado		0.005%	2	
	Sciaridae		0.06%	27	
	<b>Embiidina</b>	<b>Detritívoro</b>	Adulto	Anisembiidae	0.02%
Indeterminado				0.002%	1
Ninfa			Anisembiidae	0.002%	1
<b>Hemiptera</b>	<b>Depredador</b>	Adulto	Ploiariidae	0.002%	1
	<b>Fitófago</b>	Adulto	Cercopidae	0.02%	8
			Cicadellidae	0.08%	34
			Cicadidae	0.02%	8
			Coreidae	0.13%	56
			Enicocephalidae	0.07%	29
			Indeterminado	0.005%	2
			Largidae	0.002%	1
			Lygaeidae	0.08%	33
			Membracidae	0.01%	3
			Miridae	0.21%	87
			Pentatomidae	0.09%	36
			Thyreocoridae	0.002%	1
		Pseudococcidae	0.11%	47	
		Psyllidae	0.05%	23	
		Ninfa	Cicadellidae	0.03%	11
			Coreidae	0.01%	4
			Indeterminado	0.005%	2
			Lygaeidae	0.04%	18
	Membracidae		0.002%	1	
Miridae	0.02%		7		
Pentatomidae	0.02%	7			
Indeterminado	0.005%	2			
Pseudococcidae	0.005%	2			

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
		Pupa	Indeterminado	0.002%	1
Hymenoptera	Inactivo	Pupa	Indeterminado	0.005%	2
	Indeterminado	Adulto	Indeterminado	0.005%	2
	Nectarívoro	Adulto	Apidae	0.22%	93
			Bethylidae	0.06%	25
			Braconidae	0.07%	30
			Halictidae	1.69%	716
			Ichneumonidae	1.10%	465
			Tenthredinidae	0.04%	15
			Vespidae	0.70%	297
	Omnívoro	Adulto	Formicidae	0.01%	6
	Parasitoide	Adulto	Ceraphronidae	0.18%	74
			Diapriidae	0.09%	37
			Encyrtidae	0.01%	6
			Eulophidae	0.02%	7
			Eupelmidae	0.01%	6
Figitidae			0.13%	54	
Proctotrupidae			0.05%	21	
Pteromalidae			0.02%	8	
Scelionidae			0.03%	12	
Torymidae			0.002%	1	
		Pupa	Ceraphronidae	0.002%	1
Isopoda	Detritívoro	Adulto	Armadillidae	0.04%	18
Lepidoptera	Defoliador	Larva	Indeterminado	0.02%	10
			Noctuidae	0.03%	12
			Nymphalidae	0.005%	2
	Fitófago	Adulto	Gelechiidae	0.13%	53
	Inactivo	Adulto	Arctiidae	0.06%	26
		Pupa	Indeterminado	0.01%	5
	Indeterminado	Adulto	Indeterminado	0.005%	2
	Nectarívoro-Saprófago	Adulto	Ctenuchidae	0.03%	11
			Geometridae	0.002%	1
			Indeterminado	1.91%	806
Noctuidae			1.76%	745	
Nymphalidae			0.11%	48	
Pyralidae			0.07%	28	
Sphingidae			0.01%	5	
Neuroptera	Depredador	Adulto	Chrysopidae	0.01%	5
			Coniopterygidae	0.01%	3

Orden	Gremio trófico	Estado de Desarrollo	Familia	Porcentaje de individuos	Número de individuos
			Hemerobiidae	0.11%	47
		Larva	Coniopterygidae	0.01%	4
		Larva	Hemerobiidae	0.002%	1
Opiliones	Depredador-Carroñero	Adulto	Cosmetidae	0.005%	2
		Adulto	Stygnommatidae	0.17%	71
	Ninfa	Stygnommatidae	0.12%	52	
	Inactivo	Huevo	Stygnommatidae	0.31%	130
Orthoptera	Defoliador	Adulto	Eumastacidae	0.01%	3
	Omnívoro	Adulto	Gryllidae	0.01%	5
Phasmatodea	Defoliador	Adulto	Phasmatidae	0.002%	1
Polydesmida	Detritívoro	Adulto	Paradoxosomatidae	0.005%	2
Pseudoscorpionida	Depredador	Adulto	Chernetidae	0.15%	63
		Adulto	Chernetidaecf	0.005%	2
		Ninfa	Chernetidae	0.01%	4
Psocoptera	Detritívoro	Adulto	Elipsocidae	0.05%	20
			Indeterminado	0.002%	1
			Lachesillidae	0.04%	17
			Pseudocaecillidae	0.09%	39
			Psocidae	0.24%	100
		Larva	Lachesillidae	0.005%	2
		Ninfa	Pseudocaecillidae	0.002%	1
			Psocidae	0.01%	5
Scolopendromorpha	Depredador	Adulto	Cryptopidae	0.05%	23
Siphonaptera	Hematófago	Adulto	Ceratophyllidae	0.02%	8
Spirobolida	Detritívoro	Adulto	Spirobolidae	0.18%	78
		Ninfa	Spirobolidae	0.01%	3
Thysanoptera	Defoliador	Adulto	Phlaeothripidae	0.002%	2
			Thripidae	0.18%	74
<b>Total general</b>				<b>100.00%</b>	<b>42243</b>

### 5.1. Gremios tróficos y estructura trófica

Se determinaron 22 gremios tróficos: fitófagos, defoliadores, saprófagos, detritívoros, xilófagos, carroñeros, parasitoides, coprófagos, micetófagos, rizófagos, omnívoros, nectarívoros entre otros. Dominaron los artrópodos con hábitos carroñeros (29.83%) representados por Diptera (Sarcophagidae, Piophilidae) y Coleoptera (Tenebrionidae). Los nectarívoros (19.18%) con Diptera (p.e. Tachinidae, Lauxaniidae, Chironomidae),

Hymenoptera (p.e. Halictidae, Ichneumonidae, Apidae) y Coleoptera (p.e. Oedemeridae, Elateridae, Nitidulidae). Los saprófagos (12.48%) compuestos por Diptera (p.e. Anisopodidae, Phoridae), Coleoptera (p.e. Corylophidae). Los detritívoros (10.13%) con Acarí (p.e. Oribatulidae, Galumnidae) su mayor representante, seguida por Diptera (p.e. Chironomidae, Tipulidae) y Colembolla (p.e. Entomobryidae, Hypogastruridae, Neanuridae, Paronellidae). Además se encontraron artrópodos con porcentajes inferiores al 1% correspondientes a los órdenes: Archeognata (Meinertellidae), Coleóptera (Leiodidae, Scydmaenidae), Embiidina (Anisembiidae), Isopoda (Armadillidae), Polydesmida (Paradoxosomatidae), Psocoptera (Elipsocidae, Lachesillidae) y Spirobolida (Spirobolidae).

También se encontraron algunos Coleoptera con hábitos Xilófagos (0.71%) (Anobiidae, Scolytidae). Los artrópodos depredadores (5.62%) representados por Aranea (Anyphaenidae, Linyphiidae, Theridiidae, Salticidae, Pholcidae, Hahniidae, Clubionidae, Titanoecidae, Caponiidae, Oonopidae), Coleoptera (Cleridae, Carabidae, Staphylinidae, Coccinelidae), Dermaptera (Forficulidae), Diptera (Syrphidae, Asilidae) (Tabla 3).

De acuerdo al tipo de colecta (Figura 5) se observa que la implementación de trampas Mcphail o de caída mostro una mayor riqueza de gremios con los organismos carroñeros (29.07%) como dominantes, seguidos por nectarívoros (15.16%), saprófagos (11.68%) y coprófago-carroñeros (10.78%). En cuanto a la revisión de musgo dominaron los detritívoros (6.69%) los gremios restantes presentan valores por debajo del 2% como los depredadores con 1.47%. La revisión de bromelias tuvo como dominante a organismos con hábitos detritívoros (1.48%), en las trampas Malaise con menos del 2% y con mayor proporción encontramos a los nectarívoros (1.95%). En cuanto a los métodos de colecta restantes manual, trampas de luz, revisión de troncos y trampas Van someren presentaron organismos de diferentes gremios pero con porcentajes por debajo del 1%.

Los ambientes con una alta heterogeneidad espacial ofrecen una mayor variedad de microhábitats que promueven el establecimiento de una gran variedad de especies con

distintos requerimientos (Begon *et al.*, 2006) . De acuerdo a los microhábitats muestreados (Figura 6) se observó que el follaje presentó mayor riqueza de gremios, donde dominaron los carroñeros con 29.45% (p.e. Sarcophagidae), seguido de los nectarívoros con 18.98% (p.e. Tachinidae, Lauxenidae), saprófagos con 12.04% (p.e. Phoridae, Anisopodidae) y coprófago-carroñeros con 10.91% (p.e. Anthomyiidae, Calliphoridae). En segundo lugar el musgo donde la riqueza de gremios estuvo representada en mayor proporción por artrópodos detritívoros 6.70% (p.e. Oribatulidae). Para el caso de las bromelias dominaron los detritívoros con 1.83% (p.e. Chironomidae) y depredadores con 1.78% (p.e. Anyphaenidae) y en cuanto a tronco la riqueza de gremios no superó el 1%, los detritívoros 0.28% (p.e. Entomobryidae), xilófagos 0.12% (p.e. Curculionidae) y depredadores con 0.09% (p.e. Cleridae).

