

ESTRUCTURA ESPACIO-TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE MARIPOSAS
DIURNAS DE ALTA MONTAÑA BAJO INFLUENCIA VOLCÁNICA EN LA REGION
ANDINA AL SUR DE COLOMBIA

ADRIANA LORENA MAURY
ANGELA NATHALIA GARCÍA MORÁN

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2011

ESTRUCTURA ESPACIO-TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE MARIPOSAS
DIURNAS DE ALTA MONTAÑA BAJO INFLUENCIA VOLCÁNICA EN LA REGION
ANDINA AL SUR DE COLOMBIA

ADRIANA LORENA MAURY
ANGELA NATHALIA GARCÍA MORÁN

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

Directores:
AQUILES GUTIERREZ ZAMORA
M.Sc. en Ciencias Biológicas
IVAN ANDRÉS GIL CHÁVES
Biólogo

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2011

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

Artículo 1º del acuerdo No. 324 de Octubre 11 de 1966, emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de Aceptación

Director

Director

Jurado

Jurado

AGRADECIMIENTOS

Al Sistema de Investigaciones de la Vicerrectoría de Investigaciones, Postgrados y Relaciones Internacionales (VIPRI) de la Universidad de Nariño por la totalidad del financiamiento de este proyecto en el concurso Alberto Quijano.

A la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales (UAESPNN), por el permiso concedido para la ejecución del proyecto y por el alojamiento que facilitó nuestra permanencia en el sector Laguna Negra del Santuario.

Al Instituto Colombiano de Geología y Minería INGEOMINAS por permitirnos acceder a la información procesada sobre emisiones de Dióxido de Azufre (SO₂) y por toda la atención prestada a lo largo del proyecto.

A los Doctores Tomasz Pyrcz, Carlos Pietro y Jean Francois Le Crom por la identificación de los ejemplares y colaboración con material bibliográfico y al M.Sc. Gonzalo Andrade por permitirnos ingresar a la Colección de referencia del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (MHN-ICN) para la revisión del material entomológico.

A nuestros directores de tesis, los profesores Aquiles Gutiérrez e Iván Gil por su asesoramiento y orientación en el planteamiento y ejecución de esta investigación; gracias por sus sugerencias, su apoyo y su amistad.

A nuestros jurados Dora Nancy Padilla y Víctor Solarte por sus valiosos aportes y sugerencias que enriquecieron esta investigación.

A las personas que nos guiaron a lo largo de nuestro “paso” por la biología, los docentes del programa de Biología y en especial a Martha Sofía González, Guillermo Castillo y Jhon Jairo Calderón que además de colaborarnos con sus sugerencias en el desarrollo del estudio, lograron que amáramos esta profesión.

A la familia Muñoz Lopera por su hospitalidad, sus atenciones y por cuidar de nosotras en nuestra “expedición” al páramo de Las Ovejas. De igual manera, nuestros agradecimientos a los funcionarios Jesús Cabrera y Jaime Ramos por su colaboración en el sector Laguna Negra del SFF Galeras.

A Mauricio Rodríguez, nuestra mano derecha, colega y amigo. Gracias por su colaboración incansable que además de facilitarnos el arduo trabajo estrechó entre nosotros ese lazo de amistad.

A nuestras familias que con su respaldo e incondicional apoyo facilitaron esos días difíciles y compartieron con nosotras esos buenos momentos.

A nuestros compañeros y amigos de semestre Anita, Fiorela, Milady, Carolina, Verónica, Iván y Ronald por todos los momentos compartidos, desde los fríos páramos hasta la calidez de la costa Nariñense.

DEDICATORIA

A Dios quien me ha dado la oportunidad de encontrar en mi vida esta pasión por mi carrera y haber permitido que culminara con éxito.

A mi mamá Rossana, que ha vivido y trabajado para verme feliz y realizada como hija, mujer, esposa, madre y profesional, gracias por ser mi guía.

A mi esposo Juan Carlos, quien desde el primer momento me ha apoyado; sin tu ayuda, tu compañía, tus consejos y tu respaldo, este triunfo habría sido difícil de conseguir, mil gracias amor.

A mis hijas, Manuela y Gabriela, la luz de mi vida; que en cada obstáculo que se me presenta son todo lo que necesito para continuar.

A toda mi familia, mi abuela Gloria, mi tía Gloria, mis primos Sarita, Sami y Chucho, gracias por todo ese apoyo y ese amor de hogar.

Lorena.

A Dios por ser mi más fiel amigo y guía en cada paso de mi vida, por llenarme de su fortaleza y bendecirme siempre.

A mis padres, Carlos García y Socorro Morán, pilares fundamentales de mi vida, por todo su amor, incondicional apoyo, entrega, enseñanza y lucha insaciable. Gracias por hacer de mí la persona que soy.

A mis hermanos, Sebastián, Karina, Diego, Fabián y Karolina, por estar conmigo en todo momento brindándome sus consejos, compartir sus alegrías y todo su cariño.

A mis sobrinos, Sarita, Isaac, Santi y David, por contagiarme de su ternura, picardía e inocencia.

A Mario Maya, por ser esa persona tan especial en mi vida; siempre estuviste conmigo, tu amor, tus palabras, consejos y experiencias compartidas, fueron elementos claves en este largo proceso; siempre me impulsabas a seguir y a nunca desfallecer, gracias.

Nathá G. M

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN.....	16
OBJETIVOS.....	19
JUSTIFICACIÓN.....	20
ANTECEDENTES.....	22
1. MARCO TEÓRICO.....	24
1.1 Características biológicas de las mariposas altoandinas.....	24
1.2 Gremios tróficos.....	26
1.3 Efectos físicos y biológicos sobre la composición y estructura de las comunidades de mariposas.....	27
1.4 Efectos de la actividad y condiciones volcánicas sobre la biota.....	28
1.5 Distribución espacio-temporal de las comunidades de mariposas.....	30
1.5.1 Estructura vertical.....	31
1.5.2 Estructura horizontal (gradiente altitudinal).....	32
1.5.3 Estructura temporal.....	33
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	34
2.1 Área de estudio.....	34
2.1.1 Santuario de Flora y Fauna Galeras.....	34
2.1.2 Páramo de Las Ovejas.....	39
2.2 Trabajo de campo.....	43
2.3 Trabajo de laboratorio.....	43
2.3.1 Preparación y preservación del material.....	43
2.3.2 Identificación de ejemplares.....	44
2.4 Análisis de datos.....	44
3. RESULTADOS.....	46
3.1 Composición y riqueza.....	46
3.1.1 Estimadores de la riqueza.....	48
3.1.2 Distribución de la riqueza en el espacio.....	50
3.1.3 Distribución de la riqueza en el tiempo.....	51
3.2 Comportamiento de la abundancia en las comunidades.....	53
3.2.1 Movimientos poblacionales locales.....	56
3.3 Patrones espaciales y temporales de las comunidades.....	56
3.3.1 Comportamiento de las poblaciones de mariposas en la dimensión espacial.....	56
3.3.2 Dispersión de las especies en la dimensión temporal.....	58
3.5 Comportamiento de la diversidad.....	59
3.6 Análisis de las variables ecológicas y ambientales.....	61
4. DISCUSIÓN.....	63
4.1 Composición y riqueza.....	63
4.2 Distribución de la abundancia relativa y estructura espacial.....	67
4.3 Comportamiento temporal de la diversidad.....	69

4.4 Variables ambientales vs. las comunidades de mariposas.....	70
4.5 Biodiversidad y conservación de las mariposas altoandinas.....	71
5. CONCLUSIONES.....	73
6. RECOMENDACIONES.....	75
LITERATURA CITADA.....	76
ANEXOS.....	94

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de la prueba chi cuadrado para el análisis de la variación temporal de la riqueza.....	pág. 51
Tabla 2. Valores de los modelos teóricos de la distribución de la abundancia relativa.....	53
Tabla 3. Categorías aplicadas a las comunidades de mariposas diurnas del SFF Galeras y páramo de Las Ovejas.....	54
Tabla 4. Análisis de correlación por rangos de Spearman del comportamiento de las variables ambientales y ecológicas.....	61

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Ubicación general de las áreas de estudio.....	34
Figura 2. Ubicación geográfica del área con influencia volcánica: SFF Galeras, sector Laguna Negra.....	35
Figura 3. Condiciones climatológicas en el SFF Galeras.....	36
Figura 4. Fotografía de una área de páramo a los 3.600 – 3.750 m (Valle de Los Frailejones).....	38
Figura 5. Fotografía del subpáramo a 3.400 – 3.600 m.....	38
Figura 6. Fotografía del bosque altoandino a 3.000 – 3.400.....	39
Figura 7. Ubicación geográfica de la Vereda Las Piedras: Páramo de Las Ovejas.....	40
Figura 8. Fotografía con zonas de frailejonal.....	41
Figura 9. Fotografía de áreas de matorrales.....	42
Figura 10. Fotografía de las zonas de bosque altoandino.....	42
Figura 11. Variedad y abundancia general de mariposas para grandes grupos taxonómicos.....	47
Figura 12. Curva de acumulación de especies de mariposas en zonas con y sin influencia volcánica.....	48
Figura 13. Estimadores de la riqueza de especies del SFF Galeras y Páramo de las Ovejas.....	49
Figura 14. Comportamiento de la riqueza de las comunidades de mariposas diurnas del SFF Galeras y Páramo de las Ovejas.....	52
Figura 15. Modelo de distribución de la abundancia de especies de la comunidad de mariposas diurnas del SFF Galeras y Páramo de Las Ovejas.....	53
Figura 16. Distribución de la abundancia relativa para las dos comunidades.....	55
Figura 17. Distribución de la abundancia relativa en áreas de bosque de las dos comunidades.....	55
Figura 18. Análisis de correspondencia simple entre la presencia y abundancia de especies del SFF Galeras.....	57
Figura 19. Análisis de correspondencia simple entre la presencia y abundancia de especie del Páramo de Las Ovejas	58
Figura 20. Poblaciones de mariposas del SFF Galeras y Páramo de Las Ovejas en la dimensión temporal.....	59
Figura 21. Curvas del comportamiento de la diversidad y equidad.....	60

LISTA DE ANEXOS

	pág.
Anexo A. Composición de la comunidad de mariposas diurnas del Páramo de Las Ovejas.....	94
Anexo B. Composición de la comunidad de mariposas diurnas del SFF Galeras.....	96
Anexo C. Listado general y registro fotográfico de las especies del estudio.....	98

RESUMEN

Se comparó la riqueza, distribución de la abundancia relativa y diversidad de dos comunidades de mariposas diurnas, páramo de Las Ovejas y Santuario de Flora y Fauna Galeras, a lo largo de ocho meses en la dimensión horizontal y temporal, para analizar si en ésta última las poblaciones se están viendo influenciadas por la presencia de un cono volcánico activo. Se registraron 301 y 460 individuos respectivamente, representados en las familias Nymphalidae, Lycaenidae y Pieridae. Los estimadores indicaron que se colectó entre el 87 y 90% de las especies presentes en las zonas. Existió una diferencia altamente significativa de la riqueza entre las comunidades. La riqueza disminuyó a medida que aumentaba el gradiente y varió a lo largo de los muestreos, excepto en el tercero, correspondiente a una época seca. Las comunidades se ajustaron al modelo de distribución de la serie logarítmica. No se encontraron diferencias estadísticas en la distribución de la abundancia relativa entre las dos comunidades, ni a nivel de hábitats y gradiente, tampoco se evidenció algún patrón de movimiento poblacional para *Pedaliodes palpita bedonica*. En la comunidad del páramo de Las Ovejas todas las especies fueron exclusivas para el hábitat; en el Santuario las poblaciones se diferenciaron entre especies exclusivas y generalistas. Se encontró un incremento progresivo de la diversidad de mariposas con la llegada de una época seca. El valor de complementariedad entre las dos comunidades fue del 66%. La influencia de las variables ambientales, temperatura y humedad relativa, fue significativa sobre la riqueza y abundancia relativa de las comunidades estudiadas, mientras la precipitación no presentó ningún efecto. Se identificó la presencia de al menos tres nuevas subespecies *Altopedaliodes pilimbala* ssp., *Lasiophila cirse* ssp. y *Catantixia tricolor* ssp. y una ampliación del rango de distribución geográfica para las poblaciones de *Pedaliodes negreti* y *Pedaliodes piscalabis*, que se registraron por primera vez para Nariño, así como un primer registro para Colombia de *Penaincisalia penai*. También se resaltó el redescubrimiento y colecta de un primer ejemplar hembra para Colombia de *Catantixia socorrensis cotopaxiensis* y un segundo de *Johnsonita johnsoni*. La comunidad estudiada en el Santuario no se vio afectada por la continua actividad del volcán durante la época de muestreo ni en comparación con las zonas de inactividad volcánica. Las evaluaciones de las zonas que se encuentran dentro de un área de impacto de actividad volcánica, son muy importantes porque permiten conocer principalmente que poblaciones pueden verse afectadas, de producirse un evento importante, que poblaciones sobrevivieron, cuales se extinguieron, cuales son nuevas colonizadoras y hasta qué punto y a qué velocidad la comunidad pueden recuperarse.

ABSTRACT

We compared the species richness, species diversity and the distribution of relative abundances between two butterfly communities, Páramo de Las Ovejas and Santuario de Flora y Fauna Galeras, during eight months and through the spatial and temporal dimensions, in order to determine if the butterflies are being influenced by active volcanic cone. We registered 301 and 460 individuals respectively, represented in families Nymphalidae, Lycaenidae and Pieridae. The estimators showed an effective sampling between 87 and 90% of the whole species pool in the areas. There was a highly significant statistical difference in richness between two communities. This richness decreased along the gradient and varied among the samplings, except in the third one, which corresponded to the dry season. The communities fitted to the logarithmic model of abundance distribution. There were no significant differences in the distribution of relative abundances between both communities, neither at habitat nor gradient level. We neither evidenced any pattern of population movement for *Pedaliodes palpita bedónica*. All the species found in Páramo de Las Ovejas were exclusive for that habitat; but in the Santuario the butterfly species were exclusive or generalists. We found a progressive increment in the butterfly diversity in the transition to the dry season. The complementarity value for these two communities was 66%. The influence of environmental variables, temperature and relative humidity were significant on the richness and relative abundance of the studied communities, whilst precipitation did not show any effect. We identified the presence of at least three new subspecies *Altopedaliodes pilimbala* ssp., *Lasiophila cirse* ssp. y *Catantixia tricolor* ssp. and an extension of the distribution range of *Pedaliodes negreti* and *Pedaliodes piscohabis* populations, registered for first time in Nariño. We also report *Penaincisalia penai* as a new register for Colombia. As well, we highlight the rediscover and first time collect of a female individual of *Catantixia socorrensis cotopaxiensis* and the second individual of *Johnsonita johnsoni*. The studied community in the Santuario were not affected by the continuous volcanic activity during the sampling time, nor in comparison to zones of volcanic activity. The assessments of the zones with high volcanic activity are very important, because allow us to know vulnerable populations, in case of occurring an environmental perturbation. We can solve questions about population surviving, extinction and the extent and speed of population recover.

INTRODUCCIÓN

Una comunidad biológica se puede estudiar y describir a partir de tres componentes: la composición, la distribución espacio-temporal o estructura y la función. La descripción de las comunidades en términos de composición se realiza a través del número de especies en un lugar determinado es decir, el inventario. Por otro lado, la estructura, la organización física o los patrones de un sistema se deben estudiar teniendo en cuenta que las comunidades biológicas poseen un conjunto de atributos que no residen en cada una de las poblaciones que las componen, sino que se manifiestan en la comunidad como propiedades emergentes y colectivas (Morin 1999). El estudio de estas propiedades es básico para el estudio de la biodiversidad de cualquier grupo de organismos, en particular para los insectos, ya que sus ensamblajes de poblaciones varían considerablemente en los atributos espaciotemporales, debido principalmente a su corto ciclo generacional y los altos niveles de adaptación a los diferentes ecosistemas que ocupan (Fuentes 2004).

Las mariposas diurnas han demostrado ser organismos muy sensibles a los cambios en la diversidad y estructura vegetal (Molleman *et al.* 2006) y a cambios ambientales como temperatura, humedad y radiación solar (Palacios & Constantino 2006), presentando una gran sensibilidad ecológica a la estructura y dinámica de los ambientes que ocupan, lo cual ha desembocado en la configuración de patrones no aleatorios influenciados por procesos ecológicos o evolutivos (Solarte 2005, DeVries *et al.* 1997). No obstante, estudios detallados sobre la ecología de las comunidades bajo influencia volcánica en ambientes de alta montaña son escasos (Pyle 1984, Marske *et al.* 2007, Adams 1994, Anderson & Meyerhoff 1994, Edwards & Sugg 1994, Karciva *et al.* 1994, Crawford 1994), y en gradientes altitudinales de los Andes colombianos son inexistentes.

Las comunidades de animales que se han establecido en ecosistemas de montaña presentan rasgos muy particulares en las propiedades colectivas y emergentes de las comunidades; de hecho, modelos propuestos para explicar la distribución altitudinal de especies, considerando gradientes ecológicos y altitudinales en la cordillera de los Andes, han demostrado que las condiciones orográficas y ambientales de los volcanes actúan como barreras notables para ecosistemas de alta montaña, haciendo que ambientes como el bosque altoandino o los páramos operen biogeográficamente como islas (Terborgh 1971). Es así, que el efecto de factores ecológicos como la competencia interespecífica y la importancia relativa de los movimientos poblacionales de las especies (migraciones altitudinales) a lo largo del gradiente altitudinal, tienen mucho más peso como mecanismos de coexistencia en volcanes que en otras formaciones montañosas) (Terborgh 1971, Gutierrez 2008).

El uso de las comunidades de mariposas diurnas puede constituir un modelo ideal para probar hipótesis que fueron desarrolladas por los autores mencionados, que han empleado otras comunidades focales de vertebrados como las aves. Al aplicar dichos modelos se tiene la capacidad de predecir los patrones de distribución de las especies, por ejemplo a lo largo de gradientes altitudinales (Terborgh 1971, Camero 2003), los cuales están basados principalmente en la interacción de las especies con variables físicas como temperatura y humedad, así como con variables biológicas como disponibilidad de recursos, coexistencia o discontinuidades en el hábitat.

Esta investigación se desarrollo en el Santuario de Flora y Fauna Galeras, donde una de las características más notables es el alto nivel de actividad del volcán en los últimos 20 años, aunque el registro geológico observado en los depósitos del volcán evidencia varios eventos volcánicos desde hace 5.000 años (Mesías & Salas 1998, Campos & Viteri 1998), hecho que podría representar un riesgo para la permanencia de la biota presente en dicha área. Este estudio hace parte de la estrategia del Plan de Contingencia y Monitoreo a los efectos de la actividad volcánica sobre la Fauna Silvestre y dentro del Plan de Manejo y Programa de Monitoreo del SFF Galeras, con el fin de identificar y definir los efectos inmediatos de la actividad del volcán sobre los “valores objeto de conservación (VOCs)”, donde los lepidópteros han sido identificados por este equipo técnico, como objetos de conservación debido a su sensibilidad ante los cambios de las variables ambientales.

En esta investigación se estudió y comparó la estructura espacio-temporal de las poblaciones de mariposas diurnas de dos sitios del departamento de Nariño: *El SFF Galeras, una localidad ubicada en áreas con influencia directa de un edificio volcánico activo y la región denominada Páramo de Las Ovejas, una zona sin esta influencia volcánica directa. Es importante anotar que en este trabajo no se evaluaron variables asociadas a la actividad volcánica como tal sino la posible influencia de las condiciones orográficas descritas arriba sobre las comunidades de mariposas diurnas de alta montaña.* El reconocimiento de patrones de distribución y abundancia en las escalas espacial y temporal, en los diferentes ambientes, permiten postular explicaciones plausibles al establecimiento de los atributos de diversidad en la comunidad de mariposas diurnas a lo largo de gradientes altitudinales de alta montaña. Además, podría constituir una herramienta útil para identificar especies vulnerables o con requerimientos específicos que sugieran estrategias para su monitoreo, conservación y manejo (Molina & León 2006)

Las investigaciones realizadas sobre la fauna y flora característica del Santuario se han centrado en el conocimiento de su composición (Calderón 1998, Gutiérrez

& Rojas 2001, Narváez & Narváez 2002, Acosta & Rivadeneira 2003), más no se han realizado evaluaciones que consistan en encontrar si dichas comunidades se están viendo afectadas debido a la influencia volcánica desde el punto de vista estructural y dinámico; teniendo evidencia de estudios, aunque en comparación considerados catastróficos, como el de Willie & Fuentes (1975) que mediante una evaluación realizada posteriormente a la erupción del volcán Irazu en Costa Rica (1963-1965) mostró que la ceniza altera significativamente las condiciones ecológicas de diversas poblaciones de insectos; Pyle (1984) quien afirma que la mortalidad de los insectos fue inmediata y dramática, posterior a la erupción de 1980 del Monte St. Helens en Washington, y que la ceniza actuó como un insecticida natural y el de Vandergast *et al.* (2004) planteando que la actividad volcánica influye en la estructura genética de poblaciones de invertebrados en Hawai, lo que condiciona la fragmentación, el crecimiento masivo y el potencial para una evolución acelerada.

Es así que con la presente investigación se espera responder la pregunta:

¿Cuál es el efecto de las condiciones altoandinas con influencia volcánica sobre atributos de riqueza, distribución de la abundancia relativa, patrones espacio-temporales y el nivel de movilidad espacial de las poblaciones en la comunidad de mariposas diurnas (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) de alta montaña?

Para lo cual se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

1. Cambios de la riqueza y patrones de abundancia relativa de las especies pueden asociarse a la condición particular de los ambientes localizados en un edificio volcánico activo.
2. En la comunidad de mariposas diurnas del volcán pueden registrarse menos especies raras o incidentales, representado una comunidad más estable desde su composición.
3. Las poblaciones de mariposas en el SFF Galeras, presentan patrones de movimientos poblacionales más marcados y evidentes que en el páramo de Las Ovejas.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el comportamiento de la riqueza y relaciones de distribución espacio-temporal de la abundancia relativa de las especies en comunidades de mariposas diurnas de alta montaña en áreas con y sin influencia directa de un edificio volcánico activo.

Objetivos específicos

Estimar y comparar la distribución horizontal y vertical de la riqueza y distribución de la abundancia relativa de la comunidad de mariposas diurnas en áreas de bosque, subpáramo y páramo para las dos localidades.

Determinar el patrón de distribución espacial de las poblaciones y sus variaciones temporales a lo largo de ocho meses.

Identificar y analizar el comportamiento de algunas de las variables ambientales, que se relacionen con los patrones en las variables ecológicas de la comunidad de mariposas diurnas, en las dos áreas de estudio.

JUSTIFICACIÓN

Uno de los objetivos de manejo en el Santuario de Flora y Fauna Galeras es el mantenimiento de los procesos naturales de orden biológico que permitan el desarrollo de investigaciones relacionadas con estos campos, haciéndose necesario el conocimiento de dichos procesos como base para la identificación de áreas de importancia ecológica, y así lograr la conservación de la fauna y su biodiversidad.

Esta área protegida se encuentra ubicada en las estribaciones de las laderas del volcán Galeras, el cual presenta una actividad eruptiva constante, representando una amenaza a los recursos genéticos de especies de flora y fauna, ecosistemas y procesos ecológicos asociados a los biomas del páramo, bosque altoandino y andino. Como lo sugiere Pyle (1984), se hacen necesarias las evaluaciones en las zonas que se encuentren dentro de un área de impacto de la actividad volcánica para conocer principalmente cuáles poblaciones podrían ser afectadas de producirse un evento importante, cuáles poblaciones sobrevivirían, cuáles se extinguirían, cuales son nuevas colonizadoras y hasta qué punto y a qué velocidad el ecosistema puede recuperarse.

