

Maarten Kappelle

Sally P. Horn

*Editores*

# Páramos de Costa Rica

2005



581  
P222p

Páramos de Costa Rica / Editado por Maarten Kappelle y Sally P. Horn. -1 ed.- Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, 2005.  
768 p.: ils.; 15 x 22,8 cm.

Incluye fotografías y gráficos

ISBN 9968-927-09-0

1. Páramos - Costa Rica. 2. Biodiversidad. I. Kappelle, Maarten, ed. II. Horn, Sally P., ed. III. Título.

Esta publicación ha sido posible gracias al apoyo financiero de la *Fundación Holandesa para la Investigación Científica en el Trópico* (WOTRO, La Haya) conforme a las condiciones de la donación No. WCD 84-615, y la ayuda brindada por *The Nature Conservancy* (TNC). Las opiniones aquí expresadas pertenecen a los autores y no reflejan necesariamente las de WOTRO o TNC. También colaboraron *Utrecht University* (UU) y *University of Amsterdam* (UvA), ambas en Holanda, y *University of Tennessee* (UTK) en Knoxville, Tennessee, EE.UU.

*Coordinador editorial:* Fabio Rojas Carballo

*Editora:* Diana Ávila Solera

*Diseño:* Rodrigo Granados Jiménez

*Editores científicos:* Maarten Kappelle y Sally P. Horn

*Ilustración de portada:* Alina Suárez Cowley:

"Impresión del páramo de Costa Rica", ténpera sobre cartulina, 34 x 21 cm.

*Fotografías:* Anouk Paulissen y Luis González, entre otros.

Primera edición, 2005

© Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio)

Hecho el depósito de ley

Reservados todos los derechos

Prohibida la reproducción total o parcial de este libro.

Hecho en Costa Rica por  
**Editorial INBio**

# HOMOGENEIDAD GEOGRÁFICA EN COMUNIDADES DE INSECTOS EN LOS PÁRAMOS NEOTROPICALES: PRUEBA DE UNA HIPÓTESIS<sup>1</sup>

*Zaidett Barrientos Llosa*

Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio)  
Apartado Postal 22-3100, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica  
Correo electrónico: zbarr@inbio.ac.cr

*Julián Monge-Nájera*

Centro de Investigación Académica (CIAC)  
Universidad Estatal a Distancia, Apdo. 474-2050,  
San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica

**RESUMEN.** Se compararon las comunidades de insectos de varios páramos neotropicales con las reportadas en la literatura y en un muestreo hecho en el Cerro Chirripó, Costa Rica (9°30'N; 83°30'W, altitud 3450 m). Un total de 8.000 barridas de red produjeron 144 morfoespecies en 16 órdenes. Diptera es el orden con más morfoespecies (70), seguido de Hymenoptera (23), Lepidoptera (18) y Coleoptera (15). Los grupos de insectos de microhábitats húmedos fueron los más diversos. Los adultos nectarívoros y los que en su etapa inmadura son saprófagos, herbívoros y parásitos fueron los más abundantes. La composición taxonómica no difiere estadísticamente entre los páramos neotropicales considerados.

**ABSTRACT.** Insect communities of several neotropical paramos were compared using data from the literature and a sampling conducted at Cerro Chirripó, Costa Rica (9°30'N; 83°30'W, altitude 3450 m). A total of 8,000 net sweeps yielded 144 morphospecies within 16 orders. Diptera was the order with most morphospecies (70) followed by Hymenoptera (23), Lepidoptera (18) and Coleoptera (15). Groups inhabiting humid microhabitats were more diverse. Adult nectarivores, and immature saprophages, herbivores and parasites were most abundant. Statistical analyses were unable to reject the hypothesis that the taxonomic composition is similar among neotropical paramos.

Traducido por Zaidett Barrientos, con el permiso correspondiente de *Caldasia* (Bogotá). Referencia bibliográfica original: Barrientos, Z. & J. Monge-Nájera. 1995. Geographic homogeneity among insect communities in neotropical paramos: A hypothesis test. *Caldasia* 18(86): 49-56.

paramos de Costa Rica  
editado por M. Kappelle y S. P. Horn  
ISBN 9968-927-09-0

Copyright © 2005, Editorial INBio  
Todos los derechos reservados



## Introducción

Los gremios ecológicos son los equivalentes de los gremios laborales del Medioevo, como el gremio de los alfareros, el de los pintores, etc. En el caso de los insectos, por ejemplo, existen gremios como el de los que se alimentan de néctar, los que se alimentan de carroña, etc. Cierta evidencia cuantitativa sugiere que las comunidades ecológicas de sitios climáticamente similares tienen una composición de gremios semejante (Hawkins & Mac Mahon 1989, Simberloff & Sayan 1991, Damuth 1992). No obstante, la composición taxonómica de los gremios puede no ser la misma, ya que especies muy diferentes pueden ocupar, por ejemplo, el gremio de carroñeros en el bosque y el páramo (Descimon 1986, Damuth 1992).