**Tabla 3.** Grupos tróficos encontrados en el dosel del bosque alto andino.

<b>Gremio trófico</b>	<b>Porcentaje de individuos</b>
Carroñero	29.83%
Nectarívoro	19.18%
Saprófago	12.48%
Coprófago-Carroñero	10.98%
Detritívoro	10.13%
Depredador	5.62%
Nectarívoro-Saprófago	5.18%
Fitófago	1.72%
Xilófago	0.71%
Defoliador	0.69%
Omnívoro	0.69%
Micetófago	0.67%
Inactivo	0.62%
Parasitoide	0.60%
Depredador-Carroñero	0.30%
Hematófago-Fitófago	0.20%
Coprófago	0.16%
Carroñero-Detritívoro	0.08%
Depredador-Saprófago	0.06%
Indeterminado	0.05%
Rizófago	0.03%
Hematófago	0.02%
<b>Total general</b>	<b>100.00%</b>

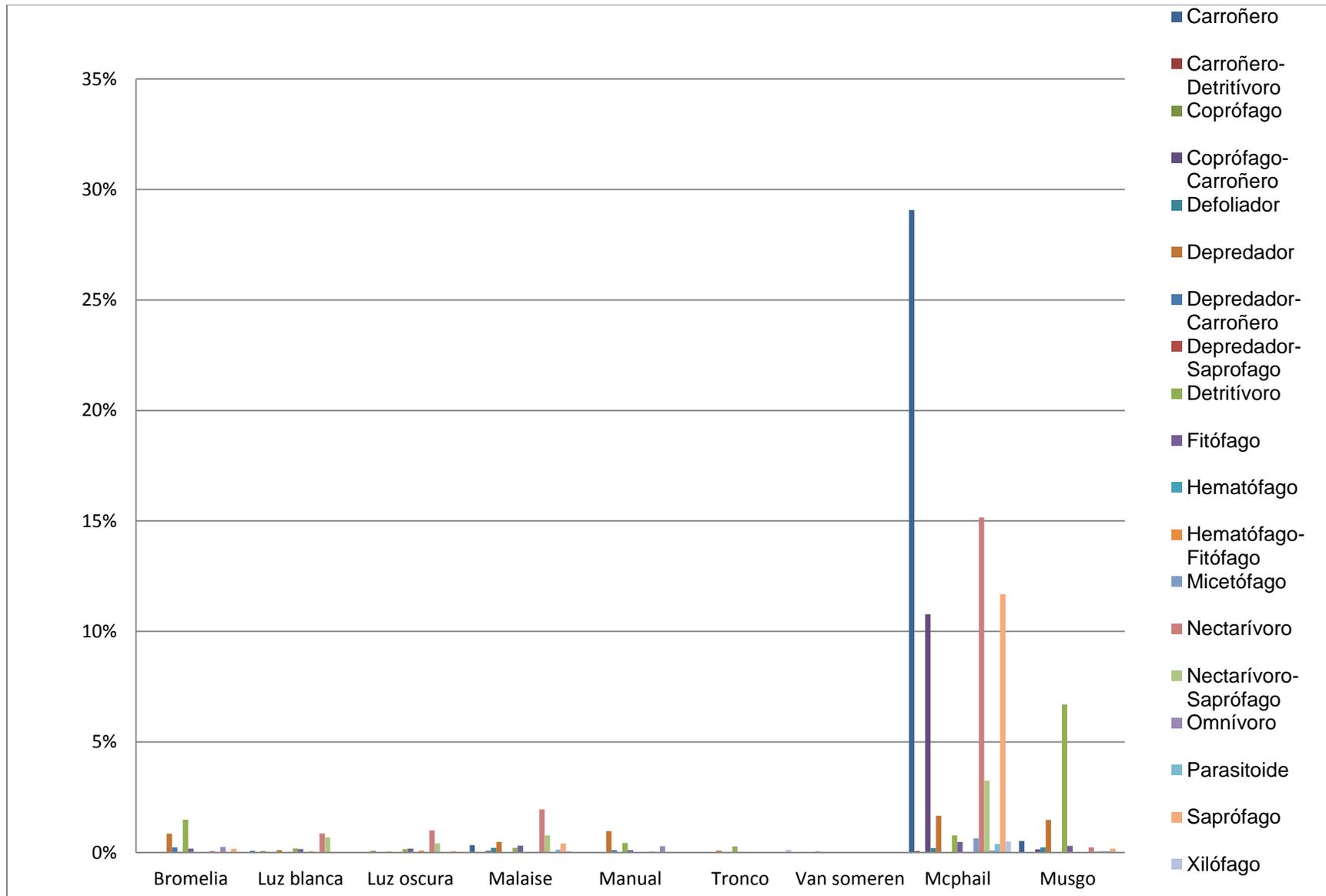
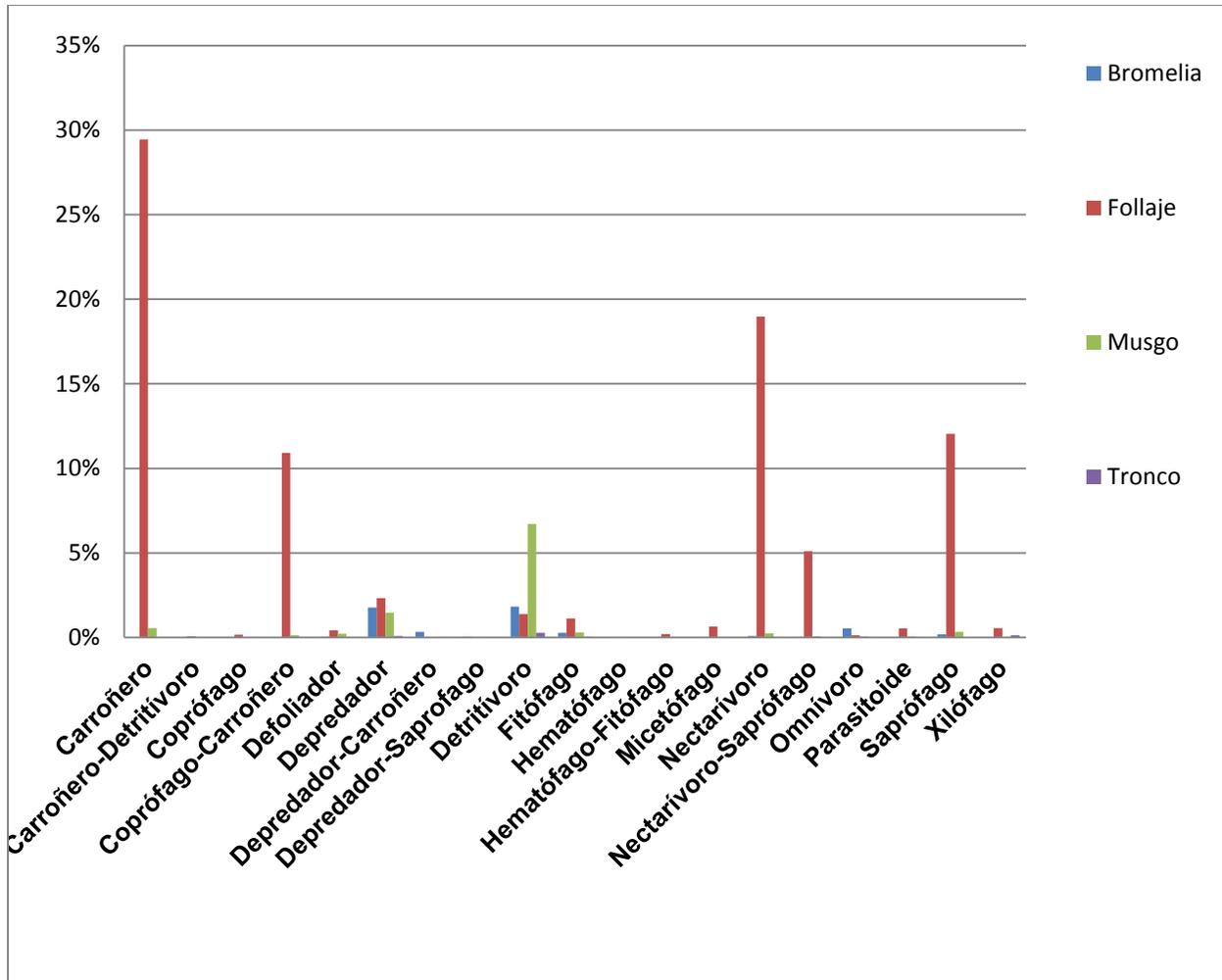
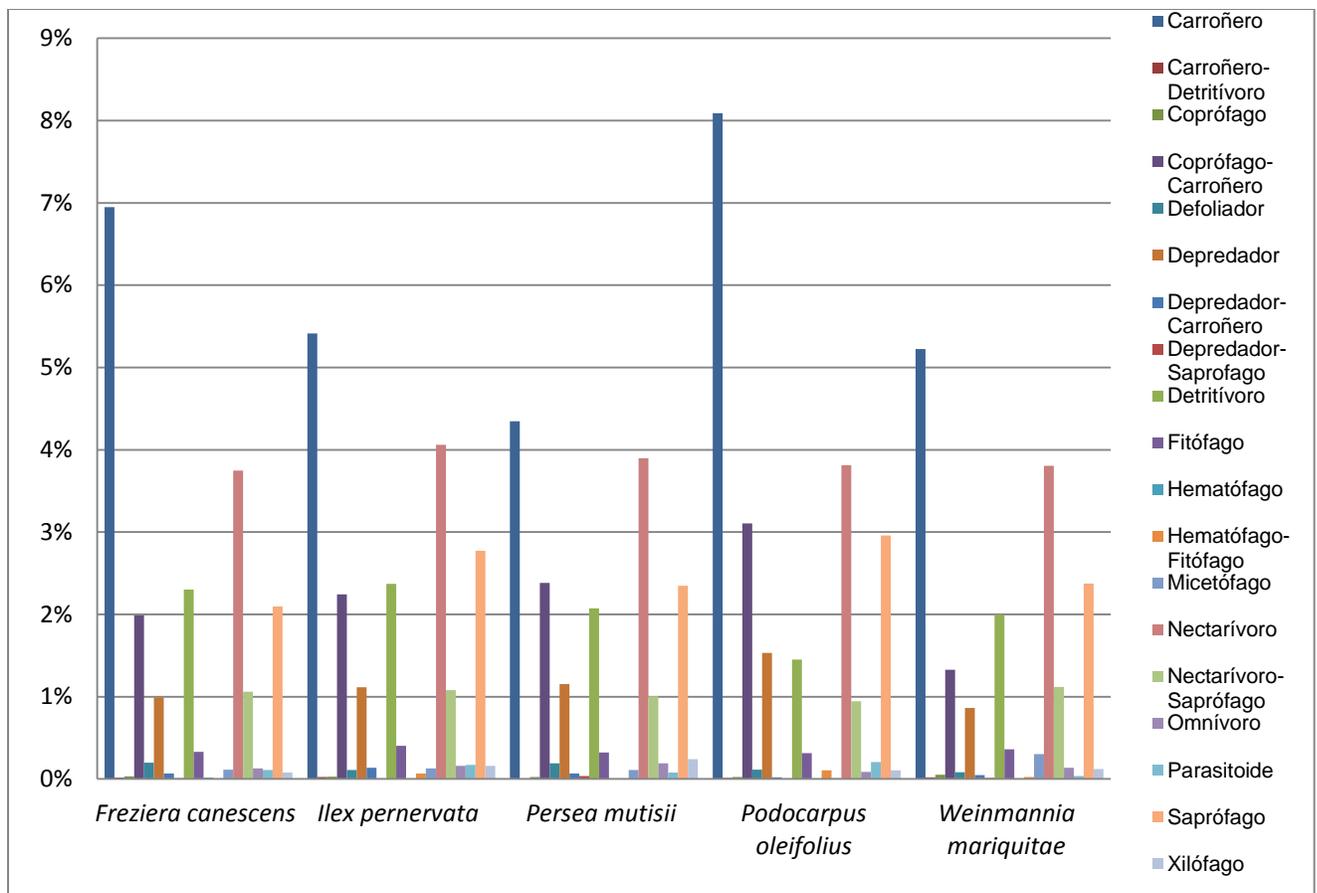


