

**DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA ESPACIOTEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE
MARIPOSAS DIURNAS EN LA RESERVA NATURAL RÍO ÑAMBÍ**

VÍCTOR MANUEL SOLARTE CABRERA

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2005**

**DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA ESPACIOTEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE
MARIPOSAS DIURNAS EN LA RESERVA NATURAL RÍO ÑAMBÍ**

VÍCTOR MANUEL SOLARTE CABRERA

**Trabajo de grado para optar al título de
Biólogo**

**Director
MIGUEL GONZALO ANDRADE CORREA
Biólogo**

**Co-Director
BELISARIO CEPEDA QUILINDO
Biólogo**

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2005**

“Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado, son responsabilidades exclusivas de su autor”.

Artículo 1° del Acuerdo No. 32 de Octubre 11 de 1966, emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de Aceptación

Director

Co-Director

Jurado

Jurado

San Juan de Pasto, Mayo de 2005

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación no habría sido posible sin el apoyo financiero de “Proyecto Río Ñambí: conservación y alternativas de desarrollo en un bosque lluvioso del Pacífico, sur de Colombia” y sin la colaboración de Heiner Pérez, Juan Manuel Martínez, Belisario Cepeda, John Jairo Calderón, Manuel Berrío, Luis Miguel Constantino, Gonzalo Andrade y André Freitas. Extiendo mi gratitud a la Fundación Ecológica los Colibríes de Altaquer (FELCA) y a la Corporación para el Estudio y Conservación de la Vida Silvestre (ECOTONO) por el soporte logístico y el constante aliento, en especial a Mauricio y Cristian Flórez. Estoy profundamente agradecido con Aquiles Gutiérrez, Sandra Rojas y Esteban Carrillo por su incondicional apoyo y precisos comentarios.

A todos los anteriores y a los contribuyentes anónimos, quienes con su acompañamiento, aliento u observaciones se convirtieron en el puntal conceptual y anímico que necesitaba para desarrollar mi investigación; fueron fundamentales mi familia y Ximena Ruiz. Dedico mi trabajo a aquéllos que se han comprometido en el desarrollo y crecimiento de nuestros conocimientos científicos, mis inspiradores primarios.

TABLA DE CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN	15
OBJETIVOS	19
HIPÓTESIS	20
JUSTIFICACIÓN	21
1. ÁREA DE ESTUDIO	22
1.1 UBICACIÓN	22
1.2 GEOLOGÍA	22
1.3 GEOMORFOLOGÍA	25
1.4 CLIMA	25
1.5 SUELO	27
1.6 EL BOSQUE	28
1.7 DIVERSIDAD FLORÍSTICA	29
1.8 FENOLOGÍA	30
2. MÉTODOS GENERALES	32
2.1 DISEÑO GENERAL	32
2.2 TRABAJO DE CAMPO	32
2.3 TRABAJO DE LABORATORIO	34
2.4 ZONAS DE TRABAJO	35
2.5 ANÁLISIS DE DATOS	36
3. MIDRIENDO LA DIVERSIDAD I: RIQUEZA Y ESTRUCTURA GENERAL DE LA COMUNIDAD	38

3.1 SINOPSIS	38
3.2 INTRODUCCIÓN	38
3.3 ANÁLISIS DE DATOS	39
3.4 RESULTADOS	39
3.4.1 Riqueza	39
3.4.2 Estimadores de la riqueza	39
3.4.3 Distribución de la abundancia	41
3.4.4 Rarefacción I	43
3.4.5 Estructura general de la comunidad	43
4. DISTRIBUCIÓN EN EL ESPACIO Y EL TIEMPO	47
4.1 SINOPSIS	47
4.2 INTRODUCCIÓN	47
4.3 ANÁLISIS DE DATOS	48
4.4 RESULTADOS	48
4.4.1 Dimensión horizontal	48
4.4.2 Dimensión vertical	49
4.4.3 Distribución temporal	50
4.4.4 Homogeneidad	53
4.4.5 Dispersión de especies comunes y abundantes	53
5. MIDIENDO LA DIVERSIDAD II: ALFA, BETA Y GAMMA	58
5.1 SINOPSIS	58
5.2 INTRODUCCIÓN	58
5.3 ANÁLISIS DE DATOS	58

5.4 RESULTADOS	59
5.4.1 Rarefacción II	59
5.4.2 Dominancia y equidad	59
5.4.3 Similitud, reemplazo y complementariedad	61
5.4.4 Agrupamiento de los bosques	62
5.4.5 Coeficiente de similaridad (Lande 1996)	63
6. ALGUNOS ASPECTOS COMPORTAMENTALES	65
6.1 SINOPSIS	65
6.2 INTRODUCCIÓN	65
6.3 ANÁLISIS DE DATOS	67
6.4 RESULTADOS	67
6.4.1 Patrones de coloración	67
6.4.2 Condiciones climáticas	67
7. DISCUSIÓN	69
7.1 DIVERSIDAD, PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES, Y ASPECTOS COMPORTAMENTALES DE LA COMUNIDAD DE MARIPOSAS DIURNAS	69
7.1.1 ¿Por qué se producen estas diferencias?	75
7.1.2 ¿Las estructuras geográfica, climática y vegetal pueden explicar los patrones de diversidad de esta comunidad?	76
7.2 CONSERVACIÓN	78
8. RECOMENDACIONES	80
BIBLIOGRAFÍA	81
ANEXOS	90

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 2.1 Tipos de bosques en el área de estudio de la RNRÑ	37
Tabla 3.1 Número total de especies e individuos registrados en la RNRÑ	40
Tabla 3.2 Número de especies según categorías de abundancia	44
Tabla 4.1 Riqueza de especies de la comunidad total entre los tipos de bosque	49
Tabla 4.2 Riqueza de especies de la comunidad total según la distribución vertical	50
Tabla 4.3 Homogeneidad entre cada dimensión para el total de la comunidad y familias	54
Tabla 4.4 Homogeneidad entre estratos verticales para las especies con más de 12 individuos	56
Tabla 5.1 Índices de riqueza, dominancia y equidad de cada subdivisión espacial y temporal	60
Tabla 5.2 Índices de riqueza, dominancia y equidad de las familias y subfamilias en dimensión espacial	61
Tabla 5.3 Índices de similitud, reemplazo de especies y complementariedad de la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ	62
Tabla 5.4 Medidas de diversidad y similaridad <i>sensu</i> Lande (1996) de la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ	64
Tabla 6.1 Secuencia principal de los patrones de coloración de las mariposas diurnas según su distribución en la dimensión vertical de un bosque tropical maduro (Landing 1984)	66
Tabla 6.2 Grupos integrados derivados de la secuencia principal (Landing 1984)	66
Tabla 6.3 Distribución de las especies de mariposas diurnas de la RNRÑ según patrones de coloración de las alas	68
Tabla I.1 Variables medidas en los tres bosques de la RNRÑ	91
Tabla I.2 Índices de complejidad y heterogeneidad en los tres tipos de bosque de la RNRÑ	93
Tabla I.3 Factores de carga para el PCI de los índices de complejidad y heterogeneidad en los tres tipos de bosque de la RNRÑ	94
Tabla III.1 Índices de diversidad α , β y γ según Riqueza, Shannon-Wiener y Simpson, en tres dimensiones espaciotemporales, para la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ	102

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1.1 Mapas de localización de la Reserva Natural Río Ñambí	23
Figura 1.2 Precipitación y temperatura en la RNRÑ	26
Figura 2.1 Mapa topográfico del área de estudio	33
Figura 2.2 Trampa Van Someren-Rydon	34
Figura 3.1 Porcentaje de especies registradas	41
Figura 3.2 Porcentaje de individuos registrados	41
Figura 3.3 Estimadores de riqueza de especies	42
Figura 3.4 Rango de abundancia para el total de la comunidad	43
Figura 3.5 Curva de acumulación	44
Figura 3.6 Estructura general de la comunidad	46
Figura 4.1 Especies solapadas entre los bosques	49
Figura 4.2 Número de especies por categoría de abundancia en los bosques de la RNRÑ	51
Figura 4.3 Número de especies por categoría de abundancia en dimensión vertical	51
Figura 4.4 Distribución horizontal según la dimensión vertical	52
Figura 4.5 Variación temporal según los tipos de bosque	53
Figura 4.6 Variación temporal según el estrato vertical	53
Figura 4.7 PCA del número de individuos por especie en tres tipos de bosque	54
Figura 4.8 PCA del número de individuos por especie en dimensión vertical	55
Figura 4.9 Plano de dispersión para las especies en dimensión temporal	56
Figura 4.10 Plano de dispersión para las especies en dimensión horizontal y vertical	57
Figura 5.1 Curva de rarefacción para el total de la comunidad	60
Figura 5.2 Dendrograma de similitud entre los tres tipos de bosque	62

LISTA DE ANEXOS

	pág.
Anexo I. Complejidad y heterogeneidad de los bosques del área de estudio	90
Anexo II. Mariposas diurnas de la Reserva Natural Río Ñambí	95
Anexo III. Diversidad y similaridad entre múltiples comunidades	99

RESUMEN

Para probar las hipótesis de que la comunidad de mariposas diurnas de un bosque pluvial premontano no se distribuye al azar en dimensiones espaciales y temporales, que exhibe una dinámica ecológicamente estable, y que las estructuras geográfica, climática y vegetal explican su diversidad, se muestreó una comunidad de mariposas diurnas durante un año, colectando 1051 individuos de 139 especies en el sotobosque y subdosel de tres tipos de bosque: primario, primario con entresaca selectiva y secundario con entresaca selectiva. Estructuralmente, la comunidad presenta una distribución de la serie-log. Más del 50% de las especies se consideran raras. La comunidad no se distribuye aleatoriamente en dimensiones horizontal y vertical, y en dimensión temporal se presenta una aparente regularidad cíclica. La comunidad en general manifiesta una gran contribución de la diversidad β con una similaridad intermedia dentro de cada dimensión. Esta investigación corrobora los resultados obtenidos en otros trabajos sobre patrones de diversidad y distribución espaciotemporal, y señala la importancia de realizar estudios multidimensionales para medir adecuadamente una comunidad de mariposas diurnas neotropicales.

Palabras claves: comunidad de mariposas neotropicales, dimensiones vertical, horizontal y temporal, bosque pluvial premontano, región del Chocó biogeográfico.

ABSTRACT

To test the hypotheses that the butterfly community at a premontane pluvial forest is not distributed at random in space and temporary dimensions, that it exhibits a dynamics ecologically stable, and that the geographical, climatic and vegetable structures explain its diversity, was sampled a butterfly community during one year, collecting 1051 individuals of 139 species in the understorey and subcanopy of three forest types: primary forest, selectively logged mature forest, and mature disturbed forest. Structurally, the community was well described by a serie-log distribution. More than 50% of the species they are considered rares. The community is not distributed randomly in horizontal and vertical dimensions, and in temporary dimension an apparent recurrent regularity is presented. In general, the community manifest a great contribution of the β -diversity with an intermediate similarity inside each dimension. This investigation corroborates the results obtained in other works on diversity patterns, and space and temporal distribution, and it points out the importance of carrying out multidimensional studies to measure a neotropical butterfly community appropriately.

Key words: neotropical butterfly community, vertical, horizontal and temporal dimensions, premontane rainforest, Chocoan biogeographical region.

INTRODUCCIÓN

El Chocó biogeográfico. Esta ecorregión es considerada una de las áreas de mayor riqueza de especies en el mundo y de alto grado de endemismos en un amplio rango de taxones que incluye plantas, aves, anfibios y mariposas^{1,2,3}. Se extiende desde el suroriente de Panamá, todo el andén pacífico colombiano, hasta el noroccidente de Ecuador; tiene un área aproximada de 130.000 km², que va desde el nivel del mar hasta el piedemonte occidental de la cordillera occidental y del Nudo de los Pastos.

La precipitación varía de 4.000 a más de 9.000 mm por año, con algunos sectores que pueden recibir más de 13.000 mm durante un año. El brillo solar (insolación) en término medio es de 110 horas por mes a lo largo del año. La temperatura promedia 23,6°C y la humedad relativa 89%⁴.

Se estima que el Chocó biogeográfico mantiene más de 9.000 especies de plantas vasculares (de las cuales son endémicas el 25%), más de 600 especies de aves (al menos 100 son endémicas), 235 especies de mamíferos (25% de endemismo), 350 anfibios (60% son endémicos) y 210 reptiles (30% son endémicos); esta ecorregión presenta uno de los más altos niveles de endemismo del planeta⁵.

Diversidad de mariposas diurnas neotropicales. La diversidad de mariposas diurnas en el Neotrópico es mayor que en cualquier otra región del planeta⁶. La región neotropical cubre un amplio rango de hábitats y climas, pero los bosques lluviosos tropicales tienen la más alta diversidad de especies, específicamente contiene las poblaciones más ricas en mariposas y polillas en el mundo^{7,8}. La alta diversidad en el Neotrópico se debe a la complejidad del área (ver Capítulo 1). Muchas de estas zonas son centros de endemismos y refugios pleistocénicos (v.

¹ WWF. Chocó-Darién moist forests (NT0115). World Wildlife Fund, 2001.

² Salaman, Paul. (ed.). Surveys and conservation of biodiversity in the Chocó South-West Colombia. Cambridge, U.K. : BirdLife International Study Report No. 61, 1994.

³ Rangel-Ch., O. Colombia, Diversidad Biótica IV: Chocó biogeográfico/Costa Pacífica. Bogotá D.C. : Instituto de Ciencias Naturales, 2004.

⁴ Herrera-Macbride, J., O. Rangel-Ch., M. Aguilar-P., H. Sánchez-C., P. Lowy-C. & A. Garzón-C. Colombian pacific coast region (Chocó). Western Colombia. In: H. Heywood & O. Herrera-Macbride (eds.). Centers of plant diversity. Vol. 3: Latin American and Caribbean. UICN, 1998.

⁵ Critical Ecosystem Partnership Fund. Corredor de conservación Chocó-Manabí. Ecorregión terrestre prioritaria del Chocó-Darién-Ecuador occidental (Hotspot). Perfil del ecosistema. Colombia y Ecuador, 2001.

⁶ Robbins, R. & Opler, P. Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. Washington, D.C. : Joseph Henry Press, 1997.

⁷ Carter, D. Butterflies and moths. 2nd Ed. New York : Dorling Kindersley, Inc., 2002.

⁸ D'Abrera, B. Butterflies of South America. Victoria, Australia : Hill House, 1984b.

gr. la región del Chocó biogeográfico) donde los factores históricos y ecológicos jugaron un papel preponderante en sus establecimientos y lo siguen haciendo en el presente⁹.

Algunos cálculos señalan que más del 31% de las especies descritas de lepidópteros en el mundo se hayan en el Neotrópico (aproximadamente 146.000 especies); de las mariposas diurnas, no menos del 42% (unas 7.500 especies) se encuentran en la región neotropical¹⁰. En términos generales y con cierta prudencia, los inventarios de mariposas diurnas neotropicales están casi completos (concretamente para Papilionidae, Pieridae y algunas subfamilias de Nymphalidae); no obstante, en algunos grupos como Satyrinae, Lycaenidae, Riodinidae y Hesperidae se siguen descubriendo especies¹¹.

Existen dos trabajos que abordaron de forma casi completa la temática de las mariposas diurnas neotropicales: la obra de Seitz (*The American Rhopalocera*, en 1924) y la más reciente de D'Abbrera (*Butterflies of the Neotropical Region*, entre 1981 y 1995). La primera ya es obsoleta y la segunda continúa en revisión. Además del trabajo de D'Abbrera, varios lepidopterólogos neotropicales han dado inicio al proyecto bioinformática GloBIS (Global Butterfly Information System) en el que se está reuniendo la mayor cantidad de información sobre mariposas diurnas del mundo y donde se están incluyendo datos sobre identificación, distribución, cartografiado, algunos pormenores biológicos y ecológicos adicionales, plantas nutricias, imágenes de adultos y estados inmaduros (actualmente la exploración se puede hacer en los sistemas de acceso electrónico www.insects-online.de/gartfron.htm y www.nhm.ac.uk/entomology/lepindex/).

Al parecer, la zona con mayor diversidad de mariposas diurnas se extiende entre el sur de Colombia y el límite Perú-Bolivia y entre el piedemonte oriental andino y Rondônia en Brasil¹². Aunque la documentación aún es muy pobre, varios estudios señalan la alta riqueza en sitios específicos de este rango. Por ejemplo, en Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú, se han registrado aproximadamente 1300 especies¹³, en la Estación Biológica Jatun Sacha, Ecuador, más de 800

⁹ Brown, K. 1987. Biogeography and evolution of neotropical butterflies. In: Whitmore, T. & G. Prance (eds.). *Biogeography and quaternary history in tropical America*. New York : Oxford University Press, 1987.

¹⁰ Lamas, G. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. *Bol. S.E.A. No. 32*, 2003.

¹¹ *Ibid.*

¹² Robbins, R. & Opler, P. Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Washington, D.C. : Joseph Henry Press, 1997.

¹³ Robbins, R., G. Lamas, H. Mielke, D. Harvey & M. Casagrande. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú. In: Wilson, D. & A. Sandoval (eds.). *La biodiversidad del sureste del Perú: Manu, Biodiversity of southeastern Perú*. Lima : Editorial Horizonte, 1996.

especies¹⁴ y en la región Mocoa-Churumbelos-Kofán, Colombia, más de 700 especies. No obstante, los mayores índices de riqueza específica no están exclusivamente circunscritos a esta franja. Así, en la costa atlántica brasilera, en lugares como Belém se han registrado más de 700 especies, en Itatiaia más de 900 especies, en Serro do Japi cerca de 800 especies¹⁵, y en Campinas más de 770 especies¹⁶. Pero cruzando los Andes, en el piedemonte pacífico, la riqueza es menor; los estimativos señalan que La Selva, Panamá, sostiene unas 600 especies¹⁷ y en la Estación de Campo Maquipucuna, Ecuador, la riqueza no llega a las 300 especies¹⁸.

Aunque la fauna de lepidópteros diurnos colombianos es aún poco conocida, la contribución que han hecho varios especialistas es de un valor incalculable. La mayoría de tales estudios son esencialmente de tipo descriptivo¹⁹, concentrándose sobre todo en generalidades, observaciones sobre géneros o especies determinados y algunos aspectos ecológicos. Entre los mayores aportantes encontramos a J. Le Crom, J. Salazar, J. Vélez, L. Constantino, M. Heredia, H. Álvarez, A. Amarillo, G. Kattan, C. García-R., C. Callaghan, G. Fagua y G. Andrade, entre otros. Sus colectas han sido depositadas en colecciones nacionales y del exterior, algunas de ellas de excelente calidad e inestimable valor científico. En la actualidad se están publicando las guías de mariposas de Colombia bajo el liderazgo de J. Le Crom, con el fin de cubrir el conocimiento de las mariposas diurnas del país en varios volúmenes (el primero, Papilionidae, fue editado en el 2002 y el segundo, Pieridae, este año).

Estudios espaciotemporales. En dos dimensiones es muy notoria la variación de la diversidad de mariposas diurnas: latitudinal y altitudinalmente. Según la latitud se presenta un decremento desde el ecuador hasta los polos. Dos factores explican en parte esta situación: la mayor diversidad de plantas hacia los trópicos y la presencia de un clima tropical más favorable^{20,21}. Según la altitud, a medida que se incrementa en altura se disminuye la riqueza de especies, debido en parte

¹⁴ Murray, D. A survey of the butterfly fauna of Jatun Sacha, Ecuador (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). *J. Res. Lepid.* 35: 42-60, 1996.

¹⁵ Robbins, R. & Opler, P., Op. cit.

¹⁶ Brown, K. & A. Freitas. Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: Structure, instability, environmental correlates, and conservation. *Journal of Insect Conservation* 6: 217-231, 2002.

¹⁷ Robbins, R. & Opler, P., Op. Cit.

¹⁸ Raguso, R. & O. Gloster. Preliminary checklist and field observations of the butterflies of the Maquipucuna Field Station (Pichincha Province, Ecuador). *J. Res. Lepid.* 32: 135-161, 1993.

¹⁹ Andrade-C., G. Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Vol. XXII (84), págs. 407-421, 1998.

²⁰ Owen, D. F. *Tropical butterflies*. London : Oxford University Press, 1971.

²¹ Slansky, F. Latitudinal gradients in species diversity of the new world swallowtail butterflies. *J. Res. Lepid.* 11(4): 201-217, 1972.

a la mayor diversidad de plantas en pisos bajos y a la existencia de un clima menos propicio en pisos altos²².

Además de las obvias variaciones latitudinales y altitudinales en la diversidad, varios estudios han señalado que las diferencias más relevantes se presentan dentro del ecosistema en sí, es decir, a lo largo y ancho de gradientes intrínsecos al sistema. Dependiendo del *taxon*, percibimos las diferencias que existen en la diversidad cuando se consideran varios tipos de hábitats (dimensión horizontal), o varios estratos de un bosque (dimensión vertical), o varias épocas (dimensión temporal). Los primeros organismos estudiados en este sentido fueron mamíferos, aves e insectos (principalmente Diptera y Coleoptera), mientras que las investigaciones en Lepidoptera son más recientes²³.

De los estudios más relevantes en esta vía cabe resaltar el de C. Papageorgis²⁴, quien encontró en bosques peruanos que algunas mariposas y polillas diurnas con coloraciones de advertencia tendían a volar en diferentes niveles del bosque de acuerdo al patrón mimético. DeVries²⁵ describió la estratificación vertical de ninfálidos frugívoros en un bosque húmedo mesoamericano. Emmel & Leck²⁶ señalaron que existen diferencias poblacionales entre épocas secas y húmedas, entre áreas abiertas y boscosas, en la isla Barro Colorado en Panamá. Sin embargo, el primer estudio multidimensional de una comunidad de mariposas diurnas en el Neotrópico data de finales de la década de los 90s. DeVries *et al.*²⁷ publicaron una investigación que envuelve las dimensiones horizontal, vertical y temporal de una comunidad de mariposas frugívoras en un bosque lluvioso amazónico del Ecuador, concluyendo que dicha comunidad no se distribuye al azar en el espacio y el tiempo.

²² Descimon, H. Origins of lepidopteran faunas in the high tropical Andes. In: Villeumier, F. & M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography. New York : Oxford University Press, 1986.

²³ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62:343-364.

²⁴ Papageorgis, C. 1975. Mimicry in tropical butterflies. *Amer. Scientist* 63: 522-532.

²⁵ DeVries, P. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *J. Res. Lepid.* 26(1-4): 98-108.

²⁶ Emmel, T. & C. Leck. 1969. Seasonal changes in organization of tropical rain forest butterfly populations in Panamá. *J. Res. Lepid.* 8(4): 133-152.

²⁷ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

OBJETIVOS

Los procesos ecológicos que ocurren dentro de la comunidad de mariposas diurnas pueden ser estudiados y mejor comprendidos cuando se involucran varias dimensiones. Esta investigación examina la diversidad de este *taxon* en relación con sus patrones de distribución en dimensiones horizontal, vertical y temporal. Pero antes, se debe tener en cuenta que la comunidad de mariposas diurnas en un bosque pluvial premontano se ve influenciada por los siguientes principios:

- a. El paisaje y las relaciones ecosistémicas son el resultado de las historias geológica, climática y vegetal, determinantes a la vez de su historia evolutiva.
- b. Los niveles de perturbación forestal están asociados con la heterogeneidad y la diversidad del bosque.
- c. La estratificación vertical está en consonancia con la complejidad y la altura del bosque.
- d. Las variaciones climáticas a lo largo de un ciclo anual presentan periodicidad.

Teniendo en cuenta estos cuatro factores se estableció un diseño metodológico con el propósito de desarrollar los siguientes objetivos:

1. Describir la diversidad y establecer los grados de similitud, tanto en conjunto como en las unidades espaciotemporales definidas.
2. Examinar los patrones de distribución e inquirir las interacciones de las dimensiones espaciales con las alteraciones de este mosaico ecológico a través del tiempo.

HIPÓTESIS

La ecología toma la dinámica del cambio gradual como una de sus teorías axiomáticas. Haeckel, citado por Mayr^{28,29}, afirma que “la ecología es el estudio de todas las complejas interrelaciones que Darwin consideraba como condiciones de la lucha por la existencia”. Sin embargo, dichas interrelaciones y, previamente, las fuentes u orígenes de la diversidad dentro y entre las comunidades continúan siendo uno de los problemas centrales aún no resueltos en la ecología de las comunidades³⁰.

Para dilucidar la diversidad en gradientes distintos se han propuesto varias hipótesis: tiempo evolutivo y geológico, estabilidad y predecibilidad climática, heterogeneidad y complejidad espacial, estabilidad y productividad primaria, competencia, intervención y depredación³¹. Estos razonamientos funcionan claramente cuando las diferencias entre gradientes son evidentes e incluso se pueden notar a secas; pero, ¿cómo se demuestran cuando tales gradientes no revelan límites rígidamente definidos? Éste es el caso del bosque de la Reserva Natural Río Ñambí (ver sección 2.4).

Para explicar la diversidad y los patrones de distribución espaciotemporales de la comunidad de mariposas diurnas de la Reserva Natural Río Ñambí se propusieron las siguientes hipótesis:

1. Esta comunidad exhibe una dinámica ecológicamente estable.
2. La comunidad refleja diferencias espaciales y temporales dentro de niveles de gradación que no presentan límites precisos.
3. Las estructuras geográfica, climática y vegetal explican la singular diversidad de esta comunidad.

²⁸ Mayr, E. *Así es la biología*. Madrid : Editorial Debate, S. A., 1998.

²⁹ Mayr, E. *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, U.S. : The Belknap Press of Harvard University Press, 2000.

³⁰ Morin, P. *Community ecology*. Malden, MA; US : Blackwell Science, Inc., 1999.

³¹ Pianka, E. *Evolutionary ecology*. 4th Ed. New York : Harper & Row, 1988.

JUSTIFICACIÓN

Es evidente que los diferentes ecosistemas han desarrollado características estructurales y funcionales únicas y que éstos las emplean para asegurar su eficacia³². Los lepidópteros ofrecen la oportunidad de ser utilizados como sistema modelo para avanzar conceptualmente en ecología y evolución; en concreto, en la biología del desarrollo evolutivo y su interfase con la ecología³³. De hecho, las mariposas diurnas han servido como un modelo para la investigación de patrones de diversidad y endemismos a lo largo de gradientes ambientales, y, dado que éstas son uno de los grupos de insectos mejor conocidos, pueden ser incluidos entre una serie de indicadores para los estudios de conservación³⁴.

Las investigaciones que evalúan los patrones espaciotemporales son indispensables para un mejor entendimiento de las comunidades tropicales, y con mayor especificidad, dentro del paradigma contemporáneo de la conservación. Los insectos están íntimamente ligados a esta línea, y las mariposas diurnas comienzan a ser integradas directamente en los estudios que evalúan los efectos del tiempo y el espacio³⁵.

Esta investigación es la primera que acomete la comunidad de mariposas diurnas en un área del Chocó biogeográfico nariñense para evaluar los patrones de distribución espaciales y temporales. La información obtenida permitirá aprehender cómo se está estructurando esta comunidad en conjunto, examinar cuáles y cómo son las diferentes particiones, y exhortar a que las futuras investigaciones estén orientadas a la dinámica ecológica y a los planes de conservación biológica.

³² Patrick, R. Biodiversity: Why is it important? In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. Washington, D.C. : Joseph Henry Press, 1997.

³³ Watt, W. & C. Boggs. Synthesis: Butterflies as model systems in ecology and evolution. Present and future. In: Boggs, C., W. Watt & P. Ehrlich (eds.). Butterflies. Ecology and evolution taking flight. Chicago : The University of Chicago Press, 2003.

³⁴ Kremen, C., D. Lees & J. Fay. Butterflies and conservation planning in Madagascar: From pattern to practice. In: Boggs, C., W. Watt & P. Ehrlich (eds.). Butterflies. Ecology and evolution taking flight. Chicago : The University of Chicago Press, 2003.

³⁵ DeVries, P. & T. Walla. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. Biological Journal of the Linnean Society 74: 1-15, 2001.

1. ÁREA DE ESTUDIO

En este capítulo se explora el área de estudio de una forma generalizada y sintética, enfocando la región donde se ubica la reserva bajo un prisma sistémico y dinámico, de tal forma que nos permita entender a esta zona como un todo y comprender que las innumerables interacciones que ocurren entre sus componentes bióticos y abióticos no están aisladas, sino que se interconectan; para nuestro caso, la comunidad de mariposas diurnas de la reserva, además de ser parte del sistema, están a la merced de los procesos estocásticos que ocurren dentro de él. Cuando parte de este sistema cambia hay otras partes que se ven afectadas, y no sólo a través de espacios y tiempos cercanos y cortos; la mayoría de las veces se trata de situaciones que suceden en escalas de tipo geológico.

1.1 UBICACIÓN

La Reserva Natural Río Ñambí (RNRÑ) se localiza en el corregimiento de Altaquer, municipio de Barbacoas, departamento de Nariño, al suroccidente de Colombia; sus coordenadas geográficas son: 1°17'N 78°04'W. El área aproximada es de 1.500 ha, abarcando un gradiente altitudinal desde 1.150 hasta 1.900 m; el acceso, a través de diversos corredores, es relativamente fácil hasta los 1.500 m. La reserva está bañada principalmente por los ríos Peje, San Francisco y El Espingo, y más de una veintena de quebradas y pequeñas fuentes de agua; los tres ríos confluyen en el río Ñambí, que a su vez desemboca en el río Telembí, cuenca del río Patía (Figura 1.1).