Otra similitud que no ha sido mencionada en la literatura a nuestra disposición es que la proporción de especies de cada macrotaxón puede ser similar en comunidades equivalentes. Por ejemplo, el porcentaje de especies de mariposas, escarabajos y moscas puede ser similar en páramos de regiones diferentes. La investigación en las zonas altas del neotrópico todavía se concentra en taxonomía y sistemática (especialmente de las plantas) y el trabajo ecológico es muy escaso. En su valiosa revisión de los páramos del Nuevo Mundo, Sturm & Rangel (1985) destacaron la necesidad de hacer más estudios zoológicos, en especial sobre las relaciones tróficas en el ecosistema paramuno.

Este estudio, que considera la entomofauna por taxón, microhábitat y gremio, fue diseñado para evaluar la hipótesis de que la composición taxonómica es similar en todos los páramos neotropicales.

## Sitio de muestreo

El área de estudio se ubicó en los alrededores del Refugio de Visitantes del Cerro Chirripó Grande (9°30'N; 83° 30'W), en la cordillera de Talamanca, Costa Rica (mapa en Kappelle 1991). El sitio tiene una larga historia de incendios (algunos provocados por los humanos). El incendio más reciente tuvo lugar en 1976 y modificó un poco la proporción de taxones en la comunidad de plantas del páramo (Weber 1959, Horn 1989, 1991).

En los páramos andinos, la precipitación ronda entre 100 y 2.800 mm, la temperatura puede alcanzar el punto de congelación y los valores máximos de las estaciones seca y húmeda tienen lugar en febrero y julio, respectivamente (Schnetter *et al.* 1976, Sturm & Rangel 1985). En el Chirripó, la media anual de precipitación está cerca de los 2.500 mm, la temperatura media ronda los 7,6° C y la estación lluviosa se extiende de mayo a noviembre (Horn 1990, Kappelle 1991).

En el sitio de recolección (300 m alrededor del refugio), la vegetación estaba compuesta principalmente por *Chusquea subtessellata*, *Pernettya coriacea*, *Valeriana pulchella*, *Geranium repens*, *Carex* sp., *Valeriana prionophylla*, *Hypericum consanguineum*,

*Castilleja talamancensis* y *Pernettya prostrata*. Seguramente estos taxones son "indicadores" de la comunidad, también pueden ser considerados especies pioneras después del incendio (ver Horn 1991).

## Método

Para la recolección de especímenes se utilizó una trampa de 40 cm de diámetro. La primera recolección se hizo durante la primera semana de agosto de 1990 durante la época lluviosa. La segunda recolección se efectuó al final de la época lluviosa (tercera semana de octubre).

Sturm & Rangel (1985) demostraron la importancia de la variedad de métodos, así que nosotros obtuvimos muestras de tierra y detritos recolectados con trampas de Malaise (1,93 x 1,60 x 1,15 m), recolectados con el método explicado por Bernal (en Sturm & Rangel 1985) esta última metodología estaba compuesto principalmente por *subtessellata*; se recolectaron seis muestras de a cada visita). La fauna se extrajo con trampas de Berlese consecutivos) en la primera visita y manualmente en las demás. Los nubladros impidieron repetir el sistema.

Los gremios alimenticios y el hábitat fueron determinados (Borror *et al.* 1976, Essig 1954) y las identificaciones se basaron en Borror *et al.* (1976) y las colecciones de la Universidad de Costa Rica y el resto de los datos fueron analizados con tablas de contingencia.

## Resultados y discusión

El estudio fue diseñado para analizar la composición de gremios, aunque también se incluyeron algunos datos de taxonomía.

### Composición taxonómica

Los insectos recolectados en el páramo de Chirripó. Las observaciones de Mani (1962) sobre la melanización del café oscuro y miden menos de 3 mm de largo. La lista de insectos, no lejos de las 57 reportadas por Bernal (1976) en Suramérica. Con la red de golpe se recolectó material de los gremios de carroñeros y de néctar.

*Castilleja talamancensis* y *Pernettya prostrata*. Según Sturm y Rangel (1985), algunos de estos taxones son "indicadores" de la comunidad paramuna en Suramérica, aunque también pueden ser considerados especies pioneras de regiones altas después de un incendio (ver Horn 1991).