Figura 5. Gráfica riqueza de gremios respecto al tipo de colecta.



**Figura 6.** Riqueza de gremios tróficos respecto al microhábitat.

Las cinco especies vegetales presentaron igual riqueza de gremios (Figura 7), dominaron en todos los artrópodos con hábitos carroñeros la mayor proporción de carroñeros en *Podocarpus oleifolius* (8.09%), después de los carroñeros los nectarívoros.



**Figura 7.** Gráfica riqueza de gremios tróficos en cada especie vegetal.

## 5.2. Interacción artrópodo-planta-artrópodo (Redes tróficas)

La red trófica de artrópodos asociados a cada una de las especies vegetales (Figura 8-12), muestra nodos que presentan una variación en cuanto a color y tamaño, indica gremio trófico y abundancia respectivamente, por ejemplo con base en estas características en las redes hay un nodo con mayor tamaño y con coloración anaranjada, representa la familia Sarcophagidae (Diptera) la más abundante, con hábitos carroñeros.

La red trófica de *Podocarpus oleifolius* (Figura 11) presentó mayor número de nodos y enlaces 153 y 841 respectivamente (Tabla 4). El número de interacciones observadas y la riqueza de la red trófica, muestra esta especie con mayor actividad trófica (Blanco-

Becerril *et al.*, 2010). La arquitectura de la planta también condiciona la diversidad de especies y la abundancia relativa de individuos. Por ejemplo arbustos de follaje denso sostienen un mayor número de especies de insectos que las plantas de follaje escaso o con hojas pequeñas (Mexzón y Chinchilla, 2003). *Podocarpus oleifolius* de acuerdo con los valores de densidad de follaje en promedio presentó el mayor valor respecto a las 4 especies vegetales restantes (Tabla 5) y en cuanto a volumen de copa fue el segundo más alto.

Con base en el número de enlaces y nodos, se calcularon algunas variables. La densidad de enlaces, el número de interacciones por especie (Espinoza-Olvera *et al.*, 2013) está relacionada con la robustez de la red; en promedio las redes presentan una densidad de conexiones similar entre 4-5 (Tabla 4). *Persea mutisii* (Figura 10) presentó la densidad y conectancia más baja de las 5 especies vegetales, 4.46 y 0.0316 respectivamente (Tabla 4), debido que hay un menor número de interacciones predador presa así como de nodos, indica que hay una menor actividad trófica. Schoenly *et al* (1991) describen un patrón al revisar 95 redes tróficas de artrópodos que muestran un intervalo de conectancia que va de 0.09-0.67 con 25 y 3 especies respectivamente. Indican que existe una relación inversa entre la conectancia y la riqueza de especies (familias-nodos) con bajos valores de conectancia asociados a una alta riqueza específica (Blanco-Becerril *et al.*, 2010).

Las especies vegetales presentan un índice de centralización por encima del 50 % (Tabla 4) que fue mayor para *Weinmannia mariquitae* (Figura 12) 86.37% y 83.7% para *Ilex pernervata* (Figura 8) lo que se interpreta como una tendencia a existir nodos centrales, bien sea por aprovechamiento de determinados recursos, lo cual se evidencia con los valores de grado de nodo (In) (Tabla 4), por ejemplo los herbívoros que aprovechan cada especie vegetal como fuente alimenticia o incluso aquellos que se limitan alimentarse de algunas partes de la planta como el caso de los xilófagos y detritívoros. Fue común el uso de las especies vegetales como fuente alimenticia de organismos herbívoros (fitófagos, defoliadores) algunos rizófagos, omnívoros y nectarívoros. Se observa que la categoría de los oportunistas en 4 de las especies

vegetales el grado de nodo (In) está por encima de 20, excepto en *Persea mutisii* (Tabla 4) donde el número de familias oportunistas fue de tan solo 5, debido a que algunas familias como: Anisopodidae-Larva, Formicidae, Scarabaeidae, Sciaridae-Larva, Tenebrionidae se alimentan de recursos diferentes a los que ofrece el dosel. Mientras que para grado de nodo (Out) se observó que las familias de artrópodos con mayor disponibilidad de presas pertenecen al orden Aranae (Theridiidae, Linyphiidae, Anyphaenidae).

Las familias más vulnerables por tener un gran número de predadores (grado de nodo (In)) fueron Entomobryidae y Thripidae presentaron más familias depredadoras en *Persea mutisii* y *Podocarpus oleifolius* (Tabla 4).

El coeficiente de agrupamiento para las cinco especies vegetales (Tabla 4) fue bajo, indicó que las redes no tienen compartimentalización o pequeños grupos de artrópodos que interactúan dentro de estos grupos, probablemente explotan el mismo tipo de recurso pero no interactúan entre ellos.

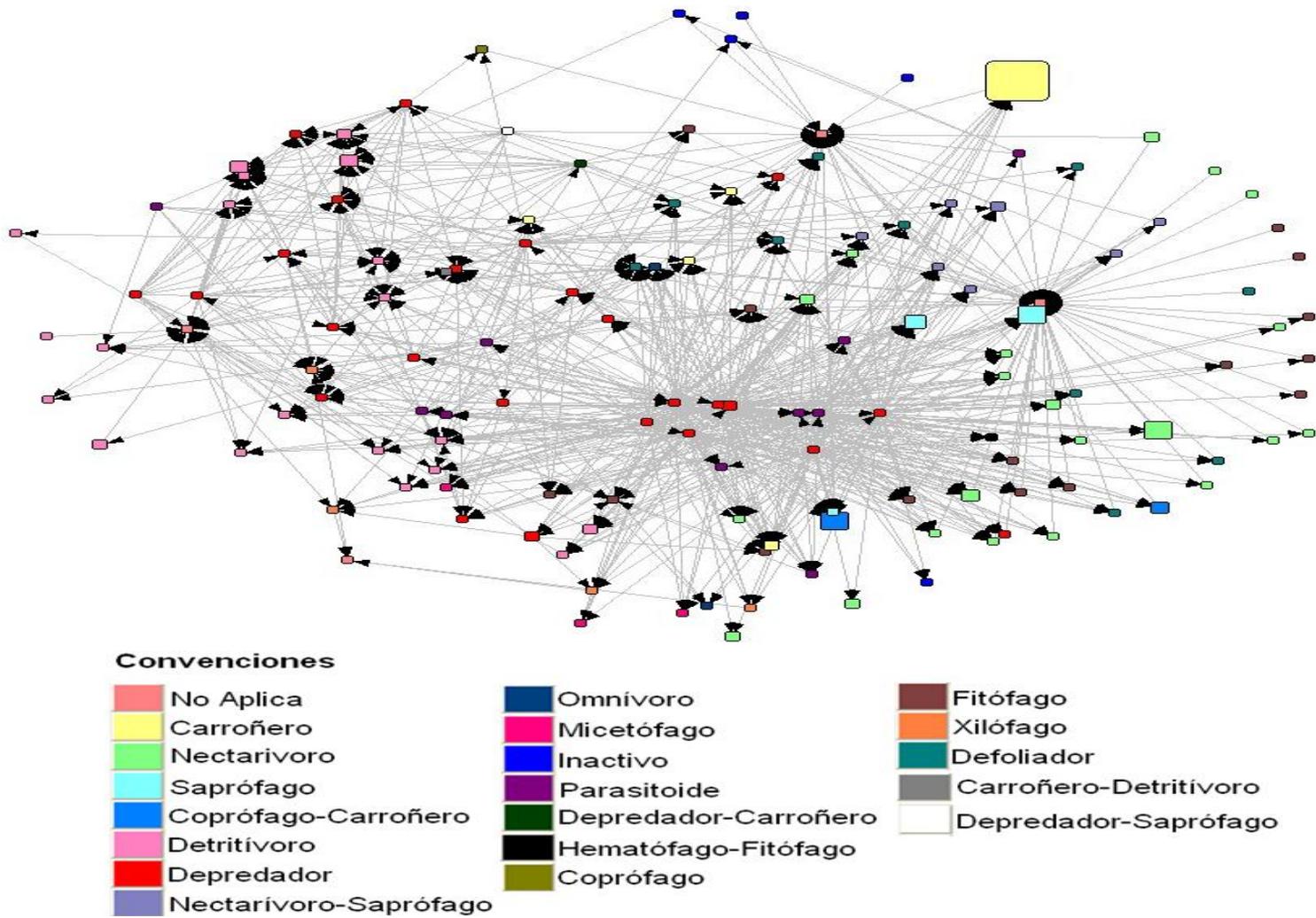
**Tabla 4.** Variables para el análisis de las redes tróficas.

