



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**PARÁMETROS POBLACIONALES Y APORTES PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES DEL
GÉNERO *HELICONIUS* KLUK, 1780 EN HÁBITATS DE DIFERENTE GRADO DE CONSERVACIÓN DE LA
AMAZONIA COLOMBIANA**

NICOL MAGALY RUEDA MUÑOZ

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ, COLOMBIA
2015**

**PARÁMETROS POBLACIONALES Y APORTES PARA LA CONSERVACIÓN DE
LAS ESPECIES DEL GÉNERO *HELICONIUS* (KLUK, 1780) EN HÁBITATS DE
DIFERENTE GRADO DE CONSERVACIÓN DE LA AMAZONIA COLOMBIANA**

NICOL MAGALY RUEDA MUÑOZ

**Tesis de grado presentado como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias-Biología**

Director:

M. GONZALO ANDRADE C.

Profesor Asociado

Instituto de Ciencias Naturales

Codirector:

ANDRE VICTOR LUCCI FREITAS Ph. D.

Universidad de Campinas

Línea de Investigación:

Biodiversidad y Conservación

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ, COLOMBIA
2015**

Agradecimientos

En primer lugar a Dios y a la vida que han abierto los espacios para que mis sueños cada día se hagan realidad.

A mis Padres y Hermanos por su apoyo incondicional en el desarrollo de este proceso educativo. Muchas gracias por estar presentes de cuerpo y corazón en todos los momentos de mi vida.

A la Universidad Nacional de Colombia, el Instituto de Ciencias Naturales y al Departamento de Biología por los espacios y tiempos brindados para el desarrollo de este trabajo.

Al Profesor Miguel Gonzalo Andrade por su apoyo, por los aportes oportunos a este trabajo, por sus innumerables enseñanzas y por el tiempo brindado y compartido.

Al Profesor André Lucci Freitas por sus valiosos aportes, por la invitación a su país y Universidad, donde aprendí más de lo necesario para el desarrollo de esta tesis. Muchas gracias por palabras siempre llenas de aliento.

A la Secretaria de Educación del Distrito quienes me brindaron una Comisión de estudios remunerada que permitió el desarrollo de la salida de campo de este trabajo.

A Fernando Trujillo quién en representación de la Fundación Omacha me brindó todo el apoyo logístico para el desarrollo de la salida de campo en el Municipio de Puerto Nariño - Amazonas.

A Carlos Pinto y Graciela Gutierrez quienes en representación de la Empresa Mariposas del Amazonas me brindaron no solo el apoyo logístico en el Municipio de Leticia – Amazonas, sino que también abrieron su hogar para hacerme sentir como en casa durante todo el desarrollo de la salida de campo.

A la Profesora Amalia Ramírez por su invaluable ayuda en todos los sentidos durante mi permanencia en el Amazonas. Gracias por brindarme una casa y una amistad llena de interesantes charlas y momentos de alegría.

A Don José Becerra, mi auxiliar de campo en el Municipio de Puerto Nariño – Amazonas, quién con su amplio conocimiento de la selva aportó significativamente al buen desarrollo de la salida de campo. Gracias por las interesantes charlas sobre la historia de las comunidades indígenas, sobre la vida y principalmente por motivarme a continuar en los días difíciles.

A todos mis compañeros de la Universidad y en particular a Efraín Henao, Paola Triviño y Carlos Gantiva quienes en muchos momentos me brindaron su apoyo, su amistad e innumerables enseñanzas.

Resumen

El objetivo del presente estudio es determinar si el grado de conservación del hábitat en los bosques lluviosos de la Amazonia Colombiana están afectando los parámetros poblacionales de las especies del género *Heliconius*, esto a partir de la medición de siete parámetros poblacionales (Tamaño poblacional, Tiempo de permanencia, la estructura etaria, la distribución espacial, la dispersión, la proporción de sexos y los picos de actividad) mediante la metodología de CMR en dos sitios con grados de conservación distintos (Puerto Nariño – “Con mayor grado de Conservación” y Km 9.3 – Leticia - “Con menor grado de Conservación”). Los parámetros poblacionales fueron categorizados como “Significativamente diferentes” y “No Significativamente diferentes” entre los sitios, esto con el fin de llevar a cabo la comparación. De los siete parámetros poblacionales analizados, cuatro de ellos mostraron ser significativamente diferentes (Tamaño poblacional de la subespecie *H. melpomene*, tiempo de permanencia, distribución espacial y dispersión o movimiento) a favor del sitio N. 2, tres parámetros son diferentes entre los sitios pero no significativamente (Tamaño poblacional de *H. numata* y *H. erato* y estructura etaria) y dos parámetros no mostraron diferencias (proporción de sexos y los picos de actividad). Estos resultados, permiten inferir que un bosque con menor estado de conservación del hábitat afecta negativamente a la mayoría de los parámetros poblacionales de este género de mariposas y que el sitio más conservado al presentar un hábitat más continuo, con una estructura de la vegetación más homogénea y con menor presencia de problemas de fragmentación, contaminación y presencia humana constante proporciona condiciones similares de habitabilidad a las subespecies.

Palabras claves: Parámetros poblacionales, *Heliconius*, Conservación, Amazonia.

Abstract

The objective of the present study is to determine if the degree of conservation of habitat in the rainforests of the Colombian Amazon are affecting the population parameters of the species of the genus *Heliconius*, this measurement from seven population parameters (population size, residence time, age structure, spatial distribution, vagility, sex ratio and peak activity) through CMR methodology in two places with different degrees of Conservation (Puerto nariño – “With greater degree conservation” and Km 9.3 – Leticia – “With less degree of Conservation”). Population parameters were categorized as " significantly different " and " not significantly different " between sites, this in order to carry out the comparison. Of the seven analyzed population parameters, four of which were shown to be significantly different (Population size of *H. melpomene*, residence time, spatial distribution and vagility or movement) for Site No. 2, three parameters are different between sites but not significantly (population size of *H. numata* and *H. erato* and age structure) and two parameters don't showed differences (sex ratio and peak activity). These results allow us to infer that the less conserved site negatively affects most populations parameters of this kind of butterflies and that the most conserved site has a more continuous habitat, with a homogeneous structure of the vegetation and less presence of fragmentation problems, pollution and constant human presence, which provides similar living conditions to subspecies.

Palabras claves: Population parameters, *Heliconius*, Conservation, Amazon.

Tabla de contenido

Agradecimientos	I
Resumen	II
Abstract	II
Tabla de contenido	III
Lista de figuras	VI
Lista de ilustraciones y fotografías.....	IX
Lista de tablas.....	IX
Introducción	1
Capítulo 1: Planteamiento del proyecto	4
1.1 Problema de Investigación.....	4
1.2 Hipótesis.....	4
1.3 Objetivos	4
1.3.1 Objetivo general.....	4
1.3.2 Objetivos específicos.....	4
2 Capítulo 2: Marco Teórico.....	6
2.1 El Sur de la Amazonia Colombiana.....	6
2.1.1 Ubicación.....	6
2.1.2 Clima.....	7
2.1.3 Vegetación	9
2.2 Familia Nymphalidae Rafinesque, 1815.....	9
2.2.1 Subfamilia Heliconiinae Swainson, 1822.....	10
2.2.2 El Género Heliconius	12
2.3 Ecología de Poblaciones de Mariposas	22
2.3.1 Estructura poblacional de las mariposas	22
2.3.2 Dinámica poblacional de las mariposas	24
2.4 Métodos para estudiar Ecología de Mariposas.....	27
2.4.1 Método CMLR (Captura, Marcaje, Liberación y Recaptura)	29
2.4.2 Parámetros o Características Poblacionales medidas.....	29
2.4.3 Los métodos CMLR.....	32

2.5	Conservación de las Mariposas.....	34
2.6	Antecedentes	38
3	Capítulo 3: El Género <i>Heliconius</i> y la estructura de vegetación de las áreas de muestreo en los Municipios de Puerto Nariño y Leticia (Amazonas - Colombia).	44
3.1	Metodología.....	44
3.2	Comunidad de Mariposas del Género <i>Heliconius</i> de las áreas de estudio.	45
3.2.1	Reportadas en la Literatura.....	45
3.2.2	Presentes en colecciones del País.....	48
3.2.3	Recolectadas durante el periodo de muestreo en las áreas de estudio.....	48
3.3	Estructura de la Vegetación de las áreas de estudio	55
3.3.1	Áreas de Estudio.....	55
3.3.2	Densidad de Individuos:.....	60
3.3.3	Distribución por categorías CAP.....	61
3.3.4	Distribución por categorías de Estratos Arbóreos.	61
4	Capítulo 4: Caracterización de la estructura poblacional del Género <i>Heliconius</i> Kluk, 1802 en los Municipios de Puerto Nariño y Leticia (Amazonas - Colombia)	63
4.1	Metodología.....	63
4.2	Parámetros Poblacionales de las especies de Mariposas del Género <i>Heliconius</i> Kluk, 1802 en cada una de las áreas de estudio.	64
4.2.1	Capturas – Recapturas y Conteo Visual	64
4.2.2	Tamaño Poblacional.....	70
4.2.3	Tiempo de Residencia o permanencia	76
4.2.4	Estructura etaria del Adulto.....	80
4.2.5	Proporción de sexos.....	81
4.2.6	Distribución espacial de las especies	83
4.2.7	Picos de Actividad	90
4.2.8	Dispersión y/o movimiento.....	90
4.2.9	Historial natural.....	109
5	Capítulo 5. Efecto del grado de Conservación del hábitat en los parámetros poblacionales de las especies del género <i>Heliconius</i>	115
6	Capítulo 6: Medidas de gestión, uso y conservación de los hábitats en estudio, en función a este grupo de mariposas.	123
7	Conclusiones y Recomendaciones	134

8	Bibliografía	136
9	ANEXOS	147
9.1	Anexo 1. Datos de recolecta de las especie del género <i>Heliconius</i> en el Amazonas Colombiano presentes en las colecciones.	147
9.2	Anexo 2. Fechas de muestreo en los dos sitios.....	152
9.3	Anexo 3. Formato de recolección de datos.	154

Lista de figuras

Figura 2-1 Departamento del Amazonas – Colombia y sitios de muestreo.	7
Figura 2-2 Climograma de Leticia - Amazonas. (Climate-Data.org, s. f.)	8
Figura 2-3 Riqueza de especies de la tribu Heliconiini (Tomada de: Rosser, N. et al., 2012)	19
Figura 2-4 Riqueza subespecies de la tribu Heliconiini (Tomada de: Rosser, N. et al., 2012)	19
Figura 3-1 Gráfica de temperatura en los dos sitios de muestreo.	58
Figura 3-2 Gráfica de Humedad relativa en los dos sitios de muestreo.	59
Figura 3-3 Gráfica de Densidad de Individuos – Vegetación.	60
Figura 3-4 Gráfica de Distribución Categorías CAP – Vegetación.	61
Figura 4-1 Pasos metodología de campo para caracterización de la estructura poblacional.	63
Figura 4-2 Número de marcajes por especie en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación” (Izquierda) y en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” (Derecha).	66
Figura 4-3 Número de individuos capturados (Marcajes) por día (NICD) para todo el género a lo largo de los meses de estudio en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación”.	66
Figura 4-4 Número de individuos capturados por día (NICD) para todo el género a lo largo de los meses de estudio en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación”.	67
Figura 4-5 Número de individuos capturados (marcados) por día (NICD) para cada especie en los dos sitios de muestreo.	67
Figura 4-6 Reclutamiento mensual a lo largo del periodo de muestreo en el Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación), se muestra el número total de individuos marcados por primera vez en cada mes.	68
Figura 4-7 Reclutamiento mensual a lo largo del periodo de muestreo en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación”, se muestra el número total de individuos marcados por primera vez en cada mes.	68
Figura 4-8 Número de recapturas por especie en el Sitio N. 1 “Con Menor estado de Conservación” (Izquierda) y en el Sitio N. 2 “Con Mayor grado de Conservación” (Derecha).	69
Figura 4-9 Número de observaciones por especie en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación” (Izquierda) y en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” (Derecha).	70
Figura 4-10 Número de individuos presentes por día (NIPD) en el Sitio N. 1 “Con Menor estado de Conservación”.	71
Figura 4-11 Número de individuos presentes por día (NIPD) en el Sitio N. 2 “Mayor grado de Conservación”.	71
Figura 4-12 Número estimado de individuos para la especie <i>H. erato</i> spp? en el Sitio 1 “Con Menor estado de Conservación” y Sitio 2 “Con Mayor grado de Conservación” por los métodos de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) y Jolly – Seber.	72
Figura 4-13 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie <i>H. erato</i> spp? en el sitio 1 “Menor estado de Conservación”.	73
Figura 4-14 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie <i>H. erato</i> spp? en el Sitio 2 “Con Mejor estado de Conservación”.	73

Figura 4-15 Número estimado de individuos para la especie <i>H. numata</i> spp? en el Sitio 1 “Menor estado de Conservación” y Sitio 2 “Mayor grado de Conservación” por los métodos de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) y Jolly – Seber.....	74
Figura 4-16 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie <i>H. numata</i> spp? en el Sitio 1 “Menor estado de Conservación”.....	75
Figura 4-17 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie <i>H. numata</i> spp? en el Sitio 2 “Mejor estado de Conservación”.....	75
Figura 4-18 Número estimado de individuos para la especie <i>H. erato</i> spp? en el Sitio 1 “Con Menor estado de Conservación” y Sitio 2 “Mayor grado de Conservación” por los métodos de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) y Jolly – Seber.	76
Figura 4-19 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie <i>H. melpomene</i> spp? en el Sitio 2 “Con Mejor estado de Conservación”.....	76
Figura 4-20 Comparación entre las especies <i>H. erato</i> spp? y <i>H. numata</i> spp? con respecto al Tiempo mínimo de permanencia (MP) para los dos sitios.....	79
Figura 4-21 Estructura etaria en en el Sitio 1 (Arriba) y Sitio 2 (Abajo).....	80
Figura 4-22 Proporción de sexos en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación” (Arriba) y Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” (Abajo).....	82
Figura 4-23 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Marcajes en el Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”	83
Figura 4-24 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Capturas en el Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”.....	84
Figura 4-25 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Recapturas en el Sitio N. 1 “Mayor Estado de Conservación”.....	86
Figura 4-26 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Recapturas en el Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”.....	87
Figura 4-27 Área de Vida de las especies – Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”.....	88
Figura 4-28 Área de vida de las especies – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”.....	89
Figura 4-29 Picos de Actividad para los dos Sitios de muestreo.....	90
Figura 4-30 Diagramas de Dispersión de <i>H. erato</i> spp?– Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”	95
Figura 4-31 Diagramas de Dispersión de <i>H. erato</i> – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”...	96
Figura 4-32 Diagramas de Dispersión de <i>H. numata</i> spp? – Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”	101
Figura 4-33 Diagramas de Dispersión de <i>H. numata</i> spp? – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”	103
Figura 4-34 Diagramas de Dispersión de <i>H. elevatus elevatus</i> y <i>H. pardalinus butleri</i> – Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”	104
Figura 4-35 Diagramas de dispersión de <i>H. elevatus elevatus</i> – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”	105
Figura 4-36 Diagrama de dispersión de <i>H. melpomene</i> spp?– Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”	106

Figura 5-1 Parámetros poblacionales que mostraron ser significativamente diferentes, los que no lo fueron y los que no mostraron diferencias dentro de cada uno de los sitios en los que presentan valores positivos. 119

Lista de ilustraciones y fotografías

Fotografía 3-1 Hibridación entre las subespecies <i>H. numata aurora</i> y <i>H. numata silvana</i>	45
Fotografía 3-2 Especies del Género <i>Heliconius</i> reportadas en la Literatura.	46
Fotografía 3-3 Especies y subespecies del Género <i>Heliconius</i> colectadas durante el trabajo de campo.....	48
Fotografía 3-4 Especies de Lepidoptera miméticas del Género <i>Heliconius</i>	54
Fotografía 3-5 Sitios de Muestreo.	55
Fotografía 3-6 Sitio de Muestreo N. 1 Con grado de Conservación Menor.	56
Fotografía 3-7 Sitio de Muestreo N. 2 Con grado de Conservación Mayor.....	56
Fotografía 3-8 Imágenes de los sitios de muestreo.....	57
Fotografía 4-1 Plantas fuente de néctar del Género <i>Heliconius</i>	110
Fotografía 4-2 Plantas hospederas del Género <i>Heliconius</i>	112
Fotografía 4-3 Ciclos de vida de las especies.....	113

Lista de tablas

Tabla 2-1 Especies de <i>Heliconius</i>	14
Tabla 2-2 Las especies y subespecies del Género <i>Heliconius</i> en Colombia.	15
Tabla 3-1 Especies y subespecies del Género <i>Heliconius</i> presentes en las colecciones del País (Ver Anexo 1).	48
Tabla 3-2 Resumen de las especies del género <i>Heliconius</i> en el Amazonas Colombiano.	51
Tabla 4-1 Número de individuos Recolectados, Marcados y Recapturados de cada una de las especies en cada uno de los sitios	64
Tabla 4-2 Tiempo de permanencia máximo y medio de las especies en los dos sitios.	77
Tabla 4-3 Tiempo mínimo de permanencia (MP); días transcurridos entre el marcaje y la última recaptura en el Sitio N. 1.....	78
Tabla 4-4 Tiempo mínimo de permanencia (MP); días transcurridos entre el marcaje y la última recaptura en el Sitio N. 2.....	79
Tabla 4-5 Porcentajes de Dispersión en el Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación” y Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”	91
Tabla 4-6 Promedio de distancia de vuelo entre los individuos que formaron polígonos para el Sitios N. 1 y Sitio N. 2.	92

Tabla 4-7 Distancias de movimiento de los individuos de <i>H. erato</i> spp? móviles del Sitio N.1 y Sitio N. 2. Las letras con las que están identificados los individuos en la tabla es la misma letra que representa el mapa de cada individuo en la figuras 4.35 y 4.36.	93
Tabla 4-8 Distancias de movimiento de los individuos de <i>H. numata</i> spp? móviles del Sitio N.1 y Sitio N. 2. Las letras con las que están identificados los individuos en la tabla es la misma letra que representa el mapa de cada individuo en la figuras 4.37 y 4.38	101
Tabla 4-9 Distancias de movimiento de los individuos de <i>H. sara</i> , <i>H. pardalinus</i> , <i>H. elevatus</i> móviles del Sitio N.1 y Sitio N. 2.....	104
Tabla 4-10 Distancias de movimiento de los individuos de <i>H. melpomene</i> spp? móviles del Sitio N. 2.....	105
Tabla 5-1 Cuadro comparativo de los parámetros poblacionales entre los Sitios de muestreo...	116

Introducción

El mundo se encuentra actualmente experimentando problemáticas ambientales relacionadas con “el cambio climático, diferentes tipos de contaminación, la reducción de la capa de ozono, el uso y la administración de los océanos y los recursos de agua dulce, la deforestación excesiva, la desertificación, la degradación de la tierra y los vertidos peligrosos” (CNUMAD, 1992), además de la introducción de especies invasoras y la sobreexplotación de los recursos naturales, entre otros. Todos estos de gran magnitud vienen poniendo en riesgo la supervivencia de todos los seres vivos sobre la tierra, problemática conocida como la *pérdida de diversidad biológica* o *extinción de las especies*. La cantidad de especies que hoy desaparecen varía mucho según las proyecciones de cada investigador, sin embargo, si queda claro que se está viviendo un proceso de extinción en masa igual o mayor a los anteriores cinco episodios de extinción que se han vivido en el planeta (Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R., & Massardo, F., 2001), de esta manera, científicos como Wilson, E., 1999 en su libro *The diversity of life*, afirma que entre el 1 y 10% de las especies se extinguen en un decenio, al menos 27.000 por año.

Dada esta situación, científicos de varias partes del mundo han venido desarrollando métodos para determinar cuándo una especie se encuentra amenazada, no obstante, una de las principales dificultades que se tiene a la hora de categorizar el riesgo de amenaza de una especie, está relacionada precisamente con la *ausencia de información básica sobre la biología de las especies* lo que lleva también a un desconocimiento sobre la estructura y dinámica de sus poblaciones, generada por falta de estudios a largo término; aunque se considera que para muchos grupos se tiene una buena información sobre distribuciones geográficas, algunos autores señalan vacíos no solo en atributos de la historia de vida para muchos taxa y regiones, sino también en este aspecto, poniendo en restricción las valoraciones de riesgo de extinción (Gillespie, G. et al., 2011), situación que se presenta hoy no solo para Colombia sino para varios países a nivel global.

Ante esta problemática, uno de los principales objetivos de la biología de la conservación, la ecología y en general la ciencia debe ser, enfocar gran cantidad de esfuerzos científicos y económicos que permitan comprender más a fondo las historias naturales y la biología poblacional de las especies, y de este modo, poder determinar, cuáles son los factores que están propiciando la pérdida de diversidad biológica, cuáles son las características ecológicas que predisponen a las poblaciones a la declinación, a la reducción de su rango, y eventualmente a su extinción (Pimm *et al.*, 1988; Caughley, 1994. En: Mattila, N., Kotiaho, J., Kaitala, V., & Komonen, A., 2008). Uno de los trabajos que pueden aportar a la solución de estas preguntas, son los estudios poblacionales a largo término y el conocimiento biológico de las especies, los cuales puede revelar importantes características de la ecología y la adaptación de los organismos y de manera particular de las mariposas neotropicales (Ehrlich, P., 1984).

Las mariposas son uno de estos grupos que se están viendo afectados por estas problemáticas ambientales, tanto así que a nivel mundial 724 son las mariposas que se encuentran registradas en la Lista Roja de IUCN. En esta lista hay actualmente 10 especies de origen Colombiano, lo cual nos indica que hace falta mucha más investigación sobre este grupo que no solo aportaría a su conservación sino también a muchos otros seres vivos al ser estas reconocidas como un grupo *indicador ecológico valioso*, por su abundancia, facilidad de encuentro y manejo en campo, por su estabilidad espacio – temporal y por qué se trata de un grupo taxonómicamente bien estudiado, así como, por ser sensibles a perturbaciones mínimas y presentar fidelidad ecológica (Andrade-C., M.G., 1998). Por estas razones, todos los estudios que se lleven a cabo con mariposas aportan no sólo a su conocimiento sino también al del hábitat en donde se encuentren y acerca de otros seres vivos con los que ellas tienen relaciones.

De esta manera, el presente trabajo toma importancia al pretender aportar al conocimiento de la historia de vida, de la biología poblacional y por ende a la Conservación de las mariposas del Amazonas y en particular del género *Heliconius* que aunque es uno de los grupos taxonómicos mejor estudiados, no son la excepción a la falta de información tanto biológica como de dinámica de sus poblaciones. Este género pertenece a la subfamilia Heliconiinae, de la cual se posee buena información sobre su sistemática, comportamiento, biología de sus inmaduros, relaciones plantas hospedera, coevolución, mimetismo, genética y algunos trabajos de ecología poblacional (Ehrlich and Gilbert 1973, Brown & Benson 1974, Gilbert 1975, Araujo 1980, Brown 1981, Turner 1981, Sheppard *et al.* 1985, Mallet 1986a, 1986b. En: Ramos, R.R. & Freitas, A.V.L., 1999). Sin embargo, no hay muchos datos disponibles de muchas de las especies y poblaciones geográficas del género *Heliconius* y hacer generalizaciones basadas en otras especies y regiones bien conocidas puede ser peligroso a la hora de explicar patrones y procesos locales.

Dentro de los antecedentes encontrados y revisados se analizaron 22 publicaciones sobre trabajos de ecología de poblaciones en Lepidóptera, de los cuales cinco son trabajos relacionados con el género *Heliconius*, ninguno de estos desarrollado en Colombia. El único trabajo publicado que haya sido llevado a cabo en nuestro país fue para la especie *Morpho sulkowskyi* Kollar, 1850 (Prieto, C., et al. 2005). Por lo tanto, de las especies del género *Heliconius* en la Amazonia Colombiana, se tienen reportes de la presencia de especies y subespecies del género pero no se encontraron trabajos sobre historia natural y biología poblacional de estas. Por otro lado, es también importante el desarrollo de este trabajo con este grupo en particular dado que algunas de sus especies muestran características propias de poblaciones en algún grado de extinción, como una distribución restringida, pocos individuos colectados y con fechas de captura muy antiguos, por esta razón surge la necesidad no solo de conocer estos parámetros sino también de encontrar diferencias y semejanzas entre estas especies tan cercanamente relacionadas.

Es así como, este trabajo tiene por objetivo determinar si la conservación del hábitat en los bosques lluviosos del sur del Amazonas Colombiano está afectando a las especies del género *Heliconius*, esto mediante la medición de parámetros poblacionales como el tamaño poblacional, el tiempo de residencia o permanencia, la estructura etaria y la proporción de sexos, la proporción y distribución de hembras y machos, su dispersión y picos de actividad en dos sitios con grados de conservación distintos y para cada especie a lo largo de seis meses consecutivos. Al final se espera conocer las especies del género *Heliconius* que habitan en esta zona, tener una caracterización de la estructura poblacional de las especies que nos permita saber qué parámetros poblacionales se ven afectados y cuales no y a partir de un análisis de los resultados

establecer una propuesta que contenga medidas de gestión, mejora y conservación de los hábitats en cuestión en función a este grupo de mariposas.

Se espera entonces aportar no sólo al conocimiento de la biología y la ecología de las mariposas pertenecientes al género *Heliconius* sino también a su conservación dado que aportando al conocimiento de sus estructuras poblacionales, se podrá hacer un primer análisis de sus estados poblacionales y dar herramientas para llevar a cabo futuras investigaciones en las mismas. Y de la misma forma se quiere contribuir al conocimiento sobre cómo llevar a cabo estudios sobre las estructuras y dinámicas de las poblaciones de mariposas, llegando entonces a servir como referente teórico y metodológico para próximos trabajos que se deberán llevar a cabo en muchas especies de mariposas de todo el país y en particular del Amazonas que aunque es una de las zonas mejor conservadas del país, hoy se está viendo muy amenazada, dado que la población humana se encuentra creciendo a un alto ritmo, lo que hace que se estén tumbando bosques completos para la ampliación de la zona urbana, los cultivos, carreteras, etc., y una situación aún más preocupante es que se sabe que hoy se encuentra en la mira de muchos proyectos madereros, mineros y otros de explotación de sus recursos que hacen de esta región una zona de riesgo para la biodiversidad de nuestro país, por lo tanto, se considera que estudios de los efectos de la degradación de sus hábitats sobre la biodiversidad y en este caso en particular sobre las mariposas del Género *Heliconius* aportan a la justificación de la necesidad de una política de conservación no solo de esta zona del país sino en el resto de mismo.

La metodología utilizada dentro del trabajo para conocer las especies del género *Heliconius* que se encuentran en los Municipios de Leticia y Puerto Nariño – Amazonas, contemplo tres actividades: 1) se llevó a cabo una revisión bibliográfica para conocer reportes de las especies de este género en estos sitios; 2) se realizaron visitas y revisión del género en las principales colecciones del país (Instituto de Ciencias Naturales –ICN-, Universidad Nacional de Colombia – UNAL-, Instituto Alexander von Humboldt – IavH-, Universidad de los Andes, Colección Personal Jean F. Le Crom, Bogotá, Colección Universidad Nacional de Colombia – UNAL- Sede Medellín) y finalmente 3) se llevó a cabo una recolecta permanente durante los meses de muestreo de las especies que iban apareciendo. Todos los especímenes colectados fueron montados y determinados en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia a partir de la Literatura, disección de genitales y asesoría de los expertos.

Para conocer y caracterizar la estructura poblacional de las especies del género *Heliconius* encontradas se aplicó la metodología de captura - marcaje- liberación - recaptura (CMLR) de 9 am – 4 pm, dos días a la semana y por seis meses consecutivos en los dos sitios de muestreo, durante el proceso se registraron todos los individuos capturados con su respectivo número tanto por primera vez como de las recapturas sucesivas, junto con los datos de la hora de captura, localización geográfica, edad, sexo, número de la foto. Paralelamente, se llevó a cabo un conteo visual en donde se registró la especie, la altura de vuelo, localización geográfica y su comportamiento. Para el análisis de los datos se utilizó el programa de Programa CMLR, versión azul, producido por R.B.Francini, de la Universidad Católica de Santos – Brasil en 1997 y para el análisis de la información se usaron los programas Excel, OriginPro 9.1 y RWizard 1.1.

Capítulo 1: Planteamiento del proyecto

1.1 Problema de Investigación

Teniendo en cuenta, que entre el 1 y 10% de las especies se extinguen en un decenio, al menos 27.000 por año (Wilson, E., 1999) a causa de los diferentes problemas ambientales causados por el ser humano, se hace urgente poder llevar a cabo procesos de recuperación de las poblaciones en el momento preciso, siendo por esto importante identificarlas a tiempo pero para esto es necesario entre otras cosas tener un conocimiento preciso de su historia de vida, dinámica y estructura poblacional en ambientes de diferente grado de conservación; siendo el Amazonas una región donde los problemas ambientales están aumentando a un ritmo muy rápido pero que sin embargo cuenta aún con algunos bosques muy bien conservados, se planteó como problema de investigación dentro de este trabajo conocer si:

¿El estado de conservación del hábitat de los bosques lluviosos del sur de la Amazonia Colombiana está afectando los parámetros poblacionales de las especies del género *Heliconius*?

¿Qué parámetros poblacionales de las especies del género *Heliconius* se ven afectados por diferentes grados de conservación del hábitat?

1.2 Hipótesis

El estado de conservación del hábitat afecta los parámetros poblacionales de las mariposas del género *Heliconius*. La degradación de los bosques afecta en gran medida a sus plantas hospederas y alimenticias lo que indirectamente afecta parámetros poblacionales como el tamaño poblacional, la dispersión, la permanencia de los individuos, la proporción de edades y la distribución espacial, esto debido a que se ven afectados aspectos de su biología importantes para la estabilidad de estos parámetros.

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

Determinar si la conservación del hábitat en los bosques lluviosos de la Amazonia Colombiana está afectando los parámetros poblacionales de las especies de mariposas del género *Heliconius*.

1.3.2 Objetivos específicos

1. Determinar las especies de mariposas del género *Heliconius* que están presentes en los Municipio de Puerto Nariño y Leticia (Amazonas – Colombia).