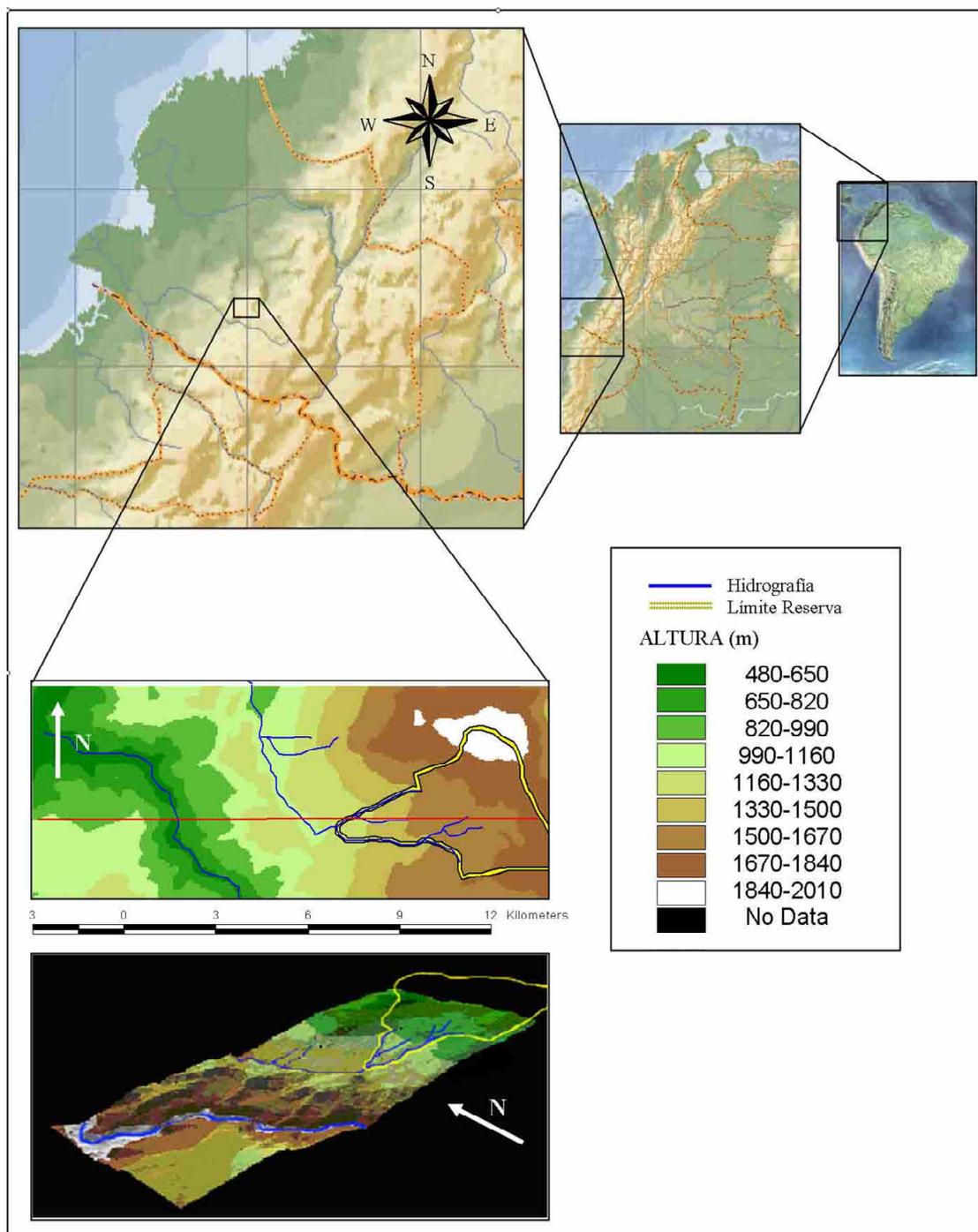
1.2 GEOLOGÍA

La historia geológica de la zona se remonta hacia el Cretácico Superior, entre 60 y 80 millones de años atrás. El desplazamiento de las placas de Cocos y Nazca bajo las placas del Caribe y de Suramérica generó la formación de dos arcos de islas y una cuenca intermedia^{36,37}: en la actualidad, el arco externo constituye la 'serranía' del Baudó que es una cadena formada por basamento netamente oceánico, es decir, constituida por roca basáltica, y continuada hacia el sur hasta la isla de Gorgona; la cuenca intermedia forma el actual valle del Atrato-San Juan hacia el norte y la llanura costera hacia el sur; el arco interno es el arco magmático representado en la cadena de batolitos y rocas volcánicas que bordean los flancos occidentales de la cordillera Occidental y el Nudo de los Pastos. En

³⁶ Brown, J. & M. Lomolino. Biogeography. 2nd ed. Sunderland, MA, US : Sinauer Associates, Inc., 1998.

³⁷ Clark, K., R. Lawton & P. Butler. The physical environment. In: Nadkarni, N. & Wheelwright, N. (eds.). Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest. New York : Oxford University Press, 2000.

Figura 1.1 Mapas de localización de la Reserva Natural Río Ñambí.



este último el plegamiento ha sido muy intenso debido a las presiones ejercidas por el arco externo y el arco andino³⁸. El arco interno, también llamado cuenca de transarco, se levantó más recientemente, al parecer durante el Eoceno. Es aquí donde se ubica la RNRÑ.

En la reserva predominan rocas ígneas y sedimentarias. La roca madre corresponde a dos tipos: basalto (fuertemente plegado y frecuentemente expuesto) y un cuerpo ígneo intrusivo originado durante el Paleoceno-Eoceno. Este último es un plutón que hace parte de un conjunto de plutones medianos y pequeños que forman el batolito emplazado en las estribaciones más occidentales del centrooccidente del Nudo de los Pastos³⁹. Están expuestas en lugares donde el suelo suprayacente ha sido desplazado por los fenómenos de intemperismo; estas rocas han sufrido descomposición química mediada por hidrólisis y disolución, reacciones que aportan material arcilloso y arena al suelo^{40,41}. A través de este suceso la roca se ha ido fragmentando, incrementándose la desintegración por la acción mecánica intrínseca del curso de los ríos y quebradas; además, las raíces de las plantas agrandan las grietas de las rocas acelerando el proceso de rotura.

Superpuesta a la roca madre se revelan terrazas de sedimentos del Terciario Inferior y Superior. Durante el Paleoceno, antes del levantamiento de la cuenca de transarco, comenzó una sedimentación marina que formó calizas silíceas y areniscas grauváquicas. En tanto que la cuenca de transarco se elevaba aparece una sucesión de eventos sedimentarios: depósitos del Oligoceno cubren los sedimentos marinos y comprenden margas, tobas y calizas puras y arenosas; posteriormente aparece una acumulación de areniscas arcillosas de edad miocena; finalmente, durante el Plioceno, hay representación de sedimentos fluviales y aglomerados volcánicos⁴². No todos estos acontecimientos sedimentarios son evidentes en el área de la reserva, pero casi todos están presentes a lo largo de la carretera Pasto-Tumaco, entre las poblaciones de Piedrancha y Junín.

Con la elevación de la cordillera occidental y del Nudo de los Pastos durante el Paleoceno-Eoceno comienza la formación de los pisos bioclimáticos, generándose los procesos de colonización biológica procedente de latitudes bajas y altas. Durante el Pleistoceno se presenta otra intensa actividad volcánica, con mayor elevación de los Andes ocasionada por un nuevo proceso de subducción. Durante el Cuaternario, las glaciaciones produjeron grandes efectos en la distribución de la

³⁸ Galvis, J. & J. Mojica. 1993. Geología. En: Leyva, P. (ed.). Colombia Pacífico. Tomo 1. Proyecto Biopacífico, Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN Colombia, Santa Fe de Bogotá.

³⁹ Ibid.

⁴⁰ Lambert, D. The field guide to geology. New York : Checkmark Books, 1998.

⁴¹ Wikander, R. & J. Monroe. Fundamentos de geología. 2^{da} ed. México : Internacional Thomson Editores, 2000.

⁴² Galvis, J. & J. Mojica, Op. cit.

vegetación. Durante estos periodos las selvas desaparecieron temporalmente, excepto en los refugios pleistocénicos (Benhur Cerón, com. pers.); la RNRÑ se ubica en uno de estos refugios.

1.3 GEOMORFOLOGÍA

La región de la RNRÑ está enclavada en una unidad geomorfológica mayor: la región cordillerana occidental del Nudo de los Pastos. El sustrato de esta zona es básicamente cretácico ígneo-sedimentario, está fuertemente plegado y fallado en dirección norte-sur y no actúa de forma manifiesta sobre el modelado y la red de drenaje⁴³. Debido a que la topografía local depende en gran medida de las características de las unidades estratigráficas subyacentes⁴⁴, se puede apoyar la idea de que el relieve está más relacionado con la presencia de los plutones graníticos profundos y de las alteritas suprayacentes; también es lícito pensar que estas unidades podrían haber sido recubiertas por cenizas y materiales piroclásticos (sobre todo provenientes de los volcanes Azufral y Cumbal), pero no hay evidencias en el área de la reserva (aunque su presencia es indiscutible hacia el oriente, en el sector de Piedrancha).

El modelado de la pendiente en lomeríos y montículos se debe al drenaje de los ríos y quebradas que ocurre en dirección oriente-occidente. Casi la totalidad del drenaje discurre hacia la cuenca del río Patía; unas pocas quebradas que nacen en el límite suroriental de la reserva (1.600-1.800 m de altura) drenan en la cuenca del río Mira (Figura 1.1).

1.4 CLIMA

La región donde está emplazada la reserva es una de las más lluviosas del mundo. Puesto que el Chocó biogeográfico se encuentra en la franja ecuatorial donde los vientos de los hemisferios norte y sur confluyen (la llamada Zona de Convergencia Intertropical, ZCIT), y debido a la diferencia de presiones entre los núcleos de altas presiones, se genera un frente de baja presión que es el causante de la formación de nubes; éstas, al toparse con la serranía del Baudó, la cordillera Occidental y el Nudo de los Pastos, se descargan y ocasionan las fuertes lluvias de la región. En el Pacífico colombiano la ZCIT fluctúa entre los 0° y 10° de latitud norte, las precipitaciones se desplazan y hace que se presente, durante un ciclo anual, un doble máximo y un doble mínimo de lluvias⁴⁵. Por ello, la ZCIT pasa por el centro del Pacífico colombiano dos veces al año:

⁴³ IDEAM. Unidades geomorfológicas del territorio colombiano. Santa Fe de Bogotá : Ministerio del Medio Ambiente, 1999.

⁴⁴ Galvis, J. & J. Mojica, Op. cit.

⁴⁵ Eslava, J. Climatología. En: Leyva, P. (ed.). Colombia Pacífico. Tomo 1. Santa Fe de Bogotá : Proyecto Biopacífico, Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN Colombia, 1993.

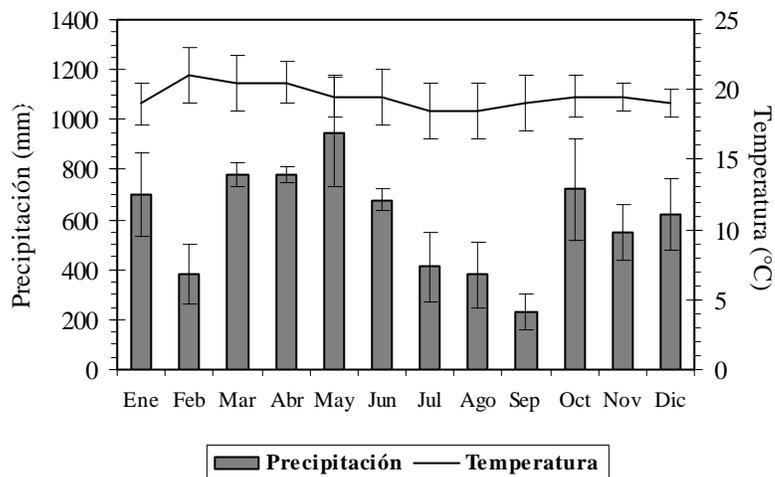
- La primera entre Abril y Mayo (desplazamiento hacia el norte). Se acompaña de un pequeño descenso de las temperaturas medias.
- La segunda entre Octubre y Noviembre (desplazamiento hacia el sur). También acompañado de una leve disminución de las temperaturas medias.

La precipitación en el área de la reserva además de presentar una relación directa con las oscilaciones de la ZCIT, también se ve condicionada por la ubicación de las estribaciones de la cordillera (que son las más occidentales de la vertientes occidental del Nudo de los Pastos y que operan como barreras de condensación), la orientación de la montaña (que se acomoda en trayectoria suroccidental-nororiental), la configuración del relieve (que actúa como barrera de las nubes), la vegetación (que favorece la condensación) y las circulaciones de viento locales pendiente-arriba (especialmente las resultantes en dirección corriente-arriba a lo largo de los ríos Peje y San Francisco).

Durante tres años (1994-1996), a una altitud de 1430 m, se registraron las cifras de precipitación y temperatura que fueron tomadas diariamente en el área de la Reserva (Figura 1.2). La precipitación anual promedio fue de 7160 mm, con un comportamiento relativamente bimodal. Los picos de Mayo (951 mm) y Octubre (721 mm) y los descensos en Febrero (590 mm) y Septiembre (233 mm) son acordes a la pauta general del desplazamiento de la ZCIT. Es notoria la constante precipitación a lo largo del año; sólo 30-40 días del año permanecen sin precipitación. También la nubosidad es permanente, promediando una insolación diaria de 3,5 horas.

La temperatura promedio anual fue de $19,3 \pm 1,6^\circ\text{C}$, presentando un máximo de $23,3^\circ\text{C}$ en Febrero y un mínimo de $18,1^\circ\text{C}$ en Agosto . Las fluctuaciones diarias

Figura 1.2 Precipitación y temperatura en la RNRÑ (Basado en Salaman 2001).



de temperatura varían 5,5°C, oscilando entre el promedio máximo de 21,8°C y el promedio mínimo de 16,3 °C⁴⁶.

1.5 SUELO

Los dos factores más importantes en la evolución de los suelos son las extremas condiciones climáticas y la forma del relieve. En el Chocó biogeográfico, la alta precipitación, la excesiva humedad y las temperaturas del trópico cálido superhúmedo incrementan la transformación mecánica y química de las rocas, difundiendo minerales que son fundamentales para la nutrición vegetal⁴⁷.

El suelo del área de la reserva es poco evolucionado, de fertilidad baja y muy susceptible al deterioro erosivo; esto último se debe, esencialmente, a la poca profundidad (en algunas partes es apenas de unos escasos centímetros), a la pendiente y al fuerte y constante lavado. A pesar de su fragilidad, son la base para el sostenimiento de la diversidad florística y faunística de la región⁴⁸, pues sirven básicamente de soporte físico para que los árboles enraícen y no se caigan⁴⁹.

Los suelos son ácidos y oxidados debido a que han estado sometidos a un intenso lavado y han perdido todos los minerales solubles al agua, específicamente los carbonatos de calcio que basifican y controlan el pH. El calor y la humedad estimulan las reacciones químicas del hierro y aluminio y se generan *oxisoles*; estos suelos son arcillosos, rojos o amarillentos, que resultan efectivamente tóxicos para los cultivos domésticos. Según esto, las plantas en el proceso de adaptación desarrollaron un sistema radicular superficial muy eficiente, especializado para captar rápida y casi directamente los minerales procedentes de la descomposición y de las lluvias⁵⁰.

Los minerales y nutrientes no permanecen sueltos en el suelo sino que están incorporados a los seres vivos, es decir, el bosque no se regula ni se reproduce a partir de los nutrientes del suelo (fase mineral), sino del reciclaje de los nutrientes contenidos en la biomasa del bosque (fase orgánica). La alta humedad y

⁴⁶ Salaman, P. The study of an understorey avifauna community in an Andean premontane pluvial forest. Thesis submitted for the degree Doctor of Philosophy, Trinity Term. Wolfson College, University of Oxford, 2001.

⁴⁷ Cortés-L., A. Los suelos. En: Leyva, P. (ed.). Colombia Pacífico. Tomo 1. Santa Fe de Bogotá : Proyecto Biopacífico, Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN Colombia, 1993.

⁴⁸ Cortés-L., A., Op. cit.

⁴⁹ Cerón, B. Ecología tropical en la vertiente del pacífico nariñense. Revista de Investigación Geográfica, No. 5. Departamento de Geografía, Universidad de Nariño, 2004.

⁵⁰ Ibid.

temperatura son primordiales en el reciclaje casi inmediato de los minerales, haciendo que la pérdida de éstos sea mínima⁵¹.

1.6 EL BOSQUE

La región fitogeográfica del Chocó presenta un alto endemismo en plantas y sus bosques se consideran entre los más ricos en diversidad vegetal del mundo⁵². Basado en el sistema de clasificación según Holdridge⁵³, la vegetación del área de la RNRÑ se cataloga como bosque pluvial premontano (bp-PM). Hilty⁵⁴ y Salaman⁵⁵ lo tratan como un bosque siempre verde con:

- ausencia de periodos deciduos acentuados,
- desarrollo principalmente sobre pendientes (aprox. 35°),
- dosel menor de 25-30 m,
- alto grado de epifitismo arbóreo y terrestre,
- árboles y arbustos de troncos erguidos, sin raíces de refuerzo y cortezas lisas o musgosas,
- presencia de aberturas ('gaps') generadas por quebradas, derrumbes y caída de árboles y ramas que crean bordes ('edges') apropiados para la colonización de plantas de crecimiento secundario,
- sotobosque generalmente denso,
- alta representación de palmas,
- altísima diversidad florística y de endemismos locales, y
- difícil acceso a través de trochas.

Gentry⁵⁶ señala otros rasgos distintivos de los bosques de las regiones bajas del Chocó biogeográfico, que de la misma manera los presenta el bosque de la RNRÑ: alta densidad de árboles pequeños y medianos, reemplazo de verdaderas enredaderas por trepadoras hemiepífitas, zoocoria como modo predominante de dispersión y extraordinaria riqueza de especies de plantas debido a la alta precipitación, entre otras ya señaladas anteriormente.

El bosque de la RNRÑ es similar en diversos aspectos a la composición y estratificación florística tanto del bosque húmedo tropical (<1.000 m) como del bosque montano o andino (>2.400 m), es decir, la diferencia florística entre estos

⁵¹ Ibid.

⁵² Gentry, A. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 15: 71-91.

⁵³ Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.

⁵⁴ Hilty, S. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12(4): 292-306.

⁵⁵ Salaman, P. The study of an understory avifauna community in an Andean premontane pluvial forest, Op. cit.

⁵⁶ Gentry, A., Op. cit.

dos tipos de bosque parece ser poco demarcada⁵⁷. Esto sugiere que el bosque pluvial premontano puede ser diferenciado como un ecotono entre estas mayores zonas de vida⁵⁸.

1.7 DIVERSIDAD FLORÍSTICA

El estudio de la diversidad florística de la reserva fue abordado por Franco-Rosselli *et al.*⁵⁹. Ellos, empleando la metodología propuesta por Gentry⁶⁰, realizaron un transecto de 0,1 ha (10 subtransectos de 50 x 2 m²) en el que midieron todos los individuos con un DAP mayor a 2,5 cm. Sin embargo, al hacer una modificación a la metodología propuesta, incluyendo a los individuos con DAP entre 1 y 2,5 cm, incrementaron el número de especies en 35% y el número de individuos en 65,3%.

En el bosque de la RNRÑ encontraron:

- 1.347 individuos, 205 especies, 122 géneros y 59 familias con DAP >1 cm
- 65,3% de individuos (que representan 72 especies) con DAP entre 1 y 2,5 cm; 26,7% de individuos (133 especies) con DAP entre 2,5 y 10 cm; 8,1% de individuos (56 especies) con DAP >10 cm
- Cerca de la tercera parte de las familias estuvieron representadas por una sola especie y más del 90% de las especies presentaron una densidad relativa baja, menor que 3
- Rubiaceae fue la familia con más géneros y especies (10%), seguida por Araceae y Melastomataceae
- Los géneros con más especies fueron *Anthurium* (11), *Psychotria* (8), *Philodendron* (5), *Piper* (7), *Inga* (4) y *Miconia* (4)
- Las especies más abundantes fueron los árboles *Ossaea macrophylla* y el arbolito *Psychotria* sp. (19% de la densidad relativa), los arbustos *Psychotria* sp. y *Piper spilotianum*, las hierbas *Diplazium palmense* y *Calathea lateralis*, y las trepadoras *Philodendron dodsonii* y *Anthurium membranceum*.
- La mayoría de especies fueron árboles y arbolitos (60%)
- La distribución vertical mostró mayor concentración de especies arbóreas en el estrato inferior (5-11 m), seguida por una disminución drástica en los estratos siguientes
- El dosel del bosque alcanzó 25-30 m de altura, conformado por individuos de *Bombacopsis patinoi* (Bombacaceae), *Casearia cajambrensis* (Flacourtiaceae), *Dendropanax macrophyllum* (Araliaceae) y *Elaeagia utilis* (Rubiaceae) y con

⁵⁷ Gentry, A., Op. cit.

⁵⁸ Salaman, P. The study of an understorey avifauna community in an Andean premontane pluvial forest, Op. cit.

⁵⁹ Franco-Rosselli, P., J. Betancur & J. Fernández-Alonso. Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. *Caldasia* 19(1-2): 205-234, 1997.

⁶⁰ Gentry, A. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84, 1982.

individuos emergentes de *Sapium glandulosum* (Euphorbiaceae) de hasta 40 metros.

- Otras especies importantes con alturas mayores de 20 m fueron *Aiouea robusta*, *Cecropia maxima*, *C. subintegra*, *Hyeronima* sp., *Inga ruiziana*, *Pleurothyrium* sp., *Protium* sp., *Welfia regia*, *Wettinia castanea* y *W. kalbreyeri*.
- Las dos especies con mayor área basal fueron *Ossaea macrophylla* y *Wettinia castanea* con un 40% del área total (4.641 m²)
- Hubo un marcado predominio en los valores de dominancia relativa de Arecaceae (29,9%), Melastomataceae (22,4%) y Rubiaceae (19%)
- Las especies con mayor importancia ecológica corresponde a las de mayor dominancia relativa: *Ossaea macrophylla* (10,6%) y *Wettinia castanea* (7,6%)

Los autores mencionados concretan que el bosque de la RNRÑ tiene un sotobosque denso, con proliferación de trepadoras, arbustos y palmetos, dosel bajo y una gran concentración de especies con DAP menores; comprueban que la riqueza de especies es mayor que el promedio propuestos para bosques tropicales; advierten que el predominio de hemiepífitas y trepadoras aportan gran parte de la biomasa en los estratos bajos e intermedios del bosque; y señalan que la inclusión de los individuos con DAP >1 cm genera un aumento significativo de la diversidad y permite valorar la participación ecológica del sotobosque y subdosel.

1.8 FENOLOGÍA

A pesar de que en los bosques muy lluviosos las variaciones en luz, agua y temperatura son mínimas a lo largo del ciclo anual, se ha demostrado una periodicidad en las actividades de floración, fructificación y producción de hojas^{61,62}. Esta regularidad afecta directamente a las comunidades de animales⁶³. La disponibilidad de hojas, que en términos generales son el alimento primario de las larvas de lepidópteros, varía según el período del año⁶⁴. La edad de la hoja también es un factor en la escogencia de la planta hospedera durante la oviposición⁶⁵.

Hilty⁶⁶ estudió la fenología en una zona similar a la RNRÑ, el Alto Yunda, en el departamento del Valle. Él señala que:

⁶¹ Haber, W. Plants and vegetation. In: Nadkarni, N. & Wheelwright, N. (eds.). Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest. New York : Oxford University Press, 2000.

⁶² Baker, H., K. Bawa, G. Frankie & P. Opler. Reproductive biology of plants in tropical forests. In: Golley, F. B. (ed.). Tropical rain forest ecosystems. Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Company, 1983.

⁶³ Salaman, P. The study of an understorey avifauna community in an Andean premontane pluvial forest, Op. cit.

⁶⁴ Owen, D. F., Op. cit.

⁶⁵ Freitas, A., I. Leal & S. Ferreira. Selection of oviposition sites by a lepidopteran community of a tropical forest in Southeastern Brazil. Biotropica 31(2): 372-375, 1999.

⁶⁶ Hilty, S., Op. cit.

- los patrones de floración son relativamente no periódicos con una leve tendencia a incrementar en los meses menos lluviosos,
- la actividad de fructificación es medianamente estable a lo largo del año con dos pequeños picos,
- la sincronización de las especies que producen frutos durante uno o los dos picos de fructificación no se relacionan estrechamente con sus periodos de floración,
- una alta proporción de árboles producen frutos comestibles por aves y probablemente adaptados para la dispersión por aves, y
- el comportamiento de la fructificación del sotobosque difiere del comportamiento de fructificación del dosel.

Al parecer, en la ecorregión del Chocó biogeográfico, no hay periodos en que el clima pueda ser particularmente desfavorable para la floración; sin embargo, en niveles más finos de discriminación, los patrones de floración muestran alguna evidencia de organización: la floración en el sotobosque y el dosel están fuera de fase el uno con respecto al otro⁶⁷.

Es evidente que se ignora en gran medida el comportamiento reproductivo de la vegetación de esta zona. No se reconoce un alto grado de periodicidad en la floración y fructificación, y por ende, tampoco en la producción hojas y de nuevas plántulas.

⁶⁷ Hilty, S., Op. cit.

2. MÉTODOS GENERALES

2.1 DISEÑO GENERAL

Esta investigación tuvo lugar en el bosque pluvial premontano de la RNRÑ, entre Julio de 2003 y Junio de 2004. Los métodos empleados fueron una adaptación de los aplicados por DeVries *et al.*⁶⁸, Andrade-C⁶⁹, IAvH⁷⁰ y Sarmiento⁷¹. Se empleó una combinación de métodos con la pretensión de realizar una evaluación lo más completa posible y obtener la mayor cantidad de información de la comunidad de mariposas diurnas; igualmente, se recurrió a criterios ecológicos para definir las unidades de muestreo, y analizar e interpretar dicha información⁷². Por tal razón, se debió ajustar los métodos a las difíciles condiciones del bosque pluvial premontano.

En el área de estudio se consideró tres zonas de muestreo: bosque primario (BP), bosque primario con entresaca selectiva (BPE) y bosque secundario con entresaca selectiva (BSE), donde se instalaron trampas y se realizaron recorridos (Figura 2.1).

2.2 TRABAJO DE CAMPO

Durante cada muestreo y en cada una de las zonas de muestreo se ubicaron, en el transcurso de cinco días, 30 trampas Van Someren-Rydon, dispuestas en pares (15 réplicas): 15 en sotobosque (entre 1 y 1,5 m de altura sobre el suelo) y 15 en subdosel (entre 6 y 16 m de altura sobre el suelo), a una distancia entre pares de 20 a 60 m. Se usaron tres tipos de cebos: banano, pescado en descomposición y heces fecales de seres humanos.

Las trampas Van Someren-Rydon y las jamas que se utilizaron fueron construidas de acuerdo con las especificaciones de DeVries^{73,74}, con ciertas modificaciones. Las primeras consisten en un cilindro de tela sobre una base metálica, con dimensiones de 1,3 m de altura por 0,35 m de diámetro (Figura 2.2). Las jamas o

⁶⁸ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

⁶⁹ Andrade-C., G., Op. cit.

⁷⁰ IAvH. Caracterización de la biodiversidad en áreas prioritarias de la vertiente oriental de la cordillera oriental. Bogotá : Instituto Humboldt, 1998.

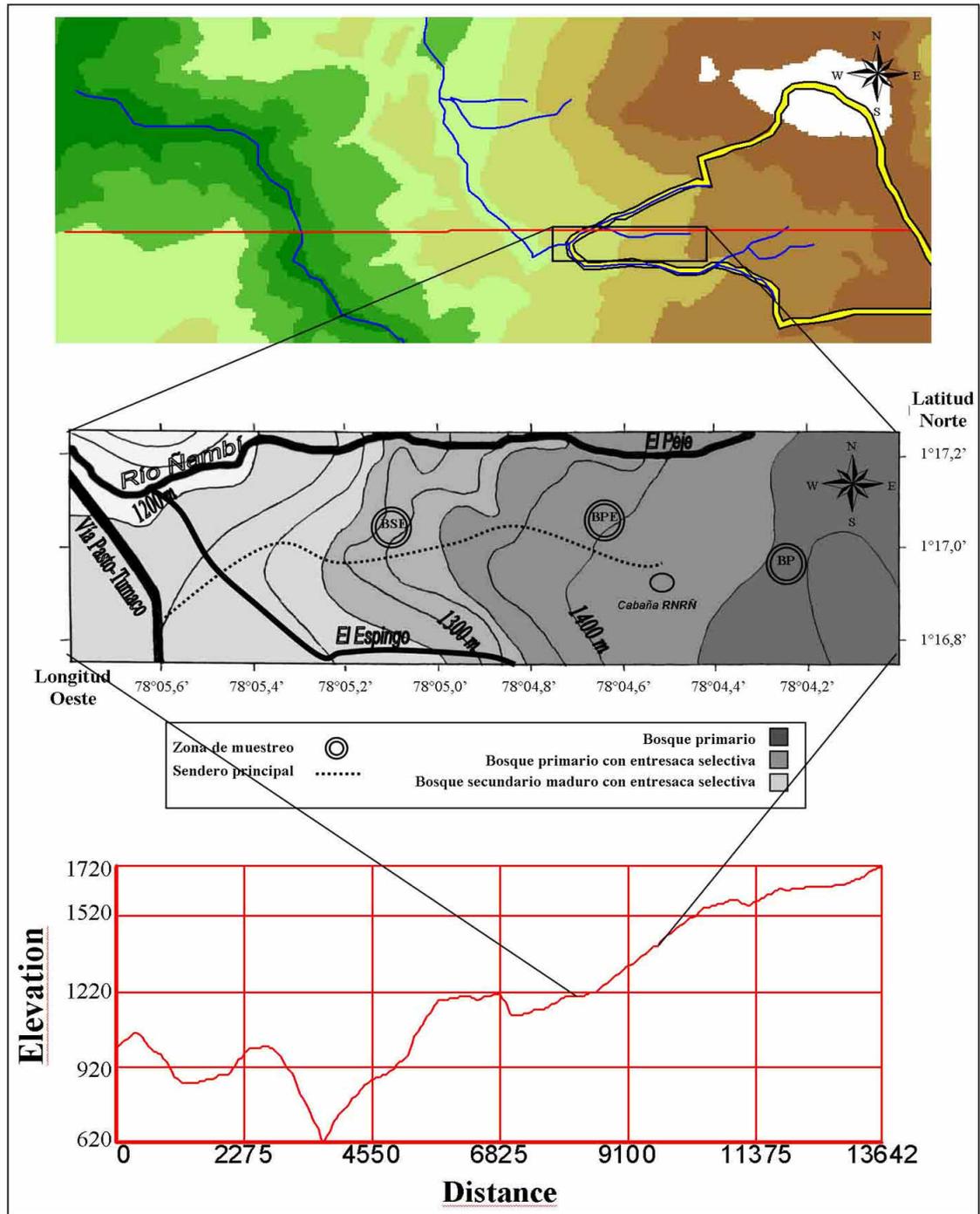
⁷¹ Sarmiento, C. (ed.). Insectos. Boletín del Proyecto Insectos de Colombia IAHV-UK-UAESPNN. Número 3, 2001.