Variable/especie vegetal	<i>Freziera canescens</i>	<i>Ilex pernervata</i>	<i>Persea mutisii</i>	<i>Podocarpus oleifolius</i>	<i>Weinmannia mariquitae</i>
Nodos (S)	130	142	141	153	130
Enlaces totales (L)	760	838	629	841	679
Densidad de Conexiones	5.85	5.90	4.46	5.50	5.22
Conectancia	0.0449	0.0415	0.0316	0.0359	0.0401
Índice de Centralización	78.36	83.7	76.31	70.86	86.37
Grado de centralidad (In)	0.384	0.3935	0.3636	0.3278	0.4123
Grado de centralidad (Out)	0.3996	0.4435	0.3995	0.3808	0.4514
<b>Centralidad</b>					
Grado de nodo (in)	(55-FC) (24-D) (26-O) Thripidae (13)	(61-IP) (31-O) Entomobryidae (14) Thripidae (15) CurculionidaeL (14)	(55-PM) (5-O) Entomobryidae (15)	(55-PO) (29-D) (31-O) Thripidae (18)	(58-WM) (25-D) (22-O) Entomobryidae (13) Thripidae (12)
Grado de nodo (out)	(57-An) (57-Cl)	(68-Ly) (62-An)	(57-An) (60-Ly)	(54 -An) (63-Ly) (55-Th)	(62- An) (63 -Li) (55-Th)
Vulnerabilidad	Thripidae (13)	Thripidae (15)	Entomobryidae (15)	Entomobryidae (17) Thripidae (18)	Entomobryidae (13) Thripidae (12)
Coeficiente de agrupamiento	0.015	0.036	0.032	0.024	0.024

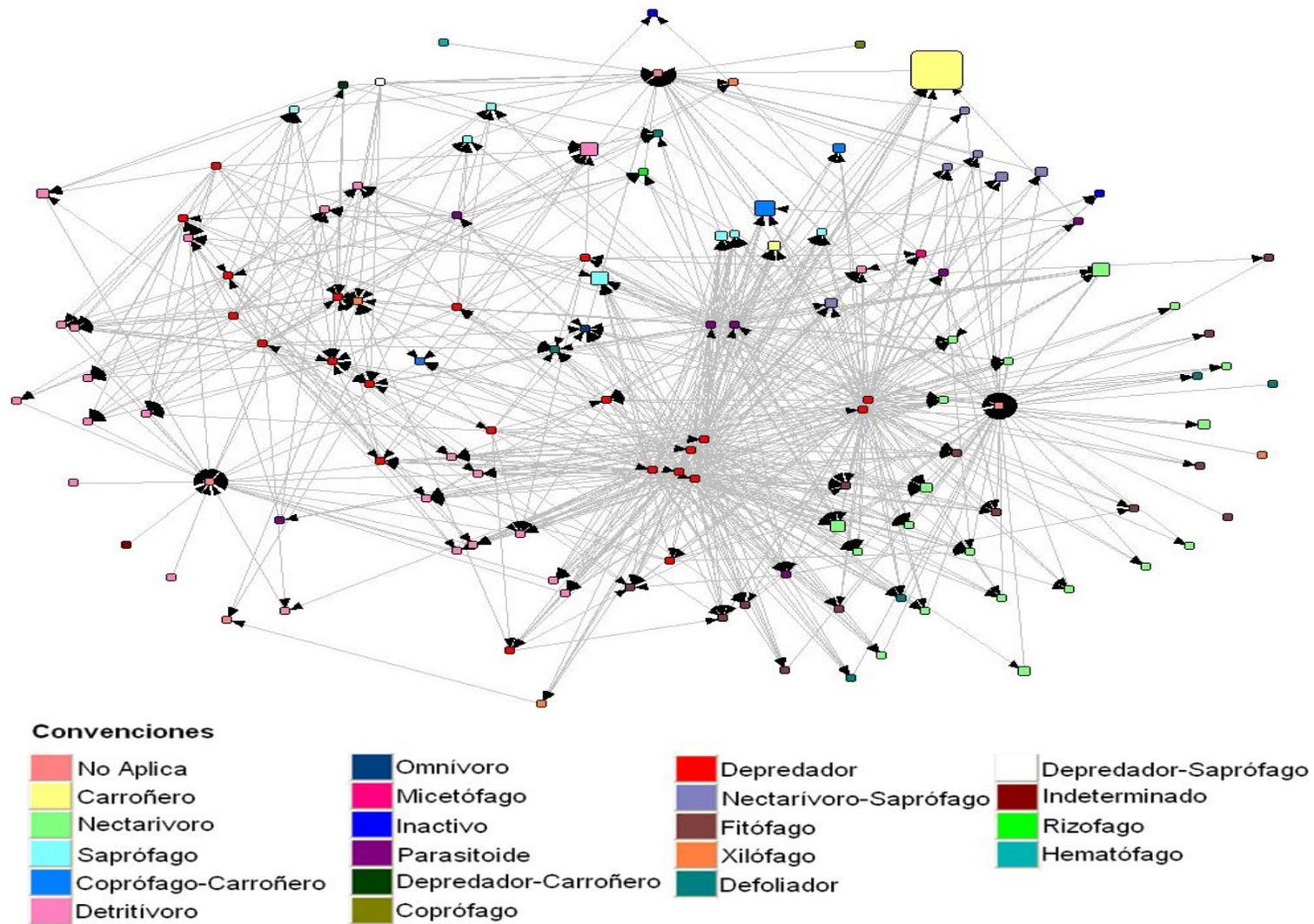
FC= *Freziera Canescens*, D= Detritus, O= Oportunistas, IP= *Ilex pernervata*, An=Anyphaenidae, Cl=Clubionidae, Ly= Linyphiidae, Th= Theridiidae, PM= *Persea mutisii*, PO= *Podocarpus oleifolius*, WM= *Weinmannia mariquitae*

**Tabla 5.** Valores promedio densidad y volumen de copa para cada especie vegetal.

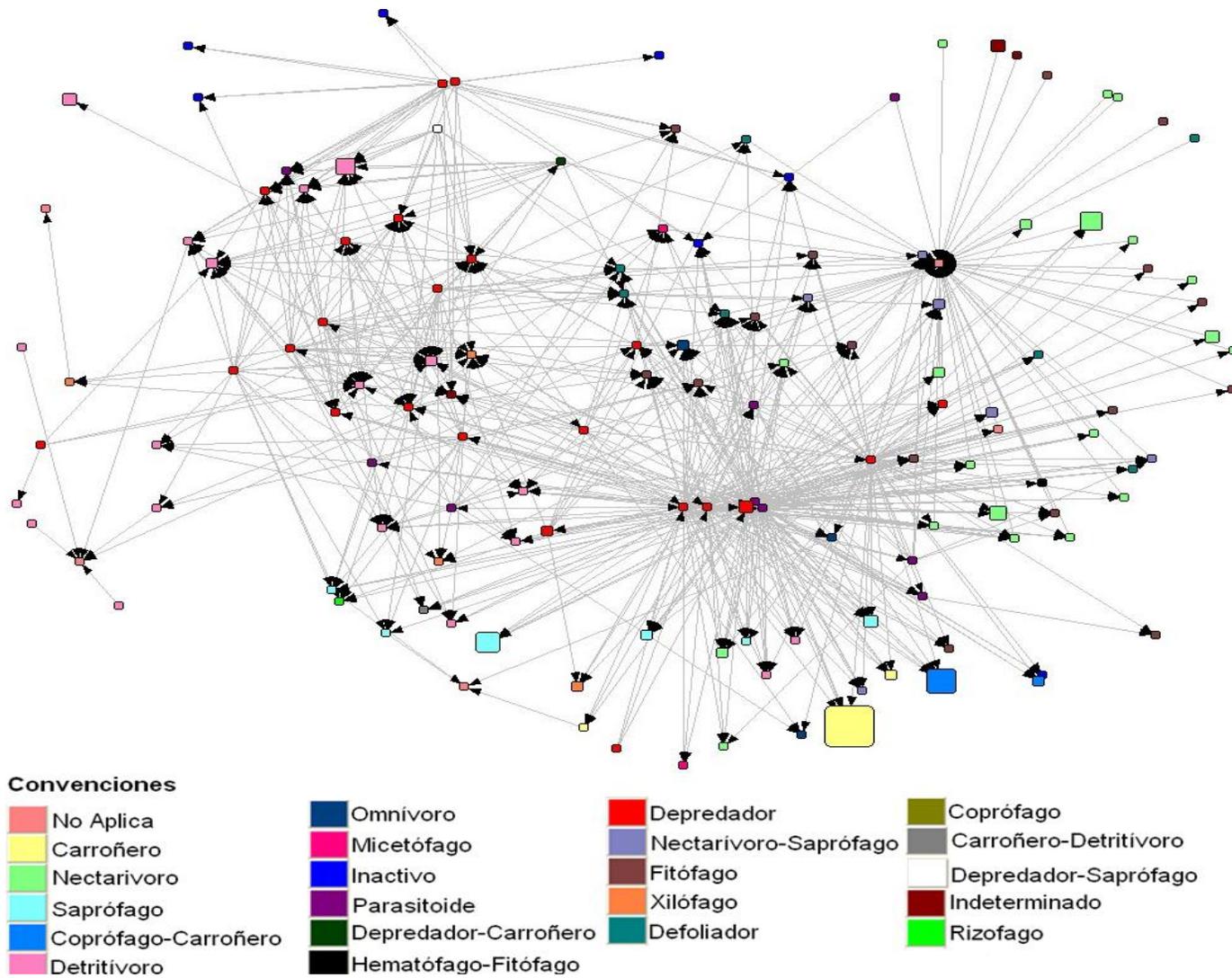
Especie	Densidad de copa (%)	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )
<i>Podocarpus oleifolius</i>	86.67	19.34
<i>Persea mutisii</i>	80.00	14.06
<i>Ilex pernervata</i>	76.67	12.24
<i>Freziera canescens</i>	68.89	30.85
<i>Weinmannia mariquitae</i>	65.56	10.65



