



UNIVERSIDAD DE **PAMPLONA**

Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) y su relación con la transformación de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de Páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca)

Silvia Juliana González Arteaga

1.101.693.913

**Programa de Biología
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias Básicas
Universidad de Pamplona
Pamplona, Colombia**

2019



Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) y su relación con la transformación de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de Páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca)

Estudiante

Silvia Juliana González Arteaga

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de

BIÓLOGA

Director

Diego Armando Carrero Sarmiento **B.Sc. M.Sc.**

Directora Externa

Sandra Milena Álvarez Gómez **B.Sc. M.Sc. (c)**

Codirector

Luis Roberto Sánchez Montaña **B.Sc. M.Sc.**

**Programa de Biología
Departamento de Biología
Facultad de Ciencias Básicas
Universidad de Pamplona
Pamplona, Colombia**

2019

DEDICATORIA

A mis nonitas, *Clementina* ^(†) y *Rosa María* ^(†), por mostrarme lo maravilloso de la naturaleza y ser mi fortaleza.

“Hay un libro abierto siempre para todos los ojos: la naturaleza”.

J.J. Rousseau.

AGRADECIMIENTOS

Al ser que no vemos, pero que manifiesta su poder y su fuerza en el entendimiento de las cosas.

A mi papá, por su paciencia, su confianza, sus esfuerzos y su apoyo incondicional. A mis dos mamás, Amparo y María Smith por su cariño inmensurable, su apoyo incondicional y por enseñarme que con dedicación y pasión por lo que se hace, todo siempre sale bien.

A mi familia, a mi hermana María Camila y mis primos (mis otros hermanos) Valentina y Juan José por compartir la vida y creer en este sueño, es un privilegio tenerlos.

A mis apreciados directores, Diego Carrero y Sandra Álvarez, por su apoyo, por sus innumerables enseñanzas y por la paciencia, pues como diría un gran sabio “cuando las personas están listas para aprender, aparecen los grandes maestros como ellos”. Mi más sincero agradecimiento por su entrega, su legado y su generosidad para conmigo.

Al maestro de maestros, el profesor Luis Roberto Sánchez que, con su sabiduría, sencillez y humildad, me ha enseñado acerca de la flora del páramo, de la vida y de las montañas. Para él todo mi agradecimiento, respeto y admiración.

Al B.Sc. M.Sc. Camilo Olarte por sus asesorías y aportes al trabajo.

Al B.Sc. M.Sc. Indiana Cristóbal Ríos por su ayuda en la determinación de las especies y sus valiosos aportes al trabajo.

Al Esp. Sergio Díaz González por sus aportes al escrito.

A mis primeros maestros, mis “tíos”, Bárbara González, la dulce maestra de escuela, por sus enseñanzas y por el apoyo a lo largo de estos años. A Rafael Vásquez, por abrirme las puertas ante el mundo de la ciencia, por su apoyo y por enseñarme que con disciplina todo es posible.

A la señora Nubia y la señora Mariela Gómez, por su humanidad, amabilidad y por abrirme las puertas de su casa durante la estadía en Bogotá haciendo posible esta investigación.

A Don Parmenio Poveda, su esposa Hermelinda Rodríguez y sus hijos Esteban, Angie, Laura, Camilo, Parmenio y todas las nobles almas del páramo por su hospitalidad, su acogida, su guía y acompañamiento en las travesías por la montaña.

A la profesora Laura Rugeles, propietaria de la Reserva Natural La Esperanza, digna representante del empuje de las mujeres de mi tierra, por su acogida y su apoyo completamente necesario para llevar a cabo esta investigación.

Al laboratorio de Entomología y al Herbario Catatumbo-Sarare (Unipamplona) por permitirme encontrar mi perfil como profesional.

A la Fundación Trópico Alto por la acogida, el apoyo económico y por hacerme partícipe de esta noble iniciativa. Especialmente, al Herbario J.J. Triana (HJTT), la Colección Entomológica María

Sibylla Merian (CEMS), y al Grupo de Investigación Biota y Sociedad (BIOS), por permitirme aprender y trabajar en lo que me apasiona.

A la Red de Reservas Naturales del Trópico Alto, por su apoyo y abrirnos las puertas de sus predios, necesarios para realización de proyectos como éste.

Un agradecimiento muy especial a la Dra. Sc. María Eugenia Morales Puentes, directora del Herbario UPTC-H de la Universidad UPTC (Tunja) y al Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio), pues los muestreos de flora se realizaron gracias a su colaboración al permitirnos recolectar las plantas mediante el permiso: “Resolución ANLA 0724 del 04 Jul 2014”.

Al PhD.Teddy Angarita, por sus aportes al trabajo, su ayuda y gestión en la consecución del permiso de recolecta para las especies de mariposas.

Al Dr. Sc. Xavier Marquínez, director del laboratorio de Equipos Ópticos del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, por su confianza y por permitirnos el acceso al laboratorio y a los equipos necesarios para el desarrollo de esta investigación.

A los amigos entrañables Mercedes, Vianney, Johanna y los demás cuya lista se extendería unas cuantas líneas, por los buenos momentos que nos unieron durante estos años en la bella ciudad de la neblina.

Resumen

Las actividades antrópicas en el complejo de páramos de Guerrero han ocasionado la pérdida de especies y la simplificación de las coberturas vegetales por cuenta de actividades antrópicas como la extensión de los cultivos de papa, la ganadería y la minería de carbón, poniendo en riesgo a la diversidad que allí habita y la provisión de servicios ecosistémicos. Por tal razón, este estudio buscó identificar la relación entre la diversidad de mariposas y la transformación de las coberturas vegetales en la zona suroccidental de este complejo. Para lo cual, se llevó a cabo la recolección de especies de mariposas y la caracterización de la vegetación en tres coberturas contrastantes (matorral-frailejónal, bosque y pastizal). Encontrado 700 ejemplares de mariposas pertenecientes a 4 familias y 33 especies, cuyos valores de diversidad mostraron variaciones entre las coberturas vegetales, siendo las coberturas con cierto grado de perturbación, las que presentaron mayores valores frente a las coberturas altamente perturbadas como el pastizal, con baja riqueza y dominancia de una especie, en particular, *Colias dimera*. En cuanto a riqueza, fueron detectadas especies endémicas para la cordillera oriental como *Altopedaliodes cocytia*, *Rhamma anosma*, *Rhamma comstocki* y del complejo, *Neopedaliodes zipa*, notablemente reducida debido a las acciones humanas, razón por la cual debe ser considerada objeto de conservación. Este estudio aporta información potencial para procesos de restauración y conservación en el ecosistema mediante la propagación de especies como *Escallonia myrtilloides*, *E. paniculata*, *Thibauida*, *Passiflora lanata* esenciales en la conectividad del paisaje de este ecosistema altoandino.

Palabras claves: simplificación, Mariposas, endémicas, vegetación, Diversidad.

Tabla de contenido

1.	INTRODUCCIÓN	13
2.	MARCO DE REFERENCIA	15
2.1.	Generalidades:.....	15
2.1.1.	Ensamblaje ecológico	15
2.1.2.	Procesos de sucesión en los ecosistemas de alta montaña	15
2.2	Ecosistemas de Alta montaña	16
2.2.1.	Bosque Altoandino	17
2.2.2.	Páramo bajo o Subpáramo	20
2.2.3.	Páramo	22
2.3.	Mariposas diurnas	25
2.3.1.	Características	25
2.3.2.	Taxonomía	26
2.3.3.	Diversidad de Mariposas en ecosistemas de alta montaña	27
2.4.	Indicadores biológicos	30
2.4.1.	Mariposas diurnas y su potencialidad como Indicadores biológicos.....	31
2.5.	Sucesiones vegetales y su impacto en la diversidad	32
3.	MARCO LEGAL.....	35
4.	OBJETIVOS	38
4.1.	Objetivo General	38
4.2.	Objetivos Específicos.....	38
5.	MATERIALES Y MÉTODOS	39
5.1.	Área de estudio	39
5.2.	Unidades de muestreo	39
5.3.	Métodos de campo: Mariposas	42
5.3.1.	Recolección de los especímenes	42

5.3.2. Manejo de los ejemplares	43
5.4. Métodos de laboratorio: Mariposas	45
5.4.1. Manejo de muestras y determinación de los especímenes.....	45
5.4.2. Depósito de los ejemplares	45
5.5. Análisis de datos	45
5.5.1. Diversidad y composición del ensamblaje de mariposas	45
5.6. Métodos de campo: Vegetación	47
5.7. Métodos de laboratorio: manejo de muestras y determinación taxonómica	52
5.8. Análisis de Datos	53
5.8.1. Diversidad y composición de la comunidad de plantas	53
5.9. Coberturas vegetales, sus características y su relación con la variación del ensamblaje de mariposas	54
6. RESULTADOS	55
6.1. Composición y Diversidad del ensamblaje de mariposas.....	55
6.1.1. Representatividad y distribución de la abundancia.....	56
6.1.2. Diversidad del ensamblaje de mariposas: Diversidad alfa (α).....	59
6.1.3. Diversidad de mariposas entre hábitats: Diversidad Beta (β).....	61
6.2. Composición de las especies de mariposas por coberturas.....	62
6.3. Diversidad y composición de la vegetación.....	63
6.3.1. Diversidad de la comunidad de plantas por coberturas: Diversidad alfa (α)	66
6.3.2. Diversidad de la comunidad de plantas entre coberturas: Diversidad Beta (β)	68

6.3.3. Composición de las especies de plantas	69
6.4. Distribuciones de frecuencia de la vegetación.....	70
6.4.1. Leñosas y herbáceas: Altura	70
6.4.2. Leñosas y herbáceas: Cobertura (m ²)	72
6.4.3. Perfiles fisionómico-florísticos de las coberturas vegetales caracterizadas	75
6.5. Importancia ecológica de las especies: Índice Valor de importancia (IVI).....	77
6.5.1. Estrato herbáceo.....	77
6.5.2. Estrato leñoso.....	80
6.6. Variación del ensamblaje de mariposas y su relación con la comunidad de plantas	83
7. DISCUSIÓN	90
7.1. Diversidad y composición del ensamblaje de mariposas.....	90
7.2. Diversidad del ensamblaje de mariposas (Diversidad alfa).....	92
7.3. Diversidad del ensamblaje entre hábitats (Diversidad Beta)	93
7.4. Diversidad y composición de la comunidad de plantas	95
7.5. Diversidad entre hábitats (Diversidad beta).....	97
7.6. Distribuciones de frecuencia en la vegetación.....	98
7.7. Importancia ecológica de las especies: Índice valor de importancia (IVI)	99
7.8. Variación del ensamblaje de mariposas y su relación con la comunidad de plantas	101
8. CONCLUSIONES	106
9. BIBLIOGRAFÍA	108
ANEXOS	134

Listado de tablas

Tabla 1. Información de las unidades de muestreo para mariposas y coberturas vegetales en la zona sur occidental del Complejo de páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca).	41
Tabla 2. Caracterización de las coberturas vegetales	48
Tabla 3. Datos estructura del ensamblaje de mariposas en el páramo de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca).	56
Tabla 4. Diversidad alfa observada, esperada y equitatividad para cada cobertura (Matorral, Bosque, Pastizal).	61
Tabla 5. Prueba de normalidad y Prueba de Friedman para determinación de diferencias significativas en el ensamblaje de mariposas registrado.	62
Tabla 6. Diversidades beta observada entre pares de coberturas vegetales (Matorral, Bosque y Pastizal).	62
Tabla 7. Diversidad alfa de plantas observadas y esperadas en las coberturas vegetales.	68
Tabla 8. Diversidades beta (β) observada entre pares de coberturas vegetales (Matorral, Bosque y Pastizal.	69
Tabla 9. Valores de Dominancia relativa e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas rde la cobertura de Pastizal.	78
Tabla 10. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas estrato herbáceo registradas en la cobertura de Matorral.	79
Tabla 11. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas estrato herbáceo registradas en la cobertura de Bosque	80
Tabla 12. Valores de área basal e índice valor de importancia (IVI) para las especies de plantas estrato leñoso de la cobertura de Matorral.	81
Tabla 13. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato leñoso en la cobertura de bosque.	82

Listado de figuras

Figura 1. Ubicación área de estudio, franja superior Bosque altoandino. Complejo de páramos de Guerrero-Subachoque (Cundinamarca). Fuente inédita: Echeverría. 2019.	40
Figura 2. Coberturas vegetales encontradas en el área de estudio: (a) Matorral (b) relicto de Bosque Altoandino (c) Pastizal. Vereda el Guamal, Subachoque (Cundinamarca). Fuente: González. 2018.	42
Figura 3. (a) Método activo de recolecta de mariposas: Red entomológica. –(b). Método de atracción de Ahrenholz. Fuente: González, 2019.	43
Figura 4. Manejo de los ejemplares: a. Sacrificio-Presión digital en el Tórax; b. Almacenamiento de los ejemplares. Fuente: González, 2018.	44
Figura 5. Distribución de la riqueza y la abundancia de las familias y géneros de mariposas registradas en el páramo de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca).	55
Figura 6a. Curva de acumulación de especies para el ensamblaje de mariposas método tradicional (Colwell, 2012).	57
Figura 7b. Curva de rarefacción para el ensamblaje de mariposas método desarrollado por Chao y Jost (2012).	58
Figura 8. Perfiles de diversidad alfa de la comunidad de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) encontradas en un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.	60
Figura 9. Similaridad entre coberturas con base en el índice de similaridad de Jaccard.	63
Figura 10. Familias reportadas en la comunidad de plantas presentes en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.	64
Figura 11. Riqueza (N° de especies) y abundancia (N° de individuos) de los géneros registrados en el complejo de páramos de Guerrero (Subachoque-Cundinamarca).	65
Figura 12. Curva de rarefacción para la comunidad de plantas basada en el tamaño de la muestra, de acuerdo con lo reportado en cada una de las coberturas vegetales mediante el método de Chao y Jost (2012).	66
Figura 13. Perfiles de diversidad alfa (α) por coberturas vegetales: Matorral, Bosque, Pastizal.	67
Figura 14. Perfiles de diversidad beta (β) de las especies de plantas distribuidas por cada cobertura vegetal.	68

Figura 15. Similaridad entre coberturas con el índice de similaridad de Jaccard.....	69
Figura 16. Distribución de Frecuencia entre altura (m) y número de individuos para las coberturas de Bosque, Matorral y Pastizal	72
Figura 17. Distribución de Frecuencia entre cobertura (m ²) y número de individuos para la cobertura de (a) Bosque, (b) Matorral y (c) Pastizal.....	74
Figura 18. Perfil fisionómico- Florístico de la cobertura de Matorral. Fuente: González, J (2019)	75
Figura 19. Perfil fisionómico- Florístico de la cobertura de Bosque. Fuente: González (2019).76	
Figura 20. Perfil fisionómico- Florístico de la cobertura de Pastizal. Fuente: González (2019). 77	
Figura 21. Análisis de correspondencia entre la abundancia del ensamblaje de mariposas registradas y las coberturas encontradas en el complejo de páramos de Guerrero.	84
Figura 22. Mapa de calor que agrupa las especies de mariposas posiblemente relacionadas con algunas de las especies de plantas encontradas en las coberturas vegetales.....	85
Figura 23. Regresión lineal simple entre características estructurales de la comunidad de plantas del estrato leñoso (Matorral) y riqueza de especies de mariposas.	86
Figura 24. Regresión lineal simple entre características estructurales de la comunidad de plantas del estrato leñoso (Matorral) y riqueza de especies de mariposas.	87
Figura 25. Regresión lineal simple entre características estructurales de la comunidad de plantas del estrato herbáceo (Pastizal) y los valores de riqueza de las especies de mariposas.	88
Figura 26. Análisis de correspondencia canónica entre la abundancia de especies del ensamblaje de mariposas y los hábitos de las plantas.....	89

Anexos

Anexo 1. Lista de las especies de mariposas registradas en las diferentes coberturas vegetales encontradas en el ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.	134
Anexo 2. Lista de las especies de plantas registradas en los levantamientos vegetales realizados en las diferentes coberturas vegetales encontradas en el ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.	136
Anexo 3. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato herbáceo registradas en la cobertura de Pastizal.	140
Anexo 4. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato herbáceo registradas en la cobertura de Matorral y Bosque mediante la metodología de subparcelas.	141
Anexo 5. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato leñoso registradas en la cobertura de Matorral.	145
Anexo 6. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato leñoso registradas en la cobertura de bosque.	146
Anexo 7. Resultados análisis de correspondencia (AC) entre mariposas vs Cobertura	148
Anexo 8. Resultados análisis de correspondencia (AC) entre mariposas vs hábitos plantas	149
Anexo 9. Completitud general del muestreo y por cobertura: Matorral, Bosque y Pastizal según Chao y Jost (2012). C.hat: completitud del muestreo.	151
Anexo 10. <i>Junea doraete</i> (Nymphalidae: Satyrinae) libando en savia de encenillo (<i>Weinmannia tomentosa</i>).	152
Anexo 11. Láminas Mariposas del complejo de páramos de Guerrero	152

1. INTRODUCCIÓN

En los Andes, la transformación de las áreas naturales en paisajes dominados por las actividades humanas ha conllevado a la pérdida de especies nativas y a la reducción de las áreas de bosque natural (Marín *et al.*, 2014; Richter, 2008). Esta situación se evidencia en Colombia, pese a la enorme riqueza biológica y paisajística que albergan las diferentes regiones biogeográficas constituidas por extensas formaciones vegetales, como los ecosistemas de alta montaña entre los que se encuentran bosques altoandinos y páramos (Rodríguez *et al.*, 2006), afectados por esta problemática.

Estos ecosistemas se han visto afectados en gran medida por el avance de la frontera agropecuaria, la tala selectiva, la extracción ilegal de especies, la minería y la expansión demográfica, acciones que han alterado no sólo su composición y función (Sarmiento *et al.*, 2013; Rivera y Ospina, 2011), sino también, las dinámicas de las comunidades vegetales y animales que allí habitan, quienes desempeñan un papel sobresaliente en el mantenimiento de la diversidad y la funcionalidad de los ecosistemas con servicios ecosistémicos como la regulación hídrica y climática (Richter, 2008; Abud y Torres, 2016).

La evidencia de alteración en estas zonas es contundente en algunos páramos de la cordillera Oriental, como el páramo de Guerrero, catalogado en riesgo de colapso ecosistémico (Morales *et al.*, 2007; Triviño, 2017) debido a la expansión de los cultivos de papa, actividades como el pastoreo y la minería por explotación de carbón y arcillas, ocasionando la pérdida del 70% de su cobertura natural, además de la notable reducción de las coberturas de bosque altoandino y páramo, dificultando así la diferenciación de la transición entre estas dos zonas de vida, clara evidencia del alto grado de transformación que presenta el ecosistema (Morales *et al.*, 2007).

Debe señalarse, además, que este ecosistema alberga especies endémicas de diferentes grupos bióticos entre los que se encuentran mariposas como *Lymanopoda schmidti* y *Neopedaliodes zipa*, además de plantas como *Espeletia chocontana*, *E. cayetana*, *E. barcleyana* y *Espeletopsis corymbosa* (Montero-A y Ortiz-P, 2013a; Mahecha *et al.*, 2004) siendo éstas una de las principales

razones por las cuales se debe trabajar en pro de la conservación de este ecosistema y su biodiversidad.

De acuerdo con esto, el conocimiento de la diversidad de mariposas diurnas asociadas a los ecosistemas de alta montaña se hace prioritario, debido a las amenazas que recaen sobre estos ambientes a raíz de las actividades antrópicas, lo cual ha tenido impacto sobre las comunidades de mariposas que habitan estos ecosistemas montanos desencadenando la pérdida de diversidad y el reemplazo de especies nativas por otras mejor adaptadas a las nuevas condiciones ambientales generadas por la fragmentación (Mahecha-Jiménez, Dumar-Rodríguez, y Pycrz, 2011), lo que ha conllevado a cambios en la estructura y composición de sus comunidades (Andrade-C, 2011).

Teniendo en cuenta lo anterior, el presente estudio buscó identificar la relación entre la composición del ensamblaje de mariposas diurnas (Lepidoptera, Papilionoidea) y la transformación de un ecosistema de alta montaña en la zona sur occidental del complejo de Páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca), validando el rol de las mariposas como taxón referente de la discontinuidad vegetal, además de generar aportes en la ampliación de los registros de distribución y hábitos de especies endémicas de mariposas de alta montaña.

2. MARCO DE REFERENCIA

2.1. Generalidades:

2.1.1. Ensamblaje ecológico

Recientemente el termino ensamblaje ha aparecido en la literatura biológica. Éste posee cierta similitud con lo que, en otros idiomas, se considera como “Asamblea” usado para referirse a las especies que interaccionan sobre varios recursos.

Sin embargo, la definición entregada por Monge-Nájera (2015) lo cataloga como el grupo de organismos que interactúan entre ellos de una forma específica y participan de procesos ecosistémicos. Lo anterior, confronta las afirmaciones de Weiher *et al* (2011), acerca de la influencia que ejercen sobre los ensamblajes y su composición, la interacción de las condiciones ambientales y del nicho de las especies, lo cual ha sido probado en plantas y aves.

Ramírez y Gutiérrez-Fonseca (2016), afirman que ecológicamente, en muy pocas ocasiones se trabaja con una comunidad completa, pues generalmente los estudios están enfocados a un componente de la comunidad. De esta manera, cobra importancia el “ensamblaje” usado entonces para referirse al estudio de una parte de la comunidad seleccionada, haciendo referencia a un grupo taxonómico específico, por ejemplo, las aves o los insectos.

Al hablar del estudio de un ensamblaje, vale la pena aclarar que no solo se refiere a una lista de especies, sino a cuestiones como la estructura de los miembros del conjunto, involucrando aspectos como la composición taxonómica y funcional del grupo objeto de estudio, su estructura trófica entre otros (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca, 2016).

2.1.2. Procesos de sucesión en los ecosistemas de alta montaña

La sucesión puede considerarse como una secuencia de cambios ecológicos durante un periodo de tiempo, que permiten la auto recuperación del ecosistema.

Ésta surge como respuesta a eventos naturales como lluvias, deslizamientos, cambio climático, que en las últimas décadas han generado cambios en ecosistemas de alta montaña como los nevados, facilitando la ampliación del límite del superpáramo, con la aparición de plantas pioneras

en las sucesiones naturales. Sin embargo, este proceso se presenta también ante la ocurrencia de perturbaciones generadas por actividades antrópicas (Cleef y Cabrera, 2014).

La capacidad del páramo para regenerarse depende de dos factores: la biodiversidad y la dinámica del disturbio por la que se ha visto afectado. Ésta última involucra conocer el tipo de disturbio, la intensidad, frecuencia y extensión, pues son estos factores los que condicionan a las especies a sobreponerse frente las nuevas características ambientales involucrando procesos biogeoquímicos, al suelo, la vegetación y la fauna, sumado a que estos procesos no ocurren de manera lineal pues dependen de los cambios históricos y el manejo actual de cada área (Llambí, Fontaine, Rada, Saugier y Sarmiento, 2003; Mora *et al.*, 2005).

Este proceso de sucesión abarca tres fases en las que se involucra el recambio de especies vegetales a lo largo del tiempo. En la fase temprana que se presenta después del disturbio donde la capa vegetal es removida parcial o totalmente, comienzan a aparecer especies colonizadoras caracterizadas por sus elevadas tasas de crecimiento y estrategias de reproducción, sumado al mejoramiento de las condiciones del suelo y sus características físicas que permitirán que otras especies puedan establecerse y así dar paso a la fase intermedia de la sucesión., en la que se recupera la necromasa y actividad microbiana del suelo (Mora *et al.*, 2005).

Una vez restablecidas estas condiciones propias del páramo, aparecen las especies de la fase tardía, pues el ambiente ya posee los requerimientos necesarios para su crecimiento y desarrollo, por lo que se incrementa la riqueza de especies con diferentes formas de vida (Cleef y Cabrera, 2014)

2.2 Ecosistemas de Alta montaña

La alta montaña ecuatorial, está constituida por variados ecosistemas, donde las condiciones medio ambientales han propiciado el desarrollo de especies endémicas, además de una elevada riqueza faunística y florística acompañadas de complejas adaptaciones.

Es por esto, que la historia natural de los andes colombianos permite comprender como la evolución de las cordilleras emergidas del mar ecuatorial, configuraron paisajes cambiantes caracterizados por biomas particulares, diferenciados entre selvas, sabanas, y ecosistemas de alta montaña (Cárdenas-Támara *et al.*, 1995).

Walter (1977) y Hernández y Sánchez (1992) definen bioma como, el conjunto de ecosistemas terrestres con características estructurales, funcionalidades semejantes y con un factor diferencial, como la vegetación, permitiendo determinar para Colombia la existencia de tres grandes biomas: gran bioma del desierto tropical, gran bioma del bosque seco tropical y gran bioma del bosque húmedo tropical, considerados ambientes uniformes pertenecientes a un zonobioma, orobioma o pedobioma (Walter,1985).

Estos a su vez, se subdividen según su rango altitudinal en: zonas de baja montaña, zonas de media montaña y zonas de alta montaña, ésta última incluye a lo que se considera como orobioma altoandino, que en la cordillera oriental ocupa 238.381 hectáreas, lo que corresponde al 0,83% de los Andes colombianos (Rodríguez *et al.*,2006).

Sumado a lo anterior, es necesario señalar que no hay unanimidad en la clasificación acerca de las franjas altitudinales para los paisajes de alta montaña, por lo que una de las propuestas que más se ajusta es la de Cuatrecasas (1958) en la que confluyen aspectos ecogeográficos y florísticos característicos del norte de los andes entre Venezuela, Ecuador y Colombia.

2.2.1. Bosque Altoandino

Los bosques andinos han sido reconocidos como uno de los principales centros de diversidad mundial, de ahí que la región de los andes sea considerada la más rica y diversa del mundo desde el punto de vista biológico, en concordancia con la lista de los 17 países megadiversos que incluyen a Suramérica con los territorios de Perú, Colombia, Ecuador, Venezuela y Bolivia, los cuales albergan a un poco más de las dos terceras partes de la riqueza biológica del planeta (Myers et al., 2000). En Colombia, estos bosques están ubicados por encima de los 2000 msnm, ocupando 9'108.474 hectáreas, correspondiente al 8% del país, cuya minúscula cifra es debida a la fuerte presión antrópica a la que han sido sometidos (Rodríguez *et al.*, 2006).

Conforme a lo anterior, vale la pena considerar el concepto de “orobioma altoandino” usado por Walter (1977), quien lo define como un bioma caracterizado por la presencia de montañas que cambian el régimen hídrico y forman cinturones o fajas de vegetación de acuerdo con el aumento en altitud y la reducción de la temperatura.

Cuatrecasas (1934,1958), consideró como bosque altoandino el comprendido entre los 3.000 y 3.300 msnm. En contraste, Gentry (1991) ubicó al bosque altoandino entre los 2800 y 3000 msnm, sin embargo, esta distribución zonal fluctúa de acuerdo a las condiciones edáfico-climáticas, a factores antropogénicos y de exposición al viento, pues se ha evidenciado que en zonas de considerable aridez, el límite superior del bosque altoandino puede bajar y en zonas con vientos altamente húmedos, como es el caso de las laderas exteriores de las cordilleras, el límite superior tiende a aumentar (Van der Hammen et al., 2002).

Así mismo, los bosques altoandinos se caracterizan por una nubosidad permanente, de ahí que se les considere como “Bosques de niebla”, debido a la persistencia de este fenómeno la mayoría de los meses del año, sumado a bajos niveles de evapotranspiración, producidas por las altas tasas de precipitación horizontal anuales, que oscilan entre los 4.000 mm y 5.000 mm (Rodríguez et al., 2006), por lo que se considera cómo un factor característico de estos bosques, la elevada humedad atmosférica, acompañados de temperaturas medias entre los 6° y los 12 °C, así como bajas tasas de radiación e insolación solar con respecto a otros ecosistemas tropicales (Carrizosa y Hernández, 1990).

Los periodos de insolación con horas de radiación directa reportados alcanzan las 5 horas (Ataroff, 2001), razón suficiente para considerar al microclima como un factor determinante en estos bosques, pues dichos factores climáticos condicionan el crecimiento de las plantas que desarrollan adaptaciones en sus hojas para soportar las fluctuantes condiciones ambientales (Mora-Osejo y Sturm,1994).

En cuanto a Vegetación, los bosques altoandinos están conformados por un estrato de árboles y arbustos entre los 3 y 8 m de altura, con dominancia de las rosáceas, ericáceas y compuestas, así como abundantes briófitas, líquenes terrestres y epífitas como orquídeas y bromelias (Cleef et al., 1983). No obstante, la distribución de muchas familias y especies ha sido determinada por el pasado biogeográfico del norte de los Andes (Gentry, 1991), así como a factores climáticos como la temperatura, considerada esencial en estos ecosistemas al momento de establecer el límite que define las especies de fauna que pueden sobrevivir, debido a que la mayoría depende de la variedad de microclimas que ofrecen estos ambientes, propiciando altas tasas de especiación (Rodríguez et al., 2006).

Cabe resaltar dentro de las condiciones ecológicas del orobioma altoandino, a las encontradas en los bosques altoandinos aledaños a Bogotá, con un rango altitudinal entre los 2800 y 3400 m, con precipitaciones entre 800 mm y por encima de los 1000 mm, temperatura media entre 7 y 11,5 °C, determinantes para el desarrollo de una vegetación que va desde bosques semihúmedos a húmedos. Estas comunidades vegetales han sido reportadas desde la segunda mitad del siglo XX en trabajos como los de Bekker y Cleef (1985), con gran abundancia de *Weinmannia tomentosa* (encenillo), acompañado de especies como *Drimys granadensis* (Canelo de páramo), *Clusia multiflora*, *Hedyosmum bonplandium*. Para las alturas superiores a 3.200 m CAR (2001), reporta una mayor frecuencia *Myrsine dependens* (Cucharero), especies de ericáceas y melastomatáceas como *Miconia salicifolia*.

Cortés (2008), reportó la presencia de comunidades vegetales dominadas por encenillos (*Weinmannia* spp), con un dosel superior cercano a los 25 m en los bosques más conservados y maduros, acompañados de cucharos (*Myrsine* sp), canelo de páramo (*Drymis granadensis*) y melastomatáceas con la mayor frecuencia de *Miconia ligustrina*.

Ahora bien, es importante considerar que dentro de las zonas de vida paramuna también es posible encontrar franjas de bosque altoandino, considerados bosques extrazonales. De acuerdo con lo mencionado por Walter (1985), al estar ubicados en sectores aislados, por encima de la línea de bosque altoandino propiamente dicho, constituyen franjas continuas que pueden ascender incluso hasta los 3500 m en la cordillera oriental, originados por las inversiones de temperatura, que desencadenan condiciones microclimáticas particulares, facilitando el desarrollo de vegetación leñosa en lo que se consideraría como zona de vida paramuna.

Adicional a esto, es importante considerar la posibilidad de encontrar lo que se considera un ecotono entre la vegetación cerrada de bosques o selva de la media montaña y la vegetación abierta de matorrales y pajonales de la parte alta ubicada entre los 3200 m y 3600 m, en la que domina la vegetación arbustiva, estableciéndose matorrales de *Hypericum* sp. y especies de ericáceas como *Pernettya*, *Vaccinium*, *Bejaria* y *Gaultheria*, de ahí que se le considere como cinturón de ericáceas o subpáramo, según lo propuesto por Cuatrecasas (1958), catalogadas como zonas de contacto con la vegetación de la región andina, permitiendo la conformación de comunidades mixtas.

Dichas comunidades están conformadas por arbustos de páramo y algunos árboles como *Weinmannia tomentosa*, que marcan el inicio de la sucesión de bosque altoandino junto con especies como *Pentacalia*, *Diplostephium* (hoy *Piofontia*) y *Baccharis* entre otras plantas arbustivas, que juegan un papel importante en esta transición, permitiendo la conectividad entre el bosque altoandino y el páramo; al ofrecer refugio, diversidad de hábitats y mayor oferta de recursos alimenticios para la fauna local, especialmente para especies que requieren un ecosistema con un grado de conservación que garantice la conectividad espacial y ecológica (Rivera y Rodríguez, 2011).

Sin embargo, dicha transición en ecosistemas montanos de la cordillera oriental, como el páramo de Guerrero, suele confundirse con el subpáramo y el bosque altoandino, debido a la intervención antrópica (Morales *et al.*, 2007).

Pese a esto, se ha reportado que este ecotono presenta en la franja superior del bosque altoandino especies como: *Weinmannia* sp., *Brunellia*, *Centronia* cf. *mutabilis*, *Oreopanax bogotensis*. Mientras que en el Subpáramo dominan: *Escallonia myrtilloides*, *Brachyotum strigosum*, *Carex pichinchensis* y pajonales dominados por *Calamagrostis*, dejando a los estratos arbóreos y arbustivo en el interior del parche (Barbosa, 2013).

En cuanto a la vegetación dominante en los bordes de estos parches, domina *Chusquea serrulata* y *Chusquea scandens*, esta última considerada la manifestación vegetal más importante en las zonas de cobertura dispersa acompañada de especies herbáceas consideradas invasoras como *Holcus lanatus* y *Anthoxanthum odoratum* (Morales *et al.*, 2007). Al interior de estos, las coberturas arbóreas y arbustivas aumentan y el estrato herbáceo es dominado por especies de las familias Cyperaceae y Bromeliaceae, así como plántulas de árboles del dosel, indicando procesos activos de regeneración (Triviño, 2017).

2.2.2. Páramo bajo o Subpáramo

los ecosistemas de páramo son reconocidos principalmente por ser altamente diversos respecto a otros ecosistemas de alta montaña a nivel mundial (Van der Hammen y Cleef, 1986), muestra de ello, es la riqueza en cuanto a flora y fauna en países como Colombia, en donde se ha reportado que los páramos ocupan el 2,5% de la superficie total del país, con 36 complejos geográficos, cifra

sobresaliente por encima de países como Ecuador y Venezuela, y que lo hace acreedor del 50% de los páramos andinos, abarcando 2.906.137 hectáreas (Sarmiento *et al.*, 2013).

En los páramos del país, se han encontrado 128 familias de plantas, distribuidas a su vez en 578 géneros y 2947 especies. En cuanto a la fauna, se han registrado alrededor de 70 especies de mamíferos, 11 de lagartos, 4 especies de serpientes, 87 de anfibios, 154 de aves y 130 especies de mariposas (Van der Hammen, 1998, Morales-Betancourt y Varón-Estévez, 2006; Rangel-Churio, 2018), lo anterior sumado al número de endemismos que alberga cada uno de estos ecosistemas de alta montaña considerados regiones naturales heterogéneas, definidas por la interrelación entre el suelo, el clima, la biota y la influencia humana (Hofstede *et al.*, 2003).

Es por esto, que los páramos son considerados ecosistemas estratégicos, al proveer importantes servicios ambientales como: la disponibilidad y provisión del recurso hídrico, reservas de carbono, productividad, biodiversidad y paisaje (Rangel-Churio, 2000) esto producto de factores como la vegetación, cuya baja evapotranspiración, garantiza un bajo consumo de agua y en consecuencia una mayor disponibilidad de esta, para incorporarse al caudal de los ríos que descienden de la alta montaña y abastecen a las principales ciudades (Buytaert, W, Célleri, R, De Bièvre, B y Cisneros, F., 2006).

En este sentido, valdría la pena aclarar que pese a que los ecosistemas de páramo se asocian principalmente con extensos pajonales y frailejonales; en la parte baja, suelen dominar los arbustos y arbolitos, contundente evidencia de la variabilidad del paisaje de la alta montaña, no sólo en la cobertura vegetal y sus patrones fitogeográficos sino en las características ecológicas de la biota. Es por eso, que el páramo ha sido zonificado basado en variaciones de la distribución y dominancia de cierta vegetación en tres franjas: Subpáramo o páramo bajo, Páramo medio y superpáramo (Van der Hammen y Otero-García, 2007).

Rangel-Churio (2000), basado en levantamientos realizados en diferentes páramos, reconoce las tres zonas definidas por Cuatrecasas (1958), encontrando además que, en el subpáramo, definido desde 3200 hasta 3500 m, predomina de la vegetación arbustiva con matorrales de especies como *Diplostephium* (actualmente reconocido como sinónimo de *Piofontia*), *pentacalia* y *Gynoxys* (Asteraceae), *Hypericum* (*H. laricifolium*, *H. ruscoides*, *H. juniperium*), *Pernettya*, *Vaccinium*, *Bejaria* y *Gaultheria*. Estas últimas son representantes de la familia Ericaceae, siendo clara

evidencia de las comunidades mixtas conformadas por estas y la vegetación característica de la media montaña.

Respecto a este, Cuatrecasas (1958) lo describió como un cinturón de vegetación caracterizado por abundante matorral encontrado en la parte baja del páramo, por lo que se le considera como la zona de transición entre el bosque altoandino y el páramo propiamente dicho, ubicada entre los 3000- 3200 m, conformando un ecotono entre la vegetación cerrada de la media montaña y la abierta de la parte alta, constituida por una variada comunidad dominada por *Weinmannia* (Encenillos), *Hesperomeles* (Mortiños) y *Escallonia* (rodamonte).

En este orden de ideas, es importante considerar el representativo número de endemismos que conforman la flora de los ecosistemas de alta montaña tropical, siendo alrededor del 10 % géneros nativos, en su mayoría encontrados en el subpáramo, esto debido al pasado biogeográfico de esta área, al ser la primera en emerger, por encima del páramo y el súper páramo considerados más recientes.

Sin embargo, es importante mencionar que, debido a la plasticidad ecológica de la vegetación de la alta montaña, evidenciada en las múltiples adaptaciones fisiológicas que han desarrollado para sobrevivir bajo las condiciones de estos ambientes, es lo que les ha permitido establecerse a lo largo de los diferentes rangos altitudinales encontrados entre el bosque altoandino y el páramo (Sarmiento y León, 2015).

2.2.3. Páramo

En cuanto al páramo cuyos límites se extienden desde los 3600 a los 4100 msnm, es dominado por frailejonales con especies de *Espeletia* y pajonales de *Calamagrostis*, incluyendo otros tipos de vegetación como agrupaciones de *Chusquea tesellata*, conocidos como chuscales, y arbustales y bosques bajos (Rangel-Churio, 2000), esto debido a la variedad micro topográfica y las características eco climáticas como la radiación, precipitación y exposición, que junto con las características fisionómicas y ecológicas e incluso la transformación de sus coberturas a causa de las actividades humanas, influyen en el establecimiento de las comunidades vegetales en las localidades paramunas de Colombia (Rangel-Churio, 2001; Rivera y Rodríguez, 2011).

En este sentido, es importante considerar estudios que se han hecho desde la segunda mitad del siglo XX, en las zonas de vida paramuna cercanas a Bogotá y que proporcionan información clave acerca del proceso de intervención que han tenido estos ecosistemas a lo largo del tiempo.

Bekker y Cleef (1985), documentaron el considerable impacto humano sobre la vegetación del páramo de Laguna Verde (Tausa-Complejo paramuno de Guerrero), cuya manifestación contundente es el aumento del límite del cultivo de papa desde 3400 m hasta aproximadamente los 3650 m de elevación, describiendo además campos de cultivo, prados y áreas abandonadas con vegetación característica de procesos de regeneración a 3770 m de elevación, fenómeno compartido en gran parte de los páramos aledaños a la sabana de Bogotá.

Allí, Bekker y Cleef (1985), encontraron pajonales conformados por *Swallenochloa tesellata* (hoy *Chusquea tesellata*) característica de los páramos húmedos, como los localizados en la vertiente oriental de la cordillera oriental, con alturas de hasta 1,20 m acompañada de algunas hierbas como *Calamagrostis effusa*, *C. bogotensis*, *Espeletia barclayana*, *E. argentea*, *Espeletopsis corymbosa*, *Cortaderia nítida*, y arbustos como: *Arcytophyllum nitidum*, *Vaccinium floribundum*, *Valeriana longifolia*, *Pernettya prostrata*, *Lachemilla mandoniana*, *Pentacalia nítida*, acompañadas de especies frecuentes como *Acaena cylindristachya*, *Hypericum juniperinum*, *Valeriana longifolia*, *Paspalum bonplandium*, *Castratella piloselloides*, *Castilleja fissifolia*, *Geranium multiceps* y *Niphogeton glaucesnses*.