### Método

Para la recolección de especímenes se utilizaron redes entomológicas de golpe de 40 cm de diámetro. La primera recolección (alrededor de 2.000 golpes de red) se hizo durante la primera semana de agosto de 1987, un período de poca precipitación durante la época lluviosa. La segunda recolección (alrededor de 6.000 golpes) se efectuó al final de la época lluviosa (tercera semana de diciembre 1988).

Sturm & Rangel (1985) demostraron la importancia de recolectar con una variedad de métodos, así que nosotros obtuvimos muestras adicionales con tres trampas de Malaise (1,93 x 1,60 x 1,15 m), recolección manual debajo de piedras y muestras de tierra y detritos recolectados con pala de los primeros 2 cm según el método explicado por Bernal (en Sturm & Rangel 1985). El material recolectado con esta última metodología estaba compuesto principalmente por hojas de *Chusquea subtessellata*; se recolectaron seis muestras de aproximadamente 600 g (en cada visita). La fauna se extrajo con trampas de Berlese (calentadas al sol por dos días consecutivos) en la primera visita y manualmente en la segunda visita, pues los días nublados impidieron repetir el sistema.

Los gremios alimenticios y el hábitat fueron determinados con la literatura (Borror *et al.* 1976, Essig 1954) y observaciones personales en el campo. Las identificaciones se basaron en Borror *et al.* (1976) y los testigos se depositaron en las colecciones de la Universidad de Costa Rica y el Museo Nacional de Costa Rica. Todos los datos fueron analizados con tablas de contingencia de chi-cuadrado.

### Resultados y discusión

El estudio fue diseñado para analizar la entomofauna por taxón, hábitat y gremio, aunque también se incluyeron algunos datos sobre abundancia.

#### Composición taxonómica

Los insectos recolectados en el páramo del cerro Chirripó calzan con las observaciones de Mani (1962) sobre la melanización y el tamaño: la mayoría son café oscuro y miden menos de 3 mm de largo. En total, se encontraron 40 familias de insectos, no lejos de las 57 reportadas por Bernal (en Sturm & Rangel 1985) para Suramérica. Con la red de golpe se recolectó material de los órdenes principales, pero



con las trampas de Malaise se recolectaron pocos coleópteros (segundo muestreo, Cuadro 1,  $p < 0.01$ ). Las muestras de suelo prácticamente carecían de representantes de Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera. En general, el orden Diptera poseía la mayor cantidad de individuos (Cuadro 1).

Cuadro 1

**Entomofauna del páramo del Cerro Chirripó: número de especímenes de acuerdo con el método de recolección.**

Orden	Diptera	Hymenoptera	Coleoptera	Lepidoptera	Otros
Red de golpe	284	39	14	12	355
Malaise	210	25	1	25	13
Berlese	1	0	10	1	33
<b>Total</b>	<b>495</b>	<b>64</b>	<b>25</b>	<b>38</b>	<b>401</b>

Se recolectó un total de 144 morfoespecies y 16 órdenes (Apéndice 1, basado en el primer muestreo). Diptera fue el orden con más morfoespecies (70 distribuidas en 20 familias), seguido por Hymenoptera (23 en ocho familias), Lepidoptera adultos (18 en tres familias) y Coleoptera (15 en nueve familias, Apéndice 1). Una alta diversidad de especies de dípteros (Fig. 1) ha sido observada en alturas de Costa Rica, Suramérica y Asia (Sturm & Rangel 1985, Sturm 1989 y referencias citadas en la Fig. 1).