2. Conocer y caracterizar la estructura poblacional de las especies del género *Heliconius* en dos sitios con diferentes grados de conservación de hábitat.
3. Comparar y analizar el efecto que causa el grado de conservación del hábitat en la estructura poblacional de las especies del género *Heliconius*.
4. Establecer posibles medidas de gestión, uso y conservación de los hábitats en estudio en función a este grupo de mariposas.

2 Capítulo 2: Marco Teórico

2.1 El Sur de la Amazonia Colombiana

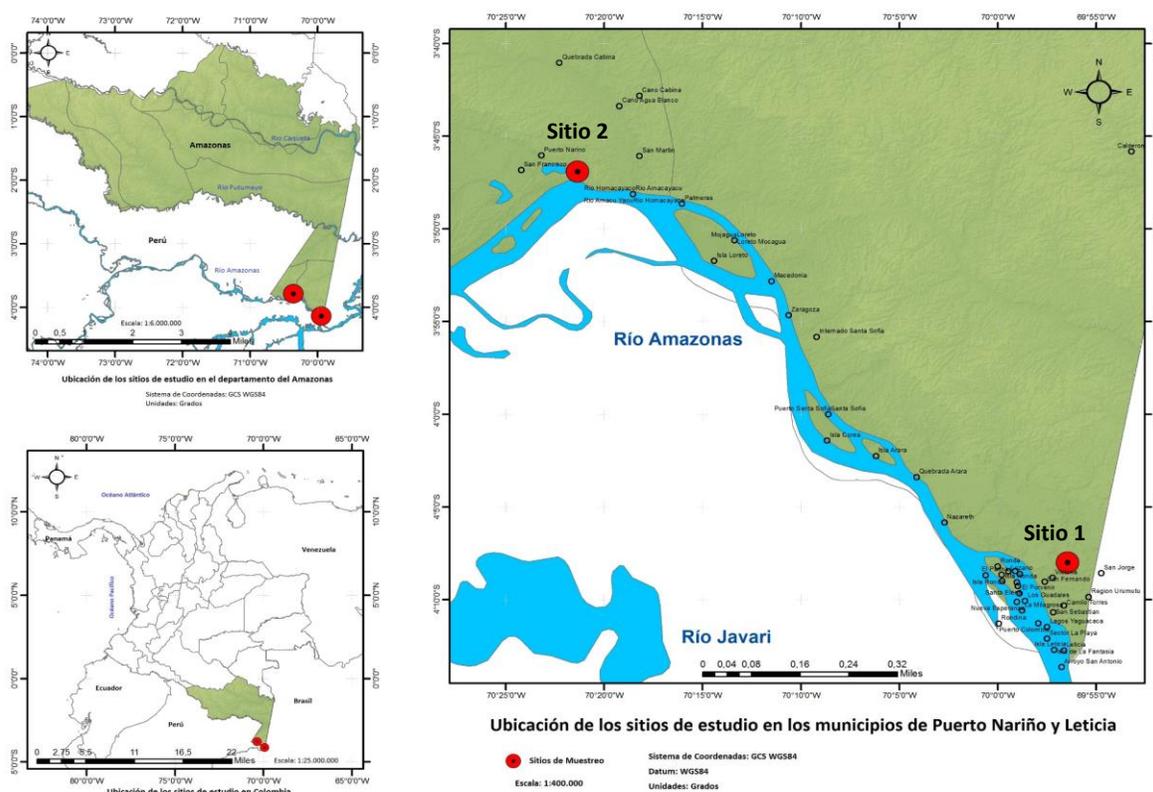
2.1.1 Ubicación

Un poco más de la mitad (56%) de la zona ecuatorial lluviosa se encuentra en Sudamérica y está formada especialmente por la selva amazónica; una quinta parte (18%) se halla sobre África; el resto cubre las islas de Oceanía, y es una cuarta parte del total (26%) (Mejía, M., 1987). La región amazónica, a nivel mundial, es considerada la más rica en diversidad biológica. Es una de las áreas silvestres más grandes en cuanto a extensión de bosques; solamente los boreales de Rusia, Canadá y Alaska (que abarcan dos continentes) la superan (Ruiz, S. et al., 2007). Además de ser la región más rica en diversidad biológica, también es una de las áreas de mayor reserva de agua dulce del planeta (15 – 20%). La cuenca amazónica es la más extensa de la tierra y su sistema hídrico es el mayor tributario de todos los océanos (Gutiérrez *et al.*, 2004. En: (Ruiz, S. et al., 2007).

La gran Amazonia o la Pan amazonia como algunos autores la llaman, es un extenso territorio ubicado al norte de Suramérica, tiene una extensión de 8.187.965 km² (OTCA y PNUMA, 2009) y está conformada por parte del territorio de ocho países: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Perú, Surinam, Venezuela (Murcia, U. et al., 2014). Brasil posee el área más extensa con 4.245.278 km² (63 % del área total), le siguen Perú con 661.331 km² (9.9%), Colombia con 450.485 km² (6.7%), Venezuela (6%) y Ecuador con sólo 70.000 km² (1.1%) (Ruiz, S. et al., 2007).

La **Amazonia colombiana** es la región localizada al suroriente del país, tiene una superficie de 483.164 km², y está conformada por los departamentos de Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Putumayo y Vaupés, y parte de los departamentos de Cauca, Nariño, Meta y Vichada (Murcia, U. et al., 2014). Es una vasta región ondulada, constituida por rocas sedimentarias del terciario, y en el Noreste por afloramientos del Escudo Guayanés; las mayores elevaciones llegan a 800 m en la serranía de Chiribiquete en el occidente del departamento del Guaviare y a 2800 m en la Sierra de la Macarena (González *et al.*, 1990. En: (Rangel-Ch, J.O et al., 1995). Lo que se conoce como la **región sur de la Amazonia colombiana** comprende los departamentos de Amazonas, Caquetá y Putumayo. Tiene un área aproximada de 224.320 km², correspondientes al 64,8% de la Amazonia colombiana, al 19,6% del territorio nacional y al 3,3% de la cuenca amazónica. Limita al norte con los departamentos de Guaviare, Meta y Vaupés, al oriente con la República Federativa de Brasil, al sur con las Repúblicas de Perú y Ecuador y al occidente con los departamentos de Nariño, Cauca y Huila. El **departamento de Amazonas** (Ver Figura 2-1), cuya extensión es de 109.655 km² existen dos municipios: **Leticia y Puerto Nariño**, 9 corregimientos departamentales: Tarapacá, La Pedrera, Puerto Arica, Puerto Santander, Mirití-Paraná, El Encanto, La Chorrera, Puerto Alegría, y Victoria, así como las inspecciones de policía de Santa Sofía, Atacuarí, Santa Isabel y Calderón (Ruiz, S. et al., 2007).

Figura 2-1 Departamento del Amazonas – Colombia y sitios de muestreo.



2.1.2 Clima

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen-Geiger las áreas de muestreo en el Sur del Amazonas son del tipo Af – Ecuatorial, esta zona de manera general se caracteriza por presentar lluvias repartidas a lo largo del año por lo que no hay una estación seca, ya que todos los meses superan los 60 mm, las temperaturas son altas, las oscilaciones diarias mayores que las oscilaciones anuales, la radiación solar es muy intensa y en el ambiente está siempre saturado de humedad (Alcaraz, F., 2012). Se presenta un climograma en la figura 2-2 que muestra las fluctuaciones climáticas en la zona. El clima del área está determinado por tres sistemas de circulación atmosférica: intertropical, regional, local. La temperatura media mensual es de 24°C; la temperatura máxima promedio es de 32.2°C y la temperatura media 17.3 °C. La humedad relativa promedio anual es de 85.4% (Rangel-Ch, J.O et al., 1995).

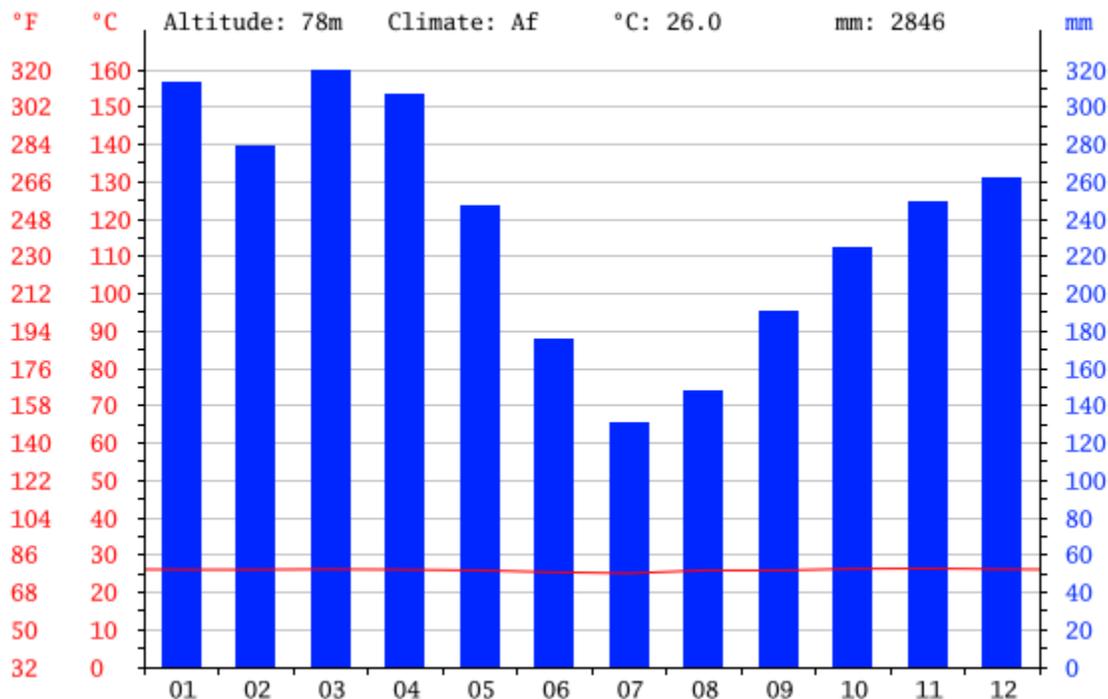
Dada su posición ecuatorial, cuenta con un alto potencial de recepción de energía solar que es drásticamente interferida por lo sistemas convectivos locales, asociados al régimen de precipitación, en tal forma que, como resultado final, se determinan totales anuales menores que los observados en altas y medias latitudes. La zona sur de la Región Amazónica funciona en condiciones climáticas de trópico de hemisferio sur, o sea, que en ella la duración del brillo solar

aumenta hacia el sur y alcanza los menores valores entre octubre y marzo (Mejía, M., 1987). La radiación solar promedio es de 113,7 kcal/cm²/año(Ruiz, S. et al., 2007).

Los regímenes de distribución de la precipitación son del tipo bimodal – biestacional; en la parte sur (Leticia – Mocoa) los valores son altos 3215.9 mm y 4276.5 mm mensual respectivamente (Rangel-Ch, J.O et al., 1995). La precipitación pluvial ocurre en sentido inverso al del brillo solar en el transcurso anual del tiempo. Las cifras meteorológicas señalan la ocurrencia de eventos pluviales con más de 50 milímetros con gran frecuencia en cualquier lugar de la Amazonia Colombiana; no son raros los días con más de 100 milímetros; y son posibles cifras de más de 200 milímetros y hasta de 300 en veinticuatro horas, como por ejemplo, en el mes de diciembre de 1981 en la ciudad de Leticia se dio una precipitación de 295.2 milímetros en un día. Los meses más lluviosos para el Sur de la Región Amazónica han sido Enero y Marzo (Mejía, M., 1987).

Por lo general los vientos son débiles en la Amazonia Colombiana, con valores menores de un metro por segundo; no obstante, en situaciones de tormentas pueden presentarse ráfagas con velocidades de consideración. El ciclo diario de la velocidad del viento está directamente ligado al del brillo solar, en tal forma que hay situación de calma desde el atardecer hasta las primeras horas de la mañana; los vientos son débiles durante el día, alcanzando los mayores valores alrededor del mediodía (2 a 5 m/seg) (Mejía, M., 1987).

Figura 2-2 Climograma de Leticia - Amazonas. (Climate-Data.org, s. f.)



2.1.3 Vegetación

En la región sur de la Amazonia colombiana se reconocen siete clases principales de cobertura vegetal natural: bosques altos (dosel superior a 25 m), bosques medios (dosel entre 10-25 m), bosques bajos (dosel < 10 m), bosques aluviales, arbustales, herbazales (dominados por vegetación herbácea no graminoide) y sabanas altas (dominados por vegetación herbácea graminoide). Una extensa área de la región ha sufrido el efecto de transformación del paisaje para el uso agropecuario. Del total de área, 83 % está cubierta por vegetación boscosa (bosques altos-BA-, medios-BM-, bajos-BB- y aluviales-AL-), cerca del 2% por vegetación no boscosa (arbustales-AB-, herbazales-HA- y sabanas-SA-) y cerca de 15% por agroecosistemas (Ruiz, S. et al., 2007).

En los datos obtenidos en el año 2012, se afirma que en la región aún quedan 40.416.047 ha de bosques naturales, esto significa que el 83,6% de la Amazonia Colombiana sigue sin grandes transformaciones de sus coberturas. Los bosques naturales son las coberturas que continúan predominando en la región, a pesar que la dinámica de transformación genera pérdidas de su cobertura a tasas cercanas o superiores a los 1.000 km²/año, según la información reportada por Sinchi (Murcia, Huertas, Rodríguez, y Castellanos, 2011 y Cabrera, Vargas, Galindo, García y Ordoñez, 2011 En: Murcia, U. et al., 2014). El bosque denso alto de tierra firme junto con el bosque alto inundable heterogéneo, son los que más área ocupan, representado el 72.25% y 6.4% respectivamente, de toda la región (Murcia, U. et al.).

En la región sur de la Amazonia (Departamentos del Amazonas, Caquetá y Putumayo) los bosques naturales cubren 186.701,78 km² (83.08%), predominando los bosques densos altos de tierra firme (76.58%). Los arbustales que en su mayoría son densos cubren 709,15 km² (0.31%). A excepción de los herbazales abiertos arenosos se encuentran superficies de los otros tipos de herbazales cubriendo 3.738,62 km², equivalentes al 1.66% de la región. Otras coberturas que se presentan de forma exclusiva en esta zona son los estanques para acuicultura continental (0.35 km²) y la explotación de hidrocarburos (0.36 km²) (Murcia, U. et al., 2014).

El Departamento del Amazonas es el que tiene mayor superficie en coberturas naturales, llega al 98.8% de su territorio, solo los bosques cubren el 96.5%. Todo el departamento tiene una continuidad entre las coberturas naturales, solo en algunos enclaves como Leticia, La Chorrera y El Encanto, evidencian algún grado de transformación de sus coberturas. Los bosques de tierra firme tienen una superficie de 96.906,4 km² y los bosques inundables de 8.055,3 km² (7.4% del departamento) (Murcia, U. et al., 2014).

2.2 Familia Nymphalidae Rafinesque, 1815

Las mariposas de la familia Nymphalidae morfológicamente y ecológicamente diversas han sido el tema de prolongadas e intensas investigaciones genéticas, comportamentales y ecológicas por más de un siglo. Desde el tiempo de Darwin y Bates, trabajos han repetidamente puesto a este grupo como mejor ejemplo de selección natural, polimorfismo y mimetismo (Bates 1861; Poulton 1916; Goldschmidt 1945; Fisher 1958; Sheppard 1963; Turner 1977. En: Brower, A., 2000). El

estudio de los Nymphalidae continua generando datos fundamentales para campos diversos de genética ecológica, ecología química, ecología de comunidades, desarrollo, etología y biología de la conservación (Gilbert 1991; Nijhout 1991; Carroll et al. 1994; Wahlberg et al. 1996; Monteiro et al. 1997; DeVries et al. 1999; ver también Vane-Wright & Ackery (1984). En: Brower, A., 2000). Las especies de Nymphalidae están entre los primeros taxa que nos han ayudado a comprender las complejas relaciones entre insectos y sus plantas hospederas (Ehrlich & Raven, 1964. En:Wahlberg, N. et al., 2009), el efecto de la fragmentación del hábitat en la dinámica de poblaciones de especies en peligro (Hanski, 1999. En: Wahlberg, N. et al., 2009), los mecanismos genéticos detrás del desarrollo de características morfológicas (Bedade & Brakefield, 2002. En:Wahlberg, N. et al., 2009), y las interacciones coevolutivas entre organismos en anillos miméticos y coloración aposemática (Brower 1996; Mallet. J., et al 1998. En: Wahlberg, N. et al., 2009)

La familia Nymphalidae contiene el número más grande de especies, incluye cerca de 633 géneros, 7200 especies (Freitas, A. & Brown, K., 2004), la más diversa relación con plantas hospederas, y la más grande diversidad de formas larvales de cualquier familia de mariposas en el mundo. Las mariposas Nymphalidae son encontradas virtualmente en cada hábitat concebible excepto en la Antártica, y están presentes en su mayor diversidad en el Neotrópico. A pesar de la diversidad y variedad en apariencia, todas las mariposas Nymphalidae son reconocidas por el hecho de ellas tienen solo 4 patas, y las patas delanteras están grandemente reducidas (DeVries, P., 1987).

La filogenia de esta familia ha sido frecuentemente discutida, las relaciones entre las categorías taxonómicas bajo el nivel de familia varia con la muestra y el autor (Clark, 1949; Ehrlich, 1958; DeVries, 1987; Harvey, 1991. En: Freitas, A. & Brown, K., 2004). Como resultado, el número de subfamilias dentro de la familia varia, dependiendo del autor que se consulte. Estas categorías sistemáticas han ido desde ocho reconocidas por Ehrlich (1958^a), a las veinticinco reconocidas por Clark (1949) En: DeVries, P., 1987). Actualmente y de acuerdo a Freitas, A. & Brown, K., 2004, la familia Nymphalidae contiene seis grupos principales: el primer grupo incluye solamente a Libytheana, el segundo grupo (El clado Danaoid) contiene a las subfamilias Tellervinae, Danainae y Ithomiinae, el tercer grupo (Clado Nymphaloid) fue formado por las subfamilias Nymphalinae y Heliconiinae y es el grupo hermano de los siguientes tres grupos; el cuarto grupo representa el Limenitidinae menos el Biblidini, el grupo cinco está conformado por Apaturinae, Charaxinae, Bia, Satyrinae, Calinaginae, Morphinae, Brassolinae; y el grupo seis conformado solamente por la subfamilia Biblidinae; estos últimos tres grupos conforman el Clado Satyroid.

De acuerdo con Andrade-C., M.G. (Comunicación personal) para Colombia se estiman 1280 especies, la familia Nymphalidae comprende once subfamilias: Nymphalinae, Danainae, Satyrinae, Ithomiinae, Heliconiinae, Apaturinae, Charaxinae, Morphinae, Biblidinae, Limenitidinae y Libytheinae (ANDRADE-C., M.G, L.A. GONZÁLEZ-MONTAÑA, & H.W. PULIDO-B., 2007)

2.2.1 Subfamilia Heliconiinae Swainson, 1822

La subfamilia Heliconiinae comprende alrededor de 70 especies neotropicales que se alimentan de pasifloras, (Strauss, R, 1990). Se caracterizan por las alas anteriores elongadas, ojos grandes y

antenas largas. Distribuidas desde el sur de Estados Unidos, a través de Sur y Centro América y el occidente de la India, con la más grande diversidad encontrada en el Amazonas de Perú y Brasil (DeVries, P., 1987). El patrón de variación dentro de muchas de ellas es muy extremo, de tal forma que una multitud de formas variables han sido descritas; algunas de las especies muestran bastante variación excepcional, aunque los patrones individuales son algunas veces constantes en áreas geográficas grandes y bien definidas. Sin embargo, en donde estas formas se encuentran se forman áreas de transición, algunas veces de menos de 50 kilómetros de amplitud, en las cuales hay extensivas mezclas de elementos de patrones (Ackery, P. & Smiles, R., 1976).

Esta subfamilia es una de las más conocidas y un grupo biológicamente influyente de mariposas. Debido a su coloración brillante, su participación en complejos miméticos, y su variabilidad geográfica, estas mariposas han sido el tema de interés taxonómico por 100 años (Bates, 1862; Müller, 1877; Stichel, 1906; Neustetter, 1929; Michener, 1942; Emsley, 1963; 1965; Brown, 1972, 1973, 1976a, b; Brown & Mielke, 1972; Turner, 1976; Brower, 1994; ver Turner, 1967 y Brown, 1981. En: Penz, C., 1999). Han tenido también un fundamental desarrollo en biología evolutiva, en el concepto original de mimetismo (Bates, 1862), estas mariposas juegan un rol fundamental como modelos no palatables y ellos han permanecido como centro en el desarrollo de la teoría y la evolución de la no palatabilidad (Poulton, 1887; Itringham, 1916; Fisher, 1930; Turner, 1965, 1970, 1976, 1983; Benson, 1971; Brown, Sheppard & Turner, 1974; Sheppard et al., 1985; Chai, 1990; Mallet & Singer, 1987; Mallet, 1993; Mallet & Gilbert, 1995; Brower, 1996. En: Penz, C.). Así mismo, han jugado un rol clave en nuestra comprensión de la coevolución entre insectos y plantas (Ehrlich & Raven, 1965; Gilbert, 1975; Benson, Brown & Gilbert, 1976; Brower, 1997. En: Penz, C.), en genética (Por ejemplo: Turner, 1971; Sheppard et al., 1985), biología poblacional (Por ejemplo: Gilbert & Smiley, 1978; Benson, 1978; Mallet, 1986), y biología de la conservación (ver en Brown, 1981 and Gilbert, 1991. En: Penz, C., 1999).

La clasificación de la subfamilia Heliconiinae ha sido trabajada por muchos investigadores, originalmente fue una sección del género *Papilio* (Linnaeus, 1758). Un siglo más tarde, Doubleday (1848) puso las mariposas neotropicales con alas elongadas y la celda cerrada en el ala posterior en la Familia Heliconiidae. El naturalista Bates, (1862) dio después un gran paso hacia la comprensión de las relaciones entre los Heliconiidae Neotropicales y los Danaidae y Acraenidae del viejo mundo, así decidió dividir los Heliconiidae de Doubleday en dos grupos: Acraeoid Heliconiidae, incluyendo *Heliconius* y *Eueides*, y Danaoid Heliconiidae, incluyendo géneros clasificados actualmente en *Danainae* e *Ithomiini*.

De esta manera y a lo largo de la historia el número de géneros clasificados dentro de Heliconiidae ha ido desde un rango de 2 hasta 42, y el razonamiento científico atrás de esta variación sigue dos escuelas de pensamiento paralelas: en la primera escuela *Heliconius* y *Eueides* fueron consideradas como familias separadas del resto de Nymphalidae basados en su celda discal cerrada en el ala posterior y la segunda escuela se inclinaron hacia ampliar más Heliconiinae para incluir géneros manifestando que muchos otros géneros de Nymphalidae también tenían la celda discal cerrada en el ala posterior (Penz, C. & Peggie, D., 2003).

Actualmente, Según Warren, A. D, K. J. Davis, E. M. Stangeland, J. P. Pelham, & N. V. Grishin (2015) y para Norte y Sur América la subfamilia Heliconiinae tiene tres tribus y dieciséis géneros:

- **Acraeini Boisduval, 1833:** *Altinote* Potts, 1943, *Abananote* Potts, 1943, *Actinote* Hübner 1869.

- **Heliconiini Swainson, 1822:** *Agraulis* Boisduval y LeConte, 1833, *Dione* Hubner, 1819, *Podotricha* Michener, 1942, *Dryadula* Michener, 1942, *Dryas* Hubner, 1807, *Neruda* J. Turner, 1976, *Philaethria* Billberg, 1820, *Eueides* Hubner, 1816, *Heliconius* Kluk, 1802.
- **Argynnini Duponchel, 1835:** *Euptoieta* Doubleday, 1848, *Yramea* Reuss, 1920, *Boloria* Moore, 1900, *Speyeria* Scudder, 1872.

2.2.2 El Género *Heliconius*

Las mariposas del género *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) han sido a lo largo del tiempo celebres por su viva coloración aposemática, mimetismo Mulleriano y sorprendente polimorfismo intraespecífico (Bates 1862; Eltringham 1916; Turner 1976; Brown 1979. En: Brower, A., 2011), lo que las ha llevado a ser un sistema modelo importante en un amplio rango de disciplinas ecológicas y evolutivas (Brower, A., 2013), ya que han servido como ejemplo de selección natural, estructura de comunidades y coevolución (Brower, A., 1997). Un área muy importante de investigación de estas mariposas ha sido los aspectos ecológicos y genéticos de la especiación, con algunos autores argumentando que este género ejemplifica la noción de Darwin (Darwin, C., 1859. En: Brower, A., 2013) de que el límite de las especies es solo un punto arbitrario en el continuo (Mallet, et al., 2007. En: Brower, A., 2013). Posteriormente, *Heliconius* también ha llegado a ser un eje de la genómica evolutiva comparativa (Salazar CA, et al., 2010, Quek S-P., et al., 2010, Hines HM., et al. 2011, Dasmahapatra KK., et al. 2012, Nadeau NJ., et al. 2012, Pardo-Díaz C, 2012. En: Brower, A., 2013), proporcionando una vasta y nueva fuente de datos para direccionar preguntas de hace muchos años acerca de la diversificación de los patrones alares aposemáticos dentro y entre los miembros del género (Brower, A., 2013).

Sus patrones de color, lo cuales advierten la impalatabilidad de las mismas a sus predadores, fueron importantes para Bates, Müller y otros primeros investigadores en la formulación de las teorías de mimetismo (Bates, 1862; Müller, 1879; Dixey, 1896, 1908; Marshall, 1908. En: Brower, A., 1994). Esta diversidad de patrones ha sido de alto interés en genética, ya que en general es incomparable con cualquier otro insecto, un ejemplo, que muestra esta diversidad es la exhibida por los pares co-miméticos *Heliconius erato* (L) y *Heliconius melpomene* (L), estas especies cuentan con al menos 10 fenotipos altamente distintos compartidos entre razas geográficas de las dos especies (Sheppard et al. 1985. En: Brower, A., 2011). Uno de los resultados genéticos muestran que la estructura genética subyacente a este patrón de diversidad es asimismo bastante distinto de la norma. En patrones del ala “típicos” de mariposas, la expresión de los elementos del patrón es más o menos el desarrollo integrado en toda la superficie del ala (Monteiro et al. 1994; Beldade and Brakefield 2002. En: Brower, A., 2011) de modo tal que la variación alélica en las formas, tamaños y colores del patrón del ala puede ser expresado como diferencias de un solo “supergen” alélico (Clarke and Sheppard 1960. En: Brower, A., 2011). Por el contrario, en *Heliconius*, los diferentes elementos del patrón del ala son controlados por genes en cromosomas separados (Sheppard et al. 1985; Jiggins et al. 2005; Kapan et al. 2006. En: Brower, A., 2011) y ordenados independientemente en cruces experimentales, tan bien como en zonas de hibridación natural (Sheppard 1963; Turner 1971; Mallet 1993. En: Brower, A., 2011).

Esta diversidad de elementos del patrón bajo control genético independiente ha sido referido como una “caja de herramientas” para la generación de la diversidad fenotípica (Gilbert 2003. En:

Brower, A., 2011). La diversidad de formas miméticas dentro y entre de las especies de *Heliconius* a pesar de la selección conforman un solo patrón aposemático lo que ha sido así visto como una paradoja evolutiva (Ford 1953; Turner 1977; Joron and Mallet 1998. En: Brower, A., 2011), explicada diversamente como un producto de la vicarianza del refugio Pleistoceno (Brown et al. 1974. En: Brower, A.), divergencia selectiva a través de ecotonos (Endler 1982; Mallet 1993. En: Brower, A.), y alguna combinación de las mismas (Turner 1982, 1983. En: Brower, A., 2011).

Es así como, esta diversificación remarcada de colores y patrones entre razas dentro de una sola especie de *Heliconius* la simultánea convergencia intraespecífica a patrones miméticos virtualmente idénticos, ha presentado para los sistemáticos un continuo cambio desde tiempos pre Darwinianos hasta el día presente (Brower, A., 1994). En los años 1900s, una síntesis de la sistemática Heliconiinae (Stichel, H. 1906., Stichel, H., Riffarth, H. 1905. En: Brown, K., 1981) abrió el camino para los estudios de campo durante los subsecuentes años por Kaye (Kaye, W. J. 1907., Kaye, W. J. 1916. En: Brown, K.), Michael (Michael, O. 1912., Michael, o. 1926. En: Brown, K.), Collenette (Collenette, C. L. 1928. En: Brown, K.), Moss (Moss, A. M. 1933. En: Brown, K.), Beebe (Poulton, E. B. 1931. En: Brown, K.) y otros. Tanto estos estudios biológicos (primariamente llevados a cabo por visitante europeos al Neotrópico) y el trabajo sistemático, el cual por ese entonces fue principalmente restringido a dar nombre a las nuevas formas y aberraciones. Estudios biológicos modernos comenzaron en los 1950s en Trinidad y desde allí se expandió a muchos países, instituciones y áreas de investigación. Heliconiini son ahora animales de laboratorio, métodos experimentales y teorías biológicas han derivado del gran beneficio que trajo el estudio detallado de campo y poblaciones en cautiverio de estas mariposas (Brown, K., 1981). Tantas como 117 (Neustetter, 1929) y tan pocas como 31 especies (Eltringham, 1916) han sido reconocidas por varios autores. Estas están compuestas de subespecies, razas, variedades y morfos (Brower, A., 1994).

Las especies Heliconiini son normalmente reconocidas no solo por diferencias en el patrón del color del ala y pocos intermedios en simpatria, sino también por el significado de la morfología y en algunos casos datos genéticos (Brower, 1996; Jiggins et al., 1996; Jiggins & Davies, 1998; Giraldo et al., 2008. En: Rosser, N., Phillimore, A., Huertas, B., Willmott, K., & Mallet, J., 2012). Las subespecies son reconocidas por diferencias geográficas en el patrón de color del ala y abundantes genotipos híbridos en zonas de contacto (Holzinger & Holzinger, 1994. En: Rosser, N. et al.). Muchas subespecies de Heliconiini no encajan en la definición de subespecies como fenotipos geográficamente separadas (Brown, 1979; Turner, 1981; Mallet, 2001. En: Rosser, N. et al.). Más bien, en un número de regiones, múltiples fenotipos co-ocurren, probablemente mantenidos por el mimetismo con modelos alternativos (Joron et al., 2001. En: Rosser, N. et al.). Estudios previos en la biogeografía de Heliconiini demostraron amplios patrones de riqueza de especies y endemismo de subespecies (Emsley, 1963; Brown, 1979; Holzinger & Holzinger, 1994. En: Rosser, N. et al.).