Entre los estudios más recientes se encuentran, los realizados para caracterizar la vegetación de la cuenca alta del río Subachoque por Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt (2007) en el que se reportaron como las familias más diversas a Asteraceae con 59 géneros/115 especies, Orchidaceae con 24 géneros/ 78 especies y Poaceae con 29 géneros/ 52 especies. Asimismo, incluyen nuevos registros de plantas nativas para Colombia como: *Eubrachion ambiguum* (Santalaceae), *Greigia alborosea* (Bromeliaceae), *Festuca sodiroana* y *F. ulochaeta* (Poaceae).

▪ **Páramo de Guerrero**

En general para el páramo de Guerrero, dominan comunidades vegetales de frailejones y gramíneas en macolla, en la que se entremezclan matorrales y prados que incrementan la diversidad florística del complejo. Se registran en un alto porcentaje familias como Poaceae,

Asteraceae, Ericaceae, Melastomataceae, Rosaceae y Rubiaceae, especialmente para los géneros *Espeletia*, *Calamagrostis*, *Puya*, *Hypericum*, *Valeriana* y *Miconia* (Montero-A y Ortiz-P, 2013a).

En cuanto a las especies arbóreas dominantes se encuentran *Cavendishia nítida*, *Clusia multiflora*, *Drimys granadensis*, *Macleania rupestris* y *Weinmannia tomentosa*, así como los conglomerados de *Chusquea scandens* considerada la manifestación vegetal más importante en las zonas de cobertura dispersa (Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt, 2007; Mahecha et al., 2004).

Para el Distrito de Manejo Integrado (DMI) establecido en el nacimiento del río Subachoque y la región de pantano de Arce con trabajos realizados por la CAR (2009), se describió un mosaico de coberturas diferenciadas a partir de la fisionomía y estructura de la vegetación entre las que se encuentran: Bosques nativos dominado por *Brunellia* y *Weinmannia* sp, o *Cedrela montana*, *Escallonia myrtilloides* y *Myrsine* sp, acompañados por especies como *Blechnum columbiense*, *Elaphoglossum cuspidatum*, *Tilandsia biflora*, *Oreopanax floribundus*, *Miconia ligustrina*, *Drimys granadensis*, *Escaollonia paniculata*, *Baccharis bogotensis* *B. prunifolia* y *B. latifolia*, *Cavendishia bracteata*, *C. nitida*, *Gaultheria anastomosans* y *Hesperomeles goudotiana*.

En cuanto a los matorrales característicos del subpáramo, dominan las especies arbustivas *Piofontia rosmarinifolia*, *Bucquetia glutinosa*, *Hesperomeles goudotiana*, *Pentacalia pulchella*, *Hypericum goyanesii*, *Hypericum humboldtianum*, *C. bracteata*, *C. nitida* y *Macleania rupestris*, con la presencia de *Espeletia argentea*, *Espeletia grandiflora* y *Espeletopsis corymbosa*, junto con agrupaciones de *Chusquea tesellata* y *C. scandens*. Esta área se considera de conservación prioritaria, puesto que su cercanía a zonas de producción agropecuaria, han propiciado la considerable disminución de la vegetación nativa, llegando a estar representada en algunos sitios por cordones de vegetación sin conectividad alguna.

Finalmente, para las coberturas con grado de intervención, como pastizales dominados por *Pennisetum clandestinum* y zonas de cultivo de *Solanum tuberosum* o *Solanum phureja* con especies acompañantes como: *Alnus acuminata*, *Digitalis purpurea* y *Weinmannia tomentosa*.

Esto concuerda con lo reportado de manera reciente por Montero-A y Ortiz-P (2013a) para los bosques y ecosistemas del municipio de Subachoque, que han sido objeto de una fuerte presión

antrópica simplificando sus coberturas vegetales para cultivos o cría de ganado, generando mosaicos de vegetación que van desde potreros y cultivos hasta bosques secundarios en proceso de recuperación.

Pese a la considerable variedad paisajística que caracteriza al páramo de Guerrero, la situación es alarmante debido a la transformación de sus coberturas naturales por cuenta de la minería, el avance de la matriz agrícola y la ganadería extensiva (Arellano, 2010; Morales et al, 2007), esto sumado a la introducción de plantas exóticas equivalentes al 29,5 % de las 1008 especies presentes en lo que concierne a la cuenca alta del río Subachoque, fiel muestra del cambio del paisaje y la fragmentación de los sistemas naturales producto de la intervención antrópica (Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt, 2007).

Adicional a esto, se ha encontrado que el ecotono Bosque-Subpáramo presenta alto grado de transformación debido a cultivos de papa y otros sistemas agroforestales, hasta el punto de reducir el ecosistema a pequeñas islas rodeadas por estos cultivos, donde la elevada variedad paisajística de la zona contrasta con la fuerte intervención, pues se conoce que las áreas agrícolas y de pastos abarcan alrededor del 70% de su área, evidenciado en municipios como Carmen de Carupa donde estas coberturas alcanzan un área de 10.150 hectáreas (Arellano, 2010; IAvH, 2015).

2.3. Mariposas diurnas

2.3.1. Características

Las mariposas se caracterizan por tener aparatos bucales adaptados para alimentarse del néctar de las flores, membranas alares y el cuerpo cubierto por escamas y pelos microscópicos constituidos por quitina, que facilita el desarrollo de múltiples formas y colores, implicadas en procesos como la termorregulación, señalización y cortejo sexual, siendo una característica diferencial la disposición de las escamas, haciendo que cada especie posea un diseño propio que le permite distinguirse del resto de especies (García-Barros et al., 2015; Vélez-Estrada y Ríos-Málaver, 2018).

En cuanto a sus tipos de alimentación varía, pues en sus estados larvales son fitófagas. Sin embargo, al llegar al estado adulto, adoptan otros tipos de alimentación, por ejemplo, las flores,

por lo que se catalogan como nectarívoras y las que liban en las frutas fermentadas, minerales del suelo y materia orgánica pertenecientes al gremio acimófago (Sorto y Sermeño-Rivas, 2009).

2.3.2. Taxonomía

Con 18.363 especies descritas, las mariposas (Orden Lepidoptera), son uno de los grupos más diversos y de taxonomía mejor conocida entre los invertebrados (Van Nieuwerkerken et al., 2011). Se estima que, del total de las especies reportadas, 7500 se encuentran en la región Neotropical, siendo Colombia uno de los países con mayor riqueza y porcentaje de endemismos (Andrade-C et al., 2007; Andrade -C, 2011).

Estas constituyen una gran superfamilia, Papilionoidea, que, a su vez agrupa familias con características propias que permiten su fácil reconocimiento e identificación, como son: Nymphalidae, cuyo rasgo característico para sus especies en estado adulto, es el atrofiamiento del primer par de patas (Frajia-Fernández y Fajardo-Medina, 2005). Con respecto a esta numerosa familia es necesario considerar que se encuentra subdividida en subfamilias como: Nymphalinae, cuyas larvas tienen dietas basadas en plantas de las familias: Asteraceae y Urticaceae (Orellana, 2001). Las larvas de los satirinos (Satyrinae) se alimentan de plantas de la familia Poaceae, de géneros como *Chusquea* (Beccaloni et al, 2008; Montero-A y Ortíz-P, 2013a).

Por su parte, las larvas de la subfamilia Heliconiinae basan su alimentación en plantas de la familia Passifloraceae (Orellana, 2001).

Las especies de la familia Pieridae, posee una amplia dieta para sus estados larvales que varía desde zonas bajas hacia las zonas altas, teniendo como plantas hospederas a las leguminosas de porte herbáceo y leñoso (familia Fabaceae), en casos puntuales como la subfamilia Coliadinae, algunas especies se alimentan de frailejones (Asteraceae) y arbustos de la familia Clusiaceae. La subfamilia Pierinae tiene como plantas hospederas a las pertenecientes a las familias Brassicaceae y ocasionalmente de algunas plantas de la familia Loranthaceae propias de los ecosistemas de alta montaña (Orellana, 2001; Montero-A y Ortíz-P, 2013a).

Las especies pertenecientes a la familia Papilionidae, se caracterizan por la presencia de prolongaciones caudales en sus alas posteriores (Frajia-et al., 2005), siendo común encontrar a sus imagos en ambientes desprovistos de vegetación boscosa, con amplias zonas deforestadas, cultivos

y potreros de pequeña a mediana extensión. En estado larval, se alimentan de especies vegetales pertenecientes a la familia Apiaceae, Rutaceae y Lauraceae (Orellana y Erazo, 2002).

Los individuos adultos de la familia HesperIIDae se caracterizan por presentar el último segmento antenal con forma de un gancho, un tórax robusto y vuelo rápido, además de presentar colores oscuros entre negro y café, además, sus larvas se encuentran asociadas a plantas de la familia Poaceae (Martínez et al., 2015).

Las mariposas de la familia Riodinidae, se caracterizan por su porte pequeño y principalmente por el largo de sus antenas, al ser tan largas como el cuerpo (Martínez et al., 2004), presentan hervíboria por especies de la familia Rubiaceae en su fase larval (Vélez, 2006).

En el caso de los adultos de la familia Lycaenidae, presentan un tamaño de pequeño a mediano, caracterizados por coloraciones alares iridiscentes, cara plana y ojos emarginados hacia las antenas (Martínez et al., 2004). En sus estados larvales, para las especies que habitan las zonas de alta montaña, pertenecientes a la subfamilia Theclinae se ha reportado herbivoría en plantas de la familia Asteraceae, como los frailejones (Orellana, 2001).

2.3.3. Diversidad de Mariposas en ecosistemas de alta montaña

Ciertos estudios señalan que más del 42% de las especies descritas de lepidopteros en el mundo, son mariposas diurnas y se encuentran en la región Neotropical (Robbins y Opler, 1997; Lamas et al., 2004). Esto se debe a que la región cubre un amplio rango de hábitats y climas, propicios para la diversificación de las especies, sumado a la complejidad del área, por lo que se considera centro de endemismos y de múltiples refugios pleistocénicos a partir de factores históricos y ecológicos determinantes en el establecimiento de las especies a lo largo del tiempo (Brown, 1987).

De acuerdo con esto, es posible afirmar que los inventarios de mariposas diurnas neotropicales están bien documentados, concretamente en familias como Papilionidae, Pieridae, y algunas subfamilias de Nymphalidae, no obstante, en subfamilias como Satyrinae, y familias como Lycaenidae, Riodinidae y HesperIIDae se siguen encontrando y describiendo especies (Lamas et al., 2004; Prieto y Dahners, 2006; Huertas y Arias, 2007; Delgado-Bottelo y Vargas, 2016).

De ahí que el estudio de la diversidad de mariposas de alta montaña sea considerado fundamental para el conocimiento de la riqueza y la distribución de las especies que habitan estos ecosistemas, pues se han visto amenazadas por la fragmentación de sus hábitats, provocando cambios en la estructura y composición de este grupo de insectos, incrementando la dificultad para desplazarse de un fragmento a otro y propiciando el reemplazamiento de especies por otras que logren adaptarse a las nuevas condiciones ambientales generadas, lo que ha conllevado a la pérdida de la diversidad genética y en consecuencia a una posible extinción de especies endémicas (Mahecha-Jiménez *et al.*, 2011).

Para los Andes Colombianos se han realizado diferentes estudios que demuestran la enorme riqueza de mariposas que hacen parte de la superfamilia Papilionoidea, en los que se ha reportado una gran diversidad y una elevada tasa de endemismos, particularmente en los ecosistemas de alta montaña (Adams, 1984,1985; Huertas y Arias, 2007; Chazot *et al.*, 2016).

El elevado número de especies con rangos altitudinales restringidos (Casner y Pyrcz, 2010); ha facilitado el desarrollo de especies endémicas entre las diferentes cadenas montañosas (Marín, Giraldo, Álvarez y Pyrcz, 2015), siendo Satyrinae (Pronophilina), la subfamilia y la subtribu dominante en términos de riqueza y abundancia al habitar ecosistemas por encima de los 2000 metros (García-Pérez, Ospina-López, Villa-Navarro, y Reinoso-Flórez, 2007), acompañadas de algunos miembros de las familias Lycaenidae y Pieridae, que también presentan una amplia tasa de diversificación en las partes altas de la cordillera andina (Robbins y Busby, 2008; Prieto, 2011).

Esto se ha visto reflejado en estudios como los de Huertas y Arias (2006), en ecosistemas de alta montaña de la Serranía de Yariguíes (Santander), cuyos resultados enfatizan en la importancia de la conservación de estas zonas, debido a la presencia de especies endémicas como *Idioneurula donegani* e incluso especies que aún no han sido descritas para la ciencia.

De igual forma, Pyrcz y Vilorio (2007), en la serranía del Tamá (Norte de Santander y Venezuela), a partir del estudio de la distribución de especies de mariposas de alta montaña y páramo, encontraron que estos ambientes albergan una considerable riqueza de especies, además de presentar altos grados de endemismo, convirtiéndolas en áreas prioritarias para la conservación de

especies tanto de mariposas como de plantas que proporcionan el alimento a los estados inmaduros de estos insectos (Viloria, 2008).

Mahecha-Jiménez *et al* (2011) buscaron evaluar el efecto de la fragmentación y la variación altitudinal sobre los patrones de diversidad, distribución y estructura de la comunidad de Pronophilini en un gradiente de bosque Andino en los cerros orientales de Bogotá, reportando la presencia de especies endémicas para la Cordillera Oriental como *Altopedaliodes cocytia* e *Idioneurula erebioides*. Además de demostrar que la heterogeneidad espacial juega un papel importante en los patrones de diversidad y estructura de la comunidad de mariposas Pronophilini, características de estos ecosistemas montañosos, ya que la fragmentación del hábitat dificulta la conectividad y el flujo genético entre las poblaciones, además de propiciar la desaparición de algunas especies, de acuerdo con lo afirmado por Van der Hammen y Andrade-C (2003).

Esto sumado a la erosión lenta de los suelos, la contaminación de los cuerpos de agua, y la pérdida de vegetación endémica de la zona debido a la introducción de especies exóticas como el retamo espinoso, *Ulex europaeus*, afectando no sólo a las poblaciones de mariposas, pues debido a su expansión, han desaparecido especies vegetales endémicas como *Chusquea* sp. (Poaceae), planta hospedera de muchas especies de Pronophilini que habitan en bosques altoandinos (Pyrz y Wojtusiak, 2002), alterando la relación coevolutiva planta-insecto (DeVries, 1987), así como también a las poblaciones de aves y mamíferos asociadas a estos ecosistemas.

En este mismo sentido, se han realizados estudios como los de Montero-A y Ortiz-P (2013a), en el páramo del Tablazo, zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero, en jurisdicción del municipio de Subachoque (Cundinamarca). Allí se encontraron 60 especies pertenecientes a las familias HesperIIDae, Nymphalidae, Pieridae y Lycaenidae. Entre las que se reporta como especie más abundante a *Colias dimera* (Pieridae:Coliadinae) en todas las altitudes muestreadas. Sin embargo, la familia con mayor representatividad en cuanto al número de especies fue Nymphalidae con 37 especies del total reportado, entre los que la familia Satyrinae con la tribu Pronophilini, fue la más abundante y con mayor representatividad durante el muestreo.

Lo anterior confronta lo mencionado por otros autores, que afirman que el 95% de las especies de Pronophilini, se encuentran en los andes, siendo las áreas montañosas y el páramo las zonas de mayor diversificación (Adams, 1985).

Triviño, Ávila-Rodríguez, Quenet, Cátel y Parra-Sánchez (2013), en el complejo de páramos de Guerrero buscaron estimar la relación entre variables de la vegetación y rasgos demográficos de los imagos de *Lymanopoda schmidti* (una de las especies endémicas del complejo) en la cuchilla del Tablazo (Subachoque, Cundinamarca), teniendo en cuenta los parches en los que estuviese presente *Chusquea* sp planta hospedante de la especie en su estado larval, encontrando que la presencia de esta especie no depende únicamente de *Chusquea* spp. sino también de una proporción adecuada de arbustos y árboles, por lo que se sugiere que son estas coberturas las que brindan condiciones adecuadas a las mariposas en términos de conectividad y recursos para refugio o forrajeo.

De manera más reciente, se han realizado estudios como los de Olarte-Quiñonez *et al* (2016), en la región nororiental de Colombia, entre los departamentos de Santander y Norte de Santander, los cuales buscaron determinar la riqueza, abundancia y composición de mariposas (Lepidoptera, Papilionoidea) en paisajes de alta montaña, evaluando la diversidad en diferentes coberturas vegetales. Demostrando que las coberturas vegetales conservadas como bosques densos, arbustales, matorrales, subpáramo y páramo, presentan valores más altos de diversidad, contrario a las coberturas alteradas, por ejemplo, bosque fragmentado, pastos y áreas agrícolas, cuyos valores de diversidad fueron más bajos.

2.4. Indicadores biológicos

Acciones humanas como el acelerado crecimiento demográfico, la expansión de la matriz agrícola y ganadera han contribuido a la pérdida de la biodiversidad y por ende a la desaparición de servicios ecosistémicos esenciales para el mantenimiento de la vida y que amenazan de forma contundente a la diversidad biológica, siendo ésta usada como parámetro para evaluar la integridad y el funcionamiento de un ecosistema a través de ciertos grupos de animales empleados como especies indicadoras o bioindicadoras (Sauberer *et al.*, 2004; González-Zuarth y Vallarino, 2014).

Sin embargo, sólo los taxones que cumplen con ciertas condiciones pueden ser considerados de este modo, entre estas se destacan: una baja tolerancia ante las perturbaciones o cambios ambientales, el aporte de información biológica relevante que permita identificar y diferenciar entre las variaciones ocasionadas por las perturbaciones y los cambios naturales, la capacidad de

reflejar no solamente el peligro que corre el taxón mismo sino el riesgo que corre todo el ecosistema, entre otros (Holt y Miller, 2011).

Además, deben ser especies que reflejen algún componente o estado de su ambiente con atributos como: sensibilidad a las perturbaciones ambientales, distribución, abundancia, dispersión, éxito reproductivo entre otras, aportándoles la capacidad de reflejar la situación de otros taxones, pues su respuesta señala las singularidades o el estatus biológicos de otros organismos que habitan en el lugar (Pozo *et al.*, 2014).

2.4.1. Mariposas diurnas y su potencialidad como indicadores biológicos

Diferentes estudios han demostrado que las mariposas pueden considerarse buenas indicadoras de cambios ambientales. Al poseer una taxonomía bien conocida, asociaciones con otros taxones, recursos y características ambientales, demostrando eficientes respuestas a las alteraciones de las condiciones del hábitat, además de que puedan ser muestreadas de forma práctica y económica por lo que son considerados potencialmente adecuados para el diagnóstico y el monitoreo de la salud de un ecosistema (Pereira-Santos *et al.*, 2016).

Una de sus principales características son las asociaciones con otros taxones, como la estrecha relación que mantienen con las plantas, permitiendo además conocer la diversidad y la salud de los hábitats, pues en sus etapas larvales, dependen de la disponibilidad de plantas para alimentarse y completar su desarrollo hasta la etapa adulta, además del papel desempeñado por los adultos en la polinización de otras plantas (Guerrero y Ordoñez, 2013; Pozo *et al.*, 2014; Pereira-Santos *et al.*, 2016)

Respecto al vínculo entre las mariposas y sus plantas hospedantes, debe enfatizarse en el grado de especificidad que puede presentarse de acuerdo con los grupos taxonómicos, ya que algunas especies de mariposas se alimentan sólo de plantas de una determinada familia (Beccaloni *et al.*, 2008, Silva-Brandão y Freitas 2011). Debido a esta característica, las mariposas son consideradas buenas indicadoras de la composición vegetal en un área determinada, puesto que al encontrarse estas, son muestra de la presencia simultánea de especies de plantas que representan la disponibilidad de recursos alimenticios para sus estados larvales y adultos, animales (parásitos y

depredadores) y el conjunto especial de factores ambientales propicios para su desarrollo (Salazar y Vélez, 1991; Brown y Freitas, 2002; Willmot y Freitas, 2006; Pereira-Santos *et al.*, 2016;).

Las mariposas en sus diferentes etapas de desarrollo son sensibles a una amplia gama de factores ambientales, tales como la temperatura, humedad, radiación, y a variables bióticas como la estructura y composición florística por lo que cualquier cambio en estas variables las afectan directamente (Brown y Freitas, 2000). De esta manera se convierten en grupo predilecto para el reconocimiento de patrones de diversidad y distribución de la biota terrestre (Robbins y Oppler, 1997).

Por consiguiente, resulta claro afirmar que las mariposas (Lepidoptera), exhiben características que las convierten en eficaces herramientas en el monitoreo de ecosistemas, con una taxonomía bien conocida, además de técnicas de muestreo relativamente fáciles y económicas (Brown y Freitas, 2000).

2.5. Sucesiones vegetales y su impacto en la diversidad

La sucesión ecológica se define como el proceso de cambio ordenado y progresivo de un ecosistema, no estrictamente unidireccional, en el que la comunidad biótica es reemplazada por otras sucesivamente más estables (Escolástico-León *et al.*, 2013). Ésta comienza con la alteración progresiva en la estructura y composición de las comunidades (Grime, 1979) y está determinada por los cambios en la vegetación, fauna, suelo y microclima de un área (Noriega, Realpe y Fagua, 2007).

En la teoría clásica de las sucesiones, se afirma que la colonización de especies de plantas pioneras posibilita la creación de diferentes ambientes físicos y mayor heterogeneidad espacial (Picket y White, 1985; Brown y Lugo, 1990), permitiendo así la llegada de diferentes animales, regulado por procesos como extinciones locales y reemplazamiento de especies (Halfter y Arellano, 2002). Cabe agregar, que las perturbaciones ocasionan cambios abruptos y pérdidas de biomasa, asociados principalmente con variaciones en la función del ecosistema (Walker *et al.*, 2007), por lo que se considera a las sucesiones como necesarias para el origen y el mantenimiento de la riqueza de estos (Grimm y Wissel, 1997; Noriega *et al.*, 2007).

En Colombia, se han realizado diversos estudios acerca del cambio de la diversidad en diferentes estados sucesionales, sin embargo, se destacan los realizados por Bustos y Ulloa-Chacón (1997) García-Pérez y Ospina- López (2004) y Noriega *et al* (2007) con lepidópteros, coleópteros e himenópteros en los que se buscó relacionar parámetros ecológicos con los diferentes procesos que ocurren en los bosques, para así determinar la calidad o su nivel de recuperación.

Méndez-Rojas, López-García y García-Cárdenas (2012), buscaron caracterizar la comunidad de escarabajos (Staphylinidae) en un paisaje altoandino en proceso de restauración en la cordillera central, en coberturas de pastizal, plantación forestal, plantación forestal en regeneración, bosque secundario y bosque secundario maduro. Encontrando que este paisaje alberga una riqueza y abundancia elevada de estafilínidos, que, junto con factores como la heterogeneidad de este paisaje en proceso de regeneración, permiten que cada elemento contribuya con diferentes especies, muchas de las cuales están restringidas a cierta clase de hábitat o aún pueden considerarse endémicas del área de estudio, llegando a ser un ecosistema prioritario para la conservación biológica.

En ese mismo sentido, para otros sistemas andinos, como los páramos, en donde se han evidenciado la transformación del paisaje por cuenta de actividades antrópicas, generando áreas entre estados sucesionales y vegetación natural como lo describen Eraso-P y Amarillo-S (2016), mediante el estudio de la variación taxonómica y funcional de la artropofauna (Hymenoptera y Coleoptera) asociada a la necromasa de dos especies de frailejones (*Espeletia argentea* y *E. grandiflora*) en un área sin intervención y dos estados sucesionales en el páramo de Cruz Verde (Cundinamarca), encontrando que la mayor riqueza, abundancia y diversidad de artrópodos se presenta en áreas sin intervención, además de presentar diferencias significativas entre la abundancia de los artrópodos establecida en cada uno de los estados sucesionales, además de aportar a la comprensión de las interacciones insecto-planta, su relación con procesos de transformación y sucesión en el páramo.

El estudio de los cambios en la diversidad de mariposas, ha sido documentado en diferentes estudios, entre los que se encuentran el realizado por Álvarez (2013), en un fragmento de bosque seco tropical (Norte de Santander), donde se estimó la estructura y composición de la comunidad de mariposas diurnas en tres estados serales (pastizal arbolado, bosque en transición y bosque

maduro), reportando que la pérdida de la vegetación natural del bosque afecta de manera directa a las mariposas, además de que variables microclimáticas como la temperatura y las características vegetales de cada estado seral afectan de forma importante a la comunidad de mariposas.

Guerrero y Ordoñez-Cruz (2013), buscaron comparar la diversidad y distribución de las especies de mariposas en dos áreas contrastantes: conservada y con evidente intervención antrópica ubicadas dentro de un bosque seco premontano en la reserva Natural El Charmolán (Nariño), reafirmando que la riqueza y abundancia de especies de mariposas, es mayor en áreas perturbadas que presuntamente les ofrecen un mayor número de recursos alimenticios para las especies atraídas por compuestos orgánicos y sales minerales.

Estudios más recientes como los de López-García (2017), con mariposas frugívoras como indicadores de la salud de un ecosistema conformado por bosques primarios, bosques secundarios y pastos en los andes occidentales entre los 1300 y 2600 msnm, registrando la mayor riqueza y abundancia de especies con la dominancia Satyrinae en los pastizales. Sin embargo, destaca la diversidad de los bosques secundarios y primarios encontrando una composición similar.

3. MARCO LEGAL

La protección del medio ambiente en Colombia ha sido tema importante desde la implementación de la constitución política de 1991. De ahí que la Ley 99 de 1993 tenga como antecedente la propia Constitución y la declaración de Rio de Janeiro de 1992. En ella se reordenó el sector público encargado de la gestión y conservación del medio ambiente y los recursos naturales renovables, así como la reorganización de los recursos naturales renovables, el sistema Nacional Ambiental (SINA), y se dan otras disposiciones tales como la creación de las corporaciones ambientales regionales.

En la misma se define que las zonas de páramos, subpáramos, los nacimientos de agua y las zonas de recarga de acuíferos serán objeto de protección especial.

Lo mencionado anteriormente, es reafirmado mediante el decreto 1076 de 2015, en el que se determina a las zonas de páramo, subpáramos, los nacimientos de agua y las zonas de recarga de acuíferos como áreas de especial importancia ecológica y de protección especial, por parte de las autoridades ambientales que deben adelantar acciones tendientes a su conservación y manejo, involucrando a las corporaciones ambientales regionales las cuales dentro de sus funciones son las encargadas de otorgar permisos de investigación, previa viabilidad técnica a la solicitud presentada por el interesado, y que para casos como éste, será empleado para fines de investigación científica no comercial definido junto con ciertas disposiciones en el artículo 2.2.2.8.1.1.

La recolección de estos especímenes de especies y su depósito en una colección biológica previamente registrada ante el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y la información asociada al proyecto de investigación debidamente publicada en el Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia (SIB Colombia), de acuerdo con lo dispuesto en los decretos 1375 y 1376 del 2013, los cuales dictan ciertas disposiciones para la recolección y el depósito de los ejemplares obtenidos en este trabajo de investigación, mediante un permiso Marco de recolección y el uso libre de la información bajo los criterios establecidos por el SIB, el IAvH y el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.

- **Los páramos en la legislación nacional**

De acuerdo con el IAvH, el país tiene 2.906.137 hectáreas de ecosistemas paramunos, lo que es equivalente a alrededor del 2,5 % del territorio nacional, por lo que la legislación ha buscado propender por su recuperación y conservación, pasando por la ley 99 de 1993 y el artículo 16 de la ley 373 de 1997, en la que se definen a las zonas de páramos, bosques de niebla y áreas de influencia de nacimientos de acuíferos y estrellas fluviales, como prioritarias para ser adquiridas por las entidades ambientales de cada jurisdicción quienes serán encargados de verificar su capacidad de oferta de bienes y servicios ambientales para iniciar un proceso de recuperación, protección y conservación.

En concordancia con esto, las leyes 1382 de 2010, 1450 de 2011, cataloga a los páramos como áreas excluibles de la minería y de la realización de actividades agropecuarias, de exploración o explotación de hidrocarburos y minerales, tomando como referencia la cartografía contenida en el atlas de páramos de Colombia del Instituto de Investigación Alexander von Humboldt, siendo esto reafirmado en el artículo 173 de la ley 1753 de 2015.

De esta manera y en conformidad con el artículo 173 de la ley 1753 de 2015, la delimitación de páramos está fundamentada en: el área de referencia definida en la cartografía generada por el Instituto Humboldt a escala 1:100.000 ó 1:25.000 bajo la sentencia C-035 de 2016 proferida por la Corte Constitucional, apoyada en estudios técnicos que permitan caracterizar el contexto ambiental, social y económico, siendo esta responsabilidad de las Corporaciones Autónomas Regionales (CAR).

Actualmente, para el país se reconocen 37 complejos paramunos, entre los que se encuentra el complejo de páramos de Guerrero, delimitado mediante la resolución 1769 de 2016, reiterando el hecho de que los ecosistemas de páramo hayan sido reconocidos como áreas de importancia ecológica, por lo que deben ser protegidas de manera especial por el estado, adjudicando la administración y manejo del área de páramo delimitado, bajo la Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca- CAR, al estar ubicado dentro de su jurisdicción y competencia.

El páramo de Guerrero se encuentra entre las quince áreas paramunas de la cordillera oriental, localizado en el departamento de Cundinamarca, abarca aproximadamente 43.228 hectáreas comprendidas entre las jurisdicciones de los municipios de Carmen de Carupa, Cogua, Sutatausa, Tabio, Tausa, Ubaté, Subachoque, Zipaquirá (Cundinamarca) y Buenavista (Boyacá).

Su importancia radica en la provisión de servicios ecosistémicos representativos como el abastecimiento hídrico y/o recarga de aguas superficiales y acuíferos, para las poblaciones de: Buenavista, Cajicá, Caldas, Carmen de Carupa, Chía, Chiquinquirá, Sutatausa, Cogua, Cota, Cucunubá, El Rosal, Funza, Fúquene, Madrid, Mosquera, Nemocón, Pacho, San Cayetano, Subachoque, Tausa, Tenjo, Ubaté, Zipaquirá y tres localidades de la ciudad de Bogotá Engativá, Fontibón y Suba (IAVH y CAR, 2015). Sumado a este importante servicio, se encuentran la regulación hídrica y climática, oferta de materias primas, servicios farmacológicos (Plantas medicinales), formación de suelo entre otros.

De manera reciente, la legislación colombiana se ha propuesto mediante la ley 1930 del 2018, en la que se establecen a los páramos como ecosistemas estratégicos además de algunas directrices que propenden por la integralidad, restauración y conservación de estos ecosistemas, manifestado en su artículo 4 en el que se dicta la protección y delimitación de los páramos “En las áreas delimitadas como páramos serán prohibidas las actividades agropecuarias consideradas como no sostenibles ambientalmente, Así como el desarrollo de exploraciones y explotaciones mineras, de hidrocarburos, quemas, talas y la degradación de la cobertura vegetal nativa entre otras acciones que afecten la integridad de estos ecosistemas”, amparados bajo entidades como el Ministerio de ambiente y el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Identificar la relación entre la diversidad de mariposas y la transformación de las coberturas vegetales de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca).

4.2. Objetivos Específicos

- Estimar la composición y diversidad del ensamblaje de mariposas asociadas a tres estados sucesionales de un ecosistema de alta montaña, en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.
- Estimar la composición y diversidad de las comunidades vegetales encontradas en tres unidades sucesionales de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.
- Evaluar las características estructurales asociadas a las coberturas vegetales que puedan incidir en el cambio de la composición del ensamblaje de mariposas de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El estudio se realizó en la franja superior de bosque altoandino, ubicada dentro del área de amortiguación del complejo de páramos de Guerrero - zona suroccidental, vereda El Guamal, en jurisdicción del municipio de Subachoque, Cundinamarca, cordillera Oriental entre los 3250 y 3350 m de altitud (Figura 1).

Según Morales et al (2007), el páramo está catalogado como semihúmedo y húmedo, cuyos parámetros meteorológicos siguen un régimen de precipitación bimodal que refleja valores de precipitación de 712 mm/año y 1.542 mm/año, con dos periodos húmedos (abril-mayo; octubre-noviembre) y dos secos (diciembre-marzo; julio-septiembre). Valores de temperatura media entre los 7 °C y 11°C, siendo los meses de enero y diciembre los que presentan menores temperaturas, seguida de una disminución de esta durante julio y agosto con la llegada de los vientos alisios y una humedad relativa promedio multianual de 76,5% (IDEAM, 2014; IAvH, 2017).

Dichas condiciones han sido influenciadas por dos factores característicos: el valle del Magdalena ubicado al noreste y la Sabana de Bogotá al suroeste, los cuales generan un ritmo diurno de circulación valle-montaña, donde el viento y por ende la nubosidad y la precipitación, ascienden durante el día y descienden en horas de la noche (Rivera, 1992).

5.2. Unidades de muestreo

Dadas las condiciones del área de estudio, se seleccionaron las unidades de muestreo de acuerdo con las coberturas vegetales encontradas en un mosaico de cultivos, pastos y otros espacios naturales, generado por el uso intensivo de suelo para la producción de cereales y papa en monocultivos, ganadería extensiva y la minería de carbón que interactúan con los espacios conservados que aún persisten en el área (León-Rodríguez, 2011; Angarita et al, 2013). Estas fueron previamente corroboradas mediante imágenes de Google Earth Pro-versión (imagen Lansat, 2018), en las que se distinguieron: Pastizal/zona de cultivo activa, remanente de Bosque altoandino y matorral-frailejónal (Figura 2), considerado una bolsa de vegetación de subpáramo, descritas en la Tabla 1.

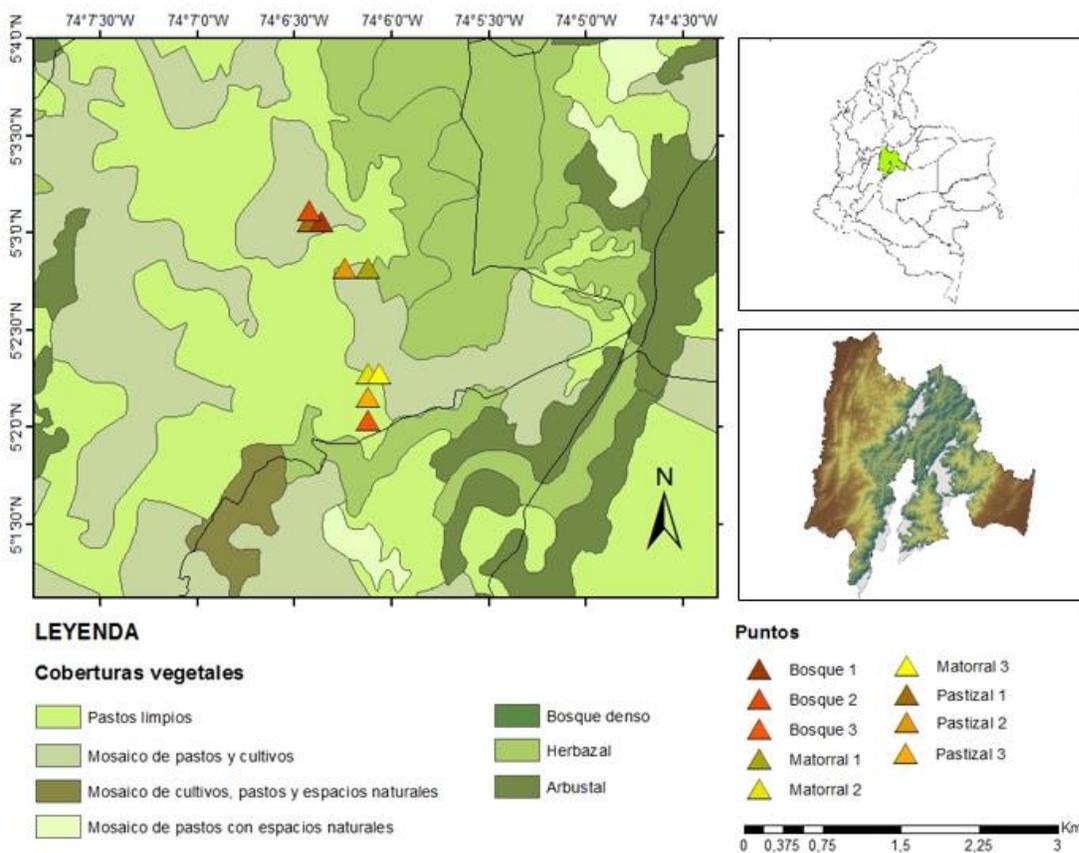


Figura 1. Ubicación área de estudio, franja superior Bosque altoandino. Complejo de páramos de Guerrero-Subacho (Cundinamarca). Fuente: datos extraídos de IDEAM (2010) Capa de coberturas vegetales, elaboración propia.

Tabla 1. Información de las unidades de muestreo para mariposas y coberturas vegetales en la zona sur occidental del Complejo de páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca).

Fuente: Elaboración propia, datos IDEAM (2014).

Unidad/ Cobertura vegetal (Corine Land Cover)	Sigla	Coordenadas	Descripción
243. Mosaico de cultivos, pastos y espacios naturales Pastizal	Pas	5° 3' 4.95" N 74° 6' 27.21" W	Las coberturas de pastos representan entre el 30% y el 70% de la superficie total del mosaico acompañada de espacios naturales: relictos de bosque natural, matorrales o áreas poco transformadas por limitaciones biofísicas.
	Pas	5° 2' 50.01" N 74° 6' 14.61" W	
	Pas	5° 2' 11.02" N 74° 6' 9.67" W	
243. Mosaico de cultivos, pastos y espacios naturales Bosque	Bos	5° 3' 4.08" N 74° 6' 22.22" W	Bosques con intervención humana que mantienen su estructura original.
	Bos	5° 3' 9.86" N 74° 6' 25.43" W	Ocasionalmente pueden existir áreas completamente transformadas en el interior, por ejemplo: Pastos, que no representan más del 30% del área.
	Bos	5° 2' 5.94" N 74° 6' 8.62" W	
243. Mosaico de cultivos, pastos y espacios naturales Matorral-frailejonal	Mat	5° 2' 49.33" N 74° 6' 10.29" W	Matorrales constituidos por vegetación natural de porte bajo, con un dosel irregular, en donde predominan los elementos arbustivos-vegetación achaparrada correspondiente al subpáramo.
	Mat	5° 2' 18.83" N 74° 6' 8.92" W	
	Mat	5° 2' 19.06" N 74° 6' 7.02" W	



Figura 2. Coberturas vegetales encontradas en el área de estudio: (a) Matorral-Frailejónal (b) relicto de Bosque Altoandino (c) Pastizal. Vereda el Guamal, Subachoque (Cundinamarca). Fuente: González. 2018.

5.3. Métodos de campo: Mariposas

5.3.1. Recolección de los especímenes

La recolección de los especímenes (Adultos) se realizó mediante 63 visitas, a partir del mes de agosto de 2018 hasta el mes de febrero del 2019 durante 6 días por mes, con muestreos de 1 día por cada ventana de muestreo. Cabe aclarar que en la fase de premuestreo, se emplearon trampas van Someren-Rydon como método pasivo de captura, pero debido a las condiciones climáticas adversas, la incidencia de captura fue nula, por lo que fueron descartadas como método complementario de recolecta.

Por consiguiente, se usó como método activo de captura, la red entomológica de acuerdo con las especificaciones de Andrade-C *et al* (2013), usando como complemento el método de atracción de

Ahrenholz (Lamas *et al.*, 1993), el cual consistió en utilizar papel absorbente blanco humedecido con una mezcla de pescado y camarones en descomposición dispersada por la zona de muestreo (Figura 3a, b).

Mediante el método activo, con la red entomológica, se realizaron caminatas libres entre las 8:00 y 16:00 horas (Villareal *et al.*, 2006), recorriendo claros de bosques, áreas de campo abierto, bordes de caminos y quebradas encontradas dentro de las diferentes coberturas vegetales definidas como unidades de muestreo, abarcando las horas de luz del día, con el fin de cubrir diferentes hábitos de vuelo y realizar una mayor cantidad de observaciones y recolectas (Huertas, 2004), invirtiendo un esfuerzo de muestreo diario de 8h/persona, logrando un esfuerzo total de 504 horas para todas las coberturas vegetales.