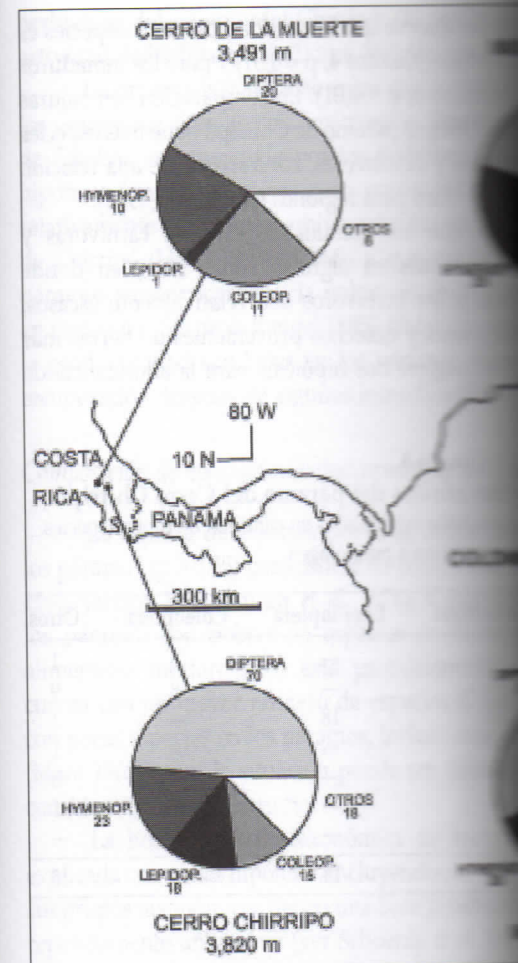
*Microhábitats y gremios*

Los habitantes de microhábitats húmedos son diversos, en tanto que hay pocas especies higrofilas y geófilas: el suelo está habitado principalmente por estadios inmaduros, en especial de coleópteros (Cuadros 2 y 3, chi-cuadrado,  $p < 0,01$ ). Relativamente pocos taxones tienen adaptaciones para hábitats húmedos e hipógeos si se hace la comparación con los habitantes de condiciones más extremas, como los Himalayas (ver Mani 1962, 1968).

Cuadro 2

**Hábitats de los insectos adultos del páramo del Cerro Chirripó.**

Orden	Diptera	Hymenoptera	Lepidoptera	Coleoptera	Otros
Geófilos	---	3	---	10	6
Higrófilos	---	---	---	1	1
Lugares húmedos	27	---	---	1	1
Otros	40	20	18	---	10
No determinados	3	---	---	3	---
<b>Total</b>	<b>70</b>	<b>23</b>	<b>18</b>	<b>15</b>	<b>18</b>



**Figura 1.** Cantidad de especies de los principales insectos neotropicales. Fuentes: Janzen (1976) y este manuscrito.

Cuadro 3

**Hábitats de los insectos inmaduros del páramo del Cerro Chirripó.**

Orden	Diptera	Hymenoptera
Otros	---	---
Geófilos	34	3
Higrófilos	10	---
Lugares húmedos	---	---
Otros	23	20
No determinados	3	---
<b>Total</b>	<b>70</b>	<b>23</b>

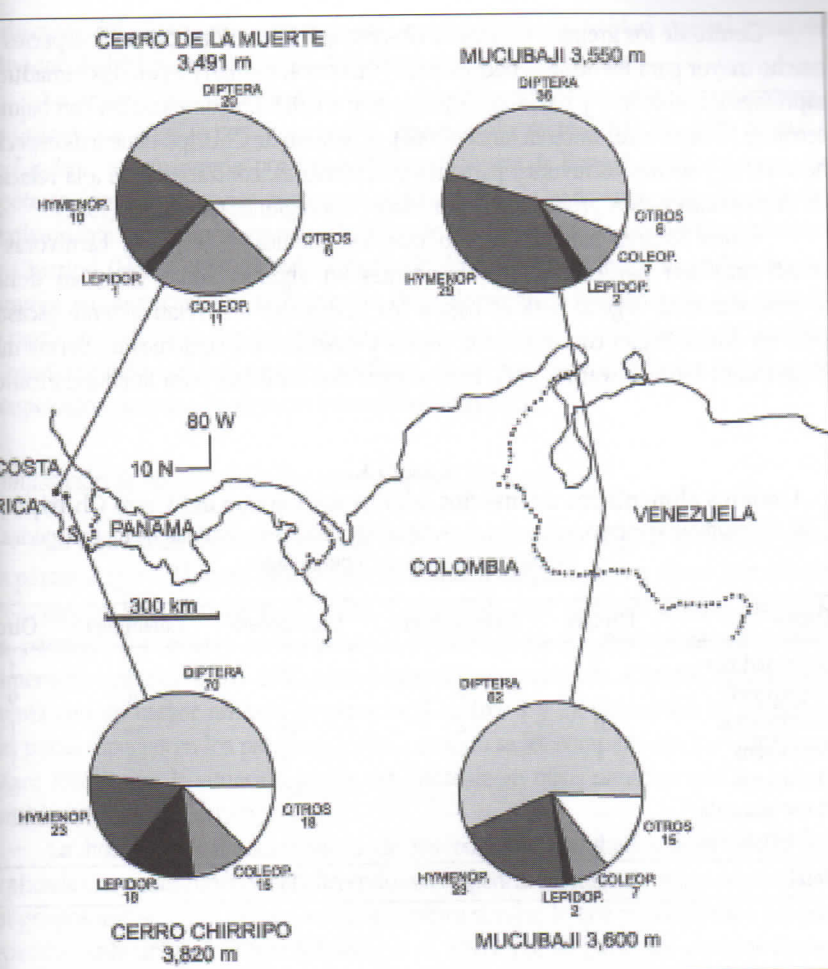


Figura 1. Cantidad de especies de los principales órdenes de insectos en cuatro páramos neotropicales. Fuentes: Janzen (1976) y este manuscrito.