En la actualidad y según Lamas, G.(2004) y Warren, A. D. et al. (2013) se conocen 43 especies y 318 subespecies del género *Heliconius*:

Tabla 2-1 *Especies de Heliconius.*

Especies
1. <i>Heliconius antiochus</i> (Linnaeus, 1767)
2. <i>Heliconius astraea</i> (Staudinger, 1897)
3. <i>Heliconius atthis</i> (E. Doubleday, 1847)
4. <i>Heliconius besckei</i> (Ménétriés, 1857)
5. <i>Heliconius burneyi</i> (Hübner, [1831])
6. <i>Heliconius charithonia</i> (Linnaeus, 1767)
7. <i>Heliconius clysonymus</i> Latreille, [1817]
8. <i>Heliconius congener</i> Weymer, 1890
9. <i>Heliconius cydno</i> (E. Doubleday, 1847)
10. <i>Heliconius demeter</i> Staudinger, 1897
11. <i>Heliconius egeria</i> (Cramer, 1775)
12. <i>Heliconius eleuchia</i> (Hewitson, [1854])
13. <i>Heliconius elevatus</i> Nöldner, 1901
14. <i>Heliconius erato</i> (Linnaeus, 1758)
15. <i>Heliconius ethilla</i> (Godart, 1819)
16. <i>Heliconius hecale</i> (Fabricius, 1776)
17. <i>Heliconius hecalesia</i> (Hewitson, [1854])
18. <i>Heliconius hecuba</i> (Hewitson, [1858])
19. <i>Heliconius hermathena</i> (Hewitson, [1854])
20. <i>Heliconius heurippa</i> (Hewitson, [1854])
21. <i>Heliconius hewitsoni</i> (Hewitson, 1875)
22. <i>Heliconius hierax</i> (Hewitson, 1869)
23. <i>Heliconius himera</i> (Hewitson, 1867)
24. <i>Heliconius hortense</i> (Guérin-Méneville, [1844])
25. <i>Heliconius ismenius</i> Latreille, [1817]
26. <i>Heliconius lalitae</i> Brévignon, 1996
27. <i>Heliconius leucadia</i> H. Bates, 1862
28. <i>Heliconius luciana</i> Lichy, 1960
29. <i>Heliconius melpomene</i> (Linnaeus, 1758)
30. <i>Heliconius nattereri</i> C. Felder & R. Felder, 1865
31. <i>Heliconius numata</i> (Cramer, 1780)
32. <i>Heliconius pachinus</i> Salvin, 1871
33. <i>Heliconius pardalinus</i> H. Bates, 1862
34. <i>Heliconius peruvianus</i> (C. Felder & R. Felder, 1859)
35. <i>Heliconius ricini</i> (Linnaeus, 1758)
36. <i>Heliconius sapho</i> (Drury, 1782)
37. <i>Heliconius sara</i> (Fabricius, 1793)
38. <i>Heliconius telesiphe</i> (E. Doubleday, 1847)
39. <i>Heliconius timareta</i> (Hewitson, 1867)
40. <i>Heliconius tristero</i> A. V.Z. Brower, 1996
41. <i>Heliconius wallacei</i> Reakirt, 1866
42. <i>Heliconius xanthocles</i> H. Bates, 1862
43. <i>Heliconius doris</i> (Linnaeus, 1771)

En Colombia, se encuentran 32 especies y 106 subespecies:

Tabla 2-2 Las especies y subespecies del Género *Heliconius* en Colombia.

ESPECIE	SUBESPECIES
1. <i>Heliconius antiochus</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Heliconius antiochus aranea</i> (Fabricius, 1793) <i>Heliconius antiochus ssp. nov.</i> Lamas, MS <i>Heliconius antiochus antiochus</i> (Linnaeus, 1767)
2. <i>Heliconius burneyi</i> (Hübner, [1831])	<i>Heliconius burneyi lindigii</i> C. Felder & R. Felder, 1865 <i>Heliconius burneyi burneyi</i> (Hübner, [1831]) <i>Heliconius burneyi huebneri</i> Staudinger, 1897
3. <i>Heliconius charitonia</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Heliconius charitonia bassleri</i> W. Comstock & F. Brown, 1950
4. <i>Heliconius clysonimus</i> Latreille, [1817]	<i>Heliconius clysonimus clysonimus</i> Latreille, [1817] <i>Heliconius clysonimus hygiana</i> (Hewitson, 1867)
5. <i>Heliconius cydno</i> (E. Doubleday, 1847)	<i>Heliconius cydno chioneus</i> H. Bates, 1864 <i>Heliconius cydno wanningeri</i> Neukirchen, 1991 <i>Heliconius cydno hermogenes</i> (Hewitson, [1858]) <i>Heliconius cydno zelinde</i> A. Butler, 1869 <i>Heliconius cydno cordula</i> Neustetter, 1913 <i>Heliconius cydno cydnides</i> Staudinger, 1885 <i>Heliconius cydno cydno</i> (E. Doubleday, 1847) <i>Heliconius cydno lisethae</i> Neukirchen, 1995 <i>Heliconius cydno weymeri</i> Staudinger, 1897
6. <i>Heliconius heurippa</i> (Hewitson, [1854])	
7. <i>Heliconius timareta</i> (Hewitson, 1867)	<i>Heliconius timareta florencia</i>
8. <i>Heliconius tristero</i> A. V.Z. Brower, 1996	
9. <i>Heliconius demeter</i> Staudinger, 1897	<i>Heliconius demeter demeter</i> Staudinger, 1897 <i>Heliconius demeter zikani</i> K. Brown & Benson, 1975
10. <i>Heliconius astraea</i> Staudinger, 1897	<i>Heliconius astraea astraea</i> Staudinger, 1897
11. <i>Heliconius egeria</i> (Cramer, 1775)	<i>Heliconius egeria homogena</i> Bryk, 1953
12. <i>Heliconius congener</i> Weymer, 1890	<i>Heliconius congener aquilionaris</i> K. Brown, 1976
13. <i>Heliconius eleuchia</i> (Hewitson, [1854])	<i>Heliconius eleuchia eleuchia</i> (Hewitson, [1854]) <i>Heliconius eleuchia eleusinus</i> Staudinger, 1885 <i>Heliconius eleuchia primularis</i> A. Butler, 1869
14. <i>Heliconius elevatus</i> Nöldner, 1901	<i>Heliconius elevatus taracuanus</i> Bryk, 1953 <i>Heliconius elevatus pseudocupidineus</i>

- Neustetter, 1931
15. *Heliconius erato* (Linnaeus, 1758) *Heliconius elevatus elevatus* Nöldner, 1901
Heliconius erato reductimacula Bryk, 1953
Heliconius erato chestertonii (Hewitson, 1872)
Heliconius erato colombina Staudinger, 1897
Heliconius erato hydara (Hewitson, 1867)
Heliconius erato dignus Stichel, 1923
Heliconius erato guarica Reakirt, 1868
Heliconius erato lativitta A. Butler, 1877
Heliconius erato amazona Staudinger, 1897
Heliconius erato venus Staudinger, 1882
Heliconius erato cyrbia (Godart, 1819)
16. *Heliconius ethilla* (Godart, 1819) *Heliconius ethilla latona* Neukirchen, 1998
Heliconius ethilla mentor Weymer, 1883
Heliconius ethilla adela Neustetter, 1912
Heliconius ethilla metalilis A. Butler, 1873
Heliconius ethilla semiflavus Weymer, 1894
17. *Heliconius hecale* (Fabricius, 1776) *Heliconius hecale melicerta* H. Bates, 1866
Heliconius hecale ennius Weymer, 1891
Heliconius hecale quitalea (Hewitson, [1853])
Heliconius hecale alexander Neustetter, 1928
Heliconius hecale humboldti Neustetter, 1928
Heliconius hecale holcophorus Staudinger, 1897
Heliconius hecale ithaca C. Felder & R. Felder, 1862
Heliconius hecale annetta Riffarth, 1900
18. *Heliconius atthis* (E. Doubleday, 1847)
19. *Heliconius hecalesia* (Hewitson, [1854]) *Heliconius hecalesia hecalesia* (Hewitson, [1854])
Heliconius hecalesia eximius Stichel, 1923
Heliconius hecalesia longarena (Hewitson, 1875)
Heliconius hecalesia gynaesia (Hewitson, 1875)
20. *Heliconius hecuba* (Hewitson, [1858]) *Heliconius hecuba tolima* Fassl, 1912
Heliconius hecuba cassandra C. Felder & R. Felder, 1862
Heliconius hecuba hecuba (Hewitson, [1858])
Heliconius hecuba crispus Staudinger, 1885
Heliconius hecuba creusa H. Holzinger & R. Holzinger, 1989
21. *Heliconius hierax* (Hewitson, 1869) *Heliconius hierax hierax* (Hewitson, 1869)
22. *Heliconius ismenius* Latreille, [1817] *Heliconius ismenius bouletti* Neustetter, 1928
Heliconius ismenius ismenius Latreille, [1817]
Heliconius ismenius metaphorus Weymer, 1883
Heliconius ismenius occidentalis Neustetter,

- 1928
Heliconius ismenius tilletti K. Brown & F. Fernández, 1976
23. *Heliconius melpomene* (Linnaeus, 1758)
Heliconius melpomene anduzei K. Brown & F. Fernández, 1985
Heliconius melpomene bellula J. Turner, 1971
Heliconius melpomene rosina (Boisduval, 1870)
Heliconius melpomene cythera (Hewitson, 1869)
Heliconius melpomene vicina Ménériés, 1857
Heliconius melpomene vulcanus A. Butler, 1865
Heliconius melpomene malleti Lamas, 1988
24. *Heliconius numata* (Cramer, 1780)
Heliconius numata messene C. Felder & R. Felder, 1862
Heliconius numata superioris A. Butler, 1875
Heliconius numata bicoloratus A. Butler, 1873
Heliconius numata silvana (Stoll, 1781)
Heliconius numata arcuella H. Druce, 1874
Heliconius numata euphone C. Felder & R. Felder, 1862
Heliconius numata aurora H. Bates, 1862
25. *Heliconius pardalinus* H. Bates, 1862
Heliconius pardalinus butleri K. Brown, 1976
Heliconius pardalinus orteguaza K. Brown, 1976
Heliconius pardalinus pardalinus H. Bates, 1862
26. *Heliconius leucadia* H. Bates, 1862
Heliconius leucadia leucadia H. Bates, 1862
Heliconius leucadia pseudorhea Staudinger, 1897
27. *Heliconius sapho* (Drury, 1782)
Heliconius sapho candidus K. Brown, 1976
Heliconius sapho chocoensis K. Brown & Benson, 1975
Heliconius sapho sapho (Drury, 1782)
28. *Heliconius sara* (Fabricius, 1793)
Heliconius sara brevimaculata Riffarth, 1901
Heliconius sara elektra Neukirchen, 1998
Heliconius sara magdalena H. Bates, 1864
Heliconius sara sara (Fabricius, 1793)
Heliconius sara sprucei H. Bates, 1864
29. *Heliconius telesiphe* (E. Doubleday, 1847)
Heliconius telesiphe sotericus Salvin, 1871
30. *Heliconius wallacei* Reakirt, 1866
Heliconius wallacei colon Weymer, 1891
Heliconius wallacei flavescens Weymer, 1891
Heliconius wallacei mimulinus A. Butler, 1873
31. *Heliconius xanthocles* H. Bates, 1862
Heliconius xanthocles explicata K. Brown, 1976
Heliconius xanthocles melete C. Felder & R.

Felder, 1865

Heliconius xanthocles napoensis H. Holzinger & K. Brown, 1982

Heliconius xanthocles rindgei H. Holzinger & K. Brown, 1982

Heliconius xanthocles similatus J. Zikán, 1937

32. *Heliconius doris* (Linnaeus, 1771)

Heliconius doris dives (Oberthür, 1920)

De la lista anterior solamente las especies *Heliconius tristero* y *Heliconius heurippase* encuentran solamente en Colombia, así como las siguientes 35 subespecies se han encontrado solo para nuestro país (Rosser, N. et al., 2012): *Heliconius burneyi lindigii* C. Felder & R. Felder, 1865, *Heliconius cydno hermogenes* (Hewitson, [1858]), *Heliconius cydno wanningeri* Neukirchen, 1991, *Heliconius cydno weymeri* Staudinger, 1897, *Heliconius cydno cydnides* Staudinger, 1885, *Heliconius cydno lisethae* Neukirchen, 1995, *Heliconius cydno cydno* (E. Doubleday, 1847), *Heliconius timareta florenca*, *Heliconius congener aquilonaris* K. Brown, 1976, *Heliconius erato colombina* Staudinger, 1897, *Heliconius erato chestertonii* (Hewitson, 1872), *Heliconius erato dignus* Stichel, 1923, *Heliconius erato guarica* Reakirt, 1868, *Heliconius erato venus* Staudinger, 1882, *Heliconius ethilla semiflavus* Weymer, 1894, *Heliconius ethilla latona* Neukirchen, 1998, *Heliconius hecale ithaca* C. Felder & R. Felder, 1862, *Heliconius hecale holcophorus* Staudinger, 1897, *Heliconius hecalesia hecalesia* (Hewitson, [1854]), *Heliconius hecalesia longarena* (Hewitson, 1875), *Heliconius hecalesia gynaesia* (Hewitson, 1875), *Heliconius hecuba cassandra* C. Felder & R. Felder, 1862, *Heliconius hecuba hecuba* (Hewitson, [1858]), *Heliconius hecuba tolima* Fassl, 1912, *Heliconius hecuba creusa* H. Holzinger & R. Holzinger, 1989, *Heliconius hecuba crispus* Staudinger, 1885, *Heliconius ismenius occidentalis* Neustetter, 1928, *Heliconius melpomene bellula* J. Turner, 1971, *Heliconius sara brevimaclata* Riffarth, 1901, *Heliconius sara elektra* Neukirchen, 1998, *Heliconius wallacei mimulinus* A. Butler, 1873, *Heliconius xanthocles rindgei* H. Holzinger & K. Brown, 1982, *Heliconius xanthocles melete* C. Felder & R. Felder, 1865, *Heliconius xanthocles explicata* K. Brown, 1976, *Heliconius ismenius ismenius* Latreille, [1817], *Heliconius melpomene bellula* J. Turner, 1971.

Las especies de la Tribu Heliconiini tienen su mayor riqueza de especies cerca del ecuador y en las colinas y elevaciones medias del oriente de los Andes (Ver Figura N. 2-3), por el contrario, sus subespecies presentan su riqueza más alta concentrada a lo largo del río Amazonas (Ver figura N. 2-4), las razones mencionadas por los autores están relacionadas con el hecho de que muchas de las subespecies son simpátricas como un resultado del polimorfismo en características consideradas diagnósticas para las subespecies (Rosser, N. et al., 2012).

Figura 2-3 Riqueza de especies de la tribu Heliconiini (Tomada de: Rosser, N. et al., 2012)

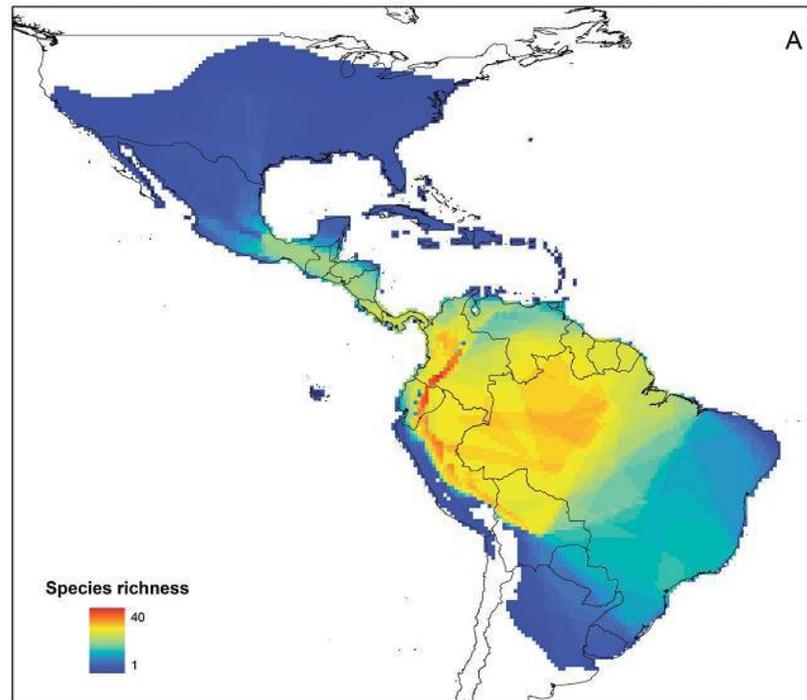
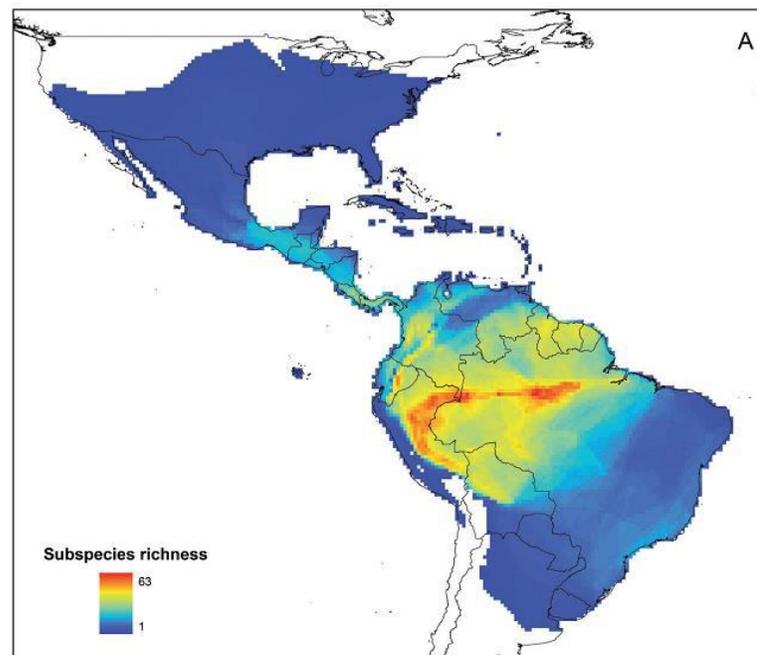


Figura 2-4 Riqueza subespecies de la tribu Heliconiini (Tomada de: Rosser, N. et al., 2012)



Es importante tener en cuenta que los últimos estudios han demostrado que varias de las especies que se han descrito pueden en realidad ser híbridos interespecíficos que se han y se pueden capturar de manera silvestre. Aunque los híbridos no son raros dentro de muchas poblaciones de *Heliconius*, la existencia de híbridos ocurriendo naturalmente es intrigante dado que sugiere que el flujo de genes sería posible entre especies. De ahí, esto podría permitir transferir genes adaptativos entre las especies (Gilbert 2003. En: Dasmahapatra, K., Silva-Vásquez, A., Chung, J., & Mallet, J., 2007). La hibridación en *Heliconius* ha sido hasta el momento examinado genéticamente solo en unos pocos casos que envuelven especies relacionadas genéticamente: *Heliconius erato* y *Heliconius himera*, o *Heliconius melpomene* y *Heliconius cydno* (Jiggins et al. 1997; Bull et al. 2006; Kronforst et al. 2006. En: Dasmahapatra, K. et al., 2007). En todos los otros casos, inferencias de hibridación han sido hechas en la base de fenotipos de especímenes capturados silvestres. A diferencia, los híbridos extremadamente raros entre *H. melpomene* y las especies más distantes en los *Heliconius* “silvaniformes” (Mallet et al. 2007. En: Dasmahapatra, K. et al., 2007) nunca han sido examinado genéticamente.

Así mismo, los adultos de *Heliconius* son de colores brillantes y componentes conspicuos de todos los hábitats debajo de Páramo, y son encontradas en todos los microhábitats en los bosques tropicales. Aunque claramente son más abundantes en Bosques con sucesión secundaria y con disturbios (DeVries, P., 1987). Muchas especies de heliconinos perchan gregariamente y muestran comportamiento home – range (rango de casa). Las perchas están compuestas de muchos individuos de la misma especie, ocasionalmente con algunas otras especies miméticas, y los individuos retornan al mismo punto para dormir (DeVries, P., 1987). Estudios de campo de *Heliconius* han revelado algunas veces un patrón de pequeñas poblaciones locales, compuestas por individuos de larga vida y en reproducción continua quienes aprenden a localizar el recurso siguiendo durante el día a los individuos con quienes ellas descansan en la noche. Algunas clases de sexo y edad, especialmente las hembras más jóvenes, pueden ser altamente móviles en algunos momentos del año, posiblemente representando dispersión denso-dependiente; los individuos en estas clases son algunas veces encontradas durmiendo lejos de los lugares de descanso comunes (Brown, K., 1981). Según Gilbert, L., (1976), los machos adultos de los *Heliconius* transfieren feromonas antiafrodisíacas a las hembras durante el apareamiento, es por esto que las hembras cuando son manipuladas, producen un fuerte olor que se dice se asemeja a la sustancia phenylcarbylamine, o avellanas de bruja. El olor es presentado en hembras apareadas pero no en vírgenes y es algunas veces detectada en machos, posiblemente porque es retenido internamente y no desplegado. Es emanado de dos estructuras conocidas como “glándulas olorosas”, las cuales son contiguas a las glándulas abdominales de la hembra.

Por otra parte, las mariposas de este género, depositan sus huevos solo en Pasifloráceas, algunas de estas plantas desarrollan características que parecen mimetizar a los huevos amarillos y brillantes de las mariposas. Se cree que existen unas 500 especies de Pasifloráceas en el Neotrópico. De acuerdo, a estudios en la Isla Barro Colorado en Panamá, esta familia de plantas parece que son un porcentaje muy bajo con respecto al resto de las plantas de un Bosque, esto hace que las especies de *Heliconius* pueden tener una disponibilidad menor del 1% de estas plantas en sus hábitats. Así mismo, se sabe también que las semillas de estas plantas pueden germinar solo en áreas abiertas donde el suelo está expuesto a la luz y que asignan una gran cantidad de energía a crecer rápidamente antes de que las demás plantas cierren nuevamente el Bosque y antes de que un *Heliconius* hembra ponga sus huevos en ellas y sus orugas la defolien y no permitan su crecimiento rápido y desarrollo reproductivo (Gilbert, L., 1982).

Las hembras de *Heliconius* tienen varias formas de identificar este tipo de plantas en el bosque. Por un lado, se sabe que las corrientes de aire al pasar por estas plantas arrastran unas sustancias volátiles que le permite a la mariposa identificar una zona del Bosque donde esta se encuentra y para lograr una localización más precisa la mariposa palpa con sus primer par de patas las hojas para reconocer a esta familia. Otra forma conocida de identificación ya observada en campo es por medio de percepciones visuales de la mariposa que busca entre otros detalles las formas de las hojas (Gilbert, L., 1982). Sus huevos son expuestos en los zarcillos pero fuera del alcance de los predadores. Las larvas son algunas veces cripticas y están bien armadas con espinas. Los caracteres de los juveniles varían apreciablemente dentro de una especie (hasta dentro de una población), algunas veces como una aparente respuesta a los factores bióticos y regímenes de luz. Por ejemplo, los huevos de una sola especie varían grandemente en tamaño y número de anillos, así como la pupa también varía y puede ser clara u oscura (Brown, K., 1981).

Las larvas de todos los heliconinos son espinosas, tiene dos espinas en la cabeza, se alimentan tanto solitariamente como gregariamente. El lugar donde las hembras ovipositan sus huevos se relacionan con la subdivisión sistemática antigua entre los Heliconiinae, ahora Tribu Heliconiini: algunas ponen solo un huevo sobre zarcillos, estipulas, las puntas de las hojas, o en las hojas, otros ponen huevos en grupos y solamente sobre hojas viejas. Se piensa que tal comportamiento de ovoposición tiene influencia en la forma de la hoja en las Pasiflora. Las pupas de los heliconinos son espinosas en los llamados grupos avanzados y sin espinas en los grupos primitivos. Ellas se suspenden tanto con el cuerpo horizontalmente con respecto al sustrato de pupación como de manera vertical (DeVries, P., 1987).

A diferencia de muchas mariposas, los *Heliconius* pueden utilizar los nutrientes del polen además del néctar, este comportamiento alimenticio de polen se centra alrededor de plantas de la familia Cucurbitaceae, como *Psiguria* y *Gurania*. Es el primer caso conocido en mariposas de un hábito que es documentado para otros insectos. Estas mariposas remueven aminoácidos y proteínas del polen, esta innovación juega un rol en la Biología reproductiva y poblacional de estos insectos. Hay evidencia de que algunas especies del género poseen un tiempo de vida activa más larga, hasta 6 meses tanto en laboratorio como en vida silvestre. Así como también se cree que la alimentación de polen ayuda a explicar el patrón de reproducción en muchas especies de *Heliconius*, algunas especies tienen una producción de huevos relativamente constante pero de baja tasa y varía desde 1 – 4 huevos hasta de 7 a 10 huevos. Este patrón de ovoposición maximiza la dispersión de los hijos en el tiempo, gracias a que permite un mayor escape a los parásitos pre-imaginales y predadores, los cuales son sin duda el mayor factor de mortalidad para muchas mariposas (Gilbert, L., 1972).

La fuerte coevolución entre el sistema Heliconiini – *Passiflora* – *Anguria* – *Gurania* puede representar unidades claves para investigación en la estructura, función, y diversidad en los sistemas tropicales. Ellos también proveen una base para la planificación de conservación (El gobierno de Brasil ya incluyo los resultados de la biogeografía de *Heliconius* en la escogencia de áreas favorables para parques y reservas). El sistema de *Heliconius* y Passifloraceae es un monitoreo fácil y un indicador confiable para muchos procesos ecológicos en las comunidades tropicales, lo cual puede ser usado en la evaluación de sistemas preservados y el manejo de la diversidad. La fuerte relación mutualista entre *Heliconius* y sus recursos de polen *Anguria* y *Gurania* (Cucurbitaceae) son de gran importancia en la estructura y estabilidad de los ecosistemas tropicales (Brown, K., 1981).

2.3 Ecología de Poblaciones de Mariposas

Es importante tener en cuenta que como cualquier otra población animal la de mariposas es un *conjunto de individuos de la misma especie habitando en una misma área en un intervalo de tiempo relativamente pequeño*, dado que en la práctica puede ser difícil delimitar las fronteras geográficas de una población; Parr, Gaskel y George, 1968 (En: Francini, R.B., 2010) sugieren el término de población transitoria. Así uno de los principales problemas de la ecología de poblaciones es derivar las características de la población por las características de los individuos y derivar los procesos poblacionales de los procesos vivos en organismos individuales, por tanto el principal axioma de la ecología de las poblaciones y de este trabajo es que *los individuos en una población son ecológicamente equivalentes*, lo cual significa que cada individuo tiene el mismo ciclo de vida y cada individuo en un estado del ciclo de vida está envuelto en el mismo conjunto de procesos ecológicos. La tasa de esos procesos o la probabilidad de eventos ecológicos son básicamente las mismas si los individuos son puestos en el mismo ambiente aunque una variación pueda ser permitida (Francini, R.B., 2010).

Las características individuales susceptibles de ser valoradas son *la edad, el estadio, el tamaño, el sexo y el comportamiento*; y las características poblacionales son el *tamaño o densidad poblacional, la distribución etaria o de estadios, la proporción sexual y la distribución espacial*. Los procesos individuales son el *desenvolvimiento, el crecimiento, la alimentación, la reproducción y la muerte*; y los procesos poblacionales son el *crecimiento poblacional (cambio en tamaño o densidad), cambio en la distribución etaria y la mortalidad* (Francini, R.B., 2010).

El objetivo del estudio de la ecología de poblaciones es por tanto determinar cuáles son las principales características emergentes de este nivel jerárquico en la clasificación ecológica y descubrir cuáles son los principales parámetros poblacionales y cuanto ellos valen (Francini, R.B., 2010), así como determinar, entre otras cosas, la estructura y dinámica de la población, de esta manera, busca explicar la disposición de los organismos en el espacio y las fluctuaciones en sus números a través del tiempo. Las mariposas son un grupo casi ideal para investigar estos temas y en este momento es el grupo más conocido en cuanto a la estructura y dinámica de sus poblaciones que de cualquier grupo comparable de invertebrados. Sin embargo, esta acumulación de conocimiento ha permitido la inducción de muy pocas generalidades acerca de las mariposas. Aun así, aquí se presentan algunas acerca de su estructura y dinámica poblacional (Ehrlich, P., 1984).

2.3.1 Estructura poblacional de las mariposas

Estrictamente debe llamarse estructura espacial. Son los patrones en los que los individuos se mueven en relación a los otros y al ambiente, y sus probabilidades de reproducirse en diferentes lugares. El movimiento del adulto claramente controla la estructura poblacional de una mariposa y aunque el movimiento de sus larvas es mínimo es importante en la dinámica poblacional. Las investigaciones en mariposas por el método de CMR ha revelado que existe una gran variedad en la estructura poblacional tanto entre poblaciones de mariposas (Gilbert & Singer, 1975. En: Ehrlich, P., 1984) como dentro de la misma población en años diferentes (White & Levin, 1981. En: Ehrlich, P., 1984). Algunas mariposas por ejemplo, muestran estructuras muy ajustadas, ocurriendo en unidades demográficas claramente delimitadas con pocos intercambios de

individuos. Otras en cambio, tienen una estructura floja, estando virtualmente ubicada sobre áreas amplias (Ehrlich, P., 1984).

Muchos factores influyen en la estructura de las poblaciones de mariposas. Uno de los más importantes es la *distribución y abundancia de los recursos nutricionales*, principalmente la planta hospedera para la larva y el néctar para los adultos. Con respecto a estos recursos, se pueden dar dos casos:

- Los dos recursos co-ocurren: la misma planta da el recurso para la larva y para el adulto.
- La especie de planta que provee néctar y aquella que provee el alimento de la larva son diferentes, pero crece juntas en los mismos parches de hábitat.
- Los recursos de la larva y el adulto están separados, normalmente los adultos se mueven entre ellos.

Es importante anotar que cuando el recurso para el adulto no es suficientemente abundante hay evidencia de que la dispersión incrementa especialmente en las hembras (Ehrlich *et al.* 1982. En: Ehrlich, P., 1984).