**Figura 8.** Imagen red trófica general de *Ilex pernervata*



**Figura 9.** Imagen red trófica general de *Freziera canescens*



**Figura 10.** Imagen red trófica general de *Persea mutisii*

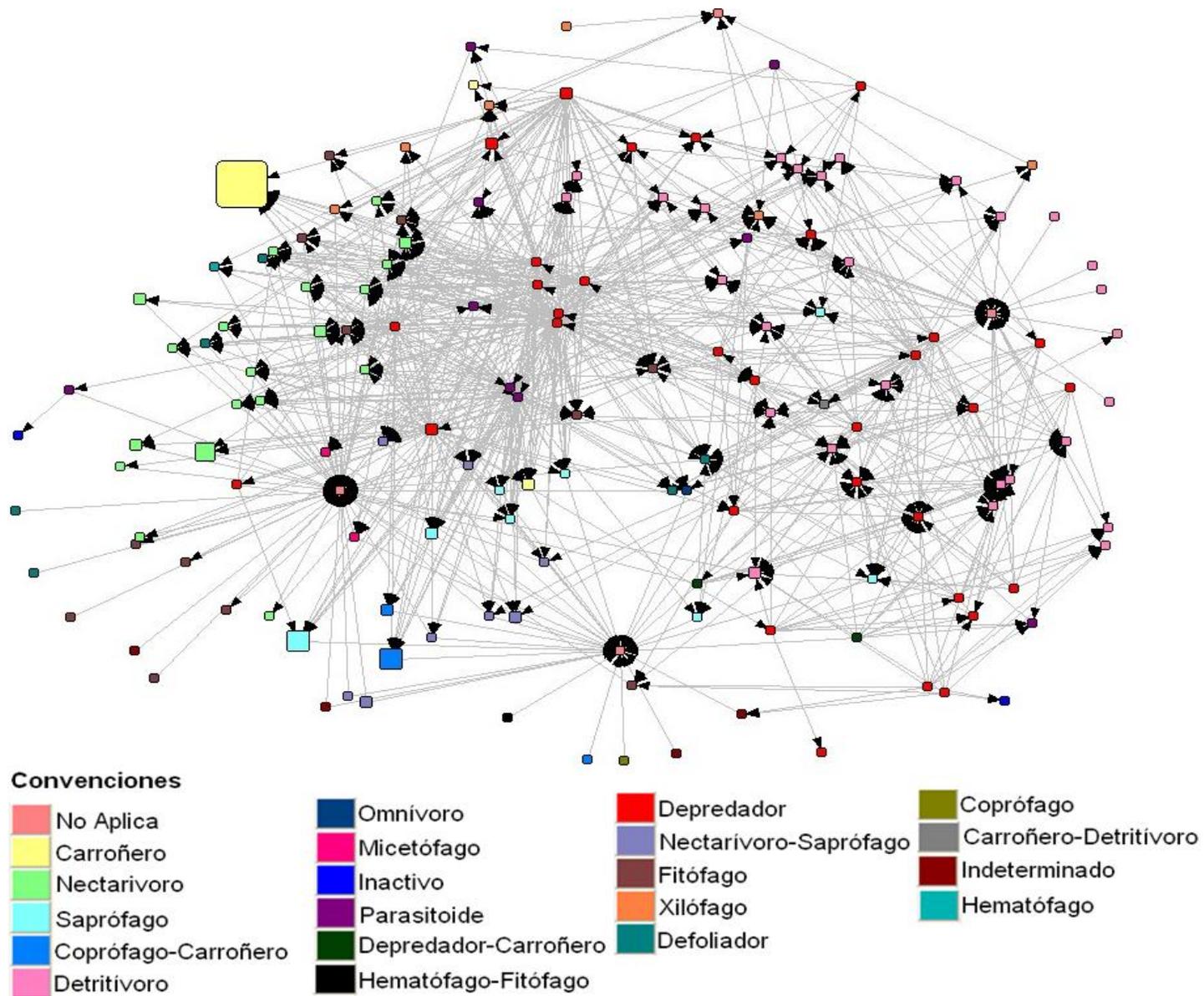


Figura 11. Imagen red trófica general de *Podocarpus oleifolius*

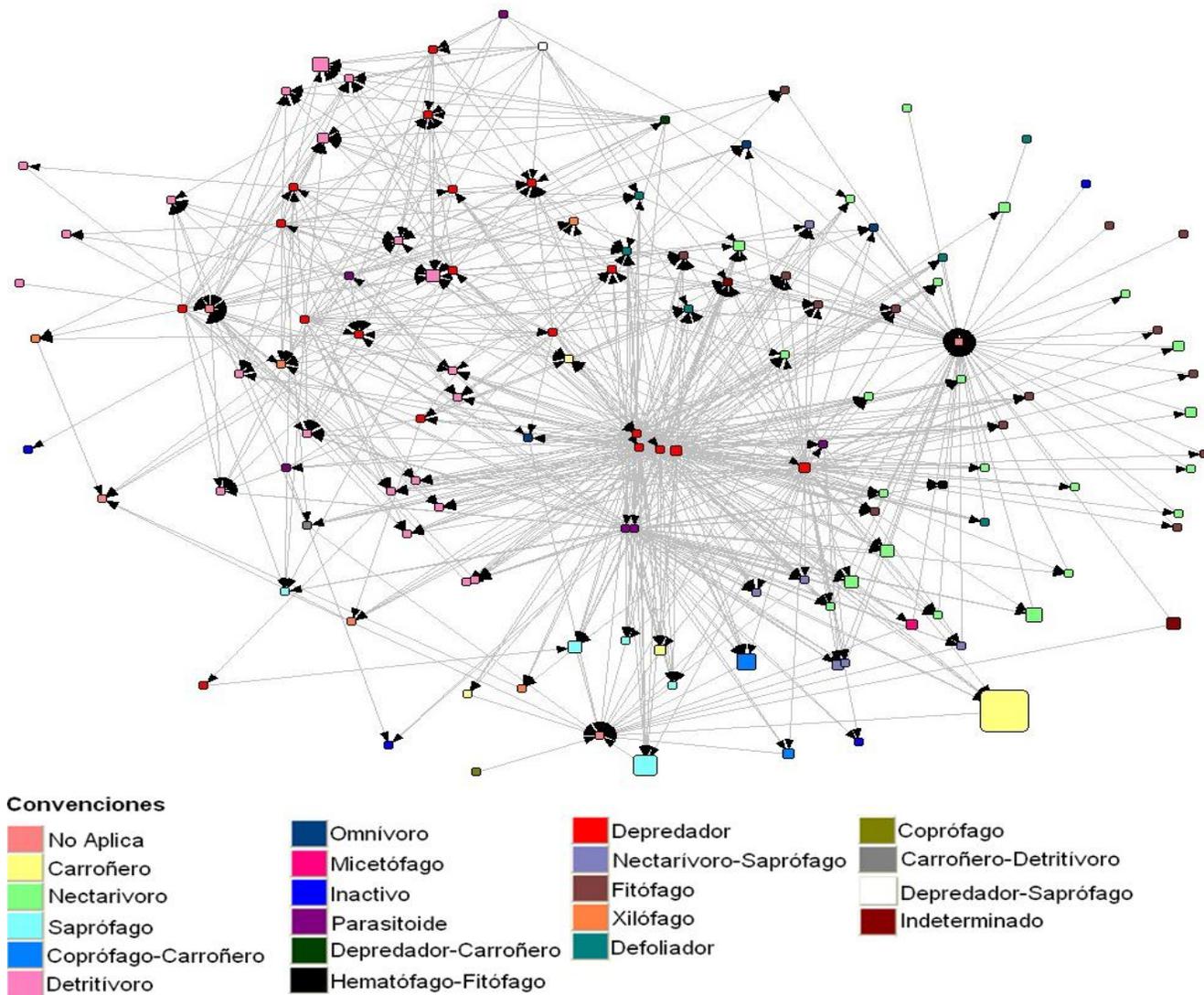


Figura 12. Imagen red trófica general de *Weinmannia mariquitae*

### 5.3. Red trófica artrópodos de dosel.

La red trófica realizada del comportamiento general en el dosel y los artrópodos asociados (Figura 13), presentó 1249 enlaces distribuidos en 194 nodos (Tabla 6). Con una densidad de 6.44 interacciones en promedio por nodo y una baja conectancia (0.03). Los valores anteriores indican que gran número de familias de artrópodos se encuentran en el dosel e interactúan y aprovechan los recursos que ofrece, evidencia de alta actividad trófica. La baja conectancia se debe a la alta riqueza de familias de artrópodos. Mientras que el índice de centralización de 77.62% indicó la existencia de nodos con alto grado de centralidad, por consiguiente hay familias con mayor grado lo que hace que puedan llegar a ser consideradas centrales, debido a que acumulan la mayor cantidad de interacciones y por lo tanto de ellas depende en mayor proporción la cohesividad de la red, por ejemplo el dosel es fuente alimenticia para 80 familias de artrópodos (tabla 6), del detritus se alimentan 30 familias de artrópodos contribuyendo a los procesos de descomposición, mientras que algunas familias de Aranae como Clubionidae y Lyniphidae tienen un amplio rango de presas, además de arácnidos se encontraron otros artrópodos depredadores con amplios rangos de presas como: Asilidae (Diptera), Diapridae (Hymenoptera) y Ceraphronidae (Hymenoptera) (Tabla 6).