Por otro lado, la predicción del estado de las mariposas montanas requiere un entendimiento detallado de las causas de las actuales fluctuaciones naturales en la densidad de poblaciones, distribución de especies, y composición de la comunidad (Boggs & Murphy 1997). Muchas de las evaluaciones sobre su distribución se han llevado a cabo en las montañas de Norte America (Boggs & Murphy 1997), Europa (Lawton *et al.* 1987, Sánchez-Rodríguez & Baz 1995), y Asia (Hebert 1980). En contraste, es poco conocida la distribución y diversidad de Lepidopteros neotropicales en los Andes, especialmente en áreas de cobertura de bosque nublado (Pyrz & Wojtusiak 2002).

Se ha considerado el empleo de las mariposas diurnas consideradas como un grupo modelo para estudios de biodiversidad y conservación; en aspectos de impacto ambiental, monitoreo de poblaciones animales y muchos otros estudios ecológicos y genéticos, y el avanzado conocimiento en su taxonomía, conspicuidad, abundancia y la facilidad de recolección e identificación en sus ambientes naturales, han contribuido a que se les considere como indicadores del estado de los hábitats y su riqueza (Llorente *et al.* 1993). La importancia y la diversidad de insectos en el Neotrópico sugieren que ellos son un buen modelo para conocer sobre los procesos de la diversificación biológica (DeVries & Walla 2001), ocupando una posición central en estudios enfocados a la diversidad de comunidades y conservación de hábitats.

En esta investigación se propone evaluar por primera vez, en ecosistemas altoandinos, como se afecta la composición y estructura espacio-temporal de la comunidad de mariposas diurnas bajo la influencia de un edificio volcánico activo.

ANTECEDENTES

Se han desarrollado varios estudios que tienen como objeto de investigación a las mariposas, desde la elaboración de sus inventarios hasta el conocimiento de su ecología. Brown (1979) empleó estos insectos para caracterizar áreas de importancia biótica. En 1994, Salazar y Schmidt-Mumm realizaron el primer estudio sobre la fauna del santuario con recolecciones de mariposas en las inmediaciones del volcán Galeras (Salazar 1997). Andrade & Amat (1996), presentaron una reseña sobre la fauna de mariposas de alta montaña a nivel de inventario, mientras Fagua (1996) informó sobre la comunidad de mariposas y la arthropofauna asociada con el suelo de tres tipos de vegetación de la serranía de Tarairá y confirmó la efectividad de las mariposas como bioindicadores del tipo de hábitat, además de resaltar el bajo número de registros en una época lluviosa.

Andrade (1994) en el Parque Ucumarí estudió la distribución local y estacional de mariposas de acuerdo a parámetros ambientales y altitudinales y DeVries y colaboradores (1997), en un bosque lluvioso del Amazonas, observaron la distribución en el espacio y el tiempo de un grupo de mariposas frugívoras, encontrando que la abundancia de individuos presentó un modelo de distribución lognormal. Fagua (1999) estudió la variación altitudinal de la riqueza, diversidad, frecuencia de observación y estructura de mariposas y hormigas en un gradiente altitudinal en la cuenca del río Gazaunta y en el mismo año, Fagua y colaboradores (1999) compararon la biodiversidad y similitud de mariposas en ambientes con diferentes grados de intervención en la cuenca del río Pato (Caquetá). DeVries & Walla (2001), en el Amazonas, estudiaron la diversidad y estructura de una comunidad de mariposas frugívoras en el neotrópico, encontrando que las interacciones temporales afectaron fuertemente la diversidad de especies en la dimensión vertical y horizontal. Tobar y colaboradores (2002) realizaron un estudio de diversidad de mariposas en la cuenca del río El Roble donde los valores más altos de riqueza y abundancia se obtuvieron durante el periodo seco de su muestreo. Acosta & Rivadeneira (2003) evaluaron la variación de la diversidad de mariposas según gradientes altitudinales en el SFF Galeras, encontrando un predominio de especies pertenecientes a la familia Lycaenidae y subfamilia Satyrinae, siendo esta última la que presenta una amplia distribución altitudinal.

Fermon y colaboradores (2005) compararon la estratificación vertical de mariposas diurnas en dos bosques de la isla Sulawesi en Indonesia. Los resultados arrojaron que la estratificación vertical fue bien marcada en el bosque natural, mientras que en el bosque altamente intervenido no se diferenció dicha estratificación. Solarte (2005) realiza un estudio sobre la diversidad y estructura espaciotemporal de la comunidad de mariposas diurnas en la Reserva Natural Río Nambí, donde la

comunidad estudiada no se distribuye al azar en el tiempo y el espacio; y la mayor riqueza, dominancia y equidad correspondió al sotobosque.

En 2006, Molleman y colaboradores estudiaron modelos verticales y temporales de la biodiversidad de mariposas frugívoras en un bosque tropical en Uganda, encontrando que un 14% de la riqueza se hallaba en dosel, mientras que el 68% de ésta se ubicaba en sotobosque y que la variación temporal fue amplia y no mostró un claro modelo en el tiempo. Molina & León (2006) estudiaron los patrones de distribución y abundancia de la familia Papilionidae en un bosque fragmentado de México. Relacionaron los datos de abundancia y ocupación local con datos de distribución nacional, movilidad y especialización ecológica, encontrando que la movilidad no ejerció influencia alguna sobre la distribución nacional o local ni sobre la abundancia local. Palacios & Constantino (2006) estudiaron la composición y estructura de mariposas diurnas en un rango altitudinal en la reserva El Pangan, encontrando diferencias significativas en cuanto a la composición y estructura de esa comunidad en dos altitudes de su estudio; además que la influencia de variables climáticas (humedad relativa y temperatura) no fue significativa estadísticamente en relación a la estructura y composición de la comunidad de Lepidópteros diurnos.

En algunos estudios se estiman los daños que la actividad volcánica ha causado en la población humana ubicada en los límites del Santuario (Martínez *et al.* 1994, INGEOMINAS 1997, Chitan 2001, Delgado *et al.* 2002); algunos reportes del estado de la vegetación (Salazar 1984, Erazo *et al.* 1991, Bedoya & Morillo 2001, Vela 2004) y otras investigaciones se han enfocado en el estudio de su fauna (Calderón 1998, Gutiérrez & Rojas 2001, Narváez & Narváez 2002, Córdoba *et al.* 1995) y su conservación (López de Viles 1994, 2004). Sin embargo ningún estudio relaciona la influencia volcánica con el estado de los organismos.

Se tiene referencia de los efectos y consecuencias que tuvo la erupción del Monte St. Helens (Washington, EEUU) en 1980 sobre las propiedades biológicas (Adams 1994, Karciva *et al.* 1994), la vegetación (Del Moral & Jones 2002, Alien & Crisafulli 1994, Andersen & MacMahon 1994, Braatne 1994, McKee & Greenc 1994) y varios grupos faunísticos, tales como abejas (Johansen *et al.* 1981), mariposas (Pyle 1984), avispas y hormigas (Akre *et al.* 1981, Muscari 1994); insectos de dosel (Marske *et al.* 2007), insectos acuáticos (Anderson & Meyerhoff 1994); artrópodos (Edwards & Sugg 1994), arañas (Crawford 1994); pequeños mamíferos y herpetofauna (MacMahon & Crisafulli 1994), siendo la ceniza el principal elemento de impacto ambiental.

1. MARCO TEÓRICO

1.1 CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LAS MARIPOSAS ALTOANDINAS

En la alta montaña de la región norte de los Andes se han llevado a cabo complejos procesos de radiación adaptativa en lo que concierne a la fauna de mariposas diurnas. Los principales factores de selección son la temperatura atmosférica y la radiación solar, con considerables variaciones diurnas, la luz, el viento, los factores microclimáticos, en especial la humedad y las fuentes alimenticias suministradas por las plantas, exigen un gran número de respuestas biológicas de los insectos de gran altitud frente a tales factores restrictivos (Andrade & Amat 1996). En las regiones de alta montaña las mariposas diurnas están representadas principalmente por especies de las familias Hesperidae, Pieridae, Nymphalidae y Lycaenidae (Andrade 1990). La presencia de éstas familias y en especial de algunos grupos como la subfamilia Satyrinae (Nymphalidae), y Coliadinae (Pieridae), es el resultado de respuestas adaptativas frente a factores restrictivos encontrados en zonas altas como la baja intensidad lumínica y presión atmosférica reducida. Dichas respuestas son: termorregulación, melanismo alar y reducción en la talla corporal (Andrade & Amat 1996).

La termorregulación es una característica crucial de la biología de las mariposas, porque su fecundidad puede relacionarse directamente con la temperatura del cuerpo. Algo tan importante como buscar alimento, pareja y el sitio de oviposición, y evitar los predadores, dependen del vuelo constante o intermitente y el vuelo requiere del mantenimiento de una elevada temperatura muscular (Heinrich 1987). Clench (1966) clasifica cuatro tipos de comportamiento de termorregulación en mariposas: calentamiento dorsal (común en Papilionidae, Nymphalidae y la subfamilia Danainae), calentamiento lateral (común en muchos licénidos y en la subfamilia Coliadinae de los píeridos), calentamiento del cuerpo con la hipótesis de “reflectance basking” donde las alas actúan como paneles reflectantes que enfocan el calor por encima del cuerpo de mariposas con alas generalmente blancas o de colores claros y “grouns hugging” que se refiere a que las mariposas se arriman ellas mismas al substrato caliente (Heinrich 1987).

El mecanismo de termorregulación es observado en especies altoandinas, en su mayoría pertenecientes a la familia Pieridae; a grandes altitudes la talla corporal reducida permite un calentamiento rápido y una menor pérdida de calor (Heinrich 1987). Blau (1981) propone que ambientes fríos con un sol variable promueve el tamaño de cuerpo pequeño en las mariposas, porque éste permite que los

individuos se calienten rápidamente y utilicen los breves intervalos durante los cuales las condiciones termales sean favorables.

En la termorregulación están relacionados el tamaño del cuerpo, el vuelo y la temperatura torácica, donde mariposas con baja masa muscular, cuerpo largo y esbelto tienen vuelo bajo y una baja temperatura torácica. Modelos de vuelo lento y regular aparentemente resultan de la combinación de baja masa muscular y baja temperatura torácica. En contraste, las mariposas con elevada masa muscular, cuerpo corto y robusto son rápidas, con vuelo irregular y alta temperatura torácica (Chai & Srygley 1986).

En especies del género *Colias* la melanización de la porción basal de la parte ventral de las alas acelera significativamente su calentamiento (Watt 1968) y estas especies a elevadas altitudes tienen mayor melanización que las de elevaciones bajas entre especies y entre la misma especie (Watt 1969); por ejemplo *C. meadii* a elevadas elevaciones (>2.200m), los individuos oscuros viajan a mayores distancias por día que las claras (147m vs. 109m) presumiblemente por una ventaja térmica (Heinrich 1987).

Dentro de la familia Nymphalidae, la subfamilia Satyrinae se enriquece en las montañas Andinas (Viloria 2002) por lo que la coloración opaca de sus alas está relacionada con la termorregulación, junto con las condiciones óptimas de humedad que hacen que sean los grupos más comunes en estos hábitat (Tobar 2002). Estas poblaciones se ven favorecidos dadas las características de la vegetación, rica en especies de *Chusquea* (Poaceae), *Selaginella* y briofitos, sus hospederos más frecuentes (Fagua 1999).

Dentro de esta subfamilia, las mariposas de los géneros *Pedaliodes* y *Lymanopoda* fueron consideradas generalistas, lo que está relacionado con el tipo de estrategia defensiva de las plantas de alta montaña, que presentan altas tasas de producción de biomasa comparativamente menores que las de zonas menores pero con gran acumulación de reductores de la digestibilidad (fenoles, taninos y cristales de sílice) factor que fomentaría la diversificación de grupos generalistas, más aptos en el consumo de tales plantas. La disminución de Ithomiinae, se explica por su alta especificidad en las plantas nutricias y hospederas las cuales son muy diversificadas solo a bajas altitudes (Fagua 1999)

1.2 GREMIOS TRÓFICOS

Vargas *et al.* (1992), con base en el tipo de sustrato de alimentación, clasificó las preferencias de las mariposas diurnas en tres gremios: 1) nectarívoras, que obtienen recursos a partir del néctar de las flores para la obtención de carbohidratos y agua (Murphy *et al.* 1993); 2) hidrófilas, que toman sus nutrimentos principalmente en la arena húmeda o charcos, obteniendo agua, detritos y sales (Rydon 1964) y 3) acimófagas, que llegan a frutos en estado de fermentación, excretas de algunos vertebrados (principalmente, aves y mamíferos), carroña y otro tipo de materia orgánica en descomposición. No obstante, hay especies que pueden pertenecer a más de un gremio, dependiendo de la zona geográfica que habitan y las condiciones ambientales. Es complejo asignar a una especie dentro de uno o más gremios al considerar que existen diversas variables que influyen en su conducta y preferencia alimentaria, entre ellas la abundancia y disponibilidad del recurso (según sea la época del año), los requerimientos nutricionales para cada sexo, y la capacidad que presentan las especies para acudir a uno más sustratos (Hernández *et al.* 2008).

Este mismo autor considera que la familia Nymphalidae presenta la mayor variedad de hábitos alimentarios, pues es la única en que todos los gremios y subgremios se representan; se considera que las especies son eurípagas, es decir, son capaces de aprovechar uno o más sustratos para alimentarse (Hernández *et al.* 2008).

Sin embargo, un gremio no se determina únicamente por el tipo de alimentación. Un gremio es definido como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos de manera similar. Este término agrupa las especies sin tener en cuenta la posición taxonómica, sino la coincidencia significativa en su nicho. Por otro lado, muchos estudios definen un gremio como un grupo de especies (usualmente dentro de un taxón) que habitan un cierto microhábitat (Simberloff & Dayan 1991). Por ejemplo, Sedgwick & Knopf (1987) definen como un gremio a un grupo de aves que dependen directamente del estrato herbáceo-arbustivo de la vegetación para forrajeo, anidamiento, o ambos. De igual manera, Cruz (1987), estudió los efectos del cambio del microhábitat sobre la avifauna de una plantación de caoba Neotropical, dividiéndola en gremios de acuerdo a la altura de la vegetación, concluyendo que la eliminación o reducción de la vegetación del sotobosque, probablemente podría causar disminución de los miembros del gremio de sotobosque. El recurso aquí, de hecho, es el microhábitat.

La complicación de la agrupación de las especies en gremios es que la categorización de un recurso puede convertirse en algo impreciso; por ejemplo, las

semillas son un recurso para una variedad de consumidores del desierto. ¿Es una clase de recurso todas las semillas del área? ¿Semillas de algunas especies particulares de plantas? ¿Semillas de un tamaño en particular? Claramente ninguna de éstas podría ser la clase de recurso apropiado, dependiendo esto del marco del investigador de referencia. De la misma forma, se vuelve mucho más difícil el ejercicio, si se define un gremio con base a los recursos compartidos, en el caso de omnivoría o un cambio de la dieta, oportuna o regularmente (Simberloff & Dayan 1991).

1.3 EFECTOS FÍSICOS Y BIOLÓGICOS SOBRE LA COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MARIPOSAS

Una de las tareas y objetivos principales de la ecología de comunidades es detectar modelos de diversidad en sistemas naturales, describir su variación en el tiempo y el espacio (DeVries & Walla 2001), y sintetizar las funciones de los factores físicos y biológicos que determinan la abundancia de especies y la distribución dentro y entre comunidades naturales (Araujo 1996).

A pesar de que las condiciones históricas y biogeográficas son factores muy importantes en la estructura de comunidades (Slansky 1972, Ricklefs 1987), los factores locales también afectan a la diversidad y distribución de las mariposas (Viejo 1985). Muchos estudios han demostrado que las comunidades de mariposas tropicales responden a los factores físicos y estructurales del hábitat, tales como la topografía, la estratificación, las brechas, los bordes, la urbanización, las perturbaciones del hábitat (Ruszczyk 1986, Raguso & Llorente 1990), el tamaño de la zona, los lugares de percheo, la temperatura, la luz y la humedad. También son importantes para los adultos los factores biológicos, incluyendo la disponibilidad de plantas nutricias y de oviposición, depredadores (Araujo 1996), competencia intra e interespecífica, dinámica poblacional, conectividad, heterogeneidad del hábitat, entre otras (Daily & Ehrlich 1996).

Cambios en los ecosistemas de origen antrópico o natural generan cambios en dichos factores físicos y biológicos, los cuales pueden estar incidiendo en la composición, abundancia y la riqueza de especies de mariposas, lo que se manifiesta en la composición de lepidópteros haciendo que ciertas especies incrementen su abundancia por la aparición de otras especies de mariposas, especialmente generalistas (DeVries *et al.* 1997).

Entre los factores físicos, Palanca (1987) explica, que la humedad relativa parece ser un factor sobresaliente desde un principio de la vida del imago. La

temperatura, en cambio, podría tener mayor importancia en el transcurso de las otras fases del desarrollo, a causa del comportamiento sedentario de huevos, orugas y crisálidas (Palacios & Constantino 2006). En cuanto a la precipitación, se ha demostrado que la riqueza de especies de plantas de tierras bajas está correlacionada con este factor y lo mismo ocurre probablemente con las mariposas, donde los datos son mínimos, pero áreas con menos que 1500 mm anuales de precipitación tienen un número menor de especies de mariposas que en áreas lluviosas (Robbins & Opler 1997). Mientras que para la intensidad lumínica, se explica que, para especies de ambientes soleados, cambios drásticos en la intensidad de la luz pueden actuar como una barrera de hábitat, mientras que los bordes, las brechas y el dosel pueden ser tratados como un área abierta continua. Otras especies, sin embargo, siguen estando restringidas a ambientes sombreados (Araujo 1996).

Entre los factores biológicos, los ecólogos comprobaron que la complejidad del hábitat es un factor importante para la estructura de las comunidades locales. Hábitats que son estructuralmente más complejos y heterogéneos ofrecen más nichos y, por lo tanto, soportan un mayor número de especies: heterogeneidad espacial (Araujo 1996). La heterogeneidad del hábitat en términos de diversidad de plantas y cobertura vegetal contribuyen significativamente a la explicación de la variación de la diversidad de mariposas (Steffan-Dewenter & Tscharrntke 2000). La distribución de las poblaciones de mariposas, está afectada por una serie de factores ecológicos complejos que la limitan, entre los que se cuenta la vegetación, atendiendo que entre sus elementos florísticos se encuentran los recursos nutricionales de la fase larval y adulta (Tobar 2004).

1.4 EFECTOS DE LA ACTIVIDAD Y CONDICIONES VOLCÁNICAS SOBRE LA BIOTA

Las erupciones volcánicas presentan una de las perturbaciones más severas sobre la tierra (Evans 2006). Puede alterar la densidad, biomasa o la distribución espacial de la biota, afectar la disponibilidad de recursos y producir cambios en el ambiente físico (Walker & del Moral 2003). El impacto de la actividad volcánica puede ser muy variable. Puede cubrir completamente paisajes con acumulaciones de lava o provocar mortalidades localizadas de la vegetación como consecuencia de una caída leve de ceniza (Scatena 2002).

Las propiedades de cada erupción, el clima, la distancia al punto de emisión y las propias características de la vegetación afectan a la habilidad de las plantas para sobrevivir a un evento de este tipo. La temperatura de las lavas y gases emitidos, su composición química, la potencia del recubrimiento, la dureza de la nueva

superficie y la fuerza del agua y del viento, son condicionantes de la resistencia de las especies vegetales, y factores que afectan a su supervivencia (Dale *et al.* 2005). Factores topográficos locales y formaciones boscosas con un determinado tipo de ramaje, favorecen o dificultan la acumulación de ceniza, la vegetación herbácea del sotobosque se ve menos afectada por la caída de piroclastos que la que se encuentra al aire libre (González 2006).

En el interior de un volcán, el magma contiene gases disueltos, los cuales antes, durante y después de la erupción escapan hacia la atmósfera, evento denominado Emisión de Gases Volcánicos y su salida puede ser del cráter principal o fumarolas. Las emanaciones gaseosas de los volcanes están constituidas en su mayoría por agua, dióxido de azufre, dióxido de carbono, ácido sulfhídrico, ácido clorhídrico y ácido fluorhídrico (Cenapred 2001). Su efecto nocivo sobre las personas o la vegetación dependerá del tipo de gas, su concentración y su distancia con respecto al cráter. Los gases más letales son los compuestos de flúor y dióxido de carbono, este último por ser más denso que el aire puede acumularse en depresiones topográficas con concentraciones que puede asfixiar a cualquier persona o animal que se encuentre en dicha área (Gil 2008).

Elevadas concentraciones de CO₂ pueden afectar la interacción de herbivoría planta-insecto, principalmente debido a cambios en la calidad nutricional de las hojas. Existen dos factores que pueden explicar dicha afectación, primero, una reducción de la abundancia, cambios en la composición de comunidades vegetales, o la pérdida de plantas hospederas puede disminuir la población de insectos especialistas (Goverde *et al.* 2002); segundo, cambios en la química de las hojas, tal como disminución del nitrógeno foliar e incrementos de carbohidratos y polifenoles a elevadas concentraciones de CO₂ (Korner & Miglietta 1994), pueden retrasar el desarrollo y afectar el funcionamiento de los insectos. Al elevarse la concentración de los carbohidratos foliares totales no estructurales (TNC) pueden incrementarse las reservas de grasa en los insectos, y consecuentemente esto puede afectar la longevidad y fecundidad de los imagos con un incremento en la producción de huevos de las hembras (Goverde *et al.* 1999).

En cuanto a la ceniza, ésta es vista como potencialmente letal para los insectos, y puede disminuir las poblaciones de mariposas y polillas a nivel local y temporal; es químicamente similar a la dacita (roca ígnea volcánica con alto contenido de hierro), relativamente inerte, pero las partículas son filosas y abrasivas (Pyle 1984). En estudios realizados en el laboratorio se encontró que la mortalidad por ceniza es causada por abrasión en el cerumen epicuticular y de la cutícula del cuerpo de los insectos, causando pérdida de agua, y desecación por las propiedades de absorción de la ceniza (Brown & Hussain 1981). Estos mismos

autores pensaron que la ingestión o inhalación de ceniza no es probablemente letal, aunque Edwards & Schwartz (1981) sugirieron que tanto la obstrucción de las valvas espiraculares y la acumulación de ceniza en el intestino son factores que contribuyen a la mortalidad de insectos.

Después de una erupción, y en un periodo de tiempo, se lleva a cabo una recuperación de la vegetación. Esta puede producirse a partir de las especies que existían antes del evento, o con especies nuevas procedentes de áreas alejadas del espacio afectado. En este último caso puede producirse una sustitución, al menos parcial, de las especies tradicionales por otras. Esto lleva a que después de un tiempo unas especies son sustituidas por otras. Las plantas, en el primer año de rebrote, es posible que tengan una menor altura, hasta un 75 % menor (Dale *et al.* 2005), así como una floración más pobre (González 2006).

Por otro lado, la recuperación de las poblaciones de mariposas está conectada con dos factores: la recuperación de las plantas y el potencial de dispersión. De hecho, los ecosistemas de regiones volcánicas pueden incluir organismos preadaptados para la supervivencia y recuperación después de un evento volcánico (Pyle 1984).

1.5 DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LAS COMUNIDADES DE MARIPOSAS

Muchas especies de plantas y animales muestran distribuciones no debidas al azar en el tiempo y el espacio (DeVries *et al.* 1997, Solarte 2005, DeVries & Walla 2001, DeVries *et al.* 1999, Tobar *et al.* 2002, Araujo 1996, Raguso & Gloster 1993). La estratificación vertical de los bosques tropicales explica, en parte, la compleja estructura de las comunidades de animales que en ellos viven, y los variados gradientes horizontales señalan condiciones ambientales diferentes donde las comunidades animales sobreviven (Solarte 2005)

No existe un factor simple que explique la correlación entre la riqueza de especies y hábitats (en sus componentes verticales y horizontales); los patrones percibidos dentro de una comunidad dependen de complejos factores que interactúan. 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 se considera como la estructura de una comunidad (Gilbert 1984).