La estructura poblacional dominada por el recurso alimenticio parece ser una regla en las pocas mariposas tropicales estudiadas. La distribución de los recursos nutricionales es probablemente el mayor factor controlador de la estructura de mariposas no migratorias tanto en áreas tropicales como en templadas. Es así como, la importancia relativa de los recursos larvales y de adultos necesitan más atención. A una primera mirada pareciera que los recursos de las larvas, donde los requerimientos tienden a ser altamente específicos, debería dominar ya que algunas poblaciones de mariposas pueden sobrevivir sin néctar por una generación o más (Ehrlich & Murphy, 1981. En: Ehrlich, P., 1984), y los adultos son principalmente generalistas cuando escogen los recursos de néctar. Sin embargo, es también claro, que en muchas situaciones las flores son más escasas que el alimento de la larva. De esta manera, la distribución de los recursos de néctar y el polen pueden ejercer gran influencia en la estructura poblacional, así como podría la ocurrencia de sitios de charco sostenibles (Ehrlich, P., 1984).

El *comportamiento de localizar un sitio de apareamiento* en mariposas (Scott, 1974b. En: Ehrlich, P., 1984), el cual es influenciado por la distribución de recursos nutricionales, también afecta la estructura poblacional. Aquí se han visto dos comportamientos predominantes:

- *El patrullaje*: En este los machos vuelan constantemente en búsqueda de las hembras.
- *La percha*: En este los machos tienen estaciones y examinan continuamente y rápidamente por objetos voladores y las cortejan si demuestran ser hembras.

Ambos comportamientos son ampliamente distribuidos taxonómicamente en mariposas de zonas templadas, y observaciones casuales hacen parecer probable que ambos ocurran comúnmente en el trópico. Desde el punto de vista de la estructura de la población, la percha es el comportamiento más interesante, dado que los machos seleccionan sitios de percha característicos, por lo que se convierten en un recurso para la población, por tanto la distribución de este recurso influye en la estructura de la misma (Ehrlich, P., 1984).

Cuando la distribución es altamente parcheada con abundantes recursos de larvas y adultos co-localizados, la protandria y el patrullaje de los machos produce una alta probabilidad de

localización rápida de apareamiento. La protandria tiene un sentido adaptativo especialmente en especies donde aparearse con las hembras es difícil o ellas son poco receptivas (Labine, 1964., Ehrlich & Ehrlich, 1978. En: Ehrlich, P., 1984), ya que incrementa la probabilidad de los machos de aparearse exitosamente y minimizar el uso de energía pre-reproductiva de las hembras y el riesgo a la predación (Ehrlich, P., 1984).

Cuando la distribución de los recursos nutricionales no está grandemente co-localizados o cuando es más o menos continúa, entonces los sitios de percha llegan a ser una señal para las hembras en búsqueda de machos. La percha también es importante en densidades bajas ya que las hembras yendo a estos sitios tienen una alta probabilidad de ser inseminadas. Es importante notar que los factores ecológicos y no los de afinidad taxonómica son el principal determinante del comportamiento de apareamiento (Ehrlich, P., 1984).

Al estudiar la estructura poblacional también es necesario tener en cuenta que el *comportamiento de vuelo y dispersión* son importantes, en este sentido se considera que hay una fuerte programación genética de la distancia del vuelo y también en las diferencias del comportamiento de vuelo en los sexos (Scott, 1975a. En: Ehrlich, P., 1984). Así mismo, se asume que hay varianza genética en una población por la distancia de dispersión. Y por simplicidad se asume que hay dos tipos de genotipos: los que permanecen en sus casas y los dispersores. Claro hay un espectro entre los dos extremos. Muchas mariposas son habitantes de hábitats sucesionales, de hábitats de borde o con disturbios, y muchas también son capaces de incrementar su densidad poblacional hasta el punto donde ellos pueden amenazar la calidad y cantidad de recursos. Otras mariposas parecen incrementar su dispersión con la densidad y otras parecen estar programadas genéticamente para moverse sin señal de densidad (Ehrlich, P., 1984).

2.3.2 Dinámica poblacional de las mariposas

Dentro de la dinámica poblacional de las mariposas se debe tener en cuenta el número de mariposas, las fluctuaciones que presenta el tamaño poblacional, las causas de fluctuación y las extinciones naturales y/o por causa antropogénica que se pueden presentar (Ehrlich, P., 1984).

En cuanto al *número de mariposas*, existe una literatura comparativa sobre la abundancia de las mariposas obtenida en muestreos a largo término y por transectos (Ekholm 1975, Moore, 1975, Owen 1975, Pollard et al. 1975, Pollard, 1977. En: Ehrlich, P., 1984). Lo que ha permitido tener algunas ideas generales al respecto, como por ejemplo; 1) que la densidad extrema de mariposas en una población es la excepción y no la regla, 2) que donde las unidades demográficas han sido bien definidas los números tienden a ser más pequeños, algunas veces menos de 100 y generalmente unos pocos cientos a unos pocos miles (Ehrlich, 1975. En: Ehrlich, P., 1984), 3) que en unidades demográficas restringidas a parches de hábitat pequeños las mariposas pueden alcanzar densidades de unas 1.000 por hectárea o más, aunque unos cientos son más típicos, 4) para mariposas comunes sin restricción de hábitat, las densidades son menos de cientos por hectárea (Brussard & Ehrlich 1970^a, Watt et al. 1977, 1979. En: Ehrlich, P., 1984).

Así mismo, se ha visto que por lo general los machos de las mariposas son comúnmente observadas en un número mayor que las hembras y muchas hipótesis han sido formuladas para explicar esta desviación en la proporción de sexos de 1:1 encontradas en mariposas criadas en

laboratorio (Shields 1968. En: Ehrlich, P., 1984). Una de las explicaciones es que las hembras son menos susceptibles a la captura, otra es que las hembras migran más por el néctar lo que las hace estar más dispersas y también se cree que esta condición de más machos que hembras puede cambiar de generaciones en generaciones con las condiciones ecológicas y algunas excepciones se dan por el control genético (Ehrlich, P., 1984).

En cuanto al aspecto de la *fluctuación del tamaño poblacional* se han seguido en detalle relativamente pocas poblaciones de mariposas a lo largo de periodo significativos de tiempo. Ehrlich et al. (1974), modifico el esquema básico de Andrewartha & Birch (1954. En: Ehrlich, P., 1984), que divide el ambiente de un animal en cuatro componentes: 1) el medio (Clima), 2) recursos, 3) otros organismos que no son recursos y 4) peligros para los individuos. Los tres primeros han mostrado efectos significativos en las tasas de muerte de las poblaciones de mariposas, y los dos primeros pueden afectar las tasas de migración. Gilbert, L. & Singer, M. (1975) menciona que los factores limitantes de las poblaciones de las mariposas tienen que ver con los *recursos de las larvas y los adultos, la predación, parasitismo, patógenos y clima*.

En cuanto al recurso de las larvas, se sabe que las mariposas son relativamente especializadas en la planta hospedera. Esta especialización tiene que ver con el reconocimiento de los adultos de la planta hospedera, las respuestas de gusto y la tolerancia digestiva por parte de la larva (Gilbert, L., 1984). En (Renato, R. Ramos, Daniela Rodrigues, & André V.L. Freitas, 2012) y otros estudios (Rodríguez and Moreira 2004; Kerpel and Moreira 2005) se ha mostrado que las hembras de *H. erato phyllis* y otras especies de *Heliconius* pueden en general escoger plantas que proveen rendimientos superiores para sus descendientes, independientemente de la comunidad de especies de plantas hospederas, por lo que se puede decir que la disponibilidad de las plantas no explica el patrón de oviposición en el campo (Menna-Barreto and Araújo 1985; Périco 1995). Por lo tanto, se corrobora la existencia de una relación positiva entre la escogencia de la hembra y el rendimiento de los inmaduros.

Así mismo, muchas especies de mariposas permanecen alrededor de las las plantas hospederas de sus larvas. Es también importante tener en cuenta que muchos ordenes de insectos pueden compartir el hospedero larval de un grupo de mariposas en particular y esto no puede ser ignorado si la limitación de la planta hospedera para las especies de un orden es causada por las actividades de las otras. Una estrategia para el mantenimiento de las especies es la partición del recurso en diferentes partes de la planta, por ejemplo, las mariposas del género *Heliconius* se caracterizan por ovipositar en los nuevos brotes de las plantas hospederas (Denno & Donnelly, 1981. En: Gilbert, L., 1984). Sin embargo, es importante tener en cuenta que aunque se espera que la escogencia de la hembra sea las hojas nuevas, ya que el desempeño larval es mayor en estas, esto no siempre ocurre, pues otros factores están ligados como la presencia de parasitoides y a la ausencia de porciones de la plantas (meristema apical) (Kerpel, 1999. En: Ramos, R. R., 2003), de modo tal, que algunas comen hojas intermedias y viejas, dependiendo también de la edad de la larva.

En cuanto al *recurso del adulto*, se conoce por ejemplo que el recurso de polen en los *Heliconius* parece ejercer más grande influencia en los patrones de movimiento de los adultos que lo que hace el recurso larval (Ehrlich & Gilbert, 1973. En: Gilbert, L., 1984). Que las hembras recogen más polen que los machos, los individuos más viejos colectan más que los jóvenes, las especies de una comunidad algunas veces muestran diferencias en la cantidad como en el tipo de polen colectado, y experimentos en invernaderos muestran que las especies pueden diferir en la

habilidad de competir por el polen de un tamaño particular (Boggs et al, 1981. En: Gilbert, L., 1984). Cuando todos los grupos de flores en un área están saturadas con mariposas experimentadas, los nuevos adultos que entran a la población se ven forzados a emigrar (Gilbert, L., 1984).

Los cambios bruscos en el clima puede directamente producir la mortalidad de las poblaciones de mariposas, especialmente en el subtropico (Ramos, R.R. & Freitas, A.V.L., 1999) más que por la influencia que este puede causar sobre la disponibilidad del recurso, fecundidad u otros factores, es desconocido. Claramente, eventos como granizadas o tormentas de viento y temperaturas extremas son capaces de causar mortalidad, pero sus roles en la dinámica de la población no ha sido elucidada. El clima húmedo puede en algún momento favorecer a hongos que afectan a las mariposas, igualmente puede dañar el recurso alimenticio de la larva y el adulto y la falta de sol no permite su actividad (Ehrlich, P., 1984). El clima frio hace que el desarrollo de los insectos sea lento mientras que algunas veces incrementa los requerimientos de comida de sus predadores de sangre caliente. Así el clima frio puede incrementar las tasas de predación (Gilbert, L. & Singer, M., 1975). De esta manera, los factores ambientales afectan la densidad poblacional y cuando los factores cambian la densidad también cambia respectivamente, pero no lo hace de manera directa, ellos afectan diferentes procesos ecológicos como la mortalidad, la reproducción, etc. (Francini, R.B., 2010).

Similarmente, los roles de la *predación* y *parasitismo* en la dinámica de las poblaciones de mariposas permanece grandemente especulativos. Las mariposas adultas pueden ser tomadas por gran número de lagartijas en los trópicos (Ehrlich & Ehrlich, 1982. En: Ehrlich, P., 1984); las aves también pueden comerse un número de adultos en algunas circunstancias (Brown & Vasconcellos Neto, 1976, Pough & Brower 1977. En: (Ehrlich, P., 1984); y mamíferos pequeños, arañas e insectos predadores también pueden tomarlos. Pero hasta la fecha ni la predación ni el parasitismo ha mostrado ser la causa de cambios observados en el tamaño de las poblaciones, aunque en teoría ellos puede ser un importante factor de control (Ehrlich, P., 1984).

Aunque una gran mayoría de factores afecta la dinámica de las poblaciones de mariposas se considera que la fluctuación del número se da básicamente o en su gran mayoría por la *dispersión*, en cuanto a esta como fuente de fluctuación se sabe que muchas especies de mariposas típicamente se mueven distancias muy cortas. Otras son de rangos más amplios o experimentan migraciones regulares. Así varios trabajos han cuantificado el movimiento de las mariposas para valorar los efectos de la selección natural en distancia y dirección de movimientos y las consecuencias evolutivas y genéticas de los patrones de movimiento. Se considera que entre más móvil sea una especie, las recapturas son más pocas y los patrones de movimiento más difíciles de estudiar por métodos de marcaje y recaptura (Gilbert, L. & Singer, M., 1975).

Es importante tener en cuenta que la dinámica de un sistema resulta de la interacción entre *factores y procesos*, los factores son por ejemplo la *densidad poblacional*, *la estructura etaria*, *la razón sexual*, *la distribución espacial*, *la densidad de predadores*, *la abundancia de alimento* y *la temperatura*; y los procesos serian la *reproducción*, *el desarrollo*, *el crecimiento*, *la dispersión*, *la alimentación*, *la mortalidad por predación* y *la mortalidad por competencia*. Así los factores afectan la tasa de los procesos y los procesos cambian la intensidad (valor) de los factores. Un proceso puede ser afectado por muchos factores y un factor puede cambiar debido a varios procesos, así no existe una correspondencia una a una entre los procesos y los factores (Francini, R.B., 2010).

Las poblaciones de *Heliconius*, por ejemplo, parecen ser reguladas grandemente por la mortalidad de los huevos y del primer instar larval (lo cual puede ser por deterioro de la planta hospedera, predadores, parasitoides y tormentas) también por la disponibilidad de los recursos de los adultos, incluyendo el néctar, polen, espacio, y localización de apareamiento y sostenibilidad. Mientras algunas poblaciones numerosas pueden exceder constantemente en algunas áreas del bosque lluvioso, las fluctuaciones son comúnmente observadas en climas más temporales, el pico de abundancia usualmente ocurre tanto cerca como al final de la temporada más húmeda y dentro de la temporada seca (Brown, K., 1981).

Para terminar es importante tener en cuenta que hay evidencia acumulada en cuanto a que la *extinción* puede ser una característica regular de la dinámica de muchas poblaciones de mariposas. Sin embargo, las extinciones en la dinámica “normal” de las poblaciones de mariposas es, tristemente, solo un aspecto de la extinción de las mariposas hoy. El otro aspecto es una tendencia global dirigida hacia la pérdida de especies de mariposas como un resultado de las actividades humanas y actividades humanas (Arnold, 1980^a, b, 1981, 1983, Bielewicz, 1967., Brown, 1970, Kloppers, 1976, Pyle, 1976b, Emets, 1977, Pyle et al., 1981, Ehrlich et al., 1980, Ehrlich & Ehrlich 1981^a. En: Ehrlich, P., 1984).

2.4 Métodos para estudiar Ecología de Mariposas

Un muestreo de organismos móviles como las mariposas es bastante difícil pues determinar un área total en la cual una población está activa es un problema. De modo tal, que dos soluciones son posibles: 1) *muestrear siempre parte del hábitat total*, esta opción es válida para estadios en los cuales la dispersión es nula o baja como en los estadios de huevo, larva y pupa; 2) *muestrear todo el hábitat por un periodo de tiempo fijo*, este envuelve colecta de individuos, marcación, liberación y posterior recaptura, de ahí el nombre de métodos de CMLR (MMR en inglés – de “múltiple, marcaje y recaptura” (Francini, R.B., 2010). De esta manera, los métodos de muestreo pueden ser divididos en:

- *Método de muestreo absoluto*: determinan los principales parámetros poblacionales. Son más completos en el sentido de información biológica pero se basa en premisas que si no son tenidas en cuenta acaban llevando a divagaciones fuera de la realidad.
- *Método de muestreo relativo*: permite una comparación entre poblacionales muestreadas de forma estandarizada sin determinar parámetros. Es usada cuándo hay poco tiempo. El método de CMLR en campo es uno solo pero los análisis pueden ser llevados a cabo por varios modelos que se verán más adelante.

Existen otros métodos diferentes a CMLR para la determinar la abundancia de los animales, a continuación se presentan algunos de ellos y un resumen de los mismos:

- **Parcelas**: Es el método más común de estimación de la densidad poblacional, se hace haciendo el conteo en una muestra aleatoria. Lo más frecuente es utilizar cuadrantes, aunque el término también se refiere a rectángulos, círculos, y hasta cuadros. Sin embargo, las poblaciones tienden a ser parcheadas, luego el muestreo estratificado parece ser el más apropiado. Otro tipo de muestreo es el sistemático, se hace a partir de un punto de inicio aleatorio (es equivalente al muestreo grupal), se lleva a cabo en situaciones ecológicas para

asegurar un cubrimiento mayor del área de la población. Cuando se trabaja con insectos se requieren de diseños multiestados cuidadosos. En un estudio inicial de una población, la distribución espacial es frecuentemente desconocida de modo que la post-estratificación puede ser un soporte útil en el análisis. Si la población es muy parcheada y el área de la población es muy grande, entonces es difícil diseñar un esquema de muestreo adecuado por el alto coeficiente de variación. Un diseño más apropiado sería un esquema más adaptativo en el cual la intensidad de muestreo usada en área dada depende en la densidad encontrada en áreas previas. El muestreo es entonces más concentrado en áreas de densidad altas (Seber, G., 1986).

- **Transectos lineales:** Este método fue propuesto por Pollard en 1977 para el uso de monitoreos efectivos. Es conocido como transecto lineal o transecto de variable amplitud. Este método se basa en registrar individuos vistos dentro de un imaginario de 5 x 5 x 5 m en frente del observador el cual va caminando a un paso uniforme a lo largo de una ruta fija, dividida dentro de muchas secciones reflejando las principales variaciones en el hábitat y manejo. Los muestreos son llevados a cabo solamente bajo estrictas condiciones definidas con respecto al clima y tiempo del día, y repetido una vez por semana por varios meses. Los conteos semanalmente son sumados para cada especie, para dar su índice de abundancia para un sitio dado (Nowicki, P., Settele, J., Henry, P-Y., & Woyciechowski, M., 2008). Desafortunadamente, el método de transecto no siempre es adecuado dado que la densidad de árboles y un terreno áspero hace difícil para el observador caminar silenciosamente y simultáneamente mirar el animal (Seber, G., 1986).

Otro método utilizado es el de "*una parcela circular variable*", en esta técnica las estaciones son localizadas a lo largo del corte transversal y se gasta un tiempo en cada estación. Tal procedimiento tiene varias ventajas: (I) hay tiempo para que el observador vea la mayor parte de animales cerca de la estación; (II) especies diferentes pueden ser estudiadas al mismo tiempo, incluyendo las especies raras; y (III) entre estaciones los observadores tienen el lujo de mirar dónde ellos van. La teoría detrás del procedimiento es análoga a esto para cortes transversales de línea y por los mismos motivos, no requiere la suposición de distribución arbitraria (Seber, G., 1986)

- **Método de distancia:** En vez de enfocarse en líneas se puede enfocar en puntos. Un número de métodos de distancia entre puntos están disponibles para estimar la densidad y probar la aleatoriedad en señales de poblaciones de animales tales como termitas u organismo estacionarios (Seber, G., 1986).
- **Método de remoción:** El método consiste en remover secuencialmente muestras de la población y usar el decline del tamaño de la captura para proveer una estimación del número poblacional. Usualmente se requieren al menos tres remociones, aunque en circunstancias especiales uno puede hacerlo con un número menor (Seber, G., 1986).

El método de conteo por transectos, predominantemente usado para valorar la abundancia de mariposas en programas de monitoreo, son de costo efectivo y fácil implementación, pero menos fiables que el muestreo de CMLR frecuentemente aplicado para el mismo propósito en estudios de investigación. Consecuentemente, el conteo por transectos puede solamente indicar la abundancia relativa en campo, la cual presumiblemente está bien correlacionada con los números de mariposas diarias, pero no necesariamente con los tamaños de poblaciones temporales. Por el

contrario, encontrar una forma efectiva para estimar longevidad (lo cual es una medida de la fragmentación temporal) con transectos lineales parece imposible (Nowicki, P. et al., 2008).

2.4.1 Método CMLR (Captura, Marcaje, Liberación y Recaptura)

Se basa en la recolección estandarizada de individuos de una población (o de lo que se piensa ser una), la marcación, la liberación inmediata y eventual recaptura, después de un periodo para homogenización de la muestra. Los principales parámetros estimados son (Francini, R.B., 2010):

- Tamaño poblacional y su error o densidad poblacional y su error.
- Tasas de ganancia, pérdida y dilución.
- Número de nuevos individuos o total reclutado durante una generación.
- Estimaciones de tiempo de permanencia (longevidad).
- Áreas de vida
- Estructura etaria
- Proporción sexual
- Dispersión
- Distribución espacial

El método se basa en unas premisas que son (Francini, R.B., 2010):

- Las marcas no se pierden o son confusas.
- Los animales no se afectan por la marcación o la captura (ni en comportamiento, expectativa de vida ni aleatoriedad de las capturas). En esta premisa queda implícito que toda emigración es permanente por tanto no distinguible de la muerte.
- Los animales marcados deben mezclarse homogéneamente en la población después de ser capturados, marcados y liberados.
- La probabilidad de recapturar un animal marcado debe ser la misma que la de la capturar cualquier otro miembro de la población.
- El muestreo debe ser hecho a intervalos de tiempo discretos y el tiempo consumido en el procesos mucho más pequeño que del tiempo total de las observaciones.
- Preferiblemente la población debe ser cerrada, ósea, la mortalidad o emigración y la natalidad o inmigración debe ser mínimo en el intervalo muestreado. Sino ocurre que es normal en las poblaciones biológicas, el método debe poder cuantificar esas pérdidas y ganancias de alguna forma. En cualquier caso, el cierre geográfico debe existir de lo contrario, el método deberá poder trabajar de forma adecuada.

Teniendo en cuenta las premisas existen dos grupos de algoritmos usados en las estimativas de parámetros poblacionales que se basan en la premisa de si la *población es cerrada o abierta*. Una *población cerrada* es cuando no hay, durante el periodo o entre los periodos de muestreo, pérdidas o ganancias de individuos. En poblaciones iteróparas con individuos con una expectativa de vida alta y una tasa de mortalidad baja esa condición es obedecida en algunos intervalos a lo largo del tiempo. En una población abierta pueden ocurrir pérdidas y ganancias o los dos simultáneamente, que es una condición normal (Francini, R.B., 2010).

2.4.2 Parámetros o Características Poblacionales medidas

Como se mencionó más arriba son varios los parámetros que se pueden determinar bajo el método de CMLR, aquí se presentan los parámetros correspondientes a la estructura de la

población que fueron objeto de esta investigación: Tamaño poblacional y su error o densidad poblacional y su error, estimaciones de tiempo de permanencia (longevidad), áreas de vida, estructura etaria, proporción sexual, dispersión, y distribución espacial (Francini, R.B., 2010).

- Tamaño y densidad de la población: Muchos de los métodos de CMLR fueron creados primariamente para estimar el tamaño de una población. Igualmente estiman la densidad, que es el número de individuos por unidad de área, que también es importante porque los efectos dependientes de la densidad son siempre extremadamente significativos en ecología. Desde el punto de vista genético y ecológico, el tamaño de una unidad geográfica o deme no puede ser despreciado pues existe un tamaño mínimo de población viable. Principalmente en trabajos de manejo y conservación, el conocimiento de la viabilidad es muy importante (Gilpin & Soulé, 1986. En:Francini, R.B., 2010). El uso de la densidad relativa permite comparar poblaciones en diferentes localidades o en momentos diferentes. Cuando se usa el tamaño poblacional, las estimativas solo pueden ser comparadas para una misma área en fechas diferentes. El área de estudio puede ser aquella formada por la unión de todos los puntos en donde fueron colectadas las muestras. Sin embargo, en lugar de área puede ser usado una longitud total del transecto lineal que fue recorrido en las muestras, en este caso, la densidad deberá ser dada en individuos por metro u otra unidad lineal (Francini, R.B., 2010)
- Desplazamiento, área de vida y dispersión: El desplazamiento individual en línea recta es conocido por los datos de recapturas y puede ser representado en tablas o gráficos de desplazamiento. Los gráficos de los desplazamientos individuales normalmente son representados por diagramas de dispersión que representan los lugares por donde los individuos fueron avistados (Carpenter, 1934. En:Francini, R.B., 2010). En el método del área mínima, los puntos de recaptura son ploteados en un sistema cartesiano y los puntos más extremos unidos (Mohr, 1947, Odum & Kuenzer, 1955. En: Francini, R.B., 2010). Este método tiene una ventaja y es que no existe ninguna premisa a priori respecto de la forma del área de vida de los individuos que se están estudiando. Por tanto, con este método el investigador debe tener cuidado de eliminar eventuales “salidas accidentales fuera del área” (Jorgensen & Tanner, 1963. En: Francini, R.B., 2010). Todos los ángulos reentrantes deben ser evitados. Es importante que el sexo del individuo sea conocido, pues en muchas especies de mariposas los machos y las hembras tienen áreas de vida muy diferentes(Francini, R.B., 2010).

En la detección de la dispersión, ósea, la salida de individuos de una población para otra se usa la misma metodología de desplazamiento. La diferencia es que el área cubierta debe ser mucho mayor. Una de las virtudes del método de CMLR es la detección de poblaciones dentro de unidades que anteriormente el investigador veía como homogéneas. Generalmente, los resultados de intercambios de individuos entre puntos de muestreo de CMLR permiten detectar si existen unidades aisladas o no (Francini, R.B., 2010).

- Estructura etaria: En todas las poblaciones de mariposas, hay una heterogeneidad en relación a la edad de los individuos componentes. En las poblaciones hay cierto número de jóvenes inmaduros, de adultos maduros y de viejos. Dependiendo de la especie en estudio, las unidades de la edad pueden ser expresadas como horas, días, semanas, meses o, más raramente, años. El conocimiento de la estructura etaria es importante porque la distribución de edades afecta el crecimiento y la dinámica poblacional. Los datos de estructura etaria permiten construir tablas de mortalidad por edad, sobrevivencia y expectativa de vida formando al final una tabla de vida que fue creada por Deevey en 1947. Una proporción de

los individuos de una determinada clase en relación al total dentro de la población es llamada *estructura etaria* (Francini, R.B., 2010). Existen tres abordajes para obtener la estructura etaria:

- *Abordaje horizontal o dinámica:* Es específica por edad, se estudia a una corte (grupo de individuos que nacen a la vez), se siguen todos los individuos hasta que muere y aplicada a poblaciones creadas en cautiverio.
- *Abordaje vertical:* en esta se estudian los datos de edades de toda la población en un tiempo dado, todas las cortes se examinan a la vez, se asume que la estructura etaria es estable y las tasas de mortalidad y natalidad constantes.
- *Estudios de la edad de la muerte de los componentes de la población:* hay por lo general una subestimativa de la edad de muerte, tomando como fecha de muerte la última captura.

Particularmente, en mariposas la edad se asocia al estado del ala, en este método solo se quiere conocer el número de individuos por clase etaria y no una edad exacta de cada uno. El número de individuos en cada clase de edad puede ser mostrado en un *histograma horizontal* formando una pirámide, la edad es colocada en el eje vertical y el número o proporción de los individuos en el eje horizontal, en ese caso, una pirámide simétrica deberá aparecer, pues los datos de los machos son colocados a un lado y el de las hembras al otro. Las pirámides de edad son importantes en la comparación de poblaciones de diferentes localidades o de una población en intervalos de tiempo diferentes (Francini, R.B., 2010).

Otra forma de representar la estructura etaria de la población, en cada muestreo o dato, es haciendo uso de *gráficos de columna o de área* donde para cada muestra, son representados como porcentajes de cada clase de edad presente en la población. En este tipo de representación es interesante agrupar las edades en clases, pues cuando el número de ellas es mayor que seis el gráfico comienza a hacerse difícil de interpretar. Aunque las edades sean agrupadas en clases discretas y el gráfico de barras sea la representación más correcta, úsese también una representación por medio de gráficos de área que para algunos es más fácil de interpretar. El agrupamiento de las clases de edades debe ser hecho en intervalos que reflejen algún tipo de característica biológica de los individuos y proporcional al tamaño de la población (Francini, R.B., 2010).

La estructura etaria es dependiente de muchos factores como la longevidad, la tasa de crecimiento poblacional o de la tasa de mortalidad, que puede o no estar relacionadas o no con la influencia del ambiente. Como regla general una población en crecimiento tendrá una mayor población o proporción de jóvenes mientras que una población estable no deberá tener ninguna modificación en el número de individuos en cada clase etaria. Y una población en decline mostrara un número mayor de viejos con una disminución proporcional en las clases más jóvenes (Francini, R.B., 2010).

- *Razón sexual:* La estimativa de razón sexual es hecha directamente con los datos de los individuos colectados e indicada como una fracción decimal del total. La razón sexual observada debe ser probada por la prueba de X^2 o de G, más sensible, para un nivel de significancia escogido, comparándose con la razón sexual esperada (0.5 : 0.5) (Francini, R.B., 2010).

- Longevidad: Es conocida como Tasa de permanencia media o expectativa de vida. Algunos estudios al respecto han mostrado una gran variación entre especies como dentro de una misma población en épocas diferentes (Francini, R.B., 2010). Es posible analizar este parámetro a partir del análisis del tiempo máximo y medio de permanencia de los individuos dentro de la población, además de facilitar la comparación entre poblaciones en áreas de estudio diferentes.

2.4.3 Los métodos CMLR

Es importante tener en cuenta que aunque el método CMLR es uno solo en cuanto a la metodología utilizada para recoger los datos, son varios los métodos que han sido diseñados para hacer los análisis; el trabajo pionero lo hizo Laplace (1783, 1795) y lo hizo para estimar el tamaño poblacional de Francia basado en datos de nacimientos de familias de tamaño conocido. Después Petersen (1896) uso métodos semejantes para estimar el número total de poblaciones de peces y Lincoln (1930) lo hizo para patos. Posteriormente, Jackson (1933, 1949, 1948) creo un método propio para estimar el número de individuos en poblaciones de mosca tse – tse *Glossina morsitans*. En 1940, Dowdeswell, Fisher & Ford hicieron una modificación en los métodos de Lincoln – Petersen (LP) y de Jackson (JK) para que se basara en múltiples recapturas y en la estimativa empírica de la tasa media de sobrevivencia diaria. A partir de 1960, Parr (1965); Manly & Parr (1968); Parr, Gaskell & George (1968); Manly (1969, 1970, 1971, 1973, 1977, 1984), Jolly (1965, 1981) y Seber (1965, 1970, 1973, 1986) propusieron métodos estocásticos que llegaron más cerca en la estimativa de los parámetros poblacionales, principalmente en poblaciones abiertas, o sea, sometidas al reclutamiento o inmigración y mortalidad o emigración. Hoy esos métodos con algunas modificaciones son conocidos como los métodos de Jolly – Seber (JS) y el de Manly – Parr (MP), estos más el de Fisher – Ford son utilizados para poblaciones abiertas y de modelos de múltiple marcaje y el de Lincoln – Petersen (un único marcaje) y el de Schnabel (múltiples marcajes) para poblaciones cerradas (Francini, R.B., 2010).