Las familias de artrópodos más vulnerables por tener una gran variedad de predadores son Entomobryidae (20), Thripidae (20), Caeculidae (19) y Blattellidae (13). El coeficiente de agrupamiento es bajo por lo tanto no existen grupos de artrópodos que se limiten a determinados recursos y a interactuar como un “sistema” aislado. En general la red muestra tres niveles tróficos: consumidores primarios (nectarívoros, defoliadores, fitófagos), consumidores secundarios (depredadores y parasitoides) y los descomponedores (carroñeros, saprófagos, detritívoros).

#### **5.4. Eliminación de nodos red trófica general artrópodos de dosel (identificación de familias importantes)**

Para analizar la variación de los índices se comparó con los valores iniciales de la red (Tabla 6).

La eliminación de familias de artrópodos con mayor grado de nodo (out) generó cambios en los valores de densidad, índice de centralización y coeficiente de agrupamiento (Tabla 6), mientras que los valores de conectancia permanecieron constantes. Debido a que son variables dependientes del número de nodos y conexiones. La eliminación de nodos altamente conectados no solo modifica el número de nodos dentro de la red, sino que modifica el número de interacciones presentes en la red y hace que la concentración de esas interacciones hacia un nodo determinado tienda a perderse. Debido a que esa alta conectividad genera este comportamiento en la red, deja de existir esa “centralización” en cuanto a nodos y hay una mayor interacción entre todos los nodos (no hay un punto de concentración de los recursos o la energía). Por ejemplo si el detritus desapareciera se perderían 30 conexiones dentro de la red (Tabla 6) debido a que 30 familias de artrópodos obtienen su energía a partir del detritus. Cuantas más conexiones tenga una especie dentro de una red más importante es y por lo tanto más influencia tendrá sobre el resto de las especies a su alrededor (Aburto *et al.*, 2010).

Las familias de artrópodos con mayor número de predadores fueron Thripidae y Entomobryidae. El coeficiente de agrupamiento disminuyó levemente lo cual indica que no hay subgrupos de artrópodos que interactúen entorno a un tipo determinado de recurso y que se comporten como comunidades de artrópodos aisladas, sin embargo con los valores de grado de nodo (In), se observa que el dosel y el detritus son utilizados como fuente alimenticia de varias familias de artrópodos por ejemplo algunos herbívoros como Chrysomelidae, Curculionidae, Miridae, Psychodidae y algunos detritívoros de las familias Oribatulidae, Entomobryidae, Hypogastruridae.

El índice de centralización confirma la existencia de algunos nodos centrales, en este caso el dosel y detritus indica que son los nodos donde mayor número de artrópodos interactúan en el dosel de este bosque. La generalidad alimenticia que presentan algunas familias de artrópodos hace que sean importantes en el mantenimiento de la estructura de la red, al estar altamente conectados por tener un mayor número de presas (Anyphaenidae, Clubionidae y Lyniphiidae) y presentar mayor número de interacciones dentro de la red. Por lo tanto al ser las familias más conectadas, desde un punto de vista trófico en un ecosistema son familias clave, dado que su eliminación tiene grandes efectos sobre la estabilidad y persistencia de la red (Bond, 1993).

Los nodos con mayor grado de entrada (In) se caracterizan por tener un mayor número de predadores, al eliminarlos los valores de coeficiente de agrupamiento, densidad e índice de centralización disminuyeron levemente comparado con la eliminación de nodos con mayor grado de nodo (Out), debido a que al eliminar los nodos, el número de interacciones tróficas que se pierden es de más de 100 (Tabla 6), la densidad de conexiones se mantuvo por encima de 6 (Tabla 6) debido a que son muy pocas las conexiones que se pierden al eliminar las familias de artrópodos con mayor número de predadores. Por lo tanto aparecen nuevas familias de artrópodos vulnerables Bdellidae y Curculionidae (larva).

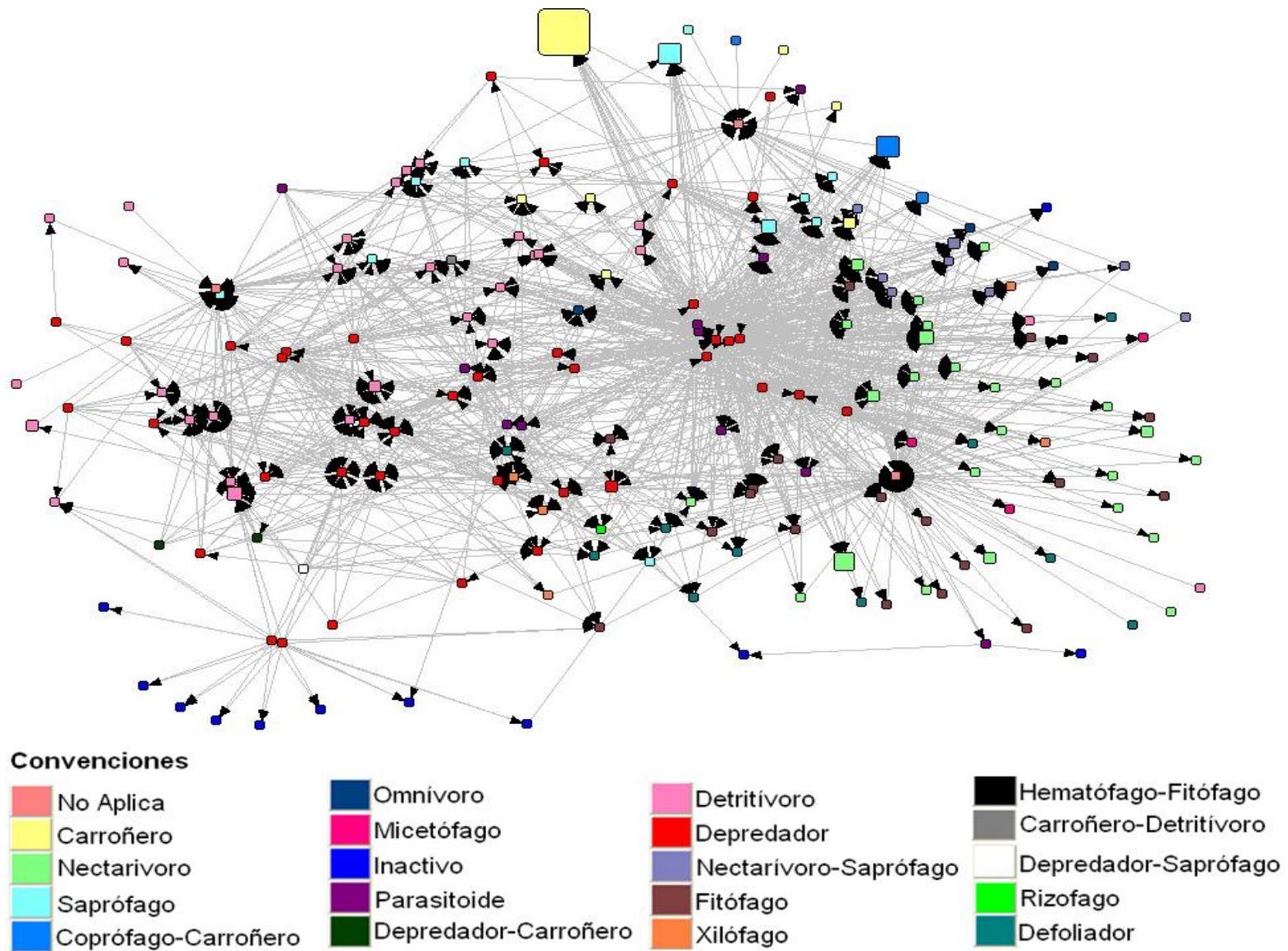
La eliminación de nodos al azar en este caso de la familia Sarcophagidae, no afecta la estructura de la red lo cual se ve reflejado con las variables calculadas, debido a que todas las variables dependen de la cantidad de familias que se eliminen y qué tan conectadas se encuentren dentro de la red y no de la abundancia de las familias, hace que se pierdan algunas interacciones, aun así la red tiene la capacidad de mantener su estructura o recuperarse fácilmente ante una perturbación, porque puede ser sustituida por otra familia. Los Sarcophagidae son fuente alimenticia de varias familias de artrópodos pero disponen de una sola fuente alimenticia, la carroña que esté disponible en el ambiente. El índice de centralización incrementó un poco, no hubo variaciones en cuanto a grado de centralización (In y Out). El detritus perdió dos conexiones correspondientes a la familia Sarcophagidae (adulto-larva), las familias de Aranae

(Anyphaenidae, Clubionidae, Lyniphiidae, Theridiidae, Salticidae, Hahniidae) disminuyeron sus interacciones en una o dos (Tabla 6). La vulnerabilidad, se mantuvo al igual que en la red inicial.

Más del 15% de la productividad primaria terrestre se mueve mediante los herbívoros (Coley *et al.*, 1985) como se observa el dosel es fuente alimenticia de varias familias de artrópodos (p.e. Anobiidae, Cerambycidae, Cicadidae, Formicidae, Halictidae) con base en esto se planteó uno de los criterios de eliminación las dos de las familias de herbívoros más abundantes (Chrysomelidae y Curculionidae). Los valores de densidad, índice de centralidad y coeficiente de agrupamiento disminuyeron (Tabla 6) la densidad disminuyó como resultado de la eliminación de 5 nodos en total correspondientes a las familias Chrysomelidae y Curculionidae en diferentes estadios de desarrollo (adulto, larva y pupa) y de 50 interacciones que se pierden. El índice de centralización indica que el dosel y detritus continúan como fuente alimenticia de gran cantidad de familias de artrópodos (76), sin embargo la eliminación de los herbívoros más abundantes solo representa mayor disponibilidad de recursos para otras familias de herbívoros presentes en el dosel y por ende una menor competencia.