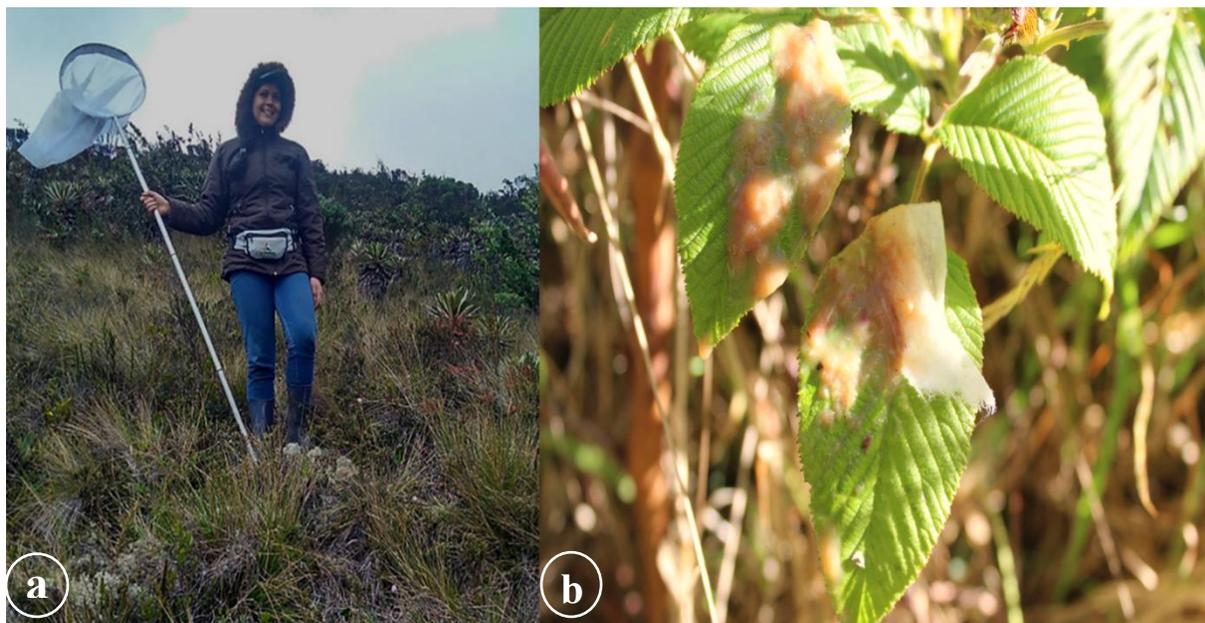


Figura 3. (a) Método activo de recolecta de mariposas: Red entomológica. –(b). Método de atracción de Ahrenholz. Fuente: González, 2019.

5.3.2. Manejo de los ejemplares

La manipulación y el manejo de los especímenes recolectados, se realizó teniendo en cuenta lo propuesto por Andrade-C *et al* (2013). Inicialmente, los ejemplares recolectados se sacrificaron mediante presión digital en el tórax, luego, fueron almacenados en sobres triangulares de papel milano blanco con los datos básicos de la recolección (localidad, tipo de hábitat, fecha, elevación,

estación de muestreo, hora, condición climática y código del recolector), cuyos datos fueron consignados en la libreta de campo y en una hoja de cálculo del programa Microsoft Excel®, como respaldo de la información obtenida en campo.

Los sobres con los ejemplares se organizaron por morfoespecies y se almacenaron en bolsas selladas herméticamente. Posteriormente, fueron depositados en un recipiente plástico cerrado con tapa mantenido en cadena de frío a -20°C (Andrade-C *et al*, 2013; Olarte-Quíñonez *et al*, 2016), hasta su posterior montaje y determinación en el laboratorio de Entomología de la Universidad de Pamplona (Figura 4).



Figura 4. Manejo de los ejemplares: a. Sacrificio-Presión digital en el Tórax; b. Almacenamiento de los ejemplares. Fuente: González, 2018.

5.4. Métodos de laboratorio: Mariposas

5.4.1. Manejo de muestras y determinación de los especímenes.

El montaje de los especímenes se realizó en las instalaciones del laboratorio de entomología de la Universidad de Pamplona. Siguiendo el procedimiento establecido por Andrade-C, *et al* (2013) para el montaje de mariposas diurnas.

La determinación de las especies se llevó a cabo, por comparación con ejemplares depositados en la Colección Entomológica del Instituto de Ciencias naturales (ICN) de la Universidad Nacional y la Colección del laboratorio de Entomología de la universidad de Pamplona; así como mediante el uso de claves e ilustraciones de revisiones taxonómicas y catálogos basadas en: Viloría, Orellana y Pycrz (2010), Montero-A y Ortiz-P (2013a) y Prieto y Vargas-Zapata (2016). De manera complementaria, los ejemplares recolectados se compararon con las especies tipo de la base de datos Butterflies of America (Warren *et al.*, 2017).

5.4.2. Depósito de los ejemplares

Finalmente, teniendo en cuenta el considerable volumen de muestras, las especies registradas, fueron depositadas en las colecciones de referencia del laboratorio de Entomología de la Universidad de Pamplona, Norte de Santander (CEUP-I), el Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional y la Colección Entomológica María Sybilla Merian (CEMS) de la Fundación Trópico Alto.

5.5. Análisis de datos

5.5.1. Diversidad y composición del ensamblaje de mariposas

Para la estimación de la diversidad del ensamblaje, se emplearon los números de Hill (Hill, 1973), que permitieron determinar los índices de diversidad alfa y beta a partir de los números efectivos de especies, calculados en tres órdenes de diversidad; la diversidad de orden 0D que mide la riqueza de especies (Jost, 2007; Moreno *et al.*, 2011), la diversidad de orden 1D , definida como el valor del exponencial del índice de Shannon teniendo en cuenta a las especies comunes en el muestreo, y la diversidad de orden 2D que representa el inverso del índice de Simpson y muestra a las especies más abundantes (Jost, 2007), construyendo perfiles de diversidad para las mariposas registradas

en cada una de las coberturas vegetales, mediante el paquete iNext (Hsieh *et al.*, 2016) ejecutado en el programa R, estimando además el porcentaje de muestreo entre coberturas.

Adicionalmente, se realizaron análisis de equitatividad siguiendo lo propuesto por Alcolado (1998) con base en el Índice de equitatividad Pielow (J') (1967), utilizando los cocientes de Hill (Peet, 1974), con la intención de demostrar que los cambios en la diversidad están determinados por la variación de la equitatividad, con base en el Índice de Shannon (H'), que mide el grado promedio de incertidumbre en la predicción de cuál es la especie a la que pertenece un individuo seleccionado aleatoriamente en el conjunto.

Donde:

H' = Índice de Shannon

S = Riqueza de especies

$$E = \frac{\text{Log}(H')}{\text{Log}(S)}$$

5.5.2. Representatividad y distribución de abundancia

En cuanto a la representatividad del muestreo para las especies de mariposas, se realizó la curva de acumulación de especies a partir de una matriz de abundancias de las especies recolectadas, usando el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2012) mediante el estimador no paramétrico Chao2, que estima el número de especies que ocurren en una o dos muestras basado en la incidencia, de acuerdo con Álvarez *et al* (2004).

Adicionalmente, usando los valores de riqueza y diversidad registrados en las coberturas vegetales se emplearon los métodos analíticos propuestos por Chao y Jost (2012), los cuales permitieron evaluar la completitud del muestreo a partir de las especies con una o dos muestras, relacionadas con el número total de individuos (Olarte-Quiñonez *et al*, 2016) usando el programa iNext (Hsieh *et al.*, 2016).

Respecto a los patrones de abundancia del ensamblaje de mariposas, se estimaron usando el método de Whitaker (1965), obtenida a partir del ordenamiento jerárquico de las especies

presentes en cada cobertura vegetal permitiendo la construcción del perfil de las abundancias por rango, presentándolas en una escala logarítmica en la que la primera especie es la más abundante y la última es la menos abundante, organizadas con base en la categorías adoptadas por Montero-A y Ortiz-P (2013a) en el que se consideran a las especies con más de 10 registros como abundantes, entre 6 a 10 registros común, 2 a 5 registros escasa y 1 registro como rara.

Adicionalmente, con el conjunto de datos obtenidos se realizó una prueba de normalidad para conocer si los datos seguían una distribución normal, cuyos resultados permitieron luego realizar un análisis no paramétrico para muestras relacionadas, la prueba de Friedman aplicada a las tres muestras obtenidas, para este caso, el número de individuos y especies registrados en cada una de las tres coberturas (Berlanga y Rubio-Hurtado, 2012). Los anteriores análisis se realizaron usando el programa R versión 3.6.1.

5.5.3. Composición de Mariposas por coberturas

Al conjunto de datos obtenidos se le realizó un análisis de similitud, usando el programa PAST versión 3.25 (Hammer *et al.*, 2014), mediante una matriz basada en la abundancia de las especies en cada una de las coberturas vegetales, a la que se le aplicó el índice de Morisita-Horn, catalogado como altamente sensible a la abundancia de especies y que mide la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar, provenientes de un sitio o grupo diferente sean de la misma especie (Magurran, 1988; Álvarez *et al.*, 2006).

Los valores de similaridad van de 0 a 1, siendo los valores cercanos a uno los más similares, y que a su vez dependen del número de especies comunes y la abundancia relativa de éstas (Gutiérrez-Báez *et al.*, 2012).

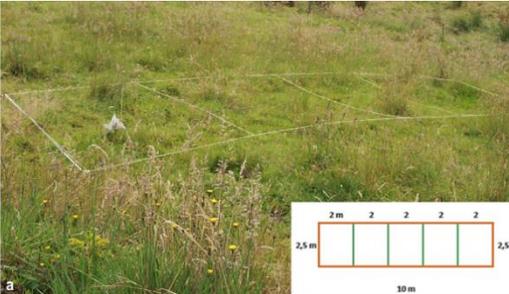
5.6. Métodos de campo: Vegetación

5.6.1. Caracterización de la vegetación y recolección de los ejemplares

En cada una de las coberturas vegetales donde se realizó la recolección de las especies de mariposas, se llevó a cabo la caracterización de la vegetación mediante la delimitación de 9 parcelas, siguiendo lo propuesto por Marín *et al.* (2015); Ramsay (2001); Rangel-Churio y

Velásquez (1997), asimismo se consideraron los lineamientos propuestos por Álvarez *et al* (2004) (Tabla 2).

Tabla 2. Caracterización de las coberturas vegetales: a. Herbazales; b. Bosques c. Matorrales-frailejonales por parcelas, cuadrantes y subparcelas herbáceas con sus dimensiones al interior.

Cobertura	Delimitación parcelas	Características censadas	Fotografía
Pastizal (Herbazales)	Parcelas de 2,5 m x 10 m (Área total= 25 m ²). Dividida en 5 cuadrantes de 2,5 m x 2 m.	<p>1. Plantas de los estratos rasantes < 0,3 m y estratos herbáceos entre 0,3 y 1,5 m de altura para hierbas de crecimiento solitario o asociadas. En caso de presentarse Plantas leñosas, fueron tenidas en cuenta, como manifestación de proceso de la regeneración (Rangel-Churio y Lozano-Contreras, 1986).</p> <p>2. Se tomaron características estructurales como: intervalos de altura máxima y altura mínima a la que se desarrollan los individuos de una especie dentro del cuadrante y % de Cobertura en la totalidad del cuadrante registrando las sumatorias de cobertura por especies (Rudas, 2001; Rangel-Churio y Velásquez, 1997).</p> <p>3. Debido al crecimiento asociado de las herbáceas, para estimar parámetros como % de cobertura de la especie por estrato, % Frecuencia relativa, se tomaron valores estimados por la totalidad de la parcela (100%) ponderando los</p>	

Cobertura	Delimitación parcelas	Características censadas	Fotografía
		valores para cada cuadrante, equivalentes al 100% transformados así:	
		<p>Valor único parcela= Valor \sumcuadrantes (500 %) / # de cuadrantes (5)</p>	
Matorral (Ambientes leñosos)	Parcelas de 5 m x 10 m (área total= 50 m ²). Subdividas en 5 cuadrantes rectangulares de 5 m x 2 m.	<p>1.Plantas leñosas como arbustos, arbolitos y árboles con diámetro Basal \geq 1 cm e individuos con altura \geq 1,5 m esto con el fin de incluir en el censo estratos arbustivos que demuestren el grado de sucesión en el que se encuentra la vegetación.</p> <p>2. Para cada individuo se estimaron: Altura total, altura a la primera ramificación, Diámetro a la altura de al pecho (DAP), cobertura de la copa. diámetros mayores (D1) y menor (D2).</p> <p>3. Con los datos anteriores, se realizaron distribuciones de frecuencia con la intención de describir el conjunto de plantas observado respecto a una variable de interés y de esta manera observar el grado de desarrollo de esta cobertura vegetal (MINAMP, 2015).</p> <p>4. Valoración del sotobosque: subparcelas herbáceas de 2,5 m x 2</p>	

Cobertura	Delimitación parcelas	Características censadas	Fotografía
		m (área total= 5 m ²), estas fueron homologadas al 100% del área de la parcela para el cálculo del Índice de valor de importancia (IVI).	
Bosques (Ambientes leñosos)	Parcelas de 10 m x 10 m (área total=100 m ²), Dividida en 5 cuadrantes de 10 m x 2 m.	<p>1. Plantas leñosas como arbustos, arbolitos y árboles con diámetro Basal ≥ 1 cm e individuos con altura $\geq 1,5$ m esto con el fin de incluir en el censo estratos arbustivos que demuestren el grado de sucesión en el que se encuentra la vegetación.</p> <p>2. Estimaciones por individuo: Altura total, altura a la primera ramificación, Diámetro a la altura de al pecho (DAP), cobertura de la copa. diámetros mayores (D1) y menor (D2).</p>	

Cobertura	Delimitación parcelas	Características censadas	Fotografía
		<p>3. Con los datos anteriores, se realizaron distribuciones de frecuencia con la intención de describir el conjunto de plantas observado respecto a una variable de interés y de esta manera observar el grado de desarrollo de esta cobertura vegetal (MINAMP, 2015).</p>	
		<p>4. Valoración del sotobosque: Delimitación de subparcelas herbáceas de 2,5 m x 2 m (área total= 5 m²), estas fueron homologadas al 100% del área de la parcela para el cálculo del Índice de valor de importancia (IVI).</p>	

5.6.2. Importancia ecológica de las especies: Estimación Índice valor de importancia (IVI)

De acuerdo con los datos obtenidos en la caracterización de los parámetros para la estimación del IVI (Índice de valor de importancia) como lo son: Frecuencia relativa, densidad relativa y dominancia relativa (Gentry, 1982; Álvarez *et al.*, 2004), esta última calculada con los valores de área basal o de coberturas representativas de estrato, esto con la intención de comparar los valores obtenidos según lo propuesto por Lozada-Dávila (2010), en el que afirma que el método además de proporcionar un índice de importancia de cada especie, aporta elementos cuantitativos fundamentales en el análisis ecológico, como la densidad y biomasa.

Para estimación del IVI en las parcelas establecidas para las coberturas de pastizal, Matorral y Bosque (Gentry, 1982; Álvarez *et al.*, 2004), se tuvieron en cuenta los criterios:

- Frecuencia relativa.
- Densidad relativa
- Dominancia relativa a partir de valores de área basal o de coberturas representativas de estrato.

$$\text{IVI} = \text{Densidad relativa \%} + \text{Dom Relativa \%} + \text{Frec Relativa \%}$$

Valor máximo IVI: 300 (Rangel-Churio y Velásquez, 1997).

Para el caso de las subparcelas herbáceas establecidas en las coberturas de bosque y matorral, el IVI fue calculado sobre 200, de acuerdo con lo planteado por Marín *et al.* (2015), con la intención de comparar con los demás componentes de la parcela y garantizar que el muestreo haya sido representativo. Este fue calculado así:

$$\text{IVI} = \text{Frec Relativa \%} + \text{Dom Relativa estrato \%}$$

IVI valor máximo= 200

5.6.3. Perfiles representativos de la vegetación

Igualmente, para cada una de de las coberturas vegetales se tomaron las variables: Inclinación, orientación, forma del terreno, forma de la pendiente, sustrato y drenaje de acuerdo con lo propuesto Ramsay (2001), las cuales proporcionaron información acerca de las características físicas del ambiente.

Éstos fueron posteriormente utilizados en la construcción de perfiles representativos de la vegetación para cada una de las coberturas, realizados con el fin de tener una mejor aproximación a la vegetación del área de estudio, apoyados en características como la altura de las especies.

5.7. Métodos de laboratorio: manejo de muestras y determinación taxonómica

Los ejemplares recolectados (con los respectivos datos de la localidad, coordenadas, y una descripción del lugar), fueron prensados, embebidos en alcohol etílico al 70 %, depositados en bolsas plásticas para su preservación y posterior traslado al Herbario José Jerónimo Triana (HJTT)

de la Fundación Trópico Alto, donde se prepararon y determinaron taxonómicamente para luego ser depositados en la Colección de referencia que allí reposa.

5.7.1. Depósito de los ejemplares

De la misma manera y teniendo en cuenta el número de muestras colectadas, se depositaron duplicados en colecciones de referencia relevantes para la cordillera oriental como: el Herbario de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC-Tunja), el Herbario Catatumbo Sarare (HECASA) de la Universidad de Pamplona, Colombia y el Herbario José Jerónimo Triana (HJTT) de la Fundación Trópico Alto.

5.8. Análisis de Datos

5.8.1. Diversidad y composición de la comunidad de plantas

La estimación de la diversidad de la comunidad de plantas se efectuó bajo los criterios descritos en el apartado 5.5.1.

Adicionalmente, se realizaron análisis de equitatividad siguiendo lo propuesto por Alcolado (1998) con base en el Índice de equitatividad Pielou (J') (1967), utilizando los cocientes de Hill (Peet, 1974), con la intención de corroborar que los cambios en la diversidad están determinados por la variación de la equitatividad.

5.8.2. Representatividad y composición de especies por cobertura

Con base en la riqueza y diversidad de las plantas encontradas se emplearon los métodos analíticos propuestos por Chao y Jost (2012), los cuales permitieron evaluar la completitud del muestreo a partir de las especies con una o dos muestras, relacionadas con el número total de individuos usando el paquete de iNext (Hsieh *et al.*, 2016) ejecutado mediante el software estadístico R.

Para conocer la composición y posibles comunidades semejantes entre sí, se siguieron los criterios descritos en el apartado 5.5.3.

5.9. Coberturas vegetales, sus características y su relación con la variación del ensamblaje de mariposas

Se realizaron análisis de correspondencia (AC), que permitieron analizar simultáneamente las abundancias de las especies y sus frecuencias por coberturas vegetales, permitiendo conocer las asociaciones entre el ensamblaje de mariposas y las coberturas, así como la abundancia de mariposas y los hábitos de las plantas registradas en cada cobertura (Ter-Braak, 1986). Además de un mapa de calor construido a partir de algunas especies de mariposas y especies de plantas con las que probablemente están relacionadas. Estos se realizaron mediante los paquetes Rcmdr (Fox, 2005, 2007) gplot2 del software estadístico R versión 3.6.1 y el software estadístico PAST versión 3.25 (Hammer *et al*, 2014).

Con la intención de evaluar la relación entre las características vegetales y la diversidad de mariposas (Carrero *et al.*, 2013), se llevó a cabo un análisis de regresión lineal simple entre la riqueza de especies de mariposas (Variable dependiente) y rasgos estructurales de la vegetación considerados variables *independientes*, tales como: DAP, Altura, Cobertura de la copa, % de cobertura e IVI registrados en cada una de las coberturas que constituyen el área de estudio. Los anteriores análisis se realizaron con el software estadístico R versión 3.6.1.

6. RESULTADOS

6.1. Composición y Diversidad del ensamblaje de mariposas

Se recolectaron 700 individuos adultos de mariposas, distribuidos en 4 familias, 9 subfamilias, 6 tribus, 21 géneros y 33 especies (**Anexo I**). La familia más abundante fue Pieridae con el 53,86 % del total de la muestra, seguida por Nymphalidae con el 41,43 %, Hesperidae con el 2,86 % y la menos abundante fue Lycaenidae con 1,86 % del total de las especies registradas. El género más abundante que se registro fue *Colias* con el 49 % del total de los individuos, seguido del género *Lasiophila* con 20,14 %, *Pedaliodes* con 11,86%. Los géneros restantes presentaron valores por debajo del 2,57 % (Figura 5).

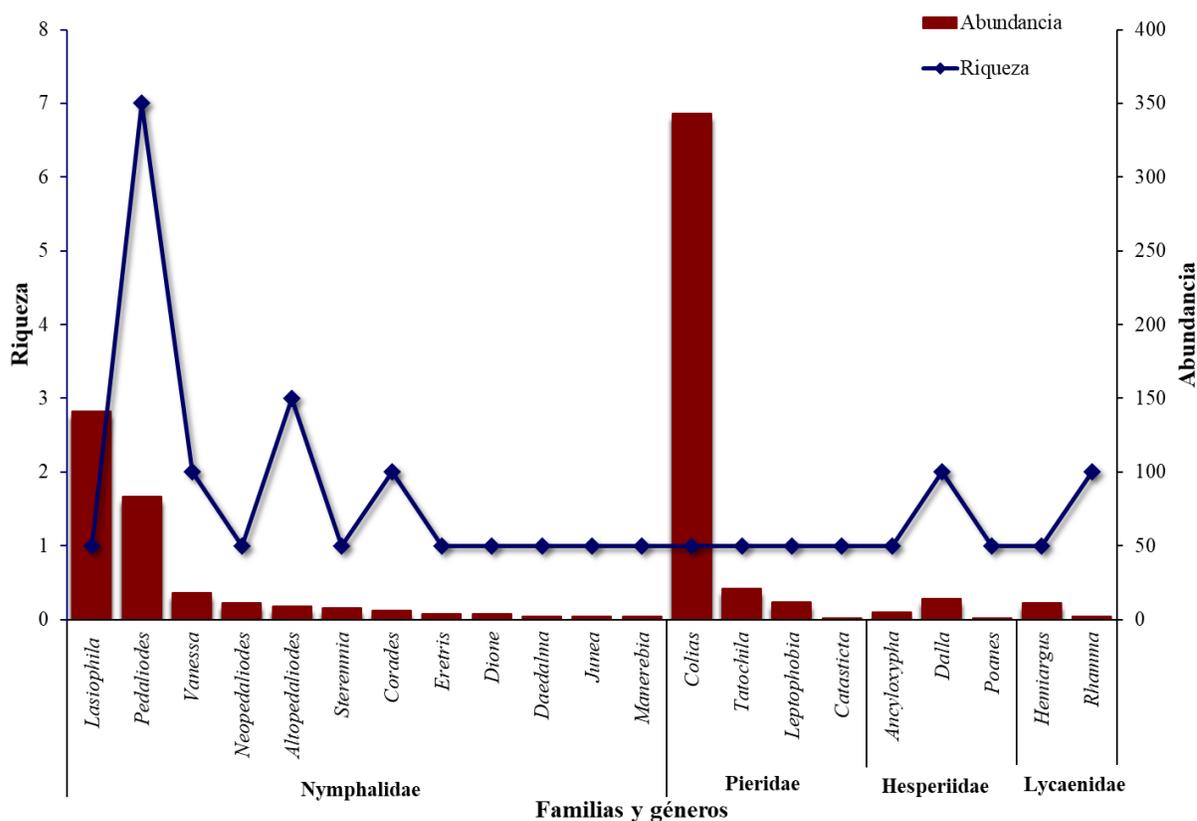


Figura 5. Distribución de la riqueza y la abundancia de las familias y géneros de mariposas registradas en el área de estudio (Subachoque, Cundinamarca).

La cobertura vegetal que presentó la mayor riqueza de mariposas fue el matorral con el 75,8%, seguida del bosque con el 60,6% y el pastizal con el 54,5%. Todas las coberturas presentaron especies únicas, siendo las coberturas de matorral y bosque las de mayor número de especies, con cinco especies únicas respectivamente para cada uno y dos especies únicas para el pastizal.

Respecto a la abundancia, la cobertura que presentó la mayor abundancia fue el pastizal 51,3%, seguida del bosque con el 31,3% y finalmente el matorral con el 17,4% de la abundancia total (Tabla 3).

Tabla 3. Datos estructura del ensamblaje de mariposas en el área de estudio (Subachoque, Cundinamarca).

	Matorral	Bosque	Pastizal
Familias	4	3	4
Individuos	122	219	359
Porcentaje de abundancia	17,4%	31,3%	51,3%
Especies	25	20	18
Porcentaje de riqueza	75,8%	60,6%	54,5%
Especies únicas	5	5	2

6.1.1. Representatividad y distribución de la abundancia

La curva de acumulación de especies de acuerdo con lo predicho por el estimador Chao2 mostró un porcentaje de representatividad general del 93,6%, reportando 33 especies de las 35 esperadas (Figura 6a).

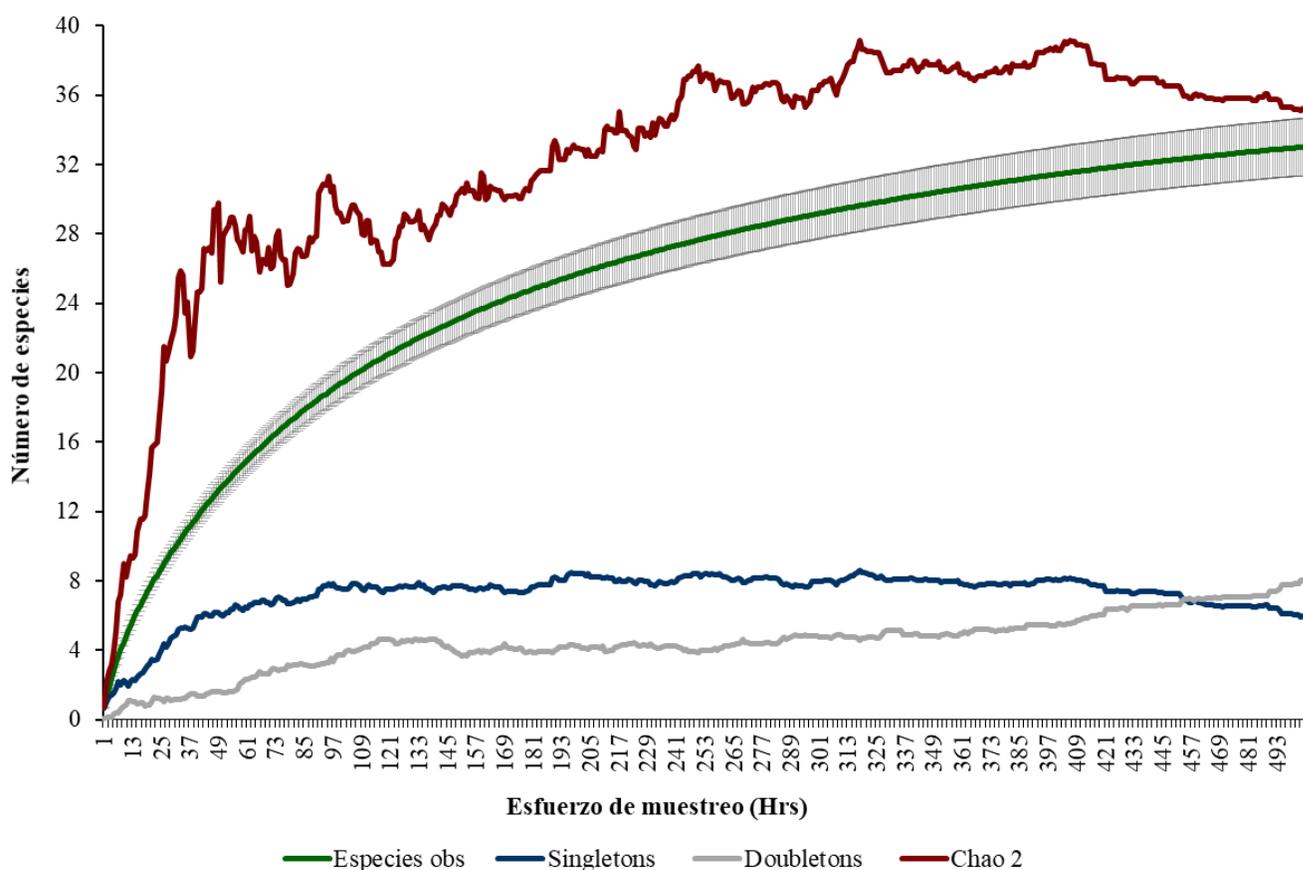


Figura 6a. Curva de acumulación de especies para el ensamblaje de mariposas registrado en el área de estudio mediante el método tradicional (Colwell, 2012).

En cuanto al método desarrollado por Chao y Jost (2012), se obtuvo una completitud del 99% para en el ensamblaje en general (Figura 7). Para las especies de mariposas registradas en cada una de las coberturas fueron registrados valores de completitud del 91,05 % para el matorral, 97,28 % para el bosque y 97,7 % para el pastizal, que pese a que alcanza valores considerables en la completitud (Anexo 9).

Los resultados anteriores indican que, en este estudio fueron registradas una proporción representativa de las especies reales que pueden encontrarse en la zona.

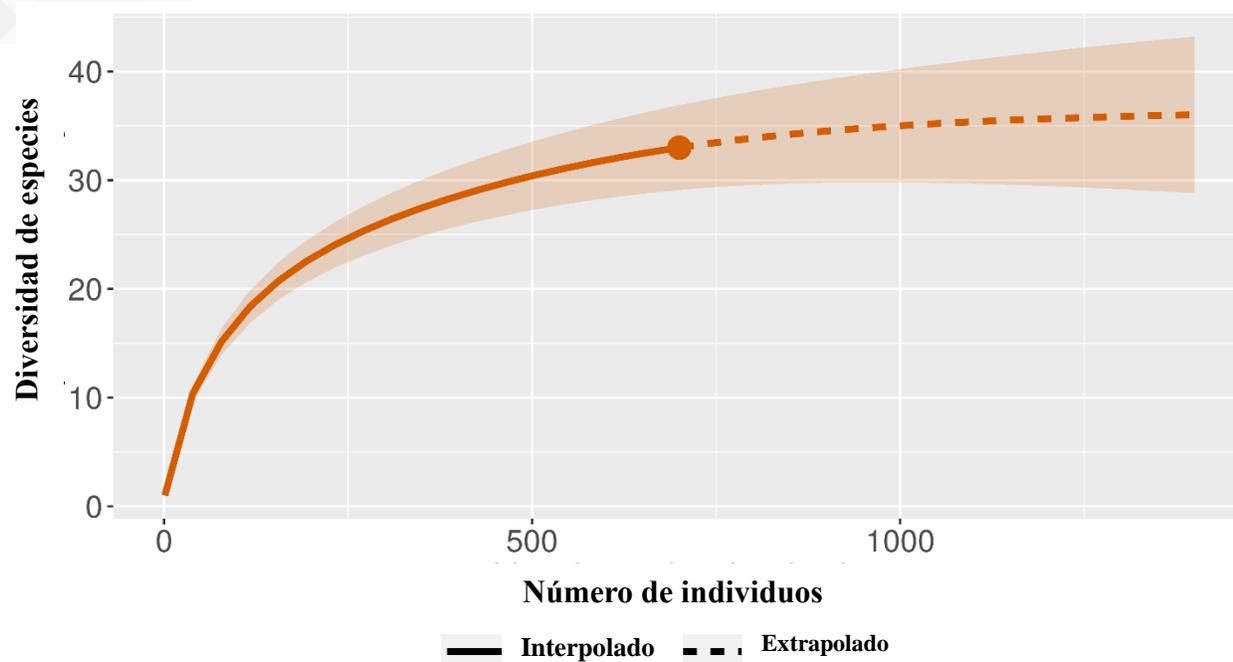
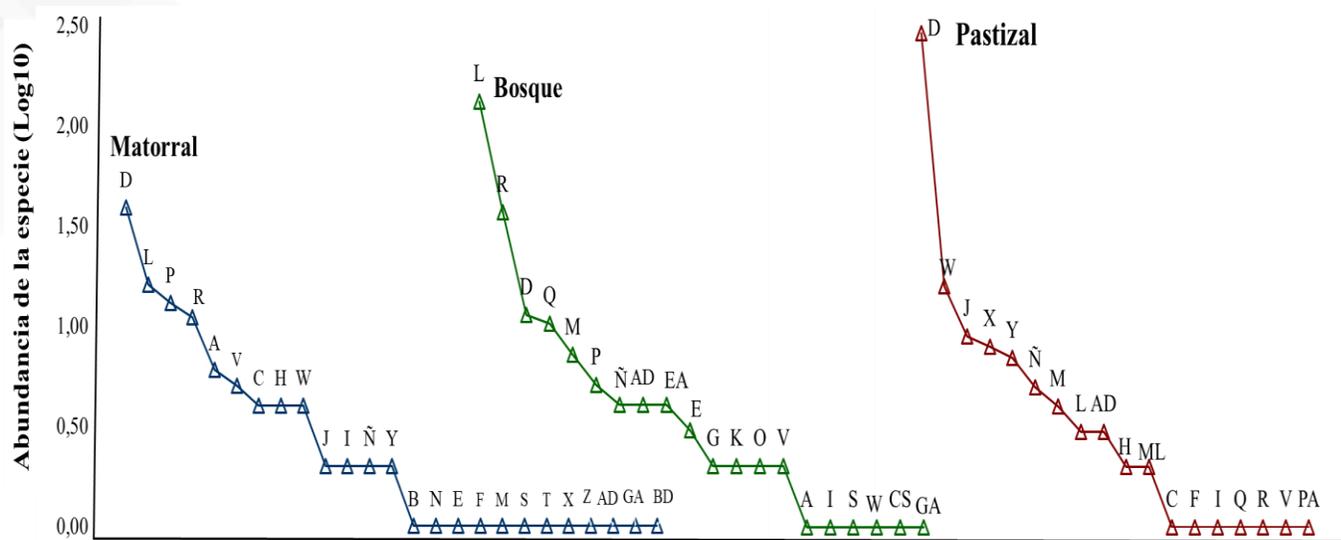


Figura 7. Curva de rarefacción para el ensamblaje de mariposas registrado en el área de estudio a partir del método desarrollado por Chao y Jost (2012).

Teniendo en cuenta la distribución de abundancia por cobertura la especie más abundante en la cobertura de pastizal fue *Colias dimera* con el 81,62% de los individuos recolectados para la cobertura, a su vez compartida con el matorral donde registró el 31,97% de la abundancia de individuos de esta cobertura. Para la cobertura de bosque, la especie más abundante fue *Lasiophila circe* con el 55,71% de los individuos recolectados en dicha cobertura.

Las especies consideradas como raras según la categorización empleada se presentaron en todas las coberturas, siendo el matorral, la cobertura con mayor número de especies raras, entre las que se destacan: *Rhamma anosma*, *R. comstocki*, *Altopedaliodes nebris*, *Altopedaliodes* sp.y *Pedaliodes* cf. *pollonia*. De igual forma, en el bosque fueron registradas especies como: *Catasticta semiramis*, *Eretris apuleja bogotana*, *Daedalma drusilla*, *Junea Doraete* y *Pedaliodes phaea*, cabe mencionarse que estas dos coberturas registraron una abundancia baja de *Pedaliodes* nr. *guicana* (Figura 8).



Distribución de la abundancia

Figura 8. Curva de distribución de abundancia de las especies de mariposas en las tres coberturas vegetales (Matorral, Bosque y Pastizal) en un ecosistema de alta montaña (vereda El Guamal) en el complejo de Páramos de Guerrero. *Altopedaliodes cocytia* (A), *Altopedaliodes nebris* (B), *Ancyloxypa melanoneura* (C), *Colias dimera* (D), *Corades chelonis* (E), *Corades dymantis* (F), *Daeldama drusilla* (G), *Dalla caenides* (H), *Dione glycera* (I), *Hemiargus hanno bogotana* (J), *Junea doraete* (K), *Lasiophila circe* (L), *Leptophobia eleone* (M), *Altopedaliodes sp* (N), *Neopedaliodes zipa* (Ñ), *Pedaliodes phaea* (O), *Pedaliodes phaeina* (P), *Pedaliodes polla* (Q), *Pedaliodes polusca* (R), *Pedaliodes sp* (S), *Rhamma comstocki* (T), *Steremnia pronophila* (V), *Tatochila xanthodice* (W), *Vanessa braziliensis* (X), *Vanessa virginiensis* (Y), *Pedaliodes cf. pollonia* (Z), *Dalla agathocles* (AD), *Pedaliodes nr. guicana* (GA), *Rhamma anosma* (BD), *Eretris apuleja bogotana* (EA), *Catasticta semiramis* (CS), *Poanes azin* (PA).

6.1.2. Diversidad del ensamblaje de mariposas: Diversidad alfa (α)

La diversidad de 0D mostró que la cobertura vegetal con mayor riqueza de especies fue el matorral con 25 especies, seguida de la cobertura de Bosque con 20 especies y Pastizal con 18 especies. Para la diversidad de 1D es de 11,46 especies efectivas para el matorral, para el bosque de 5,5 y 2,51 especies efectivas para el pastizal, lo cual demuestra una marcada similaridad de especies entre las tres coberturas, siendo 22 el número de especies comunes, lo que contrasta con el número de especies únicas cuyo valor es 11 para tres coberturas, siendo las coberturas de matorral y bosque las que posee mayor número de especies únicas, cinco del total.

Para el orden de diversidad 2D , se observó que la cobertura con mayor cantidad de especies muy abundantes fue el Matorral con 6,77 especies efectivas, seguido del bosque con 2,91 y el pastizal con 1,49 especies efectivas (Figura 9).

Respecto a la capacidad duplicativa de la diversidad observada en este análisis, la cobertura de matorral fue 1,25 más diversa que la cobertura de bosque y 1,38 más que el pastizal. Para las especies comunes la cobertura de matorral presenta 2 veces más especies efectivas que la cobertura de Bosque y 4,51 más que la cobertura de pastizal. En cuanto a las especies abundantes el matorral presenta 2,32 veces más especies que el bosque y 4,51 veces más que el pastizal.

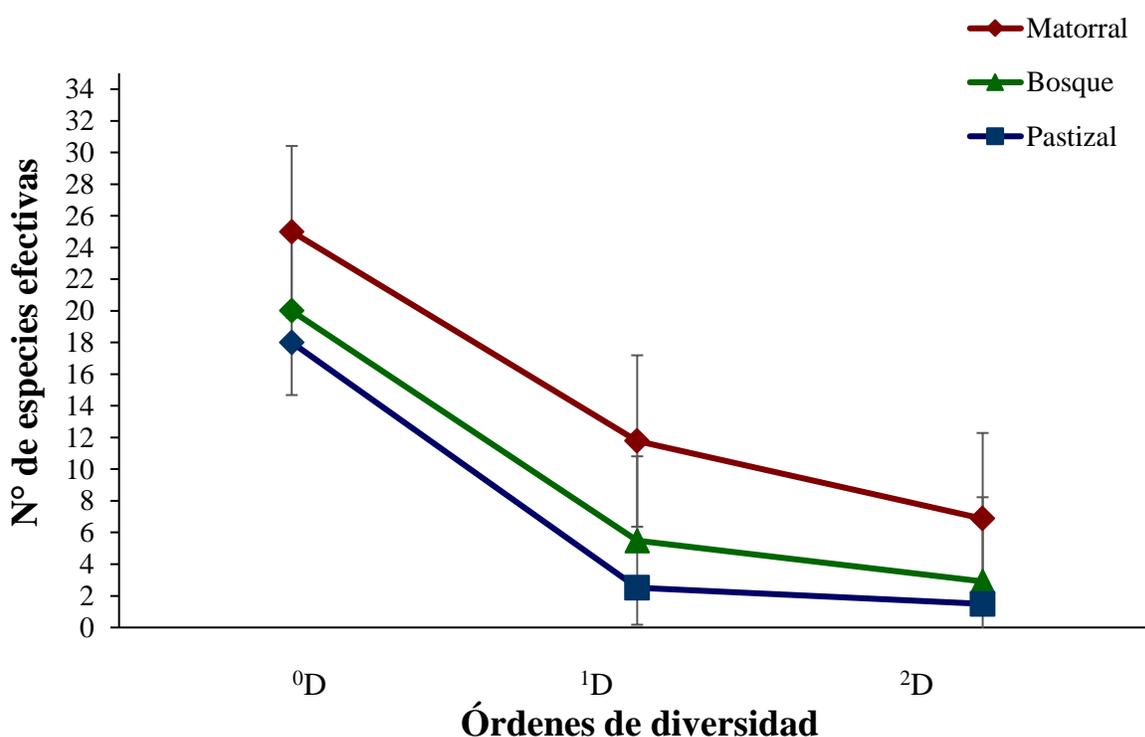


Figura 9. Perfiles de diversidad alfa del ensamblaje de mariposas (lepidoptera: Papilionoidea) encontradas en el área de estudio.