Método de Lincoln - Petersen Original (LPO): es el método más clásico y del cual derivó la mayoría de los métodos más complejos. Según Begón, 1979 (En: Francini, R.B., 2010), el método usa: solo los datos de individuos capturados y marcados en una muestra x y recapturados en una muestra $x + 1$. Aunque fue diseñado para dos muestras puede ser usado para suministrar estimativas continuas, solo que independientes. Como el número de parámetros estimados son reducidos, las estimativas son más precisas, siempre y cuando se cumplan las premisas básicas del CMLR de la uno a la siete (mencionadas en este texto anteriormente) (Francini, R.B., 2010).

Es calculado de la siguiente manera (Gall, L., 1985):

n_1 = Número de animales marcados y dejados libres en la primera muestra

n_2 = Número de animales capturados en la segunda muestra

m = Número de animales marcados en la segunda muestra

\check{N} = Tamaño total de la población

$$\check{N} = n_1 n_2 / m \text{ con } \text{VAR } \check{N} = n_1 n_2 (n_2 - m) / m$$

Método Fisher – Ford: El método fue propuesto por Fisher & Ford en 1947 y es muy semejante al método desarrollado por Jackson en 1937. En una muestra x , una estimativa del tamaño poblacional N_x , es semejante al método LP, solo que este valor es multiplicado por M_x , que es el número de marcas a riesgo (Individuos que en la segunda muestra no es recapturado pero si en

las subsiguientes a esta). En este método no interesa mucho el número de individuos marcados que fueron recapturados pero si la sumatoria de cuantas veces cada individuo lo fue. El cálculo de M_x es relativamente complejo e indirecto. Los autores del método no propusieron ninguna forma de estimar el error de la estimativa del tamaño poblacional (Francini, R.B., 2010).

Usando los términos de antes y los siguientes (Gall, L., 1985):

n_1 = número de animales marcados y dejados libres en la primera muestra

n_2 = número de animales capturados en la segunda muestra

m = número de animales marcados en la segunda muestra

\check{N} = Tamaño total de la población

\emptyset = Tasa de residencia sobre el periodo i al t (probabilidad de que un animal presente en el tiempo i esté presente en el tiempo t)

r = recapturas en el tiempo t de animales marcados en el tiempo i .

$$\check{N} = n_t m_i \emptyset / r$$

El símbolo \emptyset es algunas veces referido como una tasa de sobrevivencia, pero el término residencia es más apropiado, dado que en la práctica la muerte y la emigración puede usualmente no estar separada la una de la otra como fuentes de pérdidas de la población.

Método de Jolly – Seber: La metodología fue descrita originalmente por Seber (1965) y Jolly (1965) y presentada detalladamente en Seber (1982). El método usa los datos de individuos colectados y marcados en una muestra x y recapturados en datos subsecuentes ($x + n$ siendo $n > x$). La gran ventaja es que este es capaz de estimar un número mayor de parámetros de los que el de Lincoln & Petersen y Fisher & Ford. Los parámetros estimados son: Tasas de residencia o permanencia diaria (tasa de sobrevivencia también es usado más no correcto), tasa de pérdida, tasa de dilución, número de nuevos animales en la población y probabilidad de captura (Francini, R.B., 2010). Este modelo requiere al menos tres muestras, y hace una suposición adicional: la probabilidad de sobrevivencia de una muestra a la siguiente es la misma para cada animal marcado. Las variables tenidas en cuenta para el cálculo son:

n_i = número de animales capturados en la muestra i th

m_i = número de animales marcados previamente en la muestra i th

s_i = número liberado de la muestra i th después del marcaje

r_i = número de si los cuales fueron capturados subsecuentemente

z_i = número de animales marcados antes del tiempo i los cuales no fueron capturados en la muestra i th, pero los cuales son capturados subsecuentemente.

$$\check{N} = M_i n_i / m_i \quad M_i = m_i + s_i z_i / r_i \quad : \quad \check{N} = n_i + n_i s_i z_i / m_i r_i$$

Método Manly – Parr (MP): En este método, propuesto por Manly (1965) y Manly & Parr (1968) los animales marcados a riesgo, o sea, los presentes en la población en la muestra x colectados y marcados anteriormente en la muestra $x - 1$ y recapturados en la muestra $x + 1$, son importantes en la estimativa del total poblacional en los datos. El método es más parsimonioso, estimando: total de la población, tasa de sobrevivencia diaria (es tenida como dependiente de la edad), número de nuevos animales en la población. Tienen en cuenta las premisas de la 1 a la 5. Todas las estimativas son dependientes de la estimativa de p_x que es una proporción de captura en la

muestra x y que es una medida de la intensidad muestral (Francini, R.B., 2010). Manly & Parr proponen ordenar los datos en una tabla individual de marcaje, de tal manera que para cada día se asigna al animal uno de los siguientes símbolos:

X = si este es el primer o ultimo marcaje

Y = si este es una captura independiente

Z = si no es capturado, pero se sabe que está presente.

Entonces, para cualquier día i , la estimativa de la intensidad de muestreo será el número de animales marcados capturados en el día i dividido por el número conocido de estar presente antes y después, así:

$$\hat{N} = n_i / p_i \text{ donde la intensidad del muestreo, } p_i = m_i / M_i = \sum y_i / \sum y_i + \sum z_i$$

Este modelo relaja la suposición acerca de la mortalidad siendo independiente de la edad. Su desventaja es que requiere una alta intensidad de muestreo; Manly & Parr afirman que debe exceder a 10 para que el método sea considerado fiable (Gall, L., 1985).

Para los análisis de los datos de CMLR han sido creados varios programas, entre ellos y el usado en esta investigación, está el de CMLR_2010 diseñado por el Profesor Ronaldo Bastos Francini de la Universidad Católica de Santos – Brasil, específicamente diseñado para hacer análisis del grupo Lepidóptera. Este programa está conformado por cuatro módulos que permiten hacer las estimativas de los parámetros básicos de ecología de poblaciones usando los métodos de Lincoln – Petersen, Manly – Parr y de Jolly – Seber. Para más detalles del programa ver en (Francini, R.B., 2010).

2.5 Conservación de las Mariposas

Las poblaciones de mariposas como muchos otros seres vivos se han visto afectadas por las problemáticas ambientales actuales relacionadas con “el cambio climático, diferentes tipos de contaminación, la reducción de la capa de ozono, la deforestación, la desertificación, la degradación de la tierra y los vertidos peligrosos” (CNUMAD, 1992), así como la introducción de especies invasoras y la sobreexplotación de los recursos naturales. Estas problemáticas resultan en condiciones antrópicas que son impuestas a los sistemas naturales y que conllevan un desestructuramiento del conjunto de condiciones ideales para muchos organismos, los cuales pueden responder de diversas maneras, desde la indiferencia hasta la eliminación total (Brown, 1991; Meffe & Carroll, 1997. En: Basset, Y., et al., 2012).

La pérdida de hábitat en los trópicos puede darse por la conversión a la agricultura, las talas, la fragmentación y/o la urbanización. Para Lepidóptera, la *conversión a la agricultura* podría ser la forma más destructiva de la pérdida de hábitat (Dunn, 2004; Sodhi et al., 2009. En: Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., & Ehrlich, P., 2010). Sin embargo, hacer afirmaciones definitivas acerca de los efectos de disturbio de hábitat en la diversidad de las especies de mariposas es difícil dada la variedad de respuestas que las mariposas exhiben al disturbio. (Koh, 2007. En: Bonebrake, T. et al., 2010) revisó 20 estudios que examinaron el impacto de los cambios de uso de tierra y pérdida de hábitat en las comunidades de mariposas en el Sur-Este de Asia. Siete de los estudios

mostraron decrecimiento en la diversidad en sitios con disturbio antropogénico comparado con bosques protegidos, pero interesantemente nueve de los estudios mostraron tendencias opuestas. Bonebrake, T. et al., (2010) revisaron 20 estudios más de los trópicos y afrotrópicos y se encontró similarmente que seis de los estudios reportaron decrecimiento en la diversidad con disturbio, y cuatro encontró incrementos. Los otros diez estudios no fueron claros al respecto. Uno de los patrones consistentes encontrados en muchos de estos estudios es que las especies con rangos angostos tienden a ser más vulnerables a los impactos de la pérdida de hábitat y usualmente requieren bosques naturales para persistir. (Thomas, 1991; Spitzer et al., 1993; Horner-Devine et al., 2003. En: Bonebrake, T. et al., 2010). No obstante, es importante tener en cuenta que las escalas espaciales y temporales son factores complicados que deben ser considerados al mirar los efectos comparativos de pérdida de hábitat en mariposas. Por ejemplo, estudios en escalas espaciales pequeñas son más probables de reportar incrementos en la diversidad cuando se comparan sitios con disturbios y sin disturbios que son estudios a escalas espaciales más grandes. (Hill and Hamer, 2004. En: Bonebrake, T. et al., 2010).

Otra forma de pérdida de hábitat es *sufragmentación*, esta ha modificado en diversas maneras a las poblaciones de insectos, estudios de investigación previos sobre esta problemática y sobre aislamiento en comunidades de bosque muestra que fragmentos grandes contienen más especies que fragmentos pequeños y que la riqueza de especies de los fragmentos disminuye cuando su aislamiento incrementa (Lovejoy et al. 1986; Daily & Ehrlich 1995; Murcia 1995; Laurance & Bierregaard 1997. En: Horner, M., Daily, G., Ehrlich, P., & Boggs, C., 2003). Por ejemplo, Brown & Hutchings (1997) encontraron una débil relación positiva entre el tamaño del fragmento y la riqueza de especies de mariposas. Ellos también encontraron que los bordes entre bosques y áreas abiertas algunas veces tienen riquezas de especies relativamente altas, esto posiblemente dado por la presencia de viviendas y áreas de agricultura cercanas a los bosques que tienen una alta importancia en recursos como las plantas hospederas, frutas en descomposición, flores con néctar y polen para las mariposas, por lo que podría también tener un efecto indirecto en la diversidad de las mariposas alrededor del bosque. Sin embargo, se debe tener en cuenta que los fragmentos de bosque relativamente grandes también son importantes porque mantienen especies raras y endémicas (Horner, M. et al., 2003).

Cuando hay *fragmentación del hábitat* las mariposas pueden mostrar diversos comportamientos, como por ejemplo: pasar a través de hábitats de agricultura pero depender primariamente en recursos en el bosque para alimentación, apareamiento, y reproducción; usar los recursos de los adultos que se encuentran en la área abierta pero depender en los fragmentos de bosques por recursos para las larvas; o encontrar tanto plantas para las larvas como para los adultos tanto afuera como adentro del bosque. En el momento existe insuficiente información en la distribución de los recursos de las larvas y adultos, el comportamiento del vuelo, los requerimientos térmicos, y las diferencias de predación en los diferentes hábitats para permitir la valoración de estas posibilidades de las mariposas neotropicales. Lo que sí es importante tener en cuenta es que las larvas de las mariposas son muy específicas en cuanto a sus plantas hospederas; así que el futuro de la diversidad de las mariposas depende de la capacidad del paisaje de sostener la diversidad de la flora. Además, el incremento de insecticidas asociado con la intensificación de la agricultura puede tener efectos negativos significativos en las mariposas (Horner, M. et al., 2003).

Así mismo, las poblaciones dentro de *hábitats fragmentados* se espera que tengan diversidad genética más baja que aquellas en hábitats continuos, debido al restringido flujo genético, la

deriva genética e incremento de la endogamia (Frankham et al. 2002. En: Benedick, S. et al., 2007). Hay mucho debate de la importancia de los factores genéticos en la causa de la extinción (Brook et al. 2002, Lande 1988, Speilman et al. 2004. En: Benedick, S. et al., 2007) pero se sabe que la diversidad genética reducida decrece la persistencia a largo término de las poblaciones silvestres. Muchos estudios han mostrado que la respuesta de la riqueza de especies al cambio de hábitat no es instantánea pero usualmente ocurre después de un largo tiempo (Saccheri et al. 1998. En: Benedick, S. et al., 2007). Este largo tiempo varía entre años o siglos dependiendo del taxón y de la severidad de la fragmentación (Brooks & Balmford 1996, Brooks et al. 1999, Ferraz et al. 2003. En: Benedick, S. et al., 2007). Es también claro que no todas las especies son igualmente vulnerables a la extinción (Koh et al. 2004), y las especies también probablemente difieren en su sensibilidad a la erosión genética, dependiendo en su historia genética de la población, el tamaño poblacional dentro de los fragmentos, y su habilidad de dispersión (Benedick, S. et al., 2007).

Por otra parte, los efectos de la *urbanización* en ensamblajes de mariposas han sido raramente investigados. Shapiro y Shapiro (1973)(En: Blair, R. & Launer, A., 1997) compararon la fauna de mariposas de Staten Island, New York en 1910 (cuando era relativamente no desarrollado) hacia 1970 (cuando era altamente desarrollado) y concluyeron que las especies que estaban incrementando en abundancia y distribución fueron aquellos típicamente asociados con lotes vacíos (principalmente consumidoras de maleza, colonizadores móviles con altas tasas reproductivas) y aquellos que declinan fueron nativos y especies especializadas. Similarmente, Yamamoto, 1977(En: Blair, R. & Launer, A., 1997) estudio las mariposas de Sapporo - Japón y concluyó que la urbanización conllevó un decline general en la fauna de las mariposas y que las especies menos probables de ser afectadas por la urbanización fueron aquellas de áreas abiertas, las cuales hibernaron durante el estadio de pupa y se reprodujeron tres o más veces por año. Más recientemente, Ruszczyk (1986) y Ruszczyk & De Araujo (1992)(En: Blair, R. & Launer, A., 1997) examinaron la distribución de las mariposas en Porto Alegre, Brasil. Ellos dividieron la ciudad en patrones de tres zonas saliendo desde el centro de la ciudad: edificios, casas y edificios, y casas. El incremento de la urbanización fue acompañado por un decrecimiento en el número de especies, el índice de diversidad de Shannon y el número de individuos de mariposas (Blair, R. & Launer, A., 1997).

Sin embargo, Connell, 1978 (En: Blair, R. & Launer, A., 1997) sugiere que el máximo de diversidad debería ser encontrado en sitios que estén transformados a escalas espaciales y temporales intermedias dado que el disturbio trastorna aquellas especies cuyas habilidades competitivas superiores generalmente le permiten a ellas alcanzar la dominancia en una comunidad, y algunos disturbios permiten menos especies competitivas coexistiendo. Si el disturbio es muy frecuente o muy severo, entonces solamente buenos dispersores y/o especies que maduran rápido permanecen. Si el disturbio es poco frecuente, entonces aquellas especies que son buenas competidoras dominan la comunidad.

De esta manera, Blair, R. & Launer, A., (1997) dividen en su estudio a las mariposas en tres tipos de especies de acuerdo a su respuesta a la urbanización, en primer lugar están las “explotadoras de lo urbano” las cuales deberían estar adaptadas a explotar los cambios y alcanzar sus densidades más altas en sitios desarrollados; otras especies son llamadas “evasoresurbanos” que deberían ser particularmente sensibles a los cambios inducidos por el hombre en el paisaje y alcanzar sus densidades más altas en los sitios más naturales. Las últimas son las llamadas “adaptables suburbanas” deberían poder explotar recursos adicionales, tales como vegetación

ornamental (Whitney & Adams, 1980; Rudnický & McDonnell, 1989. En: Blair, R. & Launer, A., 1997), que acompaña niveles moderados de desarrollo. Es partir de divisiones como la anterior que muchos otros investigadores (Gilbert, 1980, 1984; Pyle, 1980; Brown, 1982; Murphy et al., 1990; Kremen, 1992. En: Blair, R. & Launer, A., 1997) ha sugerido que por esta variedad de respuestas de las mariposas, ellas son ideales para servir como medidas indirectas de la variación del ambiente.

En todos estos casos, se hace necesario tener en cuenta que el intervalo de tiempo entre el disturbio y el muestreo de mariposas podría afectar los resultados. Brown & Hutchings, 1997 (En: Bonebrake, T. et al., 2010) analizaron las comunidades de mariposas antes y después de una fragmentación controlada de la dinámica biológica del proyecto de fragmentos de bosques en Amazonia Brasileira. Basados en sus resultados, ellos proponen un modelo dinámico de efectos de fragmentación en mariposas tal que el incremento de la diversidad se espera después de un disturbio inicial. La diversidad incrementa continuamente con el crecimiento del bosque secundario, luego la diversidad de las especies se espera decrezca suavemente después cuando la heterogeneidad decrece con el restablecimiento del bosque primario. Sin embargo, en Singapur, la deforestación durante 183 años permitió el registro de extinciones del 38% de las especies de mariposas en el país (Brown and Hutchings, 1997; ver también Leidner et al., 2010. En: Bonebrake, T. et al., 2010). Estos ejemplos ponen en evidencia que tan poco sabemos acerca de los efectos de los procesos de pérdida de hábitat en comunidades de mariposas.

De acuerdo a lo expuesto anteriormente, se puede evidenciar que *la pérdida del hábitat* es actualmente la amenaza más grande de los insectos tropicales; sin embargo, los efectos del *cambio climático* pueden pronto ser más dominantes (Bale et al., 2002; Deutsch et al., 2008; Chen et al., 2009. En: Basset, Y., et al., 2012). Esclarecer los efectos a término corto de los factores ambientales locales y la variación temporal desde los efectos a largo término de cambio climático en comunidades tropicales se hace difícil dada su diversidad y la complejidad de sus comunidades. Lo que sí es claro es que ante el cambio climático, las mariposas no son la excepción a sus efectos y estos han sido vistos en poblaciones de mariposas templadas. No obstante, actualmente hay pocos estudios empíricos relacionados con los cambios en las distribuciones o extinciones en Lepidóptera tropicales por cambios en el clima. Lo que sí está claro, es que los cambios en la lluvias puede tener grandes efectos en las poblaciones de mariposas tropicales y en particular, cambios en el ENSO (El niño Southern Oscillation) son probables de afectar brotes de poblaciones de mariposas y el comportamiento de migración Srygley et al., 2010 (En: Bonebrake, T. et al., 2010).

Después de la pérdida de hábitat, las *especies invasoras* poseen una de las amenazas más grande para la conservación de los lepidópteros en Norte América (Wagner and Van Driesche, 2009. En: Bonebrake, T. et al., 2010). En los trópicos, el impacto de estas especies en poblaciones de mariposas naturales es menos conocido, aunque claramente las especies invasoras pueden tener grandes efectos en los insectos tropicales y especialmente dentro de ecosistemas aislados (Gillespie and Roderick, 2002. En: Bonebrake, T. et al., 2010). Otro problema ambiental que subyace a la pérdida de hábitat es la presencia de *toxinas antropogénicas*, las cuales pueden interrumpir el desarrollo de las mariposas y su sobrevivencia, estas incluyen pesticidas, herbicidas, polución y organismos genéticamente modificados. En general, los efectos de las toxinas del ambiente en las poblaciones de mariposas están poco estudiadas, por lo que estas podrían tener consecuencias para las poblaciones de mariposas en el trópico (Bonebrake, T. et al., 2010).

Finalmente, una amenaza también latente es la *sobreexplotación de mariposas* que se puede dar gracias al atractivo que estas poseen para los colectores humanos, estas sobrecolectas han resultado en algunos casos en declines muy grandes de poblaciones, liderando en algunos casos la puesta en peligro para algunas mariposas. Ejemplo de estos casos son las 45 especies listadas en CITES (Convención sobre el comercio Internacional de Especies Amenazadas en Fauna y Flora Silvestre). Sin embargo, el uso de mariposas tropicales puede ser devastadora si se compara con la pérdida de hábitat su efecto es menor (Bonebrake, T. et al., 2010)

Teniendo en cuenta lo anterior, se hace importante llevar a cabo estudios a largo término para no solo conocer los efectos que tienen todos estos cambios en el ambiente sobre las poblaciones de mariposas, sino también porque se ha visto que las mariposas pueden ser especialmente útiles como indicadores de muchos aspectos de cambio del ambiente a nivel de paisaje, dado que su rápida reproducción y su estrecha asociación con factores físicos específicos y recursos de plantas, las hace sensibles a los cambios del ambiente (Brown 1991, 1996a, b, 1997^a, b; Kremen 1992; New et al. 1995; New 1997. En: Brown, K. & Freitas, A., 2000). Así mismo, es un grupo muy diversificado, fácil de muestrear e identificar, comunes el año entero, especialistas en recursos larvales específicos, importantes para la polinización de las plantas, poseen fidelidad a microhábitats y muestran asociaciones rápidas como reacción a la degradación del hábitat (Freitas, A., Francini, R.B., & Brown, K., 2003).

De esta manera, y por ser grandes, coloridas (la mayoría) y de fácil visualización, las mariposas han sido consideradas uno de los mejores grupos utilizables como *especies banderas* para conservación, como indicadores para monitoreo ambiental (Brown 1991, 1996a, b, 1997a; Brown & Freitas, 1999; Kremen 1992; New et al. 1995; New, 1997 (En: Freitas, A. et al., 2003) y consecuentemente el monitoreo de mariposas ha sido sugerido como una herramienta potencial para valorar las tendencias de la biodiversidad a gran escala (Thomas, 2005; van Swaay and van Strien, 2005; VanSwaay et al., 2006. (En: Nowicki, P. et al., 2008).

2.6 Antecedentes

Son muchos los estudios que del género *Heliconius* se han hecho en las últimas décadas y se dice que es uno de los grupos mejor estudiados dentro de los Artrópodos. Sin embargo, no son tan abundantes los estudios en ecología de poblaciones en este grupo, a pesar de que muchas de sus especies cumplen varias de las condiciones que se conoce favorecen el estudio de la estructura y dinámica de las poblaciones de una especie, las cuáles son: (1) ser taxa bien comprendidos taxonómicamente, (2) ser fácil su reconocimiento y marcado en campo, (3) ser dócil para manipular en el laboratorio y (4) tener un tiempo corto de generación (Ehrlich, P., 1984).

Para este trabajo se encontraron y revisaron 22 publicaciones de ecología del grupo Lepidóptera de los cuales 5 son del Género *Heliconius* y un solo trabajo llevado a cabo en Colombia para la especie *Morpho sulkowskyi* Kollar, 1850 (Prieto, C., Takegami, C., & Rivera, J., 2005), aquí se resaltan las metodologías más comunes, sus ventajas, desventajas y problemas que entrañen cada una de estas, así como los parámetros ecológicos más comúnmente medidos:

Tabla 2-4: Publicaciones de Ecología del grupo Lepidoptera revisados.

ARTÍCULO	PARÁMETROS MEDIDOS	METODOLOGÍA
<p>Experiments on the Demography of Tropical Butterflies. I. Survival Rate and Density in Two Species of Parides</p> <p>(Cook, L., Frank, K., & Brower, L., 1971)</p>	<p>Número de Individuos y Tasa de sobrevivencia.</p>	<p>CMLR - 41 días consecutivos. Análisis por Fisher and Ford 1947 y Bailey 1952.</p>
<p>Biology and Population dynamics of <i>Placidula euryanassa</i>, a relict ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae)</p> <p>(Freitas, A., 1992)</p>	<p>Tamaño poblacional, Proporción de Sexos, Estructura de Edad, Tiempo de residencia, curvas de sobrevivencia, movilidad, recurso de néctar, e historia natural.</p>	<p>CMLR - Marzo a Diciembre 1990 en el sitio N. 1 tres veces por semana y de Enero – Diciembre 1991 en el sitio N. 2 cinco veces por semana. Estado de Sao Paulo – Brasil.</p> <p>Análisis elaborados por el método de Jolly & Seber.</p>
<p>Population biology of <i>Heterosais edessa</i> (Nymphalidae) and its associated atlantic forest Ithomiinae Community.</p> <p>(Freitas, A., 1996)</p>	<p>Tamaño poblacional, Proporción de sexos, Tiempo de permanencia, Recursos alimenticios, Movilidad, Estructura de edad.</p>	<p>CMLR – De Mayo 1991 a Mayo 1992. Visitas de 1 – 5 veces por semana.</p>
<p>The use of the butterfly transect method for the study of the nocturnal moth <i>luperina nickerlii leechi</i> Goater (Lepidoptera: Noctuidae) and its possible Application to other species.</p> <p>(Spalding, A., 1997)</p>	<p>Número total de la población, Proporción de Sexos, Tiempo de vida.</p>	<p>Conteo por transectos- CMRL - Captura por trampas de luz.</p>
<p>Polyphenism and Population biology of <i>Eurema elathea</i> (Pieridae) in a disturbed environment in tropical Brazil.</p> <p>(Vanini, F., Bonato, V., & Freitas, A., 1999)</p>	<p>Tamaño poblacional, Proporción de sexos, Estructura de edad.</p>	<p>CMLR– Desde mayo 1996 a Mayo 1997 de 1 a 3 veces por semana.</p> <p>Los datos fueron analizados por Jolly – Seber por medio del Software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos.</p> <p>Los resultados diarios fueron tabulados como el “Número de individuos capturados por día” (NICD), y “el número de individuos presentes por día” (NIPD), para estimar este NIPD, los individuos recapturados fueron considerados de estar presentes en la población todos los días previos desde el primer día de captura (animales marcados a riesgo).</p>
<p>Population biology of <i>parides anchises nephalion</i> (Papilionidae) in a coastal site in Southeast Brazil</p>	<p>Tamaño poblacional, Proporción de sexos, Estructura de edad, Tiempo de residencia, punto de captura</p>	<p>CMLR – Durante siete meses, en total 28 días de campo por cuatro horas diarias.</p> <p>Los datos fueron analizados por los métodos de Lincoln – Petersen – Bailey,</p>

(Freitas, A. & Ramos, R., 2001)	(movilidad), Recursos de alimentos.	Jolly – Seber y Manly – Parr por medio del Software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos. Los resultados diarios fueron tabulados como en (Vanini, F. et al., 1999).
Population studies of <i>Aeria olena</i> and <i>Tithorea harmonia</i> (Nymphalidae, Ithomiinae) in Southeastern Brazil. (Freitas, A., Vasconcellos, J., Vanini, F., Trigo, J., & Brown, K. S., 2001)	Tamaño poblacional, Proporción de sexos, Tiempo de residencia, Longitud del ala, movilidad, Recursos alimenticios, Estructura de edad.	CMLR – De Enero 1997 – Junio 1998. 103 días de campo con cerca de 4 horas cada muestreo con intervalos de 2 a 15 días. Los datos analizados por el método de Jolly – Seber. Los resultados diarios fueron tabulados como en (Vanini, F. et al., 1999)
Population structure and movements of a threatened butterfly (<i>Lopinga achine</i>) in a fragmented landscape in Sweden (Bergman, K. & Landin, J., 2002)	Tamaño poblacional, movimiento entre y dentro de las poblaciones, Residencia, Producción de huevos en relación a la edad.	CMLR – Se usó el método de Jolly – Seber para hacer las estimaciones.
Temporal variability of local abundance, sex ratio and activity in the Sardinian chalk hill blue butterfly. (Casula, P. & Nichols, J., 2003)	Abundancia local, proporción de sexos, probabilidad de sobrevivencia.	CMLR – Tres meses en 1999. Muestreo cada 3 a 5 días de 9:30 am a 5:30 pm.
Population ecology of the red admiral butterfly (<i>Bassaris gonerilla</i>) and the effects of non-target parasitism by <i>Pteromalus puparum</i> . (Barron, M., 2004)	Abundancia, densidad (Huevos, Larvas, Pupas y Adultos), Tasa de mortalidad y sobrevivencia, longevidad, fecundidad y proporción de sexos.	Conteo por transecto.
Rediscovery of <i>Actinote zikani</i> (d'Almeida) (Nymphalidae, Heliconiinae, Acraeini): natural history, population biology and conservation of an Endangered butterfly in se Brazil. (Francini, R.B., Freitas, A., & Brown, K. S., 2005)	Proporción de sexos, estructura de edad, longitud del ala, localización y tiempo, abundancia diaria relativa, tiempo de residencia, movilidad.	CMLR - Analizado por el método de Lincoln – Petersen – Bailey por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos. Los resultados diarios fueron tabulados como en (Vanini, F. et al., 1999)
Population biology of <i>Euptoieta hegesia</i> (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynniini) in an urban area in Southeastern Brazil. (Losada, J. & Freitas, A., 2009)	Tamaño Poblacional, Proporción de sexos, longitud del ala, movilidad, estructura de edad, tiempo de residencia.	CMLR - Se hicieron en total 67 días de campo desde el 8 de febrero 2002 hasta el 12 de Abril de 2006. Los muestreos se hacían de 1-2 veces por semana. Analizado por el método de Lincoln – Petersen – Bailey por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos. Los resultados diarios fueron tabulados como en (Vanini, F. et al., 1999)

Ecology of a relict Population of the vulnerable butterfly <i>Pyrgus sidae</i> on the Iberian Peninsula (Lepidoptera: Hesperidae) (Hernandez, J., Munguira, M., & Martín, J., 2009)	Tamaño poblacional, Proporción de sexos, Recursos alimenticios de larvas y adultos, distribución espacial, comportamiento, movilidad de largas distancias, tiempo de residencia	CMLR – Desde el 8 de junio al 2 de julio 2005 para 8 muestreos espaciados por intervalos de tres a cuatro días. Se hizo conteo visual. Para el cálculo de movilidad de largas distancias se hicieron transectos lineales a través de parches situados cercanamente pero sin marcar mariposas. Los datos fueron analizados de acuerdo a los modelos de Cormarck – Jolly – Seber (CJS: Schwarz & Arnason, 1996; Schwarz & Seber, 1999) usando el programa MARK 2.1 (White & Burnham, 1999).
Mark – recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, <i>Euphydryas aurinia</i> . (Zimmermann, K. et al., 2011)	Tamaño poblacional, Proporción de sexos, sitio de captura, dispersión.	CMLR – Se aplicó el método de Jolly – Seber para poblaciones abiertas y se utilizó el programa MARK.
Population biology and Natural History of <i>Parides burchellanus</i> (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an Endangered Brazilian Butterfly. (Beirao, M., Campos, F., Pimienta, I., & Freitas, A., 2012)	Tamaño poblacional, proporción de sexos, estructura de edad, tiempo de residencia, movilidad, recursos alimenticios.	CMLR – Durante 13 meses. Los datos fueron analizados por el método de Jolly – Seber por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos. Los resultados diarios fueron tabulados como en (Vanini, F. et al., 1999).
Population biology of the endangered fluminense swallowtail butterfly <i>Parides ascanius</i> (Papilionidae: Papilioninae: Troidini) (Herkenhoff, E., Ferreira, R., Pimienta, A., & Freitas, A., 2013)	Tamaño poblacional, Tiempo de residencia, Proporción de sexos, Movilidad, estructura de edad, recursos alimenticios y comportamiento.	CMLR - Analizado por el método de Lincoln – Petersen – Bailey de acuerdo a Francini 2010.
ESTUDIOS EN COLOMBIA		
Estructura poblacional de <i>Morpho sulkowskyi</i> Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). (Prieto, C. et al., 2005)	Tamaño poblacional, estructura de edades, tiempo de residencia, ganancias por natalidad o inmigración, tasa de residencia,	CMLR – Transecto lineal de Pollard. Utilizó el método de Jolly – Seber (JS), Schnabel, Peterson para comparación.
ESTUDIOS DEL GÉNERO HELICONIUS		
Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and Home – range behaviour in <i>Heliconius erato</i> .	Número total de mariposas marcadas, Longevidad, tasa de eliminación, tamaño poblacional diario,	CMLR – 74 días. El tamaño poblacional diario y la tasa de eliminación fue calculada por el método de Fisher & Ford (1947). Aunque no

(Turner, J., 1971)	movilidad, comportamiento home-range, tomó nota del sexo y del estado del ala pero no analizó la estructura ni de sexo ni de edad.	muestra los resultados en el documento del tamaño poblacional.
Population structure and dynamics of the Tropical Butterfly <i>Heliconius ethilla</i> . (Ehrlich, P. & Gilbert, L., 1973)	Tamaño poblacional, estructura de edad, longevidad, mortalidad, proporción de sexos, recursos, estructura poblacional, esfuerzo reproductivo	CMLR – Usaron los métodos de Manly & Parr para estimar tamaño poblacional y sobrevivencia diaria
Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly <i>Heliconius charitonius</i> . (Cook, L., Thomason, E., & Young, A., 1976)	Tamaño poblacional, dispersión, estructura de edad, longevidad.	CMLR - Hicieron las estimaciones por los métodos de Fisher & Ford, Jolly – Seber y Manly & Parr
Population biology and wing color variation in <i>Heliconius erato Phyllis</i> (Nymphalidae) (Ramos, R. & Freitas, A., 1999)	Tamaño poblacional, Tiempo de residencia, proporción de sexos, estructura de edad, movilidad, historia natural, variación del ala (tamaño y patrones de color)	CMLR – Durante 26 meses – 1-4 veces por semana para un total de 153 días de campo. Los datos fueron analizados por el método de Jolly – Seber por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos. Los resultados diarios fueron tabulados como (Vanini, F. et al., 1999)
Population biology of two species of <i>Heliconius</i> (Nymphalidae: Heliconiinae) in a semi-deciduous forest in Southeastern Brazil. (Andrade, R. & Freitas, A., 2005)	Tamaño poblacional, tiempo de residencia, proporción de sexos, estructura de edad, movilidad, historia natural, variación del ala (tamaño y patrones de color)	CMLR – Durante 17 meses – 1- 3 veces por semana para un total de 91 días de campo. Los datos fueron analizados por el método de Jolly – Seber por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos. Los resultados diarios fueron tabulados como (Vanini, F. et al., 1999)

La anterior revisión es solo una pequeña muestra de los trabajos que se han llevado a cabo y se siguen proponiendo para el estudio de las mariposas, a modo de conclusión se hacen las siguientes precisiones:

- ✓ Los parámetros más estudiados son el Tamaño poblacional, el Tiempo de residencia o permanencia, la Estructura de edad, Proporción de sexos y la Movilidad; con menor regularidad están los Recursos alimenticios de adultos y larvas, la historia natural y la longitud y variación del patrón del ala; finalmente los menos comunes son la Tasa de sobrevivencia y Mortalidad, la fecundidad, la hora de actividad de vuelo, la distribución espacial y la densidad, algunos de estos últimos posiblemente poco estudiados por la dificultad de colecta de datos suficientes para el cálculo de los mismos.