Cuadro 3

Hábitats de los insectos inmaduros del páramo del Cerro Chirripó

Orden	Diptera	Hymenoptera	Lepidoptera	Coleoptera	Otros
Otros					
Geófilos	34	3	---	10	6
Higrófilos	10	---	---	1	1
Lugares húmedos	---	---	1	1	
Otros	23	20	18	---	10
No determinados	3	---	---	3	---
Total	70	23	18	15	18



Dentro de los gremios tróficos se observa que la cantidad de morfoespecies es mucho mayor para los adultos nectarívoros (Cuadro 4,  $p < 0,01$ ) y para los inmaduros saprófagos, herbívoros y parásitos (Cuadro 5,  $p < 0,01$ ). En comparación con bajuras cercanas (Guanacaste, datos en Janzen 1968), el páramo de Chirripó tiene más especies herbívoras y menos carnívoras, parásitas y detritívoras, contrariamente a la relación de tierras bajas y altas pronosticada por Mani para regiones templadas (1962).

Varios autores han encontrado que los gremios de especies carnívoras y detritívoras son particularmente abundantes en algunas zonas altas, en donde la productividad vegetal neta es baja y los herbívoros son relativamente escasos, pero en donde llegan con frecuencia presas y desechos provenientes de tierras más bajas (Mani 1962, Edwards 1987). Esto sugiere dos hipótesis para la abundancia de

Cuadro 4

#### Gremios alimenticios de insectos adultos del páramo del Cerro Chirripó

No se encontraron especies parásitas. Los datos están dados en cantidad de morfoespecies. Nectarívoros incluyen a polinófagos.

Orden	Diptera	Hymenoptera	Lepidoptera	Coleoptera	Otros
Depredadores	2	---	---	6	1
Herbívoros	---	---	---	8	9
Nectarívoros	61	23	18	---	1
Saprófagos	1	---	---	---	1
Omnívoros	---	---	---	---	5
No se alimenta	---	---	---	---	1
Indeterminado	6	---	---	1	---
<b>Total</b>	<b>70</b>	<b>23</b>	<b>18</b>	<b>15</b>	<b>18</b>

Cuadro 5

#### Gremios alimenticios de insectos inmaduros del páramo del Cerro Chirripó

No se encontraron especies parásitas. Los datos están dados en cantidad de morfoespecies. Nectarívoros incluyen a polinófagos.

Orden	Diptera	Hymenoptera	Lepidoptera	Coleoptera	Otros
Depredadores	8	---	---	6	1
Herbívoros	6	---	18	5	10
Nectarívoros	---	2	---	---	1
Parásitos	9	21	---	---	---
Saprófagos	42	---	---	2	1
Omnívoros	---	---	---	---	5
Fungívoros	---	---	---	1	---
Indeterminados	5	---	---	1	---
<b>Total</b>	<b>70</b>	<b>23</b>	<b>18</b>	<b>15</b>	<b>18</b>

herbívoros del páramo del Chirripó: (1) una mayor actividad de herbívoros, ó (2) una división más

La primera hipótesis no calza con la situación de los únicos que cuentan con información. *Espeletia* es consumida por los herbívoros. La hipótesis (muchas especies pero pocas individuos relativamente bajo como herbívoros) calza con la situación de Chirripó (Horn 1989), debido a que uno de los páramos suramericanos es la reducción de la productividad en particular (Sturm & Rangel 1985). El crecimiento de la productividad son bajos en los páramos, como recuperación después de algunos incendios (Horn

#### Composición de las comunidades: prueba de

La riqueza de especies por cada orden en los páramos ( $p > 0,05$ ) pero difiere de ecosistemas (1962, Janzen 1968, Janzen *et al.* 1976). Comparando los páramos son pobres en especies de Hymenoptera alimenticio (nectarívoros) está probablemente en cuenta con un mayor número de especies (Cuadro 4) con pocas especies en los páramos, incluso cuando (Mani 1962), pero la situación puede ser diferente considerados en este estudio.

La homogeneidad taxonómica de los páramos explicada con varias hipótesis, incluyendo convergencia subgrupos taxonómicos tienen una base genética y repetidamente un gremio (ver Schoenly *et al.* 1991) valores asociados de biomasa y diversidad que tiene Simberloff & Wilson 1970, Schoenly *et al.* 1991). Esto puede ocupar los mismos gremios en varios páramos entonces su biomasa y la cantidad de especies con energético típico de los páramos.