En cuanto a las diversidades observadas y esperadas, para la diversidad de 0D se registraron el 90,7 % de las esperadas, siendo 33 el número de especies efectivas frente a 36 especies esperadas. Para el caso de las diversidades 1D y 2D representaron el 49,6 % y 48,7% de las especies esperadas. En relación con los perfiles de diversidad para cada cobertura la riqueza de especies alcanza valores

de 81,7% para la cobertura de bosque, seguido de 68,7% para la cobertura de matorral y 59,6% para la cobertura de pastizal.

En lo que concierne a la equitatividad, los valores denotan que las especies que conforman el ensamblaje poseen abundancias significativamente diferentes, considerando así que todas las especies se han contabilizado en la muestra son menos equitativas ($J' = <1$) (Moreno et al, 2011) (Tabla 4).

Tabla 4. Diversidad alfa observada, esperada y equitatividad para cada cobertura (Matorral, Bosque, Pastizal) del área de estudio.

Coberturas	Diversidad observada			Diversidad Estimada			Equitatividad
	⁰ D	¹ D	² D	⁰ D	¹ D	² D	E
Matorral	25	11,46	6,77	36,40	13,79	7,10	0,28
Bosque	20	5,5	2,91	24,5	6,1	2,94	0,18
Pastizal	18	2,51	1,49	30,22	2,73	1,49	0,03
Total	33	6,88	3,46	36,40	13,79	7,10	-

6.1.3. Diversidad de mariposas entre hábitats: Diversidad Beta (β)

En términos de riqueza, la mayor diversidad beta se encontró entre los pares de coberturas Bosque-Matorral con un valor de 1,38 en contraste con las coberturas Pastizal-Bosque y Matorral-Pastizal presentaron valor de 1,30, a causa de la considerable cantidad de especies comunes y abundantes son compartidas entre las coberturas, tales como: *Colias dimera*, *Lasiophila circe* y *Leptophobia eleone*, permitiendo evidenciar que los valores entre cada cobertura no se diferencian de manera significativa (Friedman, $P = 0,460$) por lo que se puede inferir que las especies presentes en estas tres coberturas, conforman un solo ensamblaje (Tabla 5 y 6).

Tabla 5. Prueba de normalidad y Prueba de Friedman para determinación de diferencias significativas en el ensamblaje de mariposas registrado. (A): indicativo de la muestra sin diferencias significativas

Pruebas de normalidad				Prueba de Friedman					
Cobertura		Shapiro-Wilk			Matorral	Bosque	Cultivo	T ²	p
Riqueza y abundancia spp		Estadístico	gl	Sig.	Tratamiento	Suma (Ranks)	Media (Ranks)	n	
	Bosque	0,316	33	2,17E-9	Pastizal	61,5	1,86	33	A
	Matorral	0,505	33	2,82E-11	Bosque	65,5	1,98	33	A
	Pastizal	0,208	33	3,50E-12	Matorral	71	2,15	33	A
p valor (sig.) < 0,05 distribución ≠ normal					Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,050).				

Tabla 6. Diversidades beta observada entre pares de coberturas vegetales (Matorral, Bosque y Pastizal).

Pares Coberturas	⁰ D	¹ D	² D
Bosque-Pastizal	1,30	1,22	1,21
Bosque-Matorral	1,38	1,29	1,39
Pastizal-Matorral	1,30	1,25	1,21

6.2. Composición de las especies de mariposas por coberturas

El análisis de similitud mostró que las especies registradas para las coberturas de matorral y pastizal se agrupan en un 65%, compartiendo 15 especies entre sí: *Ancyloxypha melanoneura*, *Colias dimera*, *Corades dymantis*, *Dalla caenides*, *Dione glycera*, *Hemiargus hanno bogotana*, *Lasiophila circe*, *Leptophobia eleone*, *Neopedaliodes zipa*, *Pedaliodes polusca*, *Steremnia pronophila*, *Tatochila xanthodice*, *Vanessa braziliensis*, *Vanessa virginiensis* y *Dalla agathocles*.

Una segunda agrupación está constituida por las especies registradas en la cobertura de bosque con una similitud del 9%, pues del total de especies que conforman el ensamble, comparten 9 entre las tres coberturas, encontrándose la diferencia en 5 especies únicas para esta cobertura: *Daedalma drusilla*, *Junea doraete*, *Eretris apuleja bogotana*, *Catasticta semiramis* y *Pedaliodes phaea* (Figura 10).

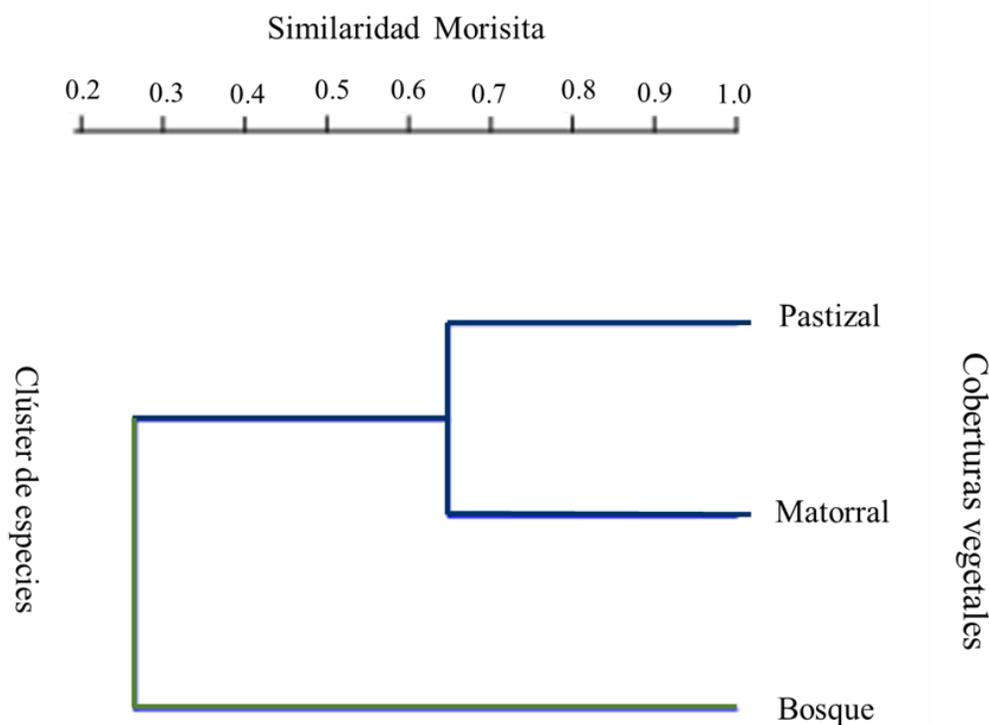


Figura 10. Similaridad entre coberturas con base en el índice de similitud de Morisita-horn.

6.3. Diversidad y composición de la vegetación

Se recolectaron 505 individuos, que pertenecen a 74 especies de plantas (**Anexo 2**), distribuidos en 62 géneros y 36 familias; siendo Ericaceae la familia con mayor riqueza con 9 especies, seguida por Asteraceae y Melastomataceae con 7 especies cada una (Figura 11).

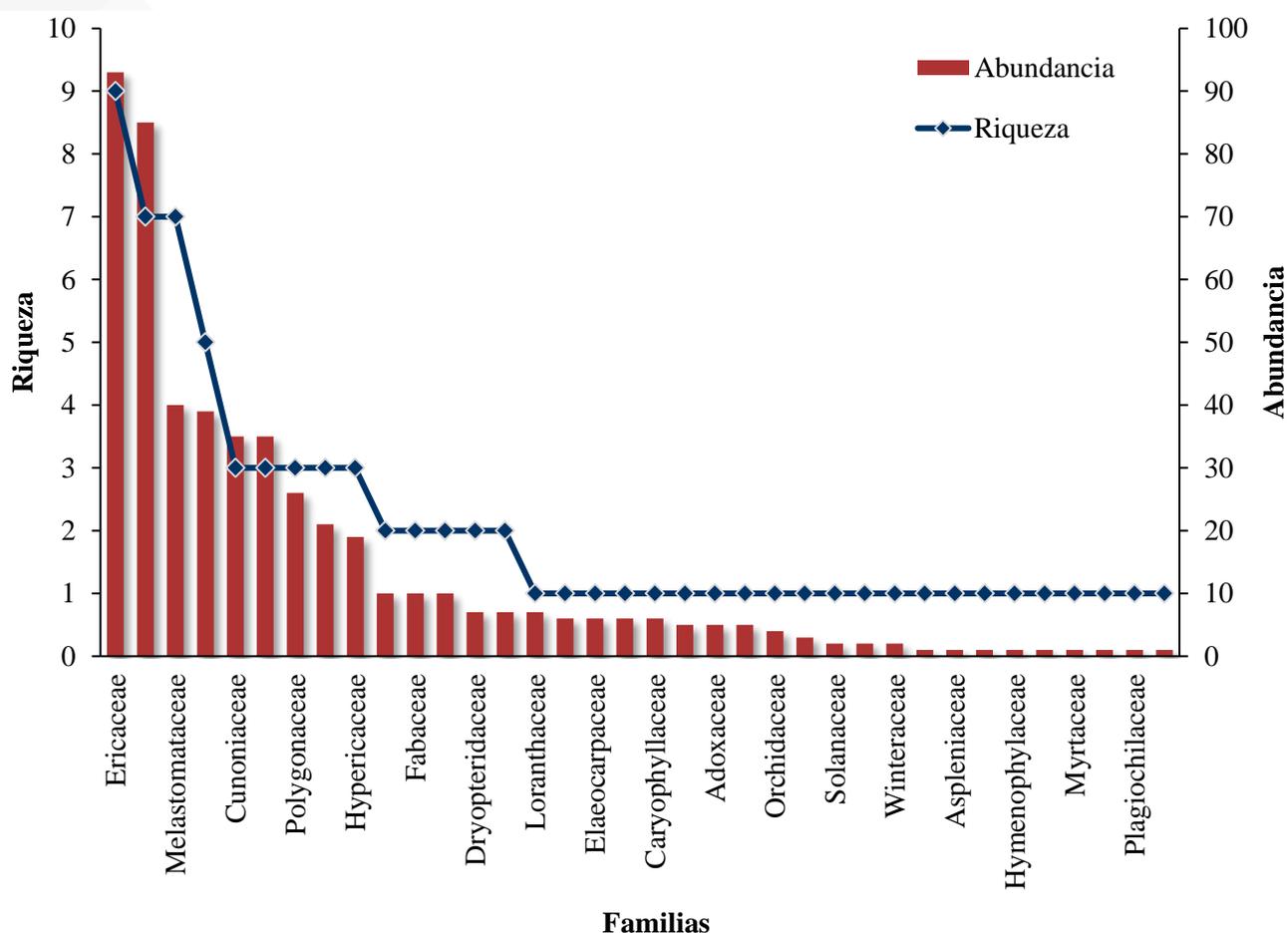


Figura 11. Familias reportadas en la comunidad de plantas presentes en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.

Las familias con mayor abundancia fueron Ericaceae con el 18,42%, seguida de Cunoniaceae con 16,83% siendo el género *Weinmannia* único representante, uno de los más abundantes, Asteraceae con el 7,92% representada por los géneros *Bidens*, *Piontia*, *Espeletiopsis*, *Hypochaeris*, *Pentacalia* y *Scrobicaria*, seguida de Melastomataceae con el 7,72% representada por los géneros *Brachyotum*, *Bucquetia*, *Castratella*, *Miconia* y *Monochaetum*, Loranthaceae con el género *Gaiadendron* y Poaceae, con el 6,93% respectivamente para los géneros *Holcus*, *Anthoxanthum*, *Calamagrostis* y *Chusquea*.

La familia Clusiaceae con el 5,15% para los géneros *Tovomita* y *Clusia*, Primulaceae con el 4,16% representada por los géneros *Geissanthus* y *Myrsine*, Polygoniaceae con el 3,76% para los géneros *Muehlenbeckia* y *Rumex*, Eriocaulaceae representadas por el género *Paepalanthus*, Fabaceae con

Trifolium y Rosaceae con representada por los géneros *Rubus*, *Acaena* y *Hesperomeles* con el 1,98%, seguida de otras familias y género con menores porcentajes de riqueza y abundancia (Figura 12).

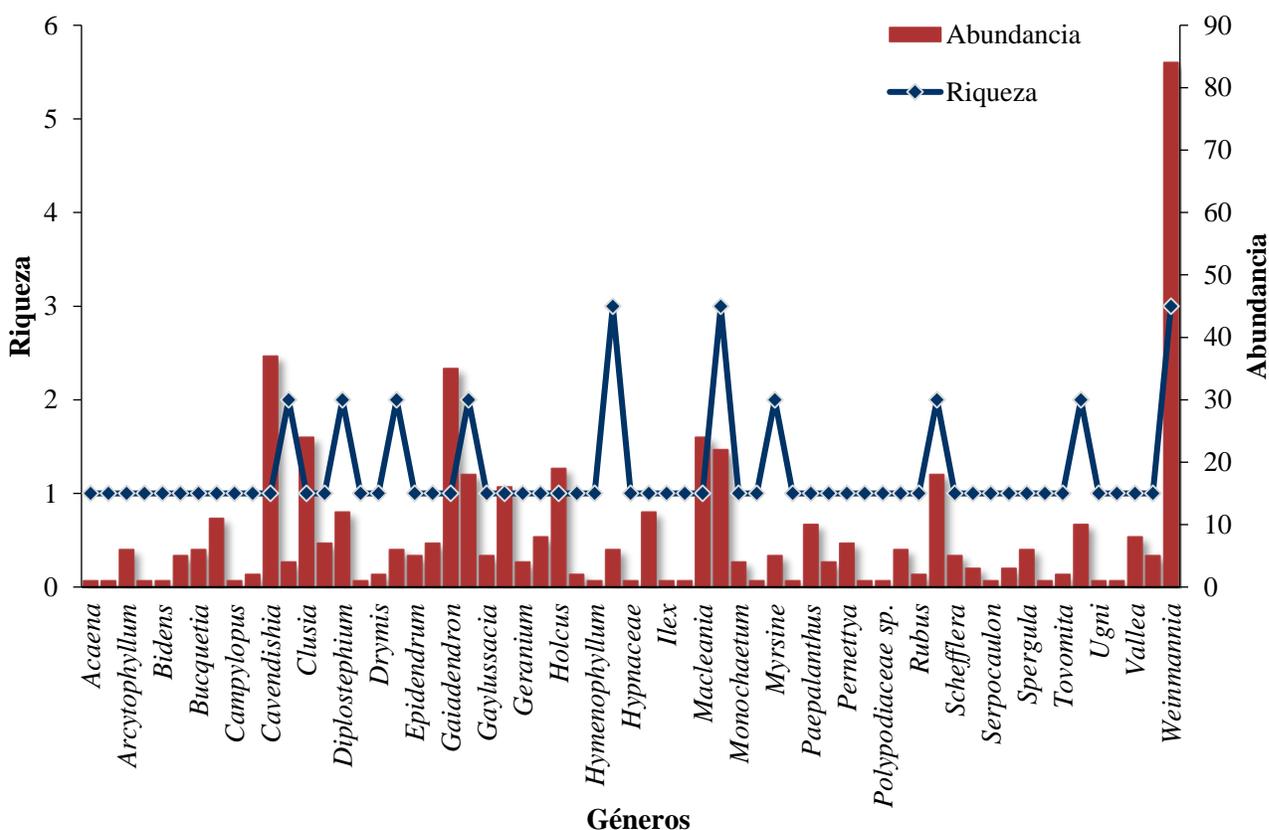


Figura 12. Riqueza (Nº de especies) y abundancia (Nº de individuos) de los géneros registrados en el área de estudio dentro del complejo de páramos de Guerrero (Subachoque-Cundinamarca).

La completitud general del muestreo para cada tipo de cobertura vegetal registró valores del 96,92% para la cobertura de Pastizal (P), 95 % para la cobertura de Matorral (M) y 93,14% Para la cobertura de Bosque (B), lo cual indica que fue registrada una proporción representativa de las especies reales encontradas en las diferentes coberturas que hacen parte del mosaico que representa a este ecosistema.

Comparando la riqueza entre las coberturas vegetales, se encontró que la mayor riqueza de especies se registró en la cobertura de Bosque, con 49 especies, seguida del Matorral con 29 especies y finalmente la cobertura de pastizal con 10. La estimación entre las especies observadas y esperadas

evidencia que no existe una diferencia significativa en la composición de las tres coberturas vegetales (Kruskal-Wallis, $p=0,083$) (Figura 13).

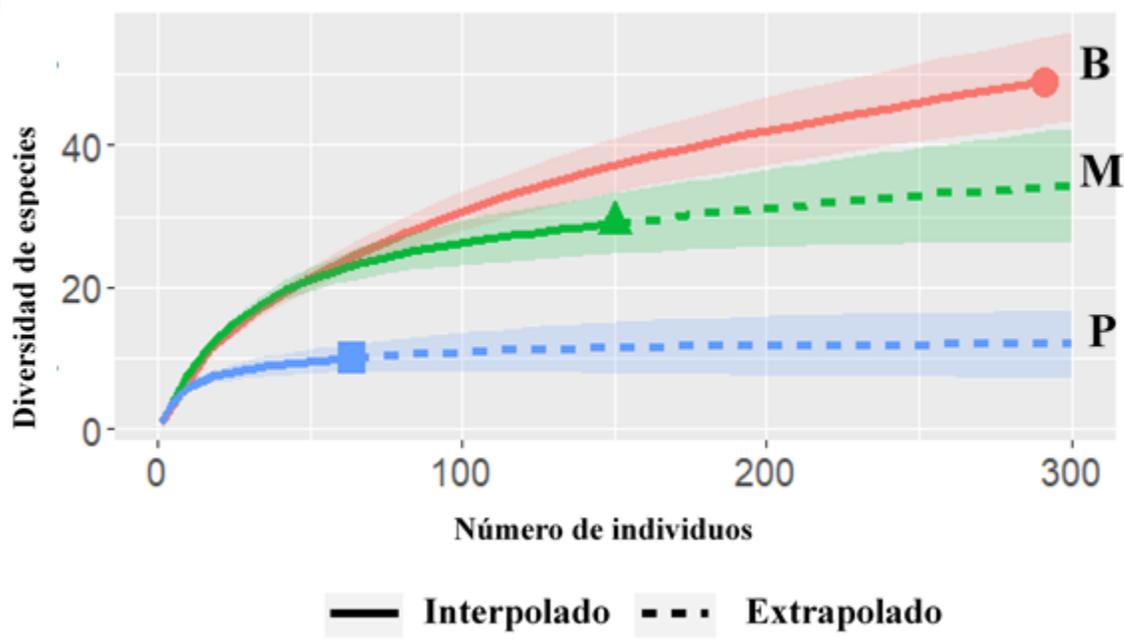


Figura 13. Curva de rarefacción para la comunidad de plantas basada en el tamaño de la muestra, de acuerdo con lo reportado en cada una de las coberturas vegetales mediante el método de Chao y Jost (2012).

6.3.1. Diversidad de la comunidad de plantas por coberturas: Diversidad alfa (α)

Los órdenes de diversidad para cada una de las coberturas vegetales mostraron que para la diversidad 0D el Bosque presentó mayor riqueza de especies con un total de 49 especies efectivas, seguida del Matorral con 29 y por último la cobertura de Pastizal con 10 especies efectivas. En la diversidad 1D , se observa que el Bosque es la cobertura con mayor cantidad de especies comunes con 22,28, seguida del Matorral con un total de 20,66 y por último la cobertura de Pastizal con 7,71, por tanto, la cobertura de bosque es 1,62 y 14,57 más diversa que Matorral y Pastizal, respectivamente; para el caso de la diversidad 2D , respecto al número de especies abundantes, se registraron así: Matorral, Bosque y Pastizal con 15,31, 13,70 y 6,70 especies efectivas, respectivamente (Figura 14).

En relación con la capacidad duplicativa del análisis podemos observar que el bosque es 1,68 veces más rico que el matorral y 5 veces más que el pastizal. Para el número de especies comunes el matorral presenta 1,07 veces más especies que el bosque y 2,88 veces más que el pastizal.

En cuanto a los valores de equitatividad, se determinó que las especies que conforman la muestra distribuidas en las coberturas de matorral van de 0,29 a 0,33 lo que denota una baja equitatividad, permitiendo demostrar que las especies que conforman la comunidad son poco equitativas, representados por valores de abundancia diferentes y con marcada dominancia de algunas especies ($J' = <1$) (Tabla 7).

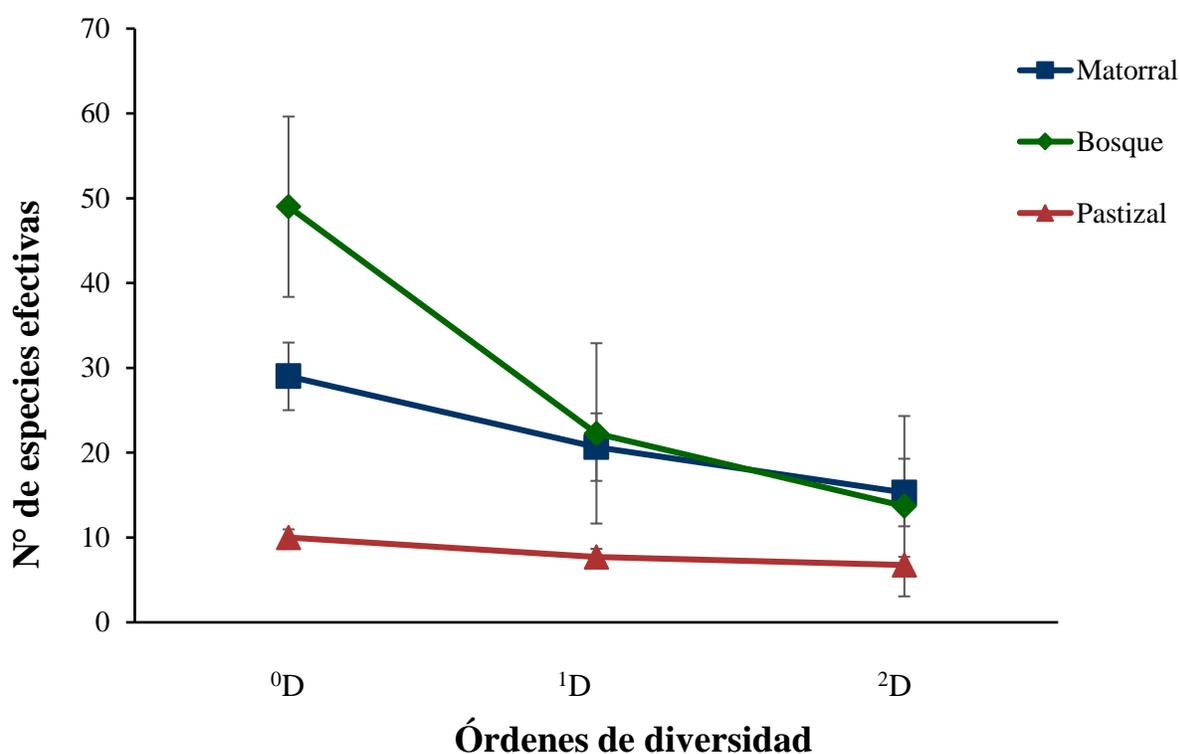


Figura 14. Perfiles de diversidad alfa (α) por coberturas vegetales: Matorral, Bosque, Pastizal.

Tabla 7. Diversidad alfa de plantas observadas y esperadas en las coberturas vegetales.

Coberturas	Diversidad observada			Diversidad Estimada			Equitatividad (E)
	⁰ D	¹ D	² D	⁰ D	¹ D	² D	
Matorral	29	20,66	15,31	32,60	22,51	16,93	0,33
Bosque	49	22,28	13,70	70,00	25,7	14,32	0,29
Pastizal	10	7,71	6,76	11,10	8,26	7,43	0,31

6.3.2. Diversidad de la comunidad de plantas entre coberturas: Diversidad Beta (β)

Las coberturas que registraron una mayor diversidad ⁰D fueron Pastizal y Matorral con 2,0 especies efectivas, exhibiendo un valor mayor referente al recambio de especies en este par de coberturas; seguido de las coberturas Bosque y Pastizal con 1,86 especies efectivas, y, por último, las coberturas de Bosque y Matorral con 1,74 de especies efectivas, resultados que denotan la presencia de dos comunidades (Figura 15 y Tabla 8).

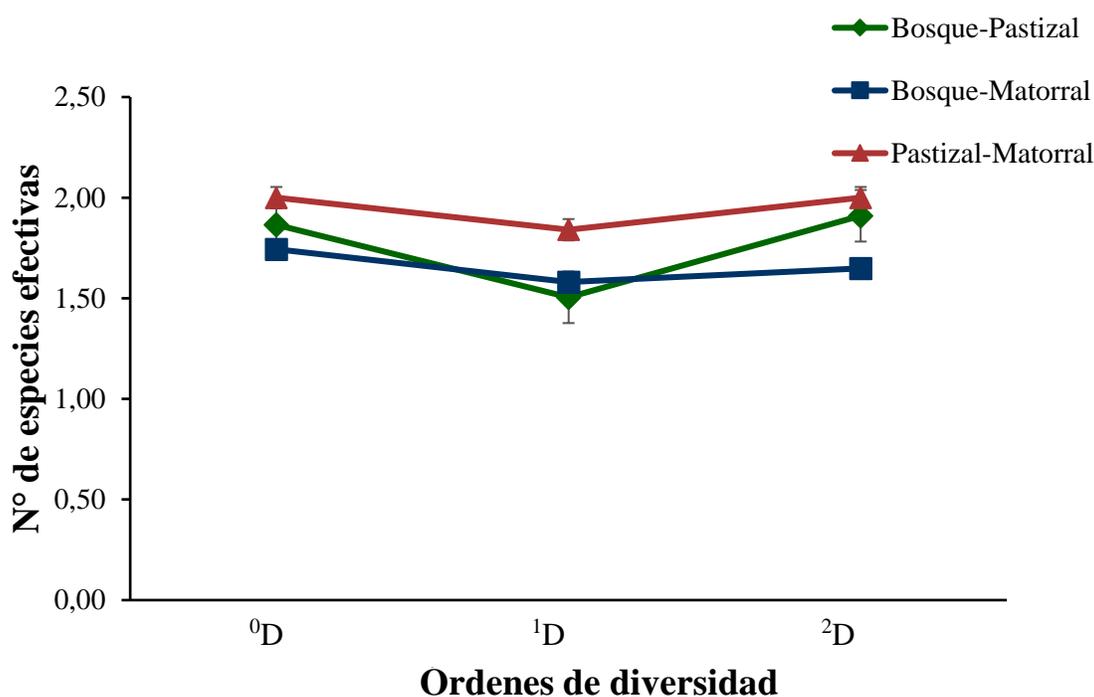
**Figura 15.** Perfiles de diversidad beta (β) de las especies de plantas distribuidas por cada cobertura vegetal.

Tabla 8. Diversidades beta (β) observada entre pares de coberturas vegetales (Matorral, Bosque y Pastizal).

Coberturas	0D	1D	2D
Bosque-Pastizal	1,86	1,50	1,91
Bosque-Matorral	1,74	1,58	1,65
Pastizal-Matorral	2,00	1,84	2,00

6.3.3. Composición de las especies de plantas

El análisis de similitud, demuestra la presencia de dos comunidades de plantas bien definidas. con valores del 14,7 % de similitud que agrupa a las coberturas de bosque y matorral y de forma independiente al pastizal, que comparte con la cobertura del bosque aproximadamente el 7,2 % de las especies que conforman toda la comunidad (Figura 16).

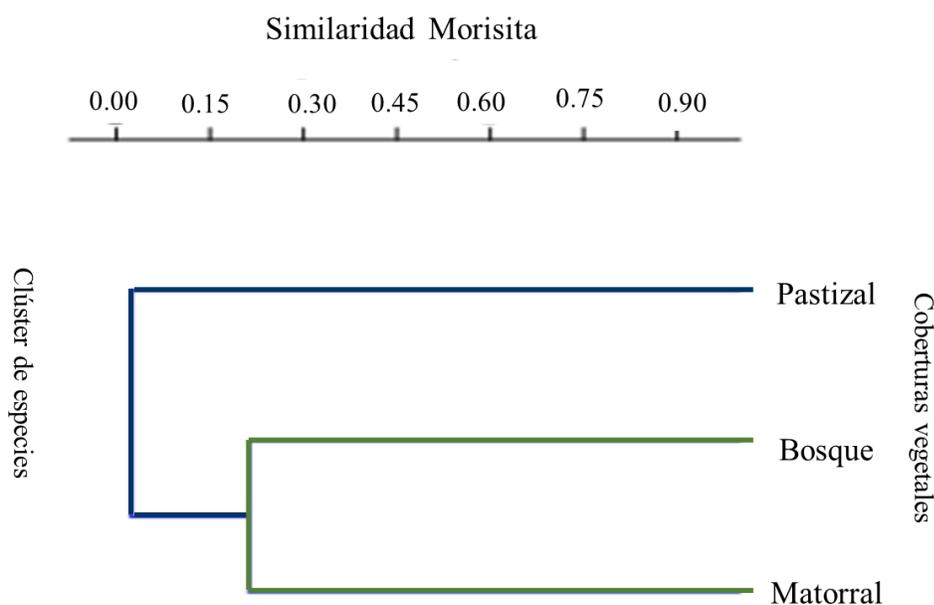


Figura 16. Similitud entre coberturas con el índice de similitud de Morisita-Horn para las comunidades vegetales registradas en el área de estudio (vereda El Guamal- Complejo de páramos de Guerrero).

6.4. Distribuciones de frecuencia en la vegetación

6.4.1. Leñosas y herbáceas: Altura

▪ Bosque

La mayor proporción de ocurrencias de individuos registrados en el bosque (39) se encontraron en el rango 8,62-10,02 m de altura, en su mayoría representado por árboles de los géneros *Weinmannia* y *Clusia*. En este rango de altura también fueron registrados árboles y arbustos de los géneros *Vallea*, *Myrsine*, *Gaultheria*, *Macleania* y *Cavendishia*. Siguiéndole en proporción de individuos (37) el rango de 2,98- 4,38 m en su mayoría representados por arbustos del género *Cavendishia*, seguido de géneros como *Gaultheria*, *Clusia*, *Geissanthus*, *Miconia* y *Weinmannia*.

Le siguen a estos rangos en proporción de ocurrencias (31) el rango 0,16-1,56 m de altura, en su mayoría representado por *Asplenium*, *Chusquea*, *Digitalis*, *Piofontia*, *Disterigma*, *Elaphoglossum*, *Gaiadendron*, *Gaultheria*, *Hesperomeles*, *Holcus*, *Hypericum*, *Ilex*, *Macleania*, *Miconia*, *Monochaetum*, *Muehlenbeckia*, *Myrsine*, *Pentacalia*, *Rubus*, *Rumex*, *Schefflera*, *Ugni*, *Vallea*, *Viburnum* y *Weinmannia*, abarcando en su mayoría los géneros reportados para esta cobertura manifestados en los hábitos: hierbas y sufrútices siendo el último en cantidad de ocurrencias (3) el rango 11,44- 12,84 representando por árboles del género *Weinmannia*, predominante en las coberturas de bosque caracterizadas para este estudio (Figura 17a).

▪ Matorral

La mayor proporción de ocurrencias en cuanto a individuos del Matorral (17) se encontraron en el rango 1,19- 1,73 m de altura, en su mayoría representado por sufrútices y arbustos del género *Gaiadendron*. En este rango de altura también fueron registrados sufrútices y arbustos de los géneros *Hesperomeles*, *Gaylussacia*, *Miconia*, *Macleania*, *Piofontia*, *Gaultheria* y *Weinmannia*.

Le siguen en proporción de ocurrencias respecto a individuos (16) el rango 1,74 – 2,28 m en su mayoría representados por arbustos del género *Gaiadendron*, seguida de géneros como *Gaultheria*, *Piofontia*, *Miconia*, *Macleania* y *Schefflera*. Le siguen a estos rangos en proporción (5) el rango 2,29- 2,83 m de altura, representado por arbustos del género *Gaiadendron* y *Macleania*. Seguidas del rango 0,09-0,63 m representando por 3 individuos y sufrútices pertenecientes a los géneros *Gaiadendron*, *Hesperomeles* y *Pernettya* y finalmente se encuentra los rangos 3,39-3,93 m y 0,64-

1,18 m siendo estos los que registran la menor proporción de individuos, 2 para cada caso, el primero representado por arbustos del género *Weinmannia* y el segundo por dos sufrútices de los géneros *Hesperomeles* y *Pernettya* (Figura 17b).

- **Pastizal**

La mayor proporción de ocurrencias de los individuos censados en el Pastizal (19) se encontraron en el rango 0,23- 0,36 m de altura, representado por hierbas de los estratos rasantes y herbáceos de los géneros *Holcus*, *Hypochaeris*, *Trifolium*, *Rumex*, *Spergula* y *Solanum* mencionados de acuerdo con el de mayor a menor abundancia.

Continúan respecto a la proporción de ocurrencias (12) encontradas en el rango 0,04- 0,17 m representadas en su mayoría por hierbas del estrato rasante pertenecientes a los géneros *Anthoxanthum*, *Hypochaeris*, *Rumex*, *Trifolium*, *Spergula* y *Solanum*. Le siguen a estos rangos en proporción de ocurrencias (7) el rango 0,6- 0,73 m de altura, representado por hierbas de los géneros *Holcus* e *Hypochaeris*. Seguidas del rango 0,18- 0,222 m representando por 5 individuos pertenecientes a los géneros *Trifolium*, *Spergula* y *Rumex*. y finalmente se hallan los rangos 0,88- 1,01 m, representando con 3 individuos y 0,74- 0,87 representando con 2 individuos del género *Holcus* (Poaceae: *Holcus lanatus*) (17c).

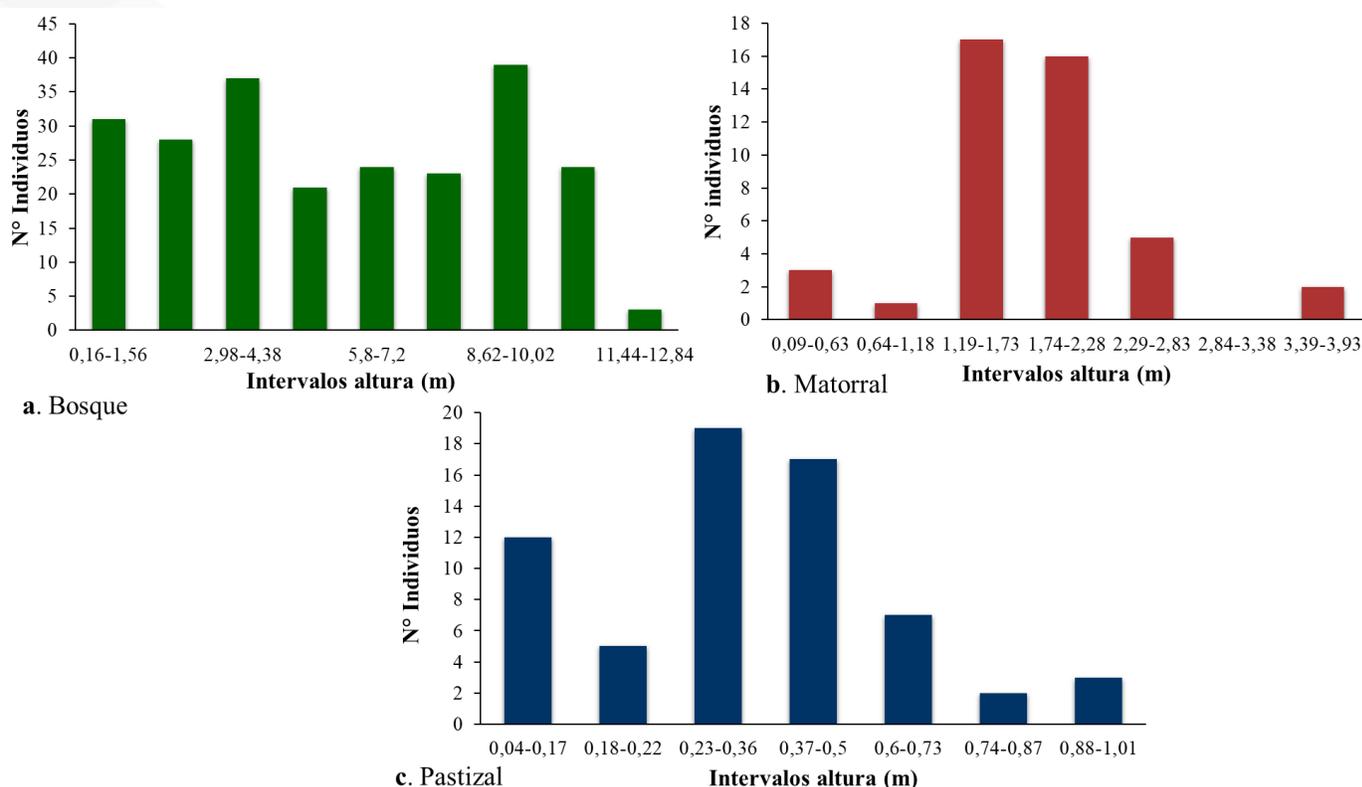


Figura 17. Distribución de Frecuencia entre altura (m) y número de individuos para las coberturas de Bosque, Matorral y Pastizal

6.4.2. Leñosas y herbáceas: Cobertura (m²)

▪ Bosque

La mayor proporción de individuos del bosque (166) se encontraron en el rango de cobertura de sus copas de 0,0001-2,39 m² de área, en su mayoría representado por árboles de los géneros *Weinmannia* y *Cavendishia*, en este rango de coberturas también fueron registrados árboles, arbustos y sufrutices de los géneros *Clusia*, *Piofontia*, *Disterigma*, *Drymis*, *Gaiadendron*, *Gaultheria*, *Geissanthus*, *Hesperomeles*, *Macleania*, *Miconia*, *Monochaetum*, *Myrsine*, *Pentacalia*, *Rubus*, *Schefflera*, *Tovomita*, *Vallea* y *Viburnum*.

Le siguen en proporción de 23 individuos para cada uno de los rangos (2,39- 4,78 y 4,78- 7,17 m²) en su mayoría representados por árboles, arbolitos y arbustos de los géneros *Weinmannia*, *Clusia*, *Vallea*, *Myrsine* y *Schefflera*. Le siguen a estos rangos en proporción de individuos (8) el rango 7,17-9,56 m², representado por árboles de los géneros *Weinmannia* y *Clusia*. Siendo el siguiente

en proporción de individuos (3) cada uno los rangos 11,44- 14,34 y 9,56- 11,95 m² representados por árboles del género *Weinmannia*, seguidos por los rangos y 19,12-21,51 m² representado por 2 individuos pertenecientes al género *Weinmannia* (Figura 18a).

▪ **Matorral**

La mayor proporción de individuos del matorral (37) se encontraron en el rango 0,003-0,26 m² de área de cobertura, en su mayoría representado por arbustos del género *Gaiadendron*, en este rango también fueron registrados arbustos y sufrútices de los géneros *Gaultheria*, *Hesperomeles*, *Miconia*, *Macleania*, *Schefflera*, *Piofontia* y *Weinmannia*. Le siguen en proporción de 3 individuos que representan el rango de 0,263-0,523 m² en su mayoría arbustos de los géneros *Gaultheria* y *Piofontia*.

Le siguen a estos rangos en proporción de individuos (8) el rango 7,17-9,56 m², representado por árboles de los géneros *Weinmannia* y *Clusia*. Siendo el siguiente en proporción de individuos (3) cada uno los rangos 11,44-14,34 y 9,56- 11,95 m² representados por árboles del género *Weinmannia*, seguidos por los rangos y 19,12-21,51 m² representado por 2 individuos pertenecientes a *Weinmannia* (Figura 18b).