- ✓ Es muy importante para estudios ecológicos no solo con mariposas sino en general tener una comprensión básica de los rasgos de historia de vida de la especie en estudio y algunos aspectos ecológicos que permitan conocer los factores que afectan la actividad de la especie ya que conocer sus comportamientos característicos hace más fácil su identificación en campo.
- ✓ En general se observan dos tipos de metodologías predominantes dentro de este tipo de trabajos: el conteo por transecto y el de captura- marcaje – recaptura (CMLR), siendo esta última la más utilizada.
- ✓ Para algunos autores el método de CMLR pueden generar grandes sesgos dado que los individuos evitan repetir el disturbio lo cual puede reducir la frecuencia de recaptura, esto hace que la captura de insectos por marcaje puedan resultar en cambios de comportamiento. Por esto se considera que los estudios con CMLR proveen pocas estimaciones precisas sobre cambios poblacionales.
- ✓ El método general de CMLR recibe varios nombres dado que varias modificaciones han sido creadas a su primera versión (Petersen), entre las más importantes tenemos las metodologías creadas para poblaciones cerradas: Método de Petersen-Lincoln o el de Schnabel y para poblaciones abiertas: el método de triple captura de Bailey o el de Jolly-Seber.
- ✓ En general se ve que han utilizado dos programas o software para analizar los datos, el programa MARK y el Software CMLR diseñado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos específicamente para el grupo Lepidóptera.
- ✓ El registro por transecto puede ser un método más preciso para estimar el tamaño poblacional para estas especies y como lo ha sugerido varios autores para especies que no vuelan frecuentemente.
- ✓ Las ventajas más importantes del método de conteo por transectos son: (1) el registro tiene menos efecto en el comportamiento, (2) un índice anual de abundancia puede ser establecido y así comparaciones de año a año puede ser hechas, (3) si se conoce el área de hábitat disponible para cada especie, se puede establecer un índice poblacional anual, (4) el sistema es barato y fácil.
- ✓ Entre las desventajas más importantes del conteo por transectos se tienen: (1) Especies sedentarias pueden ser pasadas por alto, (2) Las especies que vuelan alto no pueden ser registradas, (3) Muchas especies pueden ser difíciles de identificar.
- ✓ Los conceptos como el de metapoblación hacen que la comprensión de las estructuras y dinámicas de las poblaciones de las mariposas sean hoy mejor comprendidas y deben ser tenidos en cuenta dentro de los nuevos estudios ya que parecen en muchos casos reflejar mayor realidad que permitirá crear la estrategia de conservación más adecuada.
- ✓ Es importante antes de decidir que metodología utilizar tener claro: (1) La precisión que se requiere, (2) el tamaño posible de la población (3) la dificultad del marcaje en los individuos vivos.
- ✓ Finalmente, es importante tener en cuenta que algunos autores usan varias metodologías para hacer comparaciones, sin embargo, se recomienda que para lograr comparar con fiabilidad es necesario realizar varios muestreos.

3 Capítulo 3: El Género *Heliconius* y la estructura de vegetación de las áreas de muestreo en los Municipios de Puerto Nariño y Leticia (Amazonas - Colombia).

3.1 Metodología

Para conocer las especies del género *Heliconius* que se encuentran en las áreas de muestreo en los Municipios de Leticia y Puerto Nariño – Amazonas, se llevaron a cabo tres actividades, en primer lugar se hizo una revisión bibliográfica para conocer reportes de las especies de este género en estos sitios, posteriormente se realizaron visitas y revisión del género en las principales colecciones del país (Instituto de Ciencias Naturales –ICN-, Universidad Nacional de Colombia – UNAL-, Instituto Alexander von Humboldt – IavH-, Universidad de los Andes, Colección Personal Jean F. Le Crom, Bogotá, Colección Universidad Nacional de Colombia – UNAL- Sede Medellín) y finalmente se llevó a cabo una colecta permanente durante los meses de muestreo de las especies que iban apareciendo, los especímenes colectados fueron montados y determinados en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia a partir de la Literatura, disección de genitales y asesoría de los expertos. Así mismo, el material genético está siendo analizado en conjunto con el grupo de investigación “Genética Evolutiva, Filogeografía y Ecología de Biodiversidad Neotropical” de la Universidad del Rosario, el cual servirá para confirmar en el futuro la determinación realizada en este trabajo de las especies colectadas, igualmente las muestras de *H. elevatus* y *H. melpomene vicina*, serán incluidas en un experimento de “oligo-capture” de las regiones que controlan el patrón de coloración en *Heliconius* y varias otras regiones aleatorias en el genoma, con el objeto de estimar el tiempo en el que ocurrió la introgresión de estos genes y establecer patrones de selección a nivel poblacional, este trabajo desarrollado con el mismo grupo de investigación.

Es importante tener en cuenta que el género *Heliconius* presenta un amplio polimorfismo intraespecífico en los caracteres de los patrones de color del ala principalmente a lo largo del Rio Amazonas (ver Figura N. 2-2), esto hace que en esta zona sea común encontrar una gran variedad de subespecies, resultante de la hibridación, por lo que esta zona ha sido denominada como de contacto o sutura interracial. Así mismo, se considera que la mayoría de las subespecies de tierras bajas no representan especies incipientes, dado que hay una alta tasa de flujo de genes lo que conlleva a la no divergencia entre polimorfos locales y a la no diferenciación a nivel molecular, de esta manera, se considera que estas subespecies son relativamente jóvenes en relación a las subespecies distribuidos en el área Andina y que si bien se encuentra en un proceso de especiación parapátrica, esta es muy lenta debido a que el Amazonas presenta menos barreras de aislamiento debido a su menor diferencia en el hábitat (Rosser, N. et al., 2012), concluyendo de esta manera que las subespecies de una misma especie en esta zona pertenecen a un solo taxón.

Por lo tanto, en este capítulo se presentan las especies encontradas, así como, las subespecies o polimorfos de cada una de estas, y se aclara que para los análisis siguientes sobre los parámetros poblacionales las subespecies *H. erato reductimacula* y *H. erato lativitta*; *H. melpomene malleti* y *H. melpomene vicina* y *H. numata aurora*, *H. numata silvana* y *H. numata arcuella* son tomadas como un solo taxón denominados en este trabajo como *H. erato spp?*, *H. melpomene spp?* y *H.*

numata spp? respectivamente, esto debido a lo mencionado en el párrafo anterior así como a la verificación que hizo de la presencia de flujo de genes entre estas subespecies en este trabajo, evidenciado en la Fotografía 3-1. Este nombre es asignado de esta manera, debido a que se decide no dar un nombre taxonómico definido a cada uno de estos grupos de subespecies de mariposas siendo consciente de que esto implicaría hacer un análisis fuera de los objetivos de este trabajo, que incluirían entre otras cosas, analizar el patrón de alas, las genitales y los resultados moleculares, lo que permitiría decir si estos polimorfos pertenecen todos a una subespecie ya descrita dentro de *H. numata*; o a la descripción de una nueva subespecie o al de una nueva especie dentro del género *Heliconius*.

Fotografía 3-1 Hibridación entre las subespecies *H. numata aurora* y *H. numata silvana*.



3.2 Comunidad de Mariposas del Género *Heliconius* de las áreas de estudio.

3.2.1 Reportadas en la Literatura

Para este apartado se realizó una búsqueda de información publicada sobre reportes de especies del Género *Heliconius* encontradas en Colombia y particularmente en el Departamento del Amazonas, encontrando muy poca información publicada para este departamento, de modo tal, que este listado se hizo a partir de la revisión de los libros de mariposas “Butterflies of America de D’Abrera Bernard, 1984 y “*Heliconius* and related genera. Lepidoptera: Nymphalidae. The genera Eueides, Neruda and *Heliconius*” de Holzinger, H. & Holzinger, R., 1994, la página ilustrada de mariposas para América (<http://butterfliesofamerica.com/> de (Warren, A. D et al., 2013), un artículo sobre la lista de mariposas de Colombia “Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia” de Andrade, M.G., 2002 (Ver Fotografía 3-2).

Fotografía 3-2 Especies del Género *Heliconius* reportadas en la Literatura.

Heliconius elevatus elevatus
Nöldner, 1901



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius melpomene vicina
Ménétriés, 1857



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius erato reductimacula
Bryk, 1953



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius sara sara
(Fabricius, 1793)



Heliconius hecale humboldti
Neustetter, 1928

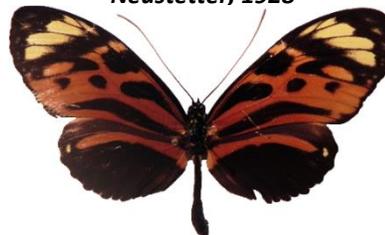


Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius melpomene malleti
Lamas, 1988



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius erato lativitta
A. Butler, 1877



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius leucadia leucadia
H. Bates, 1862



Heliconius wallacei flavescens
Weymer, 1891



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius doris dives
(Oberthür, 1920)



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius numata silvana
(Stoll, 1781)



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius antiochus antiochus
(Linnaeus, 1767)



Foto tomada de (Warren, A. D et al., 2013)

Heliconius numata aurora
H. Bates, 1862



Foto tomada por Rueda, N., 2015

Heliconius pardalinus butleri
Brown, 1976



Foto tomada por Rueda, N., 2015

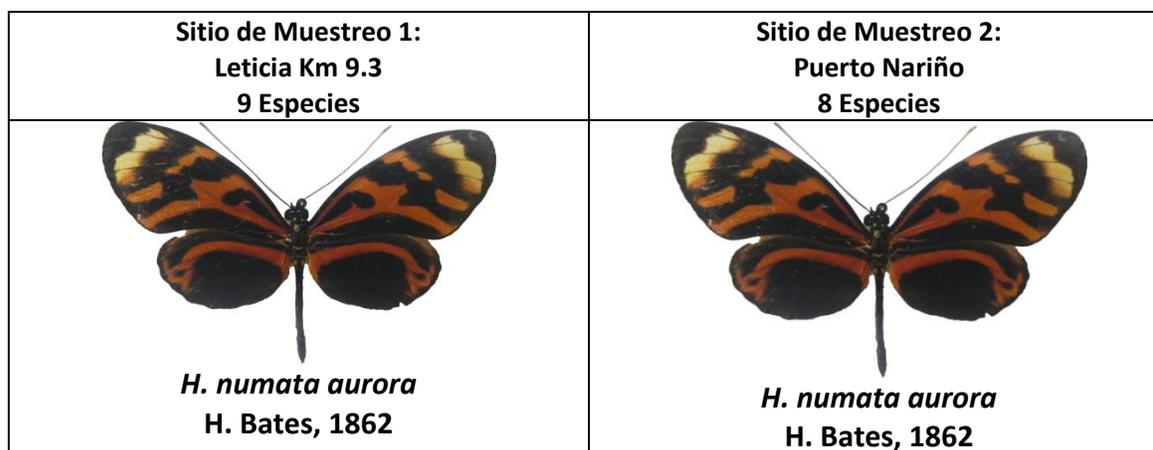
3.2.2 Presentes en colecciones del País

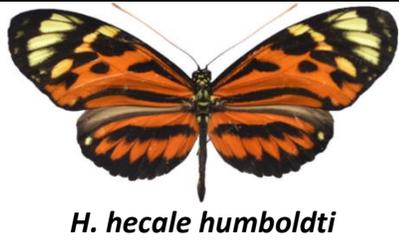
Tabla 3-1 Especies y subespecies del Género *Heliconius* presentes en las colecciones del País (Ver Anexo 1).

Especie / Subespecie	Instituto de Ciencias Naturales – ICN- UNAL	Universidad Nacional de Colombia sede de Medellín	Instituto Von Humboldt	Colección privada Jean Francois Le Crom	Universidad de los Andes
<i>H. leucadia leucadia</i>	X		X		
<i>H. doris dives</i>	X		X		
<i>H. antiochus antiochus</i>	X		X		
<i>H. wallacei flavescens</i>	X	X		X	
<i>H. sara sara</i>	X	X	X		
<i>H. erato reductimacula</i>	X		X	X	
<i>H. erato lativitta</i>	X		X	X	
<i>H. numata aurora</i>		X	X	X	
<i>H. numata silvana</i>	X	X	X		
<i>H. melpomene malleti</i>		X	X	X	
<i>H. melpomene vicina</i>	X		X	X	
<i>H. elevatus elevatus</i>	X		X	X	
<i>H. pardalinus butleri</i>	X		X	X	
<i>H. hecale humboldti</i>			X	X	

3.2.3 Recolectadas durante el periodo de muestreo en las áreas de estudio

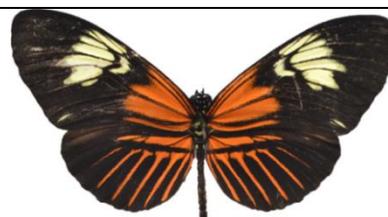
Fotografía 3-3 Especies y subespecies del Género *Heliconius* colectadas durante el trabajo de campo



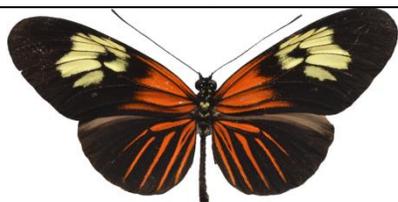
 <p><i>H. numata silvana</i> (Stoll, 1781)</p>	 <p><i>H. numata silvana</i> (Stoll, 1781) NO RECOLECTADA</p>
 <p><i>H. numata arcuella</i> H. Druce, 1874</p>	<p>NO RECOLECTADA</p>
 <p><i>H. numata arcuella</i> H. Druce, 1874</p>	<p>NO RECOLECTADA</p>
 <p><i>H. pardalinus butleri</i> K. Brown, 1976</p>	 <p><i>H. pardalinus butleri</i> K. Brown, 1976 NO RECOLECTADA</p>
 <p><i>H. hecale humboldti</i> Neustetter, 1928</p>	<p>NO RECOLECTADA</p>



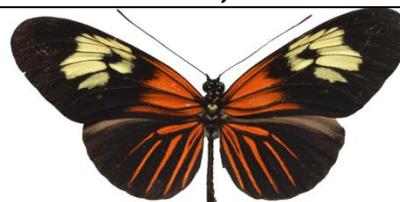
H. elevatus elevatus
Nöldner, 1901



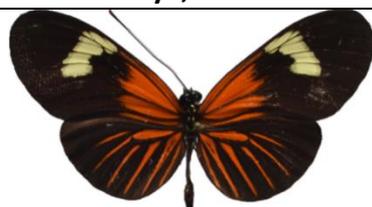
H. elevatus elevatus
Nöldner, 1901



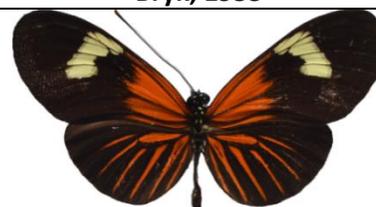
H. erato reductimacula
Bryk, 1953



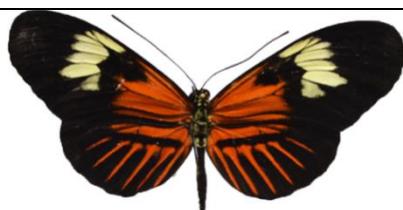
H. erato reductimacula
Bryk, 1953



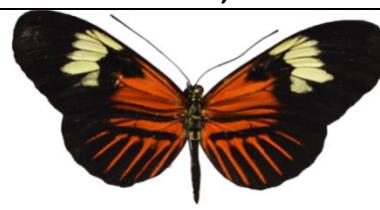
H. erato lativitta
A. Butler, 1877



H. erato lativitta
A. Butler, 1877



H. melpomene malleti
Lamas, 1988



H. melpomene malleti
Lamas, 1988



H. melpomene vicina
Ménétriés, 1857



H. melpomene vicina
Ménétriés, 1857



H. sara sara
(Fabricius, 1793)



H. sara sara
(Fabricius, 1793)

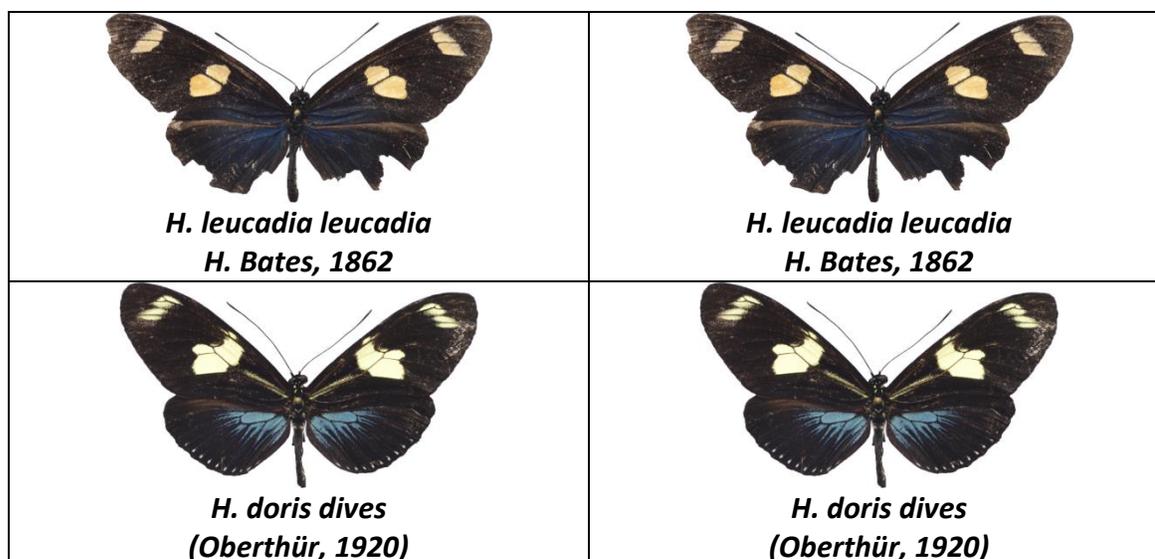


Tabla 3-2 Resumen de las especies del género *Heliconius* en el Amazonas Colombiano.

TAXA	LITERATURA	COLECCIONES	RECOLECTADA	
			SITIO 1	SITIO2
<i>H. leucadia leucadia</i>	X	X	X	X
<i>H. doris dives</i>	X	X	X	X
<i>H. antiochus antiochus</i>	X	X	-	-
<i>H. wallacei flavescens</i>	X	X	X*	-
<i>H. sara sara</i>	X	X	X	X
<i>H. erato reductimacula</i>	X	X	X	X
<i>H. erato lativitta</i>	X	X	X	X
<i>H. numata aurora</i>	X	X	X	X
<i>H. numata silvana</i>	X	X	X	X
<i>H. numata arcuella</i>	X		X	-
<i>H. numata arcuella</i>	X		X	-
<i>H. melpomene malleti</i>	X	X	X	X
<i>H. melpomene vicina</i>	X	X	X	X
<i>H. elevatus elevatus</i>	X	X	X	X
<i>H. pardalinus butleri</i>	X	X	X	X
<i>H. hecale humboldti</i>	X	X	X	-

* A 11 Km del sitio de muestreo en dirección hacia el Río Amazonas.

Como es posible evidenciar en estos resultados se puede ver que hay especies y/o subespecies que no se encontraron en algunas de las tres actividades (ver Tabla 3-2). Todas están presentes en la Literatura, no fue recolectada para los dos sitios la subespecie *H. antiochus antiochus*, la subespecie *H. wallacei flavescens* fue recolectada a 11 Km del Sitio N. 1 y en ninguna ocasión para el Sitio N. 2, las subespecies *H. numata arcuella* y *H. hecale humboldti* no fueron encontradas en el sitio N. 2. En el caso de la subespecie de *H. antiochus antiochus*, esta es reportada en la colección del ICN- UNAL para las comunidades de Nazareth, Arara y Macedonia y en la colección del IAvH para Leticia. Lo que permite inferir que la subespecie debe estar para los dos sitios y en la misma temporada climática, dado que las fechas de recolecta coinciden con la fecha de

muestreo, de tal manera, que la razón por la que no se capturo en ninguno de los dos sitios debe obedecer más a la baja probabilidad de captura que puede ser por un comportamiento de vuelo restringido al dosel del bosque o a áreas abiertas, así como también puede deberse a un número bajo de individuos en sus poblaciones.

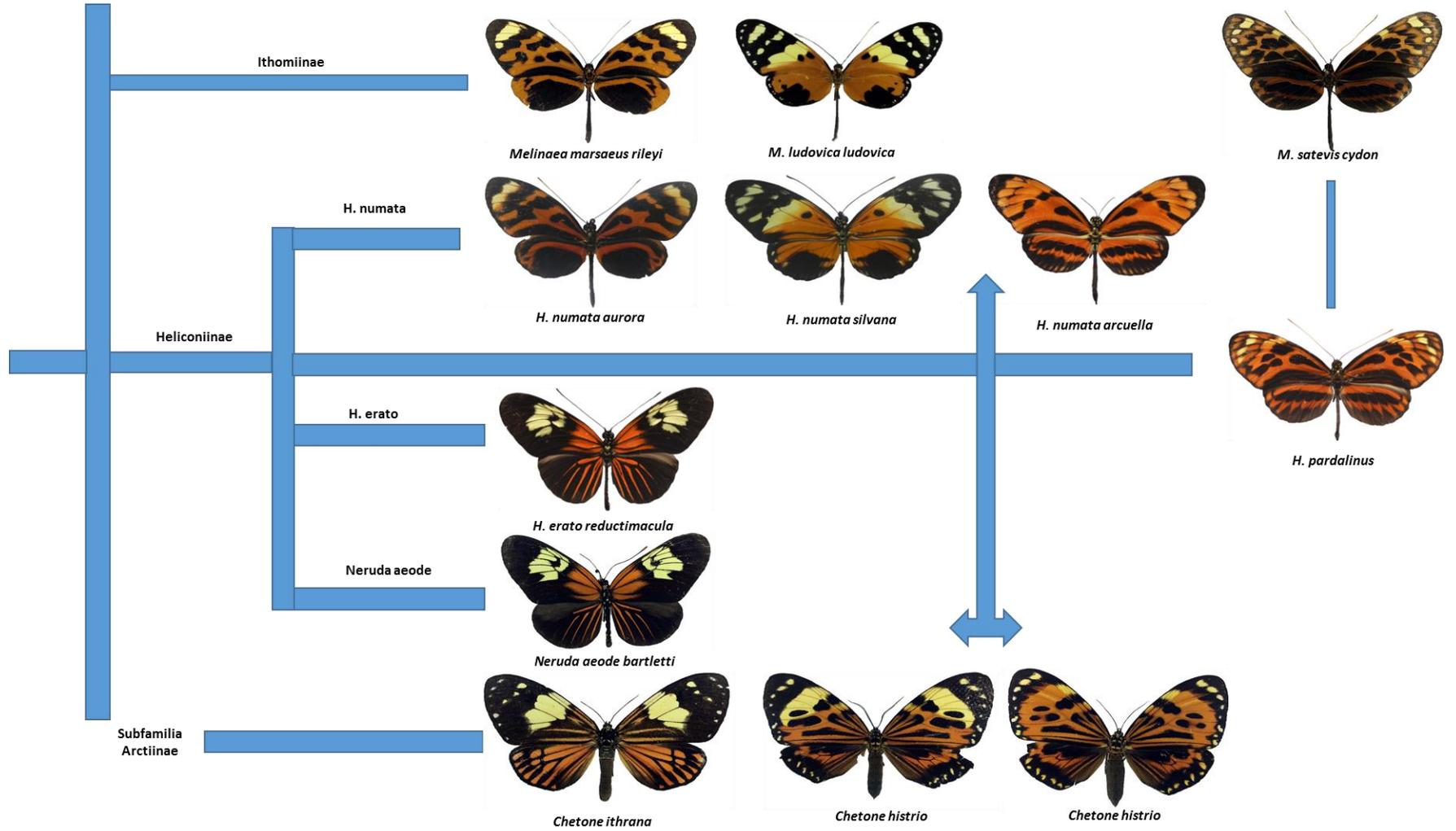
La subespecie *H. wallacei flavescens* fue reportada en la Colección del ICN-UNAL para la vereda de Nazareth y en el Hotel On vacation cerca a la Ciudad de Leticia, en la colección de la UNAL-Sede Medellín para Leticia y en la colección de J.F. Le crom para el Municipio de Pto. Nariño, por lo tanto, se puede inferir que esta debe estar en los dos sitios de muestreo y en la misma temporada climática, dado que uno de los reportes de captura coinciden con la fecha del muestreo, lo que puede explicar la ausencia en el muestreo es que esta subespecie tenga un comportamiento de vuelo concentrado en el dosel del Bosque o en áreas abiertas, lo que disminuye su probabilidad de captura.

La ausencia de las subespecies *H. numata arcuella* en el sitio N. 2 puede deberse a que esta especie es comúnmente habitante de bosques secundarios (Joron Mathieu et al., 2006) como el bosque del Sitio N. 1 y a que esta especie es generalista en el uso de su planta hospedera, ya que se le vio ovipositar en cuatro pasifloras (*P. edulis*, *P. cuadrangulares*, *P. vitifolia* y *P. ligularis*), así mismo, estas pasifloras germinan y crecen solamente en áreas con disturbio tales como en árboles caídos, derrumbes y bancos de semillas (Mallet, J., 1986) por lo que es mayor la densidad de este recurso en comunidades simples como en el sitio N. 1 que en agregaciones vegetales más complejas como el sitio N. 2. La diversidad de esta especie en este sitio confirman el polimorfismo intraespecífico que este grupo presenta (Bates 1862; Eltringham 1916; Turner 1976; Brown 1979. En: Brower, A., 2011). Finalmente, es importante mencionar que la subespecie *H. hecale humboldti* que tampoco fue recolectada en el sitio N. 2 si es reportada para este sitio en la colección de J.F. Le crom en el año 1998 en un mes diferente al de los muestreos (Julio), por lo que si debe estar allí y su ausencia deberse a la temporada climática en la que se hizo el muestreo.