Recientemente se encontró que una alta proporción polinizadas por animales (Ricardi *et al.* 1987) y nosotros que se alimentan de flores. Esto sugiere una posibilidad la abundancia y diversidad de Diptera en el área (com. pers.) cree que la abundancia de dípteros en la abundancia de detritos y a la escasez de parásitos (1976), aunque una hipótesis no excluye a la otra. Los más abundantes tal vez por la baja tasa de descomposición



herbívoros del páramo del Chirripó: (1) una mayor productividad vegetal y mayor actividad de herbívoros, ó (2) una división mas fina de los nichos.

La primera hipótesis no calza con la situación de los páramos suramericanos, los únicos que cuentan con información. Por ejemplo, menos del 10% de la biomasa de *Espeletia* es consumida por los herbívoros (Sturm & Rangel 1985). La segunda hipótesis (muchas especies pero pocos individuos de cada una, con un impacto relativamente bajo como herbívoros) calza con los frecuentes incendios en el páramo del Chirripó (Horn 1989), debido a que uno de los efectos de los incendios en los páramos suramericanos es la reducción de la dominancia numérica de una especie particular (Sturm & Rangel 1985). El crecimiento vegetal y probablemente también la productividad son bajos en los páramos, como han demostrado los estudios de recuperación después de algunos incendios (Horn 1991).

#### Composición de las comunidades: prueba de una hipótesis

La riqueza de especies por cada orden entomológico (Fig. 1) es similar entre los páramos ( $p > 0,05$ ) pero difiere de ecosistemas a mayor o menor altura (ver Maqni 1962, Janzen 1968, Janzen *et al.* 1976). Comparado con altitudes mucho menores, los páramos son pobres en especies de Hymenoptera y Lepidoptera, su gremio (necarívoros) está probablemente ocupado por Diptera, grupo que cuenta con un mayor número de especies (Cuadros 1 y 2). Coleoptera es un orden con pocas especies en los páramos, incluso cuando se les compara con los Himalayas (Janzen 1962), pero la situación puede ser diferente en otros páramos que no fueron considerados en este estudio.

La homogeneidad taxonómica de los páramos estudiados aquí puede ser explicada con varias hipótesis, incluyendo convergencia ecológica y origen común. Los grupos taxonómicos tienen una base genética similar, lo que puede llevar a ocupar repetidamente un gremio (ver Schoenly *et al.* 1991). Por su parte, los gremios tienen valores asociados de biomasa y diversidad que tienen límites energéticos (Odum 1969, Amberloff & Wilson 1970, Schoenly *et al.* 1991). Esto implica, por ejemplo, que Diptera puede ocupar los mismos gremios en varios páramos de manera independiente, y que entonces su biomasa y la cantidad de especies convergirán debido a un presupuesto energético típico de los páramos.

Recientemente se encontró que una alta proporción de plantas de páramo son polinizadas por animales (Ricardi *et al.* 1987) y nosotros recolectamos muchos dípteros que se alimentan de flores. Esto sugiere una posible relación entre la polinización y la abundancia y diversidad de Diptera en el área. En contraposición, Janzen (1991, m. pers.) cree que la abundancia de dípteros en tierras altas se debe más bien a la abundancia de detritos y a la escasez de parasitoides (ver también Janzen *et al.* 1976), aunque una hipótesis no excluye a la otra. Los dípteros adultos saprófagos son abundantes tal vez por la baja tasa de descomposición de este ecosistema.

La segunda opción, origen común, implica que estos páramos estuvieron unidos en el pasado, cuando el clima era más frío, y que tienen una composición similar porque han conservado el patrón general de la comunidad que estaba presente antes de ese aislamiento (ver Simpson 1974). Esta hipótesis parece menos probable porque mucha de la entomofauna del Chirripó no ha surgido de la fauna de otros páramos suramericanos sino que ha evolucionado independientemente a partir de las especies de zonas bajas (Halfpeter 1987). Esta hipótesis del origen independiente tiene claras implicaciones según el modelo de análisis biogeográfico vicariante (Nelson & Rosen 1981), que la hacen particularmente susceptible de ser probada en un análisis futuro.

### Agradecimientos

Agradecemos la colaboración del Servicio de Parques Nacionales de Costa Rica, Michel Montoya y Angel Solís, así como el financiamiento de la Vicerrectoría de Docencia de la Universidad de Costa Rica. Annette Aiello (*Smithsonian Tropical Research Institute*), R. Willis Flowers (*Florida A&M University*), Daniel Janzen (Universidad de Pennsylvania), Ricardo Soto y William Eberhard (Universidad de Costa Rica), Orlando Rangel (Universidad Nacional de Colombia) y H. Sturm (Universidad de Hildesheim, Alemania) hicieron valiosas sugerencias que mejoraron el manuscrito.