▪ **Pastizal**

Para el caso de las herbáceas el % de cobertura registró la mayor proporción de individuos en el rango de 1-18,33 % de cobertura con 26 individuos, representado con los géneros *Rumex*, *Hypochaeris*, *Anthoxanthum*, *Digitalis*, *Solanum*, *Spergula* y *Trifolium*. Le siguen en proporción de individuos (12) los pertenecientes al rango 18,33- 36,66%, representados por herbáceas de los géneros *Rumex*, *Hypochaeris*, *Trifolium* y *Spergula*. Lo sigue en proporción de individuos el rango de 36,66- 54,99% representado por 7 individuos pertenecientes a los géneros *Rumex*, *Hypochaeris*, *Trifolium* y *Spergula*, seguida del rango 73,22-91,65% representado por individuos pertenecientes a los géneros *Holcus*, *Trifolium* y *Spergula*.

Le sigue en proporción de individuos en el rango 91,65-109,98% representados con 8 individuos del género *Holcus*, y finalmente el rango con menor proporción de individuos (3) fue el de 54,99- 73,22% representado los géneros *Holcus* y *Trifolium* (Figura 18c).

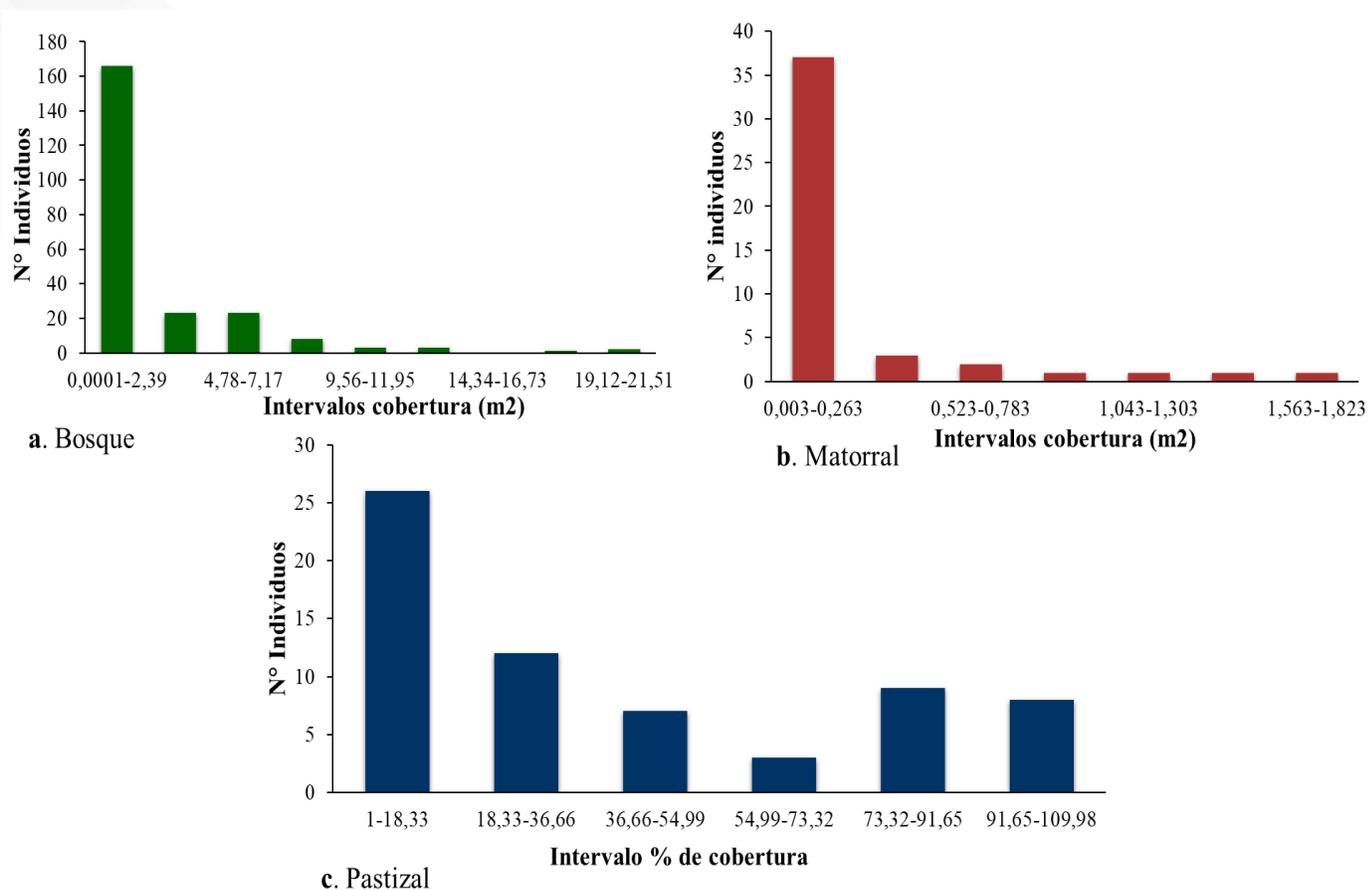


Figura 18. Distribución de Frecuencia entre cobertura (m²) y número de individuos para la cobertura de (a) Bosque, (b) Matorral y (c) Pastizal.

6.4.3. Perfiles fisionómico-florísticos de las coberturas vegetales caracterizadas



Figura 19. Perfil fisionómico- Florístico de la cobertura de Matorral. (Dibujo original: González, J).



Figura 20. Perfil fisionómico-Florístico de la cobertura de Bosque. (Dibujo original: González, J).

Pendiente: 10°



- 1 Fabaceae: *Trifolium repens*
- 2 Asteraceae: *Hypochaeris radicata*
- 3 Poaceae: *Holcus lanatus*
- 4 Polygoniaceae: *Rumex acetosella*
- 5 Polygoniaceae: *Rumex crispus*

Figura 21. Perfil fisionómico- Florístico de la cobertura de Pastizal. (Dibujo original: González, J).

6.5. Importancia ecológica de las especies: Índice Valor de importancia (IVI)

6.5.1. Estrato herbáceo

Las especies *Holcus lanatus* (IVI: 105,12; 116,81;125), *Solanum tuberosum* (IVI: 107,29), *Rumex crispus* (IVI: 107,29), *Trifolium repens* (IVI: 97,76) y *Digitalis purpurea* (IVI: 97,76) registraron los mayores valores del índice valor de importancia y dominancia relativa (Tabla 9).

Tabla 9. Valores de Dominancia relativa e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas representativas de la cobertura de Pastizal. (IVI Valor máximo: 200).

Parcela	Especie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Pastizal	<i>Holcus Lanatus</i>	31,3	94,0	125,3
		23,8	93,0	116,8
		18,5	86,6	105,1
	<i>Solanum tuberosum</i>	14,3	93,0	107,3
	<i>Rumex crispus</i>	14,3	93,0	107,3
		14,8	8,2	23,0
	<i>Trifolium repens</i>	4,8	93,0	97,8
		25,0	40,0	65,0
		14,8	41,0	55,8
	<i>Digitalis purpurea</i>	4,8	93,0	97,8
	<i>Hypochaeris radicata</i>	25,0	31,0	56,0
		18,5	3,2	21,7
		9,5	2,3	11,8
	<i>Spergula arvensis</i>	19,0	35,0	54,0
	<i>Rumex acetosella</i>	9,5	20,0	29,5
		14,8	14,0	28,8
		12,5	7,4	19,9

Las especies herbáceas registradas en las subparcelas herbáceas delimitadas en las coberturas de Matorral que registraron mayores valores de IVI y Dominancia relativa, tales como *Gaylussacia buxifolia* (IVI: 31,0), *Calamagrostis effusa* (cf.) (IVI: 41; 35,7), *Paepalanthus alpinus* (IVI: 32), *Pernettya prostrata* (IVI: 38,8) los mayores valores del Índice Valor de Importancia y Dominancia relativa (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas más representativas pertenecientes al estrato herbáceo registradas en la cobertura de Matorral mediante la metodología de subparcelas. (IVI Valor máximo: 200).

Parcela	Especie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Matorral	<i>Calamagrostis efussa</i> (cf.)	10,0	31,0	41,0
		18,5	17,2	35,7
		5,7	20,0	25,7
	<i>Pernettya prostata</i>	14,8	24,0	38,8
		2,9	18,0	20,9
	<i>Paepalanthus alpinus</i>	10,0	22,0	32,0
		11,4	4,6	16,0
	<i>Gaylussacia buxifolia</i>	8,6	22,4	31,0
	<i>Puya nítida</i> (cf.)	11,1	15,0	26,1
	<i>Castratella piloselloides</i>	5,0	13,0	18,0
	<i>Brachyotum strigosum</i>	11,4	6,4	17,8

Para el caso de la cobertura de bosque, las especies con mayor Índice valor de importancia y Dominancia relativa fueron *Clusia alata* (Cf.) (IVI: 52,1), *Holcus lanatus* (IVI: 66,8), *Weinmannia tomentosa* (IVI: 36,4) y *Myrsine latifolia* (IVI: 27,1) (Tabla 11).

Tabla 11. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas más representativas pertenecientes al estrato herbáceo registradas en la cobertura de Bosque mediante la metodología de subparcelas. (IVI Valor máximo: 200).

Parcela	Especie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Bosque	<i>Holcus lanatus</i>	4,8	62,0	66,8
	<i>Clusia alata</i> (cf.)	51,7	0,4	52,1
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	21,4	15,0	36,4
	<i>Hypnaceae</i> sp	6,9	21,0	27,9
	<i>Myrsine latifolia</i>	26,7	0,4	27,1
	<i>Elaphoglossum</i> sp1	6,9	20,0	26,9
		13,3	1,0	14,3
	<i>Rumex acetosella</i>	2,4	17,0	19,4
	<i>Gaiadendron punctatum</i>	10,7	3,8	14,5
	<i>Viburnum tinoides</i>	13,3	0,8	14,1

6.5.2. Estrato leñoso

En la cobertura de Matorral, los mayores Índices de valor de importancia fueron registrados para las especies *Gaiadendron punctatum* (IVI: 174,33), *Gaultheria rigida* (IVI: 76,98), *Weinmannia tomentosa* (IVI: 99,54), *Piofontia rosmarinifolia* (cf.) (IVI: 73,02; 76,22) y *Macleania rupestris* (IVI: 97), lo que concuerda sus altos valores de Dominancia relativa (Tabla 12).

Tabla 12. Valores de área basal e índice valor de importancia (IVI) para las especies de plantas más representativas pertenecientes al estrato leñoso de la cobertura de Matorral (IVI Valor máximo: 300).

Cobertura	Especie	Densidad Relativa	Área Basal	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Matorral	<i>Gaiadendron punctatum</i>	68,6	14,9	55,8	174,3
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	33,3	46,0	32,9	99,5
		25,0	0,5	2,2	52,2
	<i>Macleania rupestris</i>	12,5	69,5	72,0	97,0
		2,9	14,9	0,3	15,7
		16,7	3,7	24,5	57,8
	<i>Piofontia romasrinifolia</i>	37,5	12,6	13,7	76,2
		16,7	6,9	39,8	73,1
	<i>Gaultheria rigida</i>	22,9	19,0	41,6	77,0
	<i>Miconia ligustrina</i>	25,0	17,4	12,1	74,6
		16,7	43,4	1,5	34,8
	<i>Hesperomeles goudotiana</i>	16,7	0,01	1,4	34,8

En la cobertura de Bosque, las especies con mayor índice valor de importancia, (IVI) fueron *Weinmannia tomentosa* (IVI:35,54;36,37;56,06), *Geissanthus andinus* (IVI:47,80) *Clusia alata* (IVI:44,58;34,58), *Piofontia alveolata* (cf.) (IVI: 64,9), *Weinmannia fagaroides* (cf.) (IVI: 67,52) (Tabla 13).

Tabla 13. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas más representativas pertenecientes al estrato leñoso en la cobertura de bosque (IVI Valor máximo: 300).

Cobertura	Especie	Densidad Relativa	Área Basal	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Bosque	<i>Cavendishia nitida</i>	38,4	9,0	13,6	70,1
		4,5	1,0	12,2	23,6
	<i>Piofontia alveolata</i> (cf.)	14,3	0,3	40,1	69,4
	<i>Weinmannia fagaroides</i> (cf.)	40,9	16,9	9,4	67,5
	<i>Macleania rupestris</i>	11,6	19,4	27,1	56,9
		5,7	8,4	8,6	24,6
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	32,1	18,7	3,9	56,1
		17,0	8,7	9,0	36,4
		9,3	9,7	12,6	35,5
	<i>Geissanthus andinus</i>	16,3	9,3	13,3	47,8
	<i>Clusia alata</i> (cf.)	16,3	10,5	15,0	44,9
		12,5	8,3	8,5	34,8
	<i>Monochaetum myrtodeum</i> (cf.)	10,7	10,7	5,5	31,2
	<i>Hesperomeles goudotiana</i>	3,6	0,01	20,1	28,6
	<i>Gaultheria rigida</i>	5,8	25,5	7,7	27,1
	<i>Miconia ligustrina</i>	10,7	2,8	6,0	26,7
	<i>Piofontia romasrinifolia</i> (cf.)	7,1	11,2	8,4	25,5
	<i>Vallea stipularis</i>	5,7	8,2	10,6	23,2
	<i>Miconia elaeoides</i> (cf.)	7,1	26,6	3,2	20,3

Cobertura	Especie	Densidad Relativa	Área Basal	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
(cf.)	<i>Weinmannia balbisiana</i>	1,1	12,6	14,1	18,7

Cabe mencionar, a especies como *Thibauida* (Ericaceae), *Passiflora lanata*, *Drymis granadensis*, *Escallonia myrtilloides* y *E. paniculata*, que pese a que no estuvieron dentro de la caracterización son especies determinantes en el paisaje encontrado en la cobertura de bosque acompañada de otras especies como *Schefflera bogotensis*, *Gaultheria rigida* y *W. tomentosa* encontradas a su vez en la cobertura de matorral.

6.6. Variación del ensamblaje de mariposas y su relación con la comunidad de plantas

6.6.1. El ensamblaje de mariposas y las coberturas vegetales

Las especies *Altopedaliodes nebris*, *Rhamma anosma*, *Rhamma comstocki*, *Altopedaliodes* sp. y *Pedaliodes* cf. *pollonia*, presentan una relación estrecha con las condiciones encontradas en la cobertura de Matorral. Mientras que especies como *Vanessa virginiensis*, *Vanessa braziliensis*, *Hemiargus hanno bogotana* y *Tatochila xanthodice* se encuentran relacionadas con las coberturas de matorral y pastizal.

Para el caso de las especies, *Lasiophila circe*, *Leptophobia eleone*, *Neopedaliodes zipa* y *Pedaliodes polusca* se encuentran asociadas a la cobertura de Bosque. Por otro lado, especies como *Colias dimera*, *Poanes azin* y *Manerebia levana* están asociadas fuertemente con la cobertura de pastizal, de la misma manera se observó que las especies como *Colias dimera* y *Neopedaliodes zipa* presentan asociación con las condiciones de las tres coberturas (Figura 22).

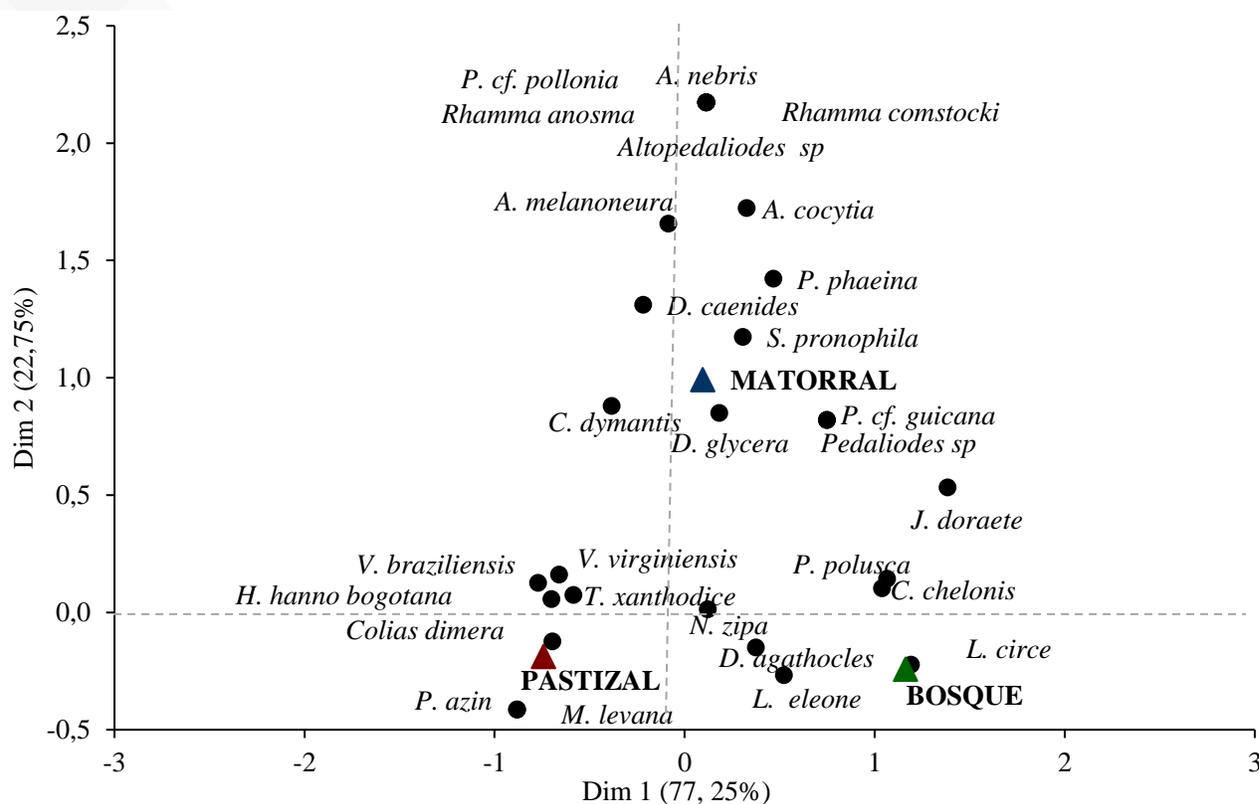


Figura 22. Análisis de correspondencia entre la abundancia del ensamblaje de mariposas registradas y las coberturas encontradas en el complejo de páramos de Guerrero.

6.6.2. El ensamblaje de mariposas y su relación con las características de las plantas

El mapa de calor muestra la relación de la especie *Colias dimera* (Pieridae: Coliadinae) con las plantas como *Gaultheria anastomosans* (Ericaceae) y *Trifolium repens* (Fabaceae), dejando ver una franja de color con menor intensidad que agrupa a estas especies vegetales con la especie, siendo *T. repens* (Fabaceae) una de las más abundante en el área de estudio. De la misma manera especies como *E. apuleja bogotana* representa cierta asociación con *Chusquea Scandens* (Poaceae) reconocido como sitio de percha, *Junea doraete* se encuentra fuertemente asociada a la especie arbórea *Weinmannia tomentosa* (Cunoniaceae) por lo que se encuentra en una tonalidad más oscura. De la misma manera ocurre con *Catasticta semiramis* probablemente asociada a *Gaiadendron punctatum* (Loranthaceae) y *Altopedaliodes cocytia* (Nymphalidae: Satyrinae) con plantas arrosetadas como *Puya nítida* (cf.) (Bromeliaceae) características del matorral (Figura 23).

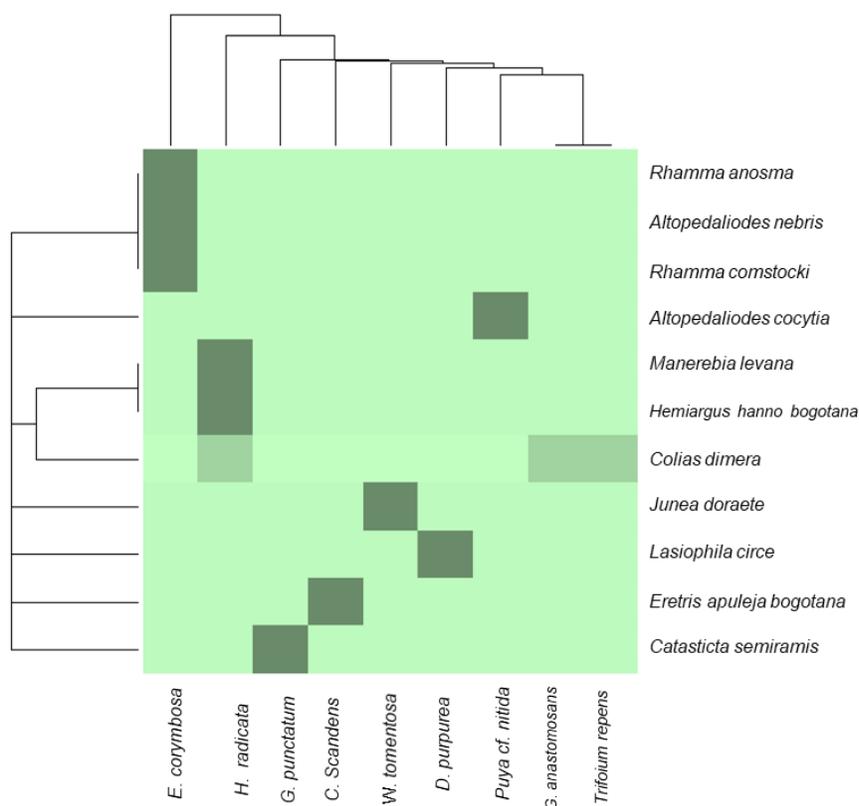


Figura 23. Mapa de calor que agrupa las especies de mariposas posiblemente relacionadas con algunas de las especies de plantas encontradas en las coberturas vegetales.

Las regresiones lineales simples realizadas, permitieron demostrar una posible relación entre la riqueza de especies de mariposas y características del estrato leñoso encontrados en las coberturas de matorral y bosque como: altura, DAP, Cobertura (m^2) e IVI.

En el caso del Matorral, se mostró una significativa relación entre la riqueza de especies de mariposas y las características vegetales de IVI y Altura con una significancia menor al 0,05 (ANOVA $p= 0,03$). Sin embargo, dicha relación es de tipo inverso, y los coeficientes de determinación evidencian un comportamiento decreciente, pues a medida que aumentan la altura y el IVI, representando por la dominancia y la frecuencia relativa de ciertas especies, la riqueza cambiará en un 55% y 47% respectivamente.

La validación de este modelo, teniendo en cuenta los residuos mediante la prueba de Durbin-Watson, permitió conocer si existía o no autocorrelación entre los valores de las variables ($0,65 <$

2), por lo que se considera que los residuos de ambas variables se encuentran autocorrelacionados negativamente.

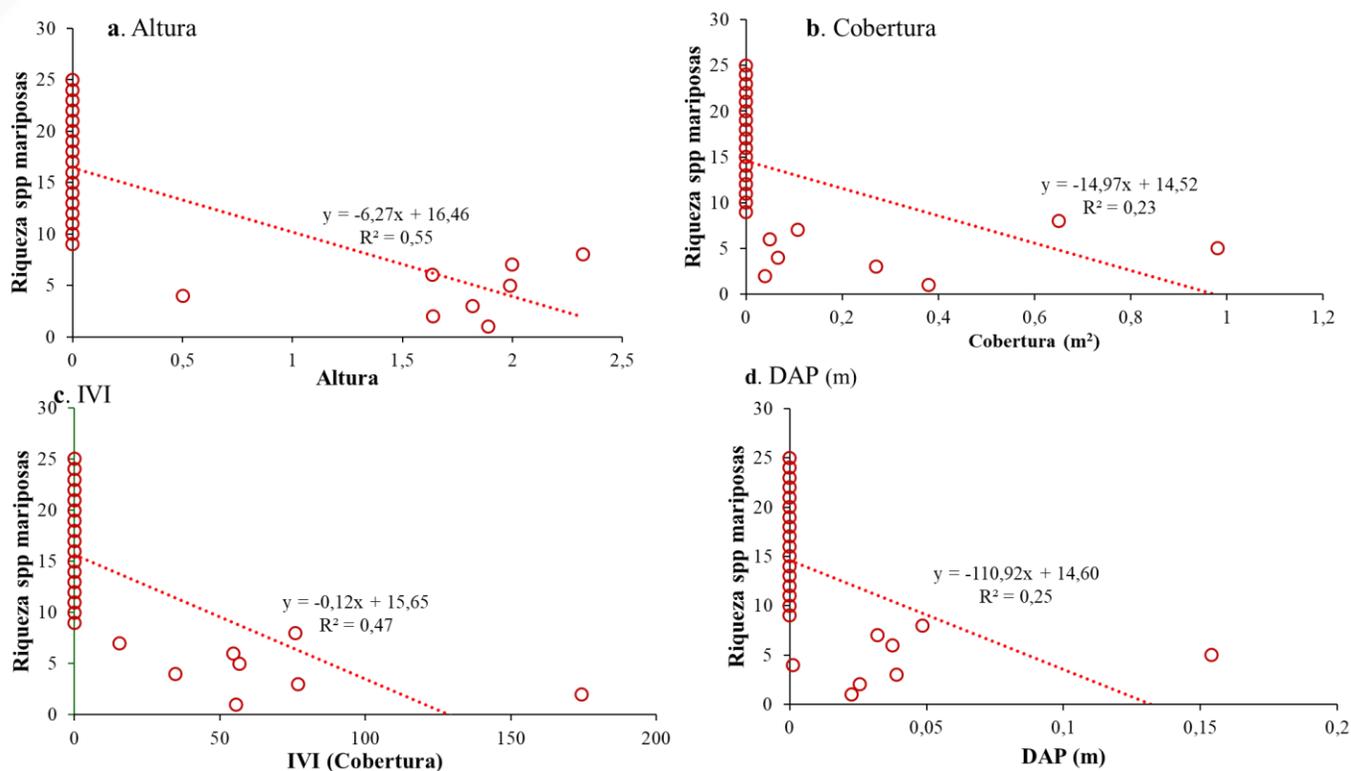


Figura 24. Regresión lineal simple entre características estructurales de la comunidad de plantas del estrato leñoso (Matorral) y riqueza de especies de mariposas.

Para el caso del bosque, el análisis mostró una relación inversamente proporcional entre la riqueza de especies de mariposas y el IVI (Cobertura), cuya significancia es de 0,02 por lo que se considera una correlación significativa ($p \leq 0,05$), lo cual puede evidenciarse en la representación gráfica de la nube de puntos y su línea de tendencia, reflejando una relación lineal inversa entre las variables del modelo validado, cuyos resultados se muestran en la Figura 25c.

Sin embargo, las variables altura y cobertura (m²), pese a que no presentan coeficientes de determinación muy elevados, denotan una débil correlación con la riqueza de especies de mariposas, cuya relación es creciente, tal y como lo demuestra su línea de tendencia (Figura 25a y Figura 25b).

Estas predicciones fueron constatadas mediante la prueba de Durbin-Watson ($1,81 \leq 2$) cuyo resultado permitió demostrar que los residuos de los valores de las variables no están correlacionados.

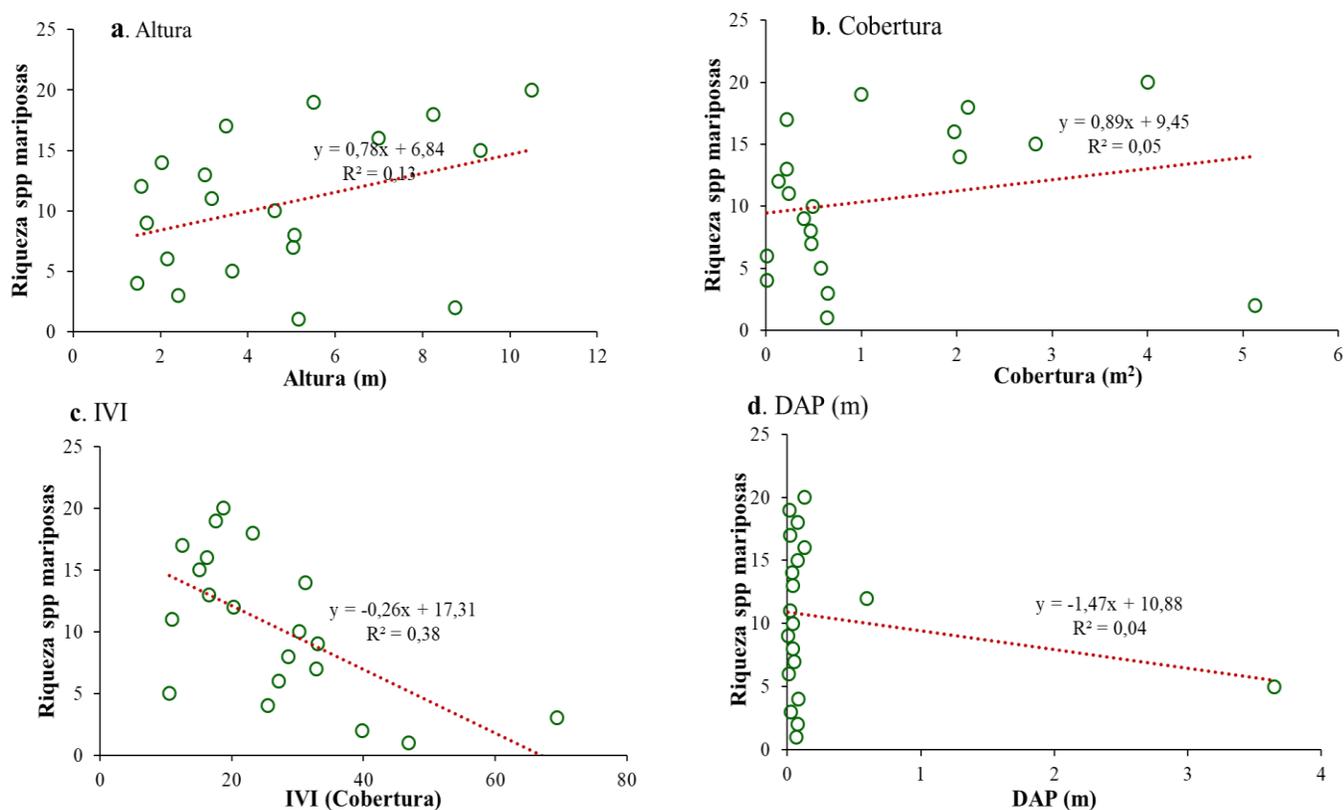


Figura 25. Regresión lineal simple entre características estructurales de la comunidad de plantas del estrato leñoso (Bosque) y riqueza de especies de mariposas.

De la misma manera, para el modelo de regresión probado con las variables independientes (Altura, cobertura (%) e IVI) tomadas en el estrato herbáceo encontrado en el pastizal frente a la riqueza de especies de mariposas, considerada como variable dependiente, se evidenció una relación inversa entre la riqueza de especies y parámetros como la altura, considerándose significativa ($\text{sig} = 0,000465$), siendo además el coeficiente de determinación más elevado en comparación a los demás modelos, lo que permitió demostrar una correlación inversamente proporcional moderada entre las variables riqueza de especies y altura.

Para la validación de este modelo, los resultados de la prueba Durbín-Watson arrojan que los residuos de las variables evaluados son independientes, clara evidencia de la no correlación entre los mismos ($1,17 \leq 2$).

Finalmente, de acuerdo con los modelos validados aquí a partir de los resultados del ANOVA y la independencia de los residuos con la prueba Durbin-Watson, junto con los resultados de las regresiones, como demostración de las relaciones inversas y bajos coeficientes de determinación obtenidos para las tres coberturas, es posible afirmar que las características vegetales evaluadas no ejercen una influencia determinante en la riqueza de especies de mariposas (Figura 24, 25 y 26).

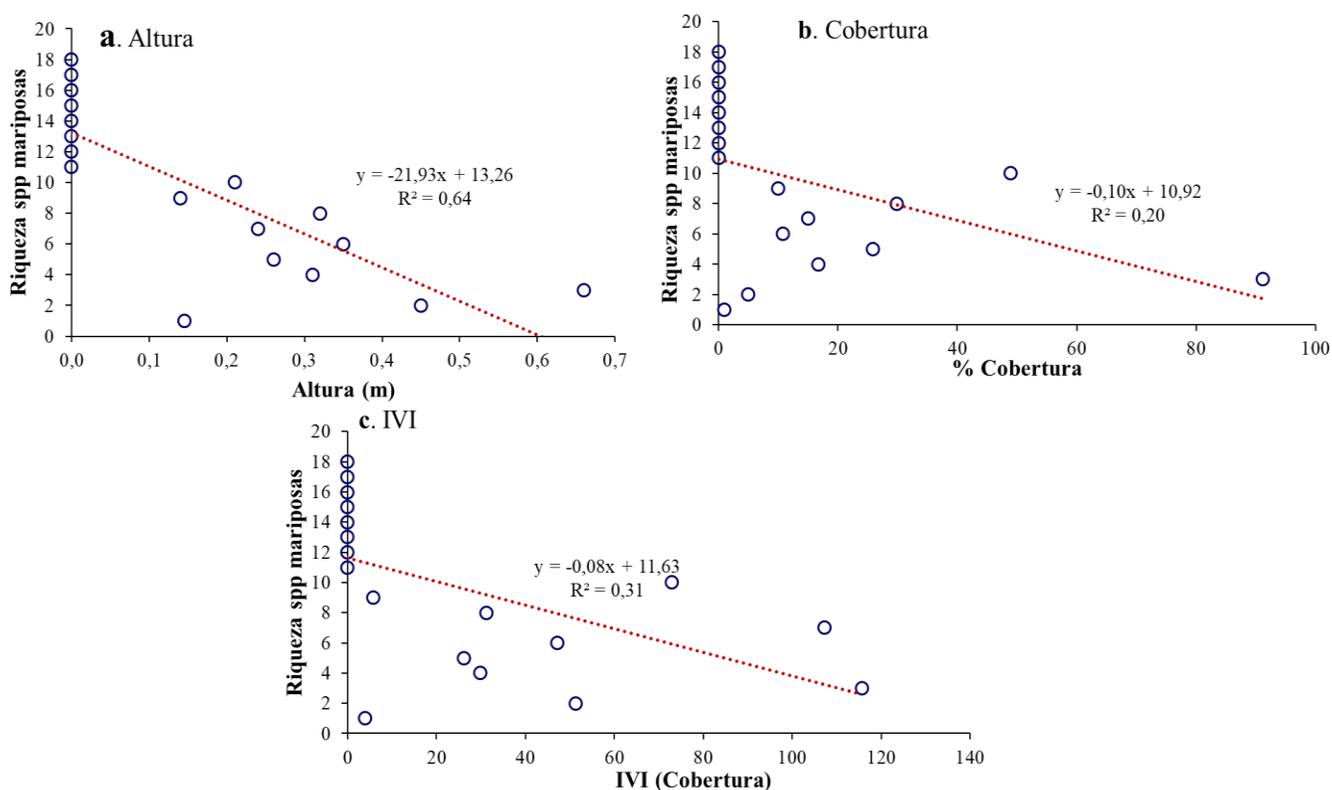


Figura 26. Regresión lineal simple entre características estructurales de la comunidad de plantas del estrato herbáceo (Pastizal) y los valores de riqueza de las especies de mariposas.

El análisis de correspondencia (AC) entre la abundancia de especies de mariposas y los hábitos de las plantas, mostró la asociación que tienen especies de mariposas como *Colias dimera*, *Vanessa braziliensis*, *Poanes azin*, *Manerebia levana* y *Hemiargus hanno bogotana* con las plantas de porte herbáceo. A diferencia de especies como *Lasiophila circe*, *Corades chelonis*, *Pedaliodes phaea*,

Pedaliodes nr. guicana y *Junea doraete* con la presencia de plantas de porte leñoso, tales como arbustos, árboles, arbolitos y enredaderas presentes en el bosque.

Así como la asociación entre las hierbas, caulirrosulas y sufrútices con las especies *Altopedaliodes nebris*, *Altopedaliodes cocytia*, *Rhamma comstocki*, *Rhamma anosma*, *Dione glycera*, *Dalla caenides*, *Tatochila xanthodice*, *Vanessa virginiensis* entre otras (Figura 27).

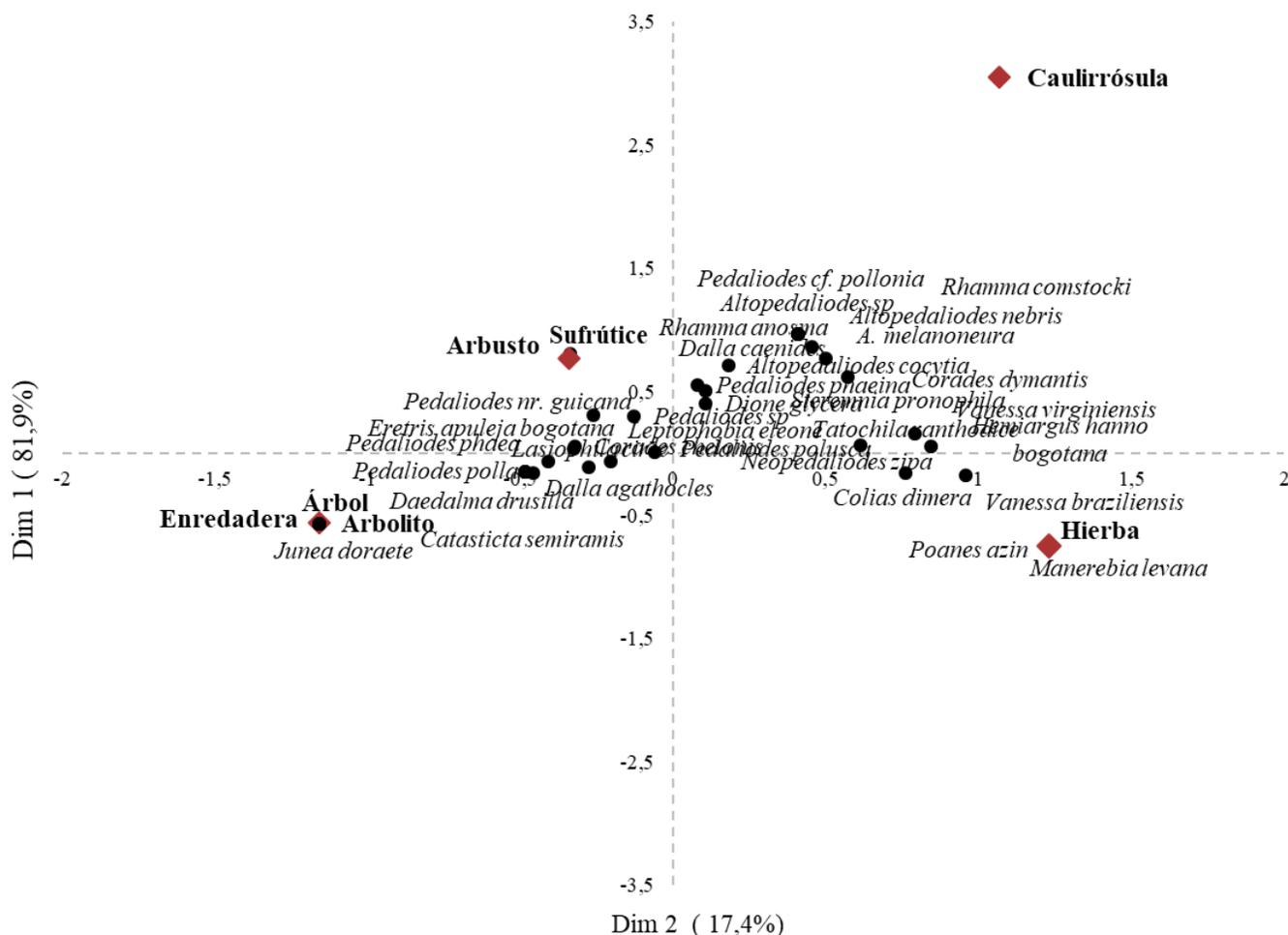


Figura 27. Análisis de correspondencia entre la abundancia de especies del ensamblaje de mariposas (círculos negros) y los hábitos de las plantas (Árbol, Arbolito, Arbusto, Sufrútice, Enredadera, Caulirrésula, Hierba) (rombo rojo).

7. DISCUSIÓN

7.1. Diversidad y composición del ensamblaje de mariposas

La riqueza de especies obtenida en este estudio presenta similaridad con los valores reportados en investigaciones realizadas en zonas aledañas al área de estudio por Montero-A y Ortiz-P (2013a). Siendo además de importancia, la contribución al conocimiento de las especies que habitan en la zona, con la ampliación de la distribución de tres especies adicionales a las reportadas por los anteriores autores entre los 3200 y 3300 msnm, como son: *Rhamma anosma*, *Rhamma comstocki* (Lycaenidae: Theclinae), *Vanessa virginiensis* (Nymphalidae: Nymphalinae).