⁷² Stiles, G. & Bohórquez, C. Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la serranía de Las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia* 22(1): 61-92, 2000.

⁷³ DeVries, P. *The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae.* Oxford : Princeton University Press, Oxford, 1987.

⁷⁴ DeVries, P. *The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II: Riodinidae.* Oxford : Princeton University Press, 1997.

Figura 2.1 Mapa topográfico del área de estudio.



redes entomológicas aéreas son conos de tela sobre una base cilíndrica de metal de 1 m de altura por 0,5 m de diámetro, con un fuste metálico de 2 a 3 m de longitud.

Los individuos capturados se sacrificaron mediante presión digital en el tórax y fueron almacenados en sobres triangulares de papel *glacine*; sólo para las mariposas pequeñas y muy delicadas se recurrió a una cámara letal. Se registraron los diferentes datos de captura (fecha, zona de muestreo, altura, hora y condición climática, entre otros) y se inscribieron para cada individuo un código único preestablecido. Los especímenes fueron depositados en un recipiente hermético con naftalina.

2.3 TRABAJO DE LABORATORIO

Todo el material fue montado según el procedimiento estándar. Una vez montados los especímenes, se agruparon en taxones (familia, subfamilia y/o tribu) y posteriormente guardados en cajas Cornell estándar.

La identificación se realizó comparando directamente cada individuo con los ejemplares de la Colección de referencia del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (MHN-ICN) y de la Colección Luis Miguel Constantino de Cali (LMC). También se usaron guías y claves: DeVries^{75,76},

Figura 2.2 Trampa Van Someren-Rydon al borde de una abertura natural (río Peje) en el sotobosque del bosque primario entresacado.



⁷⁵ DeVries, P. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Op. cit.

⁷⁶ DeVries, P. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II: Riodinidae, Op. cit.

D'Abrera^{77,78,79,80,81,82,83}, Andrade-C⁸⁴, Tyler, Brown & Wilson⁸⁵, García-Robledo *et al*⁸⁶, LeCrom *et al*⁸⁷ y Willmott⁸⁸.

2.4 ZONAS DE TRABAJO

El bosque de la RNRÑ muestra un gradiente de perturbación vegetal que va desde un bosque prístino (BP, por encima de 1450 m) hasta un bosque secundario (BSE, entre 1250 y 1350 m), pasando por el bosque primario entresacado (BPE, entre 1350 y 1450 m).

El nivel de perturbación decrece de manera progresiva a medida que se aleja de la carretera que comunica las ciudades de Pasto y Tumaco (Figura 2.1). Por supuesto que no se puede hablar de límites nítidos entre los tres tipos de bosque, pues se trata de una unidad forestal *spatium continuum*, pero cada uno muestra características manifiestas, así sea de forma arbitraria, que nos permite calificarlos como 'bosques' diferentes. Aunque dichas diferencias parecen ser un artificio, se intentó cuantificar algunos elementos de los tres tipos de bosque (presentados en la Tabla 2.1). Como se puede notar, algunas características son inequívocas a cada tipo de bosque, aunque en términos generales las fronteras entre uno y otro son ambiguas.

⁷⁷ D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part I. Papilionidae and Pieridae. Melbourne, Australia : Landsdowne, 1981.

⁷⁸ D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part II. Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae & Morphidae. Melbourne, Australia : Hill House Publishers, 1984a.

⁷⁹ D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part III. Brassolidae, Acraeidae, Nymphalidae (partim). Melbourne, Australia : Hill House Publishers, 1987a.

⁸⁰ D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part IV. Nymphalidae (partim). Melbourne, Australia : Hill House Publishers, 1987b.

⁸¹ D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part V. Nymphalidae (Conc.) and Satyridae. Melbourne, Australia : Hill House Publishers, 1989.

⁸² D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part VI. Riodinidae. Melbourne, Australia : Hill House Publishers, 1994.

⁸³ D'Abrera, B. Butterflies of the neotropical region. Part VII. Lycaenidae. Melbourne, Australia : Hill House Publishers, 1995.

⁸⁴ Andrade-C., G. Clave para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia, *Caldasia* 16(77): 197-200, 1990.

⁸⁵ Tyler, H., Brown, K & Wilson, K. Swallowtail Butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation. Gainesville, US : Scientific Publishers Inc., 1994.

⁸⁶ García-R., C., L. M. Constantino, M. Heredia & G. Kattan. Mariposas Comunes de la Cordillera Central de Colombia. Guía de campo. Cali, Colombia : Wildlife Conservation Society, Programa de Colombia. Feriva Editores S. A., 2002.

⁸⁷ LeCrom, J. F., L. M. Constantino & J. A. Salazar. Mariposas de Colombia. Tomo 1. Familia Papilionidae. Bogotá : Carlec Ltda., Edición española, 2002.

⁸⁸ Willmott, K. The genus *Adelpha*: Its systematics, biology, and biogeography. Gainesville, US. : Scientific Publishers, 2003.

2.5 ANÁLISIS DE DATOS

El análisis de diversidad sigue los procedimientos de Magurran⁸⁹, Moreno⁹⁰ y Lande⁹¹ y fueron desarrollados con los programas BioDiversity Pro y StimateS 6.0b1. Los análisis estadísticos adoptan las técnicas de Zar⁹², Stiles⁹³ y Sokal & Rohlf⁹⁴ y se desarrollaron mediante los programas estadísticos STATGRAPHICS Plus 2.1, STATISTICA 5.1, y PAST 1.18. En cada capítulo se especifican las pruebas aplicadas a cada fragmento del trabajo.

⁸⁹ Magurran, A. Ecological diversity and its measurement. New Jersey : Princeton University Press, 1988.

⁹⁰ Moreno, C. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza, España : M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1, 2001.

⁹¹ Lande, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13, 1996.

⁹² Zar, J. Biostatistical Analysis. 3rd Ed. New Jersey : Prentice Hall, 1996.

⁹³ Stiles, G. Una guía de campo de la estadística para estudiantes de ecología. Bogotá : Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 1998.

⁹⁴ Sokal, R. & J. Rohlf. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 3rd Ed. New York : W. H. Freeman and Company, 2001.

Tabla 2.1 Tipos de bosques en el área de estudio de la RNRÑ.

Característica	Bosque secundario entresacado	Bosque primario entresacado	Bosque primario
Altitud (m)	1250-1350	1350-1450	Más de 1450
Grado de perturbación*	Bajo	Bajo	Ninguno
Palmas*	Pocas	Abundantes	Moderado
Aberturas ('Gaps')*	Frecuentes, especialmente por actividad antrópica	Frecuentes, especialmente por actividad antrópica	Frecuentes, especialmente caída natural de árboles
Actividad antrópica	Senderos y extracción selectiva de árboles	Cabaña, senderos y extracción arbórea selectiva	Sin actividad antrópica
Sotobosque	Abierto/Moderado	Moderado/Denso	Abierto/Moderado
Árboles predominantes del dosel*	<i>Quararibea foenigracea</i> (Bombacaceae)	<i>Quararibea foenigracea</i> (Bombacaceae)	<i>Protium</i> sp. (Burseraceae)
Arbustos predominantes del sotobosque*	Rubiaceae y Melastomataceae	Rubiaceae y Melastomataceae	Rubiaceae y Melastomataceae
Dosel (m)	24	22	20
Altura vegetación herbácea (cm)	58	66	72
Altura promedio de árboles (m)	11,5	10,7	9,8
Altura promedio de arbustos (m)	2,6	2,6	2,4
Densidad árboles (ind/ha)	1250	1450	1100
Densidad arbustos (ind/ha)	2750	4250	2250
DAP árboles (cm)	16,3	13	16,3
DAP arbustos (cm)	2,8	2,2	1,6
Cobertura arbórea (%)	71	65	77
Cobertura arbustiva (%)	44	44	26
Cobertura herbácea (%)	76	40	76
Cobertura hojarasca (%)	100	92	98
Continuidad vegetación arbórea**	2,4	2,2	2,6
Continuidad vegetación arbustiva**	1,6	1,8	0,8
Heterogeneidad***	0,209	0,208	0,212
Complejidad***	4,86	4,61	4,75

* Tomado de Salaman 2001

** 0 = Discontinuo; 4 = Continuo

*** Ver Anexo I

3. MIDIENDO LA DIVERSIDAD I: RIQUEZA Y ESTRUCTURA GENERAL DE LA COMUNIDAD

3.1 SINOPSIS

- En esta comunidad se observaron 139 especies, pertenecientes a seis familias y 19 subfamilias.
- La familia con mayor riqueza y abundancia fue Nymphalidae. La subfamilia con mayor número de especies fue Nymphalinae y la de mayor abundancia Satyrinae.
- Los estimadores sugieren que en esta comunidad se puede esperar más de 200 especies en total.
- La mayor proporción de las capturas corresponde a especies raras, mientras que las especies comunes, abundantes y muy abundantes presentan las más bajas proporciones de abundancia.
- Estructuralmente, la comunidad se ajusta muy bien al modelo de distribución de la serie logarítmica.

3.2 INTRODUCCIÓN

La diversidad de una comunidad es, en gran parte, una función del número total de especies que puede contener, pero también de la distribución de los individuos entre sus especies⁹⁵; su utilización se hace dentro de un contexto funcional pues se supone que la diversidad es consecuencia de las relaciones entre los individuos y su medio ambiente o de las interacciones ecológicas entre ellos⁹⁶.

Magurran⁹⁷ señala tres razones por la que la diversidad es de un altísimo interés en la ecología: la diversidad es uno de los temas centrales en la ecología, es un indicador de la preservación de los sistemas ecológicos y es un concepto 'sincero' que puede ser rápida y fácilmente medible.

Las mayores aplicaciones de las medidas de la diversidad están en el monitoreo y en la conservación^{98,99,100,101}; por lo tanto, las medidas de diversidad se constituyen en una herramienta válida para evaluar el estado de conservación o

⁹⁵ Putman, R. Community ecology. London : Chapman & Hall, 1994.

⁹⁶ Moreno, C., Op. cit.

⁹⁷ Magurran, A., Op. cit.

⁹⁸ Magurran, A., Op. cit.

⁹⁹ Patrick, R., Op. cit.

¹⁰⁰ Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo (eds.). Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. México, D.F. : Fondo de Cultura Económica, 2001.

¹⁰¹ Moreno, C., Op. cit.

alteración del medio natural¹⁰². En este capítulo se examinarán algunos aspectos de la diversidad de la comunidad de mariposas diurnas presentes en la RNRÑ, específicamente los más generales, es decir, la riqueza y la abundancia específicas, los métodos no paramétricos de estimación y la rarefacción.

3.3 ANÁLISIS DE DATOS

Se estimó la riqueza a partir del número de especies observadas y sus abundancias en muestras de tamaño uniforme, mediante el programa EstimateS 6.0b1, empleando el Estimador de Convergencia Incidente (ICE), Chao de primer orden (Chao1), Jackknife de segundo orden (Jack2), Bootstrap y MMMean (Michaelis-Menten). También se empleó una curva de rarefacción para realizar una comparación estándar con la prueba de Chi-cuadrado entre las curvas de acumulación observada y esperada, usando intervalos de confianza del 95% para la curva de rarefacción, calculada como ± 2 desviaciones estándar alrededor de los valores esperados¹⁰³. Para determinar la estructura de la comunidad y para comparar las distribuciones log-normal y serie-log, se utilizó la prueba de Chi-cuadrado.

3.4 RESULTADOS

3.4.1 Riqueza. Durante los siete muestreos se registraron un total de 1051 individuos pertenecientes a 139 especies de seis familias y 19 subfamilias (Tabla 3.1). El listado general de especies de la RNRÑ se presenta en el Anexo II.

La familia con el mayor número de especies fue Nymphalidae (50,6%), seguida por Hesperidae (23,0%), Riodinidae (16,5%) y Pieridae (7,2%). Las familias con mayores abundancias fueron Nymphalidae (67,6%), Riodinidae (12,1%), Hesperidae (10,6%) y Pieridae (9,1%). Las subfamilias con más especies fueron Nymphalinae, Pyrginae, Riodininae y Satyrinae, las cuatro representan el 56,1% del total de especies; aquéllas con más individuos fueron Satyrinae, Charaxinae, Nymphalinae y Riodininae, explicando el 51,2% del total de individuos (Figuras 3.1 y 3.2).

3.4.2 Estimadores de la riqueza. El número total de especies observadas (Sobs) en toda el área de estudio fue 139, menor a los estimados con los diferentes índices (Figura 3.3).

El número de especies observado representa el 87,42% del valor esperado según el estimador de riqueza Bootstrap (que debería ser de 159 especies), el 82,74%

¹⁰² Tobar-L., D., O. Rangel-Ch. & G. Andrade-C. Diversidad de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) en la parte alta de la cuenca del río El Roble (Quindío-Colombia). *Caldasia* 24(2): 393-409, 2002.

¹⁰³ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

Tabla 3.1 Número total de especies e individuos registrados en la RNRÑ.

FAMILIA Subfamilia	Número de especies	Número de individuos
PAPILIONIDAE	1	2
Papilioninae	1	2
PIERIDAE	10	96
Dismorphinae	3	18
Pierinae	5	54
Coliadinae	2	24
NYMPHALIDAE	70	711
Ithomiinae	3	11
Heliconiinae	3	65
Morphinae	4	95
Brassolinae	9	94
Acraeinae	2	23
Charaxinae	8	140
Nymphalinae	24	120
Melitaeinae	2	4
Satyrinae	15	159
LYCAENIDAE	3	4
Theclinae	3	4
RIODINIDAE	23	127
Euselasiinae	4	8
Riodininae	19	119
HESPERIDAE	32	111
Pyrginae	20	84
Hesperiinae	11	26
Pyrrhopyginae	1	1
TOTAL	139	1051

según el estimador MMMean (168 especies), el 75,96% con el estimador de riqueza ICE (183 especies), el 70,56% según es estimador Chao1 (197 especies) y el 67,15% con Jack2 (207 especies). El número de especies únicas (Uniques) fue de 45, el mismo que corresponde a las especies con un solo individuo (Singletons, no graficado); el número de especies duplicadas (Duplicates) fue de 20, y el de especies con dos individuos (Doubletons, no graficado) fue de 16.

Los estimadores, en términos generales, muestran que hubo una buena representatividad (los valores encontrados oscilan entre 67 y 87% de los valores esperados). No obstante, ni Sobs ni ninguno de los estimadores han llegado a la asíntota; tampoco las especies únicas y las duplicadas (y sus equivalentes no graficados: Singletons y Doubletons) han comenzado a reducir sus valores. Esto implica, por supuesto, que el esfuerzo de muestreo (35 muestras contabilizadas) no fue suficiente y se evidencia que son necesarios más muestreos.

3.4.3 Distribución de la abundancia. Teniendo en cuenta que sólo se realizaron siete muestreos durante un ciclo anual, la toma de datos cuantitativos sobre la abundancia de las especies se vio muy limitada. Por esta razón se empleó una clasificación semicuantitativa basada en la frecuencia de detección (similar a la

Figura 3.1 Porcentaje de especies registradas.

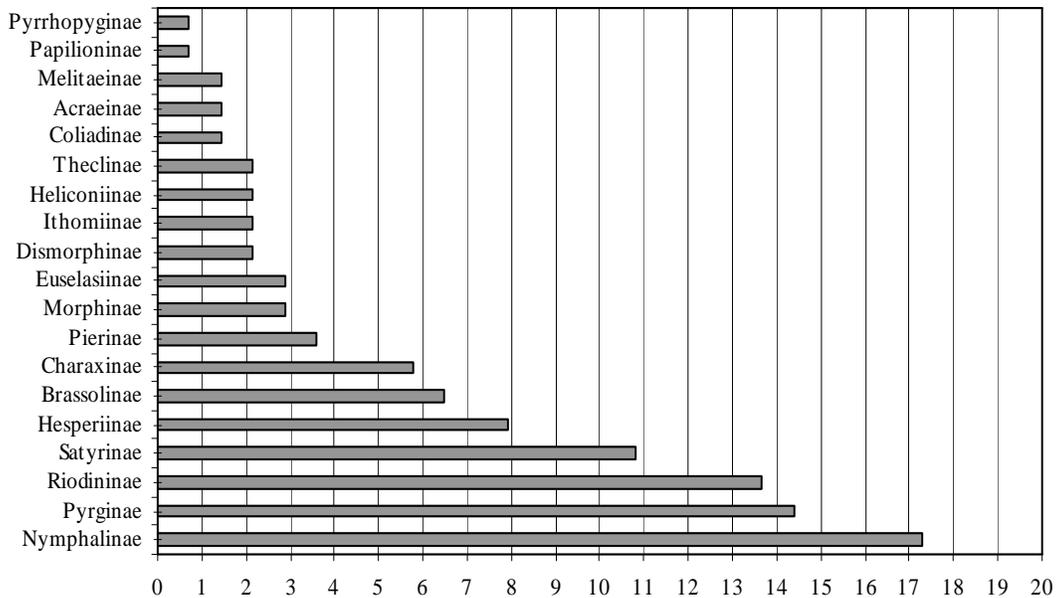
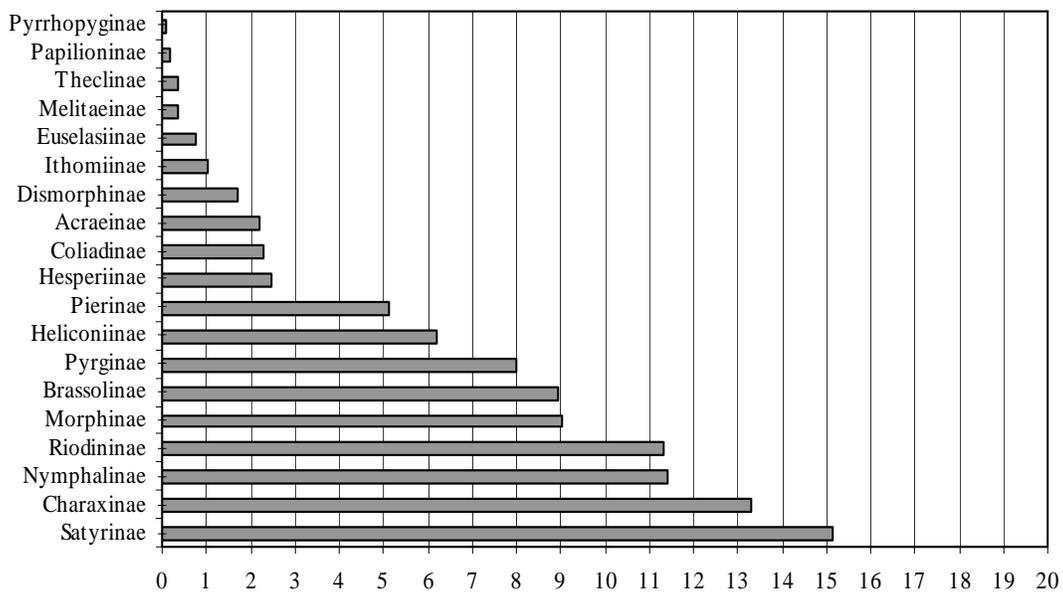


Figura 3.2 Porcentaje de individuos registrados.

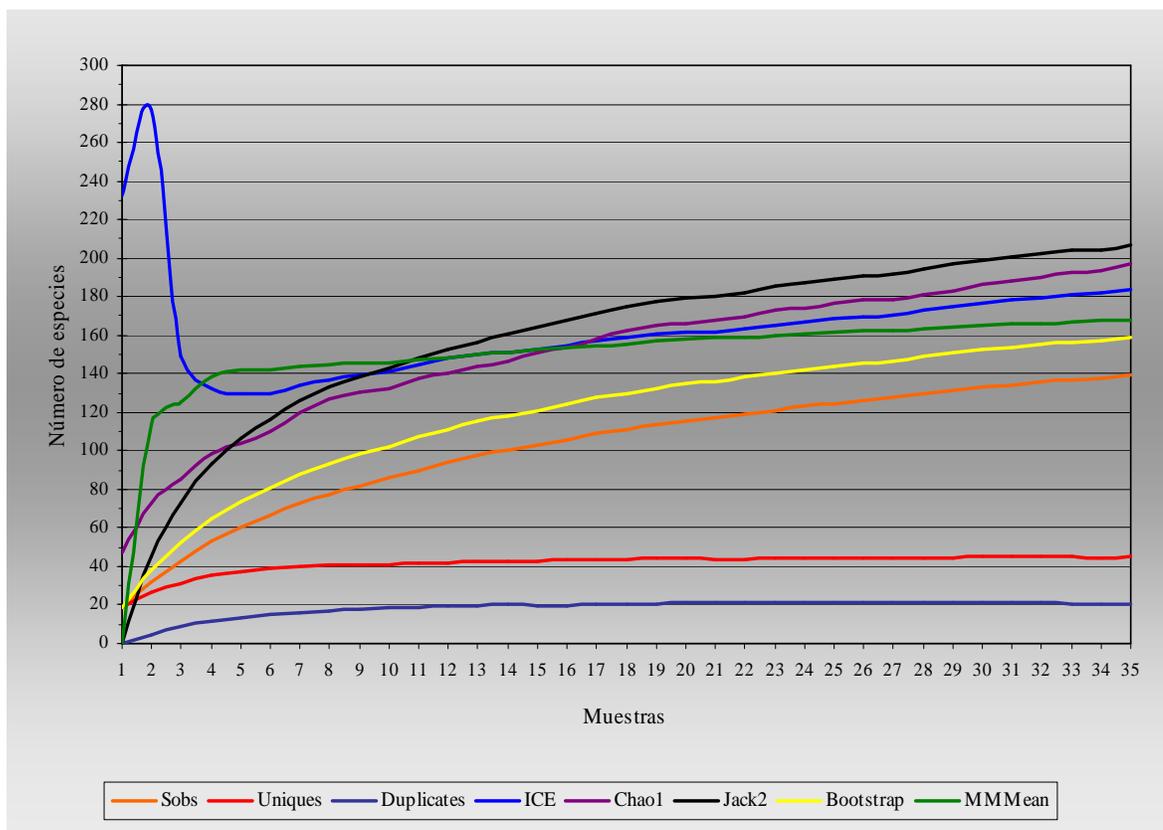


empleada por Stiles & Bohórquez¹⁰⁴. Las categorías son subjetivas y sesgadas a favor de especies conspicuas y no guardan relación directa con las densidades de las diferentes poblaciones de la comunidad; no obstante, es muy útil en el análisis de la distribución de las abundancias. Vale la pena aclarar que esta categorización sólo es aplicable a esta comunidad, pues está basada en las abundancias relativas de sus poblaciones constitutivas. Las categorías son:

- Especies raras 1-4 individuos
- Especies escasas 5-8
- Especies poco comunes 9-12
- Especies comunes 13-20
- Especies abundantes 21-40
- Especies muy abundantes >40

La distribución del rango de abundancia de la comunidad en su totalidad (Figura 3.4) muestra que una gran proporción de las mariposas capturadas son especies raras (58,3% del total de especies), es decir, más de la mitad de las especies en

Figura 3.3 Estimadores de riqueza de especies.



¹⁰⁴ Stiles, G. & Bohórquez, C., Op. cit.

este estudio; de ellas, el 32,4% son especies con un solo individuo (singletons) y el 11,5% con dos individuos (doubletons). Las especies escasas representan el 18,7% y las poco comunes el 7,2%; hasta aquí, el número de especies con abundancias que van de 1 hasta 12 suponen el 84,2% del total de la comunidad. El 15,8% restante está repartido entre las especies comunes (5,0%), las especies abundantes (8,6%) y las especies muy abundantes (2,2%). Los resultados obtenidos sugieren que un gran número de especies de esta comunidad fueron capturadas, pero la mayor proporción corresponde a especies raras. La tabla 3.2 muestra el número de especies según las categorías de abundancia propuestas.

3.4.4 Rarefacción I: La curva de acumulación de especies observada en función del número de individuos muestreados se ajusta perfectamente a la curva de acumulación esperada basada en la curva de rarefacción (Figura 3.5). No hay diferencias significativas entre la distribución observada y la distribución teórica; en efecto, las dos distribuciones son muy simétricas ($\chi^2=5,0389$, $gl=34$, $P>0,999$).

3.4.5 Estructura general de la comunidad: La estructura de la comunidad, en términos de la abundancia proporcional de cada especie, se presenta en la Figura 3.6. Las especies están agrupadas en clases en función de sus abundancias y designan el número de individuos en una serie Log_2 (3.6A) y en una serie Log_3 (3.6B). Los parámetros de la serie logarítmica son $\alpha=42,9256$ y $x=0,96076$, y los parámetros para log-normal (sobre una escala log en base 10) son $\theta=0,550805$, número estimado de especies actuales =153,05 y $s^2=0,257918$.

Figura 3.4 Rango de abundancia para el total de la comunidad.

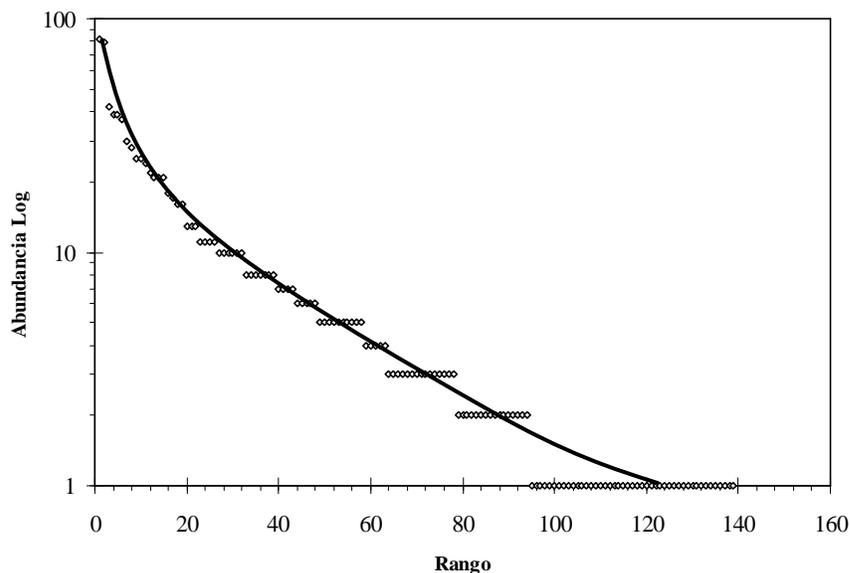
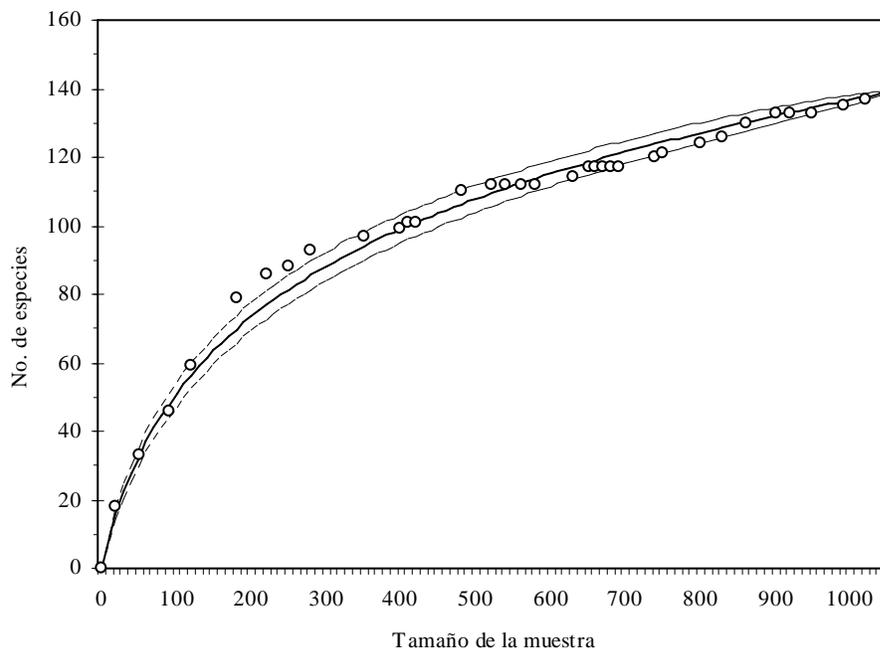


Tabla 3.2 Número de especies según categorías de abundancia.

Categoría de abundancia	Número de especies
Especies raras	81
Singletons	45
Doubletons	16
Especies escasas	26
Especies poco comunes	10
Especies comunes	7
Especies abundantes	12
Especies muy abundantes	3
TOTAL	139

En la distribución sobre una escala logarítmica en base 2 (Figura 3.6A), las especies raras (octavas 1 y 2) representan el 58,3% en la distribución observada, el 53,7% en la distribución log-normal y el 69,1% en la serie-log (la primera octava contiene el 43,9% de la distribución observada, el 36% de la distribución log-normal y el 50,9% de la serie-log; esto evidencia, nuevamente, el gran peso que tienen las especies con 1 y 2 individuos). La distribución log-normal, que está truncada, se ajusta bien a la distribución observada ($\chi^2=3,4739$, $gl=5$, $0.50 < P < 0.70$), pero la distribución de la serie-log lo hace mucho mejor ($\chi^2=1,6713$, $gl=5$, $0.80 < P < 0.90$).

Figura 3.5 Curva de acumulación de especies observadas (círculos), curva de rarefacción (línea continua) e intervalos de confianza del 95% (líneas discontinuas).