1.5.1 Estructura vertical. Muchas especies de plantas y animales en bosques tropicales exhiben distribución estratificada entre dosel y sotobosque (Longino & Nadkarni 1990, Mallet & Gilbert 1995, DeVries *et al.* 1997), y tal estratificación vertical es de gran importancia para estimar la diversidad. Aunque la estratificación vertical es un componente significativo de la diversidad, esto casi nunca se direcciona o se mide directamente. Dado el reciente surgimiento del interés en la documentación de la biota del dosel (DeVries *et al.* 1999), pocas investigaciones miden la diversidad de especies simultáneamente, tanto en dosel como en sotobosque a través del tiempo (Basset *et al.* 1992, DeVries *et al.* 1997).

Según DeVries & Walla (2001) en las comunidades de mariposas tropicales, la abundancia y riqueza en el dosel incrementa durante el comienzo de la época lluviosa mientras en sotobosque la abundancia decrece simultáneamente. Varios factores pueden ayudar a explicar esta inversión temporal y esta contribución de la variación en la diversidad espacial y temporal. Primero, varias mariposas pasan por migraciones estacionales y así contribuyen al incremento de la abundancia en el dosel. Segundo las pequeñas entradas de sol, que son típicas en este periodo, pueden haber sido suficientes para disparar la actividad de las mariposas en el dosel, pero no en la sombra del sotobosque. Tercero, el cebo empleado (frutas fermentadas) puede haber causado una atracción diferencial de las mariposas del dosel y sotobosque. Las dos primeras, corresponden a la historia natural de las mariposas; la tercera debe probarse al sitio donde se realiza el estudio.

La estratificación vertical en las mariposas puede deberse a la localización de los hábitats para oviposición (Fermon *et al.* 2001); diferencias en el microclima: viento, temperatura y especialmente intensidad de luz (DeVries *et al.* 1997, 1999); y/o por variaciones en la estructura vegetal y la presión por predación (Fermon *et al.* 2005).

Por ejemplo, algunas especies del sotobosque no pueden migrar utilizando áreas abiertas o iluminadas, debido a los cambios microclimáticos, tales como el aumento en la intensidad lumínica, penetración del viento y fluctuación de humedad y temperatura del aire, ya que tienen efectos adversos en las especies del interior del bosque (Tobar 2004).

Dentro de la fisionomía de las mariposas, el patrón de coloración también es clave en esta dimensión. 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 calentarse; es así, que el color oscuro

retiene mejor la irradiación solar, especialmente en aquellos lugares donde el brillo solar es mínimo (Solarte 2005).

Generalmente, individuos de las subfamilias Charaxinae y Nymphalinae se ubican principalmente en el dosel, e individuos de Brassolinae, Satyrinae y Morphinae habitan principalmente en el sotobosque. Esto sugiere que la filogenia puede, también, probar la importancia para entender la estratificación vertical en mariposas específicamente, y la estructura de las comunidades de insectos del bosque tropical, en general (DeVries & Walla 2001).

1.5.2 Estructura horizontal (gradiente altitudinal). La composición y estructura de las comunidades en un ecosistema presenta variaciones a lo largo de gradientes altitudinales. El aumento de la altitud en ecosistemas naturales se refleja en cambios en la composición natural de las especies de artrópodos (Camero & Calderón 2007). En cuanto a la estructura, existen modelos con capacidad de predicción de los patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes altitudinales (Terborgh 1971, Camero 2003), los cuales están basados principalmente en la interacción de las especies con variables físicas como temperatura y humedad, así como con variables biológicas como disponibilidad de recursos, coexistencia o discontinuidades en el hábitat. Las mariposas presentan una alta especificidad hacia las plantas de las cuales se alimentan y están estratificadas en cuanto a gradientes de luz, viento, humedad y temperatura (Camero & Calderón 2007).

Los estudios en gradientes con comunidades de mariposas, muestran que la diversidad disminuye hacia las zonas de mayor altitud a la vez que aumenta el porcentaje de exclusividad y endemismo; además, la tendencia general de la riqueza es a disminuir con el aumento del gradiente altitudinal, aunque cada familia muestra una tasa independiente de disminución de la riqueza (Andrade 2002).

Es así, que las comunidades de altitudes bajas se caracterizan por tener riquezas e índices de diversidad comparativamente más altos y una baja dominancia, mientras que las comunidades de zonas más altas presentan mayor dominancia, menor riqueza, menor diversidad y una frecuencia de individuos más alta (Fagua 1999, Acosta & Rivadeneira 2003, Palacios & Constantino 2006).

Al menos cuatro causas han sido sugeridas para la correlación inversa entre la riqueza, la diversidad y la altitud: reducción del área del hábitat a altas elevaciones, reducción de la diversidad del recurso, el cada vez más desfavorable

ambiente, y/o la reducción de la productividad primaria a elevadas altitudes (Lawton *et al.* 1987); esto último ya que al ser la mayoría de las mariposas fitófagos especialistas, es de esperar que a mayor diversidad de recursos para las larvas, mayor sea la riqueza en las comunidades de mariposas (Fagua 1999, Camero & Calderón 2007). En adición a esto, otros procesos (competencia, predación, tiempo de evolución, entre otros) también pueden influenciar la riqueza de especies (Lawton *et al.* 1987).

Otros estudios (Sánchez-Rodríguez y Baz 1995), sin embargo han concluido que la riqueza de especies tiene su máximo en elevaciones medias, menos que en las bajas. Muchos procesos distintos han sido propuestos para explicar los máximos en elevaciones medias: disturbios ocasionados por actividades humanas en bajas elevaciones (Wolda 1987), el cada vez más desfavorable ambiente tanto a altas como a bajas altitudes (Gagne 1979), e incluso regímenes de muestreo a corto o largo plazo (Wolda 1987).

Sánchez-Rodríguez & Baz (1995) encontraron una mayor proporción de mariposas generalistas a grandes niveles altitudinales, lo cual lo relaciona con el tipo de estrategia defensiva de las plantas de media y alta montaña, las cuales presentan tasas de producción de biomasa comparativamente menores que las plantas de zonas más bajas pero con gran acumulación de reductores de digestibilidad como fenoles, taninos, cristales entre otros, factor que fomenta la diversificación de grupos generalistas más aptos al consumo de tales plantas.

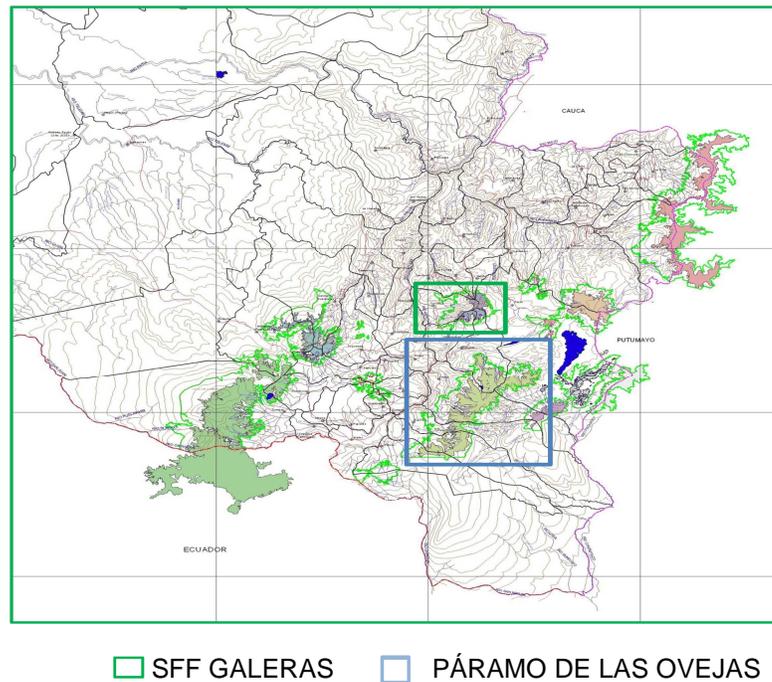
1.5.3 Estructura temporal. Se han documentado varios resultados sobre fluctuaciones temporales en comunidades de mariposas diurnas neotropicales (Tobar *et al.* 2002, DeVries & Walla 2001, DeVries *et al.* 1997, DeVries *et al.* 1999). Por un lado, DeVries & Walla (2001), DeVries *et al.* (1997) y DeVries *et al.* (1999), señalan que la riqueza de especies y la abundancia disminuyen durante los meses secos, y se elevan durante los meses lluviosos, siendo esto, una situación típica en las comunidades de insectos tropicales; mientras que Tobar (2002), Solarte (2005); Concha & Parra (2006) y Camero & Calderón (2007) señalan lo contrario, encontrando que la mayor riqueza y abundancia de especies se presentó en la época seca; siendo probable que la época de menos lluvia presente condiciones más favorables para los adultos de algunas especies (Solarte 2005).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo fue realizado en dos áreas de estudio: la primera localidad correspondió al Santuario de Flora y Fauna Galeras (SFF Galeras), un área ubicada en un edificio volcánico actualmente activo, en el sector Laguna Negra (GA) y la región del Páramo de Las Ovejas (separada geográficamente y sin tal influencia directa), en la vereda Las Piedras (PO) (Figura 1). En cada área de estudio se consideraron tres tipos de hábitat: bosque, subpáramo y páramo considerando un gradiente altitudinal. En el bosque se evaluaron el borde inferior y dos estratos verticales, sotobosque y dosel.

Figura 1. Ubicación general de las áreas de estudio. UDENAR, CORPONARIÑO 2007.

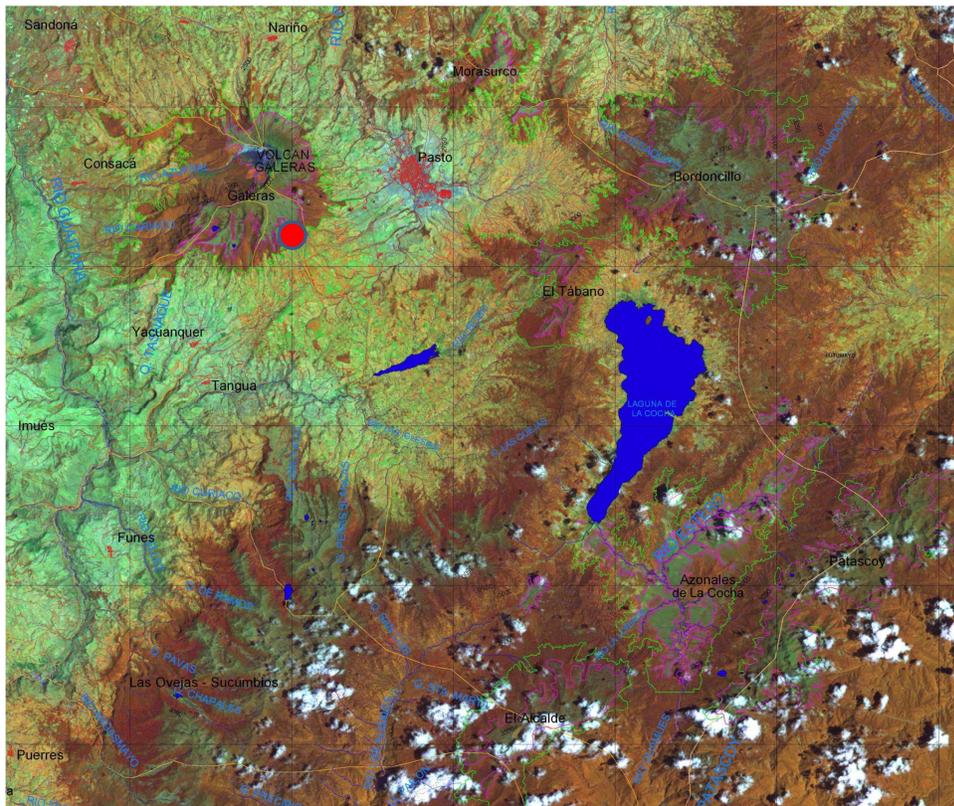


2.1.1 Santuario de Flora y Fauna Galeras. Hace parte del ramal centro oriental de la Cordillera Occidental de los Andes colombianos en el Nudo de los Pastos, extremo sur-occidental del departamento de Nariño, comprendiendo 8.886 hectáreas de ecosistemas de montaña. Está delimitado y tiene jurisdicción en los

municipios de Nariño, Pasto, Tangua, Yacuanquer, Consacá, Sandoná y La Florida (López 2005)

En esta área, el estudio se realizó específicamente en el sector Laguna Negra (Figura 2), situado a 12 km de la ciudad de Pasto, encontrándose entre los 3400 y 3950m, con coordenadas geográficas N 01°10'53.7'' W 77°20'2,4''. Como se observa en la figura 3, de acuerdo la estación más cercana de Obonuco (2800m), la precipitación promedio anual es de 784 mm, las lluvias disminuyen entre los meses de Junio a Agosto y presentan dos picos de precipitación, el primero de Marzo a Abril, y uno de mayor intensidad entre Octubre y Diciembre. La temperatura oscila entre 10 y 15°C; pudiendo reducirse a 3°C en las partes más altas, cambios de temperatura que afectan las condiciones de humedad relativa del ambiente, que puede oscilar entre un 50% y un 90% (Gutiérrez & Rojas 2001).

Figura 2. Ubicación geográfica del área con influencia volcánica: SFF Galeras, sector Laguna Negra. UDENAR, CORPONARIÑO 2007.



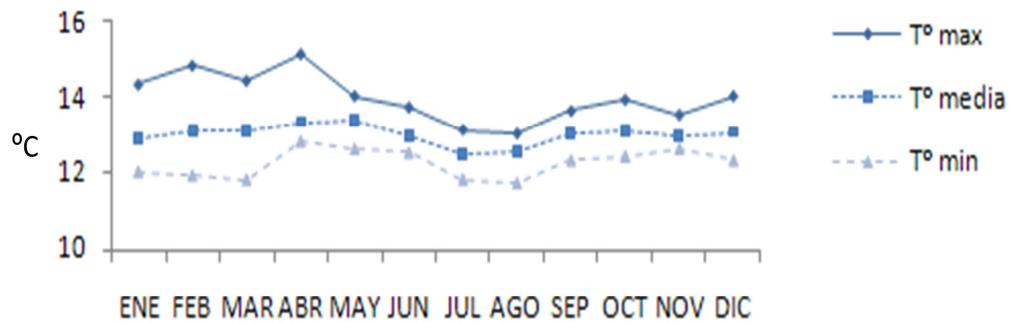
● Sector Laguna Negra, SFF Galeras

Figura 3. Condiciones climatológicas en el SFF Galeras según la estación de Obonuco: (A) precipitación medial anual, (B) comportamiento anual de la temperatura y (C) humedad relativa media. (Fuente este estudio).

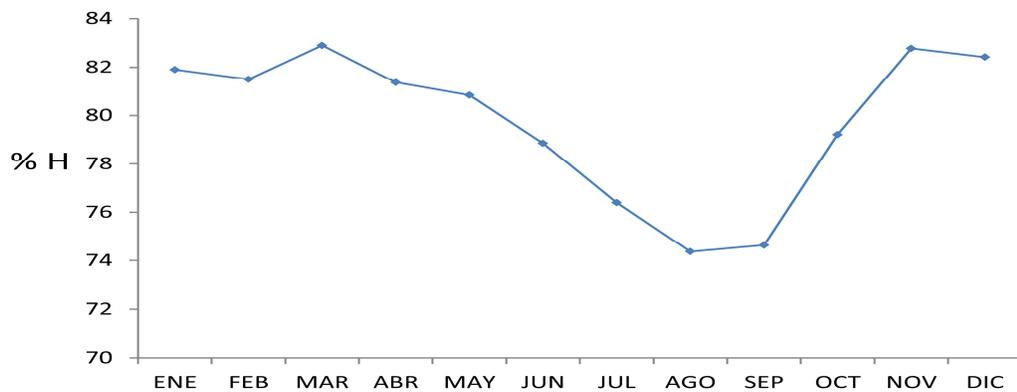
A



B



C



La topografía es irregular, de relieve fuertemente ondulado a quebrado, pendientes 3% - 25%, forma plana y ondulada, incisiones poco profundas y de relieve quebrado a muy escarpado, pendientes 25% -75% y mayores, incisiones profundas, fuertemente disectados, en alturas entre los 2.000 y 4.000 msnm (Solarte & Narváez 2007).

Otros estudios geomorfológicos para el área de interés se centran específicamente en la descripción de las geoformas existentes en el volcán Galeras. De este modo, Calvache (1997), citada por UAESPNN (1998), deduce que en el Galeras “la geomorfología está determinada por la actividad volcánica reciente, la que produce pendientes fuertes con valles pequeños excavados en las lavas y depósitos piroclásticos. Hacia la parte sur de la estructura volcánica, la morfología ha sido labrada por la acción glaciaria, dando como resultado valles en forma de “U”, de suaves pendientes. La forma actual del volcán es causada (además de la actividad volcánica), por la acción fluvial, especialmente del río Azufral, así como por la actividad glaciaria y la fluvio-glaciaria que han dejado sus huellas principalmente en las cabeceras de las quebradas Los Lirios, La Magdalena, La Gruta y Telpis (al Sur), y en los ríos Cariaco, (al sur-occidente), Barranco (al noroccidente) y Mijitayo (en el sector centro-oriental)” (Solarte & Narváez 2007).

Algunas de las condiciones generales que se presentan en los tres hábitats en los que se realizó este estudio son:

Páramo: Salazar (1984) manifestó que la presencia de los glaciares en la zona de páramo fue característico, en donde el modelado topográfico ha sido por morrenas, valles glaciares y lagunas, que en el volcán Galeras ocupan las regiones altas por encima de los 3.000 msnm (López 2005). Entre 3.600–3.950 m se despliega el páramo dominado por macollas de *Calamagrostis sp.*, *Espeletia sp.*, *Hipochoeris sp.*, y se pueden encontrar algunos parches extensos de *Hypericum sp.* En el sistema de Holdridge, se clasifica como Páramo Subandino (P-SA) (Salazar 1984).

En general se presenta una vegetación achaparrada con arbustos dispersos que nunca alcanzan alturas superiores a 1,50 m y es muy notable la presencia de frailejón (*Espeletia sp.*) que domina el paisaje (Figura 4). En la parte alta del volcán pueden encontrarse extensas áreas de páramo con bajas pendientes que ocupan varios kilómetros. En algunas áreas las depresiones del terreno forman pequeñas lagunas permanentes o temporales (Gutiérrez & Rojas 2001).

Figura 4. Fotografía de una área de páramo a los 3.600 – 3.750 m (Valle de Los Frailejones). (Fuente este estudio).



Subpáramo: la vegetación del subpáramo se presenta en la transición entre el bosque altoandino y el páramo, se encuentra dominado principalmente por arbustos y pequeños arbolitos achaparrados dispersos (Figura 5), de una altura máxima aproximada de 3m, con pajonales dispersos (*Calamagrostis sp.*). Este tipo de vegetación se presenta en zonas donde la pendiente es constante y ocupa una franja algo irregular dependiendo de la topografía del terreno, pero se encuentra aproximadamente entre 3.400 – 3.600m. (Gutierrez & Rojas 2001); se encuentran plantas de la familia Asteraceae (especies *Diplostephium*, *Pentacalia*, y *Gynoxys*) y Ericaceae (*Hypericum laricifolium*, *H. ruscoides*, *H. Juniperinum*; *Pernettya sp.*, *Vaccinium sp.*, *Bejaria sp.* y *Gaultheria sp.*) (Gil 2008).

Figura 5. Fotografía del subpáramo a 3.400 – 3.600m. (Fuente este estudio).



Bosque altoandino: localizado entre los 3.000 y 3.400 msnm en la cual se encuentra una zona de ecotono entre la vegetación cerrada de la media montaña y la abierta de la parte alta; se encuentran bosques dominados por “Encenillos” o “Encino” (*Weinmannia sp.*), mortiños (*Hesperomeles*), cletráceas (*Clethra*). Además, son comunes las fitocenosis con *Drymys granadensis* y los matorrales altos y bosques ralos con especies de *Gynoxys* y *Diplostephium* de la familia Asteraceae con *Valea estipularis*. En esta franja encontramos los bosques achaparrados, que consisten en comunidades vegetales compuestas por árboles entre los 4 y 10 m de altura, con predominio de amarillos (*Miconia sp.*), mortiños (*Hesperomeles sp.*), alisos (*Alnus jorulensis*) y canchos (*Brunellia tomentosa*) (Gil 2008). Este bosque se caracteriza por poseer un sotobosque muy denso (Figura 6) y con dominio de epifitas como bromelias, musgos y orquídeas (López 1994). Se clasifica como bh-M (Bosque Húmedo Montano) en el sistema de Holdridge (Salazar 1984)

Figura 6. Fotografía del bosque altoandino a 3.000 – 3.400 m. (Fuente este estudio).



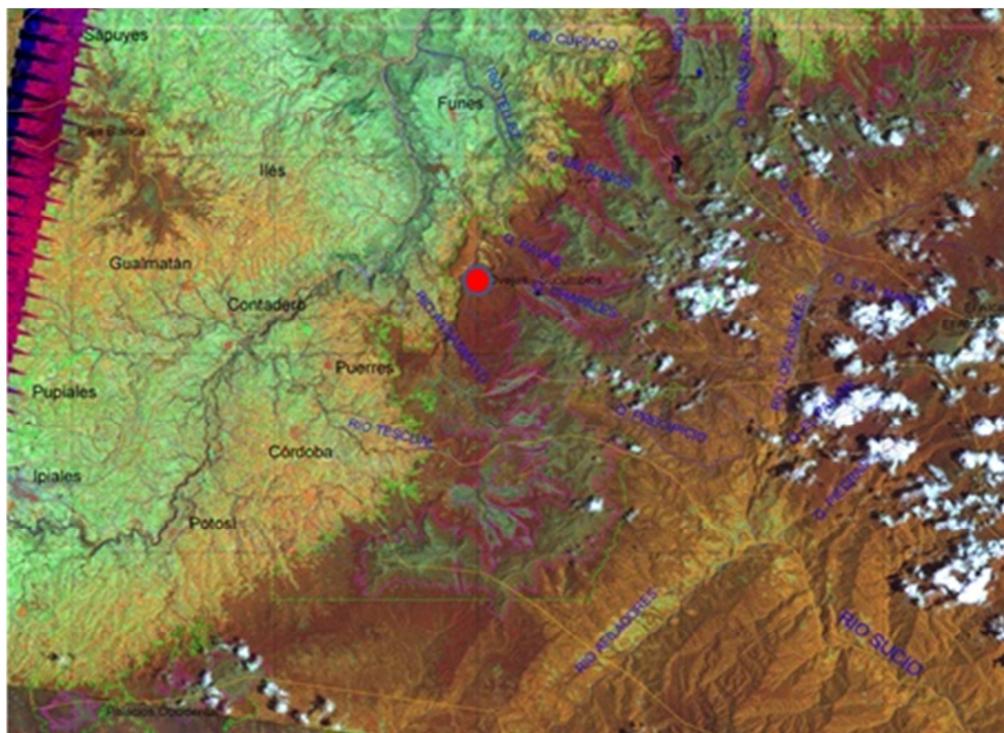
2.1.2 Páramo de Las Ovejas. Ubicado en la cima de la cordillera centro-oriental hacia el oriente de los andes e influenciado por las masas de aire húmedo provenientes de la Amazonía, especialmente hacia la vertiente oriental de la cordillera, formando parte del corredor de páramos denominado Ovejas–Sucumbíos–Palacios (Solarte & Narváez 2007)

Presenta una extensión de páramo (3.500 - 3.600 y 4.100 m.s.n.m.) conocido también como el páramo de gramíneas; predominan los frailejonales o rosetales con especies de *Espeletia*, los pajonales con especies de *Calamagrostis* y los chuscales de *Chusaquea tessellata*. Por su parte, el subpáramo (3.200 y 3.500 - 3.600 m.s.n.m.) se caracteriza por una vegetación arbustiva y de matorrales

dominado por especies de la familia Asteraceae; *Diplostephium*, *Pentacalia* y *Gynoxis*; Hypericaceae; *Hypericum*; y Ericaceae: *Pertenetia*, *Vaccinium*, *Bejaria* y *Gaultheria*. El bosque altoandino (3.000 y 3.200 m.s.n.m.) corresponde a una zona de ecotonía entre la vegetación cerrada de la media montaña y la abierta de la parte alta, las comunidades vegetales están dominadas por especies de *Weinmania* (encenillos), de *Herperomeles* (mortiños), de *Clethra* y de *Escallonia* (tibar, rodamonte) entre otras (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009).