### Referencias

- Borror, J. D., D.M. Delong & C.A. Triplehorn. 1976. *An Introduction to the Study of Insects*. 4 ed. Holt, Rinehart & Winston. New York. 852 pp.
- Damuth, J.D. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. Pp. 183-203. *In*: Behrensmeier, A.K., J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.D. Sues & S.L. Wing (eds.). *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press. Chicago, Illinois. 568 pp.
- Descimon, H. 1986. Origins of lepidopteran faunas in the high tropical Andes. Pp. 500-532. *In*: Vuilleumier, F. & M. Monasterio, M. (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. New York. 649 pp.
- Edwards, J.S. 1987. Arthropods of alpine aeolian ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 163-179.
- Essig, E.O. 1954. *College Entomology*. Macmillan. New York. 900 pp.
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 95-114.
- Hawkins, C.P. & J.A. Macmahon. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Ann. Rev. Entomol.* 34: 423-451.
- Horn, S. 1989. Prehistoric fires in Chirripó highlands of Costa Rica: Sedimentary charcoal evidence. *Rev. Biol. Trop.* 37 (2): 139-148.
- Horn, S. 1990. The 1976 fire in Chirripó National Park, Costa Rica: Antecedents and aftermath. *Rev. Biol. Trop.* 38 (2A): 267-275.

- Horn, S. 1991. Fire history and fire ecology in the Cordillera Occidental of Costa Rica. T.A. Waldrop (eds.). *Fire and the Environment*. Southeastern Forest Experiment Station. Cambridge.
- Janzen, D.H. 1968. Differences in insect abundance among páramos during a tropical dry season. *Ecology* 49(11): 1962-1970.
- Janzen, D.H., M. Ataroff, M. Farinas, S. Reyes, N. Rojas. 1981. Changes in the arthropod community along an altitudinal gradient. *Biotropica* 8(3): 193-203.
- Kappelle, M. 1991. Distribución altitudinal de la vegetación en Costa Rica. *Brenesia* 36: 1-14.
- Mani, M.S. 1962. *Introduction to High Altitude Entomology*. McGraw-Hill.
- Mani, M.S. 1968. *Ecology and Biogeography of High Altitude Ecosystems*. McGraw-Hill.
- Nelson, G. & D.E. Rosen (eds.). 1981. *Vicariance Biogeography*. Academic Press. New York.
- Odum, E.P. 1969. *The strategy of ecosystem development*. W.W. Norton.
- Ricardi, M., B. Briceño & G. Adamo. 1987. Sinopsis de la entomofauna de las montañas Blancas, Venezuela. *Ernstia* 44: 4-14.
- Schnetter, R., G. Lozano-Contreras, M.L. Schnetter & J. Rangel. 1981. El páramo de Cruz Verde, Colombia. I. Ubicación y características. *Caldasia* 11(54): 25-52.
- Schoenly, K., R.A. Beaver & T.A. Heumier. 1991. On the use of the guild concept in an approach. *Amer. Nat.* 137(5): 597-638.
- Simberloff, D.S. & T. Dayan. 1991. The guild concept and the evolution of species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- Simberloff, D.S. & E.O. Wilson. 1970. Experimental species invasions and colonization. *Ecology* 51: 934-937.
- Simpson, B.B. 1974. Glacial migration of plants: Island biogeography. *Ecology* 55: 700.
- Sturm, H. 1989. Beziehungen zwischen den Blüten der Espeletiinae (Asteraceae) und Insekten. *Stud. Neotrop. Bot.* 16: 1-14.
- Sturm, H. & O. Rangel. 1985. *Ecología de los páramos de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 292 pp.
- Weber, H. 1959. Los Páramos de Costa Rica y su Cordillera Occidental. Instituto Geográfico de Costa Rica.