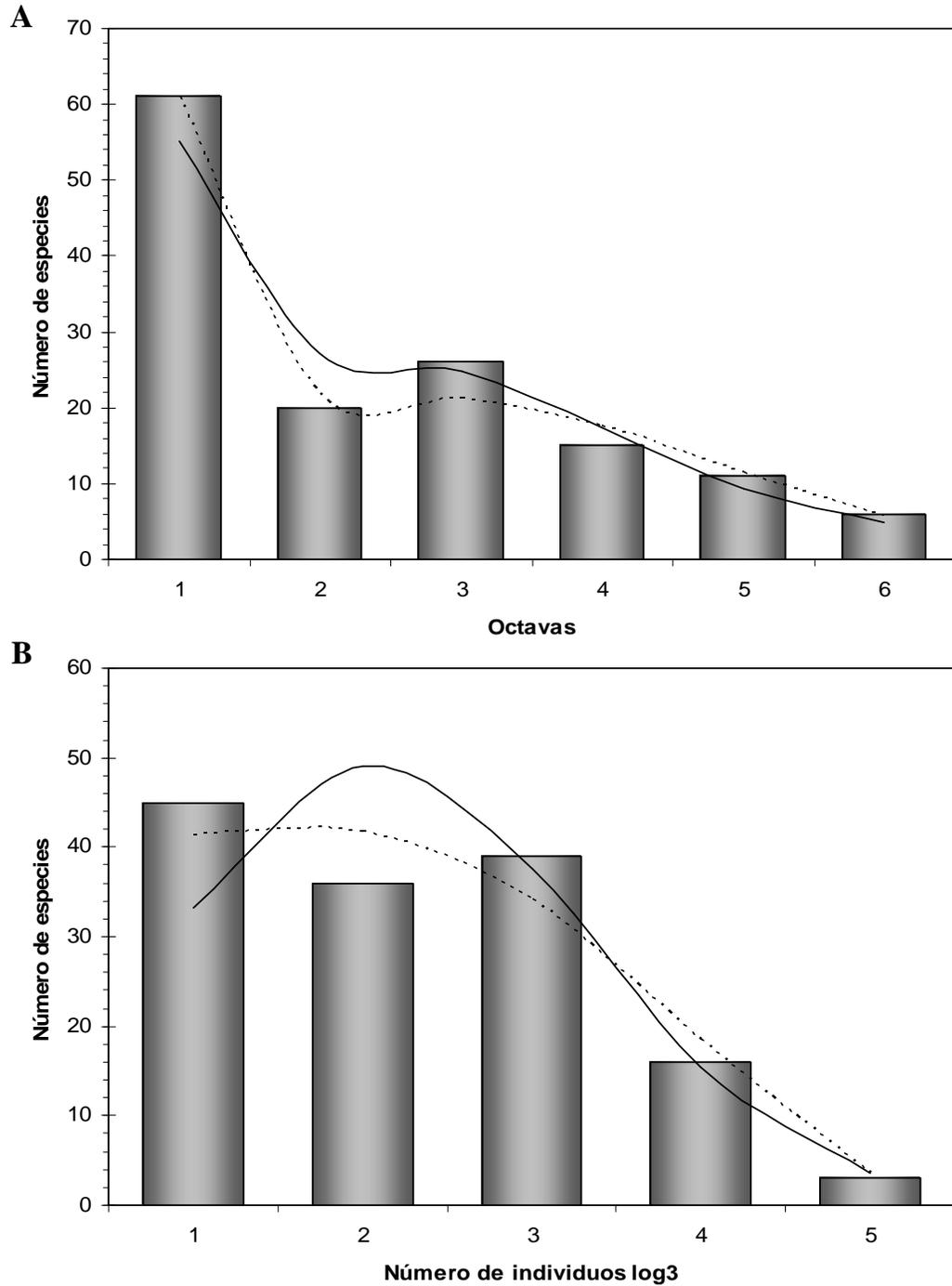


Aunque la anterior cuantificación basada en octavas es suficiente para determinar el tipo de distribución de la comunidad, calculé las mismas medidas sobre una escala logarítmica en base 3 (Figura 3.6B) usando el método de Pielou^{105,106} con la intención de corregir la distribución truncada. En este caso, las especies raras (clases 1 y 2) representan el 58,3% de la distribución esperada (igual que para la distribución en octavas), el 59,2% de la distribución log-normal y el 59,6% en la serie-log (la primera clase, es decir las especies con un solo individuo, contiene el 32,4% de la distribución observada, el 23,9% de la distribución log-normal y el 29,7% de la serie-log; la segunda clase, o sea las especies con dos, tres y cuatro individuos, contiene el 25,9% de la distribución observada, el 35,3% de la distribución log-normal y el 30% de la serie-log). La distribución log-normal ya no se ajusta a la distribución observada ($\chi^2=7,8918$, $gl=4$, $0.05 < P < 0.10$), pero la distribución de la serie-log se sigue ajustando muy bien a la distribución observada ($\chi^2=1,795$, $gl=4$, $0,75 < P < 0,80$).

¹⁰⁵ Moreno, C., Op. cit

¹⁰⁶ Magurran, A., Op. cit

Figura 3.6 Distribución de las abundancias observadas de las especies para el total de la comunidad (histograma). La curva continua indica la distribución log-normal y la curva discontinua señala la distribución de la serie-log. Las especies están agrupadas en clases: **A.** sobre una escala logarítmica en base 2, **B.** sobre una escala logarítmica en base 3.



4. DISTRIBUCIÓN EN EL ESPACIO Y EL TIEMPO

4.1 SINOPSIS

- El bosque primario entresacado presenta la más alta riqueza de especies y el mayor número de especies con un individuo.
- Las especies raras representan el mayor porcentaje de especies en todos los bosques.
- Las especies de la comunidad de mariposas diurnas no se distribuyen al azar en la dimensión vertical.
- No hay variación en el número de especies durante los muestreos en cada tipo de bosque, pero en cuanto al número de individuos sí se observan diferencias significativas durante los muestreos.
- Las familias de la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ no se distribuyen aleatoriamente en todas las dimensiones.
- La mayoría de las especies comunes y abundantes no se distribuyen al azar en las tres dimensiones.

4.2 INTRODUCCIÓN

Muchas especies de plantas y animales muestran distribuciones no debidas al azar en el tiempo y el espacio¹⁰⁷. La estratificación vertical de los bosques tropicales explica, en parte, la compleja estructura de las comunidades animales que en ellos viven, y los variados gradientes horizontales señalan condiciones ambientales diferentes donde las comunidades animales sobreviven¹⁰⁸.

No existe un factor simple que explique la correlación entre riqueza de especies y hábitats (en sus componentes verticales y horizontales); los patrones percibidos dentro de una comunidad dependen de complejos factores que interactúan¹⁰⁹. Los patrones de distribución en el espacio y el tiempo y la repartición de los recursos entre las especies de una comunidad es lo que Cody & Diamond, citados por Gilbert¹¹⁰, consideran como la estructura de la comunidad.

¹⁰⁷ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 333-353, 1999.

¹⁰⁸ Bourgeron, P. Spatial aspects of vegetation structure. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems*. Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Company, 1983.

¹⁰⁹ Gilbert, L. The biology of butterfly communities. In: Vane-Wright, R. & P. Ackery (ed.). *The biology of butterflies*. New Jersey : Princeton University Press, 1984.

¹¹⁰ Ibid.

En este capítulo se explorará la distribución de esta comunidad de mariposas diurnas en el espacio y el tiempo, probándola con métodos estadísticos para analizar los patrones señalados en las diferentes dimensiones.

4.3 ANÁLISIS DE DATOS

Los análisis de las dimensiones horizontal y temporal contemplan todos aquellos individuos capturados con redes entomológicas aéreas y con trampas Van Someren-Rydon. En los análisis de la dimensión vertical se consideran los individuos capturados únicamente con trampas Van Someren-Rydon.

La hipótesis de que el número de individuos para la comunidad total y cada una de las subdivisiones de cada dimensión son iguales, se evaluó con la prueba de Chi-cuadrado. Para determinar si las especies se distribuyen igualmente durante los muestreos, se empleó la prueba de Kolmogorov-Smirnov de una muestra. La prueba binomial fue aplicada para evaluar la homogeneidad de abundancias en dimensión vertical de las especies con más de 12 individuos. Finalmente, se recurrió a un Análisis de Componentes Principales (PCA) para valorar la ordenación de la comunidad en dimensiones horizontal y vertical.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Dimensión horizontal. Basado en la riqueza de especies observadas, es notable la diferencia entre los tipos de bosque. El bosque primario tiene la más baja riqueza (38,1% de la riqueza total), el bosque primario entresacado la más alta (82%) y la del bosque secundario entresacado es intermedia (46%); los bosques primario y secundario entresacado tienen menos especies únicas (20% y 15,6%, respectivamente, de las especies únicas totales), y el bosque primario entresacado más especies únicas, es decir el 64,4% del total de especies únicas registradas (Tabla 4.1).

Puesto que la riqueza específica es diferente en la dimensión horizontal, se hizo necesario medir cómo las especies se distribuyeron entre los tres tipos de bosque. El 20,1% de las especies se repartieron en los tres bosques; los bosques primario, primario entresacado y secundario entresacado contienen el 7,2%, 38,1% y 8,3%, respectivamente, de todas las especies; los bosques primario entresacado y secundario entresacado comparten el 15,1% de las especies, los bosques primario y primario entresacado el 8,3% y los bosques primario y secundario entresacado el 2,1% (Figura 4.1).

La Figura 4.2 indica que las especies raras (1-4 individuos) presentan el mayor porcentaje en cada uno de los bosques. En el bosque primario, las especies raras representan el 79,2%, en el bosque primario entresacado el 69,3% y en el bosque secundario entresacado el 70,3% del total de especies en sus bosques respectivos.

Tabla 4.1 Riqueza de especies de la comunidad total entre los tipos de bosque.

Hábitat	Singletons	Total
Bosque primario	9	53
Bosque primario entresacado	29	114
Bosque secundario entresacado	7	64
TOTAL	45	139

4.4.2 Dimensión vertical. La riqueza de especies se distribuye de forma heterogénea entre el sotobosque y el subdosel. El 80% del total de las especies se encontraron en el sotobosque, el 58,7% en el subdosel, mientras que el 38,7% se capturaron en ambos estratos. El 34,7% del total de especies incluyen un solo individuo: el 24% pertenece al sotobosque y el 10,7% a subdosel. De 460 individuos capturados en total con trampas Van Someren-Rydon, el 62,4% fueron observados en el sotobosque y el 37,6% en subdosel (Tabla 4.2). Las especies con cinco o más individuos explican el 30,7% de las especies totales, en tanto que las especies raras (aquéllas con 1-4 ind.) representan el 69,3% del total de especies (Figura 4.3).

Al dividir la dimensión vertical entre la dimensión horizontal, se encontró que hay diferencias entre el número de especies del sotobosque y del subdosel en cada tipo de bosque (Figura 4.4A). Las especies capturadas en subdosel corresponden al 52% del total de especies capturadas en el bosque primario, al 39,7% en el bosque primario entresacado y al 34,5% en el bosque secundario entresacado. Las especies del sotobosque representan el 48%, 60,3% y 65,5% del total de

Figura 4.1 Especies solapadas entre los bosques de la RNRÑ.

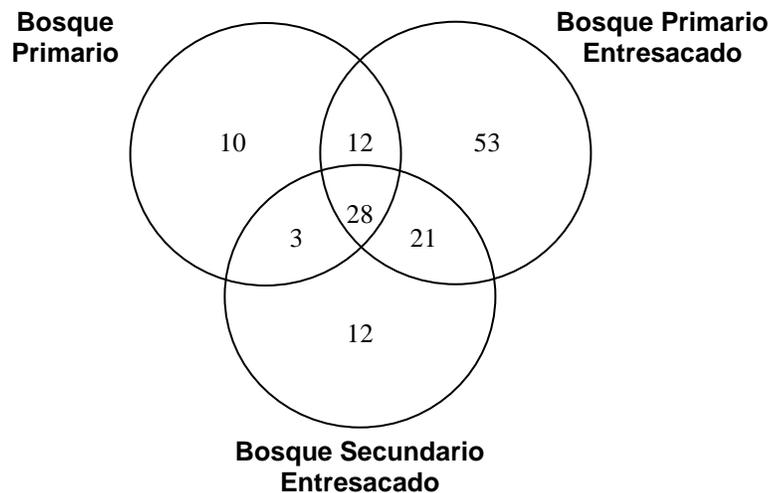


Tabla 4.2 Riqueza de especies de la comunidad total según la distribución vertical. Únicamente se contemplan las especies capturadas con trampas Van Someren-Rydon.

	Subdosel	Sotobosque	Ambos	Comunidad total
Raras	36	43	-	52
Singletons	8	18	-	26
>5 ind.	8	17	-	23
Total especies	44	60	29	75
Individuos totales	173	287	-	460

especies en los bosques primario, primario entresacado y secundario entresacado, respectivamente. Al inspeccionar la Figura 4.4A se evidencia que la riqueza de especies del sotobosque y subdosel entre los tres tipos de bosque es diferente; no obstante, dichas diferencias no pueden ser objeto de pruebas estadísticas porque las especies no son independientes (debido a las relaciones filogenéticas) ni están distribuidas de forma idéntica (debido a las diferencias en abundancia). Así que debemos limitarnos a reconocer tales diferencias sin emplear ninguna prueba estándar (DeVries et. al. 1997). No obstante, las abundancias sí son susceptibles de análisis estadístico (Figura 4.4B); de esta manera, se comprueba que los tres tipos de bosque no presentan diferencias significativas en el número de individuos para el total de la comunidad de los dos estratos verticales ($\chi^2=1.7391$, $gl=2$, $P>0.25$), para el sotobosque ($\chi^2=0.049$, $gl=2$, $P>0.975$) y para el subdosel ($\chi^2=5.6301$, $gl=2$, $P>0.05$).

4.4.3 Distribución temporal. La variación temporal según el tipo de bosque, tanto en riqueza como en abundancia, muestra una aparente regularidad cíclica (Figura 4.5). Se observa un período en que tanto la riqueza como la abundancia decrecen (Diciembre-Enero) seguido por otro período en el cual éstas se incrementan (con un máximo en Septiembre). En la comunidad total, efectivamente, sí hay variación significativa en el número de especies durante los siete muestreos ($D_{max}=0.0691$, $P>0.04$, $D_{403}=0.0692$), pero no se observa el mismo comportamiento cuando se examina independientemente a cada uno de los tres tipos de bosque, es decir, no hay variación en el número de especies durante los muestreos respectivos en el bosque primario ($D_{max}=0.1146$, $P>0.10$, $D_{109}=0.1157$), en el bosque primario entresacado ($D_{max}=0.0752$, $P>0.09$, $D_{266}=0.0757$) y en el bosque secundario entresacado ($D_{max}=0.0638$, $P>0.62$, $D_{138}=0.0639$). Estos resultados se explican cuando se considera que el número de muestreos no fue el mismo en cada uno de los tres tipos de bosque, y que, en cuanto a riqueza, el patrón temporal de la comunidad total se revela diferente sólo después de realizar una operación aditiva (4.5A).

Figura 4.2 Número de especies por categoría de abundancia en los bosques de la RNRÑ.

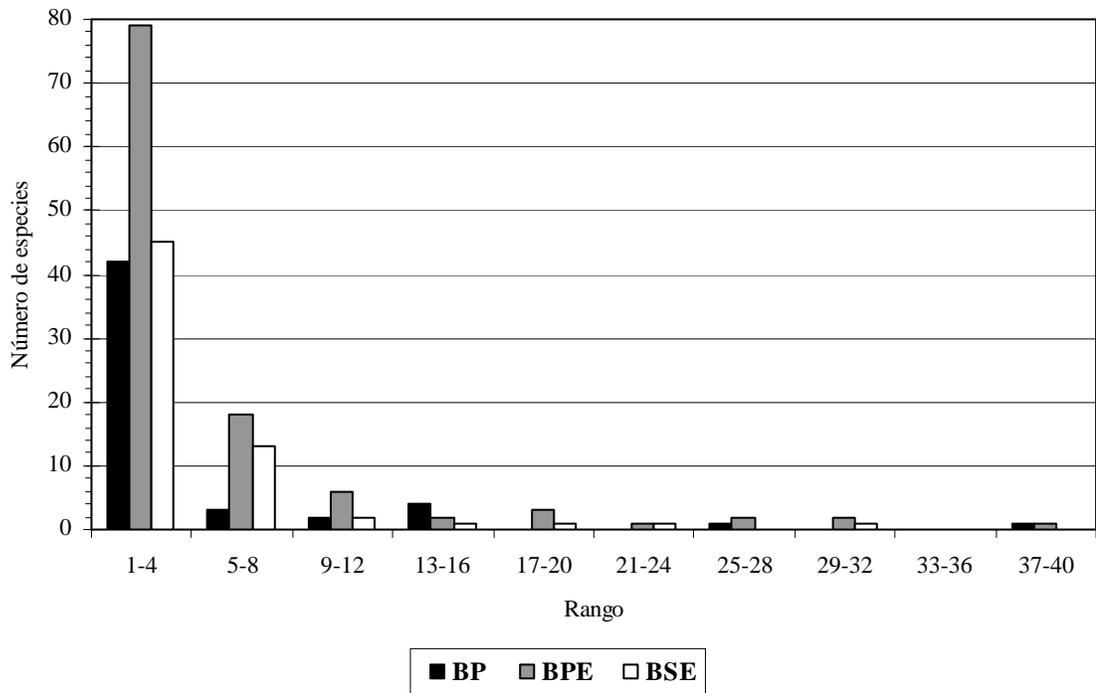
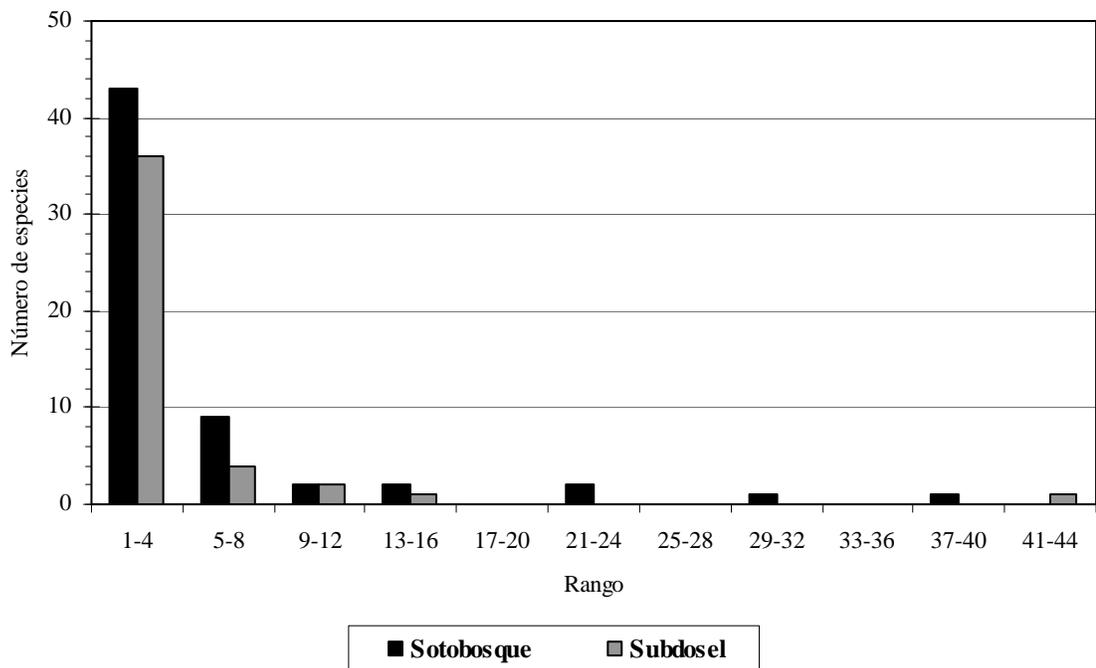


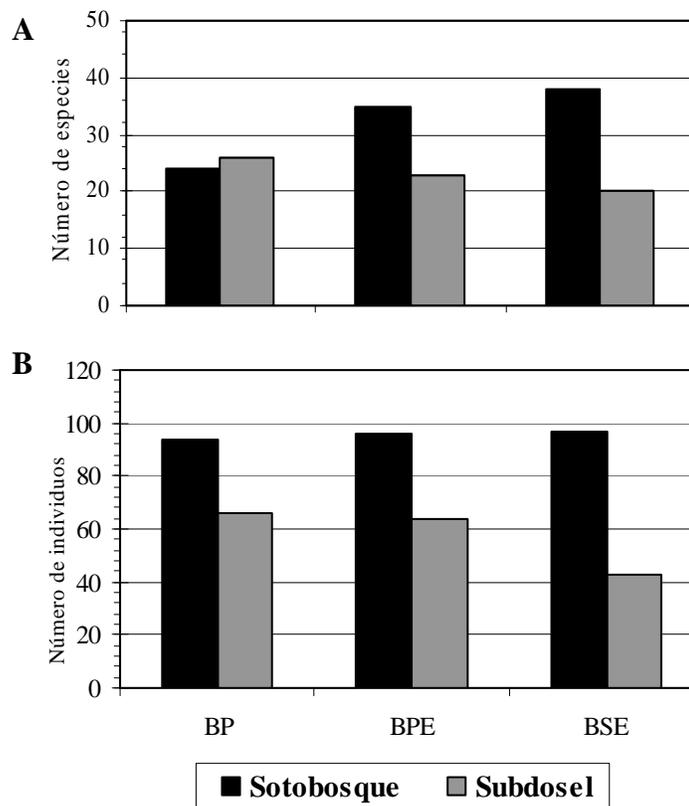
Figura 4.3 Número de especies por categoría de abundancia en dimensión vertical.



En contraste con la riqueza de especies, la abundancia de la comunidad total y de cada tipo de bosque muestran diferencias temporales muy altamente significativas (4.5B); así, en la comunidad total se observa que sí hay diferencias en el número de individuos entre los muestreos ($\chi^2=74.04$, $gl=6$, $P<0.001$), como también en los bosques primario ($\chi^2=37.76$, $gl=5$, $P<0.001$), primario entresacado ($\chi^2=59.26$, $gl=6$, $P<0.001$) y secundario entresacado ($\chi^2=29.67$, $gl=4$, $P<0.001$).

Tomando en cuenta la dimensión vertical, la variación temporal en el número de especies para toda la comunidad es significativa ($D_{max}=0.1092$, $P>0.017$, $D_{195}=0.1097$), pero no hay diferencias significativas para el subdosel ($D_{max}=0.1205$, $P>0.10$, $D_{96}=0.1232$) y para el sotobosque ($D_{max}=0.1059$, $P>0.07$, $D_{143}=0.1071$). Las abundancias de individuos en la comunidad total ($\chi^2=49.45$, $gl=6$, $P<0.001$), el sotobosque ($\chi^2=27.85$, $gl=6$, $P<0.001$) y el subdosel ($\chi^2=26.36$, $gl=6$, $P<0.001$) muestran que las diferencias son muy altamente significativas (Figura 4.6). Al parecer, la variación temporal juega un papel de primera línea como un componente dinámico en esta comunidad, pues influye directamente en su estructura temporal (DeVries et. al. 1997).

Figura 4.4 Distribución horizontal según la dimensión vertical. **A.** Riqueza. **B.** Abundancia.



4.4.4 Homogeneidad. La prueba de χ^2 para la homogeneidad de distribuciones de las abundancias señala que la muestra tomada de la comunidad no se distribuyó de forma aleatoria en todas las dimensiones (Tabla 4.3). Sólo Riodinidae en dimensión vertical y Hesperidae en dimensión temporal no revelan que haya diferencias en el número de individuos entre las subdivisiones de la dimensión señalada; para el resto, hay diferencias muy altamente significativas en la distribución de las abundancias entre las subdivisiones de cada dimensión.

Las abundancias del total de la comunidad muestran diferencias muy altamente significativas en cada una de las tres dimensiones: entre los tres tipos de bosque ($\chi^2=184.5$, $gl=2$, $P<0.001$), entre sotobosque y subdosel ($\chi^2=27.76$, $gl=1$, $P<0.001$) y entre los muestreos ($\chi^2=74.04$, $gl=6$, $P<0.001$).

4.4.5 Dispersión de especies comunes y abundantes. La mayoría de las especies con más de 12 individuos se distribuyen distintamente en las tres dimensiones. Horizontalmente, es evidente que algunas especies muestran preferencia por un tipo determinado de bosque (Figuras 4.7 y 4.10A), al igual que verticalmente (Figuras 4.8 y 4.10B). En la dimensión temporal, algunas especies denotan que son más frecuentes en ciertos períodos (Figura 4.9).

Figura 4.5 Variación temporal según los tipos de bosque. **A.** Riqueza de especies. **B.** Abundancia

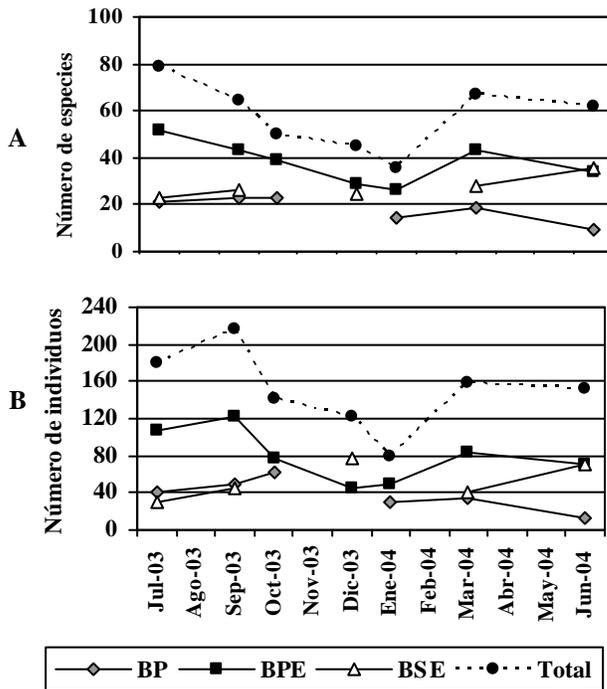


Figura 4.6 Variación temporal según el estrato vertical. **A.** Riqueza de especies. **B.** Abundancia

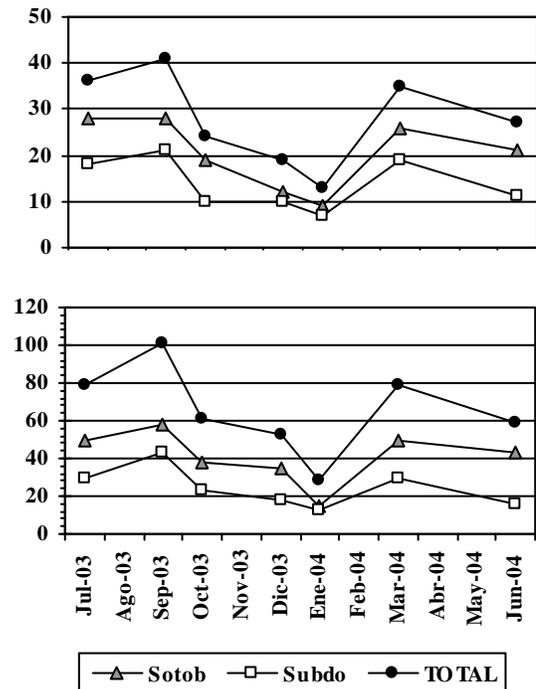


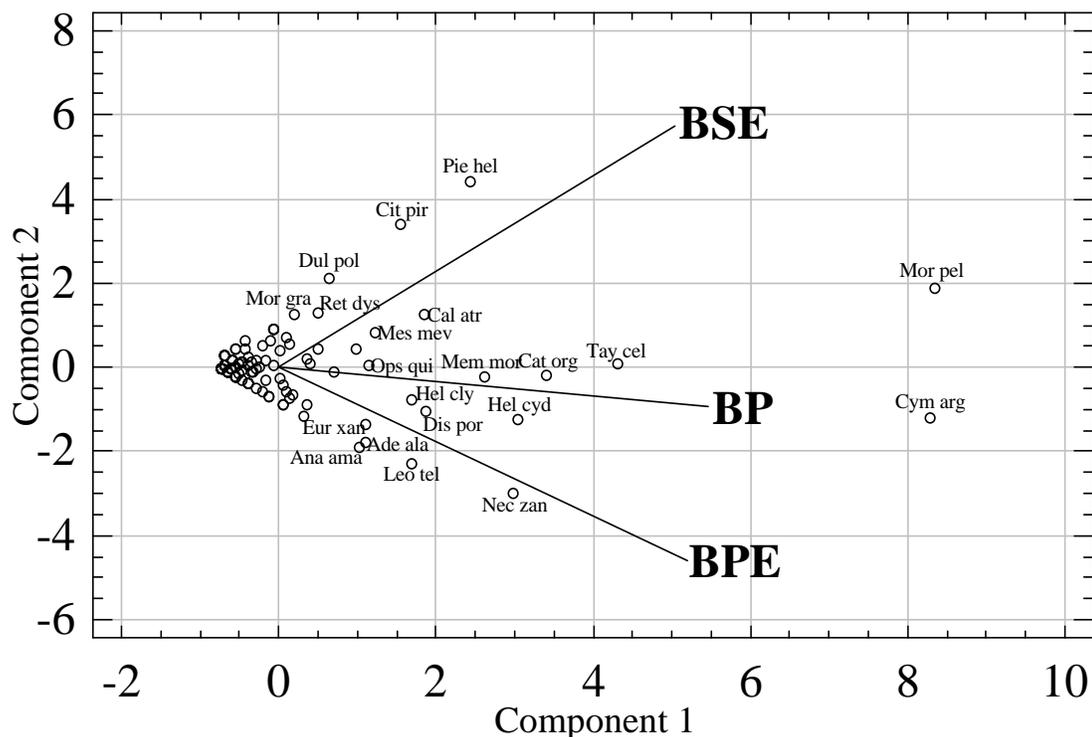
Tabla 4.3 Prueba de χ^2 para homogeneidad de distribuciones de las abundancia entre cada dimensión para el total de la comunidad y familias.

	Abundancia	Temporal	Horizontal	Vertical	Abundancia
Comunidad total	1051	***	***	***	460
Pieridae	96	***	***	-	-
Nymphalidae	711	***	***	**	353
Riodinidae	127	***	***	ns	42
Hesperiidae	111	ns	***	***	58

Los niveles de significancia son: ns = no significativo, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$.

Ciertas especies predominan en algunas subdivisiones de cada dimensión. *Taygetis celia* se observó únicamente en bosque primario; *Necyria zaneta* y *Leodonta tellane* se encontraron en bosque primario entresacado; y *Pierella helvina*, *Cithaerias pireta* y *Dulcedo polita* fueron observadas en bosque

Figura 4.7 Análisis de componentes principales (PCA) del número de individuos por especie en tres tipos de bosque. Los autovalores (eigenvalor) de los dos componentes son 1.87381 y 0.62606, y explican el 62.46% y 20.87% de la variación de los datos, respectivamente. **BP** = Bosque primario, **BPE** = Bosque primario entresacado, **BSE** = Bosque secundario entresacado.



secundario entresacado. *Morpho peleides*, *Cymmatogramma arginussa* y *Catoblepia orgetorix* son abundantes y se encuentran en los tres tipos de bosque. *Morpho peleides*, *Taygetis celia*, *Dyscophellus porcius* y *Necyria zaneta* son características del sotobosque, mientras que *Cymmatogramma arginussa* lo es del subdosel. Dos especies manifiestan cierto grado de regularidad cíclica durante los siete muestreos, con ascenso y descenso en sus abundancias: en *Morpho peleides* se observa mayor abundancia hacia Diciembre-Marzo, y en *Cymmatogramma arginussa* el mayor incremento fue hacia Septiembre con descenso progresivo hasta Enero (Figuras 4.7 a 4.10).