En esta área, el sitio de este estudio se ubicó en la vereda Las Piedras (Figura 7) localizada en el municipio de Tangua, Departamento de Nariño, con las coordenadas geográficas: N 01°00'56.3" W 77°19'54.4", una zona que corresponde a una franja altitudinal entre los 3.200 a 4.000msnm (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009). Los páramos de la zona oriental, a la cual pertenece el páramo de Las Ovejas, son atmosféricamente más húmedos con precipitaciones superiores a 1000 mm, debido “al aprovisionamiento de condensación procedente de la selva amazónica; lugares donde la temperatura oscila entre los 6 °C y 10 °C, con una temperatura media inferior a 6 °C (Solarte & Narváez 2007).

Figura 7. Ubicación geográfica de la Vereda Las Piedras: Páramo de Las Ovejas. UDENAR, CORPONARIÑO 2007.



● Vereda Las Piedras, Páramo de Las Ovejas

Ésta área se caracteriza por presentar:

Frailejones: un área extensa de frailejónal, cuyas alturas oscilan entre 5 cm hasta 1,50 m, esta vegetación está conformada por las rosetas de *Espeletia pycnophylla* (Figura 8), *Puya spp.*, *Hypericum* y *Blechnum loxense* principalmente (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009).

Figura 8. Fotografía de áreas de frailejónal. (Fuente este estudio).



Pastizales-Pajonales: vegetación herbácea dominada por gramíneas en macollas. Se destacan especies de Poaceae (*Calamagrostis*), Cyperaceae y Blechnaceae (*Blechnum*) (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009).

Matorrales: vegetación arbustiva baja y herbácea que se entremezclan con el bosque altoandino, ocupando la misma franja altitudinal, con abundantes y extensos parches de arbustos de 1,5 a 3m de altura, dominados por especies de la familia Asteraceae, Ericaceae, Blechnaceae, Hypericaceae (Figura 9) (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009).

Figura 9. Fotografía de áreas de matorrales. (Fuente este estudio).



Vegetación Boscosa: a una altura aproximada de 3.200 m.s.n.m, se caracteriza por la presencia de árboles entre 6 a 25 metros de altura (Figura 10). Predominan especies de *Clusia*, *Hedyosmum* *Diplostephium* y *Weinmannia*, entre otros. Es una zona que presenta alto epifitismo de musgo, líquenes, helechos, orquídeas, bromelias y un alto porcentaje de hojarasca y materia orgánica en el suelo. Se caracteriza por ser una zona altamente conservada con un gran potencial hídrico debido a las lagunas con las que cuenta (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009).

Figura 10. Fotografía de las zonas de bosque altoandino. (Fuente este estudio).



2.2 TRABAJO DE CAMPO

Se realizó una visita a cada sitio de estudio para el reconocimiento del área. Posteriormente durante ocho meses (de Junio a Diciembre de 2009 y Febrero de 2010) se realizaron 10 salidas de campo, en época seca y época lluviosa. Cada muestreo de 7 días se distribuyó así: en los primeros tres días se realizó el muestreo en áreas de páramo y subpáramo mediante observación directa y captura manual con recorridos en transectos de longitud no definida entre las 8 a.m y 4 p.m. (Villarreal *et al.* 2006), con un esfuerzo de muestreo de 560 horas/día/individuo en cada localidad; y en interior de bosque se emplearon los métodos de captura para lepidópteros: observación, captura manual y ubicación de 30 trampas Van Someren-Rydon (Rydon 1964, DeVries 1987), dispuestas en pares (15 replicas): 15 en sotobosque y 15 en dosel, a una distancia entre pares de 50m (Solarte 2005), alternando tres tipos de cebos: fruta fermentada, pescado en descomposición y heces fecales de seres humanos (Tobar *et al.* 2002, Villarreal *et al.* 2006).

Los ejemplares colectados se sacrificaron mediante presión digital en el tórax, y se preservaron en sobres triangulares de papel glacine, anotando fecha y hora de captura, actividad realizada, condiciones del clima, colector y un código único preestablecido (Villareal *et al.* 2006). Los especímenes se depositaron en un recipiente hermético con naftalina para su transporte.

Diariamente se registraron datos de temperatura y humedad relativa, empleando un higrotermómetro, a cada hora, durante la jornada de muestreo; y se contó con información suministrada por el observatorio vulcanológico y sismológico de Pasto INGEOMINAS, sobre el registro diario de concentración de SO₂ y datos de precipitación diaria por parte del IDEAM.

2.3 TRABAJO DE LABORATORIO

2.3.1 Preparación y preservación del material. Se llevó el material colectado al Laboratorio de Entomología de la Universidad de Nariño y se lo situó en cámara húmeda para su ablandamiento (Andrade *et al.* 2007); se realizó el montaje en prensas de extensión y la correspondiente rotulación de etiquetas (DeVries 1987). Se guardaron los ejemplares en cajas Cornell estándar, una vez obtenido su registro fotográfico.

2.3.2 Identificación de ejemplares. La identificación taxonómica se realizó comparando directamente cada individuo con los ejemplares de la Colección de Entomología de la Universidad de Nariño y la Colección de referencia del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (MHN-ICN); con la colaboración de los especialistas: Tomasz Pyrcz del Zoological Museum of the Jagiellonian University, Polonia; Carlos Prieto, Ph. D. en biodiversidad y conservación; y Jean Francois Le Crom. También se emplearon guías y claves: De Vries (2000) y García *et al.* (2002), guía de campo Mariposas diurnas de la zona central cafetera colombiana (Valencia, *et al.* 2005), The butterflies of Venezuela (Neild 1996), Butterflies of South America (D'Abreu 1984), Mariposas del Bajo Río Caquetá y Apaporis (Amazonía Colombiana) (Pinzón 2006), Pieridae (Lepidóptera) de Nicaragua (Maes 2007), Santa María, alas y color (Andrade *et al.* 2007) y Claves para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera en Colombia (Andrade 1990). Se dejaron depositados los ejemplares en la Colección de Entomología de la Universidad de Nariño.

2.4 ANÁLISIS DE DATOS

Mediante las capturas e individuos observados se realizó una lista de especies y número de individuos registrados; para verificar la representatividad del muestreo, a partir de esta información, se analizó la riqueza mediante el programa estadístico EstimateS 8.0, a través de estimadores no paramétricos como Chao 1 que analiza la riqueza específica cuando se obtiene abundancia, Bootstrap el cual estima la riqueza de especies a partir de la proporción de muestras que contienen a cada especie y MMMeans cuya asíntota es muy similar a la producida a partir de los datos observados (Colwell & Coddington 1994, Moreno 2001, Cleary y Grill 2004, Villareal *et al.* 2004). Se realizó una comparación entre las curvas de acumulación observada y esperada (Rarefacción de Cole) mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Se realizó un análisis de la riqueza tanto en la dimensión espacial (entre las dos localidades y en cada localidad a nivel de hábitats) como en la temporal (épocas lluviosas y épocas secas, repartidas en cinco muestreos). En la primera dimensión, para comparar el comportamiento de la riqueza total y de las áreas de bosque, subpáramo y páramo entre los dos sitios de muestreo se empleó la prueba de Chi-cuadrado; y mediante una prueba Kruskal Wallis, que permite analizar más de dos muestras simultáneamente, se comparó la variación de la riqueza, a nivel del gradiente altitudinal para cada sitio. En la dimensión temporal, de la matriz del número de especies encontradas en cada muestreo (5) con siete repeticiones, se determinó la variación de la riqueza en el tiempo, empleando la prueba Kruskal Wallis y para determinar si existen diferencias al comparar cada muestreo entre los sitios, se empleó la prueba de Chi-cuadrado.

Para examinar la estructura de la comunidad de mariposas diurnas en los sitios evaluados y caracterizar sus patrones de abundancia, se comparó la curva de la distribución de la abundancia relativa con los modelos de uso más frecuente de Log-normal, Serie logarítmica, Serie geométrica y Barra partida (Magurran 2003) empleando el programa estadístico PAST 1.79. La categorización de las especies se obtuvo mediante la gráfica de rango de abundancias de cada comunidad. Para determinar si la distribución de la abundancia relativa de las dos localidades difiere, y realizar también la comparación entre hábitats se analizaron los datos mediante una prueba Kolmogorov-Smirnov (Solarte 2005) y para determinar su variación en el gradiente (bosque, subpáramo y páramo) en cada sitio se empleó la prueba Kruskal Wallis. Teniendo en cuenta las especies más representativas en abundancia entre bosque, subpáramo y páramo, para cada sitio, se determinó la existencia de patrones de movimiento poblacional local, empleando el coeficiente de correlación de Spearman r_s (Fermon *et al.* 2005).

Se empleó un Análisis de Correspondencia Simple para caracterizar cada ambiente con base en la presencia y abundancia de especies de las dos comunidades.

Se compararon los índices de diversidad de Shannon-Wiener y de equitatividad de Pielou (Magurran 2003, Moreno 2001) entre las comunidades estudiadas y entre las áreas boscosas y de subpáramo entre las dos localidades. Para obtener una mejor descripción del modelo de diversidad, además de estimar la riqueza de especies, se obtuvo el valor de complementariedad “la distinción o disimilitud” (Colwel & Coddington 1994).

Mediante el coeficiente de correlación de Spearman r_s se analizaron las variables ecológicas, riqueza y abundancia relativa con las variables ambientales, temperatura, porcentaje de humedad relativa, precipitación y concentración de SO_2 en la atmósfera.

Para las diferentes pruebas, se emplearon los programas estadísticos EstimateS 8.0.0, PAST 1.79 y STATGRAPHICS Plus 5.1 y NTSYSpc21.

3. RESULTADOS

En la etapa de muestreo fue evidente la bajísima operatividad de las trampas de atracción van Someren-Rydon debido a las condiciones ambientales propias de alta montaña, con bajas temperaturas y fuertes vientos durante todo el año, que hicieron que las trampas no se estabilizaran casi nunca para permitir el ingreso de las mariposas; otro factor relacionado fue la alta humedad relativa que hacía que por condensación permanecieran siempre húmedas y en combinación con la lluvia el cebo se perdiera diariamente, por lo cual no fue un atrayente efectivo. Por lo tanto, se obtuvo una escasa información después de aplicar dicha técnica, lo cual implicó dificultades insalvables para el análisis de la riqueza en la dimensión vertical del bosque. Por otro lado, las capturas mediante jameo y observación fueron efectivas considerando el número de individuos registrados, teniendo en cuenta que en ambientes altoandinos la ocurrencia es bastante baja.

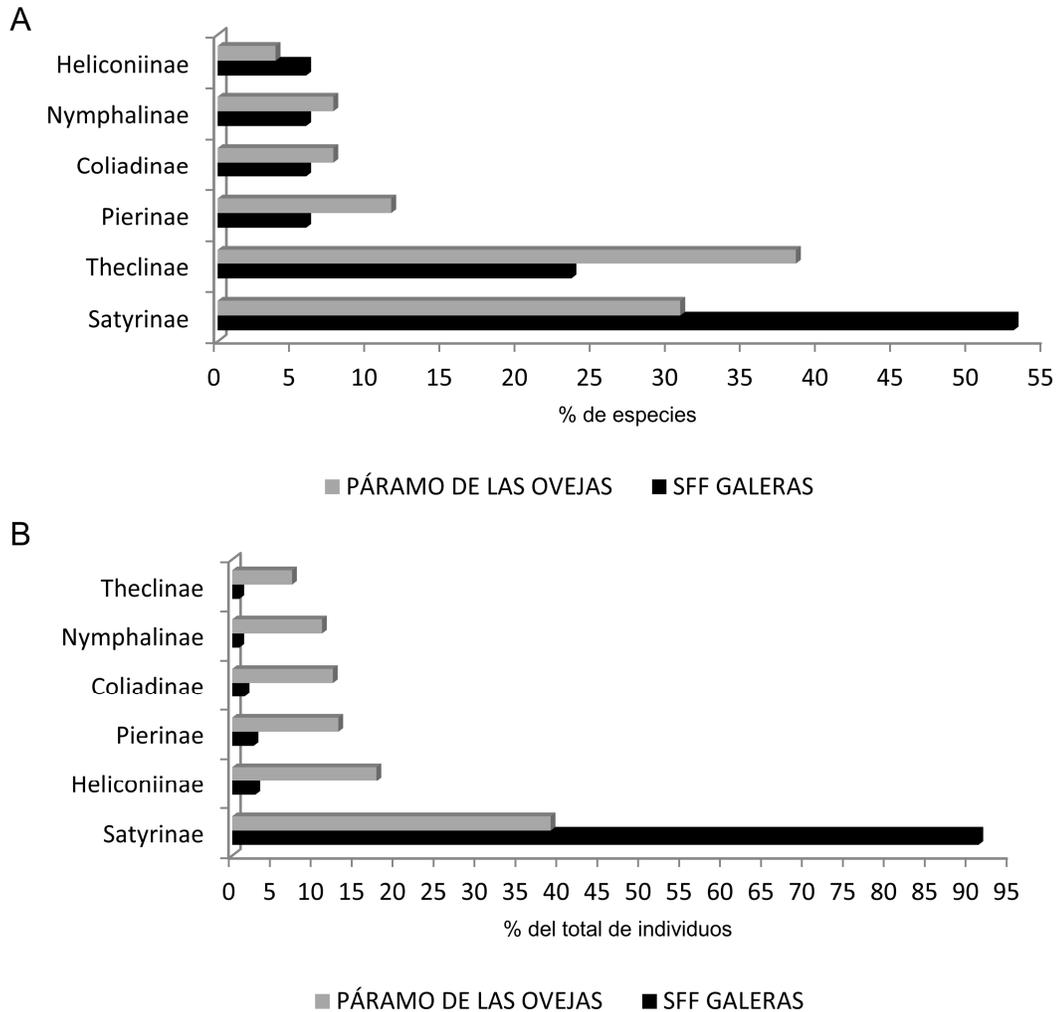
3.1 COMPOSICIÓN Y RIQUEZA

En la localidad del Páramo de Las Ovejas (PO) se registró 301 individuos, distribuidos en 26 especies y 14 géneros (Anexo A). La familia mejor representada en las muestras fue Nymphalidae (62.8%), seguida de Pieridae (29.9%) y Lycaenidae (7.31%). A pesar de la baja abundancia de este último grupo (Figura 11), la subfamilia Theclinae (Lycaenidae) fue la más variada con 10 especies. En cuanto al número total de individuos registrados en las muestras, la subfamilia Satyrinae fue la más representativa. El género *Pedaliodes* presentó la mayor abundancia (27.57%) y la población de *Pedaliodes palpita bedonica* fue la más abundante con 73 individuos registrados a lo largo de toda la investigación.

En los ecosistemas del Santuario de Flora y Fauna Galeras (GA) se registraron 460 individuos. Aunque la abundancia de las mariposas fue mayor, la variedad fue notablemente menor con 17 especies y 11 géneros registrados (Anexo B). La familia más representativa también fue Nymphalidae con el mayor número de individuos colectados (95%), seguida por la familia Pieridae (4.13%) y Lycaenidae (0.87%).

Al igual que en la comunidad del Páramo de Las Ovejas, Satyrinae (Nymphalidae) fue el grupo taxonómico con mayor número de especies e individuos registrados. *Pedaliodes* fue el género con la mayor abundancia (71.3%) y la misma especie *Pedaliodes palpita bedonica*, fue la población con mayor densidad general con 115 individuos registrados en los censos y capturas.

Figura 11. Variedad y abundancia general de mariposas para grandes grupos taxonómicos (subfamilias). A) Riqueza para dos localidades sobre ecosistemas altoandinos, en un edificio volcánico activo (GA) y otra sin influencia volcánica directa (PO). B) Abundancia en dos localidades sobre ecosistemas altoandinos en un edificio volcánico (GA) y sin influencia volcánica directa (PO). (Fuente este estudio).



En cuanto a la composición de las comunidades (Anexo C) es necesario resaltar algunos aportes notables al conocimiento de los ensamblajes de mariposas en alta montaña del norte de los Andes; la ampliación del rango de distribución para las poblaciones de *Pedaliodes negreti* (Nymphalidae: Satyrinae) y *Pedaliodes piscalabis* (Nymphalidae: Satyrinae), las cuales con este estudio se registran por primera vez para Nariño. Por otro lado, las poblaciones de la especie *Penaincisalia penai* solo habían sido encontradas en zonas altoandinas del

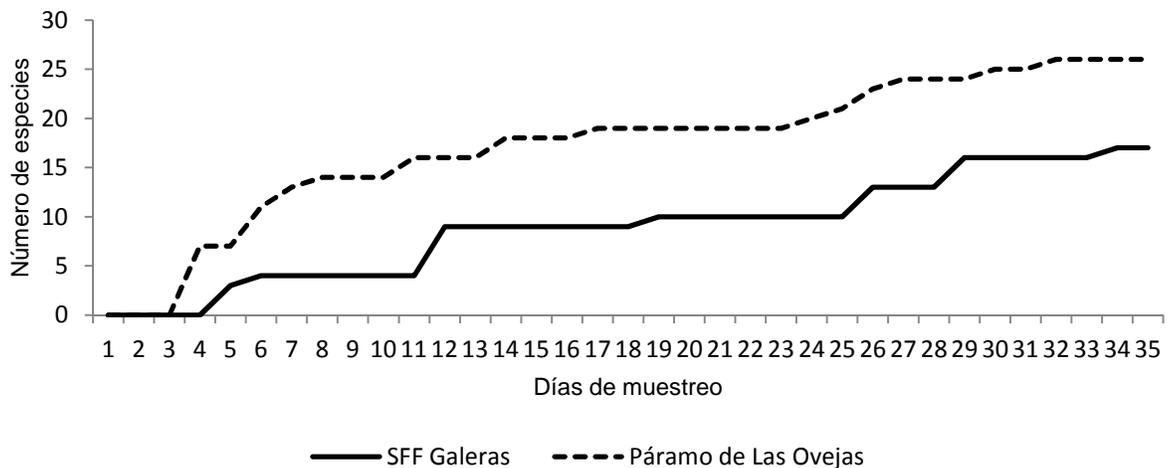
Ecuador y fueron consideradas endémicas de aquella región. Nuestros datos constituyen los primeros registros para Colombia de la especie y una ampliación para su rango de distribución geográfica, incrementando, a su vez, los registros generales de riqueza de este grupo en nuestro país (J. F. Le Crom, *com. pers.*).

Los patrones y marcas de los ejemplares colectados para la colección entomológica de referencia de este estudio y el concepto de los especialistas consultados en la identificación de las muestras, permiten iniciar el proceso de descripción de tres nuevas subespecies: *Altopedaliodes pilimbala ssp.*, *Lasiophila cirse ssp.* y *Catasticta tricolor ssp.* También resaltar el redescubrimiento y colección del primer ejemplar hembra de *Catasticta socorrens cotopaxiensis* y así como la captura y colección de un segundo ejemplar hembra de *Johnsonita johnsoni* para Colombia.

3.1.1 Estimadores de la riqueza.

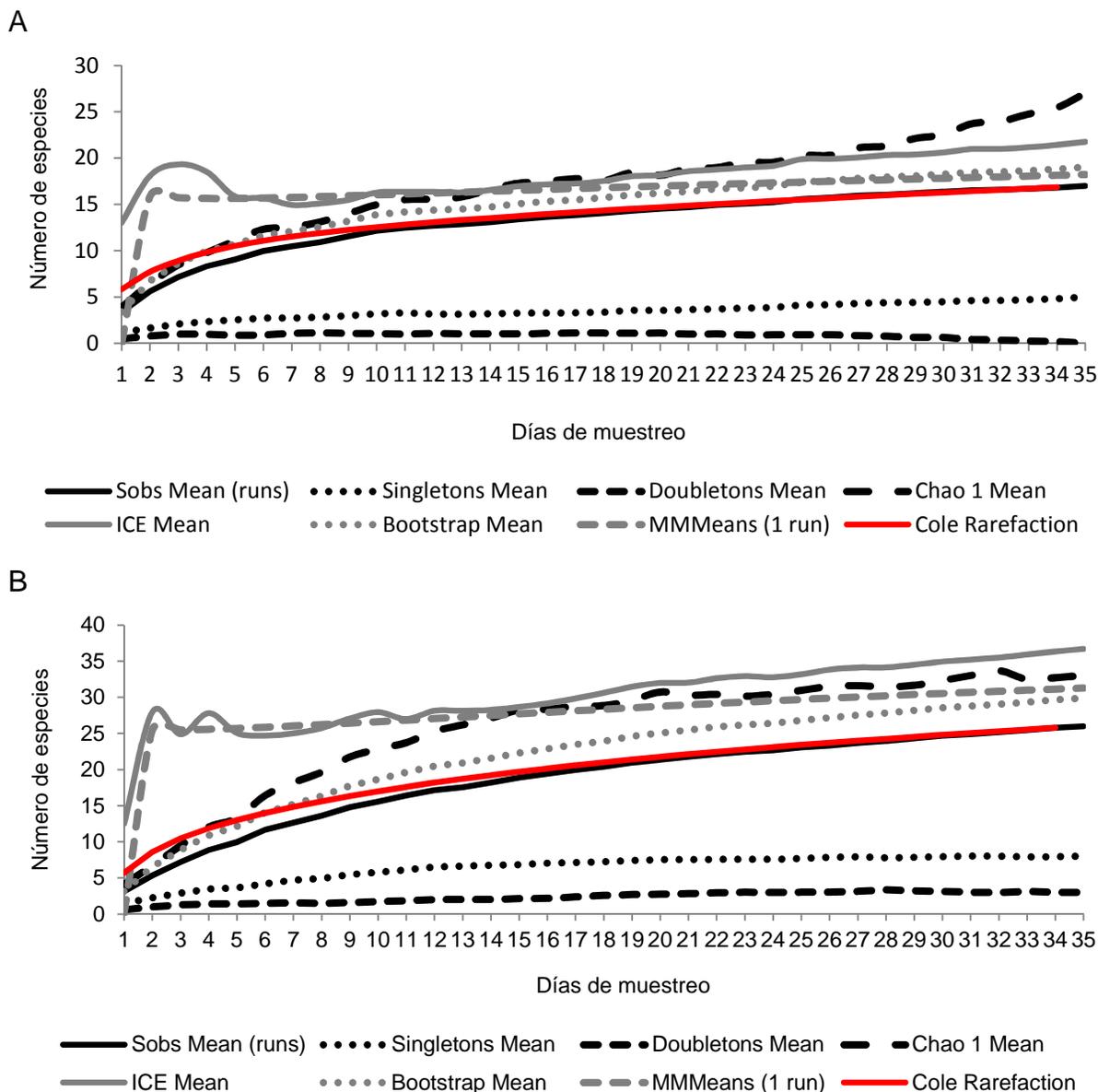
Las curvas de acumulación de especies (Figura 12) no llegaron a estabilizarse indicando que aún podría aumentar el número de especies, lo cual estaría subestimando la riqueza total de cada sitio, considerando que se observaron mariposas en vuelo que no pudieron ser capturadas para su identificación ni incluirlas en los resultados.

Figura 12. Curva de acumulación de especies de mariposas registradas durante el muestreo en una zona perteneciente a un edificio volcánico activo y una de inactividad. (Fuente este estudio).