Durante el desarrollo de este objetivo se obtuvieron además de las especies y subespecies de *Heliconius* antes descritas un número de mariposas y polillas que presentan una morfología similar a las mismas, las cuales son llamadas especies miméticas, estas se mencionan a continuación ya que este conocimiento ha sido de gran importancia desde el tiempo de Darwin y Batesy permitió el desarrollo del concepto original de mimetismo (Bates, 1862), en el cual estas mariposas juegan un rol fundamental como modelos no palatables y ellos han permanecido como centro en el desarrollo de la teoría y la evolución de la no palatabilidad (Poulton, 1887; Itringham, 1916; Fisher, 1930; Turner, 1965, 1970, 1976, 1983; Benson, 1971; Brown, Sheppard & Turner, 1974; Sheppard et al., 1985; Chai, 1990; Mallet & Singer, 1987; Mallet, 1993; Mallet & Gilbert, 1995; Brower, 1996. En: Penz, C., 1999), es así como este conocimiento se hace pertinente ya que evidencia la importancia de la conservación de este grupo como individuos involucrados en una variedad de procesos no solo ecológicos sino también evolutivos. En las fotografías 3-4 se muestran las especies miméticas del género *Heliconius* en las áreas de muestreo, se identificaron especies de la subfamilia Ithomiinae, del género *Neruda* de la subfamilia Heliconiinae y dos especies de polillas de la Subfamilia Arctiinae; la especie que más miméticos presenta es la especie *H. numata*, esta no solo presenta apariencias fenotípicas muy diferentes en el mismo sitio sino que también presenta convergencia mimética local casi perfecta con otras especies, cada uno de los diferentes morfos es un preciso mimético de una especie diferente del Género

Melinaea (Joron Mathieu et al., 2006), en la figura se muestran dos de los pares miméticos de las tres formas de *H. numata* encontradas, así como también, se muestra la especie de polilla *Chetone histrio* Boisduval, 1870, que también la mimetiza; posteriormente, se muestra la especie mimética de *H. pardalinus* que pertenece al mimo género *Melinaea*; la siguiente especie dentro de *Heliconius* que presenta varios miméticos es *H. erato*, en primer lugar está la especie *Neruda aeode* y luego la especie de polilla *Chetone phyleis* (Druce, 1885).

Fotografía 3-4 Especies de Lepidoptera miméticas del Género Heliconius.



3.3 Estructura de la Vegetación de las áreas de estudio

Con el fin de conocer el grado de alteración de los Bosques donde se realizaron los muestreos y verificar las diferencias en el estado de conservación se llevó a cabo en cada sitio de muestreo una caracterización de la estructura de la Vegetación, que como su nombre lo indica, se fundamenta en el estudio de la estructura o arquitectura comunitaria, que está definida por el ordenamiento en sentido vertical y horizontal de sus componentes. En sentido vertical, el atributo que mejor refleja el aspecto, es la estratificación mientras que en sentido horizontal, aparecen la densidad, el área basal y la cobertura (Rangel-Ch, J.O & Velásquez, A, 1997). Para este trabajo es importante tener en cuenta que la estructura está directamente implicada en el mantenimiento de una atmósfera más o menos estable, ya que influye sobre la radiación incidente, sobre el flujo de la precipitación al interior de la comunidad y sobre la acción del viento. Así mismo, el arreglo de las plantas según estratos y sus valores de cobertura se relacionan con el metabolismo de la comunidad ya que controlan la cantidad de la radiación y la evapotranspiración en la fotosíntesis. El análisis de la distribución de clases de las alturas, de los valores del DAP y de las coberturas, facilita la comprensión de la dinámica de la vegetación y se pueden interpretar si los sitios muestreados estaban conservados o con cierto grado de alteración (Rangel-Ch, J.O & Velásquez, A, 1997). De esta manera, los datos de campo que se utilizaron para la caracterización son: descripción general, Imagen satelital, densidad o número de individuos según la superficie de muestreo, altura, CAP (Cintura a la altura del pecho) y se siguieron las recomendaciones estipuladas por(Rangel-Ch, J.O & Velásquez, A, 1997):

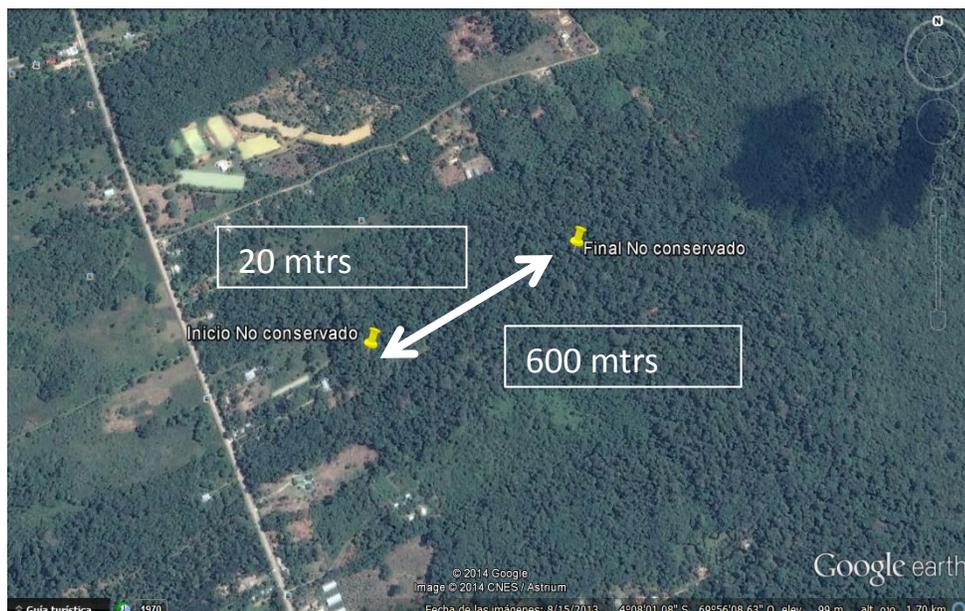
3.3.1 Áreas de Estudio

Las áreas de estudio se encuentran al Sur de la Amazonia Colombiana (Ver Fotografía 3-5). El Sitio N. 1 (Ver Fotografía 3-6) *Con grado de Conservación Menor* se encuentra en el Kilómetro 9.3 de la Ciudad de Leticia, las coordenadas del punto inicial y final del área de 600 metros de largo y 20 de ancho son respectivamente: S 04° 08' 0.50" - W 69° 56' 29.50", S 04° 07' 54.2" - W 69° 56' 16.2". El Sitio N. 2 (Ver Fotografía 3-7) *Con Grado de Conservación Mayor* se encuentra en el Municipio de Puerto Nariño, las coordenadas del punto inicial y final del área de 600 metros de largo y 20 de ancho son respectivamente: S 03° 46' 12.3" - W 70° 20' 23.3", S 03° 45' 56.0" - W 70° 20' 15.2".

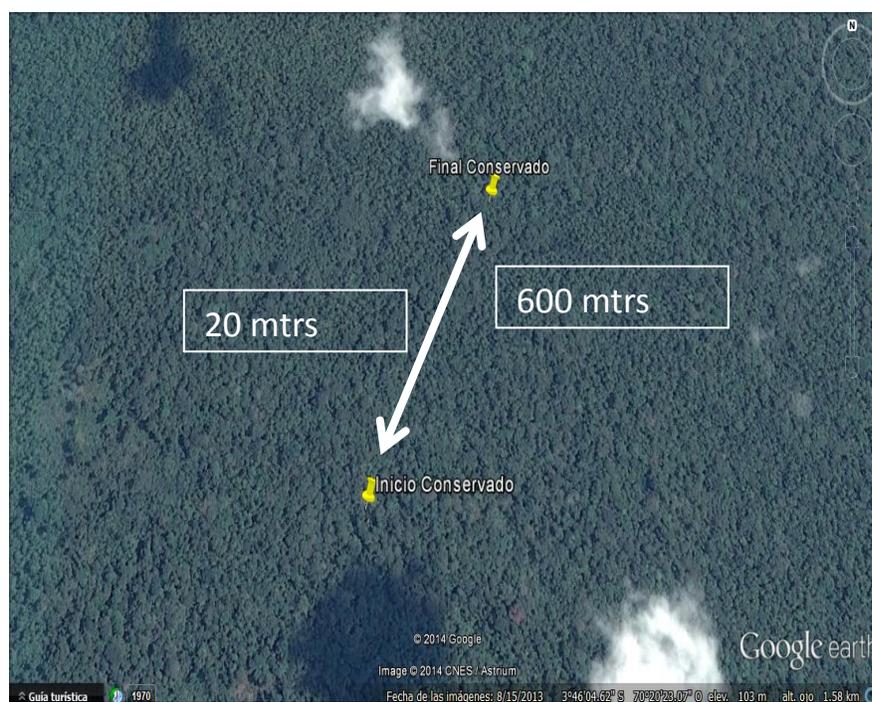
Fotografía 3-5 Sitios de Muestreo.



Fotografía 3-6 Sitio de Muestreo N. 1 Con grado de Conservación Menor.

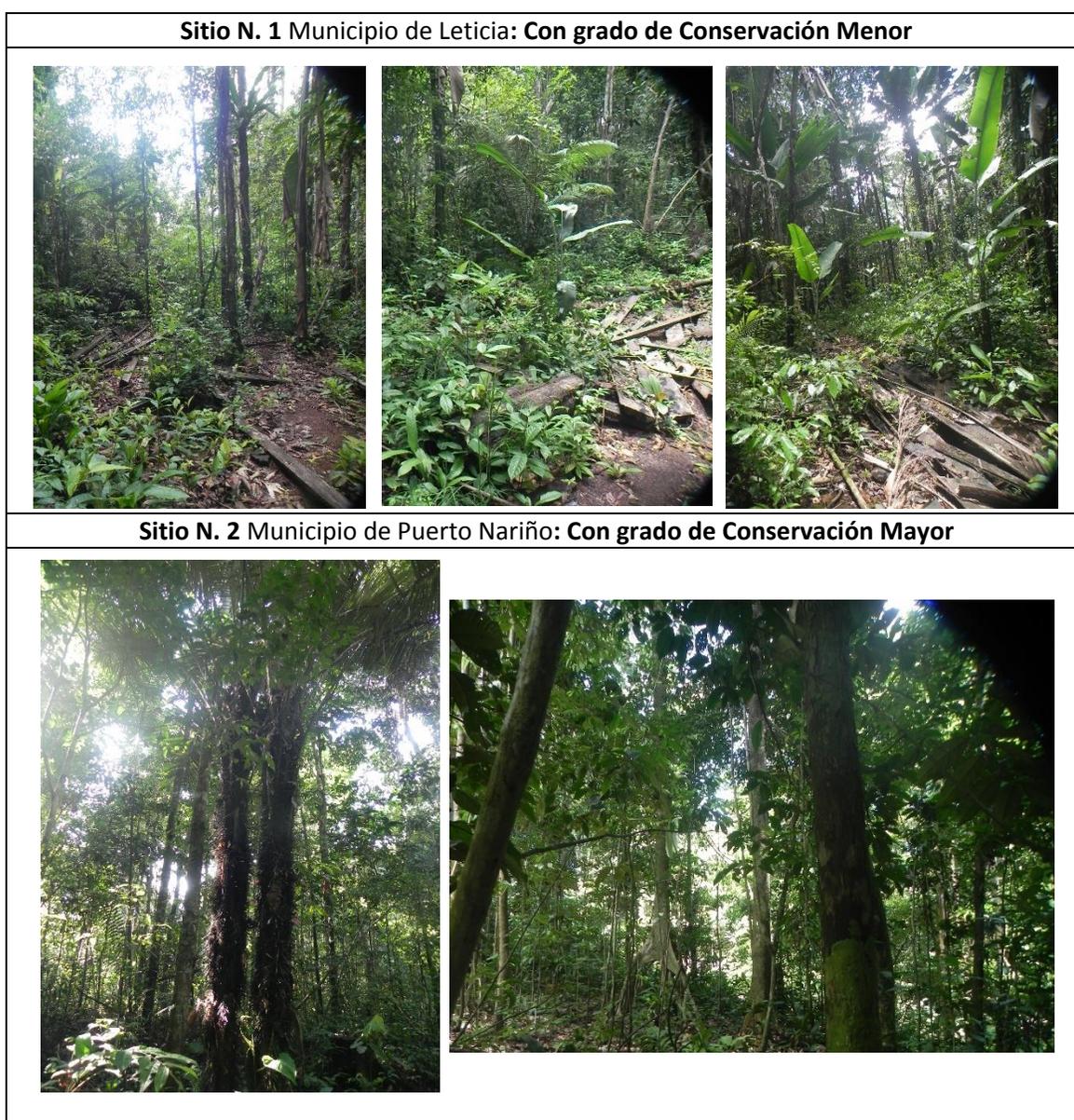


Fotografía 3-7 Sitio de Muestreo N. 2 Con grado de Conservación Mayor.



Descripción general: Las imágenes satelitales (Fotografía 3-6, 3-7) permiten ver que el Sitio N. 1 *Con grado de Conservación Menor* (Municipio de Leticia) está cercano a la carretera, a viviendas y cultivos, así mismo, se evidenció presencia de tala (Por lo menos 10 claros por esta causa) y tumba de árboles para la construcción de caminos peatonales a través del Bosque, por estas razones este es un bosque con árboles de baja altura en su mayoría y un dosel no tan cerrado; a diferencia del Sitio N. 2 *Con grado de Conservación Mayor* (Municipio de Puerto Nariño) que no se encuentra rodeado por ninguna de las anteriores, la única casa cercana al sitio se encuentra a aproximadamente 30 minutos caminando y aunque existe una trocha es delgada y poco transitada, además de no haberse encontrado presencia de tala en más de una ocasión, por tanto un bosque con una buena presencia de árboles altos y gruesos, así como un dosel bastante cerrado en varias partes. A continuación se muestran algunas imágenes que muestran lo descrito:

Fotografía 3-8 Imágenes de los sitios de muestreo.



En cuanto a la temperatura los dos sitios presentaron valores muy cercanos (ver Figura 3-1), para los dos el promedio es de 29.5°C, con una mínima de 26.7°C y una máxima de 33°C, las máximas se dan en los meses de diciembre y febrero, y el Sitio N. 2 presenta en algunos días dentro de estos meses una mayor temperatura. En cuanto a la Humedad relativa (Ver Figura 3-2) el Sitio N. 1 presento una mínima de 60% y una máxima de 89% y el Sitio N. 2 de 63% en su mínima y de 95% en su máxima, como se puede ver en las dos es más alto el porcentaje para el Sitio N. 2, es así como el promedio es más alto para este sitio (82.6%) que en el sitio N. 1 (75.6%), esto puede ser causa de la mayor precipitación que presento el sitio N. 2.

Figura 3-1 Gráfica de temperatura en los dos sitios de muestreo.

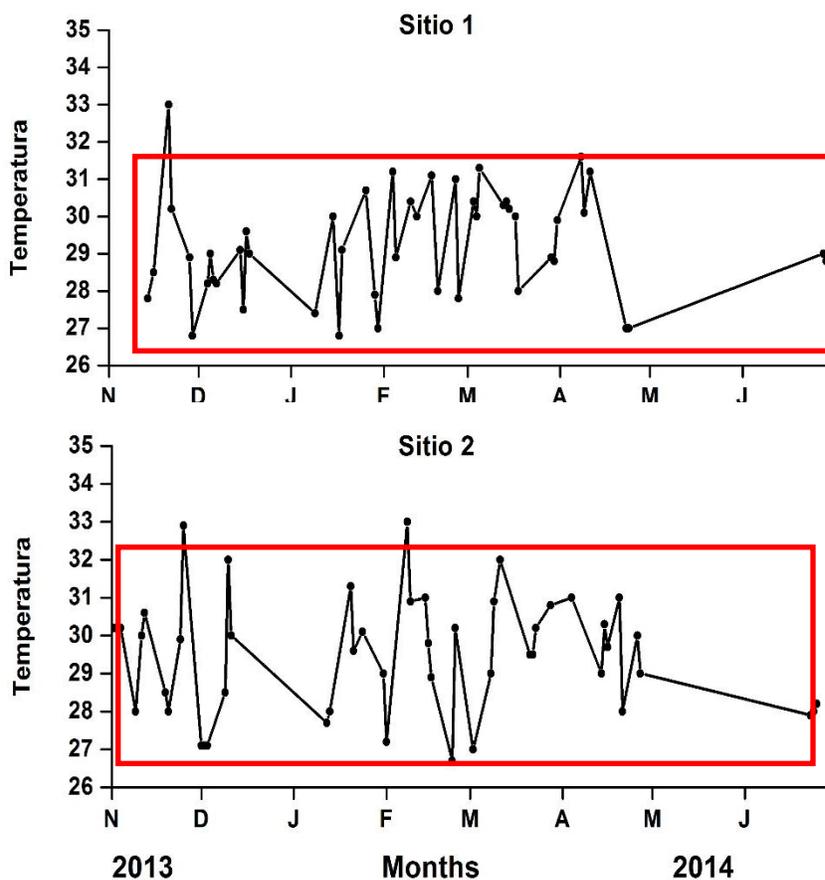
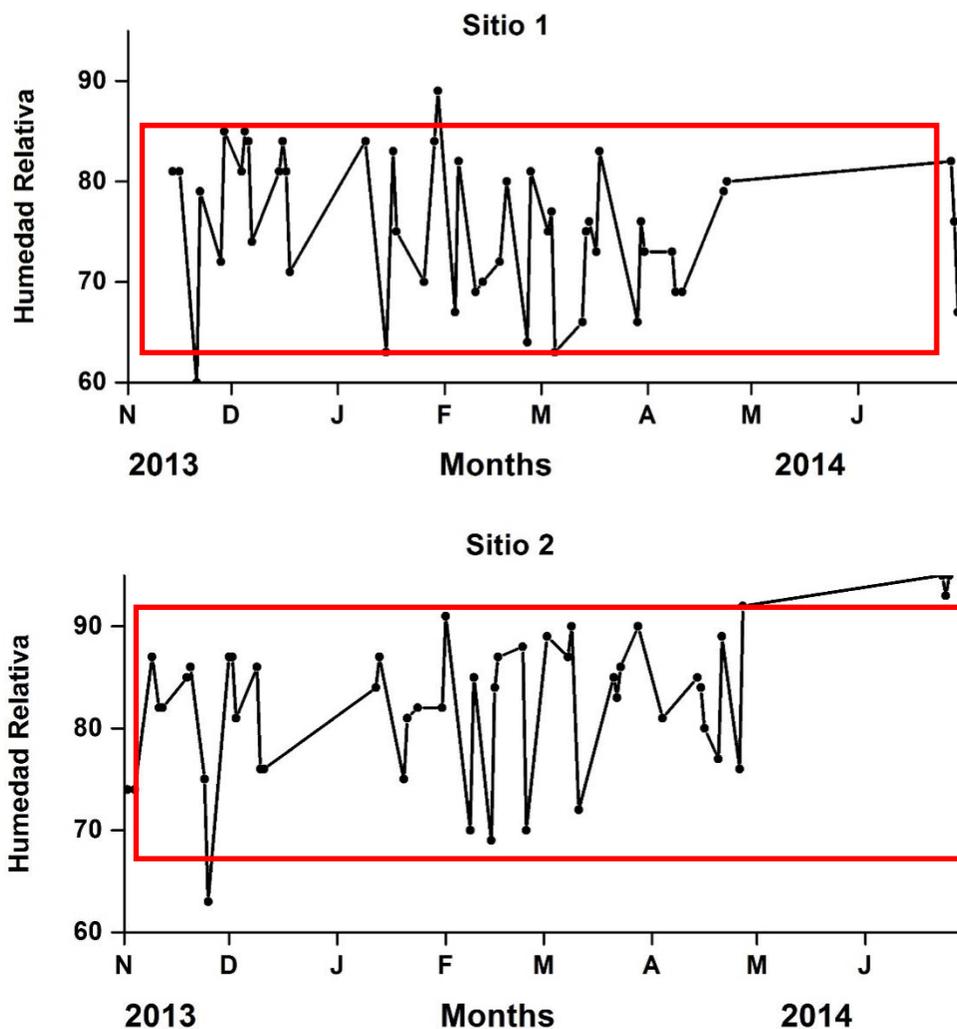
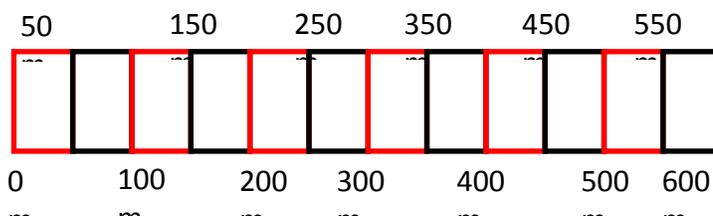


Figura 3-2 Gráfica de Humedad relativa en los dos sitios de muestreo.



Para la determinación de los siguientes parámetros, el área de estudio de cada sitio de muestreo fue dividida en cuadrantes de 50 metros de largo por 4 metros de anchopara un área de 200 metros cuadrados quedando 12 cuadrantes en cada sitio, de los cuales a la mitad (6) se les llevó a cabo la medición de los parámetros.



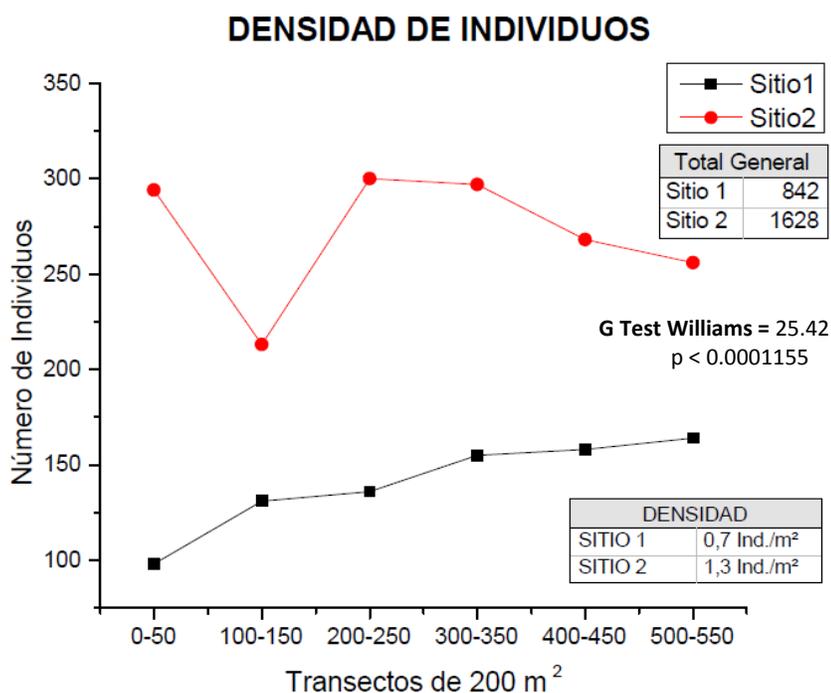
Los individuos tenidos en cuenta para la valoración debían tener un CAP mayor o igual a 2.5 cm y de mínimo 1 m de altura.

3.3.2 Densidad de Individuos:

En la figura N. 3-3 se puede observar que el Sitio N. 1 (Con menor grado de conservación) presentó en todos los cuadrantes un menor número de individuos por metro cuadrado con respecto al Sitio N. 2; en general, en el primer sitio se contaron 842 individuos presentando así una densidad de 0.7 individuos por metro cuadrado. Para el Sitio N. 2 se presentó en todos los cuadrantes un mayor número de individuos por metro cuadrado de modo tal que presentó un total de 1628 individuos y una densidad de 1.3 individuos por metro cuadrado, un 46.1 % más densidad que en el Sitio N. 1.

Teniendo en cuenta que el objetivo es determinar si hay diferencias en la densidad de individuos en los dos bosques, se llevó a cabo un contraste de homogeneidad por medio del Programa RWizard 1.1 (Guisande, C. & et al., 2014). Se tiene en cuenta el resultado del G Test Williams, el cual dio 25.42 y un $p < 0.0001155$. Por lo tanto, se rechaza la idea de que las muestras son homogéneas, es decir, existen diferencias significativas entre los dos sitios. Se puede decir que las diferencias entre los dos bosques se dan principalmente por el cuadrante N. 1, que en el caso del Sitio N. 1 es el más cercano a la carretera y a los sitios de vivienda y cultivos, lo que hace que hallan tan pocos individuos.

Figura 3-3 Gráfica de Densidad de Individuos – Vegetación.

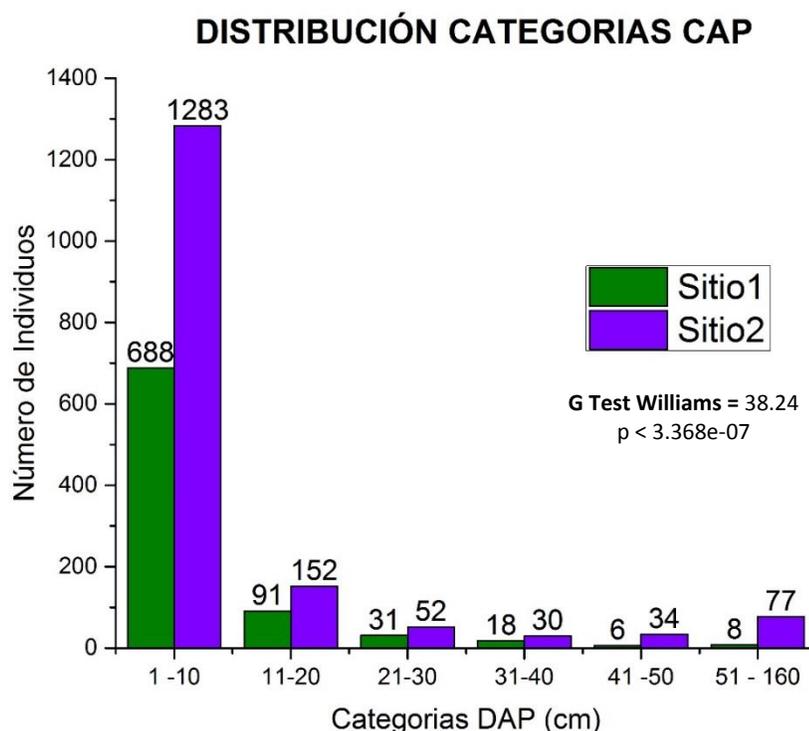


3.3.3 Distribución por categorías CAP

Para analizar la distribución de los individuos por categorías CAP, los resultados fueron agrupados en seis categorías: 1 - 10 cm, 11 – 20 cm, 21 – 30 cm, 31 – 40 cm, 41 – 50 cm, 51 – 160 cm. La tendencia general en los dos bosques es presentar mayor abundancia de individuos en la clase de menor diámetro, sus valores de abundancia decrecen hacia las clases de mayor CAP de tal manera que para el Sitio N. 1 el 82% de los Individuos tienen un CAP menor de 10 cm y para el Sitio N. 2 el 78% de los individuos presentan este valor de CAP. Al igual que en el análisis de la densidad el Sitio N. 2 presenta siempre un mayor número de individuos en todas las categorías, siendo más marcada la diferencia entre los dos sitios en la primera y dos últimas categorías donde la diferencia es muy amplia para el Sitio N. 2. De esta manera, el número total de individuos con un $CAP \geq 10$ en todo el Sitio N. 1 fue de 154 y para el Sitio N. 2 de 345 (Figura 3-5)

Los resultados de la prueba de Contraste de Homogeneidad muestran que los dos sitios son significativamente diferentes, el G Test Williams presenta un valor de 38,24 y un $p < 3.368e-07$, las diferencias están dadas principalmente por las dos últimas categorías, en los CAP de mayor amplitud, esto muy seguramente causado por la tala de árboles llevada a cabo en el Sitio N. 1, donde muy pocos arboles alcanzan a completar CAP amplios.

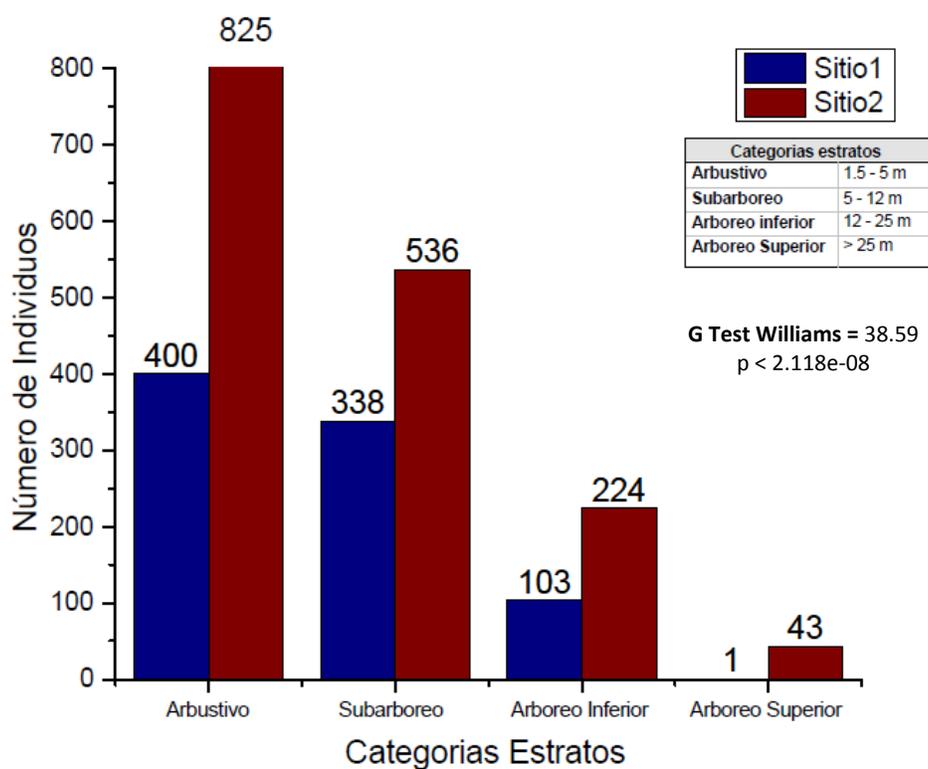
Figura 3-4 Gráfica de Distribución Categorías CAP – Vegetación.