Independientemente del tipo de bosque, algunas especies individuales de esta comunidad de mariposas diurnas no muestran una distribución vertical al azar (Tabla 4.4). Exceptuando a *M. morvus* y *A. alala*, son ocho especies particulares las que sugieren una distribución vertical desigual. Los individuos totales de las 10 especies de la Tabla 4.4 representan el 58.7% del total de individuos en la dimensión vertical.

Figura 4.8 Análisis de componentes principales (PCA) del número de individuos por especie en sotobosque y subdosel. Los autovalores (eigenvalor) de los dos componentes son 1.30206 y 0.69794, y explican el 65.1% y 34.9% de la variación de los datos, respectivamente.

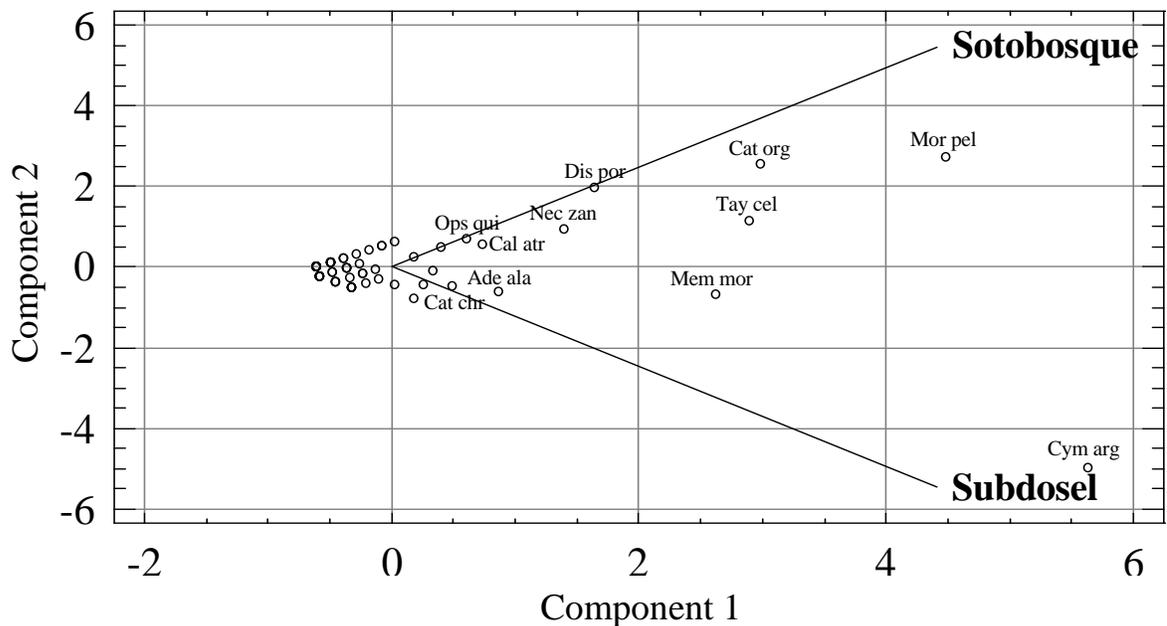
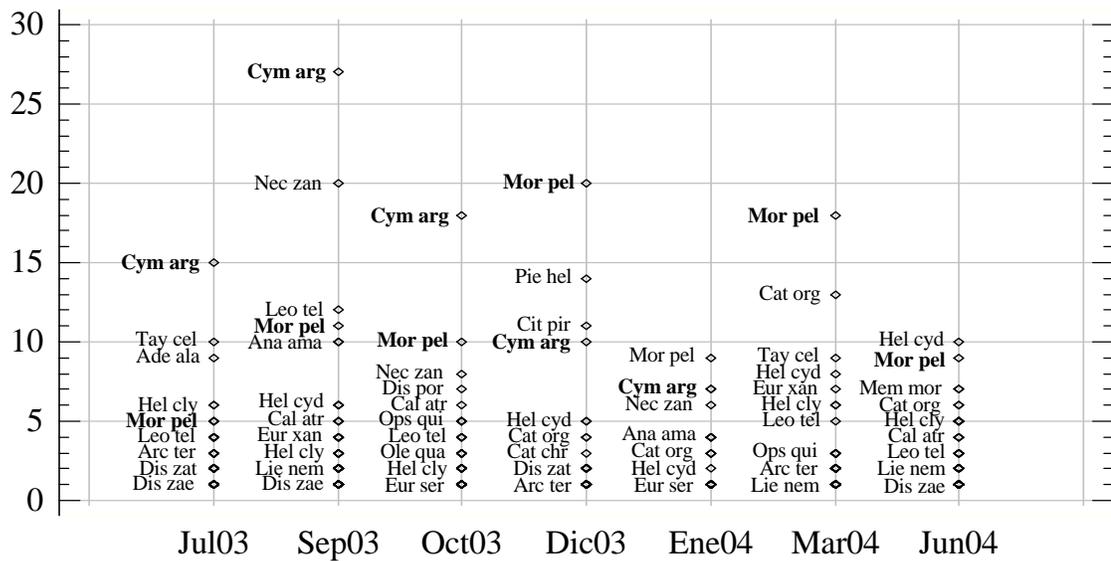


Tabla 4.4 Prueba binomial para homogeneidad de abundancias entre sotobosque y subdosel de las especies con más de 12 individuos.

	Sotobosque	Subdosel	Total	P
<i>Morpho peleides</i>	38	9	47	***
<i>Caligo atreus</i>	10	3	13	*
<i>Catoblepia orgetorix</i>	30	4	34	***
<i>Opsiphanes quiteria</i>	10	2	12	*
<i>Cymmatogramma arginussa</i>	7	43	50	***
<i>Memphis morvus</i>	13	15	28	ns
<i>Adelpha alala</i>	5	8	13	ns
<i>Taygetis celia</i>	23	9	32	*
<i>Necyria zaneta</i>	15	4	19	**
<i>Dyscophellus porcius</i>	21	1	22	***

Los niveles de significancia son: ns = no significativo, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$.

Figura 4.9 Plano de dispersión para las especies en dimensión temporal.



5. MIDIENDO LA DIVERSIDAD II: ALFA, BETA Y GAMMA

5.1 SINOPSIS

- La mayor riqueza, dominancia y equidad corresponden al bosque primario entresacado, al sotobosque y a la familia Nymphalidae.
- La diversidad entre cada par de tipos de bosque y en la dimensión vertical no es igual.
- Los subconjuntos de mariposas se complementan entre cada par de tipos de bosque y en dimensión vertical entre el 62 y 68%.
- La similitud entre las diferentes subdivisiones en dimensiones horizontal, vertical y temporal es intermedia.

5.2 INTRODUCCIÓN

Las comunidades ecológicas se miden por medio de parámetros que la caracterizan: dentro, entre y en conjunto¹¹¹. El hecho de medir la diversidad es importante pues provee bases para comparaciones entre comunidades, gradientes, unidades, etc., ya que tienden a explicar la variación tanto en el número de especies en una comunidad, como el número de individuos dentro de dicha comunidad que se distribuyen entre las especies¹¹².

La diversidad de especies es uno de los aspectos más importantes de una comunidad; ésta puede medirse mediante índices apropiados que permiten calcular gran cantidad de datos (número de especies, abundancias relativas) en forma de un valor matemático. Al medir la diversidad se puede juzgar las relaciones de una comunidad con otras propiedades de ella (por ejemplo, con la estructura del hábitat) o se puede compararla con otras comunidades¹¹³.

5.3 ANÁLISIS DE DATOS

La diversidad alfa (exceptuando algunos ítems especificados en el capítulo 3) corresponde a los índices de abundancia proporcional estándar (dominancia y equidad), utilizando siempre logaritmos en base 10. Se empleó una curva de rarefacción para comparar las diferentes subunidades de cada dimensión. Para probar la hipótesis de que las diversidades provenientes de dos muestras (medidas con Shannon-Wiener) son iguales, se aplicó el procedimiento propuesto

¹¹¹ Moreno, C., Op. cit.

¹¹² Morin, P., Op. cit.

¹¹³ Hair, J. Medida de la diversidad ecológica. En: Rodríguez-Tarrés, R. (ed.). Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. Wildlife Society, Inc., US., 1987.

por Hutcheson en 1970 (citado por Zar¹¹⁴). La diversidad beta (*sensu lato*^{115,116}) fue evaluada con índices de similitud cuantitativos y cualitativos, índices de reemplazo de especies y el de complementariedad. Por último, se siguió los procedimientos formulados por Lande¹¹⁷ para determinar la diversidad gamma y así poder abordar la similitud entre múltiples unidades con el coeficiente de similaridad propuesto por él.

5.4 RESULTADOS

5.4.1 Rarefacción II. La curva de rarefacción señala que el bosque primario entresacado es más diverso y el bosque primario el menos diverso; se esperaría tal comportamiento en cualquier tamaño de muestra dado. El sotobosque es más diverso y rico en especies que el subdosel. Los muestreos presentan una diversidad variable: aunque ninguno de ellos supera la diversidad del bosque primario entresacado, cuatro de ellos están por encima de los otros dos tipos de bosque (que son los muestreos correspondientes a los meses de Julio, Septiembre, Marzo y Junio) y sólo uno (Enero) está incluso por debajo del subdosel. Esto se debe, por supuesto, al tamaño de la muestra determinado en gran medida por la gradación multidimensional de la comunidad. Exceptuando al bosque primario entresacado y a cuatro muestreos, las diferentes subunidades consideradas se encuentran por fuera del intervalo de confianza (Figura 5.1).

5.4.2 Dominancia y equidad. Varios índices de abundancia proporcional de las diferentes dimensiones y de las familias y subfamilias se exponen en las Tablas 5.1 y 5.2. Aunque se emplearon varios índices para evaluar riqueza, dominancia y equidad, y puesto que éstos se comportan de manera similar, sólo fueron empleados los índices de riqueza específica, Simpson y Shannon-Wiener para establecer los grados de diversidad alfa entre las subdivisiones de cada dimensión y de cada familia y subfamilia.

Teniendo en cuenta la dimensión horizontal, la mayor riqueza, dominancia y equidad fueron presentadas por el bosque primario entresacado; en la dimensión vertical, la mayor riqueza, dominancia y equidad corresponde al sotobosque; y en la dimensión temporal, la mayor riqueza, dominancia y equidad se presentó en el primer muestreo (realizado en Julio de 2003), con valores muy cercanos para el último muestreo (realizado en Junio de 2004).

¹¹⁴ Zar, J., Op. cit.

¹¹⁵ Whittaker, R. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3): 213-251, 1972.

¹¹⁶ Magurran, A., Op. cit.

¹¹⁷ Lande, R., Op. cit.

Tabla 5.1 Índices de riqueza, dominancia y equidad de cada subdivisión espacial y temporal.

	Horizontal				Vertical			Temporal							
	BP	BPE	BSE	Total	Stb	Sbd	Total	I	II	III	IV	V	VI	VII	
Número individuos	230	557	264	1051	287	173	460	179	217	141	123	80	158	153	
Índices de riqueza	S	53	114	64	139	60	44	75	79	64	50	45	36	67	62
	D _{Mg}	22,02	41,15	26,02	45,67	24	19,2	27,8	34,62	26,96	22,8	21,05	18,39	30,02	27,92
	D _{Mn}	3,495	4,83	3,939	4,288	3,54	3,35	3,5	5,905	4,345	4,211	4,058	4,025	5,33	5,012
Índices de dominancia	λ	0,063	0,026	0,042	0,026	0,05	0,081	0,045	0,02	0,038	0,035	0,057	0,04	0,031	0,021
	H1	4,158	5,9	4,797	6,16	4,419	3,92	4,707	5,766	4,87	4,641	4,104	4,088	5,124	5,28
	d	0,165	0,066	0,117	0,078	0,132	0,249	0,109	0,084	0,124	0,128	0,163	0,112	0,114	0,065
Índices de equidad	H'	1,425	1,775	1,568	1,818	1,486	1,366	1,549	1,752	1,583	1,535	1,412	1,408	1,634	1,664
	J'	0,827	0,863	0,868	0,848	0,836	0,831	0,826	0,923	0,876	0,904	0,854	0,905	0,895	0,928

S=Riqueza específica, D_{Mg}=Índice de diversidad de Margalef, D_{Mn}=Índice de diversidad de Menhinick, λ =Índice de Simpson, H1=Número 1 de Hill, d=Índice de Berger-Parker, H'=Índice de Shannon-Wiener, J'=Equidad de Pielou

Figura 5.1 Curva de rarefacción (línea continua) e intervalos de confianza del 95% (líneas discontinuas) para el total de la comunidad, comparada con la riqueza de especies de las diferentes subdivisiones de cada dimensión.

T = Comunidad total; BP = Bosque primario, BPE = Bosque primario entresacado, BSE = Bosque secundario entresacado; stb = sotobosque, sds = subdosel; (•) = muestreos.

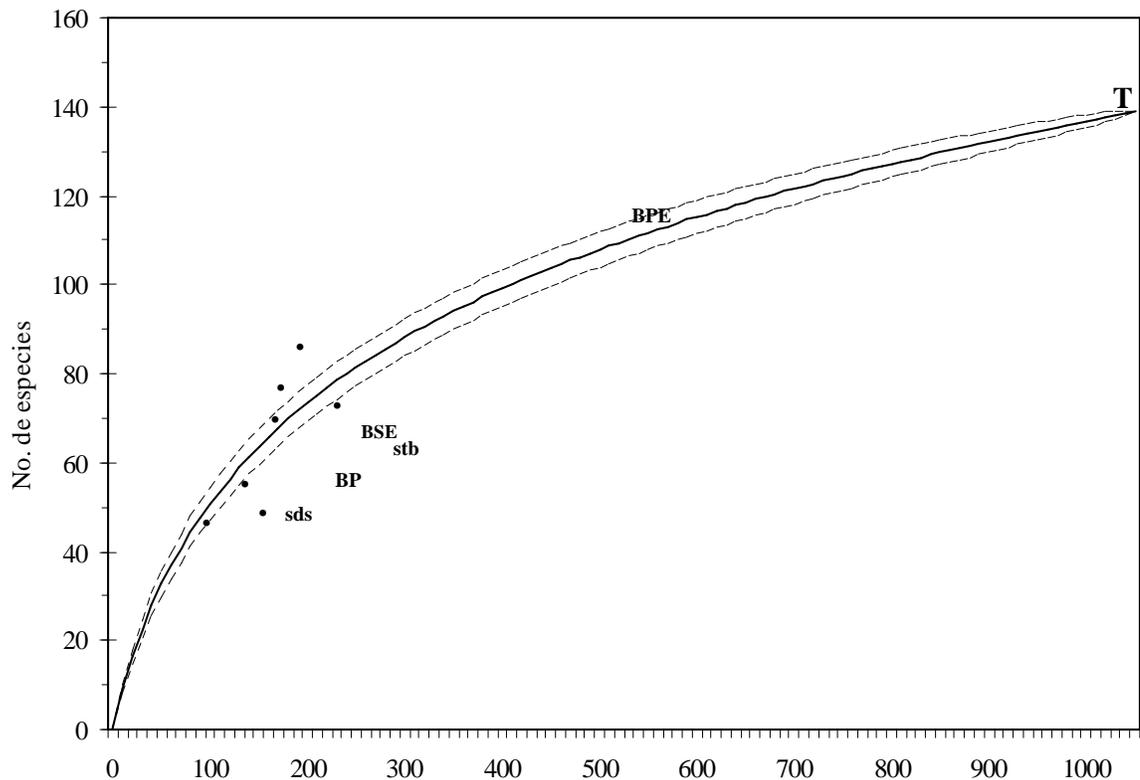


Tabla 5.2 Índices de riqueza, dominancia y equidad de las familias y subfamilias en dimensión espacial.

Horizontal										
	Pieridae	Nymphalidae	Riodinidae	Hesperidae	Nymphalinae	Charaxinae	Morphinae	Brassolinae	Satyrinae	
Número individuos	96	711	127	111	120	140	95	94	159	
Índices de riqueza	S	10	70	23	32	24	8	4	9	15
	D _{Mg}	4,54	24,195	10,457	15,157	11,062	3,262	1,517	4,054	6,36
	D _{Mn}	1,021	2,625	2,041	3,037	2,191	0,676	0,41	0,928	1,19
Índices de dominancia	λ	0,164	0,046	0,135	0,07	0,087	0,372	0,751	0,245	0,131
	H1	2,358	4,618	2,855	3,691	3,209	1,758	1,256	2,012	2,659
	d	0,292	0,115	0,307	0,216	0,175	0,564	0,863	0,394	0,264
Índices de equidad	H'	0,858	1,53	1,049	1,306	1,166	0,576	0,228	0,699	0,978
	J'	0,858	0,829	0,77	0,868	0,845	0,638	0,379	0,732	0,832

Vertical										
	Pieridae	Nymphalidae	Riodinidae	Hesperidae	Nymphalinae	Charaxinae	Morphinae	Brassolinae	Satyrinae	
Número individuos	-	353	42	58	54	100	55	74	59	
Índices de riqueza	S	-	45	12	14	14	7	3	9	9
	D _{Mg}	-	17,27	6,777	7,372	7,504	3	1,149	4,28	4,518
	D _{Mn}	-	2,395	1,852	1,838	1,905	0,7	0,405	1,046	1,172
Índices de dominancia	λ	-	0,068	0,238	0,171	0,117	0,336	0,739	0,269	0,33
	H1	-	3,815	2,217	2,527	2,678	1,793	1,241	1,996	1,9
	d	-	0,142	0,452	0,379	0,241	0,5	0,855	0,459	0,542
Índices de equidad	H'	-	1,339	0,796	0,927	0,985	0,584	0,216	0,691	0,642
	J'	-	0,81	0,737	0,809	0,859	0,691	0,452	0,724	0,673

S=Riqueza específica, D_{Mg}=Índice de diversidad de Margalef, D_{Mn}=Índice de diversidad de Menhinick, λ=Índice de Simpson, H1=Número 1 de Hill, d=Índice de Berger-Parker, H'=Índice de Shannon-Wiener, J'=Equidad de Pielou

Con el procedimiento propuesto por Hutcheson en 1970 se evaluó si las diversidades entre dos tipos de bosques y entre sotobosque y subdosel son iguales. Las diferencias entre cada par de tipos de bosque son muy altamente significativas: entre los bosques primario y primario entresacado ($t_{0.001(2),404}=3.315$), entre primario y secundario entresacado ($t_{0.001(2),465}=3.312$) y entre primario entresacado y secundario entresacado ($t_{0.001(2),541}=3.310$). La diferencia entre el sotobosque y el subdosel fue altamente significativa ($t_{0.01(1),341}=2.337$).

5.4.3 Similitud, reemplazo y complementariedad. Varias mediciones de la diversidad beta se señala en la Tabla 5.3. Los bosques primario entresacado y secundario entresacado muestran la mayor similaridad cualitativa, pero según las técnicas cuantitativas la mayor similaridad se presenta entre los bosques primario y secundario entresacado. El grado de reemplazamiento de especies o cambio

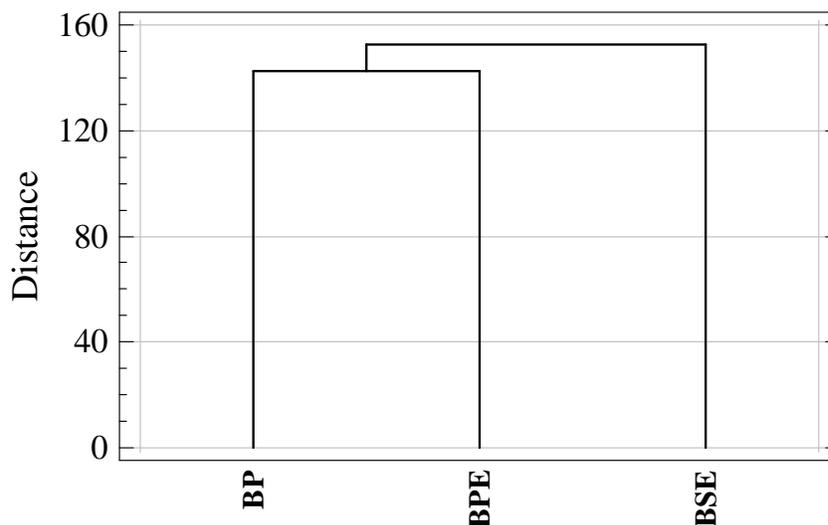
Tabla 5.3 Diversidad beta: índices de similitud, reemplazo de especies y complementariedad de la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ.

		BP x BPE	BP x BSE	BPE x BSE	Sotobosque x Subdosel	
Índices de similitud/disimilitud	Cualitat.	Jaccard	0,315	0,36	0,38	0,387
		Sorensen	0,479	0,53	0,556	0,558
	Cuantit.	Sorensen cuantit.	0,401	0,417	0,365	0,4
		Morisita-Horn	0,142	0,512	0,494	0,023
Índices de reemplazo de especies	Cody '93	0,447	0,465	0,402	0,429	
	Whittaker	1,539	1,496	1,466	1,471	
	Magurran	111,4	74,9	110,4	63,8	
Complementariedad		0,685	0,64	0,62	0,613	

biótico es mayor entre los bosques primario y primario entresacado (según los índices de Whittaker y Magurran), o mayor entre los bosques primario y secundario entresacado (según el índice de Cody'93). El grado de disimilitud en la composición de especies (complementariedad) es semejante entre cada par de tipos de bosque; en términos generales, entre el 62 y 68% de las especies de mariposas son complementarias entre cada par de bosques.

5.4.4 Agrupamiento de los bosques. El agrupamiento de los tres tipos de bosque se presenta en la Figura 5.2. La similitud entre los bosques primario y primario entresacado es mayor que entre el bosque secundario entresacado con los dos anteriores. El criterio para la construcción del dendrograma tuvo en cuenta las abundancias de las diferentes especies.

Figura 5.2 Dendrograma de similitud entre los tres tipos de bosque. Se empleó el método del vecino más cercano y la distancia euclidiana al cuadrado.



5.4.5 Coeficiente de similaridad de Lande¹¹⁸. Las medidas de similaridad entre las diferentes subdivisiones de la comunidad en las tres dimensiones se presentan en la Tabla 5.4. Los cálculos basados en el índice de Simpson están por fuera del rango de la similaridad (ver Anexo III); aquéllos basados en riqueza e índice de Shannon-Wiener se encuentran dentro del rango (excepto los valores basados en el índice de Shannon-Wiener para la subfamilia Morphinae en dimensiones horizontal y vertical). Para el análisis sólo se tomará en cuenta los valores de similaridad calculados a partir de riqueza e índice de Shannon-Wiener.

En la Tabla 5.4 se presentan dos columnas de medidas de diversidad. La columna de la izquierda se empleó como base para el cálculo de la similaridad entre las subunidades de las dimensiones temporal y horizontal (que contemplan una riqueza total de 139 especies), mientras que la columna de la derecha fue la base para el cálculo de similaridad entre las subdivisiones de la dimensión vertical (cuya riqueza total es de 75 especies). Debido a que las dos columnas de medidas de diversidad son diferentes, se puso a prueba la hipótesis de que las distribuciones de dichas columnas son similares (por ende, que son comparables), con Kolmogorov-Smirnov de dos muestras. Efectivamente, las dos distribuciones son similares: para riqueza ($D_{\max}=0.032$, $D_{0.05}=0.125$), índice de Shannon-Wiener ($D_{\max}=0.050$, $D_{0.05}=0.661$), e índice de Simpson ($D_{\max}=0.035$, $D_{0.05}=0.732$).

Estas medidas sugieren que la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ manifiesta una similaridad intermedia entre subdivisiones en cada una de las tres dimensiones. La similaridad entre las subdivisiones de la dimensión vertical es mayor que la similaridad entre dimensiones horizontal y temporal (escala: 0 = no similaridad, 1 = máx. similaridad).

¹¹⁸ Lande, R., Op. cit.

Tabla 5.4 Medidas de diversidad y similaridad *sensu* Lande (1996) de la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ.

A.	MEDIDA	SIMILARIDAD ENTRE *			MEDIDA
	Riqueza	Temporal	Horizontal	Vertical	Riqueza
Comunidad total	139	0,414	0,554	0,693	75
Pieridae	10	0,6	0,533	-	-
Nymphalidae	70	0,476	0,591	0,733	45
Nymphalinae	24	0,363	0,528	0,679	14
Charaxinae	8	0,589	0,667	0,789	7
Morphinae	4	0,607	0,667	0,667	3
Brassolinae	9	0,492	0,667	0,722	9
Satyrinae	15	0,505	0,6	0,778	9
Riodinidae	23	0,348	0,551	0,625	12
Hesperiidae	32	0,295	0,49	0,679	14
B.	Shannon-Wiener				Shannon-Wiener
Comunidad total	1,818	0,377	0,388	0,413	1,549
Pieridae	0,848	0,244	0,219	-	-
Nymphalidae	1,53	0,205	0,403	0,576	1,339
Nymphalinae	1,166	0,21	0,405	0,605	0,985
Charaxinae	0,576	0,305	0,337	0,681	0,584
Morphinae	0,228	0,631	1,095	1,413	0,216
Brassolinae	0,699	0,287	0,535	0,69	0,691
Satyrinae	0,978	0,235	0,421	0,705	0,642
Riodinidae	1,049	0,213	0,425	0,609	0,796
Hesperiidae	1,306	0,183	0,393	0,573	0,927
C.	1-Simpson				1-Simpson
Comunidad total	0,974	0,992	0,985	0,983	0,955
Pieridae	0,836	1,183	1,174	-	-
Nymphalidae	0,954	1,05	1,046	1,052	0,932
Nymphalinae	0,913	1,108	1,08	1,114	0,883
Charaxinae	0,628	1,48	-0,564	1,296	0,664
Morphinae	0,249	3,918	4,545	4,872	0,261
Brassolinae	0,755	1,357	1,297	1,267	0,731
Satyrinae	0,869	1,191	1,142	1,361	0,67
Riodinidae	0,865	1,127	1,119	1,213	0,762
Hesperiidae	0,93	1,069	1,084	1,099	0,829

Los valores de similaridad se calculan según la fórmula: $\Psi_D = 1 - D_{\text{entre}}/D_T$ (Ver Anexo III).

* Los valores de similaridad en las dimensiones temporal y horizontal son los que corresponden a las medidas de diversidad de la columna izquierda; los valores de similaridad en la dimensión vertical son los que corresponden a las medidas de diversidad de la columna derecha.

6. ALGUNOS ASPECTOS COMPORTAMENTALES

6.1 SINOPSIS

- No existe una correlación entre la condición climática diaria y la abundancia de mariposas diurnas en la RNRÑ.
- Se presenta una clara relación entre los patrones de coloración de las mariposas con la altura del vuelo.

6.2 INTRODUCCIÓN

Los métodos comparativos que involucran varias especies pretenden establecer cualquier disimilitud en el comportamiento que estén correlacionados con diferencias ecológicas: las condiciones ecológicas determinan cuáles patrones de comportamiento son favorecidas durante la evolución, mientras que los contrastes en los factores ambientales generan manifestaciones disparejas en diferentes organismos^{119,120}.

Factores como la vegetación y el clima afectan la distribución de las mariposas¹²¹. Su actividad y comportamiento están determinados, en gran parte, por este escenario. Generalmente, se reconoce que los lepidópteros diurnos son heliófilos, aunque no todas las especies necesitan la insolación directa de igual forma. Las mariposas son organismos ectotermos, pues dependen principalmente del ambiente externo como recurso para calentarse¹²². El patrón de coloración también es clave en este sentido: el color oscuro retiene mejor la irradiación solar, especialmente en aquellos lugares donde el brillo solar es mínimo.

Papageorgis¹²³ propuso un esquema general de la distribución de los patrones de coloración de las mariposas diurnas encontradas en un bosque tropical maduro. Landing¹²⁴ complementó esta propuesta, describiendo seis complejos principales que ilustran la altura de vuelo en cada estrato vertical de un bosque tropical (Tabla 6.1). De los seis complejos principales (secuencia principal) se derivan varios

¹¹⁹ Alcock, J. *Animal behavior. An evolutionary approach*. 5th ed. Sunderland, MA, US : Sinauer Associates, Inc., 1993.

¹²⁰ Krebs, J. & N. Davies. *An introduction to behavioural ecology*. 2nd ed. Oxford, UK, : Blackwell Scientific Publications, 1987.

¹²¹ Gilbert, L., *Op. cit.*

¹²² Heatwole, H. *Physiological responses of animals to moisture and temperature*. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems*. Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Company, 1983.

¹²³ Papageorgis, C., *Op. cit.*

¹²⁴ Landing, B. *Factors in the distribution of butterfly color and behavior patterns. Selected aspects*. Landing, B. (privately published), LA, US., 1984.

grupos integrados (que son zonas de combinación). Los patrones de coloración de los nueve grupos integrados se muestran en la Tabla 6.2.

Tabla 6.1 Secuencia principal de los patrones de coloración de las mariposas diurnas según su distribución en la dimensión vertical de un bosque tropical maduro (Landing 1984).

Clase	Descripción	Estrato de vuelo	Altura de vuelo (metros sobre el suelo)
1	Especies transparentes con márgenes negros	Piso del bosque	0-2
2	Naranjas con bandas transversales negras (patrón de "tigre")	Sobre el piso	3-7
3	Cafés o negras y rojizas (+/- áreas blancas o amarillas descoloridas)	Subdosel	8-17
4	Negras y azulosas (+/- áreas blancas o amarillas descoloridas)	Dosel	18-27
5	Blancas, amarillas, naranjas, azules o iridiscentes ("color puro")	Sobre el dosel	> 27
0	Cafés o negruzcas (complejo de satírinos)	Piso del bosque	0-2

Tabla 6.2 Grupos integrados derivados de la secuencia principal (Landing 1984).