Los valores de riqueza total observada, en términos de número de especies para GA y PO fue de 17 y 26, respectivamente. Consecuentemente con la intensidad de muestreo en esta investigación, los valores observados de riqueza fueron menores a las estimaciones obtenidas para este parámetro, con los modelos de extrapolación sugeridos por Colwell & Coddington 1994 (Figura 13).

Figura 13. Estimadores de la riqueza de especies del SFF Galeras (A) y Páramo de las Ovejas (B). (Fuente este estudio).



En el SFF Galeras, el estimador de riqueza Chao1 presentó un valor de 27 especies, con lo cual el número de especies observadas representa el 62.96% del valor esperado; según el estimador ICE (21 especies) el 78.13%; con Bootstrap (19 especies) el 89.93% y con MMMean (18 especies) el 93.30%. De las muestras tomadas en PO, según el estimador ICE (36 especies) el valor observado representa el 70.86%; con Chao1 (33 especies) el 78.79%; MMMean (31 especies) el 83.17% y Bootstrap (29) el 87.01%. El número de especies con un solo individuo (Singletons) fue de 5 (GA) y 8 (PO) y tres especies con dos individuos (Doubletons) para la región del páramo de Las Ovejas. Con los valores de porcentaje arrojados por los estimadores se puede evidenciar la representatividad del muestreo, lo que permite contar con resultados fiables para los análisis posteriores y la comparación con otros trabajos donde se hayan implementado diferentes métodos y niveles de esfuerzo.

Para los dos sitios las curvas de acumulación de especies observadas se ajustaron a las curvas de acumulación esperada de acuerdo al modelo de rarefacción (Figura 13). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre esta distribución teórica y la riqueza observada ($D_{max}=0.0823$ y 0.0840 , respectivamente, $p=0.999$ para los dos casos).

3.1.2 Distribución de la riqueza en el espacio. El comportamiento de la riqueza varió considerablemente entre las localidades estudiadas ($\chi=79.302$, $gl=34$, $p<0.001$), siendo PO el que presenta mayor número de especies registradas. Esta localidad presenta cierto grado de intervención antrópica, brindando a la entomofauna presente un mosaico de microhábitats y una mayor interconexión con otros ambientes permitiendo una mayor ocurrencia en el número de especies.

Aunque el bosque del Santuario está incluido dentro de un programa de conservación e influenciado por una constante actividad volcánica, no se presentaron diferencias significativas de la riqueza al compararlo con el bosque de PO ($\chi=41.142$, $gl=4$, $p=0.3907$); éste último caracterizándose por presentar fragmentos de bosque con pequeños parches de vegetación paramuna, especialmente del género *Espeletia*. También las áreas de subpáramo de las dos localidades no presentaron diferencias significativas en la distribución del número de especies ($\chi=57.713$, $gl=4$, $p=0.2169$), pero su composición se diferenció notablemente, encontrándose una dominancia de satírinos en GA, mientras que en PO dominaron los piéridos, específicamente del género *Catantacta*.

En Galeras se encontró un mayor número de especies en las áreas de páramo con respecto a las mismas zonas de vida en la localidad de Ovejas. En esta

última, se evidenciaron serios problemas para la detección debido a condiciones adversas del lugar asociadas a una fuerte y frecuente precipitación, alta nubosidad y bajas temperaturas durante los muestreos, factores que influyeron en la subestimación de la riqueza en esta comunidad (Anexos A y B).

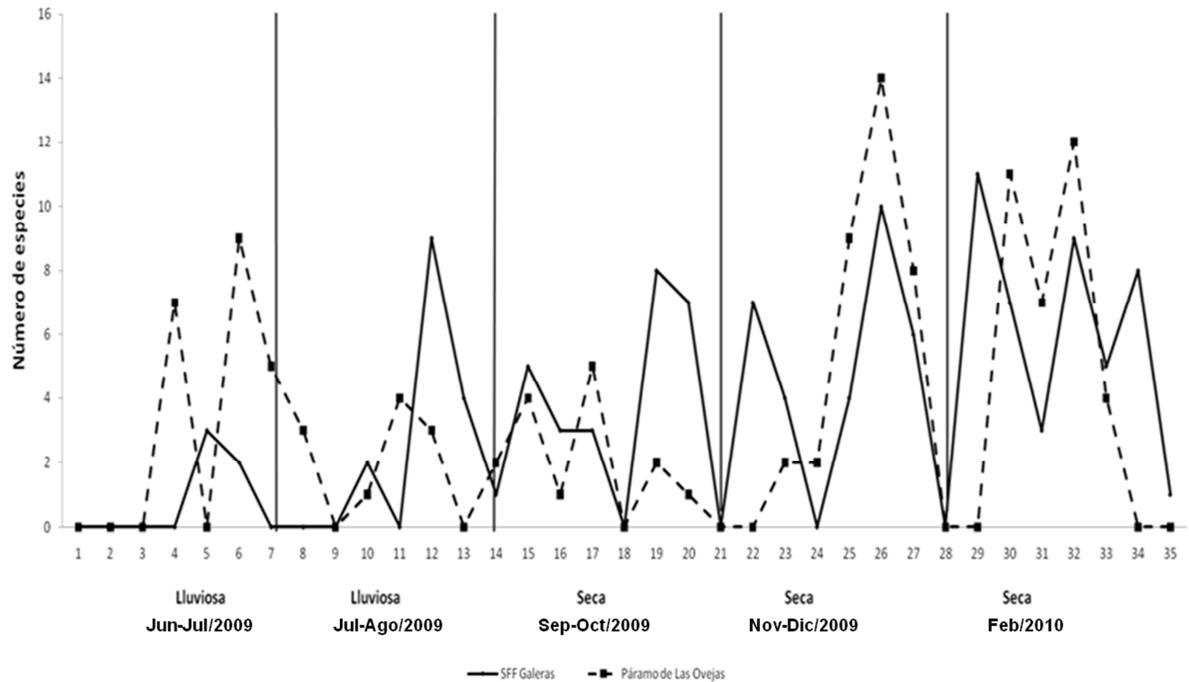
En cuanto a la distribución espacial de la variedad de especies, fueron evidentes las diferencias en la riqueza a lo largo del gradiente altitudinal en el Volcán Galeras ($KW=8.415$, $p=0.0158$). En términos de porcentaje en esta localidad, el bosque representó un 76.47%, el subpáramo un 47.06% y el páramo un 35.29% del total. En la región de Ovejas, el bosque representó un 88.46%, el subpáramo el 30.77% y el páramo sólo un 3.85%, también con una diferencia estadísticamente significativa ($KW=12.52$, $p=0.0021$). Este aspecto demuestra la importancia ecológica de los hábitats boscosos, los cuales brindan diversos recursos alimenticios, sitios de percha, refugio y variedad de estratos vegetales y también sugiere la importancia del mantenimiento de los gradientes ambientales para el mantenimiento de los atributos de la diversidad en comunidades de mariposas diurnas en ecosistemas altoandinos.

3.1.3 Distribución de la riqueza en el tiempo. Se evidenció una variación de la riqueza a lo largo de los muestreos entre las localidades estudiadas, excepto en el muestreo realizado entre el 22 y 28 de Septiembre en PO y entre 23 y 29 de octubre de 2009 en GA, correspondiente a una época seca (Figura 14), mostrando que las dos comunidades presentaron una dinámica diferente en la distribución temporal de la riqueza (Tabla 1). Esta variación podría estar influenciada por la estacionalidad en las épocas de eclosión que presentan muchas poblaciones en el grupo y a la influencia diferencial de variables climáticas como temperatura, humedad y precipitación, además de las características orográficas y ambientales particulares en cada una de las dos localidades.

Tabla 1. Valores de la prueba Chi-cuadrado para el análisis de la variación temporal (muestreos) de la riqueza, entre las dos localidades. Solo para un muestreo de cinco, la diferencia entre las localidades no fue significativa.

Muestreos Galeras/muestreos Ovejas	X	p
1 (Jun-Jul09)	15,465	0,0014
2 (Jul-Ago09)	14,512	0,0126
3 (Sep-Oct09)	6,050	0,1950
4 (Nov-Dic09)	12,345	0,0303
5 (Feb10)	14,019	0,0154

Figura 14. Comportamiento de la riqueza de las comunidades de mariposas a lo largo de los muestreos. (Fuente este estudio).



En GA, la riqueza presentó un comportamiento similar a lo largo de los muestreos ($KW=9.57$, $p=0.059$), pero es importante resaltar que se evidenció una diferencia marcada principalmente por el primer muestreo, en el cual se presentaron lluvias torrenciales continuas, baja temperatura y gran nubosidad complicando la observación y captura de ejemplares.

La riqueza de mariposas diurnas de PO no presentó variaciones temporales ($KW=3.395$, $p=0.517$). No existieron fluctuaciones notorias en el clima, los días se caracterizaron por ser nublados con salidas intermitentes de sol, desde el inicio hasta el final del muestreo.

El patrón de la variación de la riqueza mostró un aumento en las épocas secas, las cuales no coincidieron con el régimen bimodal establecido, debido a los fenómenos de “El niño” y de “La niña”.

3.2 COMPORTAMIENTO DE LA ABUNDANCIA EN LAS COMUNIDADES

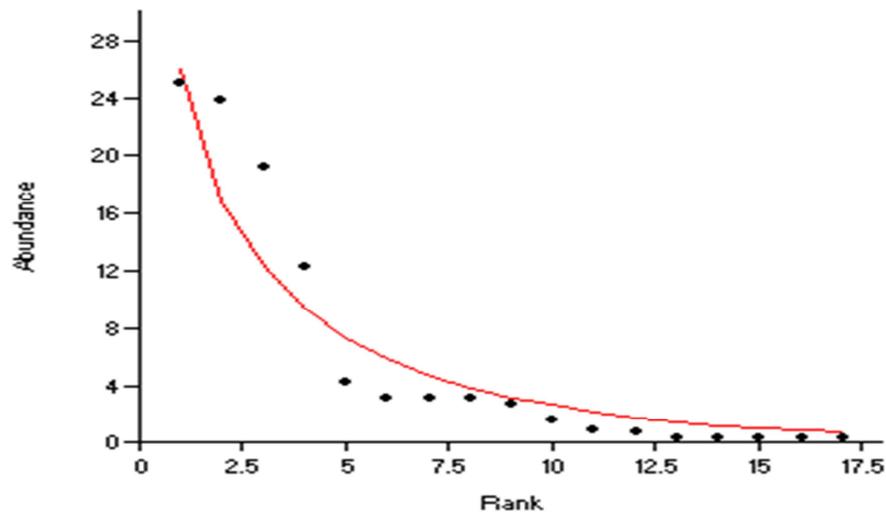
Al comparar la distribución general de la abundancia relativa de mariposas en cada zona de estudio, con la distribución teórica de los modelos Log-normal, Serie logarítmica, Serie geométrica y Barra partida (Tabla 2) se estableció que las comunidades de GA y PO se ajustaron a una distribución de Serie logarítmica (Figura 15) ($\chi=12.13$, $gl=5$, $p=0.206$ y $\chi=8.531$, $gl=5$, $p=0.7423$, respectivamente). Las dos comunidades se caracterizaron por presentar una gran proporción de especies raras y un número bajo de especies abundantes.

Tabla 2. Valores de los modelos teóricos de la distribución de la abundancia relativa.

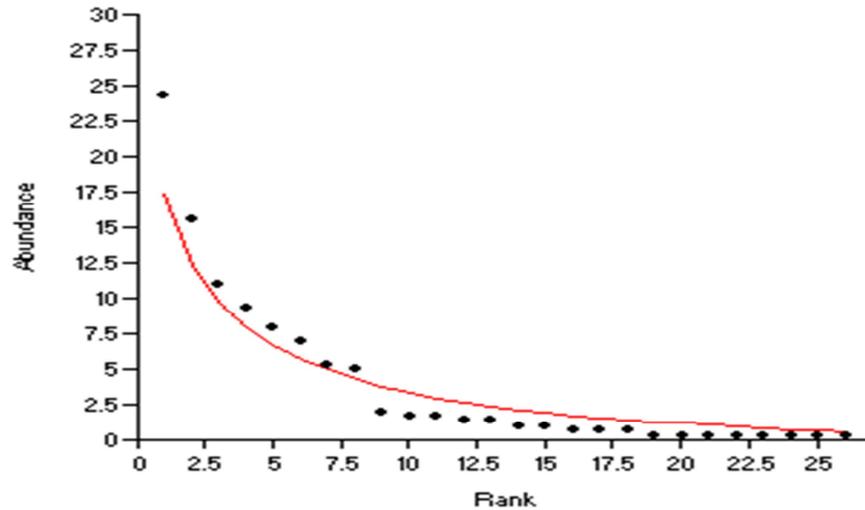
Modelo	SFF Galeras		Páramo de Las Ovejas	
	χ	p	χ	p
Log-normal	3.389	0.0657	9.081	0.0107
Serie logarítmica	12.13	0.2060	8.531	0.7423
Serie geométrica	6.518	0.0367	12.32	0.0195
Barra partida	25.91	0.0067	22.46	0.0696

Figura 15. Modelo de distribución de la Serie logarítmica de la abundancia de especies de la comunidad de mariposas diurnas del (A) SFF Galeras y (B) páramo de Las Ovejas. (Fuente este estudio).

A



B



Para realizar el análisis de la distribución de la abundancia relativa se hace necesario categorizar a las especies de acuerdo al número de individuos registrados. Se aclara que esta categorización solo se aplica a las comunidades que se analizaron en este estudio (Tabla 3).

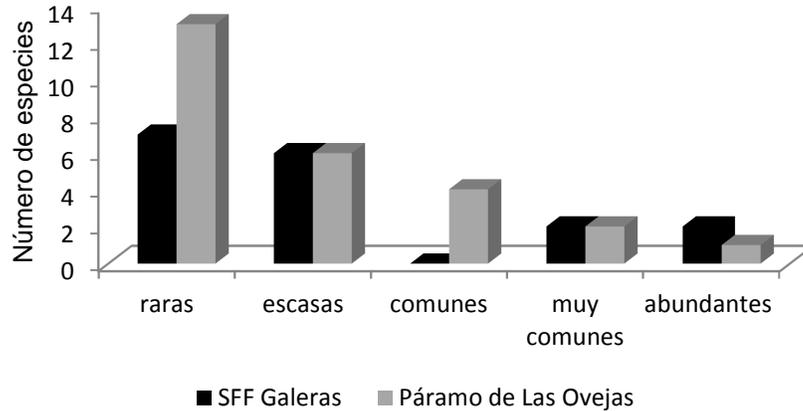
Tabla 3. Categorías aplicadas a las comunidades de mariposas diurnas del SFF Galeras y páramo de Las Ovejas.

Categoría	Número de individuos
Raras	1
Escasas	2 a 5
Comunes	6 a 10
Muy comunes	11 a 20
Abundantes	mayor 20

Tampoco se encontraron diferencias significativas entre las distribuciones de la abundancia relativa entre las dos comunidades a nivel general ($D_{max}=0.6$, $p=0.2089$). La distribución de la abundancia mostró que una gran proporción de mariposas capturadas fueron representadas por especies raras (Figura 16). Es importante señalar que las poblaciones objeto del análisis en cada localidad tuvieron identidades específicas diferentes.

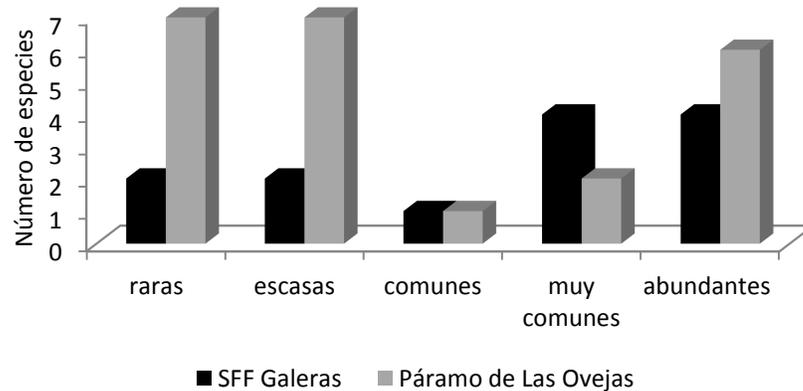
Más de la mitad de las especies fueron representadas por 10 o menos individuos. Este patrón fue más notorio en la comunidad de PO en la cual 18 de las 26 especies observadas, estuvieron representadas hasta por seis individuos, particularmente las especies de la subfamilia Theclinae.

Figura 16. Distribución de la abundancia relativa para las dos comunidades. (Fuente este estudio).



La abundancia relativa entre las áreas de bosque y subpáramo para las dos comunidades se distribuyó de manera similar ($D_{max}=0.6$, $p=0.2089$ y $D_{max}=0.2$, $p=0.9996$, respectivamente), aunque la proporción de especies raras es mayor en PO, principalmente en zonas boscosas, las cuales presentaron un mayor grado de intervención (Figura 17). Aparentemente no hay grandes diferencias entre estos hábitats, pero la distribución de la abundancia sugiere que ese grado de disturbio y la conectividad con otros ambientes tienen efectos positivos sobre el número de especies únicas entre hábitats en el páramo de Las Ovejas.

Figura 17. Distribución de la abundancia relativa en áreas de bosque de las dos comunidades. (Fuente este estudio).



En cada comunidad a nivel de hábitats no se presentaron diferencias en la distribución de la abundancia relativa ($KW_{GA}=1.728$, $p=0.2101$) y ($KW_{PO}=2.898$, $p=0.0946$), las diferencias son evidentes en cuanto a la disminución del número de individuos encontrados y en los cambios de la composición a medida que se incrementa la altitud.

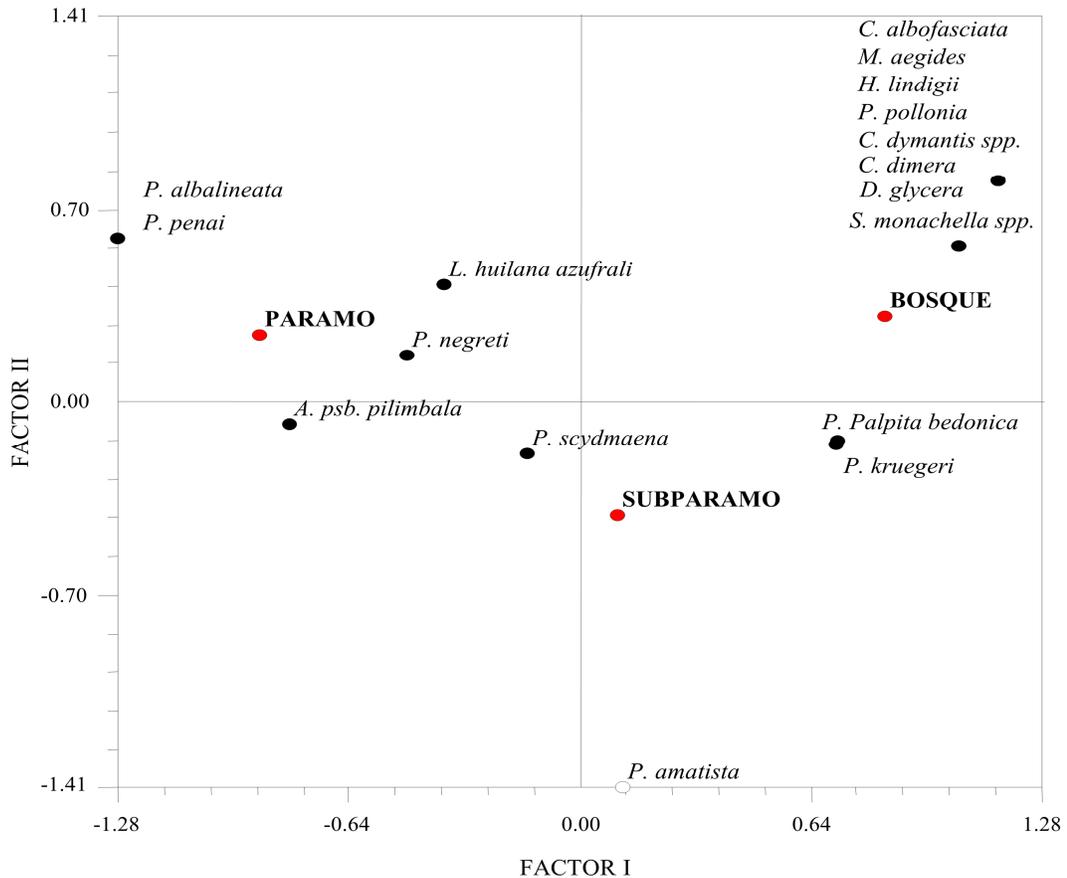
Debido al bajo número de individuos en áreas de páramo para cada uno de los sitios estudiados, la información obtenida no fue suficiente para incluir este hábitat dentro del análisis de la comparación de la distribución de la abundancia relativa.

3.2.1 Movimientos poblacionales locales. No se encontraron evidencias para postular un patrón particular de movimiento poblacional entre el bosque y el subpáramo para *Pedaliodes palpita bedonica* (Satyrinae), la especie que fue abundante en los dos sitios de estudio: GA ($rs=0.7632$, $p=0.1333$) y PO ($rs=0.359$, $p=0.5528$). Sus cortos desplazamientos son producto de comportamientos habituales como el cortejo, la búsqueda de recursos alimenticios o la exploración del hábitat. Sin embargo, podrían ser requeridos datos puntuales durante procesos eruptivos fuertes para ser más concluyentes a este respecto.

3.3 PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LAS COMUNIDADES

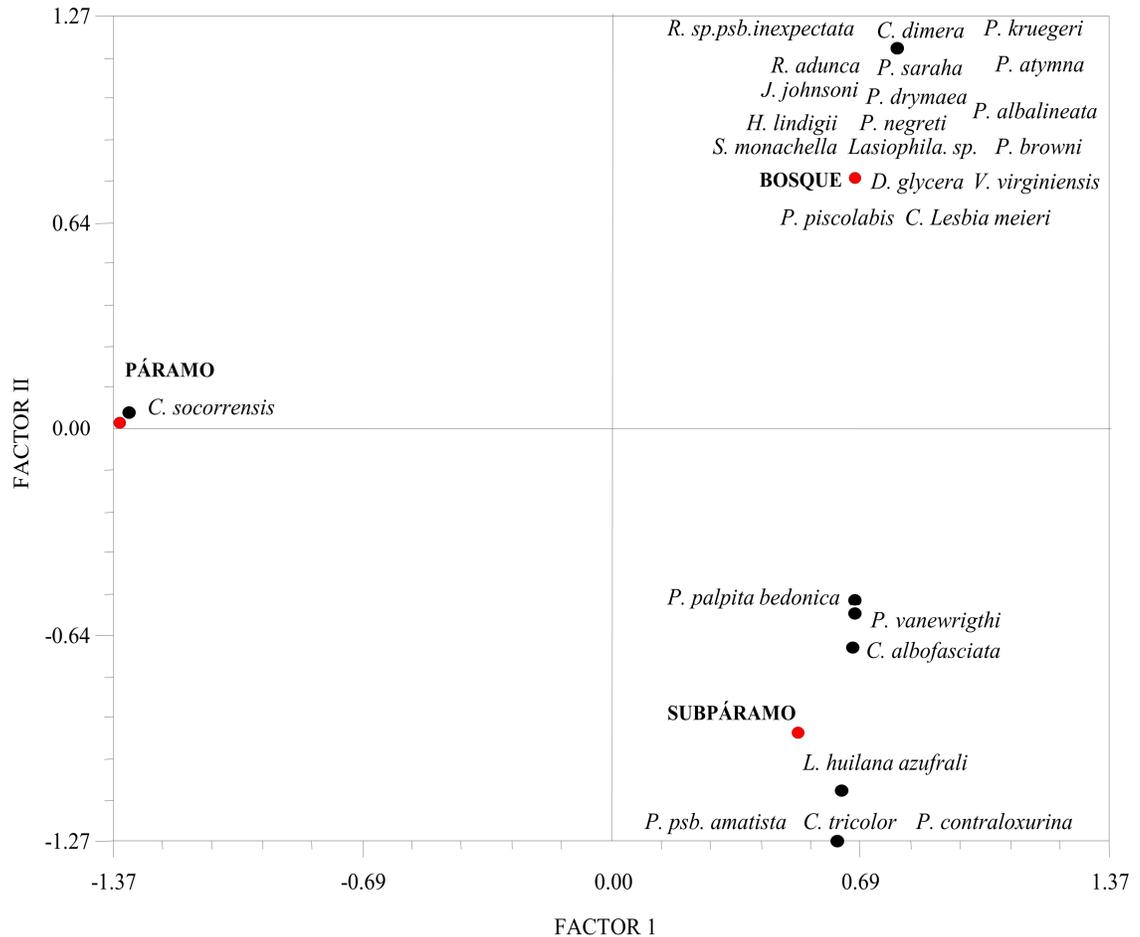
3.3.1 Comportamiento de las poblaciones de mariposas en la dimensión espacial. Al observar la figura 18 se evidencia la formación de tres grupos de mariposas dependiendo de su presencia y abundancia en los tres ambientes muestreados. Un grupo lo representan las especies exclusivas de borde e interior de bosque tales como: *Colias dimera*, *Dione glycera*, *Steremnia monachella ssp.*, *Hypanartia lindigii*, entre otras; un segundo grupo caracterizado por especies exclusivas de páramo, *Penaincisalia albalineata* y *P. penai* y de subpáramo, *Penainsisalia amatista* y un tercer grupo de especies generalistas que fueron observadas desde el interior de bosque hasta áreas de subpáramo (*Pedaliodes palpita bedonica*), otras volando en áreas abiertas desde el páramo hasta el subpáramo tales como *Altopedaliodes psb. pilimbala* y *Lymanopoda huilana azufrali* y una de las especies más abundantes *Pedaliodes scydmaena*, que se encontró asociada a los tres tipos de hábitats.