De estos nuevos reportes, las dos primeras especies se destacan por ser registradas únicamente en la cobertura de Matorral, contrario a *V. virginiensis* registrada en las áreas abiertas de pastizal y matorral. Esto indica que la disponibilidad de recursos con los que cuenta el ensamblaje aquí registrado se convierte en un factor determinante en la riqueza y composición de mariposas, pese a la evidente transformación de sus coberturas vegetales generada por los cultivos de papa y la ganadería extensiva (Montero-A y Ortiz-P, 2013a; Triviño, 2017).

Respecto a la influencia de la disponibilidad de recursos, ésta podría relacionarse con la marcada abundancia de especies como *Colias dimera*, registrada en todas las coberturas, pero con mayor frecuencia en las áreas abiertas de pastizal, esto debido a la abundancia y permanencia de su planta hospedante, *Trifolium repens* (Fabaceae), frecuentemente observada en las grandes áreas perturbadas utilizadas como pastizales, lo cual facilita el crecimiento de plantas con flores, como *Hypochaeris radicata* (Asteraceae), que les proporcionan alimento en estado imaginal, sumado a la condición “eurieca” que les permite a los piéridos habitar desde zonas muy perturbadas a medianamente conservadas, además de sus eficientes mecanismos de termorregulación que les garantizan la supervivencia frente a los cambiantes condiciones ambientales en zonas altas (Clench, 1966; Andrade-C, 2002; Montero-A y Ortiz-P, 2013a).

De la misma manera, la abundancia de especies del género *Lasiophila* y *Pedaliodes* junto a las especies *Daedalmama drusilla*, *Junea Doraete* y *Pedaliodes phaea*, menos abundantes y estrechamente relacionadas con las condiciones del bosque, cuyos pequeños parches podrían ser considerados nichos diferentes que le ofrecen a las mariposas, refugio y recursos alimenticios

(Ospina-López *et al.*, 2015; Ávila y Triviño, 2019), manifestado en la permanente disponibilidad de *Chusquea* cf. *scandens* (Poaceae) en estos parches y necesaria para la alimentación de sus estados inmaduros; reafirmando así lo reportado por García (2008), acerca de la importancia de los fragmentos pequeños en la retención de la diversidad de mariposas en los paisajes tropicales incrementando así su valor para la conservación.

Otro aspecto a considerar, es la riqueza registrada por la familia Nymphalidae, que constituye un 40,86% del total del muestreo, conformada mayoritariamente por la tribu Satyrini (subtribu: Pronophilina), cuyo patrón concuerda con lo registrado en otras regiones montañosas del neotrópico de acuerdo con los trabajos de (Pyrz, 2004; Pyrcz *et al.*, 2009; Viloría *et al.*, 2010; Pyrcz, Viloría, Lamas y Boyer, 2011; Pyrcz *et al.*, 2016; Pyrcz *et al.*, 2017), reportando además de una amplia distribución de las mariposas pertenecientes a esta subtribu en estos paisajes de alta montaña, una considerable tasa de endemismos (Adams, 1986; Viloría *et al.*, 2010; Marín *et al.*, 2015), otorgándoles relevancia a estos ecosistemas en la cordillera Oriental, al poseer una mayor tasa de endemismos (Pyrz y Rodríguez, 2007; Viloría *et al.*, 2010).

Este patrón se manifiesta en el complejo paramuno con dos especies endémicas, una de las cuales fue reportada en este estudio, *Neopedaliodes zipa*, registrada en las tres coberturas, con mayor frecuencia en áreas abiertas como pastizales y ocasionalmente en Bosque y Matorral. Esto confronta los reportes hechos por Viloría *et al.* (2008) y Montero-A y Ortiz-P (2013a,b), además de ser la única de su género reportada para los bosques nublados más altos de los andes, con un prolongado ciclo de vida que fluctúa de acuerdo con las condiciones ambientales a las que se encuentra sometida.

Lo Anterior, condiciona la abundancia de sus imagos al periodo comprendido entre los meses de agosto y octubre, sumado al inminente riesgo de extinción local que corre la especie debido a la degradación y fragmentación a la que ha sido sometido su hábitat desde la década de los 80, donde gran parte de las zonas del municipio, incluyendo el área de estudio, han sido irrumpidas por la colonización y expansión de los cultivos de papa alternados con potreros para pastoreo, al ser estas actividades las principales fuentes económicas de la región.

El fenómeno descrito anteriormente, puede estar relacionado con la baja abundancia de la especie, amenazada además, por la contaminación de las fuentes hídricas (humedales) en las que

usualmente habita la especie, a causa de los residuos de los agroinsumos usados por los campesinos que por escorrentía llegan a estas áreas y afectan directamente a la planta hospedante de la especie (Cyperaceae: *Carex jamesonii*) (Montero-A y Ortiz-P, 2013b), que junto con la desecación de estos humedales por cuenta de la expansión de los cultivos de papa y la ganadería, se convierten en las acciones más perjudiciales para la supervivencia de la especie, por lo que debe considerarse como objeto de conservación.

7.2. Diversidad del ensamblaje de mariposas (Diversidad alfa)

Frente a estudios realizados en zonas aledañas al área de estudio, como los resultados obtenidos por Montero-A y Ortiz-P (2013a) en el páramo del Tablazo (Subachoque, Cundinamarca), la riqueza de especies (0D) fue de 60 especies abarcando un gradiente altitudinal de 3000 a 3500 msnm, frente a las 33 especies encontradas en este estudio en un área menor de muestreo entre los 3250 a 3350 msnm. Junto con el realizado por Mahecha-Jiménez *et al* (2011) en los cerros orientales de Bogotá, con una riqueza (0D) de 13 especies, claro indicativo de que la diversidad de los ecosistemas de alta montaña ubicados en la cordillera oriental y en la zona, presentan valores cercanos, los cuales pueden variar de acuerdo con el área y la intervención del lugar.

Respecto a los valores de diversidad 0D obtenidos en este estudio para cada una de las coberturas, concuerda con lo reportado por Olarte-Quiñonez *et al* (2016) en los andes nororientales donde las coberturas vegetales consideradas como áreas conservadas presentan los valores más elevados de diversidad, para este caso, el matorral es 1,25 más diverso que el bosque y 1,38 veces más que el pastizal, cuya riqueza comprende especies pertenecientes a las cuatro familias registradas, siendo Nymphalidae la de mayor riqueza y particularmente la familia Satyrinae, atribuyendo a esta cobertura un importante rol en el mantenimiento de la composición del ensamblaje de mariposas, al proveer a las diferentes especies refugio y fuentes alimenticias, tanto para los imagos como para sus estados inmaduros.

En comparación con el área intervenida, el pastizal, pese que registró valores de diversidad considerados bajos para 1D y 2D , no es menos importante, pues de acuerdo con la caracterización de la vegetación se encontraron herbáceas que pueden estar relacionadas con la alta disponibilidad de recursos para algunas especies de adultos de mariposas (Ribeiro *et al.*, 2016), ratificando lo reportado por Kremen (1992) quien encontró una fuerte correlación entre la diversidad de plantas

con flor y las comunidades de mariposas, sumado a factores como el grado de insolación, un factor crítico en la selección del hábitat de muchas especies de mariposas, lo cual se ve reflejado incluso en una de las especies endémicas de la zona tanto en estado imaginal como larval (Adams, 1986; Vilorio *et al.*, 2008; Montero-A y Ortiz-P, 2012, 2013a).

Adicionalmente, estos resultados concuerdan con lo afirmado por Ospina López *et al* (2015) y Harvey *et al* (2006), acerca de los pastizales, que al estar ubicados en cercanías al bosque o entre fragmentos de este, permiten la conectividad estructural en el paisaje y adquieren importancia en la conservación de la biodiversidad.

Finalmente, con base en los valores de diversidad obtenidos en este estudio, se podría afirmar que las variaciones en la complejidad de cada una de las coberturas, aporta heterogeneidad al paisaje, siendo este un factor relevante en la explicación de la riqueza y abundancia de mariposas, pues facilita la aparición de variados microhábitats en el que las mariposas disponen de una amplia oferta de recursos alimenticios favoreciendo especialmente a las especies generalistas permitiéndoles desarrollarse con cierta ventaja frente a las especies con requerimientos de hábitat especiales, consideradas más sensibles a los cambios ambientales, como el caso de las especies del género *Lymanopoda* (Satyrinae), el cual no fue registrado durante el estudio. Esta condición está ligada a otros rasgos propios de las especies como: preferencias de microhábitat, capacidad de desplazamiento del adulto y la asociación con otras características como el mimetismo (Willmott y Mallet, 2004; Ávila-R y Triviño, 2019).

7.3. Diversidad del ensamblaje entre hábitats (Diversidad Beta)

En el presente estudio, las coberturas con valores menores para los diferentes órdenes de diversidad 0D , 1D y 2D denotan la presencia de un solo ensamblaje, siendo el par de coberturas Matorral-Bosque, el que presenta valores superiores, debido a las condiciones particulares de estas.

Para el caso del bosque, esto podría relacionarse con la hipótesis del disturbio intermedio (Connell, 1978) que establece que los valores elevados de diversidad son probablemente mantenidos por niveles intermedios de perturbación natural o antrópica, debido a que ésta permite que el paisaje tenga mayor heterogeneidad en cuanto a las comunidades vegetales y por ende una mayor disponibilidad de recursos, como las plantas con flores, la presencia de sus plantas hospedantes y una mayor entrada de luz solar en las zonas abiertas, beneficiando además a las mariposas en su

proceso de termorregulación (Martínez *et al.*, 2015; Ospina-López *et al.*, 2015; Casas-Pinilla, Mahecha-J, Dumar-R y Ríos-Malaver, 2017), siendo estas condiciones favorables para la abundancia de especies de mariposas cuyos hábitats son las sucesiones vegetales (Pyrz *et al.*, 2009).

En cuanto al Matorral, al albergar la mayor diversidad, revela la importancia que tiene para las mariposas estas áreas, especialmente en la oferta de recursos, garante de su supervivencia e inclusive su reproducción (Acevedo *et al.*, 2018). Esto se evidencia con los valores de 0D , 1D y 2D , y el número de especies comunes, pues comparte 9 especies con las coberturas de bosque y pastizal, convirtiendo a la cobertura de matorral en un área importante para la conectividad del paisaje, tanto para las mariposas abundantes en los bosques como *L. circe* o en los pastizales como *C. dimera*.

A su vez, los valores bajos en la diversidad beta revelan el mínimo recambio de especies que ocurre entre las diferentes coberturas vegetales, esto producto de la simplificación de las mismas, convirtiéndolo en una matriz de coberturas, que vincula a los parches de bosque con las bolsas de vegetación correspondientes a páramo bajo y las vastas áreas convertidas en pastizales, lo cual facilita el desplazamiento de las mariposas por todos los parches que conforman el paisaje en busca de recursos alimenticios y refugio (Uehara-Prado *et al.*, 2007; Pyrcz y Galarcz, 2012).

No obstante, los resultados expuestos no son consecuentes con el análisis de conglomerados, en el que se agrupan las especies registradas en las coberturas de Pastizal y Matorral, esto debido a estas coberturas comparten alrededor del 50% del total de especies reportadas para el ensamblaje como *Colias dimera*, *Dione glycera*, *Leptophobia eleone*, *Tatochila xantodice*, *Vanessa virginiensis*, *Vanessa braziliensis*, *Hemiargus hanno bogotana* entre otras, que en su mayoría han sido reportadas para áreas abiertas, permitiendo inferir que las variaciones en la diversidad del ensamblaje de mariposas no sólo reflejan la transformación del hábitat sino también evidencian la sensibilidad de algunas especies en estado imaginal a los cambios en la estructura y composición de la vegetación, lo cual facilita o por el contrario inhibe la colonización de otras especies de plantas que participarían en la formación de microhábitats junto con las condiciones ambientales de temperatura y humedad necesarias para el establecimiento de ciertos grupos de mariposas (Olarde-Quiñonez *et al.*, 2016; Casas-Pinilla *et al.*, 2017).

7.4. Diversidad y composición de la comunidad de plantas

De acuerdo con la flora levantada en el área de estudio, el número de especies reportadas para este trabajo representa el 3,1% del total de especies registradas para la transición altoandino-subpáramo que según Rangel-Churio (2002), es la región con mayor riqueza respecto a otras zonas de la alta montaña, al contar con 2385 especies.

Ahora bien, pese a que son varios los botánicos que han realizado investigaciones en Subachoque no son claras las estimaciones con las cuales se pueda comparar los valores de índices de diversidad obtenidos en este estudio, siendo este un referente inicial para futuros análisis de la diversidad en esta zona del departamento y particularmente del páramo de Guerrero.

Sin embargo, el trabajo realizado por Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt (2007), registra la presencia y mayor abundancia de familias Asteraceae, Orchidaceae y Poaceae, las cuales fueron reportadas durante este estudio en menor abundancia, pues las familias predominantes fueron Ericaceae, Melastomataceae y Cunoniaceae registradas en las coberturas vegetales caracterizadas.

Respecto a la diversidad por coberturas, el bosque representó la mayor diversidad, con 49 especies, dominado por *Weinmannia tomentosa* (Cunoniaceae) y *Weinmannia fagaroides* (cf.) (Cunoniaceae), siendo estas especies dominantes en los bosques ubicados en la zona de transición entre la vegetación andina y el páramo, propias de los bosques aledaños a Bogotá (Van der Hammen y Lozano-C, 1963; Bekker y Cleef, 1985; Franco *et al*, 1986; Sánchez y Rangel-Churio, 1990), seguidas por las especies *Clusia alata* (cf.), *Macleania rupestris* (cf.) y *Geissanthus andinus*, siendo las dos últimas comunes con respecto a otros estudios de bosque en sucesión como los realizados en los relictos de bosque nativo en los cerros orientales de Bogotá y en los cerros occidentales de Chía, Cundinamarca (Cortés, Van der Hammen y Rangel-Churio, 1999; Cortés y Remolina, 2003; Cantillo-Higuera y Gracia-Cuellar, 2013), encontrando además especies de los géneros *Weinmannia*, *Hesperomeles*, *Clethra* y *Escallonia*, asociadas con *Drymis granadensis*, y matorrales altos o bosques ralos caracterizados por *Gynoxys*, *Piofontia* y *Vallea stipularis* (Rangel-Churio, 2000)

La vegetación aquí caracterizada, concuerda con lo encontrado por Vargas-R y Zuluaga (1985) en el páramo de Monserrate, donde se describe a la zona entre el límite del bosque altoandino-Páramo como la vegetación en etapas más avanzadas de recuperación. Encontrándose bosques de

Weinmannia tomentosa y *Drimys granadensis* en lugares abiertos por alteración, acompañados de algunos elementos “invasores” del frailejón como *Espeletia glandiflora*, *Paepalanthus alpinus*, *Calamagrostis effusa*, *Puya nítida*, *Cortaderia colombiana* y especies del cordón de ericáceas como *Vaccinium floribundum*, *Bejaria resinosa*, *Clethra fimbriata* entre otros. Compartiendo cierta similaridad con la vegetación boscosa del área de estudio, con la diferencia de que las especies de frailejón predominante son *Espeletia argentea* y *Espeletiopsis corymbosa*.

Para el caso del matorral, se registraron 29 especies, compartiendo alrededor del 50% de la riqueza con las especies reportadas para el bosque, en su mayoría pertenecientes al estrato leñoso por ser subarbustos y al estrato herbáceo con los sufrútices de los géneros *Weinmannia*, *Macleania*, *Miconia*, *Hesperomeles*, *Gaiadendron* y *Piofontia*.

Cabe mencionarse la tendencia que presentan ciertas especies como *Gaiadendron punctatum*, reportada por Sturm y Rangel-Churio (1985), para regiones secas de la cordillera Oriental, la cual es compartida con *Miconia ligustrina*, *Epidendrum chioneum* y *Brachyotum strigosum*, reportadas para comunidades establecidas en condiciones secas en cuanto ambiente y sustrato cercanas a la laguna de Tota (Aguirre y Rangel-Churio, 1976).

Por otro lado, se resalta la presencia de especies como *Espeletiopsis corymbosa*, *Chusquea tesellata*, *Arcytophyllum nitidum*, *Pernettya prostata* y *Calamagrostis effusa* (cf.), *Puya* cf. *nítida*, *Paepalanthus alpinus*, *Brachyotum strigosum*, *Geranium santanderiense*, *Scrobicaria ilicifolia*, *Jamesonia imbricata*, *Hypericum gleasonii*, *Hypericum mexicanum*, *Gaylussacia buxifolia* y *castratella pilloseloides*. Algunas de estas, concuerdan con lo reportado por (Sturm y Rangel-Churio, 1985) en aspectos como el ligero dominio de la familia Ericacea, y la descripción de comunidades en la región de San Cayetano (Cundinamarca), constituida por *Espeletiopsis corymbosa* y *Calamagrostis effusa*, acompañada de arbustillos como *Arcytophyllum nitidum* y *Pernettya prostata*, que domina el 50% de la cobertura, el pajonal-frailejón descrito aquí, se presenta en áreas con condiciones ecológicas similares con las de laguna verde (Bekker y Cleef, 1985).

Este último, reafirma los estudios previos realizados por Cuatrecasas (1934) en el páramo de Guasca, afirmando que la presencia de *Calamagrostis effusa*, y *Castratella piloselloides*, es reconocida dentro de la región paramuna en los alrededores de la sabana de Bogotá además de ser,

el área óptima para el desarrollo de estas especies, así como la presencia de especies de mayor amplitud ecológica como *W. tomentosa*, acompañada además de *Geranium santanderiense* asociación reportada por Lozano y Schnetter (1976) en el páramo de Cruz verde.

Respecto a especies como *Puya* cf. *nítida*, *Macleania rupestris* y *Arcytophyllum nitidum*, encontradas en los matorrales caracterizados, concuerda con lo reportado por Vargas-R y Zuluaga (1985) para el páramo de Monserrate, en el que se menciona que en las partes altas de los cordones de Ericaceae acompañados por rocas encontradas expuestas al viento, lo que facilita la colonización de especies como *Macleania rupestris*, *Puya nítida* y *Arcytophyllum nitidum*, que aprovechan la sedimentación generada por la meteorización y la hojarasca para establecerse allí.

Asimismo, la mínima diversidad registrada en los pastizales, en su mayoría compuestos por especies introducidas ya naturalizadas que dominan los vastos pastizales encontrados en la zona, como son *Holcus lanatus*, *Rumex crispus*, *Rumex acetosella*, *Trifolium repens* (Trébol blanco) y *Digitalis purpurea*, además de los extensos cultivos de *Solanum tuberosum*, concuerda con lo descrito por Mahecha et al. (2004), Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt (2007) y Triviño et al. (2013).

De las evidencias anteriores, cabe resaltar que, en estudios previos a estos, realizados en el siglo pasado, como los realizados por Cuatrecasas (1934) ya documentan la presencia de algunas especies como *Digitalis purpurea* y *Rumex acetosella* en el páramo de Monserrate, reafirmando luego por las observaciones de Vargas-R y Zuluaga (1985), quienes se refieren a estas plantas como propias de las parcelas consideradas por ellos como “recién abandonadas”:

7.5. Diversidad entre hábitats (Diversidad beta)

Los valores de diversidad beta, permiten evidenciar que existen dos comunidades, una conformada por las especies encontradas en las coberturas de matorral y bosque, que comparten alrededor de 15 especies, entre las que se encuentran *W. tomentosa*, *Gaiadendron punctatum*, *Macleania rupestris*, *Hesperomeles goudotiana*, *Miconia ligustrina*, *Chusquea scandens*, *Piofontia rosmarinifolia* entre otros.

Lo anterior es validado con el índice de equitatividad, permitiendo evidenciar la heterogeneidad de las zonas, similar a lo reportado por Ávila-R y Triviño (2019) para el páramo del Tablazo con

una equidad del 0,548 frente a los valores entre el 0,33 y 0,29, obtenidos para las coberturas encontradas en este estudio.

7.6. Distribuciones de frecuencia en la vegetación

Las distribuciones de frecuencia para las características de altura y cobertura de la copa (m²) observadas para el matorral, registraron la mayor cantidad de individuos entre 1,19 a 2,29 m, lo cual indica que la mayoría de los individuos son arbustos y subarbustos, por lo que puede atribuirse de a que se dicha cobertura se encuentra al comienzo del proceso de regeneración. Lo anterior puede ser respaldado por relatos de campesinos de la zona, de los que se conoce que alrededor de 40 años atrás, las zonas en las que hoy se establecen los matorrales fueron usadas para actividades ganaderas e incluso reportan la realización de algunas quemas, lo cual es reafirmado con la presencia de especies como *Acaena cylindristachya* (Rosaceae), reconocida como especie dominante en sitios donde la vegetación natural ha sido alterada, pues la dispersión de sus frutos es favorecida por los animales, como las vacas, siendo características de un tipo de vegetación secundaria en páramos sobre-explotados a causa de la agricultura (Sturm y Rangel, 1985), esto evidenciado por el vestigio de caminos probablemente trazados por el ganado, que atraviesan estos matorrales, encontrados muy cerca de grandes extensiones de pastizal o cultivos de papa.

De igual manera, los matorrales aquí descritos coinciden en cuanto a forma con los matorrales rosetosos y altos, descritos por Cortés (2003), los cuales están conformados por especies de hábitos arbustivos y rosetas con individuos con alturas promedio de 3 m, ubicados en zonas altas de ladera, con alguna influencia del fuego en el pasado, contando con especies como *Espeletiopsis corymbosa*, *Calamagrostis effusa*, *W. tomentosa*, *Miconia ligustrina* y *Macleania rupestris*.

En cuanto a la cobertura de bosque, pese a que lo intervalos de altura mantienen una distribución simétrica, indicando su estabilidad, muestra de una sucesión secundaria tardía, en la que se presentan una cantidad considerable de árboles, arbustos, subarbustos y sufrútices de especies como *W. tomentosa*, *W. fagaroides* (cf.), *W. balbisiana*, *Myrsine latifolia*, *Miconia ligustrina*, *Piofontia rosmarinifolia*, *Ilex kunthiana* y *Vallea stipularis* tal y como lo reporta Cortés (2003) para los bosques altoandinos de la serranía de Chía agrupando los individuos menores a 6 m y a los 8 m de altura en adelante como los de mayor abundancia.

En cuanto al estrato subarbóreo del bosque con los mayores porcentajes de cobertura, está representado mayoritariamente por especies del género *Weinmannia* consecuente con las descripciones de la vegetación original presentada con mayor frecuencia en las montañas aledañas a la sabana de Bogotá (Cuatrecasas, 1934; Van der Hammen y González, 1963), lo que permite inferir que estos relictos de bosque presentan diferentes grados y tiempos de recuperación probablemente debido a los usos que han tenido como la entresaca de madera, el pastoreo, incendios, erosiones y presencia de especies invasoras, por lo que al menos dos de los bosques caracterizados se encuentran atravesando por sucesión secundaria tardía.

Ahora bien, las distribuciones de frecuencia para las alturas y el porcentaje de cobertura del pastizal, presentan una distribución simétrica, clara evidencia de la composición homogénea de dicha cobertura, siendo éste indicio suficiente para determinar que los procesos de “potrerización” que han convertido al área de estudio en una matriz de pastos, que se comportan como una barrera física que retrasa el inicio de la sucesión (Kleijn, 2003; Restrepo, 2016), lo anterior sumado a que el uso de estos suelos se alternan con el pastoreo y la agricultura, principalmente para los cultivos de papa (Montero-A y Ortiz-P, 2013).

Sin embargo, cabe resaltar la presencia de especies pioneras en las primeras etapas de sucesión tales como *Rumex acetosella* y *Anthoxanthum odoratum* que pese a ser especies introducidas, pueden ejercer la estrategia de ocupación al igual que las nativas y con niveles de invasión diferente (Mora-G, 1999; DAMA, 2003).

7.7. Importancia ecológica de las especies: Índice valor de importancia (IVI)

Los altos valores de área basal, dominancia relativa e IVI presentados por plantas leñosas como *Gaiadendron punctatum*, *Weinmannia tomentosa*, *Macleania rupestris*, *Gaultheria rígida*, *Piofontia rosmarinifolia* (cf.), *Miconia ligustrina* y de sufrútices herbáceos de *Pernettya prostrata* y macollas de *Calamagrostis effusa* (cf.) y rosetas de *Puya nitida*, permitieron determinar que la cobertura de matorral presenta agrupaciones de *C. effusa* asociado a ciertas especies de ericáceas, *Gaiadendron punctatum* y especies características de matorrales de laderas, como *W. tomentosa* y *Macleania rupestris* (Cortés, 2003).

Lo anterior coincide con lo registrado por Vargas-R y Zuluaga (1985) en el páramo de Monserrate quienes describen un matorral cerrado en el que predominan formas leptófilas y nanófilas,

pertenecientes al cordón de las ericáceas establecidas en abrigos rocosos que les protegen del viento, y lo registrado por Cortés (2003) en los matorrales rosetosos distribuidos en laderas altas y cimas de los cerros occidentales de Chía, presentándose como frailejonales de *Espeletiopsis corymbosa*, *Calamagrostis effusa* y *Puya*, siendo estas especies propias del subpáramo, entremezclados con elementos arbustivos del bosque como *Clethra fimbriata*. Pese a estos antecedentes, no es posible precisar la etapa de la regeneración en la que se encuentra la vegetación del área de estudio, pues no se ha documentado antes y lo que se conoce acerca de la dinámica de su transformación está basado en testimonios de los campesinos de la zona.

Para la cobertura de bosque, se observa que las especies de mayor importancia son las representadas por los géneros *Weinmannia*, *Clusia*, *Geissantus*, *Vallea*, y *Miconia* tal y como lo describe Cuatrecasas (1934) en lo que concierne a los árboles más importantes en los bosques andinos, sin embargo; se presentan algunas variaciones como *Cavendishia nítida* que fue registrada con el mayor IVI pero un área basal baja, lo que contrasta con lo reportado para las especies *Weinmannia tomentosa*, *Macleania rupestris* y *Weinmannia fagaroides* (cf.) que por el contrario alcanzaron IVI y áreas basales significativas, siendo especies dominantes y abundantes en los bosques de la zona, tanto para bosques bajos o inferiores y bosques superiores (Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt, 2007).

De las evidencias anteriores, se puede inferir que a pesar de que existen ligeras diferencias estructurales y de composición con respecto a los bosques altoandinos estudiados en otras zonas, la presencia, dominancia e importancia de estas especies es mencionada por varios autores (Cuatrecasas, 1934; Van der Hammen y González, 1963; Vargas-R y Zuluaga, 1985; Cortés *et al.*, 1999; Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt, 2007; Cortés, 2008; Cortés-Cantillo y Gracia-Cuellar, 2013).

Ahora bien, respecto a las herbáceas encontradas en los bosques, también se presentan como una de las más dominantes e importantes *Holcus lanatus*, pues al menos en uno de los relictos caracterizados el claro de bosque estaba conformado por encenillos y esta gramínea, debido a actividades como la ganadería y fenómenos consecuentes a ésta como el pisoteo y la entresaca de madera, ha traído consigo la extensión rápida de estas especies, muy competitivas al formar una densa capa de raíces, permitiéndoles dominar el recurso, apoderarse de los nutrientes, el agua y el

espacio de colonización, retrasando de esta manera la sucesión de estos parches (Trujillo-Ortiz, 2006).

Llama la atención, la importancia que tienen especies introducidas ya naturalizadas que dominan la cobertura de pastizal, como son: *Holcus lanatus*, *Rumex crispus*, *Trifolium repens* (Trébol blanco), *Digitalis purpurea* e *Hypochaeris radicata*, además de los extensos cultivos de *Solanum tuberosum* de los cuales quedan algunas plantas como “barbechos” igualmente registradas en la caracterización, respaldados además por los valores obtenidos para el índice valor de importancia (IVI) y la dominancia relativa.

Lo anterior confirma, lo reportado para comunidades vegetales establecidas en los pastizales de las áreas aledañas a Bogotá y al área de estudio, siendo incluso parte de la jurisdicción del municipio de Subachoque, por Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt (2007), Cárdenas-A y Vargas-R (2008), Triviño *et al.* (2013), Beltrán-G y Barrera-Cataño (2014) en los que se registra la presencia de estas especies en zonas con un alto grado de alteración.

7.8. Variación del ensamblaje de mariposas y su relación con la comunidad de plantas

El análisis de correspondencia, permitió evidenciar la importancia de la estructura de la vegetación en cada una de las coberturas con relación a la abundancia de las especies de mariposas, en casos puntuales como las especies únicas para el matorral, como *Altopedaliodes nebris* asociada las zonas de subpáramo y páramo de la cordillera oriental (Viloria, 2004), *Rhamma anosma* catalogada como una especie rara y endémica de la cordillera oriental, distribuida en el altiplano cundiboyacense, así como *Rhamma comstocki*, reportadas para la franja de subpáramo en localidades aledañas a Bogotá y cercanas al área de estudio (Prieto y Vargas-Zapata, 2016), *Pedaliodes* cf. *pollonia* asociada con otras especies del género como *P. polla* y observada con menor frecuencia en la cordillera oriental, por lo que se le considera rara (Adams, 1986; Montero-A y Ortiz-P, 2013a) y *Altopedaliodes* sp, cuya característica propia de género, es la distribución restringida a zonas de páramo (Viloria, 2004; Acevedo *et al.*, 2018), condiciones que en su mayoría cumple el matorral, manifestado como una cobertura transicional con el páramo bajo.

Las especies *Vanessa virginiensis*, *Vanessa braziliensis*, *Hemiargus hanno bogotana*, *Tatochila xanthodice*, *Colias dimera*, *Steremnia pronophila*, *Lasiophila circe*, *Pedaliodes polusca*,

Leptophobia eleone y *Neopedaliodes zipa* registrada con menor frecuencia, se encuentran relacionadas con las coberturas de matorral y pastizal, siendo la cobertura de matorral más compleja en cuanto a la composición vegetal, a diferencia de las áreas de pastizal caracterizadas por su homogeneidad.

Para el caso de las especies, *Lasiophila circe*, *Leptophobia eleone*, *Neopedaliodes zipa*, *Pedaliodes polusca*, *Eretris apuleja bogotana*, *Daedalma drusilla*, *Junea doraete*, *Catascticta semiramis*, *Corades chelonis* y *Pedaliodes phaea* estarían asociadas a la cobertura de Bosque. Esta situación coincide con lo reportado por Adams (1986), para aspectos de la biología y distribución de especies como *L. circe*, registrada aleteando cerca del suelo donde se alimenta de hojarasca, con un vuelo cauteloso y más rápido que otras especies del género, lo cual concuerda con algunos comportamientos observados durante el tiempo de muestreo, siendo registrada cerca de hojarasca en los claros de bosque y usando las copas de encenillos (*Weinmannia tomentosa*) como sitios de percha, comportamiento observado también en *Corades chelonis* (Obs. Personal), individuos altamente territoriales con sus sitios de percha (Montero-A y Ortiz-P, 2014a).

De igual importancia, resulta ser la presencia de chuscales y arbustales bajos observados a lo largo de los claros de bosque y bordes de quebradas en la zona, con las especies registradas en el bosque pertenecientes a la subtribu Pronophilina tales como *Pedaliodes polusca*, *Pedaliodes polla* y *Daedalma drusilla*, entre otras (Adams, 1986; Vilorio, 2007).

Con relación a los piéridos como *L. eleone* asociados a los claros de bosque, cuyo reporte concuerda con lo mencionado por Andrade y Amat (1996) quienes registraron dicha especie en los bordes de quebradas y caminos compartiendo su hábitat con especies como *Colias dimera*, tal y como se evidenció en este estudio.

Por lo anterior, resulta claro afirmar que la composición arbórea y específicamente la presencia de algunas plantas ecológicamente importantes para estos relictos boscosos, ejercen una influencia determinante en la composición y diversidad de mariposas, al generar hábitats propicios para la supervivencia no sólo de las mariposas sino también otros grupos bióticos (Carrero *et al.*, 2013).

Por otro lado, se reportan especies asociadas únicamente con la cobertura de pastizal como *Poanes azin*, restringida para Colombia y reportada en áreas abiertas, además de *Manerebia levana*,

encontrada en los pastizales de páramo inclusive por encima de los 4000 m, por lo que son consideradas especies raras (Pyrz *et al.*, 2006; Pulido-B, Parrales, Gil, y Torres, 2010).

El mapa de calor mostró las asociaciones entre las plantas y algunas especies de mariposas encontradas en las diferentes coberturas vegetales. Para el caso del matorral, se registró la asociación entre *Rhamma anosma*, *Rhamma comostocki* y *Altopedaliodes nebris* con *Espeletiopsis corymbosa* (Asteraceae), caulirrosulas característica de los matorrales (vegetación de subpáramo), donde estas especies fueron observadas perchando sobre sus hojas (obs. Personal). Lo que coincide con lo reportado para las especies de Lycaenidae (Theclinae) por Prieto y Vargas-Zapata (2016), sumado a las características del lugar donde fueron recolectadas, al ser laderas de montaña, en las que se observaron inflorescencias típicas donde es común encontrar a estas especies (Montero-A y Ortiz, P, 2013a).

De la misma manera, *Hypochaeris radicata* (Asteraceae), conocida comúnmente como diente de león, abundante en áreas abiertas en el estado de floración, se encontró fuertemente asociada a la especie *Colias dimera*, siendo este el recurso alimenticio de la especie en estado imaginal (Montero-A y Ortiz, P, 2013a) además de favorecer la presencia de *Manerebia levana* y *Hemiargus hanno bogotana* propias de áreas abiertas (Pyrz *et al.*, 2006) y observadas alimentándose de la flor.

Por otra parte, *Colias dimera* está asociada también a especies de plantas como *Gaultheria anastomosans* (Ericaceae) y *Trifolium repens* (Fabaceae), ésta última, planta hospedante de sus estados inmaduros, y con una notoria abundancia en el área de estudio, específicamente en los pastizales, permitiéndole a la especie tener una oferta casi permanente del recurso alimenticio (Montero-A y Ortiz-P, 2013a).

Especies como *Eretris apuleja bogotana* presentaron cierta asociación con *Chusquea scandens* (Poaceae), reafirmando lo observado por Adams (1986) acerca de la frecuencia con la que es encontrada la especie cerca de agrupaciones de *Chusquea* sp. pues usa las hojas estrechas de la planta para descansar y recibir la radiación solar. Del mismo modo, otra de las especies perteneciente a la subtribu Pronophilina, *Altopedaliodes cocytia* presentó cierta asociación con *Puya* cf. *nitida* (Bromeliaceae) roseta encontrada en la cobertura de matorral al ser observada frecuentando la planta, probablemente como sitio de percha, lo que concuerda con lo mencionado

por González-Montaña (2010) quien sostiene que algunas especies de Pronophilina pueden visitar inflorescencias de Cyperaceae y Bromeliaceae.

Por otra parte, especies como *Junea doraete* se encuentra asociada a la especie arbórea *Weinmannia tomentosa* (Cunoniaceae) observada sobre la copa del árbol y libando sobre la zona basal del tronco presuntamente alimentándose de savia (Anexo 10), reafirmando lo mencionado por Vilorio (2007) respecto a las fuentes alimenticias en adultos de las especies de Pronophilina cuya fuente principal es la materia orgánica como excrementos de animales y tejidos vegetales en descomposición. Otro aspecto para destacar sobre esta especie es que es considerada como indicadora de bosques en regular estado de conservación (Adams, 1986; Montero-A y Ortiz-P, 2012).

Respecto a *L. circe* y su posible asociación con las flores de *Digitalis purpurea* (Plantaginaceae), puede ser considerado un comportamiento poco frecuente, pues no es un hábito predominante en la especie el hecho que se alimente del néctar de las flores. Sin embargo, reportes hechos por Montero-A y Ortiz-P (2014b) acerca de la atracción de *L. circe* por diferentes flores comunes en zonas aledañas al área de estudio. De manera similar, ocurre con *Catantixia semiramis* asociada a *Gaiadendron punctatum*, un arbusto de la familia Loranthaceae característico de los bosques altoandinos y subpáramos (Ortiz y Umba, 2010; Rodríguez, 2016) reportada como planta hospedante para sus estadios larvales (Montero-A y Ortiz-P, 2013a) manifestando además en su estado imaginal una tendencia al “hilltopping” (comportamiento en los machos de algunas especies de mariposas que se congregan en la cima de las colinas y montañas, volando competitivamente entre ellos) en los individuos machos de este género (Rodríguez, 2016).

Las regresiones lineales permitieron revelar la existencia de una relación moderada entre la altura de las herbáceas y la riqueza de especies de mariposas siguiendo un comportamiento decreciente. Esto probablemente relacionado con las extensas áreas convertidas en pastizales que facilitan la colonización de plantas invasoras ya naturalizadas como *Hypochaeris radicata* (Asteraceae), *Trifolium repens* (Fabaceae), *Holcus lanatus* (Poaceae), *Antoxanthum odoratum* (Poaceae), *Digitalis purpurea* (Plantaginaceae) alcanzando alturas considerables cuando no han sido dispuestas como alimento para el ganado.

Éstas a su vez, les proveen alimento a las especies de mariposas que habitan áreas abiertas pertenecientes a las familias Pieridae y Nymphalidae que han sido mencionadas anteriormente y también al ganado que se alimenta de las poáceas y que al igual que las mariposas habita estas áreas, dejando sus desechos orgánicos (excremento y orina) que a su vez les proporcionan alimento a las especies de mariposas pertenecientes a gremios acimófagos, del que hacen parte las especies de Pronophilina (Vargas *et al.*, 1999; González-Montaña, 2010).

En cuanto al estrato leñoso, la característica con mayor influencia fue el IVI, tanto para el bosque como el matorral, siendo para este último la altura un variable importante, esto probablemente relacionado a aspectos como el refugio y hábitat propicio para las especies de mariposas que conforman el ensamblaje. Puesto que cada una de las coberturas vegetales determinan la variación de la diversidad del ensamblaje de mariposas debido a su relación con los microhábitats y a las posibles intervenciones de las que ha sido objeto el área de estudio, pues éstas facilitan la creación de franjas intermedias que acumulan recursos primordiales para las especies, condicionando los posibles cambios de su riqueza a las fuerte intervención del área y características estructurales de la vegetación menos complejas (Checa *et al.*, 2014; Casas-Pinilla *et al.*, 2017).

8. CONCLUSIONES

- Se registraron 33 especies de mariposas características de los ecosistemas de alta montaña, entre las que se encuentran especies endémicas para la cordillera oriental y del complejo paramuno como: *Rhamma anosma*, *Rhamma comstocki*, *Altopedaliodes cocytia* y *Neopedaliodes zipa*, lo cual demuestra la importancia y funcionalidad de este ecosistema pese a la transformación de la que ha sido objeto.
- La cobertura que presentó mayor diversidad fue el matorral, reconocida de acuerdo con la caracterización vegetal como una zona de confluencia de la vegetación boscosa con la del páramo, que les garantiza sitios de percha y recursos alimenticios a las especies de mariposas que conforman el ensamblaje.
- El bajo recambio de especies manifiesto del grado de intervención del ecosistema, permitió evidenciar que las mariposas se desplazan a través de la matriz de coberturas en busca de recursos alimenticios, sitios de percha y refugio.
- La diversidad florística que persiste en estas coberturas (74 especies), junto con las distribuciones de frecuencias y algunos rasgos estructurales como la altura y la importancia ecológica de algunas especies de plantas, permitieron aproximarse al grado de sucesión en el que se encuentran las coberturas de pastizal y bosque.
- Las coberturas con un alto grado de perturbación se convierten en el hábitat propicio para especies de mariposas consideradas generalistas, pero condiciona a especies con requerimientos de hábitat particulares que involucran a características estructurales de la vegetación como la abundancia de herbáceas, leñosas, presencia de los estratos arbóreo y arbustivo que garantizan una considerable disponibilidad de recursos alimenticios, refugio y percha para las especies que conforman el ensamblaje.