Clase	Descripción	Estrato de vuelo	Altura de vuelo (metros sobre el suelo)
1/2	Naranjas transparentes	Sotobosque	1-5
2/3	Cafés o negras con naranja	Subdosel	5-12
3/4	Negras, rojas, azules o verdes (+/- áreas descoloridas)	Subdosel/Dosel	12-22
4/5	Blancas, amarillas, naranjas, azules o verdes con negro	Dosel	22-27
0/1	Pardusco transparente	Sotobosque	1-6
0/2	Cafés-naranja con bandas transversales negras	Sotobosque/subdosel	3-12
0/3	Cafés y rojo (+/- áreas descoloridas)	Sotobosque/subdosel	3-12
0/4	Cafés y azul (+/- áreas descoloridas)	Sotobosque/subdosel	3-12
0/5	Blancas, amarillas, naranjas o azules parduscas	Sotobosque/subdosel /dosel	3-27

Los trabajos de Papageorgis y Landing relacionan el patrón de coloración con la altura de vuelo en la vegetación. Tal como lo describe este esquema, esta relación está determinada por el hecho de que cada patrón de coloración es efectivamente más críptico en el nivel de vegetación en el cual los miembros de cada clase vuelan¹²⁵; los patrones crípticos realmente reducen la depredación¹²⁶.

6.3 ANÁLISIS DE DATOS

El esquema generalizado que relaciona el lugar (altura) de vuelo con el patrón de coloración está basado en Landing¹²⁷. Para determinar si existe una relación entre la abundancia y la proporción de días lluviosos, nublados y soleados, se usó el índice de correlación no paramétrica de Spearman (r_s).

6.4 RESULTADOS

6.4.1 Condiciones climáticas. Se tomó la abundancia de los siete muestreos. Para cada muestreo se obtuvo información sobre la proporción de días lluviosos, nublados y soleados. No hay correlación entre la abundancia de individuos y las condiciones climáticas lluviosa, nublada y soleada ($r_s=0.33$, $r_s=-0.04$, $r_s=0$, respectivamente).

6.4.2 Patrones de coloración. Aunque esta investigación sólo consideró dos estratos verticales del bosque, se pudo correlacionar el patrón de coloración de las mariposas capturadas con la altura de vuelo. En la Tabla 6.3 se listan las especies de mariposas diurnas de la RNRÑ según el esquema propuesto por Landing (*sensu* Papageorgis).

En términos generales, las clases 0, 1 y 2 corresponden a las mariposas que vuelan en el sotobosque y las clases 2/3 y 3 aquéllas que vuelan en el subdosel. Las clases 0/2, 0/4 y 0/5 presentan un rango más amplio, incluyendo sotobosque y subdosel. El 43,6% son mariposas con patrones de coloración de las clases 0, 1 y 2, el 17% corresponde a las clases 2/3 y 3, y el 12,7% a las clases 0/2, 0/4 y 0/5.

¹²⁵ Ibid.

¹²⁶ Krebs, J. & N. Davies, Op. cit.

¹²⁷ Landing, B., Op. cit.

Tabla 6.3 Distribución de las especies de mariposas diurnas de la RNRÑ según patrones de coloración de las alas.

0	1	2	0/2	0/4	0/5	2/3	3	3/4	4	4/5
<i>A. weymeri</i>	<i>C. pireta</i>	<i>A. lycorias</i> (V)	<i>H. clysonymus</i>	<i>C. zeuxippus</i> (D)	<i>L. nemesis</i>	<i>A. lycorias</i> (D)	<i>H. cydno</i> (V)	<i>D. neglecta</i> (V)	<i>H. cydno</i> (D)	<i>M. peleides</i> (D)
<i>M. peleides</i> (V)	<i>D. polita</i>		<i>C. annulata</i> (V)	<i>C. oberthuri</i> (V)	<i>D. zathoe</i>	<i>C. chromis</i> (D)	<i>A. alala</i>	<i>D. gueneei</i> (V)	<i>R. dysonii</i> (D)	<i>M. granadensis</i> (D)
<i>M. granadensis</i> (V)				<i>C. atreus</i> (D)	<i>A. amphimacrus</i> (V)	<i>E. eriopis</i>	<i>A. ethelda</i>	<i>P. nasica</i> (V)	<i>U. ucubis</i>	<i>M. gudrun</i> (D)
<i>C. zeuxippus</i> (V)					<i>N. chromus</i> (V)	<i>O. isolda</i>	<i>A. lamasi</i>	<i>R. dysonii</i> (V)		<i>M. lyceus</i> (D)
<i>C. oberthuri</i> (D)					<i>P. cyanea</i> (V)	<i>Dyscophellus sp. 1</i>	<i>A. levona</i>	<i>E. corduena</i> (D)		<i>M. morvus</i> (D)
<i>C. eurilochus</i>					<i>E. corduena</i> (V)		<i>A. rothschildi</i>			<i>A. amphimacrus</i> (D)
<i>C. atreus</i> (V)					<i>M. menander</i> (V)		<i>A. zina</i>			<i>N. chromus</i> (D)
<i>C. orgetorix</i>							<i>C. annulata</i> (D)			<i>P. cyanea</i> (D)
<i>C. xanthicles</i>							<i>Euptychia sp. nov.</i> (V)			<i>D. neglecta</i> (D)
<i>E. zolvizora</i>							<i>P. helvina</i>			<i>D. gueneei</i> (D)
<i>O. quiteria</i>							<i>A. kupris</i> (D)			<i>P. nasica</i> (D)
<i>O. cassina</i>										<i>A. kupris</i> (V)
<i>C. arginussa</i>										<i>B. sulphurea</i>
<i>M. gudrun</i> (V)										<i>M. menander</i> (D)
<i>M. lyceus</i> (V)										<i>N. zaneta</i>
<i>M. morvus</i> (V)										<i>N. duellona</i>
<i>E. carme</i>										<i>Phocides sp.</i>
<i>H. dione</i>										
<i>E. inornata</i>										
<i>E. tiessa</i>										
<i>Euptychia sp. nov.</i> (D)										
<i>E. Calixto</i>										
<i>E. calisto</i>										
<i>T. celtia</i>										
<i>T. virgilia</i>										
<i>Euselasia sp. nov.</i>										
<i>Euselasia sp.</i>										
<i>M. victrix</i>										
<i>A. pallida</i>										
<i>B. midas</i>										
<i>Dyscophellus sp. 2</i>										
<i>Dyscophellus sp. 3</i>										
<i>D. porcius</i>										
<i>D. ramusis</i>										
<i>Enosis sp. 2</i>										
<i>E. complana</i>										
<i>E. exadeus</i>										
<i>T. centrites</i>										

Sotobosque

Sotobosque/Subdosel

Subdosel

Secuencia principal

- 0 Cafés o negruzcas
- 1 Transparentes con márgenes negros
- 2 Naranjas con bandas transversas negras (patrón de "tigre")
- 3 Cafés o negras y rojizas (+/- áreas blancas o amarillas descoloridas)
- 4 Negras y azulosas (+/- áreas blancas o amarillas descoloridas)
- 5 Blancas, amarillas, naranjas, azules o iridiscentes ("color puro")

- 1/2 Naranjas transparentes
- 2/3 Cafés o negras con naranja
- 3/4 Negras, rojas, azules o verdes (desc.)
- 4/5 Blancas, amarillas, naranjas, azules o verdes con negro

Grupos integrados

- 0/1 Pardusco transparente
- 0/2 Cafés-naranja con bandas transversales negras
- 0/3 Cafés y rojo con +/- áreas descoloridas
- 0/4 Cafés y azul con +/- áreas descoloridas
- 0/5 Blancas, amarillas, naranjas o azules parduscas

7. DISCUSIÓN

Esta investigación es un estudio rápido que emplea métodos de extrapolación y proporciona un armazón general para la evaluación de la diversidad de lepidópteros gracias a la partición de la comunidad en sus componentes espaciales y temporales naturales¹²⁸, con el fin de establecer la significancia de los múltiples factores que afectan la diversidad de esta comunidad de mariposas diurnas. Esta investigación retoma los preceptos propuestos por DeVries, Murray & Lande¹²⁹ porque ofrecen unas medidas estándar para comparar la diversidad de especies entre varias zonas y explora los patrones espaciales y temporales generales en las comunidades de mariposas diurnas neotropicales.

7.1 DIVERSIDAD, PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES, Y ASPECTOS COMPORTAMENTALES DE LA COMUNIDAD DE MARIPOSAS DIURNAS

La línea base para entender una comunidad consiste en inventariarla y en referir la relación riqueza/abundancia. El listado de mariposas diurnas de la RNRÑ representa el primer paso para entender esta comunidad (Anexo II). Es probable que parte de la lepidopterofauna diurna haya permanecido sin muestrearse; esta apreciación se sustenta en el hecho de que fueron registradas al menos 21 especies más (en zonas aledañas al área de muestreo o por fuera de los propios muestreos) y por los nuevos registros (cuatro especies y dos subespecies descubiertas). Los estudios de diversidad de insectos en comunidades focales de los bosques tropicales (y la complejidad espacial inherente a estos sistemas) confrontan la alta riqueza de especies y la baja abundancia de individuos. DeVries & Walla¹³⁰ señalan esta característica en las comunidades de mariposas diurnas neotropicales, y no es la excepción para la RNRÑ (Tabla 3.1).

Los diferentes estimadores de riqueza sugieren que las 139 especies capturadas en los tres tipos de bosque representan un gran porcentaje de la diversidad total en esta comunidad (Figura 3.3). En consideración con los diferentes estimadores de riqueza empleados, esta investigación proporciona una estimación legítima de la riqueza de mariposas diurnas dentro del área de investigación.

La comunidad se ajusta al modelo de la serie logarítmica (Figura 3.6), con predicción de una gran proporción de especies raras (Figura 3.4); este modelo caracteriza muestras de comunidades pequeñas, bajo estrés o que sean pioneras, y explica que sólo unos pocos factores dominan la ecología de la comunidad porque las interacciones existentes son débiles, las tasas de nacimiento y muerte

¹²⁸ DeVries, P. & T. Walla, Op. cit.

¹²⁹ DeVries, P., D. Murray & R. Lande, Op. cit.

¹³⁰ DeVries, P. & T. Walla, Op. cit.

son independientes, la tasa de inmigración es alta o que la muestra general corresponde a muestras pequeñas de una comunidad log-normal^{131,132,133,134}. Considerando que el esfuerzo de muestreo no es el óptimo, es muy probable que la comunidad de mariposas diurnas se ajustaría mejor al modelo de distribución log-normal en el caso de que se hubiese hecho un seguimiento a mediano o largo plazo; este modelo caracteriza comunidades grandes o estables en equilibrio pues considera un gran número de factores que varían al azar y que determinan las abundancias de cada especie porque las poblaciones crecen exponencialmente y responden independientemente a diferentes factores, o se trata de un conjunto de poblaciones que están en equilibrio en parches pequeños^{135,136,137,138}. Como sea, esta investigación señala que la estructura de esta comunidad se ajusta a una distribución de la serie logarítmica; es lícito pensar que la estructura a la cual se ajustaría realmente la comunidad es la distribución log-normal: si se incrementara la muestra, el número de especies de la primera clase (tanto en la escala logarítmica en base 2 como en base 3) disminuiría, con subsiguiente aumento de la segunda clase. Esto sería concomitante con la complejidad de la zona de estudio, lugar en el que se deben considerar un gran porcentaje de factores estocásticos que interactúan. Es necesario un mayor esfuerzo de muestreo durante un periodo de tiempo más extenso con el fin de observar si finalmente la comunidad, estructuralmente hablando, se ajusta o no a una distribución log-normal.

Esta investigación fortalece la tesis de una distribución no aleatoria de las comunidades de mariposas diurnas en múltiples dimensiones espaciotemporales. Varias investigaciones^{139,140,141,142,143,144,145,146,147} ya lo han demostrado con antelación. Tomando la riqueza de especies, el bosque no intervenido (primario) tiene la más baja riqueza y el menor número de especies únicas, mientras que los

¹³¹ May, R. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M. & J. Diamond (eds.). Ecology and evolution of communities. Cambridge, US. : The Belknap Press of Harvard University Press, 1975.

¹³² Magurran, A., Op. cit.

¹³³ Putman, R., Op. cit.

¹³⁴ Moreno, C., Op. cit.

¹³⁵ May, R., Op. cit.

¹³⁶ Magurran, A., Op. cit.

¹³⁷ Putman, R., Op. cit.

¹³⁸ Moreno, C., Op. cit.

¹³⁹ Emmel, T. & C. Leck, Op. cit.

¹⁴⁰ DeVries, P. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest, Op. cit.

¹⁴¹ Raguso, R. & Gloster, Op. cit.

¹⁴² DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁴³ Araujo, F. Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. J. Res. Lepid. 35: 29-41, 1996.

¹⁴⁴ Murray, D., Op. cit.

¹⁴⁵ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

¹⁴⁶ DeVries, P. & T. Walla, Op. cit.

¹⁴⁷ Tobar-L., D., O. Rangel-Ch. & G. Andrade-C, Op. cit.

dos bosques con algún grado de intervención (primario entresacado y secundario entresacado) tienen la más alta riqueza y el mayor número de especies únicas (Tabla 4.1; Figura 4.7). DeVries *et al.*¹⁴⁸ señalan la misma situación en un bosque pluvial en el Amazonas ecuatoriano, y recalcan el hecho de un efecto positivo sobre la riqueza en hábitats con bajo o intermedio nivel de perturbación, tal como ocurre en la RNRÑ. La composición y la estructura del bosque tienen una gran influencia sobre la diversidad de la comunidad^{149,150,151}; en los tres tipos de bosque estudiados hay diferencias, sobre todo en estructura (Tabla 2.1). Efectivamente, se encontró una diferencia en cuanto a la riqueza acumulada, circunstancia que se ve reflejada en los atributos de los tres tipos de bosque (Figura 4.4A).

La comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ muestran una distribución no aleatoria con respecto a la dimensión vertical, tanto en riqueza específica como en abundancia (Tabla 4.2; Figura 4.8), condición que apoya los trabajos de DeVries^{152,153,154,155}. Las especies más abundantes (12 o más individuos) también revelan una distribución vertical no aleatoria (Tabla 4.4).

Las investigaciones de Emmel & Leck¹⁵⁶, DeVries *et al.*¹⁵⁷, DeVries *et al.*¹⁵⁸, DeVries & Walla¹⁵⁹ y Tobar-L. *et al.*¹⁶⁰ han documentado fluctuaciones temporales en varias comunidades de mariposas diurnas neotropicales. La variación temporal durante este estudio (Figuras 4.5 y 4.6) señala que la menor riqueza y abundancia se presentó en los picos de lluvia, hacia Octubre-Enero y Marzo-Junio (Figura 1.3), mientras que la mayor riqueza y abundancia fue hacia Septiembre, en la época de menos lluvias. Dos especies, *Cymmatogramma arginussa* y *Morpho peleides* evidencian periodos en los cuales éstas son menos y más abundantes (Figura 4.9). Es probable que la época de menos lluvia presente condiciones más favorables para los adultos de algunas especies¹⁶¹. No obstante, los estudios de DeVries *et al.*^{162,163} señalan que las mayores riqueza y abundancia se dieron durante las épocas lluviosas, con notorios decrementos en ambos durante las

¹⁴⁸ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁴⁹ Bourgeron, P., Op. cit.

¹⁵⁰ Bourlière, F. Animal species diversity in tropical forests. In: Golley, F. B. (ed.). Tropical rain forest ecosystems. Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Company, 1983.

¹⁵¹ Putman, R., Op. cit.

¹⁵² DeVries, P. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest, Op. cit.

¹⁵³ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁵⁴ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

¹⁵⁵ DeVries, P. & T. Walla, Op. cit.

¹⁵⁶ Emmel, T. & C. Leck, Op. cit.

¹⁵⁷ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁵⁸ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

¹⁵⁹ DeVries, P. & T. Walla, Op. cit.

¹⁶⁰ Tobar-L., D., O. Rangel-Ch. & G. Andrade-C, Op. cit.

¹⁶¹ Emmel, T. & C. Leck, Op. cit.

¹⁶² DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁶³ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

épocas secas; aunque no se han realizado investigaciones que den respuesta a este tipo de fluctuación, se ha señalado que los cambios estacionales actúan como una señal para la floración, fructificación y el crecimiento vegetativo¹⁶⁴ y, dependiendo de las condiciones climatológicas, los patrones de herbivoría sobre las plantas y migración variarán según el *taxon* involucrado^{165,166,167,168}. De todos modos, en la RNRÑ, la comunidad de mariposas diurnas no se comporta de la misma manera como lo registraron DeVries *et al.*^{169,170}, sino como lo observó Tobar-L. *et al.*¹⁷¹. La real magnitud de la variación de riqueza y abundancia de la comunidad de mariposas diurnas a través del tiempo en la RNRÑ (o en cualquier otra zona de la región del Chocó biogeográfico) permanece desconocida; se requiere, inevitablemente, estudios a largo plazo que permitan determinar cómo varía la diversidad a través del tiempo y bajo qué condiciones se da alguna regularidad, si acaso la hay.

La prueba de χ^2 para homogeneidad de distribuciones de abundancia en el total de la comunidad señala que la diversidad beta es significativa en las tres dimensiones. Exceptuando a Hesperidae en dimensión temporal y Riodinidae en dimensión vertical, las diferencias en la distribución de las abundancias para el total de la comunidad y para cada familia considerada son muy significativas. Este tipo de variaciones significativas en espacio y tiempo, tanto en abundancia como en riqueza, se han reportado en los estudios de DeVries *et al.*^{172,173}; lo anterior sugiere, una vez más, que la heterogeneidad es un rasgo fundamental de las comunidades de lepidópteros neotropicales.

La curva de rarefacción confirma la heterogeneidad vertical y horizontal, condición que es similar a la expuesta por DeVries *et al.*^{174,175}. Como en aquellas investigaciones, en el presente estudio se observó que tanto los dos estratos verticales (para nuestro caso, sotobosque y subdosel) se encuentran por debajo

¹⁶⁴ DeVries, P. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae, Op. cit.

¹⁶⁵ Janzen, D. Food webs: Who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? In: Golley, F. B. (ed.). Tropical rain forest ecosystems. Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Company, 1983.

¹⁶⁶ Owen, D. The abundance and biomass of forest animals. In: Golley, F. B. (ed.). Tropical rain forest ecosystems. Amsterdam : Elsevier Scientific Publishing Company, 1983.

¹⁶⁷ DeVries, P. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II: Riodinidae, Op. cit.

¹⁶⁸ Stevenson, R. & W. Haber. Migration of butterflies through Monteverde. In: Madkarni, N. & N. Wheelwright (eds.). Monteverde. Ecology and conservaton of a tropical cloud forest. New York : Oxford University Press, 2000.

¹⁶⁹ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁷⁰ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

¹⁷¹ Tobar-L., D., O. Rangel-Ch. & G. Andrade-C, Op. cit.

¹⁷² DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁷³ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

¹⁷⁴ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁷⁵ DeVries, P., T. Walla & H. Greeney, Op. cit.

del intervalo del 95% de confianza, lo que estaría indicando que cada muestra vertical tuvo una composición diferente (y sólo al combinarlas se manifiesta la riqueza total en esta dimensión). Así mismo, los diferentes hábitats reflejan diferencias significativas: los bosques primario y secundario entresacado se encuentran por debajo del intervalo de confianza (situación similar para los hábitats estudiados por DeVries *et al.*).

Teniendo en cuenta los valores de dominancia y equidad, cabe señalar que el bosque primario entresacado, el sotobosque y el muestreo I (Julio 2003) presentan los mayores valores de equidad y los menores de dominancia. Los valores más bajos de diversidad en el bosque primario, el subdosel y los muestreos IV y V (Diciembre 2003 y Enero 2004), se deben a la mayor dominancia (debido a la mayor concentración de un menor número de especies), que se transcribe en valores más bajos de equidad (Tabla 5.1). Evidentemente, la dominancia se concentra en unas pocas especies, situación aunada al elevado porcentaje de especies raras (Figuras 4.2 y 4.3). Las familias y subfamilias con mayor riqueza específica muestran mayor equidad y menor dominancia (Tabla 5.2): son pocas las especies que se concentran (dominancia), situación que se expresa en una mayor diversidad para la familia Nymphalidae y la subfamilia Nymphalinae.

La diversidad beta, medida con los índices de similitud, reemplazo de especies y complementariedad estándar (*sensu* Magurran¹⁷⁶ y Moreno¹⁷⁷), revela que la diversidad entre los tres tipos de bosque y entre sotobosque y subdosel es diferente (Tabla 5.3). La complementariedad oscila entre 60% y 70%, lo que nos indica que las especies entre cada circunstancia comparada son distintas entre en 60-70%. El reemplazo de especies es menor entre los dos bosques más alejados (primario y secundario entresacado) y entre sotobosque y subdosel, lo que implica que efectivamente las especies son más diferentes. La similitud entre los tres tipos de bosque varía según la técnica empleada: según el método del vecino más cercano con distancia euclidiana al cuadrado (Figura 5.2), la mayor similitud la presentan los bosques primario y primario entresacado; con la técnica cualitativa (Jaccard y Sorensen) resultan ser más similares los bosques primario entresacado y secundario entresacado; y con la técnica cuantitativa (Sorensen cuantitativo y Morisita-Horn), la mayor similitud la presentan los bosques primario y secundario entresacado. Esto revela (más que grados de similaridad) que la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ en dimensión horizontal es muy disímil.

Alternativamente, se aplicó el coeficiente de similaridad (*sensu* Lande¹⁷⁸), tal como lo introdujo por primera vez DeVries *et al.*¹⁷⁹ para el estudio de comunidades de

¹⁷⁶ Magurran, A., Op. cit.

¹⁷⁷ Moreno, C., Op. cit.

¹⁷⁸ Lande, R., Op. cit.

¹⁷⁹ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

lepidópteros. Al particionar la diversidad según la riqueza de especies, se puede reconocer que un porcentaje significativo de la riqueza total de especies de esta comunidad resulta como diversidad beta entre las subdivisiones en las diferentes dimensiones: 44,6% para los tipos de bosque, 30,7% para la dimensión vertical y 58,6% para la dimensión temporal (Tabla III.1); es decir, la diversidad beta (o cambio biótico a través de gradientes ecológicos) es muy significativo en las tres dimensiones, aunque de mayor relevancia en la dimensión temporal. Sin embargo, DeVries *et al.*¹⁸⁰ señalan que debido a la alta sensibilidad de la riqueza específica al tamaño de la muestra, la similaridad de la comunidad (medida a partir de la riqueza de especies) no debe usarse para probar la existencia de una diversidad beta significativa. Por ello se empleó el índice de Shannon-Wiener, ponderado en función de la importancia de la comunidad y según el número de individuos de cada especie observada^{181,182}; según esto, se tiene que el aporte de la diversidad beta a la diversidad total en cada dimensión es: 61,2% para los tipos de bosque, 58,7% para la dimensión vertical y 62,3% para la dimensión temporal (Tabla III.1). El coeficiente de similaridad de Lande también señala que el grado de similaridad es mayor en dimensión temporal (Tabla 5.4). El reemplazo de especies en cada una de las tres dimensiones es alto; mediante la prueba de χ^2 para homogeneidad de distribuciones de abundancia en la comunidad total (ver arriba) se obtuvo el mismo resultado: la diversidad beta es significativa en las tres dimensiones. Los altos valores de la diversidad beta encontrada en estas tres dimensiones reflejan ampliamente las diferencias en los tamaños de las muestras entre sus subdivisiones (Figura 5.1), ya que la muestra total fue dividida entre tres tipos de bosque, dos estratos verticales y siete muestreos¹⁸³. La similaridad entre subdivisiones en las tres dimensiones es menor a la obtenida por DeVries *et al.*¹⁸⁴; el grado de similaridad (*sensu* Lande¹⁸⁵) es intermedio (entre las absolutas similaridad y disimilaridad), con valores más bajos que los obtenidos por DeVries *et al.*, pero guardando la misma proporcionalidad, es decir, la similaridad en dimensión temporal es menor que en dimensión horizontal, y a la vez ambas son menores que en dimensión vertical (Tabla 5.4).

El esquema planteado por Landing¹⁸⁶ se aplica a la mayoría de grupos de mariposas y señala la relación de sus patrones de coloración con los lugares (altura) que emplean preferiblemente para volar. Aunque no se utilizó ninguna prueba para ratificar que efectivamente existe una relación entre la coloración y la altura de vuelo, es evidente que sí se presenta: la Tabla 6.3 muestra que la mayor parte de las mariposas capturadas encajan dentro del esquema de Landing. Algunas mariposas de la prueba binomial señaladas en la Tabla 4.4 (*A. alata*, *M.*

¹⁸⁰ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁸¹ Lande, R., Op. cit.

¹⁸² Moreno, C., Op. cit.

¹⁸³ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁸⁴ DeVries, P., D. Murray, & R. Lande, Op. cit.

¹⁸⁵ Lande, R., Op. cit.

¹⁸⁶ Landing, B., Op. cit.

morvus y *M. peleides*) se distinguen por un patrón de coloración que les permite tener un rango más amplio en dimensión vertical, mientras que otras, según dicho patrón de coloración, muestran que su rango se circunscribe al sotobosque (*C. atreus*, *C. orgetorix*, *O. quiteria*, *T. celia* y *D. porcius*). No obstante, *C. arginussa*, con una clarísima preferencia por los estratos altos, según nuestro esquema pertenece a la Clase 0, es decir, con una altísima preferencia por el sotobosque, situación ambivalente con lo observado; aunque en términos generales se presenta un acople entre el esquema de Landing y la distribución vertical observada, es necesario un mayor examen para comprender por qué algunas mariposas no presentan un patrón de coloración ajustado a la altura de vuelo esperada.

7.1.1 ¿Por qué se producen estas diferencias? El aislamiento geográfico y la selección divergente a lo largo de gradientes ecológicos son las dos condiciones bajo las cuales se evalúan las hipótesis de especiación en las selvas húmedas, siendo, en términos generales, el contexto ecológico más importante que el contexto geográfico^{187,188}. Las variaciones espaciales y temporales en el ambiente explican, en parte, la coexistencia de especies en las comunidades hiperdiversas de los bosques húmedos tropicales, donde los recursos bióticos (por ejemplo, polen, semillas, plántulas, etc.) y abióticos (por ejemplo, la heterogeneidad espacial mediada por la microtopografía y la variación espaciotemporal de reemplazo de la vegetación local) varían a través del espacio y en cualquier instante, o viceversa¹⁸⁹.

El alto grado de complejidad de los bosques de la RNRÑ denota un significativo número de microhábitats y nichos disponibles que pueden ser empleados por los organismos; las larvas y adultos de los lepidópteros diurnos disponen de un espectro amplio donde pueden desarrollarse, evitando la competencia intraespecífica, dependiente de las preferencias por dicho microhábitat, la capacidad de desplazamiento del adulto y de otros tipos de asociaciones como el mimetismo¹⁹⁰. No queda claro cómo se ve afectada la comunidad de mariposas diurnas por los regímenes de lluvia a lo largo de un ciclo anual, ni el rol que ejercen la perturbación antrópica u otros procesos que puedan interferir y excluir componentes de la comunidad dentro y alrededor de la RNRÑ; estos puntos deberán ser esclarecidos en futuras investigaciones.

¹⁸⁷ Smith, T., C. Schneider & K. Holder. Refugial isolation versus ecological gradients. *Genetica* 112-113: 383-398, 2001.

¹⁸⁸ Ogden, R. & R. Thorpe. Molecular evidence for ecological speciation in tropical habitats. *PNAS* 99(21): 13612-13615, 2002.

¹⁸⁹ Wright, J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14, 2002.

¹⁹⁰ Willmott, K. & J. Mallet. Correlations between adult mimicry and larval host plants in ithomiine butterflies. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271(Suppl.): 266-269, 2004.

Las diversas explicaciones sobre los patrones de diversidad difieren en el énfasis sobre los mecanismos que operan cuando la conexión de las especies está cerca o lejos del equilibrio. Una condición de 'equilibrio estable' se refiere a las comunidades con una composición de especies relativamente constante, mientras que las situaciones de 'no-equilibrio' se caracterizan por fluctuaciones en la composición de especies y una amplia variación en las dinámicas poblacionales. Aunque el término 'equilibrio estable' tiene un significado preciso cuando se aplica al análisis de modelos matemáticos, se puede aplicar con menor rigurosidad al describir comunidades naturales¹⁹¹.

La comunidad de mariposas diurnas muestra una clara diferenciación en las dimensiones espaciales, pero es sombría en dimensión temporal. Es necesario realizar monitoreos de esta comunidad de mariposas diurnas durante un periodo de tiempo más extenso (al menos de tres años) para establecer si el cambio en el tamaño de las poblaciones es cero o no, si esta comunidad muestra alguna tendencia al equilibrio estable o al no-equilibrio, si está saturada o no, o si tiende a variar su composición o no^{192,193,194,195}.

7.1.2 ¿Las estructuras geográfica, climática y vegetal pueden explicar los patrones de diversidad de esta comunidad de mariposas diurnas en un área del Chocó Biogeográfico? Los bosques premontanos podrían haberse desarrollado y evolucionado continuamente durante el Terciario bajo un clima más cálido que el actual; en el Mioceno, la diversidad de plantas en los bosques lluviosos fue muy alta, y hay indicios de que pudo ser considerablemente mayor que en la actualidad¹⁹⁶. La región del Chocó biogeográfico se ha mantenido como refugio debido a su ubicación tropical y su inclusión dentro de la ZCIT (ver sección 1.4); la alta precipitación ha sido constante al menos durante todo el Cuaternario, tal como lo hace notar Gentry¹⁹⁷ con *Podocarpus*; y las glaciaciones y los periodos interglaciares pudieron agregar más biota vegetal a la zona^{198,199}. El último

¹⁹¹ Morin, P., Op. cit.

¹⁹² Bartha, S., T. Czárán & I. Scheuring. Spatiotemporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. *New Zealand Journal of Ecology* 21(2): 199-206, 1997

¹⁹³ Morin, P., Op. cit.

¹⁹⁴ Loreau, M. Are communities saturated? On the relationship between α , β y γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76, 2000.

¹⁹⁵ Stevens, H., O. Petchey & P. Smouse. Stochastic relations between species richness and the variability of species composition. *Oikos* 103(3): 479-488, 2003.

¹⁹⁶ Hooghiemstra, H., H. Van der Hammen & A. Cleef. Evolution of forests in the northern Andes and Amazonian lowlands during the Tertiary and Quaternary. In: Guariguata, M. (ed.). Wageningen University, Holland : Ecology of neotropical rain forests, 2000.

¹⁹⁷ Gentry, A. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities, Op. cit.

¹⁹⁸ Hooghiemstra, H., H. Van der Hammen & A. Cleef, Op. cit.