Figura 18. Análisis de correspondencia simple entre la presencia y abundancia de especies en áreas de bosque, subpáramo y páramo del SFF Galeras. El análisis explica el 100% de la variabilidad de los datos. (Fuente este estudio)



En la figura 19 pueden definirse tres grupos bien diferenciados de las poblaciones de mariposas del PO asociadas a los tres ambientes. En comparación a GA, la preferencia de las poblaciones por un hábitat fue más marcado, presentando una mayor exclusividad de las especies. El bosque está representado principalmente por licénidos, destacándose varias especies del género *Penaincisalia*. *Catantixia socorrensis cotopaxiensis* que fue la única especie observada en áreas de páramo, mientras que en el subpáramo predominó *Lymanopoda huilana azufrali*. Únicamente tres especies compartieron áreas de bosque y subpáramo: *Pedaliodes palpita bedonica*, *Catantixia albofasciata albofasciata* y *Podanotum vanewrighti*.

Figura 19. Análisis de correspondencia simple entre la presencia y abundancia de especies en áreas de bosque, subpáramo y páramo del Páramo de Las Ovejas. El análisis explica el 100% de la variabilidad de los datos. (Fuente este estudio)

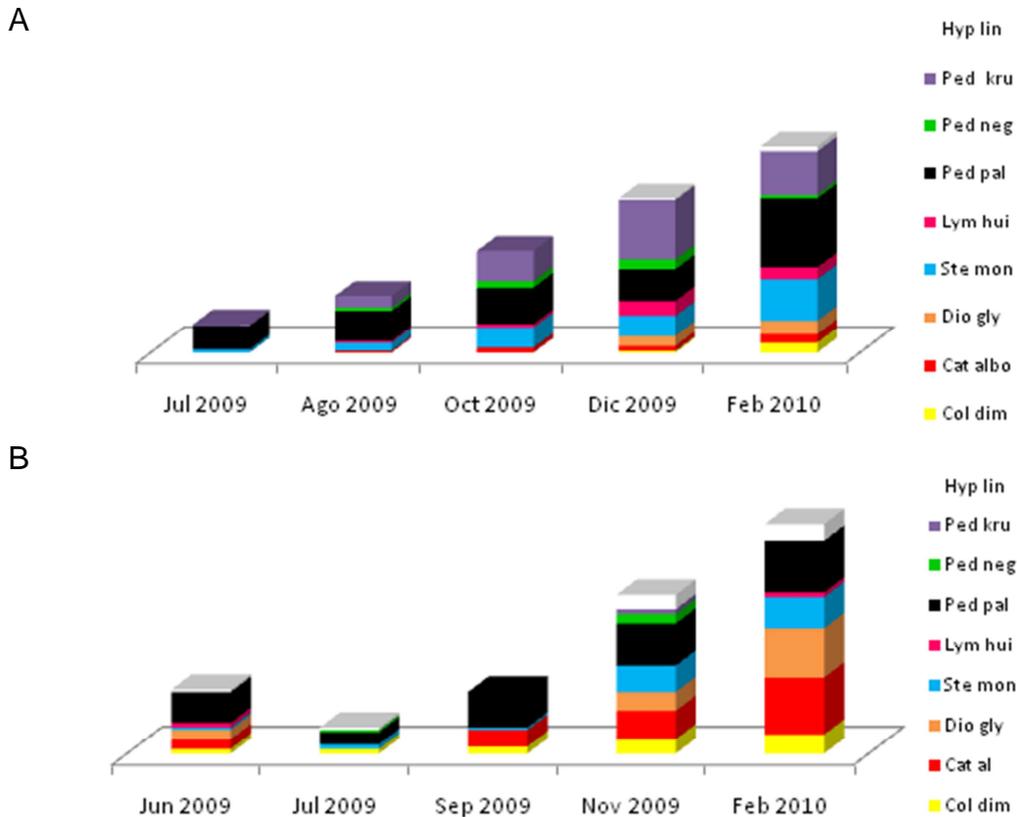


3.3.2 Dispersión de las especies en la dimensión temporal.

En la figura 20 se observa cómo siete de las nueve especies presentes en las dos áreas de estudio presentaron una variación en cuanto a su ocurrencia temporal y número de individuos registrados a lo largo de los muestreos. En las áreas volcánicas, la población de *Pedaliodes kruegeri* permaneció constante en el tiempo y con un número de individuos que varió desde uno a 36, encontrándose el máximo en Diciembre (mes que se caracterizó por presentar días soleados), mientras que en el PO fue registrada únicamente en Noviembre con una densidad muy baja de individuos (2). De igual manera, las poblaciones de *Pedaliodes*

negreti y *Lymanopoda huilana azufrali* aunque con un número más bajo de individuos, también fueron observadas hasta finalizar el muestreo. Por el contrario *Hypanartia lindigii* y *Colias dimera* fueron poblaciones constantes en el tiempo en el PO, mientras en GA únicamente se observaron en los meses de Diciembre y Febrero.

Figura 20. Poblaciones de mariposas del SFF Galeras (A) y Páramo de Las Ovejas (B) en la dimensión temporal. (Fuente este estudio).

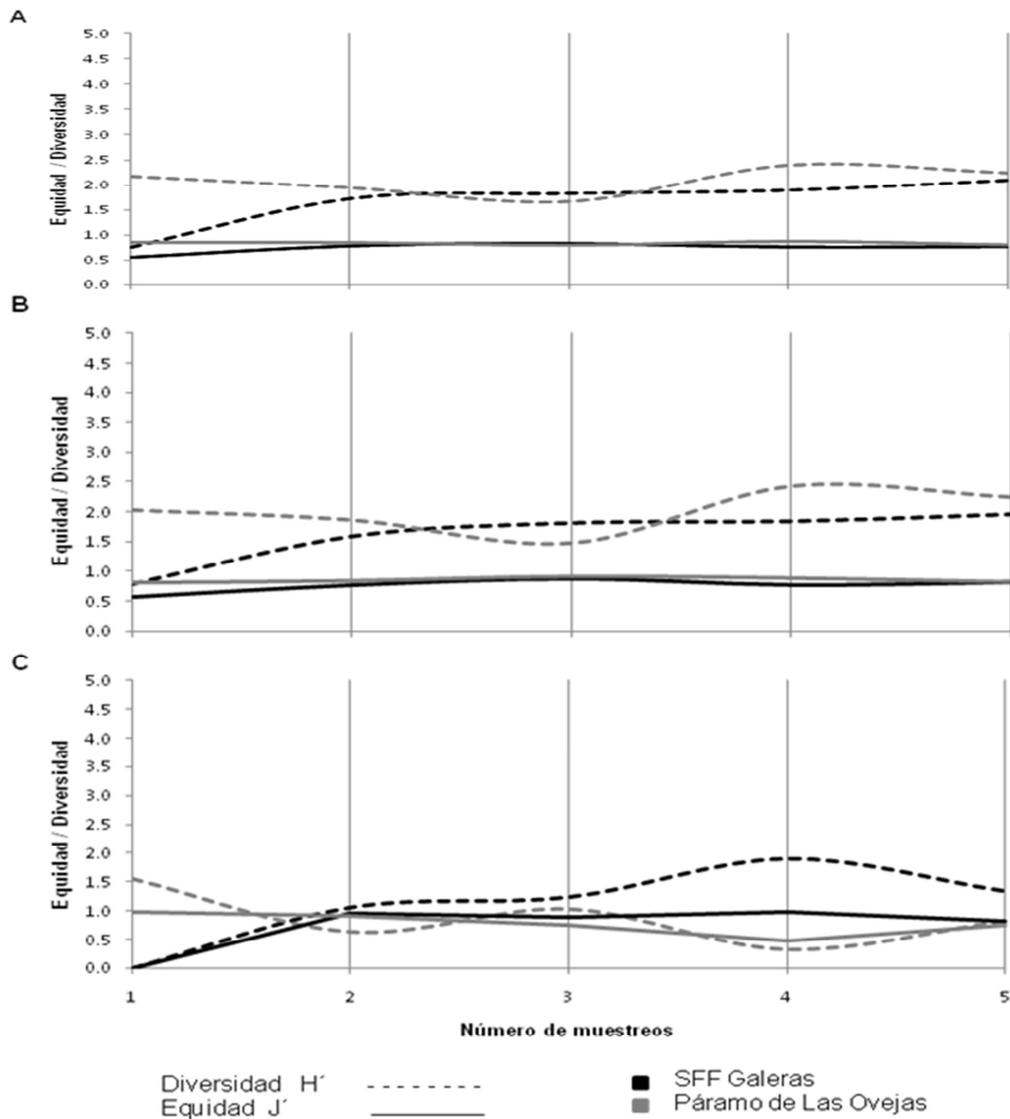


3.4 COMPORTAMIENTO DE LA DIVERSIDAD

De la figura 21A se observó en GA y PO un incremento progresivo de la diversidad de mariposas, que estuvo relacionado con la llegada de una época seca en los tres últimos muestreos correspondientes a Noviembre, Diciembre y Febrero. En el PO hacia el tercer muestreo se presentó una pequeña disminución de la diversidad en una época seca; esta disminución se pudo presentar por la ausencia temporal de la población de *Dione glycera*, la cual tuvo un aporte importante del número de individuos a este atributo en el resto de los muestreos. La figura 21B muestra un panorama similar del comportamiento de la diversidad, teniendo en cuenta que las áreas de bosque fueron las más representativas. Para las áreas boscosas del PO, la ausencia de las poblaciones de *Dione glycera* y

Catasticta albofasciata albofasciata, pudo causar la disminución de la diversidad. En áreas de subpáramo el comportamiento es diferente; en la figura 22C fue visible un aumento de la diversidad hacia el cuarto muestreo en GA, debido a la aparición de *Steremnia monachella ssp.* y *Lymanopoda huilana azufrali*, especies consideradas como muy comunes a abundantes en el bosque pero raras en el subpáramo. Por el contrario la diversidad en el subpáramo del PO presentó una disminución considerable en el cuarto muestreo debido a la ausencia de un gran número de especies.

Figura 21. Curvas del comportamiento de la diversidad y equidad a lo largo de los muestreos: entre los sitios de estudio (A), entre áreas de bosque (B) y áreas de subpáramo (C) entre SFF Galeras y la región del Páramo de Las Ovejas. (Fuente este estudio).



Las curvas que representan los valores de equidad en la figura 21A y B no mostraron variación a lo largo del muestreo. Sin embargo, se evidenció un valor más cercano a 1 en el PO, indicando una menor dominancia de especies en este sitio en comparación con GA. El mismo comportamiento fue observado para las áreas de bosque. La figura 21C indica que existe una variación de la equidad entre los dos sitios en áreas de subpáramo. En el cuarto muestreo del PO el número de individuos observados varió significativamente entre dos especies: *Pedaliodes palpita bedonica* (Satyrinae) considerada como común en estas áreas y *Catasticta tricolor* (Pierinae) una especie rara, siendo el único registro de este estudio.

El valor de complementariedad mostró un nivel moderado de distinción entre las comunidades estudiadas (66%) y menos del 50% de las especies son compartidas, lo que podría indicar que se trata de dos comunidades diferentes. 21 de las 32 especies encontradas están en uno o en otro sitio y más de la mitad corresponden a licénidos hecho que resalta la importancia de estudiar a este grupo de invertebrados.

3.6 ANÁLISIS DE LAS VARIABLES ECOLÓGICAS Y AMBIENTALES

El porcentaje de humedad relativa fue inversamente proporcional a las variables ecológicas evaluadas en las comunidades de mariposas, mientras que el aumento de la temperatura está directamente relacionado con el número de especies y el número de individuos registrados en ambas localidades. Al calcular los coeficientes de correlación de Spearman se comprobó que no existen diferencias significativas entre la precipitación y la riqueza y abundancia de mariposas para los dos sitios (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de correlación de Spearman del comportamiento de las variables ambientales, temperatura, porcentaje de humedad relativa y precipitación con la riqueza y abundancia de mariposas de SFF Galeras y Páramo de Las Ovejas.

Localidades	Variables ambientales	Variables ecológicas			
		Riqueza		Abundancia	
		Spearman_rs	<i>p</i>	Spearman_rs	<i>P</i>
SFF Galeras	Temperatura	0.7482	< 0.001	0.7012	< 0.001
	Porcentaje de humedad	-0.6259	< 0.001	-0.5837	< 0.001
	Precipitación	0.1053	0.546	0.0753	0.667
Páramo de Las Ovejas	Temperatura	0.7583	< 0.001	0.7212	< 0.001
	Porcentaje de humedad	-0.5573	< 0.001	-0.5325	< 0.001
	Precipitación	-0.2202	0.203	-0.2229	0.197

Existieron tres picos de temperatura máxima, correspondientes a los meses de noviembre, diciembre y febrero donde se encontró el valor de porcentaje más elevado para el total de las especies registradas para cada sitio: 64.7% para GA y el 53.85% en PO; y el mayor número de individuos: 37.83% (GA) y 38.54% (PO), lo cual evidencia el alto grado de sensibilidad de las mariposas a los cambios en dichas variables.

4. DISCUSIÓN

4.1 COMPOSICIÓN Y RIQUEZA

Para la composición registrada en la franja altoandina-páramo, en términos generales, la familia con el mayor número de especies y de géneros es Nymphalidae, debido a que de esta familia se encuentran representantes de la mayoría de las subfamilias presentes en Colombia (Acraeinae, Nymphalinae, Satyrinae, Morphinae, Heliconiinae, Charaxinae e Ithomiinae); le sigue Pieridae con las subfamilias Pierinae y Coliadinae, con nueve especies y cinco géneros (Andrade & Álvarez 2000). Estos resultados concuerdan con los obtenidos en este estudio.

En el ecosistema altoandino correspondiente al edificio volcánico activo fue evidente el dominio de los satírinos principalmente en el número de poblaciones del género *Pedaliodes*. Como lo sugiere Pycz (2004), el 95% de las especies de Pronophilini se encuentran en los Andes, siendo este grupo de Satyrinae altamente diversificado en zonas montañas y de páramo. Las condiciones particulares de la zona hacen que este grupo de mariposas esté bien representado en términos de riqueza de especies y abundancia en bosque altoandinos como lo han establecido varios autores (Adams 1985, 1986, Pycz & Wojtusiak 1999, 2002). Por otro lado, las poblaciones de *Penaincisalia* (Lycaenidae: Theclinae) tuvieron una mayor representación en las áreas de alta montaña sin influencia volcánica directa. Los licénidos principalmente los de éste último género vuelan a alturas entre 1800 y 4200 metros, estando diversificados en zonas de bosques nublados alto-andinos (Prieto 2008).

Fue precisamente el género *Penaincisalia* el que le dio un valor más alto de riqueza al Páramo de las Ovejas con respecto a la comunidad del SFF Galeras. Estudios realizados por Brown (1991) citado por Tobar (2004) y DeVries *et al.* (1997) sugieren que un bajo valor de la riqueza de la familia Lycaenidae constituye un indicador del alto grado de fragmentación debido a que la mayoría de las especies de estos grupos son de interior de bosque. Contrario a lo encontrado en esta investigación, donde en áreas principalmente de borde de bosque que presentan intervención por actividad humana se registró un alto número de especies de la familia.

El sitio de estudio en el Páramo de Las Ovejas presenta un grado de intervención antrópica especialmente en áreas de bosque con actividades como la expansión agrícola, la explotación del recurso hídrico, la extracción del recurso forestal, la

colonización no planificada y el acelerado movimiento migratorio (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009), a diferencia de Galeras que presenta un alto grado de conservación estando constituido como Santuario desde 1985 (López de Viles 2005). Pese a este contraste no se encontraron diferencias en el número de especies de las áreas de bosque y subpáramo entre las dos localidades. Las zonas boscosas y subparamunas estarían proporcionando una gran cantidad de recursos que son aprovechados por las mariposas para establecerse, un sitio de percha, oviposición, cortejo, recursos alimenticios, áreas abiertas para el vuelo y tanto las áreas del Santuario como las del Páramo de Las Ovejas presentan características que permiten el desarrollo de las especies que se han establecido en estos lugares.

Se esperaría que el grado de intervención en las zonas boscosas del páramo de Las Ovejas haría que exista una riqueza menor que en una área altamente conservada, pero la presencia de especies de borde de bosque y áreas abiertas tales como *Colias dímera*, *Colias lesbia meieri*, *Vanesa virginiesis* y de varios licénidos como *Penaincisalia browni*, *P. saraha*, *Podanotum vanewrighti*, entre otros, hace que sea importante en el momento de analizar este atributo. Como lo sugieren Kremen (1994); Hill *et al.* (1995) y Tobar (2004) la fragmentación del bosque puede aumentar la riqueza y diversidad de especies de lepidópteros debido a que el bosque alterado brinda un mosaico de microhábitat, atrayendo a especies de mariposas del borde, del dosel del bosque y áreas abiertas, por cuanto prefieren áreas de bosque con una mayor intensidad lumínica, así como la aparición de especies pioneras.

No se puede asegurar que en general el Páramo de Las Ovejas fue la localidad con la mayor riqueza. Como lo confirman las curvas de acumulación de especies, aún no se ha alcanzado la asíntota que indique que se ha muestreado la totalidad de las especies, haciéndose necesario un muestreo más extenso para lograr la representatividad del muestreo. Como lo sugieren DeVries & Walla (2007), el espacio, el tiempo, el tamaño de la muestra, y las técnicas del muestreo afectan la medida de la diversidad de mariposas, y así la interpretación de la estructura de la comunidad, recomendando un diseño en un periodo a largo plazo y no inferior a cinco años, especialmente para comunidades neotropicales. Sin embargo, los diferentes estimadores de la riqueza empleados (valores superiores al 50%) y el modelo de rarefacción sugieren que el esfuerzo de muestreo hizo que se obtuviera un valor aproximado al de la riqueza total. En general las mariposas de montaña en este estudio presentaron una diversidad alta de especies si se compara con lo muestreado en la franja altoandina-páramo del trabajo realizado por Acosta & Rivadeneira (2003) en el SFF Galeras. Debido a la inexistencia de estudios realizados a grandes altitudes sobre la ecología de las comunidades de insectos en la zona Andina, los valores de riqueza obtenidos de las dos áreas estudiadas

son en si mismos un nuevo aporte para el desarrollo de este tema de investigación.

En las áreas de subpáramo las diferencias son evidentes en relación a la composición. La mayoría de autores (Adams 1985, 1986, Pyrcz & Wojtusiak 1999, 2002, Vilorio 2002, Pyrcz 2004) comentan sobre la adaptación de los satírinos en los ambientes altoandinos, constituyéndose como el grupo más diverso de mariposas que habitan los ambientes del bosque nublado desde Venezuela hasta Bolivia y extendiéndose desde los 1400m hasta el límite con la vegetación de paramo abierto, aspecto que se presenta en el santuario. Caso contrario al ocurrido en Ovejas, donde los píeridos representados por más especies de *Catantixia*, se han adaptado al ambiente subparamuno, observándolas perchando a menudo sobre manduros (*Clusia multiflora*), una especie muy abundante en esta zona (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, 2009).

Los resultados mostraron una relación inversa entre la riqueza y la altitud en las dos localidades, lo que coincide con lo registrado en literatura para este y otros grupos (Terborgh 1971, Wolda 1987, Sanchez-Rodriguez & Baz 1995, Fagua 1999, Andrade 2002, Acosta & Rivadeneira 2003, Palacios & Constantino 2006, Zambrano & Ortiz 2009). Dentro de los artrópodos, las especies de mariposas presentan una marcada variación en función de la altitud, cuya diversidad disminuye hacia las zonas más altas, reduciendo la riqueza (Zambrano & Ortiz 2009). Para las dos comunidades de mariposas, los hábitat boscosos fueron los que presentaron una mayor riqueza, siendo considerados de gran importancia ecológica dentro del paisaje (Renjifo 1999), ya que brindan diversos recursos alimenticios (excrementos y néctar), sitios de percha y oviposición, refugio y variedad de estratos vegetales (Tobar 2004) y además presentan continua regeneración natural y productividad, logrando mantener poblaciones viables de especies (Meffe & Carroll 1997, citado por Tobar 2004).

Las comunidades estudiadas presentaron una dinámica diferente en la distribución temporal de la riqueza. Al inicio del muestreo se presentó un aumento notable del número de especies registradas en el páramo de Las Ovejas a diferencia de Galeras. Como se nombró anteriormente, el mayor valor de la riqueza de Ovejas se vio favorecido por la aparición de especies de borde de bosque y licénidos, de tal manera que para el inicio del muestreo las poblaciones de estas mariposas se encontraban presentes en su estadio de imago facilitando su observación y captura. Entre ellas se encuentran *Dione glycera* y *Vanesa virginesis*, especies de fácil encuentro que vuelan en áreas abiertas (Orellana 2000, Andrade & Amat 2000) y *Colias dímera*, una especie que está asociada a comunidades de vegetación pioneras de ambientes con alto grado de perturbación como los son las zonas abiertas y de potreros y puede ser también observada en zonas con

vegetación ruderal y de montaña (Andrade & Amat 2000); sumado a esto, la mayoría de los licénidos encontrados tales como *Penaincialsia atymna*, *P. browni* y *P. amatista* son especies que se distribuyen durante todo el año (Prieto 2008), aumentando la posibilidad de encontrarlas con facilidad. En el SFF Galeras, la baja ocurrencia de especies generalistas para el inicio del muestreo pudo deberse al grado de conservación que presenta esta zona, encontrándose únicamente pocas poblaciones de satírinos, representando una baja riqueza.

La riqueza estacional para ambas comunidades presentó un pico máximo que está relacionado a una época seca con una baja precipitación (que correspondió a los muestreos de Diciembre de 2009 y Febrero de 2010). En estudios realizados en áreas de bosque húmedo pre-montano como los de Tobar (2002), Solarte (2005), y Concha & Parra (2006) y de bosque andino montano hasta la altura de los 3.000 m como el de Camero y Calderón (2007), detectaron que la mayor riqueza y abundancia de especies se presentó en la época seca, siendo este último el estudio más comparable a esta investigación. Probablemente la época de menos lluvia presenta condiciones más favorables para el vuelo y las actividades reproductivas de los adultos (Emmel & Leck 1969).