- Los géneros *Colias*, *Tatochila*, *Catantix* (Pieridae: Coliadinae, Pierinae) demostraron el grado de adaptación que han tenido como consecuencia de la transformación de las coberturas vegetales, por lo que se hace necesario estudiar su diversidad en otros paisajes de alta montaña intervenidos, generando información importante para la promoción de estrategias en pro de la restauración de los relictos de vegetación natural que aún persisten y la conservación de especies de mariposas que allí habitan.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Abud-H. M, y Torres-G A. M, 2016.- Caracterización Florística De Un Bosque Alto Andino En El Parque Nacional Natural Puracé, Cauca, Colombia. Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. De Caldas, 20 (1): 27-39.
- Acevedo, A. A., Armesto, O., Olarte-Quiñónez, C.A., Solano, L., Albornoz-Espinel, M.M., Cabrera, J.A, Carrero-Sarmiento, D.A. 2018. Potential species richness of frogs and diurnal butterflies in three biogeographical units from Northeastern Colombia: conservation implications. Acta Biol. Colombiana, 23(2):151-162. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v23n2.65300>
- Adams, M.J. 1984. Speciation in the pronophiline butterflies (Satyridae) of the Northern Andes. Journal Res. Lepidoptera, Supplement 1: 33- 49.
- Adams, M.J. 1985. Pronophiline Butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. Zoological Journal of Linnaean Society. 87: 235-320.
- Adams, M. J.1986. Pronophiline butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. Zoological Journal of Linnaean Society 87: 235-320.
- Aguirre, J y Rangel-Churio, J.O. 1976. Contribución al estudio ecológico y fitosociológico de las comunidades acuáticas macroscópicas y continentales del Lago de Tota (Boyacá). Tesis de grado. Departamento Biología universidad Nacional. En: J.O Rangel- Churio y H. Sturm.1985. Ecología de los páramos.
- Andrade-C, G. y Amat, G. 1996. Un estudio regional de las mariposas altoandinas de la Cordillera Oriental de Colombia. En: Andrade, M.G.; Amat, G.; Fernández, F. (eds). Insectos de Colombia. Estudios escogidos. Vol I. Academia Colombiana de Ciencias Físicas, Exactas y Naturales. Centro Editorial Javeriano (CEJA). 541.
- Andrade-C, M.G, 2002.- Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia. 2: 153-172 (en) Costa, C., Vanin, S.A, Lobo, M. y Melic, A. (eds.). Proyecto de Red Iberoamericana de

Biogeografía y Entomología Sistemática. Lepidoptera tercer milenio. Sociedad entomología Aragonesa. España.

Andrade-C, M. G, Campos-Salazar, L.R, González-Montaña, L.A. y H.W. Pulido-B. 2007. Santa María, mariposa alas y color. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales N° 2. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. D. C, Colombia. 248.

Andrade-C, M. G. 2011. Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ciencia-política. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 35(137): 491-507.

Andrade-C, M.G, Henao-B, E.R y Triviño, P 2013. Técnicas y procesamiento para la recolección, preservación y montaje de Mariposas en estudios de Biodiversidad y Conservación. (Lepidoptera: Hesperoidea – Papilionoidea). Rev. Académica Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales. Vol. 37. 144: 312-323.

Angarita, A., Acevedo, A., Franco, K., Mendoza, E., León, M. 2013. Metodología Participativa para el Diagnóstico de la Agricultura Familiar en la Red Agroecológica Campesina del Municipio de Subachoque-Cundinamarca. Inventum, 15: 27-34.

Alcolado, P.M. 1998. Conceptos e índices relacionados con la diversidad. Avicena (8/9): 7-21.

Álvarez, M., Córdoba, F., Fagua, Gast, F., Mendoza, G., Ospina M., Villareal, H, Umaña, A. M. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de Diversidad. Pág. 79-83.

Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F. Villareal, H. 2006. 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. Pág. 192-202.

Álvarez, S. 2013. Diversidad de Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en Estados Seriales de un Bosque Seco en la Garita, Norte de Santander, Colombia. Tesis de pregrado. Universidad de Pamplona, Pamplona, Colombia.

- Arellano, P.H. 2010. Fragmentación y estado de conservación en algunos páramos de Colombia. En: Rangel-Ch, J. O. (Ed.).2010. *Diversidad Biótica X: Cambio global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano* (pp. 479–542). Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Ataroff, M. 2001. Venezuela. En: Kappelle, M., Brown, A. (Eds). *Bosques Nublados del Neotrópico*. Editorial IMBIO, Costa Rica, 397-442.
- Avella-M, A., S. Torres-R., W. Gómez-A. y M. Pardo-P. 2014. Los páramos y bosques altoandinos del pantano de Monquentiva o pantano de Martos (Guatavita, Cundinamarca, Colombia): caracterización ecológica y estado de conservación. *Biota Colombiana* 15 (Supl. 1): 3-39.
- Ávila-R, L, y Triviño, P. 2019. Descripción del hábitat de cuatro especies del género *Lymanopoda* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) en áreas de páramo de Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 24(1): 125-138. <https://dx.doi.org/10.15446/abc.v24n1.70285>
- Barbosa, C. 2013. Composición y estructura de la vegetación del páramo de Guerrero. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt - Proyecto páramos y sistemas de vida. 15-17.
- Barlow, J.; Overal, W. L.; Araujo, I. S.; Gardner, T. A. y Peres, C. A. 2007. The Value of Primary, Second and Plantation Forests for Fruit-Feeding Butterflies In The Brazilian Amazon. *J. Appl. Ecology*; 44:1001-1012.
- Beccaloni, G.W, Vilorio, A.L, Hall, S.A. y Robinson, G.S. 2008. Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. En: Pereira–Santos, J, Marini–Filho, O. J, Freitas, A. V. L. y Uehara–Prado, M, 2016. Monitoramento de Borboletas: o Papel de um Indicador Biológico na Gestão de Unidades de Conservação. *Biodiversidade Brasileira*, 6(1): 87–99.
- Beccaloni, G.W.1997. Vertical stratification of Ithomiinae butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationship between adult flight height and larval host-plant height. *Biological journal of the Linnean Society*; 62: 313-341.

- Bekker, R.P y Cleef, A.M. 1985. La vegetación del páramo de la Lagunda Verde (Mun, de Tausa, Cundinamarca). Análisis Geográficos. Inst. Geog. Agustín Codazzi, Bogotá.
- Beltrán-G., H. E. y J. I. Barrera-Cataño. 2014. Caracterización de invasiones de *Ulex europaeus* L. de diferentes edades como herramienta para la restauración ecológica de bosques altoandinos, Colombia. *Biota Colombiana* 15 (Supl. 2): 3-26.
- Berlanga, V y Rubio-Hurtado, M.J. 2012. Clasificación de pruebas no paramétricas: cómo aplicarlas en SPSS. *Revista d'Innovació i Recerca en Educació*, 5: 101-113.
- Bonebrake, T. C, Ponosio, L. C, Boggs, C. y Ehlich, P. 2010. More than just indicators: A review of tropical Butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143: 1831-1841.
- Brereton, T, Roy, D. B, Middlebrook, I, Botham, M. y Warren, M. 2011. The development of butterfly indicators in the United Kingdom and assessments in 2010.– *Journal of Insect Conservation*, 15: 139-15.
- Brown, K. S. Jr. 1987. Chemistry at the Solanaceae/Ithomiinae interface. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 359–397.
- Brown, K Jr. y Freitas A. V. L. 2002. Butterfly communities of the urban forest fragments in Campinas, Sao Paulo, Brazil: structure, instability and environmental correlates and conservation. *Journal of Insect Conservation*, 6: 217-231.
- Brown, K. S. y Freitas A. V. L. 2000. Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica*, 32: 934-956.
- Brown, K.S. Jr y Lugo, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 1-32.
- Bustos, H.J y Ulloa-Chacón, P. 1997. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla Neotropical (Reserva Natural Hato viejo, Valle del Cauca, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 44: 259-266.
- Buytaert, W, Célleri, R, De Bièvre, B y Cisneros, F. 2006. Hidrología del Páramo. Importancia, propiedades y vulnerabilidad. Serie Páramo. N° 21, Quito, GTP/Abya-Ayala, 29-52.

- Cantillo Higuera, E. E, y Gracia Cuéllar, M. 2013. Diversidad y caracterización florística de la vegetación natural en tres sitios de los cerros orientales de BOGOTÁ D. C. Colombia Forestal, 16(2), 228-256.
- Cárdenas- Támara, F., Cleef, A. M., Reyes -Zamora, P., González, F., Cortés- Lombana, A., Iriarte, P., Torres B., C., Flórez, A., Lowy- C., P., Rangel- Churio., J. O. 1995. El páramo un Ecosistema de alta montaña. Serie montañas tropo andinas, Volumen I. Pág. 11-13.
- Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR). 2001. Atlas ambiental. Recuperado de: <http://sie.car.gov.co/handle/20.500.11786/36139?show=full>
- CAR. 2009. Actualización y elaboración de los Planes de Manejo Ambiental de la Reserva Forestal Protectora de Telecom y Merchán; Distrito de Manejo Integrado nacimiento del río Subachoque y Pantano de Arce y Reserva Forestal Protectora Productora El Sapo – San Rafael. Pág. 80-95.
- Carpenter, S.R, Mooney, H.A, Agard, J, Capistrano, D, De Fries, R, Díaz, S, Dietz, T, Duriappah, A, OtengYeboah, A, Pereira, H.M, Perrings, C, Reid, W.V, Sarukhan, J, Scholes, R.J, Whyte, A. 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millenium Ecosystem Evaluation. Proceedings of the National Academy of Sciences 106: 1305-1312. En: Casanoves, F, Pla, L, Di Rienzo, J.2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE Turrialba. Costa Rica. 5-6.
- Carrero, D., Sánchez, L. R., y Tobar-López, D. 2013. Diversidad y distribución de mariposas diurnas en un gradiente altitudinal en la región nororiental andina de Colombia. Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas, 17(1): 168–188.
- Carrizosa, J y Hernández, J.I. 1990. Selva y futuro. Editorial El sello. 213p. En: Ideam. 2007. Ecosistemas continentales, Costeros y Marinos de Colombia. Pág. 286.
- Casas-Pinilla, L, Mahecha-Jiménez. O, Dumar-R, J.C. y Ríos-Malaver, I.C.2017. Diversidad de mariposas en un paisaje de bosque seco tropical, en la Mesa de los santos, Santander, Colombia. Revista de lepidopterología, 45:83-108.

- Casner, K.L. y Pyrcz, T. W. 2010. Patterns and timing of diversification in a tropical montane butterfly genus *Lymanopoda* (Nymphalidae, satyrinae). *Ecography*, 33, 251–259.
- Chao, A y Shen, T.J. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental ecological statistics* 10: 429-443.
- Chao, A. Chiu, C.H y Jost, L. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365: 3599-3609.
- Chao, A, y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12): 2533-254.
- Chao, A. and Jost, L. 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 873-882. (pdf) (pdf+appendix) (R_code)
- Chazot, N., Willmott, K. R., Condamine, F. L., Freitas, Lamas, A. V., de-Silva, D. L., G., et al. 2016. Into the Andes: multiple independent colonizations drive montane diversity in the Neotropical clearwing butterflies *Godryridina*. *Ecology*, 25: 5765–5784.
- Checa, M.F., Rodriguez, J., Willmot, K.R. y Liger, B. 2014. Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened Neotropical Dry Forest. *Florida Entomologist*, 97 (1): 1-13.
- Cleary, D. F. R, 2004. Assessing the use of butterflies as indicators of logging in Borneo at three taxonomic levels. *Journal of Economic Entomology*, 97: 429-435.
- Cleef, A.M. 1983. Fitogeografía y composición de la flora vascular de los páramos de la cordillera oriental colombiana. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias exactas física y Naturales*, Bogotá. En: Ideam. 2007. Ecosistemas continentales, Costeros y Marinos de Colombia. Pág. 286.
- Cleef. A.M. y Cabrera, M. 2014. Ecología y transformación de los páramos, Cap I: La flora de los páramos. p,21-31. En: Cabrera, M. y W. Ramirez (Eds). 2014. Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación. Instituto de

Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogota, D.C. Colombia. Pág. 296.

Clench, H.K. 1966. Behavioral thermoregulation in Butterflies. *Ecology*, 47 (6):1021-1034.

Connell, M. L. 1978. Diversity in tropical rain foresta and coral reefs. *Science*. Washington D.C. 199:1302-1310.

Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S.-Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, and J. T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5:3-21.

Cortés, C y Fagua, G. 2003. Diversidad de arañas de estrato rasante en transectos borde-interior de un bosque del piedemonte cordillerano (Medina, Cundinamarca). *Revista colombiana de Entomología*, 29(2): 113-120.

Cortés-S, S.P y Remolina, F. 2003. Verificación en campo del mapa de cobertura vegetal de los Cerros Orientales de Bogotá. Informe Final. Departamento Administrativo del Medio Ambiente (D.A.M.A.). Bogotá.

Cortés-S, S.P. 2008. La vegetación boscosa y arbustiva de la cuenca alta del río Bogotá. En: T. van-der-Hammen, J.O. Rangel-Churio y A.M. Cleef (eds.). *La cordillera Oriental colombiana, transecto Sumapaz. Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 7: 915-960. J. Cramer. Berlín-Stuttgart.

Cortés-S, S.P., Van der Hammen, T y Rangel-Churio, J.O. 1999. Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía Cundinamarca-Colombia

Cuatrecasas, J. 1958. Aspecto de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colombiana de Ciencias Exactas físicas y naturales*. 10(40):221-284.

Cuatrecasas, J.1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trab. Museo Nacional de Ciencias Naturales, serie Bot.* 27: pág. 144.

- DAMA (Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente- Corporación Suna Hisca). 2003. Tomo I: Componente Biofísico Vegetación Parque Ecológico Distrital de Montaña Entrenubes. Bogotá D C.
- Delgado-Botello, F., López, C. y Vargas, J., 2016. Descripción de nuevos Rhopaloceros para Colombia y Panamá (Insecta: Lepidoptera). Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas, 20 (1): 166-195. DOI: 10.17151/bccm.2016.20.1.13
- De Vries, P, 1987. The Butterflies of Costa Rica and their natural history, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae: 327p. Princenton University Press, Princenton.
- Eraso- Puentes, L y Amarillo, Suárez, A. 2016. Artropofauna en necromasa de dos especies de frailejones en diferentes estados sucesionales de páramo andino. Revista Colombiana de Entomología 42 (1): 81-90.
- Escolástico-León, C., Cabildo-Miranda, P., Claramunt- Vallespí, R.M., Claramunt-Vallespí, T. 2013. Ecología II: Comunidades y ecosistemas. Madrid, España. Universidad Nacional abierta y a distancia.
- Fernández- Alonso, J.L y Hernández-Schmidt, M. 2007. Catálogo de la flora vascular de la cuenca alta del río Subachoque (Cundinamarca, Colombia). Caldasia, 29 (1): 73-104.
- Fox, J. 2007. Extending the R Commander by “plug in” packages. R News, 7(3): 46-52.
- Fox, J. 2005. The R Commander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. Journal of Statistical Software, 14(9): 1-42p.
- Fraija- Fernández, N y Fajardo- Medina, G. 2005. Caracterización de la fauna del orden lepidoptera (Rhopalocera) en cinco diferentes localidades de los llanos orientales Colombianos. Acta Biológica Colombiana. Vol. 11 (1): 55-68.
- Franco, P, Rangel-Churio, J.O. y Lozano-C, G. 1986. Estudios ecológicos en la cordillera oriental II. Las comunidades vegetales de los alrededores de la laguna de Chingaza. Caldasia 15 (71-15):219-248.

- García- Robledo C.; Constantino L. M.; Dolores M., y Katan G. 2002. Mariposas comunes de la cordillera Central de Colombia. Programa de Colombia de Wildlife Conservation Society y los autores. Cali: Feriva. 130 p. ISBN 958-33-3190-2.
- García-Barros, E., Romo, Sarto i Monteys, V., Munguira, M.L., Balxeras, J., Vives-Moreno, A., Yela-García, J.L. 2015. Clase insecta: Orden Lepidoptera. Revista Ibero Diversidad Entomológica. 65: 1-21.
- García-Perez, J. F., Ospina-López, L. A., Villa-Navarro, F. A., y Reinoso-Flórez, G. 2007. Diversidad y distribución de mariposas Satyrinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en la cuenca del río Coello, Colombia. (Spanish). Revista de Biología Tropical, 55(2), 645–653. <https://doi.org/Article>
- García-Pérez, J.F. y Ospina-López, L.A. 2004. Lepidoptera Rhopalpceras: Diversidad y distribución en la cuenca del río Coello (Tolima-Colombia). (Trabajo de grado). Universidad del Tolima, Ibagué Tolima.
- Gentry, A. 1991. El Bosque nublado de Colombia. En: Bosques de niebla de Colombia. Pag. 4-57. Bogotá-Colombia.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species Diversity. Evolutionary Biology, 15, 5–32.
- González Zuarth, C. y Vallarino, A. 2014. Los bioindicadores ¿Una alternativa real para la protección del medio ambiente? En: González Zuarth, C., Vallarino, A., Pérez- Jiménez, J.C., Low-Pfeng, A.M (Ed.).2014. Bioindicadores Guardianes de nuestro futuro ambiental (Pág: 21–26). México: ECOSUR.
- González-Montaña, L. A. 2010. Las mariposas Satyrinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Nymphalidae) en dos sectores de la cordillera oriental de Colombia con anotaciones ecológicas. Revista Nicaragüense de Entomología 70: Suplemento 2-ISSN 1021-0296, León, Nicaragua 1-20 .
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Jhon Wiley y Sons. En: Vargas-Ríos, O. Sucesión- regeneración del páramo. 1997. Caldasia, 19: 331-325.

- Guerrero, N y Ordoñez, C. 2013. Comparación de la estructura espacial en la comunidad de mariposas diurnas en sistemas de bosque seco premontano con diferentes grados de intervención, reserva natural el charmolán (Buesaco, Nariño) (Tesis de pregrado). Universidad de Nariño, San Juan de Pasto, Colombia.
- Gutiérrez-Báez, C, Ortiz-Díaz, J.J, Flores-Guido, J.S, Zamora-Crescencio, P. 2012. Diversidad, estructura y composición de las especies leñosas de la selva mediana Subcaducifolia del Punto de Unión territorial (PUT) de Yucatán, México. *Polibotánica*, 33: 151-174.
- Halfter, G y Arellano, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*. 34: 144-154.
- Halfter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 38: 3-17.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2014. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1). Disponible en: https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harvey, C.A., Medina, A., Merlo-Sánchez, D., Vélchez, S., Hernández, B., Sáenz, J.C., Maes, J.M., Casanoves, F., Sinclair, F.L. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*. 16: 261-289.
- Hernández-C. J. y H. Sánchez P. 1992. Biomas terrestres de Colombia. En: Halfter, G. (comp.). La diversidad biológica de Iberoamérica. Vol. I. *Acta Zoológica Mexicana, Nueva Serie, Volumen Especial*. 153-173.
- Hofstede, R., Segarra, P., Mena-Vásquez, P. 2003. Los páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de los páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/Ecociencia. Quito.
- Holt, E. A. y S. W. Miller. 2011. Bioindicadores: Using organisms to measure environmental impacts. *Nature Education Knowledge* 3: Pág. 8.
- Horner-Devine, M. C.; Daily, G. C. Y Ehrlich P. R. 2003. Countryside Biogeography of Tropical Butterflies. *Conservation Biology*, 17(1):168-177.

Hsieh, T. C, Ma, K. H, y Chao, A, 2016. iNEXT online: interpolation and extrapolation (version 1.0) [Software]. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/inext>.

Huertas, B y Arias, J.J, 2007. A new butterfly species from the Colombian Andes and a review of the taxonomy of the genera *Idioneurula* Strand, 1932 and *Tamania* Pyrcz, 1995 (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa* 1652: 27–40.

Huertas, B y Arias, J.J, 2006. Estudio de las mariposas diurnas de la serranía de los Yariguíes y su conservación (Lepidoptera: Papilionoidea) (en) HUERTAS, B.C y DONEGAN, T.M. (Eds.). Proyecto Yaré: Investigación y Evaluación de las Especies Amenazadas de la Serranía de los Yariguíes, Santander Colombia. BP Conservation Programme. Colombian EBA Project Report Series 7: 44:55.

Huertas, B, 2004. Butterfly Diversity in the Serranía de los Yariguíes: Elevational Distribution, Rapid Assessment Inventories and Conservation in the Colombian Andes (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). Tesis de Maestría. Imperial College, University of London and Natural History Museum.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM). 2010. Leyenda Nacional de Coberturas de la Tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia Escala 1:100.000. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá, D. C., 72p.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM). 2014. Datos de clima homogenizados (Normal Climatológica 1981-2010).

Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt (IAvH). 2014. Informe Final Componente Coberturas De La Tierra En Los Páramos Priorizados a Escala 1:25.000 (Metodología Corine Land Cover Adaptada Para Colombia). Recuperado de: <http://repository.humboldt.org.co/bitstream/handle/20.500.11761/9580/13-13-014-093CE.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt (IAvH). 2015. Biodiversidad estado y tendencias de la Biodiversidad continental de Colombia. Cap. 6:2.
- Instituto Alexander von Humboldt. 2017. Recomendación para la delimitación, por parte del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, del Complejo de Páramos Guerrero a escala 1:25.000. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-Fondo Adaptación.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427-2439.
- Kattan, G. Franco, P. Rojas, V. y Morales, G. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Jour. Biogeogr.* 31: 1829-1839.
- Klejin D. 2003. Can establishment characteristic explain the poor colonization success of late successional grassland species on execrable land? *Restor Ecol.*; 11(2):131-138.
- Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*. 2 (2): 203-217.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography*. 30: 889-900.
- Kruess, A. y Tschardtke, T. 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology*. 16 (6): 1570-1580.
- Lamas, G, Vilorio, A. L. y Pyrcz, T. W, 2004. Subtribu Pronophilini: 206-215. Ing. Lamas (Ed.) Atlas Of neotropical Lepidoptera, Checklist: Part 4a, Hesperioidea-Papilionoidea: Pág. 439. Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville
- Lamas, G., Mielke, O.H.H. y Robbins, R.K., 1993. The Ahrenholtz technique for attracting tropical skippers (Hesperiidae). *J. Lepid. Soc.* 47(1):80-82.

- León-Rodríguez, N. 2011. El páramo de Guerrero: conflictos entre conservación y reprimarización de su economía. *Revista Geográfica de América central*. Número especial EGAL: 1-17.
- Llambí, L.D., M. Fontaine, F. Rada, B. Saugier y L. Sarmiento. 2003. Ecophysiological of dominant plant species during old-field succession in a high tropical Andean ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35:447–453.
- López-García, M. R. 2017. From primary forest to pasture: Diversity and distribution of fruitfeeding Butterflies of The Western Andes, Colombia. (Tesis de Maestría). Norges miljø-og biovitenskapelige universitet. Oslo, Noruega.
- Lozano-C, G y Schnetter, R. 1976. Estudios ecológicos en el páramo de Cruz verde, Colombia. II. Las comunidades vegetales. *Caldasia* XI (54):54-68 pp, Bogotá.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecology diversity and its measurement*. Princeton, N.J. University Press.
- Mahecha G., Ovalle, A., Camelo, D., Roza, A., y Barrero, D. 2004. Vegetación del territorio CAR. 450 especies de sus llanuras y montañas. Bogotá: Corporación autónoma regional de Cundinamarca.
- Mahecha-Jiménez, O.J, Dumar, J.C. y Pyrcz, T.W. 2011. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre las comunidades de Lepidoptera de la tribu Pronophilini a lo largo de un gradiente altitudinal en un bosque andino en Bogotá (Colombia) (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Shilap*, 39 (153): 117-126.
- Mahecha-Jiménez, O.J, Pyrcz, T.W., Realpe, E. 2010. Biogeografía de los géneros *Corades* Doubleday 1849, *Lymanopoda* Westwood 1851, *Pronophila* Doubleday 1849, *Daedalma* Hewitson 1858 y *Manerebia* Staundinger 1897 (Nymphalydae: Satyrinae: Pronophilina) en los Andes Colombianos: Áreas de endemismos y patrones de distribución (Tesis de maestría). Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
- Marín, M. A, Álvarez, C. F, Giraldo, C. E, Pyrcz, T. W, Uribe, S. I, y Vila, R. 2014. Mariposas en un bosque de niebla andino periurbano en el valle de Aburrá, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 200-208.

- Marín, C. León, O., y Jiménez, D. 2015. Marco conceptual para la identificación de la zona de transición entre el bosque altoandino y páramo. Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. DOI: <https://doi.org/529>
- Marín, C., Medina, G.F., Jiménez, D.I., Sarmiento, M.V, León, O.A., Díaz, J. E. Paiba, J.E. Protocolos metodológicos para la caracterización de las comunidades bióticas a lo largo del gradiente altitudinal bosque-Páramo. En: Sarmiento, C, y León, O. (eds).2015. Transición bosque-Páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes Colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 63-101.
- Marín, M. A., Giraldo, C., Marín, A., Álvarez, C. F., y Pyrcz, T.2015. Differences in butterfly (Nymphalidae) diversity between hillsides and hilltop forest patches in the northern Andes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 50(3): 194-203.
- Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Warren, A. D., Vargas-Fernández, I. 2004. Los lepidópteros: papilionoideos y hesperioideos, pp. 331-356. In A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez, y M. A. Briones-Salas [eds.], Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-WWF, México, D.F.
- Martínez, E, Rös, M, Bonilla, M. A, y Dirzo, R. 2015. Habitat heterogeneity affects plant and arthropod species diversity and turnover in traditional cornfields. *Plos One*, 10(7): 1-19.
- Monge-Nájera, J. 2015. ¿Existen realmente los ensamblajes ecológicos? *Revista de Biología tropical* vol. 63 (3): 575-577.
- Montero-A y Ortiz-P, M. 2012. Estados inmaduros e historia natural de algunas especies de la Subtribu Pronophilina (Nymphalidae: Satyrinae) presentes en el Páramo del Tablazo -Colombia. I. *Junea doraete doraete*. (Hewitson 1858). *Trop. Lepid. Res.* 22(1): 32-41.
- Montero-A, F y Ortiz-P, M. 2013a. Aporte al conocimiento para la conservación de las mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) en el páramo del tablazo (Cundinamarca, Colombia). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 17(2), 197-226. Recuperado de:

http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttextpid=S012330682013000200017ylng=enytlng=es

- Montero-A y Ortiz-O, M. 2013b. Estados inmaduros e historia naturales de algunas especies de la subtribu Pronophilina (Nymphalidae: Satyrinae) presentes en el páramo del Tablazo, Colombia, III. *Neopedaliodes Zipa* (Adams, 1986). *Trop. Lepid. Res*, 23(1):54-61.
- Montero-A, F. y Ortiz-P, M. 2014a. Ciclo de vida de *Corades chelonis* Hewitson y *Corades dymantis* Thieme (Nymphalidae: Satyrinae: Pronophilina) y aspectos de su biología. *Insecta Mundi*, 0345: 1-29.
- Montero-A y Ortiz-P, M. 2014b. Estados inmaduros e historia natural de algunas especies de la Subtribu Pronophilina (Nymphalidae: Satyrinae) presentes en el Páramo del Tablazo -Colombia. IV. *Lasiophila circe circe*. C. Felder and R. Felder, 1859. *Trop. Lepid. Res*. 24(1): 37-43.
- Mora- Osejo, L.E y Sturm, H. 1994. Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Tomo 1. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. En: Rodríguez et al, 2006. Ecosistemas de los Andes colombianos. Segunda edición. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. Pág. 81.
- Mora-G, R.A. 1999- Patrones de sucesión vegetal sobre depósitos de material residual en minas de gravas (Bogotá D.C). Tesis de pregrado. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Mora, B., Obando, L., Rosero, D. 2005. Una aproximación a la presencia y dinámica del componente biorgánico en el suelo de Alta Montaña del Santuario de Flora y Fauna Galeras, Nariño, Colombia. Universidad de Nariño. En: Cabrera, M. y Ramirez, W (Eds). 2014. Restauración ecológica de los páramos de Colombia. Transformación y herramientas para su conservación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogota, D.C. Colombia. Pág. 30.

- Morales, M, Otero, J, Van Der Hammen, H, Torres, A, Cadena, C, Pedraza, C, Cárdenas, L. 2007. Atlas de páramos de Colombia. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Morales-Betancourt, Juan Alejandro, Estévez-Varón, Jaime Vicente, El Páramo: ¿Ecosistema En Vía De Extinción? 2006. Revista Luna Azul- Universidad de Caldas, 22:39-51.
- Moreno, C. E, Barragán, F, Pineda, E, y Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. Revista Mexicana de Biodiversidad, 82: 1249-1261.
- Myers, N, R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature. 403: 853-858.
- Noriega, J.A. Realpe, E. y Fagua, G. 2007. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estados de alteración. Universitas scientiarum. Pontificia Universidad Javeriana Revista de la facultad de Ciencias. (Edición especial I). 12, 51-63. Disponible en: <http://www.redalyc.org/pdf/499/49912104.pdf>
- Olarte-Quíñonez, C. A, Acevedo-Rincón, A. A, Ríos-Málaver, I. C. y Carrero-Sarmiento, D. A, 2016. Diversidad de mariposas (Lepidoptera, Papilionoidea) y su relación con el paisaje de alta montaña en los Andes nororientales de Colombia. Arxius de Miscel·lània Zoològica, 14: 233–255.
- Orellana- B. 2001. Mariposas de los páramos de la Sierra Nevada y Sierra de la Culata (Cordillera de Mérida, Venezuela). VI Simposio Internacional de Desarrollo sustentable en los Andes, La estrategia Andina para el siglo XXI, 57-71.
- Orellana, A.M. y Erazo, M.C. 2002. Posible declinación poblacional de la mariposa *Papilio polyxenes americanus* Kollar (Lepidoptera: Papilionidae) en el valle intra-andino de Mérida, Venezuela. Entomotropica:17, 189-190.
- Ortiz, L. y Umba, C., 2010.- Dinámica anual de un ensamble de aves frugívoras y su relación con la dispersión de semillas: 171-192 (en) Rosero Laspirilla, L. (ed.) *Estudios ecológicos en el Parque Natural Municipal Ranchería, un aporte para su conservación*. Tunja: Uptc.

- Ospina- López L.A. y Reinoso-Flórez, G. 2009. Mariposas Diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperoidea) del jardín botánico Alejandro Von Humboldt de la Universidad del Tolima (Ibagué-Colombia). *Revista Tumbagá* (4): 135-148.
- Ospina-López, L.A. 2014. Estructura de la comunidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperoidea y Papilionoidea) en distintos tipos de hábitats en la cuenca del Río Lagunillas (Tolima - Colombia). (Tesis de Maestría). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 6-13.
- Ospina-López, L.A.; Andrade-C., M.G; Reinoso-Flórez, G. 2015. Diversidad de mariposas y su relación con el paisaje en la cuenca del río Lagunillas, Tolima, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39: 455-47.
- Pereira-Santos, J, Marini-Filho, O. J, Freitas, A. V. L. y Uehara-Prado, M, 2016. Monitoramento de Borboletas: o Papel de um Indicador Biológico na Gestão de Unidades de Conservação. *Biodiversidade Brasileira*, 6(1): 87-99.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- Pickett, S.T.A y White, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Pozo, C., Martinez, A-L., Salas-Suárez, N., Trujano-ortega, M., Llorente-Bousquets, J. 2014. Mariposas diurnas: Bioindicadoras de eventos actuales e históricos. En: González Zuarth, C., Vallarino, A., Pérez- Jiménez, J.C., Low-Pfeng, A.M (Ed.). 2014. *Bioindicadores Guardianes de nuestro futuro ambiental*: 327-340.
- Prieto, A.V. y Constantino, L.M. 1996. Abundancia, distribución y diversidad de mariposas (Lep. Rophaloceras) en el Rio Tatabro, Buenaventura (Valle-Colombia) *Boletín del museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 4: 11-18.
- Prieto, C. 2003. Satirínos (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae) del Parque Nacional Natural Munchique. *Diversidad de especies y distribución altitudinal*. *Revista Colombiana de Entomología*. 29 (2): 203- 210.

- Prieto, C y Dahners, H. W. 2006. Sección morfología, Comportamiento, Ecología, Evolución y sistemática de Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae) del cerro San Antonio: Dinámica de la riqueza y comportamiento de "Hilltopping". Revista Colombiana de Entomología; Bogotá Tomo 32, N.º 2: 179-190.
- Prieto, C. y Dahners, H.W. 2009. Resource Utilization and Environmental and Spatio-Temporal Overlap of a Hilltopping Lycaenid Butterfly Community In The Colombian Andes. Journal of Insect Science. 9 (16), 1-12.
- Prieto, C. 2011. The genus *Micandra* Staudinger (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae) in Colombia, with the description of a new species from the Sierra Nevada de Santa Marta. Zootaxa, 3040: 55-68.
- Prieto, C., y Vargas-Zapata, M. A. 2016. Elfin butterflies of the genus *Rhamma* Johnson (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclinae): A review of the Colombian species. Zootaxa, 4093(3): 323-342.
- Pielow, E. C. 1967. The use of information theory in the study of the diversity of biological populations. En: Proc. First Berkeley Symp. Math. Stat. Prob. S.!, 4: 167-177.
- Pulido-B, H. y Andrade-C, M. G. 2009. Las mariposas de la Serranía del Perijá. Separata de libro En: Colombia, Diversidad Biótica VIII Media y baja montaña de la Serranía de Perijá. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Pulido-B, H.W., Pinales, D.A., Gil, P.A., Torres, L.M. 2010. Catálogo ilustrado de las mariposas de la Reserva de la Sociedad Civil Rogitama Biodiversidad, Arcabuco, Boyacá-Colombia. Tunja, Colombia: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia-Corporación autónoma Regional de Boyacá.
- Pyrcz, T.W y Wojtusiak, J. 2002. The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae: Satyrinae) along and elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. Global Ecol. biogeogr, 11: 211-221.

- Pyrz T.W, Willmott K.R, Hall J.P.W, Viloría Á.L. 2006. A review of the genus *Manerebia* Staudigner (Lepidoptera: Nymphalida: Satyrinae) in the northern Andes. *J Res Lepid* 39:37–79.
- Pyrz, T, y Viloría, A. 2007. Erebiine and Pronophilina Butterflies of the Serranía del Tama, Venezuela-Colombia Border (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Tropical Lepidoptera*, 15(1-2): 18-52.
- Pyrz, T. W., Rodríguez, G., Mariposas de la tribu Pronophilini en la Cordillera Occidental de los Andes de Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). 2007. *SHILAP Revista de Lepidopterología*. 35 (140): 455-489. Disponible en: <<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45514006>> ISSN 0300-5267
- Pyrz, Tomasz W, Wojtusiak, Janusz, y Garlacz, Rafaa. 2009. Diversity and distribution patterns of Pronophilina butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) along an altitudinal transect in north-western Ecuador. *Neotropical Entomology*, 38(6): 716-726.
- Pyrz, T. W., Viloría, A. L., Lamas, G., Boyer, P., La fauna de mariposas de la subfamilia Satyrinae del macizo del Ampay (Perú): diversidad, endemismo y conservación (Lepidoptera: Nymphalidae). 2011. *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 39: 205- 232. Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45521389008>> ISSN 0300-5267.
- Pyrz, T. W., y Garlacz, R. 2012. The presence-absence situation and its impact on the assemblage structure and interspecific relations of Pronophilina butterflies in the Venezuelan Andes (Lepidoptera: Nymphalidae). *Neotropical Entomology*, 41: 186-195.
- Pyrz T.W., Clavijo A, Uribe S, Marín M.A, Álvarez, C.F., Zubek A. 2016. Páramo de Belmira as an important centre of endemism in the northern Colombian Andes: new evidence from Pronophilina butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae, Satyrini). *Zootaxa* in press.
- Pyrz, T.W., Lorenc-Brudecka, J., Zubek, A., Boyer, P, Gabaldon, M.C y Mavarez, J. 2017. Taxonomy, phylogeny and distribution of the genus *Steromapedaliodes* sensu novo in the Cordillera de Mérida, Venezuela (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae: Satyrini). *Artropod Systematics and Phylogenetic*, 75(2): 195–243.

- Ramírez, Alonso; Gutiérrez-Fonseca, Pablo E. 2016. Sobre ensamblajes ecológicos - respuesta a Monge Nájera. *Revista de Biología Tropical*, vol. 64, (2): 817-819.
- Ramsay, P. M. 2001. The ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border. Recuperado de: http://www.researchgate.net/publication/256086811_The_ecology_of_Volcn_Chiles_high-altitude_ecosystems_on_the_Ecuador-Colombia_border
- Rangel-Churio, J.O. y Lozano-Contreras, G. 1986. Un perfil de vegetación entre la plata (Huila) y el volcán Puracé. *Caldasia*, 14(68-70), Pág. 53-547.
- Rangel-Churio J.O. y Sturm, H. 1985. *Ecología de los páramos Andinos: Una visión preliminar integrada*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad nacional.
- Rangel-Churio, J. O y Velásquez, A. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. En *Diversidad Biótica II* Pág. 62-79.
- Rangel-Churio, J.O, Lowy-C, P. D, Aguilar-P, M. 1997. Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. Aproximación inicial. 383-402 pp. En: Rangel-Ch, J.O., P. Lowy-C, M. Aguilar-P. (eds.), *Diversidad Biótica II. Tipos de Vegetación en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Instituto de hidrología, Meteorología y estudios Ambientales (IDEAM)-Ministerio del Medio Ambiente, Comité de Investigaciones y Desarrollo Científico-CINDEC. U.N, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, D.C. Pág. 436.
- Rangel-Churio, J.O. 2000. *Colombia: Diversidad Biótica III. La región de Vida paramuna*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales e Instituto Alexander Von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia. Pág. 902.
- Rangel-Churio, J.O. 2001. Elementos para una biogeografía de los ambientes de la alta montaña de américa latina con especial referencia al norte de los Andes. Llorente-Bousquets, J. y Morrone, J.J.(Eds). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. En: Pág. 49-51. México, D.F. Facultad de Ciencias, UNAM.

- Rangel-Churio, J.O. 2018. Colombia: Diversidad Biótica XVI. Patrones de riqueza y diversidad de las plantas con flores en el bioma del páramo. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales e Instituto Alexander Von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia. Pág. 902.
- Richter, M. 2008. Tropical mountain forests – distribution and general features. *The Tropical Mountain Forest. Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*, (June), 2:7-24.
- Ríos-Málaver, I. C, 2007. Riqueza de especies de mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) de la quebrada “El Águila” cordillera ce (Manizales, Colombia). *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural, Universidad de Caldas*, 11: 272–291.
- Rivera, S. 1992. Neusa 9000 años de presencia humana en el páramo. FIAN, Banco de la República. Bogotá. En: Cubillo-González, A. 2011. El proceso de transformación del páramo de guerrero por sistemas de ganadería bovina (1960-2010), con énfasis en políticas públicas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C.
- Rivera, D y Rodríguez, C. 2011. Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Pág. 68.
- Robbins, R. K., y Busby, R. C. 2008. Phylogeny, taxonomy, and sympatry of *Timaeta* (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini): An Andean montane forest endemic. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 151(2), 205–233. <https://doi.org/10.1163/22119434-900000265>
- Robbins, R.K y Opler, P.A. 1997. Butterfly diversity and a preliminary comparison with bird and mammal diversity. In: Olarte-Quiñonez, C. A, Acevedo-Rincón, A. A, Ríos-Málaver, I. C. y Carrero-Sarmiento, D. A, 2016. Diversidad de mariposas (Lepidoptera, Papilionoidea) y su relación con el paisaje de alta montaña en los Andes nororientales de Colombia. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 14: 233–255.

- Rodríguez N, Armenteras D, Morales M. y Romero M. 2006. Ecosistemas de los Andes colombianos. Segunda edición. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Rodríguez, F, Cárdenas, L, Calle, J, Jiménez, A, Vargas, D, Umanquinga, A, Navarrete, H. 2016. Sistema informático basado en estándares Darwin core para presentar la información de las colecciones de historia natural: distribución geográfica de especies y jerarquización sistemática de especímenes del Herbario QCA procedentes de la Reserva Ecológica Antisana.
- Rodríguez, G., 2016. Descripción de dos nuevas subespecies de *Catasticta* (Lepidoptera: Pieridae) para Colombia, Sudamérica. Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas, 20 (1): 196-203.DOI: 10.17151/bccm.2016.20.1.14
- Rudas, A. 2001. Captura y manejo de datos para los levantamientos de vegetación. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Salazar, J.A. y Vélez, J. 1991. Mariposas de Colombia. Primera Edición. Bogotá. Villegas Editores. 167.
- Sarmiento, C, C. Cadena, M. Sarmiento, J. Zapata y O. León. 2013. Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: Actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia. Pág. 46.
- Sarmiento, C, y León, O. (eds).2015. Transición bosque-Páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes Colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sauberer, N, Zulka, K.P., Abensperg-Traun, M, Berg, H, Bieringer, G, Milasowszky, N, Moser, D, Plutzer, C, Pollheimer, M, Storch, C, Tröstl, R. Zechmeister, H. y Grabherr, G. 2004. Surrogate taxa for biodiversity in agricultural landscapes of Eastern Austria. Biological Conservation, 117:181-190.