¹⁹⁹ Hoomhiemstra, H. The dynamic rainforest ecosystem on geological, quaternary and human time scales. In: Verweij, P. (ed.). Understanding and capturing the multiples values of tropical forest. Tropenbos International, US., 2001.

máximo glaciario (~20000 años atrás) posiblemente no afectó reciamente los bosques del Chocó (por la persistente precipitación), pero quizás haya incrementado la diversidad vegetal, convirtiendo la zona en un paleo-refugio o, más bien, en un refugio *paleo-ecotónico*, que se mantiene hasta hoy. Los cambios en la distribución de los bosques en respuesta a las oscilaciones de los periodos glaciario e interglaciario han sido consecuencia del cambio climático que han forzado a las especies a nuevas configuraciones espaciales, aunque en los trópicos tales cambios han sido menos acentuados que en las regiones templadas y polares^{200,201,202}.

Los estudios geológicos, paleoecológicos y biogeográficos reseñan la probabilidad de cambios en la distribución geográfica, de aislamiento y de diferenciación de los lepidópteros²⁰³. Las mariposas tienen requerimientos ecológicos diferentes y dependen de plantas que prefieren tipos de suelo muy diferentes; los suelos evolucionan a partir de las condiciones climáticas (que a su vez resulta de la estructura geológica y geomorfológica) y presentan variaciones en el terreno. El Chocó biogeográfico es un refugio pleistocénico y la diferenciación de los lepidópteros en la región se ha debido a que los factores ambientales, ecológicos y genéticos variaron en el pasado y propiciaron tal diferenciación (específicamente, los procesos de especiación). Las regiones con una relativa homogeneidad taxonómica y ecológica corresponden a los actuales refugios paleoecológicos; éstos, a su vez, se correlacionan con el modelo de estabilidad de los bosques durante la más reciente reestructuración ambiental y con las zonas de endemismos de especies y subespecies²⁰⁴. La RNRÑ se acopla al modelo: las fluctuaciones geológicas y ambientales (la migración anual de la ZCIT, los ciclos de precesión, las oscilaciones de los ciclos glaciario-interglaciario y la formación orogénica) favorecieron su instauración como *refugio paleoecotónico*, en una zona aislada y ecológicamente homogénea. Estas y otras evidencias paleontológicas indican que la mayor especiación de mariposas ocurrió alrededor del Pleistoceno temprano, con las últimas fluctuaciones ambientales que llevaron a la diferenciación infraespecífica y a notorias transformaciones²⁰⁵.

²⁰⁰ Vuilleumier, B. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173 (3999): 771-780, 1971.

²⁰¹ Bennett, K. *Evolution and ecology. The pace of life.* Cambridge, UK. : Cambridge University Press, 1997.

²⁰² Jansson, R. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 583-590, 2003

²⁰³ Brown, K., *Op. cit.*

²⁰⁴ Brown, K., *Op. cit.*

²⁰⁵ Brown, K., *Op. cit.*

7.2 CONSERVACIÓN

J. Thomas²⁰⁶ señala cinco estrategias que podrían emplearse en el desarrollo de iniciativas de conservación de la diversidad biológica marina: identificación de los centros de diversificación evolutiva (o centros de diversidad genética); determinación de áreas donde la historia geológica, *climática* y *vegetal* indiquen eventos alopátricos y *simpátricos*, y que eventualmente denoten altos niveles de endemismos (o *ecotonos* y *refugios paleo-ecotónicos* con diversidad compuesta); implementación de inventarios, reconocimientos y *censos* para determinar la diversidad biológica como línea de fondo; estimación de la cobertura geográfica y designación del nivel taxonómico; y establecimiento de programas para formar parataxónomos y *parabiólogos* capaces de inventariar y censar en los programas de monitoreo y *manejo* de la diversidad biológica²⁰⁷. Así como la mayor diversidad biológica marina se encuentra en los arrecifes coralinos, los bosques lluviosos tropicales lo son en los trópicos continentales²⁰⁸. Las estrategias propuestas por J. Thomas pueden implementarse en la RNRÑ (de hecho, algunas ya se han venido implementando), pues ésta (incrustada en el centro de la región del Chocó biogeográfico) se suscribe como un centro de diversificación evolutiva (explicado en parte por su historia geológica), con un alto grado de endemismo²⁰⁹ y la consideración de su estatus ecotónico²¹⁰.

La deforestación en el piedemonte pacífico nariñense cada vez es más rápida y continua. El problema no es únicamente la extracción maderera (como un simple sistema económico de subsistencia), sino la expansión de los cultivos ilegales que están llegando hasta los límites suroccidentales de la vereda donde está emplazada la RNRÑ. Por supuesto, la alta diversidad biológica de la región se ve amenazada; urgen programas de conservación y de alternativas económicas (¿desarrollo sostenible, ecoturismo, biocomercio sustentable?) que detenga tal deforestación y ofrezca una luz temporal para investigar los procesos biológicos del área, permitiéndonos, aunque sea en parte, comprender el cómo y el por qué de tal diversidad biológica.

Las mariposas diurnas han servido como modelo para investigar los patrones de diversidad, endemismo y distribución, y de esta manera usando esta información

²⁰⁶ Thomas, J. Using marine invertebrates to establish research and conservation priorities. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. Washington, D.C. : Joseph Henry Press, 1997.

²⁰⁷ Las cursivas son anexos míos.

²⁰⁸ Reaka-Kudla, M. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. Washington, D.C. : Joseph Henry Press, 1997.

²⁰⁹ Salaman, P. Surveys and conservation of biodiversity in the Chocó South-West Colombia, Op. cit.

²¹⁰ Salaman, P. The study of an understory avifauna community in an Andean premontane pluvial forest, Op. cit.

para evaluar las áreas de conservación o en el diseño de una nueva²¹¹. Considerando que el bosque de la RNRÑ está en buen estado de conservación y que varias de sus mariposas diurnas son raras o fueron descubiertas durante esta investigación (ver Anexo II), éstas pueden servir como buenos indicadores del estado de conservación de este tipo de hábitat, incluyendo la posibilidad de algún cambio ambiental que afectara la comunidad^{212,213}.

Lógicamente los programas de conservación deben enfocarse integralmente, pero las mariposas diurnas gozas de 'carisma' y motivan tanto al investigador como al profano a acercarse a la vida silvestre. Su importancia no sólo radica en la ciencia (especialmente en la ecología), sino que pueden emplearse en el discurso bioético (bajo una visión ecocéntrica del mundo), en el aporte económico de las comunidades humanas (zoocría), en el disfrute estético y recreativo (mariposarios), y en la investigación biomédica^{214,215,216}.

²¹¹ Kremen, C., D. Lees & J. Fay, Op. cit.

²¹² Tyler, H., Brown, K & Wilson, K., Op. cit.

²¹³ Parmesan, C. Butterflies as bioindicators for climate change effects. In: Boggs, C., W. Watt & P. Ehrlich (eds.). Butterflies. Ecology and evolution taking flight. Chicago : The University of Chicago Press, 2003.

²¹⁴ Miller, T. Living in environment. An introduction to environmental science. 7th ed. Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA, US., 1994.

²¹⁵ Wolfe, J. The Monteverde butterfly garden. In: Nadkarni, N. & Wheelwright, N. (eds.). Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest. New York : Oxford University Press, 2000.

²¹⁶ Wagner, D. Las granjas de mariposas: un colorido ejemplo de manejo sustentable. En: Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo (eds.). Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. México, D.F. : Fondo de Cultura Económica, 2001.

8. RECOMENDACIONES

Las mariposas representan un grupo con gran potencial en la investigación biológica. Éstas han sido útiles como sistema modelo en el contexto general de la ecología y en la comprensión de los procesos evolutivos, al igual que en su aplicación dentro de los problemas ambientales, específicamente dentro del paradigma contemporáneo de la conservación²¹⁷.

Debido a la gran complejidad y diversidad de este *taxon* en este tipo de ecosistema y a que aún se desconoce en gran medida las interacciones que tienen con el ambiente, se recomienda realizar algunas investigaciones que podrían desarrollarse y que permitirán entender el rol que cumple esta comunidad en un bosque pluvial premontano de la región Chocó Biogeográfico. Entre ellas:

- Migración de mariposas
- Relación de la comunidad de mariposas diurnas con la complejidad y la heterogeneidad de áreas en buen estado de conservación y aquéllas en estado de degradación
- Monitoreo a largo plazo para ver cómo se comporta la comunidad de mariposas diurnas, estructuralmente hablando
- Diversidad de mariposas diurnas en el dosel
- Papel de los 'gaps' en la diversidad de mariposas diurnas
- Patrones de coloración (y mimetismo) de las mariposas diurnas en este tipo de ecosistema
- ¿Existe relación entre los patrones de diversidad y distribución con la fenología?
- Ciclos de vida
- Hibridación de *Heliconius*
- Mariposas diurnas como modelo para estudios de metacomunidades y metapoblaciones
- Relación planta nutricia y mariposa: calidad, escogencia y éxito del recurso
- Selección del hábitat y variación estacional
- Parasitismo y parasitoides de las mariposas diurnas
- Implementación de zocriadero (comercialización e inclusión de la comunidad humana en ello) y futuro mariposario

²¹⁷ Watt, W. & C. Boggs, Op. cit.

BIBLIOGRAFÍA

ALCOCK, J. *Animal behavior. An evolutionary approach.* 5th ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, US., 1993.

ANDRADE-C., G. Clave para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia, *Caldasia* 16(77): 197-200, 1990.

_____ Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Vol. XXII (84), págs. 407-421, 1998

ARAUJO, F. Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest fragment. *J. Res. Lepid.* 35: 29-41, 1996.

AUGUST, P. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507, 1983.

BAKER, H., K. BAWA, G. FRANKIE & P. OPLER. Reproductive biology of plants in tropical forests. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems.* Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1983.

BARTHA, S., T. CZÁRÁN & I. SCHEURING. Spatiotemporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. *New Zealand Journal of Ecology* 21(2): 199-206, 1997.

BENNETT, K. *Evolution and ecology. The pace of life.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1997.

BOURGERON, P. Spatial aspects of vegetation structure. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems.* Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1983.

BOURLIÈRE, F. Animal species diversity in tropical forests. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems.* Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1983.

BROWN, J. & M. LOMOLINO. *Biogeography.* 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA, 1998.

BROWN, K. Biogeography and evolution of neotropical butterflies. In: Whitmore, T. & G. Prance (eds.). *Biogeography and quaternary history in tropical America.* Oxford University Press, New York, 1987.

BROWN, K. & A. FREITAS. Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: Structure, instability, environmental correlates, and conservation. *Journal of Insect Conservation* 6: 217-231, 2002.

CARTER, D. *Butterflies and moths*. 2nd Ed. Dorling Kindersley, Inc., New York, 2002.

CERÓN, B. Ecología tropical en la vertiente del pacífico nariñense. *Revista de Investigación Geográfica*, No. 5. Departamento de Geografía, Universidad de Nariño, 2004.

CLARK, K., R. LAWTON & P. BUTLER. The physical environment. In: Nadkarni, N. & Wheelwright, N. (eds.). *Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University Press, New York, 2000.

CORTÉS-L., A. Los suelos. En: Leyva, P. (ed.). *Colombia Pacífico. Tomo 1. Proyecto Biopacífico, Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN Colombia, Santa Fe de Bogotá, 1993.*

COUTERON, P. & R. PÉLISSIER. Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analices. *Oikos* 107(1): 215-221, 2004.

CRITICAL ECOSYSTEM PARTNERSHIP FUND. Corredor de conservación Chocó-Manabí. Ecorregión terrestre prioritaria del Chocó-Darién-Ecuador occidental (Hotspot). Perfil del ecosistema. Colombia y Ecuador, 2001.

D'ABRERA, B. *Butterflies of the neotropical region. Part I. Papilionidae and Pieridae*. Landsdowne, Melbourne, Australia, 1981.

_____ *Butterflies of the neotropical region. Part II. Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae & Morphidae*. Hill House Publishers, Melbourne, Australia, 1984a.

_____ *Butterflies of South America*. Hill House, Victoria, Australia, 1984b.

_____ *Butterflies of the neotropical region. Part III. Brassolidae, Acraeidae, Nymphalidae (partim)*. Hill House Publishers, Melbourne, Australia, 1987a.

_____ *Butterflies of the neotropical region. Part IV. Nymphalidae (partim)*. Hill House Publishers, Melbourne, Australia, 1987b.

_____ *Butterflies of the neotropical region. Part V. Nymphalidae (Conc.) and Satyridae*. Hill House Publishers, Melbourne, Australia, 1989.

_____ *Butterflies of the neotropical region. Part VI. Riodinidae*. Hill House Publishers, Melbourne, Australia, 1994.

_____. Butterflies of the neotropical region. Part VII. Lycaenidae. Hill House Publishers, Melbourne, Australia, 1995.

DESCIMON, H. Origins of lepidopteran faunas in the high tropical Andes. In: Villeumier, F. & M. Monasterio (eds.). High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, 1986.

DeVRIES, P. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, Oxford, 1987.

_____. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. J. Res. Lepid. 26(1-4): 98-108, 1988.

_____. The Butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume II: Riodinidae. Princeton University Press, Oxford, 1997.

DeVRIES, P. & T. WALLA. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. Biological Journal of the Linnean Society 74: 1-15, 2001.

DeVRIES, P., D. MURRAY, & R. LANDE. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. Biological Journal of the Linnean Society, 62:343-364, 1997.

DeVRIES, P., T. WALLA & H. GREENEY. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. Biological Journal of the Linnean Society 68: 333-353, 1999.

EMMEL, T. & C. LECK. 1969. Seasonal changes in organization of tropical rain forest butterfly populations in Panamá. J. Res. Lepid. 8(4): 133-152, 1969.

ESLAVA, J. Climatología. En: Leyva, P. (ed.). Colombia Pacífico. Tomo 1. Proyecto Biopacífico, Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN Colombia, Santa Fe de Bogotá, 1993.

FRANCO-ROSSELLI, P., J. BETANCUR & J. FERNÁNDEZ-ALONSO. Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. Caldasia 19(1-2): 205-234, 1997.

FREITAS, A., I. LEAL & S. FERREIRA. 1999. Selection of oviposition sites by a lepidopteran community of a tropical forest in Southeastern Brazil. Biotropica 31(2): 372-375, 1999.

GALVIS, J. & J. MOJICA. 1993. Geología. En: Leyva, P. (ed.). Colombia Pacífico. Tomo 1. Proyecto Biopacífico, Fondo para la Protección del Medio Ambiente José Celestino Mutis, FEN Colombia, Santa Fe de Bogotá, 1993.

GARCÍA-R., C., L. M. CONSTANTINO, M. HEREDIA & G. KATTAN. Mariposas Comunes de la Cordillera Central de Colombia. Guía de campo. Wildlife Conservation Society, Programa de Colombia. Feriva Editores S. A., Cali, 2002.

GAUCH, H. Multivariate análisis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1982.

GENTRY, A. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84, 1982.

_____ Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 15: 71-91, 1986.

GILBERT, L. The biology of butterfly communities. In: Vane-Wright, R. & P. Ackery (ed.). *The biology of butterflies*. Princeton University Press, New Jersey, 1984.

HABER, W. Plants and vegetation. In: Nadkarni, N. & Wheelwright, N. (eds.). *Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University Press, New York, 2000.

HAIR, J. Medida de la diversidad ecológica. En: Rodríguez-Tarrés, R. (ed.). *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. Wildlife Society, Inc., US, 1987.

HEATWOLE, H. Physiological responses of animals to moisture and temperature. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1983.

HERRERA-MACBRYDE, J., O. RANGEL-Ch., M. AGUILAR-P., H. SÁNCHEZ-C., P. LOWY-C. & A. GARZÓN-C. Colombian pacific coast region (Chocó). Western Colombia. In: H. Heywood & O. Herrera-Macbryde (eds.). *Centers of plant diversity*. Vol. 3: Latin American and Caribbean. UICN, 1998.

HILTY, S. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12(4): 292-306, 1980.

HOLDRIDGE, L. R. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica, 1967.

HOOGHIEMSTRA, H., H. VAN DER HAMMEN & A. CLEEF. Evolution of forests in the northern Andes and Amazonian lowlands during the Tertiary and

Quaternary. In: Guariguata, M. (ed.). Ecology of neotropical rain forests. Wageningen University, Holland, 2000.

HOOMHIEMSTRA, H. The dynamic rainforest ecosystem on geological, quaternary and human time scales. In: Verweij, P. (ed.). Understanding and capturing the multiples values of tropical forest. Proceedings of the international seminar on valuation and innovative financing mechanisms in support of conservation and sustainable management of tropical forest. Tropenbos International, US, 2001.

IaVH. Caracterización de la biodiversidad en áreas prioritarias de la vertiente oriental de la cordillera oriental. Instituto Humboldt, Bogotá, 1998.

IDEAM. Unidades geomorfológicas del territorio colombiano. Ministerio del Medio Ambiente, Santa Fe de Bogotá, 1999.

JANSSON, R. Global patterns in endemism explained by past climatic change. Proc. R. Soc. Lond. B. 270: 583-590, 2003.

JANZEN, D. Food webs: Who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? In: Golley, F. B. (ed.). Tropical rain forest ecosystems. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1983.

JONGMAN, R., C. TER BRAAK & O. VAN TONGEREN (eds.). Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1995.

KREBS, J. & N. DAVIES. An introduction to behavioural ecology. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 1987.

KREMEN, C., D. LEES & J. FAY. Butterflies and conservation planning in Madagascar: From pattern to practice. In: Boggs, C., W. Watt & P. Ehrlich (eds.). Butterflies. Ecology and evolution taking flight. The University of Chicago Press, Chicago, 2003.

LAMAS, G. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. Bol. S.E.A. No. 32, 2003.

LAMBERT, D. The field guide to geology. Checkmark Books, New York, 1998.

LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. Oikos 76: 5-13, 1996.

LANDING, B. Factors in the distribution of butterfly color and behavior patterns. Selected aspects. Landing, B. (privately published), LA, US, 1984.

LECROM, J. F., L. M. CONSTANTINO & J. A. SALAZAR. Mariposas de Colombia. Tomo 1. Familia Papilionidae. Carlec Ltda., Edición española, Bogotá, 2002.

LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between α , β y γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76, 2000.

MAGURRAN, A. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, 1988.

MAY, R. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M. & J. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, US, 1975.

MAYR, E. Así es la biología. Editorial Debate, S. A., Madrid, 1998.

_____ The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 2000.

MCGARIGAL, K., S. CUSHMAN & S. STAFFORD. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer-Verlag, New York, 2000.

MILLER, T. Living in environment. An introduction to environmental science. 7th ed. Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA, US, 1994.

MORENO, C. Métodos para medir la biodiversidad. M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1, Zaragoza, España, 2001.

MORIN, P. Community ecology. Blackwell Science, Inc., Malden, MA, US, 1999.

MUNGUÍA, P. & T. E. MILLER. Running head: Additive diversity and species identity. 1+1 Does not equal 2 when it comes to beta diversity. Department of Biological Science, Florida State University, 2003.

MURRAY, D. A survey of the butterfly fauna of Jatun Sacha, Ecuador (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). *J. Res. Lepid.* 35: 42-60, 1996.

OGDEN, R. & R. THORPE. Molecular evidence for ecological speciation in tropical habitats. *PNAS* 99(21): 13612-13615, 2002.

OWEN, D. The abundance and biomass of forest animals. In: Golley, F. B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1983.

OWEN, D. F. Tropical butterflies. Oxford University Press, London, 1971.

PAPAGEORGIS, C. Mimicry in tropical butterflies. *Amer. Scientist* 63: 522-532, 1975.

PARMESAN, C. Butterflies as bioindicators for climate change effects. In: Boggs, C., W. Watt & P. Ehrlich (eds.). *Butterflies. Ecology and evolution taking flight.* The University of Chicago Press, Chicago, 2003.

PATRICK, R. Biodiversity: Why is it important? In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources.* Joseph Henry Press, Washington, D.C., 1997.

PIANKA, E. *Evolutionary ecology.* 4th Ed. Harper & Row, New York, 1988.

PRIMACK, R., R. ROZZI, P. FEINSINGER, R. DIRZO & F. MASSARDO (eds.). *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas.* Fondo de Cultura Económica, México, D.F., 2001.

PUTMAN, R. *Community ecology.* Chapman & Hall, London, 1994.

RAGUSO, R. & O. GLOSTER. Preliminary checklist and field observations of the butterflies of the Maquipucuna Field Station (Pichincha Province, Ecuador). *J. Res. Lepid.* 32: 135-161, 1993.

RANGEL-CH., O. Colombia, *Diversidad Biótica IV: Chocó biogeográfico/Costa Pacífica.* Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá D.C, 2004.

REAKA-KUDLA, M. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources.* Joseph Henry Press, Washington, D.C., 1997.

ROBBINS, R. & OPLER, P. Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources.* Joseph Henry Press, Washington, D.C., 1997.

ROBBINS, R., G. LAMAS, H. MIELKE, D. HARVEY & M. CASAGRANDE. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú. In: Wilson, D. & A. Sandoval (eds.). *La biodiversidad del sureste del Perú: Manu, Biodiversity of southeastern Perú.* Editorial Horizonte, Lima, 1996.

SALAMAN, P. The study of an understory avifauna community in an Andean premontane pluvial forest. Thesis submitted for the degree Doctor of Philosophy, Trinity Term. Wolfson College, University of Oxford, 2001.

_____ Surveys and conservation of biodiversity in the Chocó South-West Colombia. BirdLife International Study Report No. 61, Cambridge, U.K., 1994.

SÁNCHEZ-P., P., M. RIVAS & A. CADENA. Diversidad biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, serranía de La Macarena, Colombia. *Caldasia* 18(3): 343-355, 1996.

SARMIENTO, C. (ed.). Insectos. Boletín del Proyecto Insectos de Colombia IAHV-UK-UAESPNN. Número 3, 2001.

SLANSKY, F. Latitudinal gradients in species diversity of the new world swallowtail butterflies. *J. Res. Lepid.* 11(4): 201-217, 1972.

SMITH, T., C. SCHNEIDER & K. HOLDER. Refugial isolation versus ecological gradients. *Genetica* 112-113: 383-398, 2001.

SOKAL, R. & J. ROHLF. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 3rd Ed. W. H. Freeman and Company, New York, 2001.

STEVENS, H., O. PETCHEY & P. SMOUSE. Stochastic relations between species richness and the variability of species composition. *Oikos* 103(3): 479-488, 2003.

STEVENSON, R. & W. HABER. Migration of butterflies through Monteverde. In: Madkarni, N. & N. Wheelwright (eds.). Monteverde. Ecology and conservaton of a tropical cloud forest. Oxford University Press, New Cork, 2000.

STILES, G. Una guía de campo de la estadística para estudiantes de ecología. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 1998.

STILES, G. & BOHÓRQUEZ, C. Evaluando el estado de la biodiversidad: el caso de la avifauna de la serranía de Las Quinchas, Boyacá, Colombia. *Caldasia* 22(1): 61-92, 2000.

THOMAS, J. Using marine invertebrates to establish research and conservation priorities. In: Reaka-Kudla, M., D. Wilson & E. Wilson (eds.). Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. Joseph Henry Press, Washington, D.C., 1997.

TOBAR-L., D., O. RANGEL-CH. & G. ANDRADE-C. Diversidad de mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) en la parte alta de la cuenca del río El Roble (Quindío-Colombia). *Caldasia* 24(2): 393-409, 2002.

TYLER, H., BROWN, K & WILSON, K. Swallowtail Butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation. Scientific Publishers Inc., Gainesville, US, 1994.

VUILLEUMIER, B. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173 (3999): 771-780, 1971.

WAGNER, D. Las granjas de mariposas: un colorido ejemplo de manejo sustentable. En: Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo (eds.). *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas.* Fondo de Cultura Económica, México, D.F., 2001.

WATT, W. & C. BOGGS. *Synthesis: Butterflies as model systems in ecology and evolution. Present and future.* In: Boggs, C., W. Watt & P. Ehrlich (eds.). *Butterflies. Ecology and evolution taking flight.* The University of Chicago Press, Chicago, 2003.

WHITTAKER, R. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3): 213-251, 1972.

WIKANDER, R. & J. MONROE. *Fundamentos de geología.* 2^{da} ed. Internacional Thomson Editores, México, 2000.

WILLMOTT, K. *The genus Adelpha: Its systematics, biology, and biogeography.* Scientific Publishers, Gainesville, US, 2003.

WILLMOTT, K. & J. MALLETT. Correlations between adult mimicry and larval host plants in ithomiine butterflies. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271(Suppl.): 266-269, 2004.

WILLMOTT, K., L. M. CONSTANTINO & J. HALL. A review of *Colobura* (Lepidoptera: Nymphalidae) with comments on larval and adult ecology and description of a sibling species. *Annals of the Entomological Society of America* 94(2): 185-196, 2001.

WOLFE, J. *The Monteverde butterfly garden.* In: Nadkarni, N. & Wheelwright, N. (eds.). *Monteverde. Ecology and conservation of a tropical cloud forest.* Oxford University Press, New York, 2000.

WRIGHT, J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14, 2002.

WWF. *Chocó-Darién moist forests (NT0115).* World Wildlife Fund, 2001.

ZAR, J. *Biostatistical Analysis.* 3rd Ed. Prentice Hall, New Jersey, US, 1996.

ANEXOS

Anexo I. Complejidad y heterogeneidad de los bosques del área de estudio

Introducción. El hábitat puede ser determinado por su diversidad biológica^{218,219}. Dos de las características manifiestas de dicho hábitat son la complejidad y la heterogeneidad; éstas describen diferentes aspectos de la forma del hábitat. Según August²²⁰, la complejidad retrata el desarrollo de los estratos verticales dentro del hábitat y la heterogeneidad representa la variación horizontal en la fisonomía del hábitat. Un incremento en los valores medidos de la forma del hábitat se pueden correlacionan positivamente con el aumento en la diversidad de especies (en nuestro caso de mariposas diurnas) porque se asume que habría más nichos disponibles por unidad espacial²²¹.

Para establecer los grados de complejidad y heterogeneidad de los hábitats estudiados se aplicó la metodología propuesta por August^{222,223}, con algunas modificaciones. Se pretendió reconocer la diferencia de los tres tipos de bosques en dimensiones vertical y horizontal empleando un PCA (Análisis de Componentes Principales); esto permitió interpretar de manera cuantitativa las variables medidas. Esta técnica condensa la información contenida en un gran número de variables originales en una pequeña serie de nuevas dimensiones compuestas, con un mínimo de información perdida²²⁴. Aunque cada dato medido puede ser analizado independientemente y así inferirse las diferencias de cada bosque, muchos de ellos resultan ser redundantes (ver Tabla 2.1), y la información que aporta la cualificación de las estructuras vertical y horizontal del bosque es adicional al dato independiente en sí, pues sintetiza la mayor parte de la información en sólo un par de valores, es decir, los índices de complejidad y heterogeneidad obtenidos.

Métodos. En cada bosque se realizaron cinco levantamientos circulares de 8 m de diámetro donde se midieron 23 variables (Tabla I.1). Los cinco valores de cada

²¹⁸ Morin, P., Op. cit.

²¹⁹ Alcock, J., Op. cit.

²²⁰ August, P. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507, 1983.

²²¹ Putman, R., Op. cit.

²²² August, P., Op. cit.

²²³ Sánchez-P., P., M. Rivas & A. Cadena. Diversidad biológica de una comunidad de quirópteros y su relación con la estructura del hábitat de bosque de galería, serranía de La Macarena, Colombia. *Caldasia* 18(3): 343-355, 1996.

²²⁴ McGarigal, K., S. Cushman & S. Stafford. *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. New York : Springer-Verlag, 2000.

Tabla I.1 Variables medidas en los tres bosques de la RNRÑ

Variable	Descripción
AD	Altura aproximada del dosel (m)
AH	Altura de la vegetación herbácea dominante (cm)
AMA	Altura promedio de los árboles (m)
Ama	Altura promedio de los arbustos (m)
DA	Densidad de árboles (ind./50,3 m ²)
Da	Densidad de arbustos (ind./50,3 m ²)
DH	Densidad de hierbas (ind./50,3 m ²)
DAPA	DAP árboles (cm)
DAPa	DAP arbustos (cm)
iA	Número de árboles (ind.)
ia	Número de arbustos (ind.)
sppA	Número de especies de árboles
sppa	Número de especies de arbustos
sppH	Número de especies de hierbas
CA arc	Arcoseno Cobertura arbórea
Ca arc	Arcoseno Cobertura arbustiva
CH arc	Arcoseno Cobertura herbácea
Ch arc	Arcoseno Cobertura hojarasca
Cs arc	Arcoseno Cobertura suelo desnudo
VA	Varianza distancia árboles al centro del área de trabajo
Va	Varianza distancia arbustos al centro del área de trabajo
CA	Continuidad de la vegetación arbórea*
Ca	Continuidad de la vegetación arbustiva*

* 0 = Discontinua; 4 = Continua

variable fueron promediados en cada bosque; en la Tabla 2.1 se señalan los promedios de algunas de estas variables.

Puesto que el primer componente principal (PCI) concentra la mayor variación, se tomó esta propiedad para describir la complejidad y la heterogeneidad. Se calcularon dos PCIs: el primero a través de la técnica R (asociando las 23 variables), para obtener el índice de complejidad o de desarrollo vertical, y otro a través de la técnica Q (asociando los cinco levantamientos) para obtener el índice de heterogeneidad o de variedad horizontal²²⁵ (María Rivas-P., com. pers.).

Un PCA puede ser hecho sobre una matriz de covarianza-varianza o sobre una matriz de correlación^{226,227}. Dado que las diferentes variables tienen factores en

²²⁵ Jongman, R., C. Ter Braak & O. Van Tongeren (eds.). Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge, UK. : Cambridge University Press, 1995.

²²⁶ Gauch, H. Multivariate análisis in community ecology. Cambridge, UK. : Cambridge University Press, Cambridge, 1982.

²²⁷ McGarigal, K., S. Cushman & S. Stafford, Op. cit.

escalas disímiles, se utilizó una matriz de correlación para estandarizar los valores y obtener el índice de complejidad que es, de hecho, el eigenvalor o factor de carga (autovalor) del PCI. Como el índice de heterogeneidad no requiere estandarización de los valores porque asocia los levantamiento (por ende, todos los valores de cada variable poseen la misma escala) se recurrió a una matriz de covarianza-varianza; el índice se obtuvo calculando la desviación estándar de los 23 factores del PCI. Se reitera, el índice de complejidad se trabajó sobre una matriz de correlación a través de la técnica R y el índice de heterogeneidad sobre una matriz de covarianza-varianza a través de la técnica Q. Los valores se obtuvieron mediante los programas estadísticos STATGRAPHICS Plus 2.1 y PAST 1.18. Puesto que se ha empleado el PCA con fines netamente descriptivos, no son necesarias suposiciones estadísticas; el PCA sólo señala la variación entre las unidades que se desean examinar.