El comportamiento atípico del clima en la época de muestreo provocado por el fenómeno de “El Niño” pudo ser probablemente un factor de influencia en los patrones encontrados de la riqueza en la dimensión temporal. Sin embargo son sin duda necesarios esfuerzos de investigación mucho más prolongados temporalmente que permitan análisis más concluyentes a este respecto. En el régimen bimodal para la zona los meses de Diciembre y Febrero corresponden a una de las épocas con precipitaciones y mayor humedad en el año. Sin embargo, posiblemente debido al fenómeno de “El Niño” las condiciones variaron considerablemente. El IDEAM (2009) en su boletín informativo sobre el monitoreo de este fenómeno señala que empezó a manifestarse desde mayo de 2009 (época en la que inicio el muestreo). En el boletín del mes de Diciembre reporta que, a medida que transcurría el mes, las temperaturas presentaron una tendencia al ascenso con valores mayores a los promedios de la época, destacando que durante los días 13, 14 y 15 (días de muestreo en el SFF Galeras), los valores de temperatura máxima se acercaron a los máximos históricos registrados para Diciembre (valores entre 2 y 3 grados por encima de lo normal). En los primeros días de este mes la temporada seca se estableció paulatinamente, presentándose un déficit de precipitación entre el 40% y 70% en gran parte del país, especialmente las regiones Caribe, Orinoquia y Andina.

El potencial de calor de la onda favoreció y fortaleció aún más la permanencia del fenómeno de “El Niño” en lo que restó del año y un poco más allá del primer trimestre de 2010. Los totales acumulados de lluvia en los siguientes tres meses

se presentaron por debajo de lo normal, especialmente en el centro y sur de la región Andina (IDEAM 2009). Aunque en los meses de Diciembre de 2009 y Febrero de 2010 se presentaron días muy soleados, es importante señalar, que en medio de esta temporada seca no se descartaron algunas lluvias fuertes y aisladas.

Las poblaciones de las mariposas altoandinas son capaces de tolerar cambios drásticos en la temperatura ambiental, desde temperaturas bajo cero en la madrugada, hasta temperaturas que superan los 30°C al medio día en la temporada más soleada. Como lo describen Sánchez-Rodríguez & Baz (1995) en las elevaciones más altas las mariposas están compuestas principalmente por especies comunes y eurióicas donde los individuos pueden ser fisiológica y comportamentalmente capaces de tolerar el rango completo de las condiciones de los cambios temporales que se les ha impuesto y la selección natural ha favorecido las amplias tolerancias a altas altitudes. Según estudios sobre los efectos del calentamiento climático, la distribución geográfica de muchas especies se ha desplazado hacia los polos y hacia las altas elevaciones, lo que lleva al aumento de la riqueza de especies y a cambios en la composición en las altas latitudes y altitudes (Wilson *et al.* 2007), hecho que está afectando a los individuos por la alteración del tiempo de actividad y la disponibilidad de recursos, donde el primero se ve limitado por las necesidades de termorregulación, en la que la temperatura del cuerpo está controlada por las respuestas comportamentales a las condiciones ambientales y por otro lado, la disponibilidad del recurso alimenticio, la cantidad y calidad de las plantas hospederas para las larvas y el néctar para los adultos, también dependen de las condiciones del tiempo (Boggs & Murphy 1997).

4.2 DISTRIBUCIÓN DE LA ABUNDANCIA RELATIVA Y ESTRUCTURA ESPACIAL

Las dos comunidades se ajustaron al modelo de la serie logarítmica (Figura 15) aunque se evidencia una mayor proporción de especies raras en la comunidad del Páramo de Las Ovejas (Figura 16). Este modelo caracteriza muestras de comunidades pequeñas, bajo estrés o que sean pioneras, y explica que solo unos factores dominan la ecología de la comunidad porque las interacciones existentes son débiles, las tasas de nacimiento y muerte son independientes, la tasa de inmigración es alta o que la muestra general corresponde a muestras pequeñas de una comunidad log-normal (Moreno 2001, Magurran 2003). Es muy probable que las condiciones ambientales en las zonas altoandinas resulten en la obtención de muestras pequeñas de las comunidades estudiadas en estas áreas, obteniendo como resultado un ajuste al modelo de serie logarítmica y/o puede relacionarse con la dominancia de especies raras y típicas de áreas abiertas de borde de

bosque y páramo, que en las zonas son especies de licénidos del género *Penaincisalia*.

La distribución de la abundancia relativa fue similar en cada una de las comparaciones analizadas, pero la figura 17 (aunque esta diferencia observada entre los hábitats no puede ser evaluada estadísticamente) mostró que en las áreas boscosas del Santuario dominaron las especies muy comunes y abundantes, la mayoría de ellas satírinos típicos de estas zonas, pertenecientes a la tribu Pronophilini (70% aproximadamente) y que según Adams (1986) y Pycrz & Wojtusiak (1999) presentan en su hábitat los mayores niveles en términos de abundancia. Además por la poca movilidad de los adultos (Adams 1986), se facilitó su captura, permitiendo que se obtuvieran valores altos de abundancia.

Por el contrario, la mayor proporción de especies raras en las áreas de bosque del páramo de Las Ovejas fue consecuencia de la presencia de licénidos, los cuales son más difíciles de capturar debido a su tamaño, un gran número de ellos presentan comportamiento de “hilltopping” y generalmente constituyen especies que vuelan en el dosel del bosque o en regiones montañosas inaccesibles (Prieto 2008), teniendo que buscar como herramienta para su captura particularidades en el entorno, como cumbres o cimas.

No es posible asegurar la existencia de un patrón de movimiento poblacional marcado para la especie seleccionada, *Pedaliodes palpita bedonica*, en el Santuario por su cercanía al cono volcánico activo. Un aspecto que impidió evidenciarlo es que *Pedaliodes* uno de los géneros más numerosos de la tribu Pronophilini, se caracteriza por presentar una movilidad restringida y aunque este aspecto de su etología no ha sido estudiado rigurosamente, las observaciones indican que se desplazan muy poco horizontal y verticalmente, y por lo general no se alejan de las plantas hospederas de sus orugas. El comportamiento sedentario se traduce por una habilidad de dispersión muy reducida sin mencionarse dispersiones activas entre los Pronophilini (Pycrz & Wojtusiak 1999).

Las diferencias encontradas en la ocurrencia de las especies en la dimensión espacial entre el Páramo de Las Ovejas y el SFF Galeras sugieren que la condición orográfica de este último podría estar influenciando en cómo están distribuidas las poblaciones dependiendo del tamaño del área del hábitat, que al tratarse de un cono volcánico es menor. En la figura 18 se puede notar a un grupo de poblaciones que se encuentran en más de dos hábitat teniendo quizá que compartir o competir por los recursos. Por el contrario, en el Páramo de Las Ovejas es evidente una asociación específica de las poblaciones hacia un hábitat en particular (Figura 19). Se puede considerar que la reducción del área del

hábitat tiene como consecuencia una reducción de la diversidad del recurso (Lawton *et al.* 1987), de tal manera que las áreas de influencia del edificio volcánico pueden favorecer un comportamiento espacialmente más generalista entre las poblaciones de la comunidad.

Los datos obtenidos en esta investigación en cuanto a la dispersión de las especies en la dimensión temporal representan un nuevo aporte para el estudio de la estacionalidad de poblaciones puntuales del grupo Pronophilini tales como *Pedaliodes kruegeri*, *P. negreti* y *Lymanopoda huilana azufrali*, información desconocida o sin publicar.

4.3 COMPORTAMIENTO TEMPORAL DE LA DIVERSIDAD

El comportamiento de la diversidad en los dos sitios se asemeja al encontrado con la riqueza, con un aumento hacia la época seca (Noviembre, Diciembre y Febrero). Tobar (2002) en la mayoría de los sitios de su estudio en un bosque húmedo premontano, la diversidad de mariposas se incrementó hacia esta época. Hernández *et al.* (2008) describieron un aumento de la diversidad de especies al finalizar la época de sequía en un bosque lluvioso tropical y Emmel & Leck (1969) en este mismo tipo de bosque en Panamá, encontraron que la diversidad incrementó en la estación seca tanto en áreas de bosque y claros, particularmente en estos últimos, la diversidad alcanzó un máximo durante un periodo de transición entre finales de la época lluviosa e inicios de la seca. Estos resultados concuerdan con los encontrados en este estudio, en donde la tendencia de un aumento de la diversidad hacia la época seca es independiente del tipo de bosque. Ya que este atributo no se ha estudiado en bosques altoandinos para poder ser comparados con esta investigación, esta evaluación constituye un nuevo aporte para el estudio de comunidades de mariposas de alta montaña.

En el SFF Galeras el comportamiento de la diversidad presentó un aumento progresivo al inicio del muestreo y luego permaneció constante en el tiempo, hecho atribuido a la presencia dominante de satírinos, que tal como lo explica Fagua (1999), la actividad de este grupo es moderadamente independiente de la ocurrencia de lloviznas y neblinas en estas áreas, manteniendo la dinámica del atributo en el tiempo. Con respecto al páramo de Las Ovejas la ausencia de la población de *Dione glycera* pudo causar la variación de la diversidad con una disminución hacia la mitad del muestreo (Figura 21 A y B), considerando que ésta especie pudo encontrarse en otros estadios como huevo, oruga o pupa, aspectos que no fueron considerados en el diseño del muestreo, aunque son características bien documentadas (Betancourth 1990, García & López 1998, Orellana 2000, Maury *et al.* s.p.).

Debido a las características de las áreas boscosas en ambas localidades, éstas se caracterizaron por presentar los valores más altos de diversidad. Resultados similares han sido apreciados en estudios en bosques aprovechados, bosques secundarios, bordes de bosques y claros, donde presentan una mayor heterogeneidad ambiental, la diversidad de mariposas es mayor (Raguso & Llorente 1991, Araujo 1996 y DeVries *et al.* 1997). Tobar (2004) y Araujo (1996) encontraron que la mayor diversidad y riqueza de especies se presentó en bordes y en zonas intermedias de perturbación, como lo registrado por este estudio para el páramo de Las Ovejas. Estos ambientes, donde la regeneración es intensa, tienen una alta productividad y mantienen altos los niveles de la población (Araujo 1996).

La diversidad en áreas de subpáramo del Santuario presentó un aumento hacia el cuarto muestreo, correspondiente a una época seca, por la presencia de las poblaciones de *Steremnia monachella ssp.* y *Lymanopoda huilana azufrali*, resultados que coinciden con lo encontrado por Acosta & Rivadeneira (2003) para estas mismas poblaciones en los sectores de Frailejón y Consacá de Galeras. La nubosidad se mantuvo presente en la mayoría del muestreo en las áreas de subpáramo del páramo de Las Ovejas dificultando la observación y captura de mariposas lo cual se vio reflejado en una disminución de la diversidad, siendo ésta otra muestra de la dependencia de estos organismos a las condiciones ambientales favorables para su actividad de vuelo (Andrade & Amat 1996, Palacios & Constantino 2006).

El valor de equidad encontrado en las dos comunidades fue cercano a uno mostrando una baja dominancia, por lo que se puede decir que existió uniformidad en la distribución de las especies.

4.4 VARIABLES AMBIENTALES Vs. LAS COMUNIDADES DE MARIPOSAS

Cabe aclarar que los registros de SO₂ monitoreados y suministrados por INGEOMINAS no fueron suficientes para incluirlos en el análisis de esta variable con las variables ecológicas ya que hay existen varias consideraciones a tener en cuenta. Cabe mencionar que debido al principio de funcionamiento de los equipos (tres estaciones permanentes con transmisión telemétrica de la información y un equipo móvil-DOAS), los valores reportados corresponden a un dato promedio máximo expresado como flujo. Lo anterior no significa que ese dato sea el máximo real en el día ya que el volcán puede emitir gases en horas de la noche o la madrugada y no ser detectado por las estaciones por no existir las condiciones de luz necesarias para los escaneos. Otra situación a tener en cuenta es que si el viento dispersa el SO₂ en una dirección diferente al costado occidental, las

estaciones no van a detectar la columna o puede que detecten solamente una fracción del volumen total emitido (INGEOMINAS 2010).

Del análisis de las variables ambientales se puede confirmar la existencia de un alto grado de sensibilidad de las mariposas a los cambios principalmente de temperatura y humedad relativa con una variación evidente en el comportamiento de la riqueza y diversidad. Como lo explican Wright *et al.* (1993) citado por Murray (2000), las variables ambientales, más notablemente los factores climáticos, a menudo se correlacionan con la riqueza y diversidad de especies.

Daily & Ehrlich (1996) encontraron resultados similares a los de este estudio, en una comunidad de mariposas de un bosque húmedo tropical donde cambios en el aumento de la intensidad lumínica, penetración del viento y la fluctuación de la humedad y temperatura del aire tuvieron efectos sobre las especies principalmente de interior de bosque. Por su parte, Luna & Llorente (2004) explican que la temperatura tuvo un papel determinante en la distribución de papilionoideos en su estudio en una cota altitudinal de 3400m.

Se presentan también casos contrarios. Palacios & Constantino (2006) concluyen que la influencia de estas variables climáticas no fue significativa estadísticamente en relación a la estructura y composición de la comunidad de Lepidópteros. Tobar (2004) encontró que los cambios de la temperatura y humedad no presentaron efecto sobre la distribución y abundancia de las mariposas de un bosque húmedo tropical al norte de Costa Rica.

Según el análisis del coeficiente de correlación de Spearman la precipitación no influyó en los resultados obtenidos de riqueza y abundancia de mariposas para las dos localidades. Contrario a lo encontrado por Wolda (1988), quien explicó que la presencia de las lluvias se correlaciona directamente con la abundancia y la riqueza de insectos, ya que puede afectar la fisiología de la reproducción, desarrollo ontogénico y la conducta de los imagos.

4.5 BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE LAS MARIPOSAS ALTOANDINAS

Uno de los principales aportes de este trabajo lo constituye el reconocimiento de dos áreas de importancia biológica y ecológica. Tanto el diseño del muestreo y los resultados obtenidos no solo dan respuesta al estudio específico en una localidad, sino que se ha llevado a cabo una comparación de dos zonas con unas características que los vuelven indispensables para el conocimiento de la

biodiversidad. Esta investigación abarcó el estudio de organismos de difícil encuentro y captura por tratarse de áreas con acceso complicado en las montañas altoandinas a altitudes entre los 3.500 y 4.000m.

Por un lado, el SFF Galeras, mantiene una constante amenaza a la biodiversidad debido a la continua actividad volcánica. Este estudio constituye la primera aproximación en cuanto a la estructura espacio-temporal de un grupo de artrópodos valiosos para este ecosistema, de tal manera que de presentarse un evento volcánico considerable se tendrían precedentes de toda la composición y riqueza presente en el sitio.

En el páramo de las Ovejas se están gestionando procesos para la implementación de programas de conservación y como un primer acercamiento se encuentra el Plan de Manejo Ambiental desarrollado por la Universidad de Nariño, Corporación Autónoma Regional de Nariño, y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. El páramo Ovejas – Tauso cumple una función ecológica de prestación de bienes y servicios ambientales tan importantes como la regulación hídrica, la captura de carbono y albergue de la biodiversidad propia de estas áreas (UDENAR, CORPONARIÑO & MAVDT, en prep). Este estudio deja un aporte importante de la lepidopterofauna presente en el sitio, encontrando una diversificación de las mariposas en alta montaña, principalmente de licénidos del género *Penaincisalia*, que se constituye como uno de los grupos menos conocidos y taxonómicamente confusos. Esa falta de información no ha permitido estudiar y conocer con mayor seguridad la composición, estructura y la función del grupo, sin embargo, este trabajo sirve como base para emprender nuevos estudios basados en un mayor acumulo de información.

5. CONCLUSIONES

- La composición difirió entre las localidades estudiadas. La comunidad del SFF Galeras está compuesta principalmente por especies de la subfamilia Satyrinae con la diversificación en ambientes de montaña especialmente del grupo *Pedaliodes*. Los licénidos estuvieron mejor representados en el páramo de Las Ovejas con cerca de seis especies del género *Penaincisalia*. *Pedaliodes palpita bedonica* fue la especie más abundante, registrada tanto en época seca y época lluviosa a lo largo de todo el muestreo y considerándose como generalista al estar presente en los tres tipos de hábitat.
- Se registra por primera vez para Colombia a *Penaincisalia penai* y se amplía el rango de distribución de *Pedaliodes negreti* y *Pedaliodes piscalabis*, registradas por primera vez para Nariño. Se inicia el proceso de descripción de tres nuevas subespecies: *Altopedaliodes* afín *pilimbala* ssp., *Lasiophila cirse* ssp. y *Catasticta tricolor* ssp. y se colecta el primer ejemplar hembra de *Catasticta socorrensis cotopaxiensis* y un segundo ejemplar hembra de *Johnsonita johnsoni* para Colombia.
- Los valores más altos de la riqueza y diversidad correspondieron al páramo de Las Ovejas y a los muestreos realizados en la época seca. La riqueza en las áreas boscosas y de subpáramo no varió entre las localidades. Estas áreas a pesar de tener diferencias, proporcionan los recursos suficientes para el establecimiento y sostenimiento de las poblaciones que albergan. La variación se produjo nuevamente en la composición de mariposas en el ambiente subparamuno, siendo los piéridos (genero *Catasticta*) los más diversificados en el páramo de Las Ovejas. Estos atributos tuvieron una correlación negativa a medida que se aumentó la altitud.
- Aunque las dos comunidades presentaron una dinámica diferente en la distribución temporal de la riqueza, su comportamiento tuvo una tendencia a incrementar en los muestreos que correspondieron a una época seca (Diciembre de 2009 y Febrero de 2010). Debido al fenómeno de “El Niño”, esta temporada se caracterizó por presentar días muy soleados, favoreciendo la actividad de las mariposas y su posible observación y captura.
- Las dos comunidades se ajustaron al modelo de la serie logarítmica, sin evidencia de diferencias en la distribución de la abundancia relativa entre ellas. La distribución mostró una gran cantidad de especies raras y pocas

abundantes, aspecto más notable en el páramo de Las Ovejas. No se evidenció un patrón particular de movimiento poblacional de *Pedaliodes palpita bedonica* caracterizándose por presentar una habilidad de dispersión muy reducida.

- Se encontraron diferencias en el comportamiento de las poblaciones en la dimensión espacial. En el SFF Galeras existieron especies que se consideraron como generalistas ya que fueron observadas desde áreas de interior de bosque hasta áreas de páramo, encontrándose asociadas a los tres tipos de hábitats, mientras en el páramo de las Ovejas fue evidente una asociación específica de las poblaciones hacia un hábitat en particular.
- La temperatura y la humedad relativa fueron variables que se correlacionaron directa e inversamente con la riqueza y abundancia relativa, mientras la precipitación no tuvo relación con los atributos analizados.
- La presencia directa de un edificio volcánico activo no es una influencia en la dinámica de la comunidad de mariposas diurnas en el sector Laguna Negra, Santuario de Flora y Fauna Galeras. Las diferencias se presentaron principalmente en la composición y riqueza al compararla con una comunidad que en la actualidad no presenta este tipo de influencia; estas diferencias se debieron principalmente a las condiciones particulares de cada localidad. Todas estas aproximaciones son indispensables y permiten adelantar y continuar procesos para la conservación de dos sitios que representan para la región andina nariñense un punto estratégico de la biodiversidad.

6. RECOMENDACIONES

- Realizar un estudio comparativo de la estructura espacio-temporal de la comunidad de mariposas en las áreas del Santuario consideradas de amenaza alta donde hay depósitos y afectación directa de material volcánico a la vegetación y que permita obtener una evidencia más concluyente sobre la influencia del volcán sobre las poblaciones.
- Realizar un estudio de complejidad y heterogeneidad vegetal que complemente este tipo de trabajos permitiendo comparar los resultados encontrados con las diferencias en la flora presente en los dos sitios de estudio.
- Hacer un muestreo más extensivo que permita obtener un número mayor de ejemplares para la descripción de las tres nuevas subespecies de *Altopedaliodes* afín *pilimbala* ssp., *Lasiophila cirse* ssp. y *Catasticta tricolor* ssp.
- Efectuar un estudio minucioso con respecto a la eficiencia de las trampas de caída para poder obtener resultados suficientes y analizar la distribución de las mariposas en la dimensión vertical en las regiones de alta montaña, donde debido a las condiciones ambientales su eficacia se ve reducida.
- Profundizar en el estudio de un grupo relativamente nuevo dentro de los Eumaeini, especies del género *Penaincisalia* (Lycaenidae), debido al gran número de especies aún sin describir y de un grupo con una complejidad taxonómica tal como lo es el “complejo *Pedaliodes*” (Satyrinae), resaltando la importancia de las investigaciones en las zonas altoandinas.

LITERATURA CITADA

ACOSTA, A. & RIVADENEIRA, P. Variación de la diversidad de Lepidóptera Rhopalocera según gradientes altitudinales en el santuario de flora y fauna galeras. Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de Biólogo con énfasis en Ecología. Universidad de Nariño, 2003. 299 p.

ADAMS, A. Ecosystem recovery on the debris avalanche. En: Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993). U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 49.

ADAMS, M. Speciation in the Pronophilina Butterfly (Satyridae) on the Northern Andes. J. Res. Lepidoptera, Supplement 1, 1985. p. 33-49.

ADAMS, M. Pronophilina butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. Zool. J. Linn. Soc. 87, 1986. p. 235-320.

AKRE, R., HANSEN, L., REED, H & CORPUS, L. Effects of ash from Mt St Helens on ants and yellowjackets. *Melandria* 37, 1981. p. 1-19.

ALIEN, M. & CRISAFULLI, C. Recovery of mycorrhizal associations on Mount St. Helens. En: Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993). U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 50.

ANDERSEN, D. & MACMAHON, J. Effects of pocket gopher (*Thomomys talpoides*) mounds on plant re-establishment processes. En: Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993). U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 52.

ANDERSON, H. & MEYERHOFF, R. Recovery of aquatic insect communities in streams near Mount St. Helens. En: Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts

(1980 – 1993). U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 55.

ANDRADE G. Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia. En: Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PRIBES, Venezuela, 2002. p. 153-172.

_____. Claves para las familias y subfamilias de Lepidoptera: Rhopalocera de Colombia, *Caldasia* 16(77), 1990. p. 539-550.

_____. Las mariposas del Parque Región Natural UCUMARI: distribución local y estacional de Rhopalocera. En: UCUMARI un caso típico de diversidad biótica andina. Corporación autónoma regional de Risaralda. Pereira, 1994. 450p.

ANDRADE, G. & ÁLVAREZ, J. Mariposas. En: Rangel (ed) Colombia, Diversidad Biótica III. La Región de vida paramuna. U. Nac. Col. ICN-AVH, Bogotá, 2000. p. 645-652.

ANDRADE, G. & AMAT, G. Estudio regional de las mariposas altoandinas en la cordillera oriental de Colombia. En: Insectos de Colombia, estudios escogidos. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 10. Coedición con el Centro Editorial Javeriano. Bogotá, 1996. p. 149-180.

ANDRADE, G. & AMAT, G. Guía preliminar de insectos de Santafé de Bogotá y sus alrededores. Departamento Técnico Administrativo Medio Ambiente. Alcaldía Mayor de Santafé de Bogotá, 2000.

ANDRADE, G., CAMPOS, L., GONZÁLEZ, L. & PULIDO, H. Santa María, alas y color. Serie de guías de campo del Instituto de Ciencias Naturales No 2. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. Colombia, 2007. 248 p.

ARAUJO, F. Nymphalid butterfly communities in an amazonian forest fragment. *Journal of research on the Lepidoptera*, 1996. p. 29-41.

ARIAS, J. & HUERTAS, B. Mariposas diurnas de la Serranía de los Churumbelos, Cauca. Distribución altitudinal y diversidad de especies (Lepidoptera: Rhopalocera: Papilionoidea). *Revista Colombiana de Entomología* 27 (3-4), 2001. P. 169-176.