- Sorto, R. y Sermeño-Chicas, J. M. 2009. Introducción a la historia natural de las mariposas diurnas (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea) del parque nacional Walter Thilo Deininger de el salvador. Editorial universitaria, San Salvador, El Salvador.
- Silva-Brandão, K.L. y Freitas, A.V.L. 2011. Capítulo 8. Interacciones entre mariposas y plantas. En: Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma abordagem ecológico-evolutiva. Del-Claro, K. y TorezanSilingardi H.M. (eds). Technical Books Editora, Rio de Janeiro. 171-180.
- Sturm, H. y Rangel-Churio. J.O. 1985. Ecología de los páramos Andinos: Una visión preliminar integrada. Biblioteca J.J.Triana 9:Pág. 292. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Ter Braak C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167–1179.
- Tobar, D. 2004. Efecto de hábitat sobre la comunidad de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado del norte de Costa Rica. Tesis de Maestría. Instituto CATIE, Turrialba, Costa Rica. 138 p.
- Tobar-L, D, Rangel-Ch., J. O. Andrade-C, M.G. 2001. Las cargas polínicas en las mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) de la parte alta de la cuenca del río Roble- Quindío, Colombia. *Caldasia*, 23 (2): 549-557.
- Triviño, P, Ávila-Rodríguez, L, Quenet, G, Catel,F, Parra-Sánchez, E.A. 2013. Abundancia de imagos de *Lymanopoda Schmidtii* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) en un gradiente de disturbio. *Sociedad Mexicana de entomología*, 12 (1): 761-766.
- Triviño, P. 2017. El Género *Lymanopoda* (Lepidoptera: Nymphalidae) En Ecosistemas De Páramo De Colombia: Un Modelo Para La Formulación De Áreas De Importancia Para La Conservación De Las Mariposas (Aicmas). (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Uehara-Prado, M., Brown, K., y Freitas, A. V. L. 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 43-54.

- Van der Hammen, T y González, E. 1963. Historia del clima y vegetación del Pleistoceno superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín geológico*, 11 (1-3): 189-266.
- Van der Hammen, T y Cleef, A.M. 1986. Development of the High Andean Páramo Flora and vegetation. En: Vuilleumier F, Monasterio, M (Editores). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford: Oxford University Press, 153-201.
- Van der Hammen, T. 1998. Páramos. En: Chaves, E.M. y N. Arango (Eds). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997-Colombia. Tomo I. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. PNUMA. Ministerio del Medio ambiente. Bogotá.Colombia.
- Van der Hammen, T. 1998. Plan ambiental de la Cuenca Alta del Río Bogotá. Análisis de la problemática y soluciones recomendadas. Corporación autónoma Regional de Cundinamarca, CAR.
- Van der Hammen, T, Pabón, J. D, Gutierrez, H, Alarcón J.C. 2002. El cambio global y los ecosistemas de Alta montaña de Colombia. En: Castaño, C (Ed.). Páramos y ecosistemas altoandinos de Colombia en condición HotSpot y Global climatic Tensor. Ministerio del Medio ambiente, Ideam. PNUD. 163-211 p. Bogotá, Colombia.
- Van Der Hammen, T. y Andrade, G, 2003. Estructura Ecológica Principal de Colombia (Primera Aproximación): Pág. 74. Ministerio De Ambiente e Ideam, Bogotá.
- Van der Hammen, T. y J. Otero-García. 2007. Los páramos: archipiélagos terrestres en el norte de los Andes. Cap. 2, Pág. 25-31.
- Van Nieukerken, E.J., Kaila, L., Kitching, I.J., Kristensen, N.P., Lees, D.C., Minet, J., Mitter, C., Mutanen, M., Regier, J.C., Simonsen, T.J., Wahlberg, N., Yen, S.-H., Zahir, R., Adamski, D., Baixeras, J., Bartsch, D., Bengtsson, B.Å., Brown, J.W., Bucheli, S.R., Davis, D.R., De Prins, J., De Prins, W., Epstein, M.E., Gentili-Poole, P., Gielis, C., Hättenschwiler, P., Hausmann, A., Holloway, J.D., Kallies, A., Karsholt, O., Kawahara, A.Y., Koster, J.C., Kozlov, M.V., Lafontaine, J.D., Lamas, G., Landry, J.-F., Lee, S., Nuss, M., Park, K.-T., Penz, C., Rota, J., Schintlmeister, A., Schmidt, B.C., Sohn, J.-C., Solis, M.A., Tarmann, G.M., Warren, A.D., Weller, S., Yakovlev, R.V.,

- Zolotuhin, V.V. y Zwick, A. 2011. En Z.-Q. Zhang (ed.), *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Pág. 217.
- Vargas, F., Llorente, J y Martínez, A. 1999. Distribución de los Papilionoidea (Lep: Rhop.) de la sierra de Manathlán (260-1650 m) en los estados de Jalisco y Colima. *Publicaciones especiales del Museo de Zoología* (11). UNAM. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.
- Vargas-R, J. O y Zuluaga, S. 1985. La Vegetación del páramo de Monserrate. En: H. Sturm y J.O. Rangel-Churio (Ed.) *Ecología de los páramos Andinos: Una visión preliminar integrada*. Bogotá, D.C. Colombia: Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia
- Vélez, A, 2006. Ciclo de vida de la mariposa de “Marcas metálicas” *Mesosemia mevania* (Lepidoptera: Riodinidae) en el parque ecológico Piedras Blancas, Colombia. (Tesis de pregrado). Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- Vélez-Estrada, J y Ríos-Málaver, I.C. 2018. Colombia, país de Mariposas. Bogotá D.C: Villegas editores.
- Viloria, A.L. y Camacho, J. 1999. Three new pronophilina butterflies from the serrania del Turimiquire, Eastern Venezuela, and type designation for *Corades Enyo Entyo* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Fragmenta entomológica*, Roma, 31 (1): 173-188.
- Viloria, A.L. 2007. The pronophilina: Synopsis of their biology and systematics (Lepidoptera: Nymphalidae: satyrinae). *Tropical Lepidoptera*, 15 (1-2): 1-17.
- Viloria, A. L. 2008. Mariposa blanca del páramo, *Lymanopoda paramera*. En: Libro Rojo de la Fauna Venezolana: Pág. 227. (J. P. Rodríguez y F. Rojas-Suárez, Eds.). Provita y Shell Venezuela, S.A, Caracas, Venezuela.
- Viloria, A.L, Miller, L.D, Miller, J. Y., Pyrcz, T.W. Reassessment of *Parapedaliodes* Forster and *Neopedaliodes* Viloria, L.D. Miller y J.Y. Miller, with descriptions of new taxa (Nymphalidae: Satyrinae). 2008. *Bulletin of the Allyn Museum, The McGuire center for Lepidoptera and Biodiversity Florida Museum of Natural History, University of Florida*. (151): 2-35. ISSN-0097-3211.

- Viloria, A.L, Pycrz, T.W, Orellana, A. 2010. A survey of the Neotropical montane butterflies of the subtribe Pronophilina (Lepidoptera, Nymphalidae) in the Venezuelan cordillera de la costa. *Zootaxa* 41:1–41.
- Walter, H. 1977. Zonas de vegetación y clima. Breve exposición desde el punto de vista causal y global. Ed. Omega, S. A. Barcelona, España. 245.
- Walter, H. 1985. Vegetation of the Earth and ecological systems of the geobiosphere. Tercera edición. Springer–Verlag, New York.
- Warren, A. D., Davis, K. J., Stageland, E. M., Pelham, J. P., y Grishin N. V. 2017. Illustrated List of American Butterflies. Recuperado de: <http://www.butterfliesofamerica.com/>
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T y Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366. doi: <http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056><http://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities *Science, New Series*, 147 (3655): 250-260.
- Wilkinson, L. 2005. *The Grammar of Graphics*. 2nd edition. Springer-Verlag, New York
- Willmott, K. y Mallet, J. 2004. Correlations between adult mimicry and larval host plants in Ithomiine butterflies. *Proceedings of the Royal Society B.* 271 (Suppl.): 266-269.
- Willmot, K. y Freitas, A V L.2006. Higher-level phylogeny of the Ithomiinae Lepidoptera: Nymphalidae: Classification, patterns of larval hostplant colonization and diversification. *Cladistic*, 22: 297-368

ANEXOS

Anexo 1. Lista de las especies de mariposas registradas en las diferentes coberturas vegetales encontradas en el ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.

Especies	Matorral	Bosque	Pastizal
Hesperiidae			
Hesperiinae			
<i>Poanes azin</i> (Godman, 1900)			X
Heteropterinae			
<i>Ancyloxypha melanoneura</i> C. Felder y R. Felder, 1867	X		X
<i>Dalla agathocles</i> (C. Felder y R. Felder, 1867)	X	X	X
<i>Dalla caenides</i> (Hewitson, 1868)	X		X
Lycaenidae			
Polyommatainae			
<i>Hemiargus hanno bogotana</i> Draudt, 1921	X		X
Theclinae			
<i>Rhamma comstocki</i> K. Johnson, 1992	X		
<i>Rhamma anosma</i> (Draudt, 1919)	x		
Nymphalidae			
Heliconinae			
<i>Dione glycera</i> (C. Felder y R. Felder, 1861)	X	X	X
Nymphalinae			
<i>Vanessa braziliensis</i> (Moore, 1883)	X		X

<i>Vanessa virginiensis</i> (Drury, 1773)	X		X
Satyrinae			
<i>Altopedaliodes cocytia</i> (C. Felder y R. Felder, 1867)	X	X	
<i>Altopedaliodes nebris</i> (Thieme, 1905)	X		
<i>Altopedaliodes</i> sp Foster, 1964	X		
<i>Corades chelonis</i> Hewitson, 1863	X	X	
<i>Corades dymantis</i> Thieme, 1907	X		X
<i>Daedalma drusilla</i> Hewitson, 1858		X	
<i>Eretris apuleja bogotana</i> E. Krüger, 1924		X	
<i>Junea doraete</i> (Hewitson, 1858)		X	
<i>Lasiophila circe</i> C. Felder y R. Felder, 1859	X	X	X
<i>Manerebia levana</i> (Godman, 1905)			X
<i>Neopedaliodes zipa</i> (Adams, 1986)	X	X	X
<i>Pedaliodes</i> sp A. Butler, 1867	X	X	
<i>Pedaliodes</i> nr. <i>guicana</i> Adams, 1986	X	X	
<i>Pedaliodes</i> cf. <i>pollonia</i> Adams, 1986	X		
<i>Pedaliodes phaea</i> (Hewitson, 1862)		X	
<i>Pedaliodes phaeina</i> Staudinger, 1897	X	X	
<i>Pedaliodes polla</i> Thieme, 1905		X	X
<i>Pedaliodes polusca</i> (Hewitson, 1862)	X	X	X
<i>Steremnia pronophila</i> (C. Felder y R. Felder, 1867)	X	X	X
Pieridae			
Coliadinae			
<i>Colias dimera</i> E. Doubleday, 1847	X	X	X
Pierinae			
<i>Catasticta semiramis</i> (Lucas, 1852)		X	
<i>Leptophobia eleone</i> (E. Doubleday, 1847)	X	X	X
<i>Tatochila xanthodice</i> (Lucas, 1852)	X	X	X

Anexo 2. Lista de las especies de plantas registradas en los levantamientos vegetales realizados en las diferentes coberturas vegetales encontradas en el ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de páramos de Guerrero.

Especies	Matorral	Bosque	Pastizal
Adoxaceae			
<i>Viburnum tinoides</i>		X	
Apiaceae			
<i>Hydrocotyle mexicana</i> (cf.)		X	
Aquifoliaceae			
<i>Ilex kunthiana</i>		X	
Araliaceae			
<i>Schefflera bogotensis</i>	X	X	
Aspleniaceae			
<i>Asplenium serra</i> (cf.)		X	
Asteraceae			
<i>Bidens pilosa</i>		X	
<i>Piofontia alveolata</i> (cf.)		X	
<i>Piofontia romasrinifolia</i> (cf.)	X	X	
<i>Espeletiopsis corymbosa</i>	X		
<i>Hypochaeris radicata</i>		X	X
<i>Pentacalia</i> sp.		X	
<i>Scrobicaria ilicifolia</i>	X		
Bromeliaceae			
<i>Puya nitida</i> (cf.)	X		
<i>Tilandsia complanata</i>		X	
Caryophyllaceae			

<i>Spergula arvensis</i>		X
Clusiaceae		
<i>Clusia alata</i> (cf.)		X
<i>Tovomita chachapoyasensis</i> (cf.)		X
Cunoniaceae		
<i>Weinmannia balbisiana</i> (cf.)		X
<i>Weinmannia fagaroides</i> (cf.)		X
<i>Weinmannia tomentosa</i> (cf.)	X	X
Dicranaceae		
<i>Campylopus</i> sp		X
Dryopteridaceae		
<i>Elaphoglossum</i> sp1		X
<i>Elaphoglossum</i> sp2		X
Elaeocarpaceae		
<i>Vallea stipularis</i>		X
Ericaceae		
<i>Cavendishia nitida</i>		X
<i>Disterigma cuspidatum</i>		X
<i>Gaultheria anastomosans</i>	X	X
<i>Gaultheria rigida</i>	X	X
<i>Gaylussacia buxifolia</i>	X	
<i>Macleania rupestris</i>	X	X
<i>Pernettya prostata</i>	X	
<i>Vaccinium floribundum</i>	X	
Eriocaulaceae		
<i>Paepalanthus alpinus</i>	X	
Fabaceae		
<i>Trifolium pratense</i>		X
<i>Trifolium repens</i>		X

Geraniaceae		
<i>Geranium santanderiense</i>	X	
Hymenophyllaceae		
<i>Hymenophyllum</i> sp 1.		X
Hypericaceae		
<i>Hypericum gleasonii</i> (cf.)	X	
<i>Hypericum mexicanum</i> (cf.)	X	
<i>Hypericum strictum</i> (cf.)		X
Hypnaceae		
<i>Hypnaceae</i> sp.		X
Loranthaceae		
<i>Gaiadendron punctatum</i>	X	X
Melastomataceae		
<i>Brachyotum strigosum</i>	X	
<i>Bucquetia glutinosa</i>	X	
<i>Castratella piloselloides</i>	X	
<i>Miconia cundinamarcensis</i> (cf.)		X
<i>Miconia elaeoides</i> (cf.)		X
<i>Miconia ligustrina</i>	X	X
<i>Monochaetum myrtoideum</i> (cf.)		X
Mirtaceae		
<i>Ugni myricoides</i>		X
Orchidaceae		
<i>Epidendrum chioneum</i>	X	
Oxalidaceae		
<i>Oxalis phaeotricha</i> (cf.)		X
Plagiochilaceae		
<i>Plagiochila</i> sp.		X
Plantaginaceae		

<i>Digitalis purpurea</i>		X	X
Poaceae			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>			X
<i>Calamagrostis efussa</i> (cf.)	X		
<i>Chusquea scandens</i> (cf.)	X	X	
<i>Chusquea tesellata</i>	X		
<i>Holcus lanatus</i>		X	X
Polygonaceae			
<i>Muehlenbeckia tamnifolia</i>		X	
<i>Rumex acetosella</i>		X	X
<i>Rumex crispus</i>			X
Polypodiaceae			
<i>Polypodiaceae</i> sp.		X	
<i>Serpocaulon</i> sp.		X	
Primulaceae			
<i>Geissanthus andinus</i>		X	
<i>Myrsine dependens</i>		X	
<i>Myrsine latifolia</i>		X	
Pteridaceae			
<i>Jamesonia imbricata</i> (cf.)	X		
Rosaceae			
<i>Acaena cylindristachya</i>	X		
<i>Hesperomeles goudotiana</i>	X	X	
<i>Rubus robustus</i>		X	
Rubiaceae			
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	X		
Solanaceae			
<i>Solanum tuberosum</i>			X
Winteraceae			

<i>Drymis granadensis</i>	X
---------------------------	---

Anexo 3. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato herbáceo registradas en la cobertura de Pastizal.

Parcela	Morfoespecie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Pastizal 1	<i>Spergula arvensis</i>	7,41	0,8	8,21
	<i>Digitalis purpurea</i>	3,70	1	4,70
	<i>Holcus lanatus</i>	18,52	86,6	105,12
	<i>Hypochaeris radicata</i>	18,52	3,2	21,72
	<i>Rumex acetosella</i>	14,81	14,0	28,81
	<i>Rumex crispus</i>	14,81	8,2	23,01
	<i>Trifolium repens</i>	14,81	41,0	55,81
	<i>Trifolium pratense</i>	3,70	2,0	5,70
	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	3,70	0,2	3,90
Pastizal 2	<i>Spergula arvensis</i>	19,05	35	54,05
	<i>Holcus Lanatus</i>	23,81	93	116,81
	<i>Hypochaeris radicata</i>	9,52	2,3	11,82
	<i>Rumex acetosella</i>	9,52	20	29,52
	<i>Solanum tuberosum</i>	14,29	93	107,29
	<i>Trifolium repens</i>	4,76	93	97,76
	<i>Rumex crispus</i>	14,29	93	107,29
	<i>Digitalis purpurea</i>	4,76	93	97,76
Pastizal 3	<i>Holcus Lanatus</i>	31,25	94	125
	<i>Hypochaeris radicata</i>	25	31	56
	<i>Rumex acetosella</i>	12,5	7	20

<i>Trifolium repens</i>	25	40	65
<i>Rumex crispus</i>	6,25	5	11

Anexo 4. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato herbáceo registradas en la cobertura de Matorral y Bosque mediante la metodología de subparcelas.

Parcela	Morfoespecie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Matorral 1	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	5,7	1,0	6,7
	<i>Brachyotum strigosum</i>	11,4	6,4	17,8
	<i>Bucquetia glutinosa</i>	5,7	1,0	6,7
	<i>Calamagrostis efussa</i> (cf.)	5,7	20,0	25,7
	<i>Chusquea tesellata</i>	5,7	0,8	6,5
	<i>Espeletiopsis corymbosa</i>	2,9	3,0	5,9
	<i>Gaiadendron punctatum</i>	5,7	9,6	15,3
	<i>Gaultheria anastomosans</i>	2,9	8,0	10,9
	<i>Gaultheria rigida</i>	8,6	8,0	16,6
	<i>Gaylussacia buxifolia</i>	8,6	22,4	31,0
	<i>Hypericum mexicanum</i> (cf.)	8,6	6,0	14,6
	<i>Jamesonia imbricata</i> (cf.)	2,9	0,8	3,7
	<i>Miconia ligustrina</i>	2,9	0,6	3,5
	<i>Paepalanthus alpinus</i>	11,4	4,6	16,0
	<i>Pernettya prostata</i>	2,9	18,0	20,9
	<i>Puya nitida</i> (cf.)	2,9	1,0	3,9
<i>Scrobicaria ilicifolia</i>	2,9	0,8	3,7	
<i>Vaccinium floribundum</i>	2,9	13,0	15,9	
Matorral 2	<i>Acaena cylindristachya</i>	2,5	5,0	7,5
	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	2,5	0,4	2,9

Parcela	Morfoespecie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
	<i>Brachyotum strigosum</i>	2,5	0,6	3,1
	<i>Bucquetia glutinosa</i>	2,5	0,2	2,7
	<i>Calamagrostis efussa</i> (cf.)	10,0	31,0	41,0
	<i>Castratella piloselloides</i>	5,0	13,0	18,0
	<i>Chusquea scandens</i> (cf.)	2,5	0,4	2,9
	<i>Epidendrum chioneum</i>	5,0	0,6	5,6
	<i>Espeletiopsis corymbosa</i>	10,0	2,0	12,0
	<i>Gaylussacia buxifolia</i>	5,0	1,0	6,0
	<i>Geranium santanderiense</i>	5,0	6,0	11,0
	<i>Hesperomeles goudotiana</i>	7,5	2,4	9,9
	<i>Hypericum mexicanum</i> (cf.)	5,0	7,2	12,2
	<i>Miconia ligustrina</i>	7,5	2,6	10,1
	<i>Paepalanthus alpinus</i>	10,0	22,0	32,0
	<i>Pernettya prostata</i>	5,0	2,4	7,4
	<i>Puya nítida</i> (cf.)	5,0	2,2	7,2
	<i>Scrobicaria ilicifolia</i>	5,0	0,8	5,8
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	2,5	2,0	4,5
Matorral 3	<i>Arcytophyllum nitidum</i>	11,1	1,6	12,7
	<i>Bucquetia glutinosa</i>	11,1	2,0	13,1
	<i>Calamagrostis efussa</i> (cf.)	18,5	17,2	35,7
	<i>Epidendrum chioneum</i>	11,1	2,8	13,9
	<i>Espeletiopsis corymbosa</i>	7,4	6,0	13,4
	<i>Geranium santanderiense</i>	7,4	1,2	8,6
	<i>Paepalanthus alpinus</i>	7,4	0,6	8,0
	<i>Pernettya prostata</i>	14,8	24,0	38,8

Parcela	Morfoespecie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Bosque 1	<i>Puya nítida</i> (cf.)	11,1	15,0	26,1
	<i>Asplenium serra</i> (cf.)	3,4	1,0	4,4
	<i>Clusia alata</i> (cf.)	51,7	0,4	52,1
	<i>Elaphoglossum</i> sp1	6,9	20,0	26,9
	<i>Elaphoglossum</i> sp2	3,4	10,0	13,4
	<i>Hypnaceae</i> sp	6,9	21,0	27,9
	<i>Ilex kunthiana</i>	3,4	0,6	4,0
	<i>Serpocaulon</i> <i>eleutherophlebium</i>	3,4	0,4	3,8
	<i>Schefflera bogotensis</i>	3,4	0,6	4,0
	<i>Serpocaulon</i>	3,4	0,2	3,6
	<i>Ugni myricoides</i>	3,4	0,8	4,2
	<i>Viburnum tinoides</i>	10,3	0,6	10,9
	Bosque 2	<i>Bidens pilosa</i>	1,2	
<i>Digitalis purpurea</i>		6,0	0,2	6,2
<i>Piofontia alveolata</i> (cf.)		3,6	0,2	3,8
<i>Gaiadendron punctatum</i>		10,7	3,8	14,5
<i>Gaultheria anastomosans</i>		1,2	0,2	1,4
<i>Hesperomeles goudotiana</i>		4,8	1,0	5,8
<i>Holcus lanatus</i>		4,8	62,0	66,8
<i>Hypericum strictum</i> (cf.)		1,2	0,2	1,4
<i>Hypochaeris radicata</i>		1,2	0,4	1,6
<i>Macleania rupestris</i>		7,1	0,6	7,7
<i>Miconia ligustrina</i>		6,0	2,4	8,4
<i>Miconia cundinamarcensis</i> (cf.)		9,5	4,4	13,9

Parcela	Morfoespecie	Frecuencia relativa	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
	<i>Monochaetum myrtodeum</i> (cf.)	4,8	1,0	5,8
	<i>Pentacalia</i> sp.	4,8	0,2	5,0
	<i>Rumex acetosella</i>	2,4	17,0	19,4
	<i>Hydrocotyle mexicanum</i> (cf.)	2,4	10,0	12,4
	<i>Rubus</i> sp.	2,4	0,2	2,6
	<i>Schefflera bogotensis</i>	1,2	0,6	1,8
	<i>Vallea stipularis</i>	3,6	1,2	4,8
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	21,4	15,0	36,4
Bosque 3	<i>Chusquea scandens</i> (cf.)	6,7	4,0	10,7
	<i>Elaphoglossum</i> sp1	13,3	1,0	14,3
	<i>Elaphoglossum</i> sp2	6,7	0,4	7,1
	<i>Hymenolphyllum</i> sp1	6,7	0,2	6,9
	<i>Muehlenbeckia tamnifolia</i>	6,7	0,8	7,5
	<i>Myrsine latifolia</i>	26,7	0,4	27,1
	<i>Oxalis phaeotricha</i> (cf.)	6,7	1,0	7,7
	<i>Plagiochila</i> sp.	6,7	0,4	7,1
	<i>Tilandsia complanata</i>	6,7	0,4	7,1
	<i>Viburnum tinoides</i>	13,3	0,8	14,1

Anexo 5. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato leñoso registradas en la cobertura de Matorral.

Parcela	Especie	Densidad Relativa	Área Basal	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Matorral 1	<i>Piofontia rosmarinifolia</i> (cf.)	2,86	37,92	2,01	17,36
	<i>Gaiadendron punctatum</i>	68,57	14,90	55,76	174,33
	<i>Gaultheria rigida</i>	22,86	18,96	41,62	76,98
	<i>Macleania rupestris</i>	2,86	14,90	0,32	15,68
	<i>Schefflera bogotensis</i>	2,86	13,87	0,29	15,64
Matorral 2	<i>Hesperomeles goudotiana</i>	16,67	0,01	1,45	34,78
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	33,33	46,02	32,87	99,54
	<i>Macleania rupestris</i>	16,67	3,65	24,46	57,79
	<i>Miconia ligustrina</i>	16,67	43,42	1,46	34,79
	<i>Piofontia rosmarinifolia</i> (cf.)	16,67	6,95	39,75	73,09
Matorral 3	<i>Weinmannia tomentosa</i>	25,00	0,48	2,20	52,20
	<i>Piofontia rosmarinifolia</i> (cf.)	37,50	12,56	13,72	76,22
	<i>Miconia ligustrina</i>	25,00	17,43	12,09	74,59
	<i>Macleania rupestris</i>	12,50	69,53	72,00	97,00

Anexo 6. Valores de área basal e Índice valor de importancia (IVI) para las plantas pertenecientes al estrato leñoso registradas en la cobertura de bosque.

Parcela	Especie	Densidad Relativa	Área Basal	Dominancia Relativa (Cobertura)	IVI (Cobertura)
Bosque 1	<i>Weinmannia tomentosa</i>	9,30	9,67	12,60	35,54
	<i>Cavendishia nitida</i>	38,37	8,96	13,56	70,11
	<i>Geissanthus andinus</i>	16,28	9,31	13,34	47,80
	<i>Viburnum tinoides</i>	2,33	16,70	10,73	17,60
	<i>Gaultheria rigida</i>	5,81	25,48	7,68	27,13
	<i>clusia alata</i> (cf.)	16,28	10,54	14,97	44,88
	<i>Macleania rupestris</i>	11,63	19,36	27,13	56,94
Bosque 2	<i>Weinmannia tomentosa</i>	32,14	18,69	3,92	56,06
	<i>Miconia cundinamarcensis</i> (cf.)	7,14	26,61	4,54	16,68
	<i>Miconia elaeoides</i> (cf.)	7,14	26,61	3,15	20,29
	<i>Miconia ligustrina</i>	10,71	2,75	6,03	26,74
	<i>Monochaetum myrtodeum</i> (cf.)	10,71	10,70	5,46	31,17
	<i>Piofontia romasrinifolia</i> (cf.)	7,14	11,21	8,38	25,52
	<i>Macleania rupestris</i>	3,57	3,36	0,62	9,19
	<i>Hesperomeles goudotiana</i>	3,57	0,01	20,06	28,63
	<i>Pentacalia sp</i>	3,57	0,02	7,69	16,26
	<i>Piofontia alveolata</i> (cf.)	14,29	0,27	40,12	69,41

Bosque 3	<i>Cavendishia nitida</i>	4,55	1,03	12,18	23,62
	<i>Geissanthus andinus</i>	2,27	8,38	8,67	17,84
	<i>Weinmannia fagaroides</i>	40,91	16,85	9,37	67,52
	(cf.)				
	<i>Macleania rupestris</i>	5,68	8,38	8,61	24,64
	(cf.)				
	<i>Weinmannia tomentosa</i>	17,05	8,67	8,98	36,37
	<i>Weinmannia balbisiana</i>	1,14	12,57	14,12	18,70
	(cf.)				
	<i>Vallea stipularis</i>	5,68	8,18	10,62	23,20
	<i>Myrsine latifolia</i>	3,41	7,70	8,22	15,08
	<i>Schefflera bogotensis</i>	2,27	12,37	6,84	12,56
	<i>Clusia alata</i> (cf.)	12,50	8,28	8,49	34,78
	<i>Drymis granadensis</i>	2,27	2,24	1,41	10,58
	<i>Miconia ligustrina</i>	1,14	3,41	1,76	6,35
	<i>Miconia cundinamarcensis</i> (cf.)	1,14	1,95	0,71	5,29

Anexo 7. Resultados análisis de correspondencia (AC) entre mariposas vs Cobertura

The chi square of Independence between the two variables is equal to 6.384.594 (p-value= 1,31E-89).

Eigenvalues							
	Dim.1	Dim.2					
Variance	0.706	0.206					
%	of	var.	77.380	22.620			
Cumulative	%	of	var.	77.380	100.000		
Rows (the 10 first)							
	Iner*1000	Dim.1	ctr	cos2	Dim.2	ctr	cos2
Altopedaliodes cocytia	32.807	0.303	0.130	0.028	1.786	15.455	0.972
Altopedaliodes sp	6.768	0.124	0.003	0.003	2.173	3.270	0.997
Altopedaliodes nebris	6.768	0.124	0.003	0.003	2.173	3.270	0.997
Ancyloxypha melanoneura	19.644	0.078	0.006	0.002	1.657	9.500	0.998
Catasticta semiramis	3.138	1.381	0.386	0.868	0.538	0.201	0.132
Colias dimera	245.141	0.697	33.730	0.971	0.120	3.432	0.029
Corades chelonis	6.609	1.066	0.921	0.983	0.139	0.054	0.017
Corades dymantis	2.634	0.380	0.059	0.157	0.882	1.077	0.843
Daedalma drusilla	6.275	1.381	0.772	0.868	0.539	0.402	0.132
Dalla agathocles	0.756	0.223	0.101	0.942	0.055	0.021	0.058
Columns							
	Iner*1000	Dim.1	ctr	cos2	Dim.2	ctr	cos2
MAT	171.692	0.104	0.268	0.011	0.987	82.304	0.989
BOS	439.586	1.160	59.628	0.957	0.245	9.086	0.043
PAST	300.807	0.743	40.104	0.941	0.186	8.610	0.059

Anexo 8. Resultados análisis de correspondencia (AC) entre mariposas vs hábitos plantas

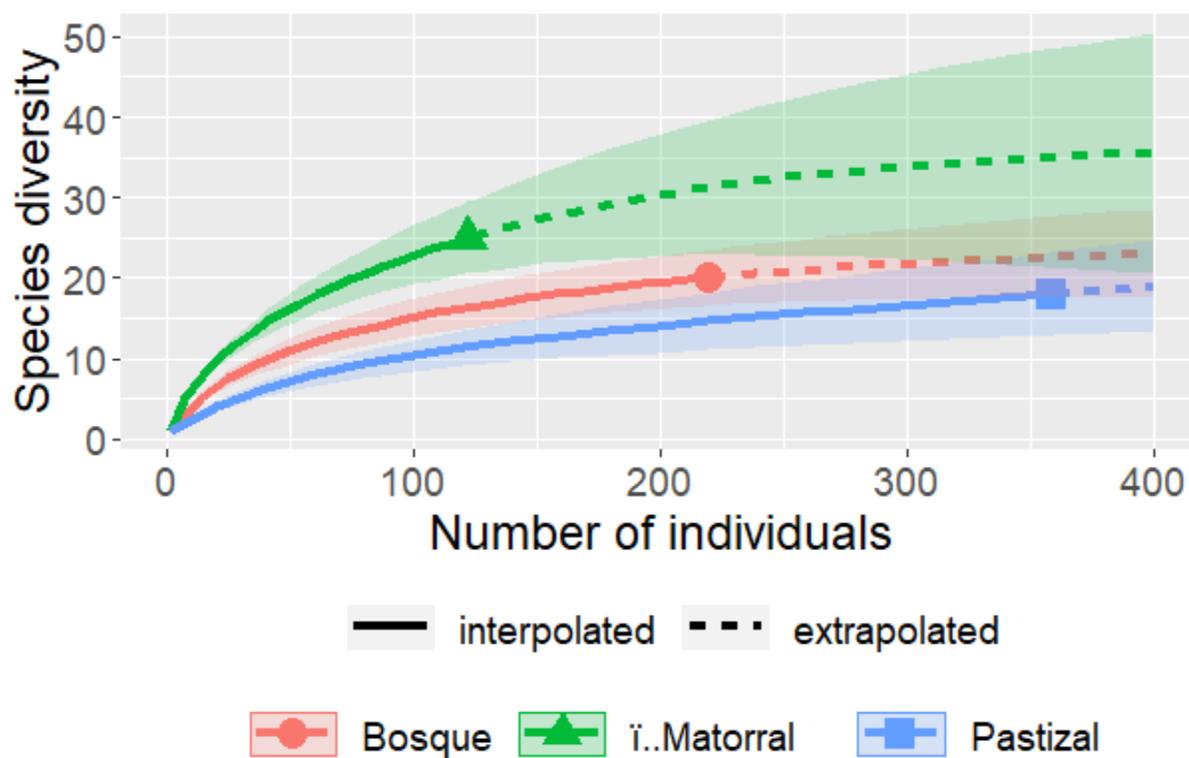
El chi cuadrado de independencia entre las dos variables es igual a 694.2959 (valor $p = 5.111736e-58$).

Eigvalue			
Axis	Eigenvalue	%	
	1	0,26	81,9
	2	0,06	17,4
	Axis 1	Axis 2	
Árbol	-1,1563	-0,567903	
Arbolito	-1,1563	-0,567903	
Arbusto	-0,334757	0,803831	
Caulirrósula	1,07121	3,04539	
Enredadera	-1,1563	-0,567903	
Hierba	1,23141	-0,75577	
Sufrútice	-0,337797	0,768373	
Altopedaliodes cocytia	0,181685	0,712061	
Altopedaliodes nebris	0,407516	0,965455	
A. melanoneura	0,45598	0,864207	
Colias dimera	0,761873	-0,156485	
Corades chelonis	-0,322732	0,0545452	
Corades dymantis	0,572294	0,62121	
Daedalma drusilla	-0,485009	-0,147879	
Dalla caenides	0,499059	0,774208	
Dione glycera	0,105432	0,405373	
Hemiargus hanno bogotana	0,843694	0,0542181	
Junea doraete	-1,1563	-0,567903	
Lasiophila circe	-0,407073	-0,0609834	
Leptophobia eleone	-0,276294	-0,107444	
Altopedaliodes sp	0,407516	0,965455	
Neopedaliodes zipa	-0,0600824	0,0106943	
Pedaliodes phaea	-0,485009	-0,147879	
Pedaliodes phaeina	0,0809822	0,558138	
Pedaliodes polla	-0,456871	-0,157845	
Pedaliodes polusca	-0,324274	0,0418417	
Pedaliodes sp	-0,127999	0,297455	
Steremnia pronophila	0,107928	0,508448	
Tatochila xanthodice	0,613493	0,064939	
Vanessa braziliensis	0,956777	-0,182029	
Vanessa virginiensis	0,791999	0,162217	
Dalla agathocles	-0,20374	-0,0630513	
Manerebia levana	1,23141	-0,75577	

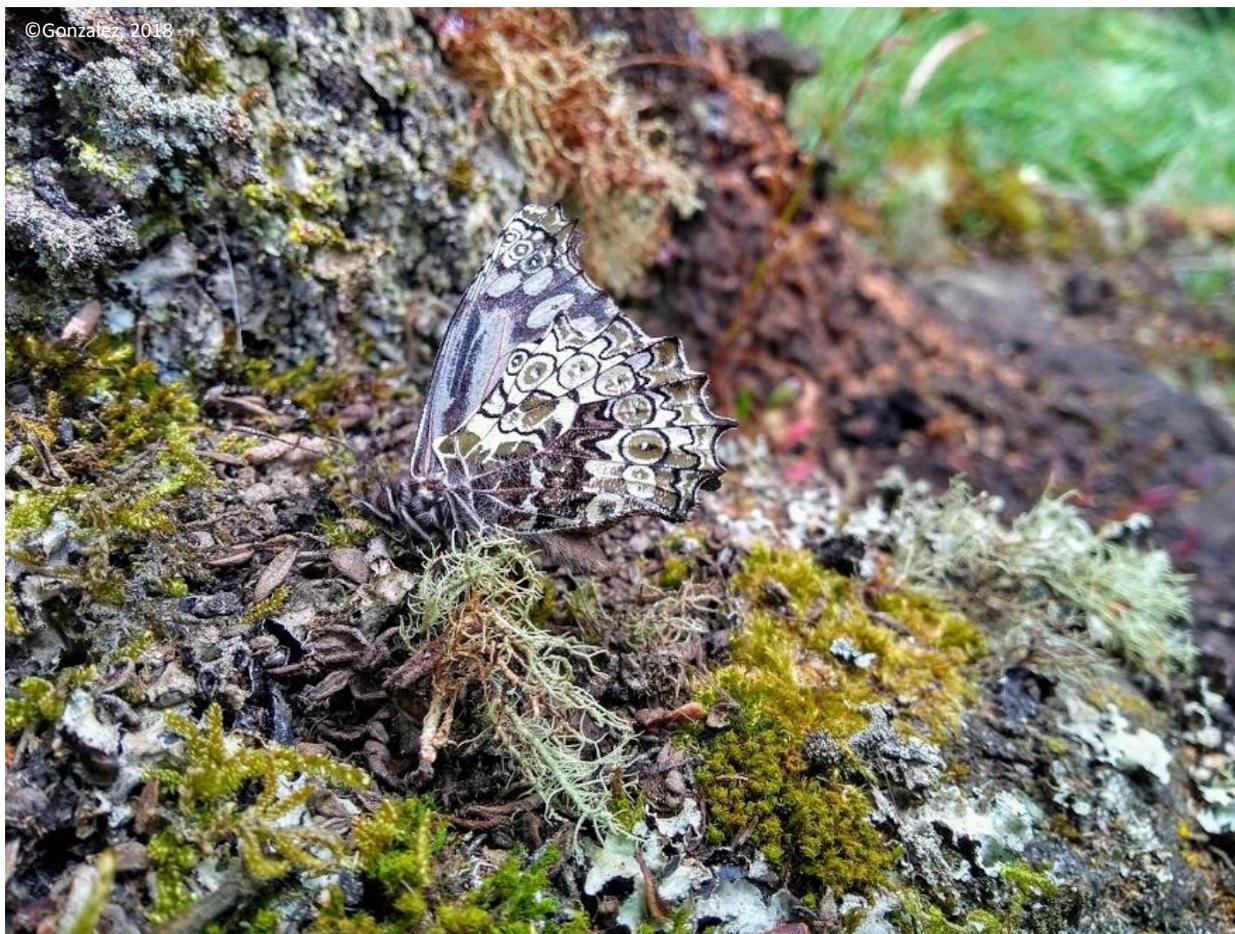
Poanes azin	1,23141	-0,75577
Eretris apuleja bogotana	-0,485009	-0,147879
Catasticta semiramis	-0,485009	-0,147879
Pedaliodes nr. guicana	-0,262692	0,308302
Pedaliodes cf. pollonia	0,407516	0,965455
Rhamma anosma	0,407516	0,965455
Rhamma comstocki	0,407516	0,965455

Anexo 9. Completitud general del muestreo y por cobertura para el ensamblaje de mariposas: Matorral, Bosque y Pastizal según Chao y Jost (2012). C.hat: completitud del muestreo.

	n	S.obs	C.hat
Matorral	122	25	0,9105
Bosque	219	20	0,9728
Pastizal	359	18	0,9777
General	700	33	0,99



Anexo 10. *Junea doraete* (Nymphalidae: Satyrinae) libando en savia de encenillo (*Weinmannia tomentosa*).



Anexo 11. Láminas Mariposas representativas del complejo de páramos de Guerrero (Zona suroccidental- Subachoque, Cundinamarca). **Ver Pdf adjunto.**