La eliminación de nodos hizo que en algunos casos el coeficiente de agrupamiento cambiara, por ejemplo los nodos con mayor grado (In y Out) arrojaron valores del coeficiente que disminuyeron a medida que se eliminaban, sin embargo los cambios no fueron indicadores de variaciones fuertes, porque los valores se mantenían cercanos a 0 y porque se eliminaron muy pocos nodos, por lo tanto la pérdida de especies en este caso no hace que se formen grupos de artrópodos. Teóricamente, en un ecosistema dado, pueden caracterizarse diferentes estructuras en las redes tróficas (Lewinsohn *et al.*, 2006). La estructura en gradiente se presenta cuando cada especie de un grupo interactúa con un número reducido de especies de otro grupo, predominan las especialistas. En este caso, si una especie se pierde en un grupo, llevaría a la pérdida de la especie en el otro grupo, lo que reduciría el nivel de diversidad y la función del ecosistema (Martínez, 2008) es el caso de algunos polinizadores Himenópteros que se restringen a determinadas plantas, si su fuente alimenticia desaparece no hay manera

de subsistir, debido a la especificidad alimenticia. De igual modo para cualquier especie animal que sea estrictamente especialista, la desaparición de su fuente energética con lleva a la extinción.



**Figura 13.** Imagen red trófica general de artrópodos del dosel de un bosque en Totoró.

**Tabla 6.** Variables análisis red trófica artrópodos de dosel.

	Dosel	Grado (out)mayor			Grado (in) mayor			Familia más abundante	Herbívoros más abundantes	
Nodos (S)	194	193	192	191	193	192	191	192	192	189
Enlaces totales (L)	1249	1164	1082	1003	1228	1202	1182	1227	1231	1199
Conectancia	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
Densidad de conexiones	6.44	6.03	5.64	5.25	6.36	6.26	6.19	6.39	6.41	6.34
Grado de centralidad (In)	0.3829	0.3873	0.3914	0.3955	0.3855	0.3881	0.3852	0.3874	0.3768	0.3725
Grado de centralidad (Out)	0.3933	0.3977	0.3756	0.3426	0.3908	0.3934	0.3905	0.3927	0.3926	0.3939
Índice de Centralización	77.62%	78.50%	76.70%	73.81%	77.63%	78.15%	77.57%	78.01%	76.94%	76.64%
Centralidad										
Grado de nodo (in)	Do (80), O (30),D (30) Ca (19),En (20) Tr(20)	Do (80) ,O (30) D (30), Ca (19) En (19) Tr(19)	Do 80),O(30) ,D (30) ,Ca (19), En (18) Tr(18)	Do (80) ,O (30) ,D (30) ,Ca(19) En (18) Tr(18)	Do (80), O (30),D (29), Ca(19),Tr (20)	Do (80), O (30), D (29), Bd (18),Tr (19)	Do (79), O (30),D (29),Bd(18),Cu-L(17)	Do (80), O (28) D (30), Ca (19) En (20), Tr (20)	Do (78), O (30) D (30), Ca (19) En (20) Tr (20)	Do (76), O (30), D (30), Ca (19), En (20), Tr (20)
Grado de nodo (out)	Th (70), Sa (53), Li (82), Ha (56), Cl (82), Di (47), Ce(49), As (48), An (77)	Th (70), Sa (53), Ha (56), Cl (82), An (77)	Th (70), Sa (53), Ha(56), An(77)	Th(70), Sa(53), Ha(56), Di (47), Ce(49), As (47)	Th (69), Sa (53), Li(81), Ha (56), Cl (81), An(77)	Th (69), Sa(53), Li(81), Ha(55), Cl (81), An(77)	Th(68), Sa(52), Li(80), Ha(54), Cl (80), An(77)	Th (69), Sa (52), Li (80), Ha (55), Cl (81), An(76)	Th(69), Sa(52), Li(81), Ha(55), Cl (81), An (76)	Th(68), Sa(51), Li(80), Ha(54), Cl (80), An(75)
Vulnerabilidad	Ca (19), Bl (13), Bd (18), En(20), Tr (20)	Ca(19), Bl (12), Bd (18), En (19), Tr (19)	Ca(19) Bde (18) En (18) Tr (18)	Ca(19) Bd(18) En(18) Tr(18)	Ca (19), Bl (13), Bd (18), Tr (20)	Bd (18) Tr (19) Cu-L(17)	Bd (18) Cu-L(17)	Ca(19) En (20) Tr(20)	Ca(19) Bd(18) En(20) Tr (20)	Ca(19) Bd (18) En (20) Tr (20)
Coefficiente de agrupamiento	0.029	0.027	0.024	0.024	0.028	0.024	0.024	0.028	0.028	0.028

Do=Dosel, D= Detritus, O= Oportunistas, An=Anyphaenidae, Cl=Clubionidae, Ly= Linyphiidae, Th= Theridiidae, Sa=Salticidae, Ha= Hahniidae, Bd=Bdellidae, Ca=Caeculidae, En= Entomobryidae, Di= Diapriidae, Ce= Ceraphronidae, Tr=Thripidae, Bl= Blattellidae, Cu-L=Curculionidae-L As=Asilidae.

## 5.5. Análisis de regresión lineal

Una vez realizados los análisis se obtuvo un  $R^2$  de 0.040 (sig 0.385) para los herbívoros,  $R^2= 0.012$  (sig 0.754) para entomófagos y un  $R^2= 0.013$  (sig 0.734) para descomponedores (Tabla 7, 8). Los valores indican que la presencia de los tres grupos funcionales más representativos del dosel (descomponedores, entomófagos y herbívoros) de este bosque no están determinados por características de contexto como atributos dasométricos (volumen-densidad) de copa de las especies vegetales trabajadas. Lo anterior se puede atribuir a la conectividad que tiene el dosel de este relicto de bosque en estado sucesional secundario temprano (Arcos, 2009), aprovechada de manera similar por los artrópodos de diferente gremio trófico que allí residen. La disponibilidad de plantas puede estar limitada por la variación que presentan tanto en tiempo como en espacio y pueden ser un recurso constante para los herbívoros (Ohgushi, 1992). Por lo anterior la densidad del dosel (65%-87%), no presentó ninguna asociación con la abundancia de grupos funcionales que incluyen familias de artrópodos herbívoros como Chrysomelidae, Curculionidae, Elmidae, Phasmatidae, Lygaeidae, Pseudococcidae.

**Tabla 7.** Correlaciones en análisis de regresión simple.

Modelo	R	R cuadrado	R cuadrado corregida	Error típ. de la estimación
Herbívoros	0,199(a)	0,040	-,001	111,782
Entomofagos	0,109(a)	0,012	-,030	17,263
Descomponedores	0,114(a)	0,013	-,029	233,978

a Variables predictoras: (Constante), Densidad, Volumen

**Tabla 8.** Significancia del análisis de regresión simple para los grupos tróficos.

Modelo	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	Sig.
Regresión Herbívoros	24335,193	2	12167,596	0,974	0,385(a)
Residual	587280,327	47	12495,326		
Total	611615,520	49			
Regresión Entomofagos	169,671	2	84,835	0,285	0,754(a)
Residual	14007,049	47	298,022		
Total	14176,720	49			
Regresión Descomponedores	34071,583	2	17035,791	0,311	0,734(a)
Residual	2573052,737	47	54745,803		
Total	2607124,320	49			

a Variables predictoras: (Constante), Densidad, Volumen

Variable dependiente: Herbívoros, Depredadores, Descomponedores

## 6. CONCLUSIONES

- La estructura trófica de los artrópodos se caracterizó por tres grandes grupos los descomponedores, herbívoros y depredadores, cada uno desempeñando una función dentro de la dinámica del ecosistema.
- Cada microhabitat tiene unas condiciones propias que condicionan la especificidad en cuanto a la explotación de determinados recursos, por ejemplo en musgo y bromelia dominaron organismos detritívoros, indicando que las familias de Collembola son importantes debido a que contribuyen en los procesos de descomposición mientras que en el follaje dominaron los carroñeros y nectarívoros, estos últimos importantes para los procesos de polinización.
- El tronco como microhábitat es un espacio, en donde algunas familias de artrópodos residen en determinado estadio y requieren de fuentes alimenticias propias de este ambiente, como es el caso de organismos especialistas como larvas de Curculionidae y Oedemeridae que presentan hábitos xilófagos.
- El dosel presento una alta actividad trófica resultado de la riqueza de familias que aprovechan los recursos disponibles y sirven al mismo tiempo como fuente alimenticia a depredadores.
- Anyphaenidae, Clubionidae y Lyniphiidae fueron las familias más conectadas dentro de la red, tróficamente son importantes ya que su eliminación tiene grandes efectos sobre la estabilidad y persistencia de la red.
- Las familias más vulnerables por tener un gran número de predadores fueron Entomobryidae y Thripidae; de igual manera son funcionalmente importantes porque contribuyen como fuente alimenticia de familias raras como Caeculidae y Bdellidae.

- La alta centralización encontrada indicó que hay varios grupos de artrópodos generalistas, señalando que la variedad de microhábitats y la estructura vegetal hace que un gran número de familias de artrópodos que aprovechan los recursos disponibles.
- No se encontró ningún efecto de los atributos dasométricos (densidad y volumen) de la copa de los árboles estudiados sobre los grupos funcionales de herbívoros descomponedores y entomófagos, debido a la buena conectividad que tiene el dosel del bosque.
- La construcción de la red trófica del dosel y de cada especie vegetal permitió visualizar las familias de artrópodos con mayor número de interacciones que aportan en la dinámica del ecosistema y como los microhábitats influyen directamente en la estructura trófica, es por eso que este trabajo constituye una base para diseñar estrategias de conservación entorno al ensamblaje trófico de este bosque.