BASSET, Y., ABERLENC, H. & DELVARE, G. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology* 17, 1992. p. 310-318.

BLAU, W. Latitudinal variation in the life histories of insects occupying disturbed habitats: A case study. En: *Insect Life History Patterns*, ed. R. F. Denno and H. Dengele. New York, Heidelberg, Berlin, 1981. p. 75-95.

BEDOYA, S. & MORILLO, M. Evaluación de la transpiración de *Espeletia pycnophylla* durante las épocas húmeda y seca en las zonas de páramo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Trabajo de Grado. Universidad de Nariño, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Programa de Biología, 2001.

BETANCOURTH, I. Plagas en el cultivo de la curaba (*Pasiflora mollisima*). Universidad de Nariño, Facultad de Ciencias Agrícolas. Pasto, Colombia, 1990.

BIZUET, Y., LUIS, A. & LLORENTE, J. Butterflies in the "El Chico" National Park, Hidalgo and your biogeography relations with five areas near to the Valley of Mexico, Mexico. *SHILAP Revta. lepid.*, 29 (114), 2001. p. 145-159.

BOGGS, C. & MURPHY, D. Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distribution. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6, 1997. p. 39-48.

BRAATNE, J. Physiological and population ecology of lupines colonizing early successional habitats on Mount St. En: *Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993)*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 59 – 60.

BROWN, K. Ecología geográfica e evolucaons florestas neotropicais. Padroes geograficos de evolucao em lepidopteros noeticais. Tese dociencia, área de Ecología. Universidad Estadual de Campinas. Brasil, 1979.

BROWN, J. & HUSSAIN, Y. Pyhysiological effects of volcanic ash upon selected insects in the laboratory. *Melanderia* 37, 1981. p. 30-38.

CALDERON, J. Ecología de comunidades aviarias en páramos del suroccidente colombiano. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Magister en Biología. Santiago de Cali, 1998.

CAMERO, E. Caracterización de la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) en un perfil altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta-Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc.* 27(105), 2003. p. 491-516.

CAMERO, E. & CALDERÓN, A. Comunidad de mariposas diurnas (Iepidóptera: Rhopalocera) en un gradiente altitudinal del cañón del río Combeima-Tolima, Colombia. *Acta biol.Colomb.* v.12 n.2 Bogotá, 2007. p. 95-110.

CAMPOS, M. & VITERI, C. Análisis y evaluación de vulnerabilidad de edificaciones expuestas a eventos eruptivos del Volcán Galeras en los municipios de Consacá (Zona Norte) y Yacuanquer (Zona Sur). Tesis de Ingeniería Civil. Facultad de Ingeniería. Programa de Ingeniería Civil. Universidad de Nariño, 1998.

CENTRO NACIONAL DE PREVENCIÓN DE DESASTRES (México). Las cenizas volcánicas del Popocatepetl y sus efectos para la aeronavegación e infraestructura aeroportuaria, 2001.

CHAI, P & SRYGLEY, R. Associations of flight patterns and thermal biology of butterflies to their palatability. *Am Zool.* 24, 1986. p. 98A.

CHITAN, S. Análisis de vulnerabilidad socioeconómica por posible evento sísmico del Volcán Galeras, en el casco urbano de los municipios de Pasto, Yacuanquer y Sandoná, teniendo en cuenta la estratificación socioeconómica urbana. Trabajo de grado para optar el título de Geógrafo. Universidad de Nariño. San Juan de Pasto, 2001.

CLEARY, D. & GRILL, A. Butterfly response to severe ENSO-induced forest fires in Borneo. *Ecological Entomology* 29, 2004. P. 666-676.

CLENCH, H. Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47, 1966. p. 1021-1034.

COLWELL, R. & CODDINGTON, J. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345, 1994. p. 101-118

CONCHA, I. & PARRA, L. Análisis cualitativo y cuantitativo de la diversidad de mariposas de la Estación Biológica Senda Darwin, Chiloe, X Region, Chile. *Gayana* 70(2), 2006. P. 186-194.

CORDOBA, C., GUZMÁN, L. & ROSALES, G. Caracterización limnológica de la Laguna Negra, departamento de Nariño. Pasto, Universidad de Nariño, Facultad: Escuela de post Grado Especialización en Ecología, Trabajo de Grado, 1995.

CRAWFORD, R. Spider biogeography at Mount St. Helens. En: *Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993)*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 64.

CRUZ, A. Avian community organization in a mahogany plantation on a neotropical island. *Carib. J. Sci*, 23(2), 1987. p. 286-296.

DAILY, G. & EHRLICH, P. Nocturnality and species survival. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93, 1996. p. 11709-11712.

DALE, V., SWANSON, F. & CRISAFULLI, C. *Ecological responses to the 1.980 eruption of Mount St. Helens*. New York. Springer, 2005.

D'ABRERA, B. *Butterflies of South America*. Hill House, Victoria, Australia 1984.

DELGADO, B., ENRÍQUEZ, J. & ORTEGA, E. Prevención de desastres volcánicos sísmicos en la ciudad de San Juan de Pasto. Producción multimedial. Pasto, Universidad de Nariño, 2002.

DEL MORAL R. & CHAD, J. Vegetation development on pumice at Mount St. Helens, USA. *Plant Ecology* 162, 2002. p. 9–22.

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

_____. _____. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Costa Rica, 2000.

DeVRIES, P., MURRAY, D. & LANDE, R. 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, 1997. p. 343–364.

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

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

EDWARDS J. & SCHWARDS, S. Mount St Helens ash: a natural insecticide. *Can. J. Zool.* 50, 1981. p. 714-715.

EDWARDS, J. & SUGG, P. Arthropod recolonization of Mount St. Helens. En: *Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993)*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p 75.

EMMEL, T. & LECK, C. Seasonal changes in organization on tropical rain forest butterfly populations in Panamá. *Journal of Research on the Lepidoptera* 8(4), 1969. p. 133-152.

ERAZO, G., DE LA CRUZ, C., DELGADO, L. & MONTENEGRO, L. Caracterización de la vegetación paramuna de los volcanes Azufral y Galeras. Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de especialistas en ecología. Escuela de postgrado. Universidad de Nariño. San Juan de Pasto, 1991.

EVANS, M. Caracterización de la vegetación natural de sucesión primaria en el Parque Nacional Volcán Pacaya y Laguna de Calderas, Guatemala. Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado, Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza como requisito para optar por el grado de Magister Scientiae en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad. CATIE. Turrialba, Costa Rica, 2006. 79 p.

FAGUA, G. Comunidad de mariposas y artropofauna asociada con el suelo de tres tipos de vegetación de la Serranía de Taraira (Vaupes, Colombia). Una prueba del uso de mariposas como bioindicadores. En: Revista de entomología vol 22 No. 3, 1996. p. 143-151.

_____. Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la cordillera Oriental (Colombia). Insectos de Colombia, 1999. p. 317-362.

FAGUA, G., AMARILLO, A. & ANDRADE, G. Mariposas como indicadores del grado de intervención en la cuenca del Rio Pato (Caqueta-Colombia). En: M. G. Andrade- C., G. Amat & F. Fernández (eds). Estudios ecológicos y sistemáticos de insectos colombianos No. 2. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 13, 1999. p. 285-315.

FERMON, H., WALTERT, M., VANE-WRIGHT, R. & MUHLENBERG, M. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. Biodiversity and Conservation 14, 2005. p. 333–350.

FUENTES, P. Composición y distribución espacio-temporal de escarabajos coprófagos (Coleoptera:Scarabeidae:Scarabaeinae) en el bosque municipal de Mariquita - Tolima [trabajo de grado]. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, 2004.

GAGNE, W. Canopy associated arthropods in Acacia koa and Metrosideros tree communities along an altitudinal transect on Hawaii insland. *Pasif. Insects*, 1979. p. 56-82.

GARCÍA, C., CONSTANTINO, M., HEREDIA, M. & KATAN, G. Mariposas comunes de la cordillera central de Colombia. Wildlife Conservation Society. Colombia, 2002.

GARCÍA, A. & LÓPEZ, J. Guía de las mariposas diurnas de la zona norte del Parque del Sureste. *Asoc. Ecol. Del Jarama "El Soto"*, 1998. 57 p.

GIL, I. Plan de contingencia y monitoreo a los efectos de la actividad volcánica. Componente de fauna. Santuario de Flora y Fauna Galeras. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales, San Juan de Pasto, 2008. 106 p.

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

GONZÁLEZ, E. Peligros y riesgos volcánicos en biogeografía: efectos sobre la vegetación. IV Congreso Español de Biogeografía Ávila, 2006.

GOVERDE, M., ERHARDT, A. & NIKLAUS, P. In situ development of a Satyrid butterfly on calcareous grassland exposed to elevated carbon dioxide. *Ecology*, Vol. 83, No. 5, 2002. p. 1399-1411.

GUTIERREZ, A. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* No. 7, 2008. p. 17-42.

GUTIERREZ, A. & ROJAS, S. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, 2001. 130 p.

HEBERT, P. Moth communities in montane Papua New. Guinea. *Journal of Animal Ecology* 49, 1980. p. 593-602.

HEINRICH, B. *The Hot-Blooded Insects. Strategies and Mechanisms of thermoregulation.* Harvard University Press, 1987.

HERNÁNDEZ, C., LLORENTE, J., VARGAS, I. & LUIS, A. The Butterflies (Hesperioidea y Papilionoidea) of Malinalco, State of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79, 2008. p. 117-130.

HILL, J., HAMER, K., LACE, L. & BANHAM, W. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32, 1995. p. 754-760.

IDEAM. Boletín informativo sobre el monitoreo del fenómeno de “El Niño”. En: www.ideam.gov.co. IDEAM, 2009.

_____. Información climatológica de los aeropuertos de Colombia. En: www.ideam.gov.co. IDEAM, 2006.

INGEOMINAS. Informe para el manejo de la información suministrada. San Juan de Pasto, 2010.

_____. Mapa de amenaza volcánica del Galeras. ed. 3. Publicación especial de INGEOMINAS, 1997.

JOHANSEN, C., EVES J., MAYER D., BACH J., NEDROW M. & KIOUS C. Effects of ash from Mt St Helens on bees. *Melanderia* 37, 1981. p. 20-29.

KARCIVA, P., Turchin, P. and Morris, W. 1. Ecological factors determining population size of *Aphis varians*. 2. Factors causing pattern of *Altica tombacina* population on fireweed. En: *Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993)*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 95.

KORNER, C. & MIGLIETTA, F. Long term effects of naturally elevated CO₂ on Mediterranean grassland and forest trees. *Oecologia* 99, 1994. p. 343-351.

KREMEN, C. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological applications* 4(3), 1994. p. 407-422.

LAWTON, J., MACGARVIN, M. & HEADS, P. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *Journ. Animal Ecol.*, 56, 1987. p. 147-160.

LLORENTE, J., MARTÍNEZ, A. & VARGAS, I. Biodiversidad de las Mariposas: su conocimiento y conservación en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 1993. p. 313-324.

LONGINO, J & NADKARNI, N. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97, 1990. p. 81-93.

LÓPEZ DE VILES, N. Estrategias de sistemas sostenibles para la conservación en el Santuario de flora y fauna Galeras, (artículos con informaciones para presentación de parques nacionales). Pasto, 2004 (sin publicar).

_____. Plan de manejo 2006-2010 Santuario de Flora y Fauna Galeras. Pasto, 2005.

_____. Plan guía para el Plan de Manejo del Santuario de Flora y Fauna Galeras. Trabajo de Grado, Especialización en Ecología con énfasis en educación ambiental. Pasto, Colombia, Universidad de Nariño, Escuela de Post Grado, 1994. 245 p.

LUNA, M. & LLORENTE, J. Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra Nevada, México. *Acta Zoológica Mexicana* 20(2), 2004. p. 79-102.

MACMAHON, J. & CRISAFULLI, C. Small mammal recolonization on the Mount St. Helens volcano. En: *Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993)*. U.S.

Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station
Portland, Oregon, 1994. p. 103.

_____. The herpetofauna of Mount St. Helens: survival and colonization following the 1980 eruption. En: Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993). U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 102.

MAES, J. Pieridae (Lepidoptera) de Nicaragua. Rev. Nica. Ent., 67, Suplemento 1, 2007. 313 p.

MALLET, J. & GILBERT, L. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behavior and mimicry in Heliconius butterflies. Biological Journal of the Linnean Society 55, 1995. p. 159-180.

MAGURRAN, A. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. Oxford, UK, 2003. 256 p.

MARTINEZ, J., ROMERO, J., FORERO, C. & RUBIANO, D. Estudio de amenazas geológicas por el INGEOMINAS. Espacialización geográfica de vulnerabilidad (población del casco urbano Pasto, Yacuanquer y Sandoná), 1994. p. 1-15.

MARSKE, K., IVIE, M & HILTON, G. Effects of Volcanic Ash on the Forest Canopy Insects of Montserrat, West Indies. Environ. Entomol. 36(4), 2007. p. 817 – 825.

MAURY, L., MORA, A. & GARCÍA, N. Cría y ciclo biológico de Dione glycera (Lepidoptera) y contribución al establecimiento de un mariposario en la Universidad de Nariño. Pasto, s.p.

MCKEE, W. & GREENC, S. Recovery of riparian vegetation at Mount St. Helens. En: Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993). U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 100.

MESIAS, M. & SALAS, G. Análisis y evaluación de vulnerabilidad de edificaciones expuestas a eventos eruptivos del Volcán Galeras para sectores de los municipios de Pasto, Tangua y Yacuanquer. Tesis de Ingeniería Civil. Facultad de Ingeniería. Programa de Ingeniería Civil. Universidad de Nariño, 1998.

MOLINA, A. & LEÓN, J. Movilidad y especialización ecológica como variables que afectan la abundancia y distribución de Lepidopteros Papilionidos en el sumidero, Chiapas, México. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 22(3), 2006. p. 29-52.

MOLLEMAN, F., KOP, A., BRAKEFIELD, P., DEVRIES, P. & ZWAAN, B. Vertical and temporal patterns of biodiversity of fruit-feeding butterflies in a tropical forest in Uganda. *Biodiversity and Conservation*, 2006. p. 107-121.

MORENO, C. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T – Manuales y Tesis SEA*, vol. 1. Zaragoza, 2001. 84 p.

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

MURPHY, D., LAUNER, A. & EHRLICH, P. The Role of Adult Feeding in Egg Production and Population Dynamics of the Checkerspot Butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia* (Berlin) 56, 1983. p. 257-263.

MURRAY, D. A Survey of the Butterfly Fauna of Jatun Sacha, Ecuador (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). *Journal of Research on the Lepidoptera* 35, 2000. p. 42–60.

MUSCARI, M. Ant-plant interactions at Mount St. Helens. En: *Mount St. Helens, Biological research following the 1980 eruptions: an indexed bibliography and research abstracts (1980 – 1993)*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Pacific Northwest Research Station Portland, Oregon, 1994. p. 100.

NARVÁEZ, C. & NARVÁEZ, I. Evaluación ecológica de anuros en las lagunas de Telpis y Mejía, Santuario de Flora y Fauna Galeras, Nariño. Pasto, Universidad de Nariño, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Programa de Biología, 2002.

NEILD, A. The butterflies of Venezuela. Meridian Publications. Greenwich, London, 1996.

ORELLANA, A. Mariposas de los páramos de la Sierra Nevada y Sierra de la Culata (Cordillera de Mérida, Venezuela). Los páramos Andinos: Los desafíos en el siglo XXI. Mérida, Venezuela, 2000. p. 57-71

PALACIOS, M. y Constantino, M. Diversidad de Lepidópteros Rhopalocera en un gradiente altitudinal en la reserva natural El Pangan, Nariño, Colombia. Boletín Científico - Centro de Museos - Museo de Historia Natural Vol. 10, 2006. p. 258-278.

PALANCA, A. Aspectos faunísticos y ecológicos de lepidópteros altoaragoneses. Monografías del Instituto Pirenaico de ecología. No. 2. Jaca, 1987.

PINZON, J. Mariposas del Bajo Río Caquetá y Apaporis (Amazonia Colombiana). Bogotá, Colombia, 2006.

PRIETO, C. Taxonomía, Biogeografía y Relaciones Filogenéticas del Género Alto-Andino *Penaincisalia* Johnson (Lepidoptera: Lycaenidae: Eunaeni). Tesis Doctoral. Universidad de Alicante, España, 2008. 235 p.

PYLE, R. The impact of recent vulcanism on Lepidoptera. En: R. Vane-Wright & P. Ackery. The biology of butterflies. Academic, London, England, 1984. p. 323-326.

PYRCZ, T. Pronophilina butterflies of the highlands of Chachapoyas in northern Peru: faunal survey, diversity and distribution patterns (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). Genus 15, 2004. p. 455-622.

PYRCZ, T. & WOJTUSIAK, J. Mariposas de la tribu Pronophilini de la Reserva Forestal Tambito, Cordillera Occidental, Colombia. Segunda Parte. Patrones de distribución altitudinal (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). SHILAP Rvta. lipid., 27 (106), 1999. p. 203-213.

PYRCZ, T. & WOJTUSIAK, J. The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) along an elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. *Global Ecology & Biogeography* 11, 2002. p. 211–221.

RAGUSO, R. & GLOSTER, O. Preliminary checklist and field observations of the butterflies of the Maquipucuna Field Station (Pichincha Province, Ecuador). *Journal of Research on the Lepidoptera* 32, 1993. p. 135-161.

RAGUSO, R. & LLORENTE-BOUQUETS, J. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtlas Mts., Vera Cruz, Mexico, revisited: species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera* 29 (1-2), 1991. p. 105-133.

RENJIFO, L. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13, 1999. p. 1124-1139A.

RICKLEFS, R. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 1987.

ROBBINS, R. & OPLER, P. Butterfly Diversity and a Preliminary Comparison with Bird and Mammal Diversity. En: Reaka-Kudla, M., Wilson, D. y Wilson, E. *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources*. Washington, DC: Joseph Henry Press, 1997. p. 69-82.

RUSZCZYK, A. Distribution and abundance of butterflies in the urbanization zones of Porto Alegre, Brazil. *Journal of the Research on the Lepidoptera* 25 (3), 1986. p. 157-178.

RYDON, A. Notes on the use of butterfly traps in east Africa. *Journal of Lepidopterist's Society*, 1964. p. 51-58.

SALAZAR, J. *Revista de Theclinae Colombianos Vol I y II*. Museo de historia natural de la Universidad de Caldas, Museo de la Universidad Pedagógica Nacional, Museo de la Salle de Ciencias Naturales. Bogota, 1997.

SALAZAR, O. Algunos aspectos de la vegetación de la región del volcán Galeras, Departamento de Nariño, con base en zonas de vida. Trabajo presentado como requisito para el ascenso al título de profesor asociado. Universidad de Nariño. San Juan de Pasto, 1984. 150 p.

SANCHEZ-RODRIGUEZ, J. & BAZ, A. The effects of elevation on the butterfly communities of the Mediterranean mountain, Sierra de Javalambre, central Spain. *Journal of the Lepipterists' Society*, 1995. p. 192-207.

SCATENA, F. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. En: Guariguata, MR y Honse, GH. (eds). 2002. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago, CR, 2002. 691 p.

SEDGWICK, J. & KNOPF, F. Breeding bird response to cattle grazing of a cottonwood bottomland. *J. Wildlife Manage*, 1987. p. 230-237.

SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 22, 1991. P. 115-143.

SLANSKY, F. Latitudinal gradients in species diversity of the new world swallowtail butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera* 11 (4), 1972. p. 201-217.

SOLARTE, V. Diversidad y estructura espaciotemporal de la comunidad de mariposas diurnas en la Reserva Natural Río Ñambí. Trabajo de grado para optar al título de biólogo. San Juan de Pasto, 2005. 102 p.

SOLARTE, M & NARVÁEZ, G. Proyecto estado del arte de la información biofísica y socioeconómica de los páramos de Nariño. Tomo 1. CORPONARIÑO. San Juan de Pasto, 2007. 60 p.

_____. _____. Tomo 2. CORPONARIÑO. San Juan de Pasto, 2007. 276 p.

STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3, 2000. p. 449-456.

STEVENS, G. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.* 133, 1989. p. 240-256.

TERBORGH J. Distribution on Environmental Gradients: Theory and Preliminary Interpretation of Distributional Patterns in the Avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology* 52(1), 1971. p. 23-40.

TOBAR, D. Efecto de hábitat sobre la comunidad de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado del norte de Costa Rica. Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Postgrado, Programa de Educación para el desarrollo y la conservación del Centro Agronómico Tropical de la Investigación y Enseñanza para optar el grado de Magister Scientiae. CATIE. Turrialba, Costa Rica, 2004. 74p.

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

UNIDAD ADMINISTRATIVA ESPECIAL DEL SISTEMA DE PARQUES NACIONALES NATURALES DE COLOMBIA. PROGRAMA GALERAS. MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE. Plan de manejo del Santuario de Flora y Fauna del Galeras. UAESPNN – Regional Surandina. Pasto, 1998.

UNIVERSIDAD DE NARIÑO, CORPORACIÓN AUTÓNOMA REGIONAL DE NARIÑO, y MINISTERIO DE AMBIENTE, VIVIENDA Y DESARROLLO TERRITORIAL. Diagnóstico físicobiótico y socioeconómico del páramo de las Ovejas. San Juan de Pasto, 2009.

VALENCIA, C., GIL, Z. & CONSTANTINO, L. Mariposas diurnas de la zona central cafetera colombiana. Colombia, 2005.

VANDERGAST, A., GILLESPIE, R. & RODERICK, G. Influence of volcanic activity on the population genetic structure of Hawaiian Tetragnatha spider: fragmentation, rapid population growth and the potential for accelerated evolution. *Mol. Ecol.* 13, 2004. P. 1729-1743.

VARGAS, I., LLORENTE, J. & LUIS, A. Listado lepidopterofaunístico de la sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). *Folia Entomológica Mexicana*, 1992. p. 41-178.

VIEJO, J. Diversity and species richness of butterflies and skippers in Central Spain habitats. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 24(4), 1985. p. 364-371.

VILORIA, A. Limitaciones que ofrecen distintas interpretaciones taxonómicas y biogeográficas al inventario de lepidópteros hiperdiversos de las montañas neotropicales y a sus posibles aplicaciones. En: Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PRIBES, Venezuela. 2002. p. 173-190.

VELA, N. Caracterización ecológica de la vegetación de la zona de páramo aledaña a la Laguna Negra, SFFG. Pasto, Universidad de Nariño, Facultad Ciencias Naturales y Matemáticas. Tesis, 2004.

VILLARREAL H., ÁLVAREZ, M., CÓRDOBA, S., ESCOBAR, F., FAGUA, G., GAST, F. MENDOZA H., OSPINA M & UMAÑA, A. Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. En: Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad segunda edición. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia, 2006. p.185-226.

WALKER, L. & DEL MORAL, R. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, UK, 2003. 456 p.

WATT, W. Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22, 1968. p. 437-458.

_____. Adaptive significance of pigment polymorphism in *Colias* butterflies. II. Thermoregulation and photoperiodically controlled melanin variation in *Colias eurytheme*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 63, 1969. p. 767-774.

WILLIE, A. & FUENTES, G. Effects of the Irazu volcano (Costa Rica) on various insects. *Rev. Biol. Trop.* 23, 1975. p. 165-175.

WILSON, R., GUTIERREZ, D., GUTIERREZ, J. & MONSERRAT, V. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13, 2007. p. 1873-1887.

WOLDA, H. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biol. J. Linn. Soc.* 30, 1987. p. 313-323.

_____. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 1988. p. 1-18.

ZAMBRANO, G & ORTIZ, G. Diversidad de lepidópteros diurnos en tres localidades del corredor biológico y multicultural Munchique – Pinche, Cauca, Colombia. *Bol.cient.mus.hist.nat.* 13 (1), 2009. p. 214 – 224.

ZAR, J. *Bioestadistical Analysis*. Prentice – Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 1996.