Resultados. Los valores de los índices de complejidad y heterogeneidad de los tres bosques se muestran en la Tabla I.2. En paréntesis se señala el porcentaje del PCI que explica la variación.

Lo primero que se advierte es que el grado de complejidad de los bosques de la RNRÑ es muy alto y el de heterogeneidad es bajo, es decir que, en términos generales, se puede afirmar que los bosques de la RNRÑ estructuralmente son muy complejos pues exhiben un alto grado de desarrollo vertical con muchos estratos, y a la vez son homogéneos, poniendo de manifiesto que la variabilidad horizontal interna de cada uno de los tres bosques es mínima. Los eigenvalores o autovalores calculados para la complejidad están explicados en más del 90%, es decir, los porcentajes de variación del PCI para la complejidad revelan más del 90% de dicha variación, situación que resulta ser muy significativa. Los valores del índice de heterogeneidad calculados oscilan entre 60 y 70%, circunstancia que sigue siendo notable, aunque el porcentaje que explica la variación no es muy alto.

Los índices de complejidad y heterogeneidad de los tres bosques muestran valores similares entre sí. El bosque secundario entresacado es 'ligeramente' más complejo y el bosque primario entresacado el menos complejo; así mismo, el bosque primario entresacado es el menos heterogéneo de los tres y el bosque primario el más heterogéneo. No obstante, frente a que las diferencias de los índices entre los tres bosques son exiguas y no señalan contrastes significativos, es preferible revisar los factores de carga y examinar dónde se encuentran tales diferencias.

Complejidad. Los factores de carga de cada variable del PCI en cada uno de los tres bosques estudiados en la RNRÑ muestran que, en apariencia, las características que más aportan son la altura de la vegetación herbácea dominante y las coberturas arbórea, herbácea y de hojarasca. La presencia de varios factores con signo negativo (especialmente los de mayor magnitud como las distancias entre árboles y entre arbustos, las densidades de árboles y

Tabla I.2 Índices de complejidad y heterogeneidad en los tres tipos de bosque de la RNRÑ

	BP	BPE	BSE
Complejidad	4,75 (95,1%)	4,61 (92,2%)	4,86 (97,1%)
Heterogeneidad	0,212 (64,3%)	0,208 (67,4%)	0,209 (59,3%)

arbustos, la altura promedio de los arbustos y la continuidad de la vegetación arbórea y arbustiva) juegan un papel importante pero de forma inversa a los señalados primero, es decir, si estos últimos factores con signo negativo predominaran positivamente sobre el PCI entonces la dominancia de la vegetación herbácea y de las coberturas arbórea, herbácea y de hojarasca comenzarían a disminuir, ofreciendo una perspectiva diferente en cuanto a complejidad, no necesariamente singularizando bosques menos o más complejos, simplemente diferentes en el grado de complejidad (Tabla I.3).

Es interesante notar que tres factores difieren más relativamente en el bosque primario entresacado con relación a los otros dos bosques: el número de individuos de arbustos, el número de especies de hierbas y el porcentaje de la cobertura herbácea. Efectivamente, los dos primeros presentan valores más altos y el tercero uno más bajo en comparación con los otros bosques. Esto caracteriza al bosque primario entresacado en cuando a la medida de la complejidad.

Heterogeneidad. A diferencia de la complejidad en el que se observó que el desarrollo vertical de los tres bosques es más o menos similar, el grado de heterogeneidad entre ellos muestra mayores diferencias en sus factores de carga, pues presentan valores distintos (Tabla I.3).

En el bosque primario el mayor aporte lo hace la altura de la vegetación herbácea dominante; en el bosque primario entresacado, la altura de la vegetación herbácea dominante, las coberturas del suelo desnudo, de la vegetación herbácea y del estrato arbustivo, y el número de especies arbustivas; y en el bosque secundario entresacado, la altura de la vegetación herbácea dominante, de DAP de los árboles, el número de individuos de arbustos y la cobertura del estrato arbustivo. Aunque los índices de heterogeneidad son similares en los tres bosques, la variedad horizontal de cada uno de ellos evidentemente está influenciada por características diferentes, lo que demuestra que tales diferencias horizontales se deben a que el peso que cada característica tiene en cada tipo de bosque es, efectivamente, diferente.

Tabla I.3 Factores de carga para el PCI de los índices de complejidad y heterogeneidad en los tres tipos de bosque de la RNRÑ

Complejidad				Heterogeneidad			
Variable	BP	BPE	BSE	Variable	BP	BPE	BSE
AD	0,13	0,32	0,48	AD	0	0	0
AH	4,48	4,53	3,47	AH	0,95	0,76	0,64
AMA	-0,74	-0,77	-0,64	AMA	-0,01	-0,07	0,08
Ama	-1,40	-1,57	-1,43	Ama	0	0	0
DA	-1,59	-1,82	-1,65	DA	0	0	0
Da	-1,58	-1,79	-1,63	Da	0	0	0,01
DH	-1,06	-1,22	-0,98	DH	-0,02	-0,02	-0,07
DAPA	-0,18	-0,53	-0,23	DAPA	0,06	-0,18	0,34
DAPa	-1,46	-1,61	-1,41	DAPa	0	-0,02	-0,01
iA	-1,14	-1,13	-1,10	iA	0,02	0,04	-0,10
ia	-0,62	0,26	-0,43	ia	-0,15	0,14	0,36
sppA	-1,31	-1,35	-1,28	sppA	0,01	-0,01	-0,04
sppa	-1,07	-0,73	-0,90	sppa	-0,05	0,06	0,01
sppH	0,50	1,39	0,30	sppH	-0,05	0,15	-0,08
CA arc	3,72	3,43	3,43	CA arc	-0,09	-0,27	-0,37
Ca arc	1,02	2,26	2,01	Ca arc	-0,15	0,18	0,37
CH arc	3,66	1,97	3,41	CH arc	0,10	0,23	-0,17
Ch arc	5,55	5,38	6,35	Ch arc	-0,09	-0,30	0
Cs arc	-0,93	-0,23	-1,66	Cs arc	0,09	0,30	0
VA	-1,55	-1,74	-1,57	VA	0	0	0,02
Va	-1,51	-1,77	-1,58	Va	0	0	0
CA	-1,37	-1,61	-1,44	CA	-0,02	-0,02	-0,05
Ca	-1,53	-1,66	-1,52	Ca	-0,01	0,02	0,01

Anexo II. Mariposas diurnas de la Reserva Natural Río Nambí

Listado de las mariposas diurnas de la RNRÑ alcanzado durante siete salidas de campo (Jul 2003, Sep 2003, Oct 2003, Dic 2003, Ene 2004, Mar 2004 y Jun 2004), Además de las 139 especies capturadas durante el período de muestreo, se registran 21 más capturadas en zonas aledañas a la reserva.

HÁBITAT: **P**=Bosque Primario; **PE**=Bosque Primario Entresacado; **SE**=Bosque Secundario Entresacado; **B**=Borde de Bosque/Carretera

ABUNDANCIA: **R**=Rara (1-4 ind.); **E**=Escasa (4-8 ind.); **PC**=Poco Común (8-12 ind.); **C**=Común (13-20 ind.); **A**=Abundante (>40 ind.)

	Familia Subfamilia	Especie	Hábitat	Abundancia
Papilionidae				
1	Papilioninae	<i>Eurytides serville ssp. nov.</i> Constantino & Solarte (en prep.)	P, PE	R
2		<i>Heraclides isidorus pacificus</i> Rothschild & Jordan, 1906	B	R
Pieridae				
3	Dismorphinae	<i>Dismorphia zaela zaela</i> (Hewitson, 1858)	PE, SE	R
4		<i>Dismorphia zathoe demeter</i> Hewitson, 1858	PE, SE	R
5		<i>Lieinix nemesis nemesis</i> (Latreille, [1813])	P, PE	E
6	Pierinae	<i>Archonias tereas regillus</i> (Godart, 1819)	PE	E
7		<i>Hesperocharis sp. nov.</i> Constantino & Solarte (en prep.)	PE	R
8		<i>Leodonta tellane ssp. nov.</i> (Hewitson, 1860)	PE, SE	A, R
9		<i>Leptophobia tovaria subflavescens</i> Kirby, 1887	PE	E
10		<i>Pereute leucodrosime beryllina</i> Fruhstorfer, 1907	PE	C
11	Coliadinae	<i>Eurema xanthochlora occidentalis</i> LeCrom (en prep.)	PE, SE	C, R
12		<i>Phoebis rurina rurina</i> C. & R. Felder, 1861	PE, SE	R
Nymphalidae				
13	Ithomiinae	<i>Ceratinia tutia ssp.</i> (Hewitson, [1852])	B	R
14		<i>Greta polissena</i> (Hewitson, 1863)	PE	R
15		<i>Hypoleria aff. riffarthi</i> (Haensch, 1905)	PE, SE	R
16		<i>Hypoleria mirza</i> (Hewitson, [1855])	B	R
17		<i>Ithomia galata</i> Hewitson, 1855	B	R
18		<i>Oleria modesta</i> Haensch, 1903	B	R
19		<i>Oleria quadrata</i> (Haensch, 1903)	PE	E
20	Heliconiinae	<i>Eueides procula edias</i> Hewitson, 1861	PE	R
21		<i>Heliconius clysonymus hygiana</i> Hewitson, 1897	P, PE, SE	R, C, E
22		<i>Heliconius cydno zelinde</i> Butler, 1869	P, PE, SE	R, C, E
23	Morphinae	<i>Antirrhaea undulata</i> Hering & Hopp, 1925	PE	R
24		<i>Antirrhaea weymeri</i> Salazar, Constantino & Vaamonde, 1998	PE, SE	R
25		<i>Caerois gerdrudtus</i> (Fabricius, 1793)	B	R
26		<i>Morpho granadensis</i> Felder, 1865	PE, SE	R, E
27		<i>Morpho peleides rugitaeniatus</i> Fruhstorfer, 1906	P, PE, SE	C, A, A
28	Brassolinae	<i>Caligo atreus agesilaus</i> Druce, 1902	P, PE, SE	E, E, PC
29		<i>Caligo eurilochus morpheus</i> Stichel, 1903	SE	R
30		<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, [1775])	SE	R
31		<i>Caligo oberthuri</i> (Deyrolle, 1872)	PE	R
32		<i>Caligo zeuxippus</i> Druce, 1902	P, PE, SE	R, E, R
33		<i>Catoblepia orgetorix magnalis</i> Stichel, 1902	P, PE, SE	C, C, E
34		<i>Catoblepia xanthicles occidentalis</i> Bristow, 1981	SE	R

35		<i>Eryphanis zolvizora</i> (Hewitson, 1876)	PE	R
36		<i>Opsiphanes cassina</i> ssp. nov. Constantino & Solarte (en prep.)	PE, SE	R
37		<i>Opsiphanes quiteria</i> (Cramer, [1780])	P, PE, SE	E, E, R
38	Acraeinae	<i>Actinote alcione</i> (Hewitson, 1852)	PE	PC
39		<i>Actinote equatoria</i> (Bates, 1864)	PE, B	E
40		<i>Actinote ozomene</i> (Godart, 1824)	PE, SE	C, R
41	Charaxinae	<i>Archaeoprepona amphimachus</i> (Fabricius, 1775)	PE, SE	R
42		<i>Consul panariste pandrosa</i> Niepelt, 1927	PE	R
43		<i>Cymmatogramma arginussa onophis</i> (C. & R. Felder, 1861)	P, PE, SE	A, A, C
44		<i>Memphis gudrun</i> Niepelt, 1924	SE	R
45		<i>Memphis lyceus</i> (Druce, 1877)	P, PE, SE	R
46		<i>Memphis morvus morpheus</i> Staudinger, 1887	P, PE, SE	C, PC, E
47		<i>Noreppa chromus</i> (Guérin-Ménéville, 1844)	P, PE	R, E
48		<i>Polygrapha cyanea silvaorum</i> Constantino & Salazar, 1996	PE	PC
49	Nymphalinae	<i>Adelpha alala negra</i> C. & R. Felder, 1862	P, PE	R, C
50		<i>Adelpha cytherea daguana</i> Fruhstorfer, 1913	B	R
51		<i>Adelpha ethelda ethelda</i> (Hewitson, 1867)	P, PE	R
52		<i>Adelpha lamasi</i> Willmott & Hall, 1999	P, PE, SE	R
53		<i>Adelpha leucophthalma</i> aff. <i>irnminella</i> Strand, 1918	PE	R
54		<i>Adelpha levona</i> Steinhauser & Miller, 1977	P, PE	R
55		<i>Adelpha lycorias spruceana</i> (Bates, 1864)	PE, SE	R
56		<i>Adelpha rothschildi</i> Fruhstorfer, 1913	PE	R
57		<i>Adelpha zina</i> (Hewitson, 1867)	PE	R
58		<i>Anartia amathea</i> (Linnaeus, 1758)	PE	A
59		<i>Catonephele chromis</i> (Doubleday, 1848)	P, PE, SE	R, E, R
60		<i>Colobura annulata</i> Willmott, Constantino & Hall, 2001	P, PE, SE	R
61		<i>Diaethria gueneei</i> (Röber, 1915)	PE	R
62		<i>Diaethria marchalii</i> (Guérin-Ménéville, 1844)	B	PC
63		<i>Diaethria neglecta</i> Salvin, 1869	PE, SE	PC, R
64		<i>Epiphile eriopis devriesi</i> Jenkins, 1986	P, PE, SE	R
65		<i>Eunica norica</i> (Hewitson, 1852)	PE	R
66		<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)	PE	R
67		<i>Hypanartia dione</i> (Latreille, 1813)	PE	R
68		<i>Hypanartia lethe</i> (Fabricius, 1793)	PE	R
69		<i>Marpesia coresia</i> Hübner, [1823]	PE	E
70		<i>Marpesia corinna</i> (Latreille, [1813])	PE	R
71		<i>Marpesia merops</i> (Doyère, 1840)	PE	R
72		<i>Nassaea regina</i> (Salvin, 1869)	SE	R
73		<i>Perisama vaninka</i> (Hewitson, 1852)	PE	R
74		<i>Pyrrhogyra nasica seitzii</i> Staudinger, 1886	PE, SE	R, E
75		<i>Siproeta epaphus</i> (Latreille, [1813])	PE	R
76	Melitaeinae	<i>Eresia carme laias</i> Godman & Salvin, 1879	P, SE	R
77		<i>Anthanassa</i> aff. <i>ardys</i> (Hewitson, [1864])	P, SE	R
78		<i>Janatella fellula</i> (Schaus, 1902)	PE	R
79		<i>Tegosa anieta</i> (Hewitson, [1864])	SE	R
80	Satyrinae	<i>Cithaerias pireta pireta</i> Drury, 1782	SE	C
81		<i>Corades pannonia ploas</i> Hewitson, 1850	PE	R
82		<i>Dulcedo polita</i> (Hewitson, 1869)	SE	C
83		<i>Eretris calisto oculata</i> (C. & R. Felder, 1867)	P, PE	R
84		<i>Euptychia alcinoe</i> (C. & R. Felder, 1867)	PE	R
85		<i>Euptychia calixta</i> (Butler, 1877)	P, PE, SE	R, E, E
86		<i>Euptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	PE	E
87		<i>Euptychia hesione</i> (Fabricius, 1776)	PE	R
88		<i>Euptychia inornata</i> (C. & R. Felder, 1867)	P	R
89		<i>Euptychia labe</i> Butler, 1870	B	R
90		<i>Euptychia</i> sp. nov. Constantino & Solarte (en prep.)	P, PE, SE	E, R, R
91		<i>Euptychia tiessa</i> (Hewitson, 1869)	P	R
92		<i>Oressinoma typhla</i> Doubleday, [1849]	PE, SE	R, E
93		<i>Oxeoschistus isolda</i> Thieme, 1906	PE, SE	R, E
94		<i>Pierella helvina ocreata</i> Godman & Salvin, 1868	PE, SE	R, A

95		<i>Taygetis celia keneza</i> Butler, 1870	P, PE, SE	A, E, E
96		<i>Taygetis virgilia</i> (Cramer, [1776])	P, PE, SE	R
Lycaenidae				
97	Theclinae	<i>Thaeides theia</i> Hewitson, 1870	P	R
98		<i>Thecla aholiba</i> Hewitson, 1867	PE, SE	R
99		<i>Theritas aff. electryon</i> Hübner, 1818	P	R
Riodinidae				
100	Euselasiinae	<i>Euselasia argentea</i> (Hewitson, 1871)	PE	R
101		<i>Euselasia bettina</i> (Hewitson, 1869)	PE	R
102		<i>Euselasia corduena anadema</i> Stichel, 1927	PE	R
103		<i>Euselasia</i> sp.	P	R
104		<i>Euselasia</i> sp. nov. (Constantino & Solarte en prep.)	P, PE, SE	R
105	Riodininae	<i>Anteros kupris</i> Hewitson, 1875	PE	R
106		<i>Baeotis sulphurea</i> Boisduval, 1870	P, PE	R
107		<i>Eurybia donna</i> ssp. nov. Felder & Felder, 1862	P, PE, SE	R
108		<i>Leucochimona lagora</i> Herrich-Schäffer, 1853	PE	R
109		<i>Leucochimona vestalis</i> (Bates, 1864)	P, PE, SE	R, E, R
110		<i>Menander menander</i> (Stoll, [1780])	PE	R
111		<i>Mesosemia asa</i> Hewitson, 1869	PE	R
112		<i>Mesosemia coelestis</i> Godman & Salvin, 1885	P, PE, SE	R
113		<i>Mesosemia mevania</i> ssp. Hewitson, 1857	P, PE, SE	PC, R, E
114		<i>Mesosemia mycene</i> Hewitson, 1870	P	R
115		<i>Mesosemia</i> sp.	P, PE	R
116		<i>Metacharis victrix</i> Hewitson, 1870	PE	R
117		<i>Napaea eucharila</i> (Bates, 1867)	P	R
118		<i>Necyria duellona</i> Westwood, 1851	P, PE	R, E
119		<i>Necyria zaneta</i> Hewitson, 1875	P, PE	PC, A
120		<i>Rethus dysonii</i> (Saunders, 1850)	P, SE	R, E
121		<i>Setabis aff. jansonii</i> (Butler, 1870)	B	R
122		<i>Siseme pallas</i> (Latreille, 1813)	PE	R
123		<i>Teratophthalma</i> sp. nov. (Constantino & Solarte en prep)	P	E
124		<i>Uraneis ucubis</i> Hewitson, 1870	P	R
Hesperiidae				
125	Pyrginae	<i>Achlyodes pallida</i> (Felder, 1869)	P, PE, SE	R
126		<i>Achlyodes</i> sp.	PE, SE	R
127		<i>Bungalotis midas</i> (Cramer, [1775])	P, PE, SE	R
128		<i>Dyscophellus porcius</i> C. & R. Felder, 1862	P, PE, SE	C, PC, R
129		<i>Dyscophellus ramusis</i> Stoll, 1781	P, PE, SE	R
130		<i>Dyscophellus</i> sp. 1	PE, SE	R, E
131		<i>Dyscophellus</i> sp. 2	P, PE, SE	R
132		<i>Dyscophellus</i> sp. 3	P, SE	R
133		<i>Entheus latifascius</i>	PE	R
134		<i>Entheus matho</i> Godman & Salvin, 1879	PE	R
135		<i>Epargyreus exadeus</i> (Cramer, 1779)	SE	R
136		<i>Heliopetes</i> sp.	PE	R
137		<i>Phareas coeleste</i> Westwood, [1852]	SE	R
138		<i>Phocides pigmalion</i> (Cramer, [1779])	P, PE	R
139		<i>Phocides</i> sp.	PE	R
140		<i>Potamanaxas</i> sp.	PE	R
141		<i>Potamanaxas unifasciata</i> (C. & R. Felder, 1867)	PE	E
142		<i>Pythonides</i> sp.	PE	R
143		<i>Telemiades centrides</i> Hewitson, 1870	SE	R
144		<i>Urbanus esmeraldus</i> (Butler, 1877)	B	R
145		<i>Urbanus simplicius</i> (Stoll, 1790)	B	R
146		<i>Urbanus teleus</i> (Hübner, 1821)	PE	R
147		Pyrginae sp.	PE	R
148	Hesperiinae	<i>Anthoptus epictetus</i> (Fabricius, 1793)	PE, SE	E, R
149		<i>Apaustus gracilis</i> (C. & R. Felder, 1867)	PE	R
150		<i>Enosis</i> sp. 1	PE	R

151	<i>Enosis sp. 2</i>	PE	E
152	<i>Eutychide complana</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	PE	R
153	<i>Molo sp.</i>	PE	R
154	<i>Perichares philetus</i> (Gmelin, [1790])	P	R
155	<i>Perichares sp.</i>	PE	R
156	<i>Psoralis sp.</i>	PE	R
157	<i>Thracides sp.</i>	B	R
158	<i>Vettius marcus</i> (Fabricius, 1787)	SE	R
159	Hesperiinae sp.	PE	R
160	Pyrrhopyginae <i>Pyrrhopyge aff. sergius</i> Hopffer, 1874	SE	R

Anexo III. Diversidad y similitud entre múltiples comunidades

Introducción. En el modelo aditivo propuesto por Lande²²⁸ se reparte proporcionalmente la diversidad, asignada desde una serie completa de muestras, entre los componentes *entre* y *dentro de* las muestras, es decir, entre la diversidad alfa y beta; el interés para la ecología radica en dos aspectos: en la cuantificación de la diversidad regional que pueda ser explicada por componentes relacionados con el ambiente o el espacio, y en la detección de las distribuciones de especies individuales que se inclinen en favor de hábitats o áreas geográficas particulares²²⁹. El reconocimiento de la relación entre los componentes α y β de la diversidad en múltiples escalas pueden ayudar a responder las preguntas acerca de los procesos que controlan la diversidad, específicamente, los patrones de diversidad local *versus* regional sobre un gran rango de escalas²³⁰.

El modelo de Lande propone que la diversidad de especies podría ser considerada como una analogía a la diversidad genética: la varianza en la diversidad *dentro de* una comunidad sumada a la varianza *entre* las comunidades daría la varianza total en la diversidad encontrada en una región. La partición de la varianza en la diversidad es, esencialmente, la partición de la variación explicada en un análisis de varianza²³¹.

Partición aditiva de la diversidad. La diversidad total en una serie completa de comunidades puede ser dividida entre los componentes aditivos *dentro de* y *entre* comunidades, de tal manera que la diversidad total y sus componentes tengan las mismas unidades y puedan ser comparadas directamente; esta partición provee una estructura unificada con la cual las medidas de diversidad en diferentes niveles de organización usan la misma fórmula general, es decir que α , β y γ están medidas del mismo modo²³². La diversidad gamma puede ser repartida en dos componentes aditivos y positivos: diversidad alfa (diversidad *dentro de* las comunidades) y diversidad beta (diversidad *entre* las comunidades). Por lo tanto:

$$D_T = \bar{D}_{dentro} + D_{entre}$$

La diversidad γ (D_T) es la diversidad de toda la comunidad, la diversidad α (\bar{D}_{dentro}) es la diversidad alfa promedio y la diversidad β (D_{entre}) considera el peso proporcional de la comunidad (basado en cualquier medida de importancia

²²⁸ Lande, R., Op. cit.

²²⁹ Couteron, P. & R. Pélissier. Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analices. *Oikos* 107(1): 215-221, 2004.

²³⁰ Loreau, M., Op. cit.

²³¹ Munguia, P. & T. E. Miller. Running head: Additive diversity and species identity. 1+1 Does not equal 2 when it comes to beta diversity. Department of Biological Science, Florida State University, 2003.

²³² Lande, R., Op. cit.

relativa, por ejemplo, el área del hábitat). En Lande²³³ se explican ampliamente los cálculos que se deben desarrollar para obtener los valores de diversidad α , β y γ , basados en riqueza de especies, índice de Shannon-Wiener e índice de Simpson.

Similaridad. La medida natural de la similaridad entre múltiples comunidades, empleando una partición de la diversidad total entre los componentes aditivos α y β , es:

$$\begin{aligned}\Psi_D &= \bar{D}_{\text{dentro}}/D_T \\ &= 1 - D_{\text{entre}}/D_T\end{aligned}$$

Las medidas estandarizadas de la similaridad de la comunidad (Ψ_D) tienen un rango que fluctúan entre 0 y 1.

Los coeficientes de similaridad heredan las propiedades del muestreo estadístico de las medidas de diversidad, sobre las cuales ellas se basan. La similaridad entre una serie de comunidades puede decrecer con incremento en el número de comunidades, porque el total de la diversidad incrementa cuando más comunidades diferentes se incluyen. Los efectos del muestreo también disminuyen la similaridad entre las comunidades, porque las muestras se desvían de las comunidades reales en algún grado²³⁴.

Diversidad α , β y γ . En la Tabla III.1 se indican los valores de diversidad α , β y γ , en cada dimensión, obtenidos a partir de riqueza de especies, índice de Shannon-Wiener e índice de Simpson. La diversidad γ siempre va a ser el resultado de la adición de α y β . La diversidad α siempre es alfa promedio. El cálculo para obtener la diversidad β es particular a cada fórmula, pero siempre involucra el peso proporcional de la comunidad que se basa en su área o en cualquier otra medida de importancia relativa²³⁵.

En parte, estos cálculos sirven para comprender cuál es el aporte de la diversidad α y β en la diversidad total de toda la comunidad, merced al empleo de las mismas unidades. Por ejemplo, tomando la serie de valores de la riqueza de la familia Nymphalidae, en la dimensión temporal, encontramos que la diversidad α (33.3) comprende el 47.6% y la diversidad β (36.7) el 52.4% de la diversidad γ (70) de toda la comunidad Nymphalidae; en la dimensión horizontal, α (41.3) el 59% y β (28.7) el 41% de la diversidad gamma de toda la comunidad Nymphalidae; en la dimensión vertical, α (33) el 73.3% y β (12) el 26.7% de la diversidad gamma de toda la comunidad Nymphalidae.

²³³ Lande, R., Op. cit.

²³⁴ Lande, R., Op. cit.

²³⁵ Moreno, C., Op. cit.

Algunos valores de la diversidad β tienen signo negativo. Tal es el caso de todas las familias y subfamilias en las tres dimensiones según los cálculos basados en el índice de Simpson. Al graficar el índice de Simpson, λ , en función del tamaño de la muestra, éste muestra una curva convexa, pero la medida de diversidad $1-\lambda$ es estrictamente cóncava (tal como lo son las curvas basadas en riqueza e índice de Shannon-Wiener); en algunos casos, el empleo del inverso de Simpson puede llevar a que la diversidad *total* en una serie de comunidades sea menor que la diversidad promedio *dentro de* las comunidades, lo cual implica la posibilidad de una diversidad negativa *entre* las comunidades. Exactamente lo mismo sucedió con la subfamilia Morphinae, según los cálculos basados en el índice de Shannon-Wiener, porque este subgrupo presenta una iniquidad sustancial en las frecuencias de especies en dimensiones horizontal y vertical.

Tabla III.1 Índices de diversidad α , β , y γ según Riqueza, Shannon-Wiener y Simpson, en tres dimensiones espaciotemporales, para la comunidad de mariposas diurnas de la RNRÑ.

RIQUEZA	Temporal			Horizontal			Vertical		
	α	β	γ	α	β	γ	α	β	γ
Comunidad total	57,6	81,4	139	77	62	139	52	23	75
Pieridae	6	4	10	5,3	4,7	10	-	-	-
Nymphalidae	33,3	36,7	70	41,3	28,7	70	33	12	45
Nymphalinae	8,7	15,3	24	12,7	11,3	24	9,5	4,5	14
Charaxinae	4,7	3,3	8	5,3	2,7	8	5,5	1,5	7
Morphinae	2,4	1,6	4	2,7	1,3	4	2	1	3
Brassolinae	4,4	4,6	9	6	3	9	6,5	2,5	9
Satyrinae	7,6	7,4	15	9	6	15	7	2	9
Riodinidae	8	15	23	12,7	10,3	23	7,5	4,5	12
Hesperiidae	9,4	22,6	32	15,7	16,3	32	9,5	4,5	14
SHANNON-WIENER									
Comunidad total	1,57	2,595	4,165	1,589	2,507	4,096	1,426	2,029	3,455
Pieridae	0,493	1,525	2,019	0,735	2,618	3,353	-	-	-
Nymphalidae	0,715	2,779	3,495	1,385	2,055	3,44	1,77	1,302	3,072
Nymphalinae	0,55	2,068	2,618	1,061	1,561	2,622	1,357	0,886	2,243
Charaxinae	0,435	0,989	1,425	0,767	1,51	2,277	0,981	0,46	1,441
Morphinae	0,339	0,198	0,537	0,484	-0,042	0,442	0,486	-0,142	0,344
Brassolinae	0,452	1,123	1,575	0,861	0,747	1,608	1,077	0,485	1,561
Satyrinae	0,508	1,656	2,164	0,945	1,299	2,244	1,058	0,444	1,502
Riodinidae	0,528	1,948	2,476	1,022	1,382	2,404	1,138	0,731	1,869
Hesperiidae	0,564	2,51	3,074	1,125	1,74	2,865	1,286	0,96	2,246
1-SIMPSON									
Comunidad total	0,965	0,008	0,973	0,956	0,014	0,97	0,934	0,016	0,95
Pieridae	0,994	-0,154	0,841	0,946	-0,14	0,806	-	-	-
Nymphalidae	0,998	-0,047	0,951	0,992	-0,044	0,948	0,975	-0,048	0,927
Nymphalinae	0,996	-0,097	0,899	0,983	-0,073	0,909	0,961	-0,098	0,862
Charaxinae	0,991	-0,321	0,669	0,61	-1,69	-1,08	0,908	-0,207	0,701
Morphinae	0,984	-0,733	0,251	0,909	-0,709	0,2	0,787	-0,626	0,162
Brassolinae	0,992	-0,261	0,731	0,97	-0,222	0,747	0,93	-0,196	0,734
Satyrinae	0,994	-0,159	0,835	0,972	-0,121	0,852	0,916	-0,243	0,673
Riodinidae	0,995	-0,112	0,884	0,977	-0,104	0,873	0,927	-0,163	0,764
Hesperiidae	0,996	-0,064	0,932	0,981	-0,076	0,905	0,948	-0,086	0,862