- orn, S. 1991. Fire history and fire ecology in the Costa Rica paramos. Pp. 289-296. In: Nodvin, S.C. & T.A. Waldrop (eds.). *Fire and the Environment: Ecological and Cultural Perspectives*. USDA Southeastern Forest Experiment Station. Carolina del Norte.
- nzen, D.H. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49(10): 96-110.
- nzen, D.H., M. Ataroff, M. Farinas, S. Reyes, N. Rincón, A. Soler, P. Soriano & P. Vera. 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica* 8(3): 193-203.
- appelle, M. 1991. Distribución altitudinal de la vegetación del Parque Nacional Chirripó, Costa Rica. *Brenesia* 36: 1-14.
- ani, M.S. 1962. *Introduction to High Altitude Entomology*. Methuen. London. 302 pp.
- ani, M.S. 1968. *Ecology and Biogeography of High Altitude Insects*. Junk. La Haya. 530 pp.
- elson, G. & D.E. Rosen (eds.). 1981. *Vicariance Biogeography: A Critique*. Columbia University Press. New York.
- dum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- cardi, M., B. Briceño & G. Adamo. 1987. Sinopsis de la flora vascular del páramo de Piedras Blancas, Venezuela. *Ernstia* 44: 4-14.
- hnetter, R., G. Lozano-Contreras, M.L. Schnetter & J. Cardozo. 1976. Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia. I. Ubicación geográfica, factores climáticos y edáficos. *Caldasia* 11(54): 25-52.
- hoenly, K., R.A. Beaver & T.A. Heumier. 1991. On the trophic relations of insects: a food-web approach. *Amer. Nat.* 137(5): 597-638.
- mberloff, D.S. & T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- mberloff, D.S. & E.O. Wilson. 1970. Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization. *Ecology* 51: 934-937.
- mpson, B.B. 1974. Glacial migration of plants: Island biogeographical evidence. *Science* 185: 698-700.
- urm, H. 1989. Beziehungen zwischen den Blüten einiger hochandiner Wollschopfpflanzen (Espeletiinae, Asteraceae) und Insekten. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.* 24(3): 137-155.
- urm, H. & O. Rangel. 1985. *Ecología de los páramos andinos: Una visión preliminar integrada*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 292 pp.
- eber, H. 1959. *Los Páramos de Costa Rica y su Concatenación Fitogeográfica con los Andes Suramericanos*. Instituto Geográfico de Costa Rica. San José. 67 pp.



## Apéndice 1

## Invertebrados del páramo del Cerro Chirripó (144 morfoespecies en total).

<b>Orden Diptera</b>	(70)	<b>Orden Coleoptera</b>	(15)
Agromyzidae	(1)	Anthribidae	(1)
<i>Phytobia</i> sp.		Carabidae	(3)
Bibionidae	(2)	Curculionidae	(3)
Calliphoridae	(1)	<i>Phyllotrox</i> sp.	
Cecidomyiidae	(1)	Chrysomelidae	(1)
Chironomidae	(10)	Elateridae	(1)
Dolichopodidae	(1)	Lampyridae	(1)
Empididae	(1)	<i>Photinus</i> sp.	
Lauxaniidae	(1)	Lycidae	(1)
Muscidae	(10)	Melolonthidae	(2)
Mycetophilidae	(4)	<i>Ancognatha</i> sp.	
Phoridae	(2)	<i>Golofa</i> sp.	
Psychodidae	(1)	Staphylinidae	(1)
Sarcophagidae	(2)	Sin determinar	(1)
Sciaridae	(1)	<b>Orden Homoptera</b>	(5)
Sciomyzidae	(1)	Aphididae	(2)
Simuliidae	(1)	Cicadellidae	(2)
Syrphidae	(6)	Psyllidae	(1)
Tachinidae	(9)	<b>Orden Orthoptera</b>	(2)
<i>Dejaria</i> sp.		Acrydiidae	(1)
<i>Saundersia</i> 2spp.		Blattidae	(1)
<i>Degeneria</i> sp.		<b>Orden Collembola</b>	(2)
<i>Rhinophora</i> sp.		Entomobryidae	(1)
Tephritidae	(3)	Poduridae	(1)
<i>Tephritis</i> sp.		<b>Orden Psocoptera</b>	(1)
<i>Carphotricha</i> sp.		Psocidae	(1)
Tipulidae	(7)	<b>Orden Hemiptera</b>	(1)
Sin determinar	(5)	Lygaeidae	(1)
<b>Orden Hymenoptera</b>	(23)	<b>Orden Thysanoptera</b>	(1)
Andrenidae	(1)	Thripidae	(1)
Apidae	(1)	<b>Orden Thysanura</b>	(1)
<i>Bombus</i> sp.		Campodeidae	(1)
Braconidae	(4)	<b>Orden Protura</b>	(1)
Ceraphronidae	(1)	<b>Orden Tricoptera</b>	(1)
Eulophidae	(3)	<b>Orden Dermaptera</b>	(1)
Ichneumonidae	(11)	<b>Orden Ephemeroptera</b>	(1)
<i>Netelia</i> sp.		<b>Orden Neuroptera</b>	(1)
Pteromalidae	(1)	Hemerobiidae	(1)
Torymidae	(1)		
<b>Orden Lepidoptera</b>	(18)		
Geometridae	(3)		
Pterophoridae	(1)		
Sphingidae	(1)		
<i>Aelopus titan</i>			
Sin determinar	(13)		

CONSERVACIÓN Y  
PARQUE NACIONAL  
Cerro Chirripó  
Parte 7  
Aspectos de conservación  
y desarrollo sostenible