## RECOMENDACIONES

- Identificar todos los individuos colectados a nivel de especie con el fin precisar en la clasificación de los gremios tróficos.
- Implementar metodologías complementarias con el fin de obtener las relaciones tróficas reales como revisar contenido estomacal o realizar un registro directo de las interacciones mediante la construcción de terrarios o aislamiento de los organismos y evaluando preferencias alimenticias.
- Realizar análisis de isótopos a las especies más abundantes y familias más diversas con el fin de identificar cuáles son las especies más vulnerables de las que se alimentan
- Realizar estudios de este tipo en el dosel de otros relictos de bosque a la misma y a diferente altura con el fin de comparar el ensamblaje de los gremios tróficos.
- Hacer un estudio de seguimiento de depredación *in vivo* para los artrópodos más abundantes y diversos con el fin de identificar sus preferencias alimenticias.
- Hacer un estudio con especies estrictamente defoliadoras con el fin de estimar la masa de vegetación consumida por estos organismos.
- Hacer una red de interacciones mutualistas en el dosel de este bosque con el fin de identificar las interacciones más comunes que puedan existir en este estrato.
- Hacer estudios de patrones de actividad de aves y ranas con el fin de identificar cuáles son los artrópodos más vulnerables que ellos depredan.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

Aburto, D. J., Arenas, L. G., Valero-Pacheco, E., y MacSwiney, M. C. (2010). Redes ecológicas, una herramienta de estudios ecosistémicos. *Aleph & Zero* 57.

Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Villareal, H. (2006). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. (Programa d). Bogotá D.C. Colombia: Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt.

Andramuno-Acero, C. y Caraballo, P. (2012) .Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la Amazonia colombiana. *Revista colombiana de ciencias animales. Universidad de Sucre* 4(1). 102-120.

Arcos, F. (2009). Caracterización fisonómica y estructural de un bosque alto andino, en la Vereda el Cofre, finca Potrero del Rio, municipio de Totoró-Cauca. [Trabajo de grado, Biología]. Universidad del Cauca.

Basset, Y., Hammond, P. M., Barrios, H., Holloway, J., y Miller, S. (2003). Vertical stratification of arthropod assemblages. In Y. Basset, V. Novotny, S. Miller, & R. Kitching (Eds.), *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press; Cambridge, UK. pp. 17–27.

Beattie, A. J., and Oliver, I. (1995). Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(12), 488–490.

Beckerman, A. P., Uriarte, M., and Schmitz, O. J. (1997). Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(20), 10735–10738.

Begon, M., Townsend, C. R., and Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.

Blanco-Becerril, M. A., Cano-Santana, V., y López-Gómez, Z. (2010). Estructura trófica de la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* (Poaceae) en dos temporadas contrastantes, *17*(2), 221–228.

Bond, W. J. (1993). Keystone species. In J. Montoya, R. Solé, y M. Á. Rodríguez (Eds.), *La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas*. Ecosistemas 2.

Borgatti, S.P., Everett, M.G. and Freeman, L. . (2002). *Ucinet 6 for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.

Borror, D. J., Triplehorn, C. A., and Johnson, N. F. (1989). An introduction to the study of insects. S. C. Publishing., Ed. 6th ed. Pensilvania E.E.U.U. p. 875.

Borror, D. J., and White, R. E. (1998). Field guide to the insects America North of Mexico. H. M. Harcourt, Ed.. 19th ed. New York: Peterson Field Guides. p. 416.

Borrvall, C., and Ebenman, B. (2006). Biodiversity and Species Extinctions in Model Food Webs. Department of Physics Chemistry and Biology. Linköping University.

Cancino, J. (2006). Dendrometria basica. Buenos Aires. Universidad de Concepcion. Facultad de Ciencias Forestales. Departamento manejo manejo de Bosques y Medio Ambiente. p.163.

Chen, B., and Wise, D. H. (1999). Bottom-Up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*, 80(3), 761–772.

Coley, P. D., Bryant, J. P., and Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. New York, N.Y. 230(4728), 895–9.

Cummins, K., Merritt, R., and Andrade, P. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69–89.

Dunne, J. A., Williams, R. J., and Martinez, N. D. (2002a). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5(4), 558–567.

Dunne, J. A., Williams, R. J., and Martinez, N. D. (2002b). Network Topology and Species Loss in Food Webs : Robustness Increases with Connectance.

Dunne, J. A. (2012). Computational Complexity. (R. A. Meyers, Ed.)Computational Complexity Theory, Techniques, and Applications. New York, NY: Springer New York. pp. 1155–1176

Escobar, M. C. (2008). Efecto selectivo de las plantaciones de Pino radiata sobre la comunidad de artropodos del follaje de Nothofagus, en el bosque Maulino de la region central de Chile. Dirección General Académica, números. Universidad de Chile.

Espinoza-Olvera, A., Pérez-lópez, N., Quesada-Béjar, V., Rodríguez, A., Maldonado-López, Y., Oyama, K., y Cuevas-Reyes, P. (2013). Los encinos como modelo de estudio de las interacciones multitróficas antagónicas en sistemas templados.

Gasca, H. J., y Higuera, D. (2008). Artrópodos asociados al dosel de un robleal de *Quercus humboldtii* bonpl. (Fagaceae) de la reserva bosque Macanal (Bojacá, Colombia). Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa, 43, 173–185.

Gasca, H., y Higuera, D. (2010). Protocolos y métodos de colecta para el estudio de artrópodos del dosel en bosque de niebla del neotrópico. Revista Colombiana Ciencia Animal, 2(2), 385–398.

Giacomini, H. C., e Junior, M. P. (2007). A estrutura de teias tróficas. Boletim Da Sociedade Brasileira de Limnologia – N, 38(1).

IGAC. (2013). Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Retrieved from <http://www.igac.gov.co/geoportal>

Jordán, F.; Liu, W.; Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3), 535–546.

Képès, F. (2007). Biological networks. World Scientific Publishing Company, Incorporated. p. 516.

Kitano, H., and Matsuno, F. (2004). Biological robustness. *Nature Reviews Genetics*, 5(11), 826–837.

Lewinsohn, T. ., Prado, P. I., Jordano, P., Bascompte, J., and Olesen, J. M. (2006). Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 174–184.

Martínez, M. (2008). Grupos funcionales, en capital natural de México. In *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México pp. 365–412.

Martinez, M. A. (2011). Fenología de la Majua (*Vallea stipularis*), Palo blanco (*Ilex quitensis*) y Cedrillo (*Ruagea hirsuta*) en un bosque alto andino, Vereda el Cofre, Totoró, Cauca.

Memmott, J., Berlow, E. L., Dunne, J. A., Sol, R., and Weitz, J. (2005). Biodiversity Loss and Ecological Network Structure. *Habitat*, 115(5), 325–347.

Mexzón, R. G., y Chinchilla, C. M. (2003). Especies vegetales atrayentes de la entomofauna benéfica en plantaciones de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacqk) en Costa Rica. *Palmas*, 24(1), 35–57.

Montoya, J., Solé, R., y Rodríguez, M. (2001). La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 3.

Navia, A. F.; Cortes, E.; Mejia-Falla, P., A. (2010). Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*, 221 (24), 2918-2926.

Navia, A. F.; Cortés, E.; Jordán, F.; Cruz-Escalona, V. H. and Mejía-Falla, P. A. (2012). Changes to Marine Trophic Networks Caused by Fishing, Diversity of Ecosystems, Prof. Mahamane Ali (Ed.)

Noriega, J. A.; Botero, J. P.; Viola, M. y Fagua, G. (2007). Dinámica estacional de la estructura trófica de un ensamblaje de Coleoptera en la Amazonia Colombiana. *Revista Colombiana de Entomología*. 33 (2), 157-164.

Ohgushi, T. (1992). Resource limitation on insect herbivore populations. In P. W. P. Mark D. Hunter, Takayuki Ohgushi (Ed.), *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Elsevier. pp. 199–241.

Pace, M., Cole, J., Carpenter, S., and Kitchell, J. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(12), 483–488.

Pardo, A., y Ruiz, M. A. (2002). *SPSS 11. Guía para el análisis de datos*. Madrid: McGraw-Hill.

Petchey, O. L., Eklöf, A., Borrvall, C., and Ebenman, B. (2008). Trophically unique species are vulnerable to cascading extinction. *The American Naturalist*, 171(5), 568–579.

Price, P. W. (1975). *Insect ecology*. Wiley-Interscience. Nueva York: Wiley-Interscience.

Quince, C., Higgs, P. G., and McKane, A. J. (2005). Deleting species from model food webs. *Oikos*, 110(2), 283–296.

Rangel-Ch., J. O. (2000). La región paramuna y franja aledaña en Colombia. In *Colombia Diversidad Biotica III*. Bogotá D.C.: UNIBIBLOS U.N. pp. 1–23.

Rydon, A. (1964). Notes on the use of butterfly traps in East Africa. *Journal of the Lepidopterists Society*, 10(4), 545–558.

Schmitz, O. J., Krivan, V., and Ovadia, O. (2004). Trophic cascades: the primacy of trape-mediated interact interactions. *Ecology Letters*, 7, 153–163.

Schoenly, K., Beaver, R. A., Heumier, T. A., and Url, S. (1991). On the Trophic Relations of Insects : A Food-Web Approach Reviewed work ( s ) (Vol. 137, pp. 597–638).

Serna, F. J. C. (1996). *Entomología General - Guías para reconocer ordenes y familias*. Medellín: Universidad Nacional de Colombia., 109.

Tews, J. B; Grimm, U. V.; Tielbörger, K.; Wichmann, M. C.; Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.

Trujillo, H.; Mañas, F.; González-Cabrera, J. (2009). Evaluación de la potencia explicativa de los grafos de redes sociales clandestinas con Ucinet y Netdraw. *Universitas Psychologica*, 9(1), 67-78.

Tylianakis JM. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*. 445:202–205

Velázquez, A., y Aguilar, N. (2005). Manual Introductorio al análisis de redes sociales: Medidas de centralidad.

Wolf, M. E. (2006). Insectos de Colombia. Guía básica de familias. M. W. Echeverri, O. Gallo, J. Cardona, y R. Callejas, Eds. 1st ed. Medellín: Universidad de Antioquia. p. 460.

Wootton, T. (1994). The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 443–466.