No se diferencia un estrato arbóreo superior predominante en ninguno de los Sitios (Ver figura 3-7), sin embargo, el Sitio N. 2 presenta un mayor número de individuos con una altura mayor a 25 metros. El estrato arbustivo y subarboreo están muy bien representados en los dos sitios; en el sitio N. 1 estos tienen una cobertura promedio del 88% y en el Sitio N. 2 una cobertura promedio de 84%, comparando con el estudio hecho por (Cantillo, E. & Rangel-Ch, J.O, 2010) se puede

establecer que los sitios en estudio pertenecen a la unidad de clasificación geomorfológica de Lomerío descrita por ellos, en donde encontraron que en promedio estas áreas tienen un 86% de estrato arbóreo inferior (Arbustivo) porcentaje muy similar al encontrado en este trabajo. Como se evidencio en el parámetro de CAP el Sitio N. 2 gana mayor diferencia en las últimas categorías y también en este caso el motivo de ausencia de individuos del estrato arbóreo superior en el Sitio N. 1 está relacionado con la afectación antrópica a la que es expuesto. Al igual que en las categorías anteriores los sitios son significativamente diferentes en cuanto a la altura de sus árboles (Test de G: $p < 2.118e-08$). Las categorías subarboreo y arbóreo superior son las que aportan más a la diferenciación de los sitios.

Figura 3-5 Gráfica de distribución en Categorías de estratos – Vegetación.



4 Capítulo 4: Caracterización de la estructura poblacional del Género *Heliconius* Kluk, 1802 en los Municipios de Puerto Nariño y Leticia (Amazonas - Colombia)

4.1 Metodología

Para caracterizar la estructura poblacional del género *Heliconius* fue necesario valorar los parámetros poblacionales de las especies que se encontraron en el Municipio de Leticia y en el de Puerto Nariño – Amazonas, para esto se aplicó la metodología de CMLR (Captura – Marcaje – Liberación – Recaptura) (Ver Figura 4-1), la cual consistió en la captura de individuos de todas las especies de *Heliconius* vista en el área de muestreo de 600 metros de largo por 10 m de ancho, marcación con numeración consecutiva, tomados (*especie, número de seguimiento, fecha y hora de captura, localización geográfica, edad, sexo, número de la foto, temperatura y humedad relativa*), liberación y posterior recaptura donde se volvía a tomar los datos anteriores (Ver Anexo 1).

Figura 4-1 Pasos metodología de campo para caracterización de la estructura poblacional.



El procedimiento anterior se llevó a cabo durante siete meses (del 1/11/2013 al 3/06/2014), dos veces a la semana de 8:00 am – 4:00 pm, las fechas de los muestreos por sitio se muestran en el Anexo 2; así como paralelamente se hizo un conteo visual donde se tomaron los datos de especie, localización, altura, hora y comportamiento. Dada la imposibilidad de determinación de todas las especies al vuelo, para el conteo visual se unieron las especies de *H. erato* y *H. melpomene* en una sola denominada como *H. erato*. Posteriormente, se analizaron los datos por medio de los programas Excel, OriginPro 9.1, RWizard 1.1 y Programa CMLR, versión azul, este último producido por R.B.Francini de la Universidad de Santos, 1997.

4.2 Parámetros Poblacionales de las especies de Mariposas del Género *Heliconius* Kluk, 1802 en cada una de las áreas de estudio.

4.2.1 Capturas – Recapturas y Conteo Visual

No todos los individuos recolectados ingresaron a los datos para el análisis de los parámetros poblacionales, es por esto importante, diferenciar el número de individuos que fueron recolectados y preservados para la colección, de los individuos marcados y recapturados por cada una de las especies y subespecies (Ver Tabla 4-1)

Tabla 4-1 Número de individuos Recolectados, Marcados y Recapturados de cada una de las especies en cada uno de los sitios

Especie	Sitio N. 1	Sitio N. 2
<i>H. leucadia leucadia</i>	1, [0], (0)	1, [0], (0)
<i>H. doris dives</i>	1, [0], (0)	1, [0], (0)
<i>H. sara sara</i>	3, [30], (7)	1, [3], (0)
<i>H. erato spp?</i>	6, [45], (36)	6, [49], (73)
<i>H. numata spp?</i>	14, [61], (25)	6, [38], (15)
<i>H. melpomene spp?</i>	1, [1], (0)	6, [19], (23)
<i>H. elevatus elevatus</i>	2, [4], (1)	2, [3], (1)
<i>H. pardalinus butleri</i>	1, [4], (14)	1, [0], (0)
<i>H. hecale humboldti</i>	1, [0], (0)	0, [0], (0)

* A 11 Km del sitio de muestreo en dirección hacia el Río Amazonas.

Recolecta: Captura del ejemplar y preservación para la colección. #

Marcado: Captura del ejemplar, marcaje y liberación [x].

Recaptura: Captura del ejemplar y liberación (x).

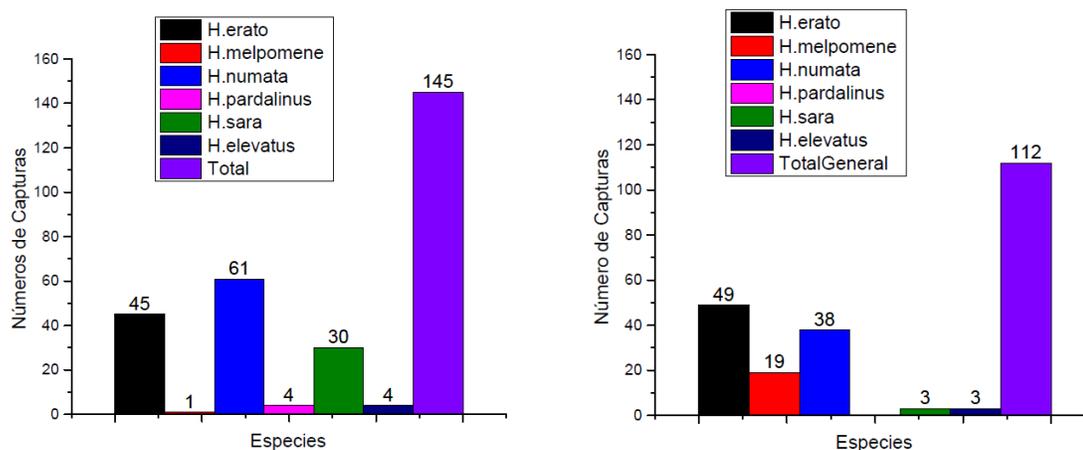
De esta manera, para el Sitio N. 1 “Menor estado de conservación” se recolectaron 9 subespecies, sin embargo, para 4 de estas (*H. leucadia leucadia*, *H. doris dives*, *H. melpomene* y *H. hecale humboldti*) se recolectaron de a 1 solo individuo por lo que no se incluyen dentro del análisis de CMLR. Similarmente, en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” se recolectaron 8 subespecies, de las cuales tres (*H. leucadia leucadia*, *H. doris dives* y *H. pardalinus butleri*) fueron recolectadas 1 vez, por lo tanto tampoco son incluidas en los análisis CMLR de este sitio. Así mismo, se recuerda que en el caso de las subespecies de *H. erato*, *H. melpomene* y *H. numata* fueron agrupadas como *H. erato spp?*, *H. melpomene spp?* y *H. numata spp?* dadas las razones

expuestas al inicio del capítulo 3. A continuación se muestran los resultados generales acerca del número de capturas y recapturas, así como los resultados obtenidos de los conteos visuales.

En la Figura 4-2, se observan los resultados de número de marcados en cada uno de los sitios, en estas podemos observar como para el Sitio N. 1 se realizaron un 22.7% más de marcajes que en el Sitio N. 2 (Barra morada), aportada esta diferencia principalmente por las especies *H. numata spp?* y *H. sara sara*, las cuales si se encontraron en el Sitio N. 2 pero en una proporción considerablemente más baja. El resultado en cuanto a la especie *H. numata spp?* concuerda con lo encontrado en otros estudios como por ejemplo en el de Joron, M., 2005, donde se afirma que esta especie se encuentra en una amplia diversidad de hábitats pero que son más comunes en Bosques Secundarios altos, como el del Sitio N. 1. Por otra parte, la especie *H. pardalinus butleri* no fue encontrada en el Sitio N. 2 y si en el Sitio N. 1 en muy baja cantidad y la especie *H. melpomene spp?* fue encontrada en mayor cantidad en el Sitio N. 2 y una sola vez para el Sitio N. 1. En el análisis de contraste de Homogeneidad, se puede ver que el valor del G Test Williams es igual a 49.93; $p < 1.434e-09$, por lo que se puede decir que en cuanto al número de marcados los dos sitios son significativamente diferentes y además la gráfica nos muestra que esta diferencia es aportada principalmente por las especies *H. melpomene spp?* y *H. sara sara*.

En las figuras 4-3 y 4-4 se muestran el número de individuos capturados por día (NICD) a lo largo del tiempo de muestreo en los Sitios N. 1 y N. 2 respectivamente; este valor vario entre 1 y 10 individuos capturados por día para los dos sitios. En el Sitio N. 1 los valores máximos de captura se dan en el mes de Febrero y de Diciembre (9 – 10 respectivamente); en el Sitio N. 2 se da un valor de captura igual en el mes de Diciembre, esto muestra como este mes fue el más favorable para la captura y esto puede ser explicado al ser un mes donde se dieron algunos días de mucho calor antes de comenzar fuertemente el invierno, esto es importante anotarlo ya que si bien el número de capturas en *Heliconius* se ha reportado como bajo (Ramos, R. & Freitas, A., 1999), durante este estudio fue muy evidente el bajo número de capturas dado que el muestreo se llevó a cabo principalmente en la temporada de invierno, donde las mayoría del tiempo se tenía un cielo nublado y esto se ha encontrado aumenta la altura de vuelo (Joron, M., 2005) y por tanto disminuye la probabilidad de captura. En la figura 4-5 se muestran las gráficas del NICD correspondientes a cada especie y para cada sitio, el valor máximo para todas las especies es de 5 y lo alcanza *H. erato spp?* en el Sitio N. 2, este último dato difiere bastante de lo reportado en el estudio de Ramos, R. & Freitas, A., 1999, donde para los dos sitios de estudio de ellos el NICD vario entre 1 y 13 individuos.

Figura 4-2 Número de marcajes por especie en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación” (Izquierda) y en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” (Derecha).



Para los dos sitios el número de días de muestreo fue de 48 y el promedio de individuos capturados por día para el Sitio N. 1 es de 4.8 con una desviación estándar (SD) de 2.21 y para el sitio N. 2 de 4.7 con una desviación estándar (SD) es de 2.17, con tres de días de $n = 1$ ($n = \#$ de capturas) para el Sitio N. 1 y cuatro días de $n = 1$ para el Sitio N. 2, este sitio presenta una media mayor de 4.5 que en el Sitio N. 1 (4.0). El número de individuos capturados y marcados nuevos (=reclutamiento mensual) vario mucho a lo largo tiempo de estudio para el Sitio N. 1, en la Fig. 4-6 se puede observar dos picos de reclutamiento durante los meses de diciembre (36 individuos) y de febrero (30 individuos) y una baja cantidad en los meses de noviembre, enero, abril y junio, los cuales coinciden con unas temperaturas más bajas y lluvias constantes. Por el contrario para el Sitio N. 2 (Fig. 4-7) se puede observar que el reclutamiento es más bajo pero más constante; se ve un ligero incremento en el mes de febrero y como en el Sitio N. 1 se ve una baja en el mes de junio, esto particularmente para los dos sitios debido a que el muestreo coincidió con lo que se conoce como el Friaje (frente frío que avanza sobre la Amazonía) (Marengo, J., 1984). Los picos y las disminuciones que se ven en los dos sitios coinciden con la inestabilidad también encontrada por De Andrade, R. & Freitas, A., (2005) en su estudio sobre *H. erato* y *H. ethilla*, la cual también es explicada en parte por la cantidad de lluvias, la cual parece ser un importante factor limitante del número poblacional de *Heliconius* dado que esta cercanamente relacionado con la disponibilidad del recurso del adulto (Ehrlich & Gilbert, 1973 and Gilbert, 1984. En: (De Andrade, R. & Freitas, A., 2005).

Figura 4-3 Número de individuos capturados (Marcajes) por día (NICD) para todo el género a lo largo de los meses de estudio en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación”.

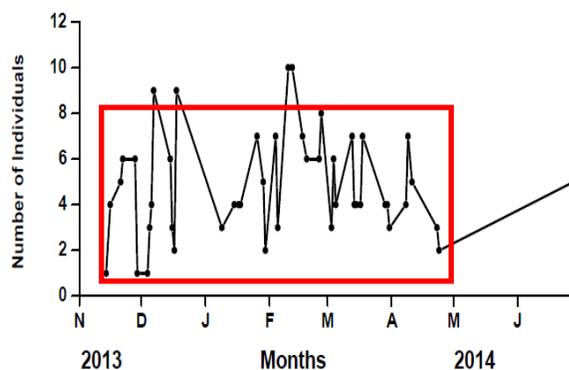


Figura 4-4 Número de individuos capturados por día (NICD) para todo el género a lo largo de los meses de estudio en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación”.

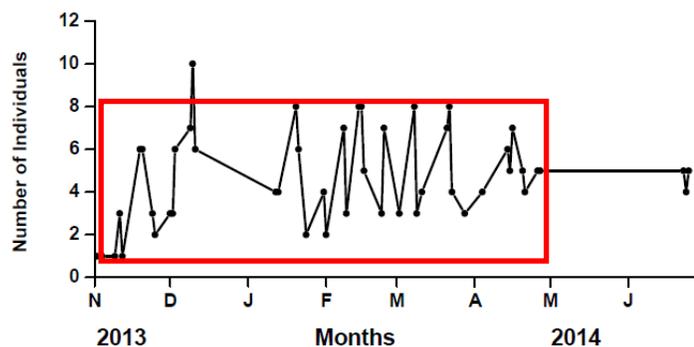


Figura 4-5 Número de individuos capturados (marcados) por día (NICD) para cada especie en los dos sitios de muestreo.

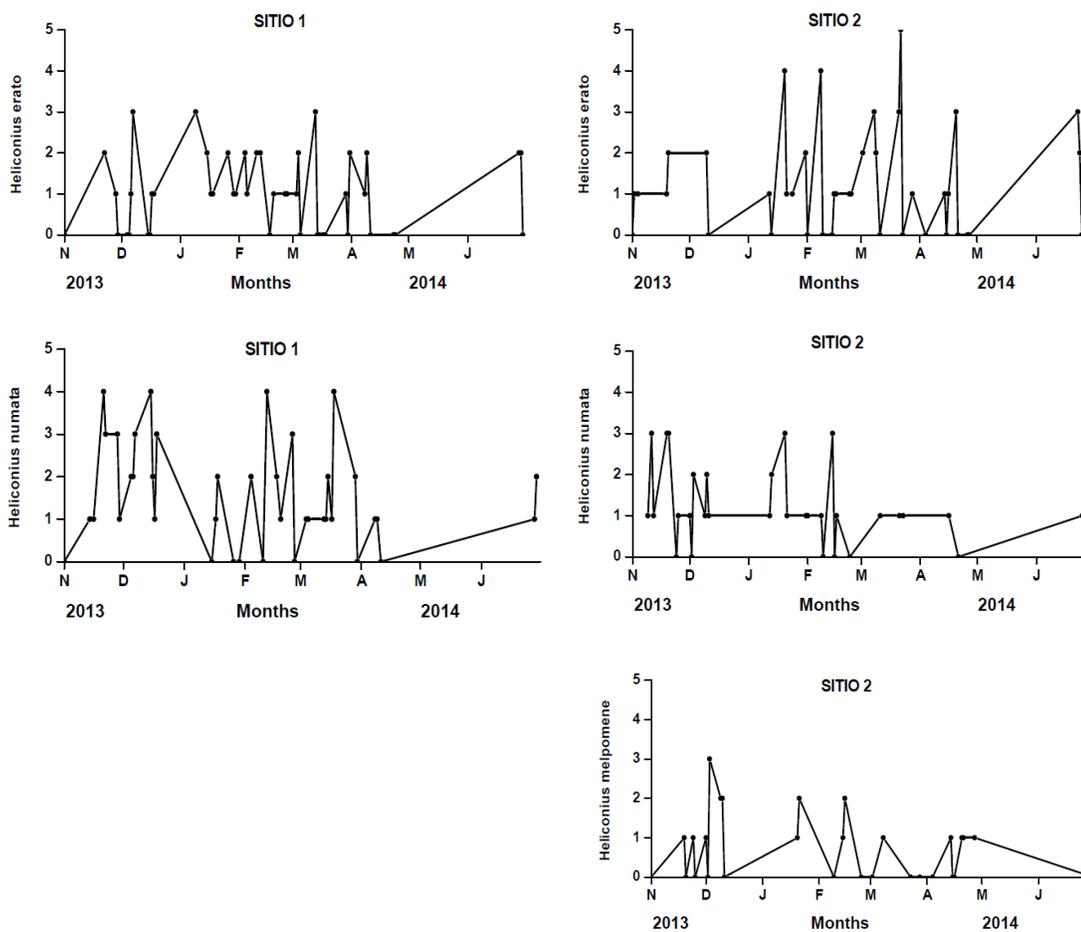


Figura 4-6 Reclutamiento mensual a lo largo del periodo de muestreo en el Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación), se muestra el número total de individuos marcados por primera vez en cada mes.

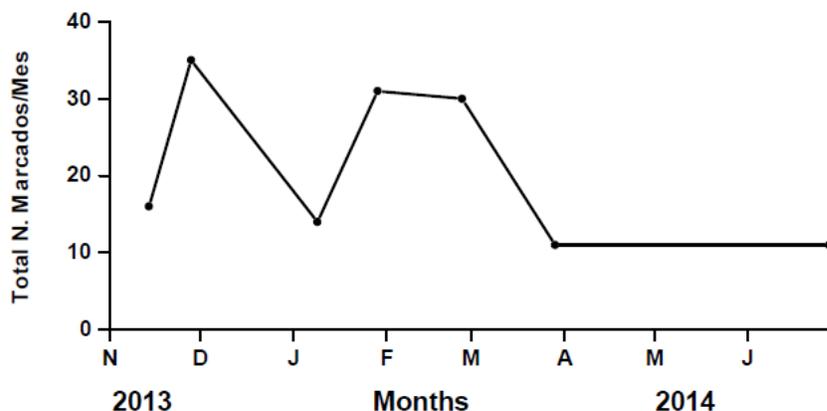
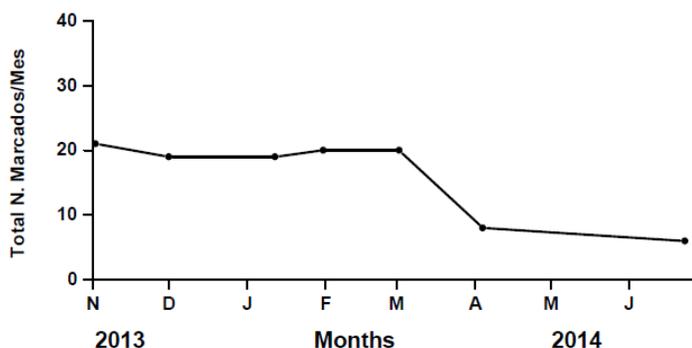
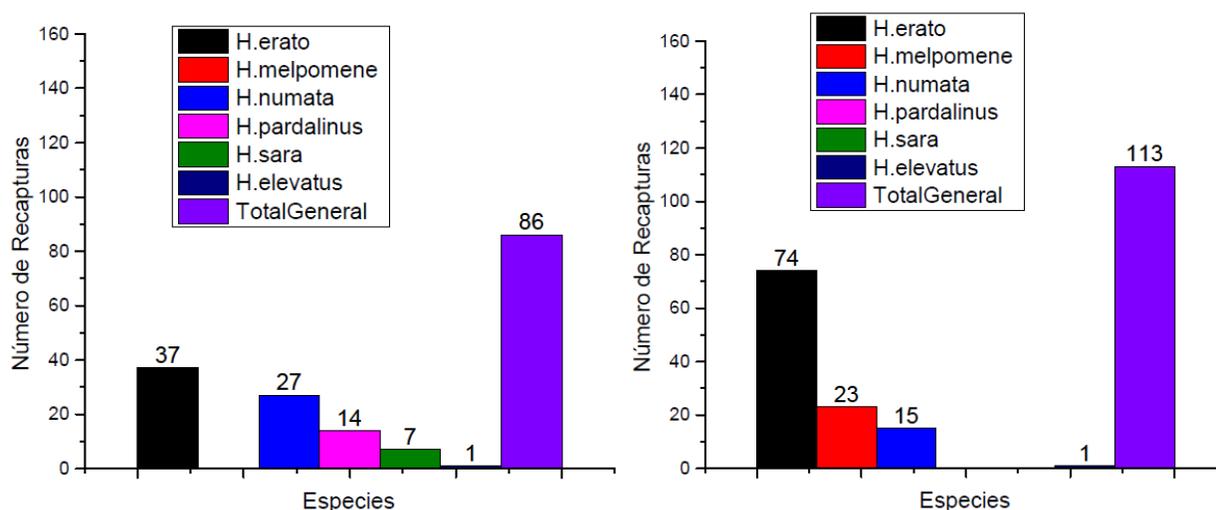


Figura 4-7 Reclutamiento mensual a lo largo del periodo de muestreo en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación”, se muestra el número total de individuos marcados por primera vez en cada mes.



En las figuras 4-8 se muestran los resultados en cuanto a la cantidad de recapturas en cada uno de los sitios. Contrario a lo que se observó con el número de marcajes, las recapturas fueron más abundantes en el Sitio N. 2, 113 en el total general (Barra morada) contra 86 en el Sitio N. 1, esta diferencia aportada principalmente por el número alto de recapturas de *H. erato spp?* y *H. melpomene spp?* en el Sitio N. 2; nuevamente la especie *H. numata spp?* presenta un valor de recapturas más alto en el Sitio N. 1 pero con una diferencia más baja entre los sitios que en las capturas; igualmente, la especie *H. pardalinus butleri* presenta el tercer valor más alto dentro del Sitio N. 1, este resultado debido a que un individuo fue recapturado durante 4 meses. En el análisis de contraste de Homogeneidad, el G Test Williams da igual a 67.90; $p = 2.796e-13$, lo que permite decir que en cuanto al número de recapturas los dos sitios son significativamente diferentes y además la gráfica nos muestra que esta diferencia es aportada principalmente por las especies *H. melpomene spp?*, *H. numata spp?*, *H. pardalinus butleri* y *H. sara sara*.

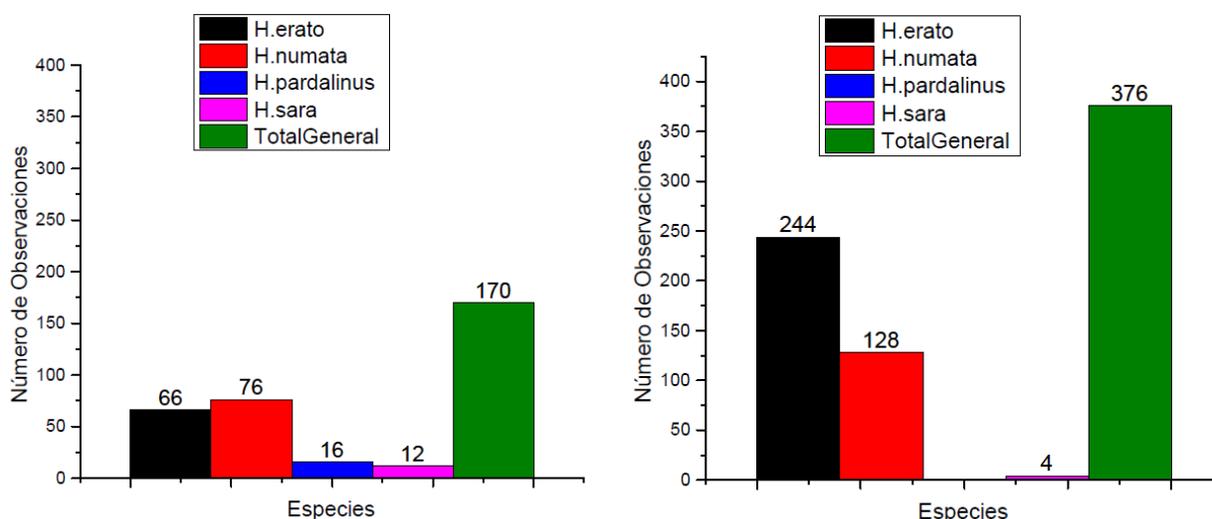
Figura 4-8 Número de recapturas por especie en el Sitio N. 1 “Con Menor estado de Conservación” (Izquierda) y en el Sitio N. 2 “Con Mayor grado de Conservación” (Derecha).



Durante el proceso de muestreo se notó que era muy difícil la captura de los individuos debido a que estas presentan en una buena proporción del día una altura de vuelo mayor a 6 metros y solo bajan a los claros del bosque en los momentos del día en el que la temperatura asciende considerablemente; por esta razón se decidió que era pertinente realizar un conteo visual que permitiera tener una mejor idea de la comunidad de mariposas de este género. De esta manera, en las figuras 4- 9 se muestran dos gráficas de la cantidad de observaciones en total y por especie en cada uno de los sitios. Es posible evidenciar, que para el Sitio N. 2 (Derecha) se hicieron más del doble de observaciones en el total general y esta diferencia se da principalmente por una cantidad mucho mayor de individuos de las especies *H. numata spp?* y *H. erato spp?*, así mismo como en los resultados de capturas las especies *H. sara sara* y *H. pardalinus butleri* no fueron observadas en el Sitio N. 2. Es importante señalar que esta gran diferencia puede indicarnos que no necesariamente es que haya más individuos en el Sitio N. 1 como lo podría indicar los marcajes sino que en el Sitio N. 2 por ser un bosque mucho más alto y cerrado es más difícil la captura y que de acuerdo a los resultados de estas observaciones podrían haber más individuos, por lo menos de las especies de *H. numata spp?* y *H. erato spp?*

El contraste de homogeneidad del número de observaciones nos confirma entonces que los dos sitios son significativamente diferentes en cuanto al número de individuos observados, este análisis muestra un valor en el G Test Williams igual a 67.03 ; $p = 1.843e-14$. Del mismo modo, las especies que aportan principalmente a esta diferencia son *H. sara sara* y *H. pardalinus butleri* con un mayor número de observaciones para el Sitio N. 1 y *H. erato spp?* para el Sitio N. 2.

Figura 4-9 Número de observaciones por especie en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación” (Izquierda) y en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” (Derecha).



4.2.2 Tamaño Poblacional

El tamaño poblacional fue determinado por medio del programa CMLR, versión azul creado por el Profesor R.B.Francini de la Universidad de Santos en 1997. Este programa está formado por cuatro módulos y permite determinar entre otros parámetros poblaciones el *Tamaño poblacional*, esto lo hace aplicando los métodos de Lincoln-Petersen, Manly-Parr, Jolly-Seber. Al final del proceso el programa entrega un documento con los resultados obtenidos, entre los cuales con respecto al tamaño poblacional se pueden observar dos índices; lo que se denomina como tal el número estimado de Individuos en cada muestra a partir de los tres métodos y el NMP o NIPD que es el Número de individuos mínimo presente por día; el cual es considerado un mejor índice del tamaño poblacional que el NICD mostrado anteriormente (Ramos, R. & Freitas, A., 1999). Teniendo en cuenta esto, se presentan aquí los resultados del NIPD y de las estimaciones por los métodos de Jolly –Seber y Lincoln-Petersen, con modificación de Bailey. Solamente se hizo el análisis a los datos de las subespecies *H. erato spp?*, *H. numata spp?* y *H. melpomene spp?* ya que las demás subespecies no tienen una cantidad considerable de datos que permitan valorar este parámetro.

El número de individuos presentes por día (NIPD) de todo el género para los dos sitios se presentan en las figuras 4-10 y 4-11; en el Sitio N. 1 se puede ver que este valor varía a lo largo del periodo del muestreo entre 1 y 17 individuos por día (Media: 8.7, SD: 4.4, n: 48), se presentan los valores máximos en los meses de Diciembre y entre Febrero y Marzo. Para el Sitio N. 2 el NIPD varía a lo largo del periodo de muestreo entre 1 y 20 individuos (Media: 11.1, SD: 5.0, n: 48), este valor es un poco más grande que en el Sitio N. 1 y presenta también los picos máximos en los mismos meses pero a diferencia muestra una disminución más pronunciada en el mes de Enero.

Figura 4-10 Número de individuos presentes por día (NIPD) en el Sitio N. 1 “Con Menor estado de Conservación”.

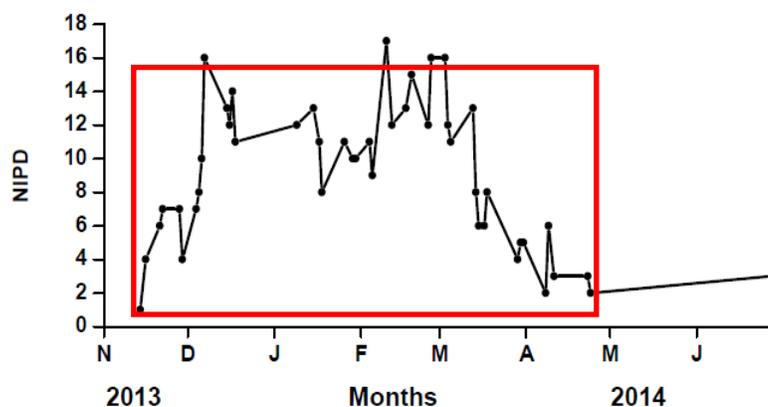
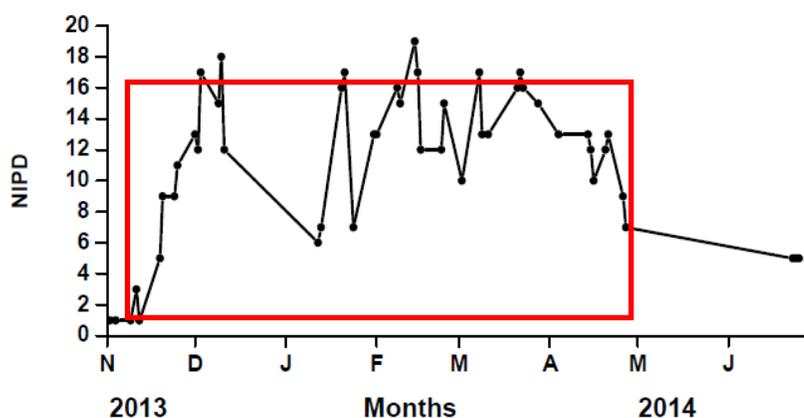


Figura 4-11 Número de individuos presentes por día (NIPD) en el Sitio N. 2 “Mayor grado de Conservación”.



- Tamaño poblacional *H. erato spp?*

En la figura 4 – 12 se pueden observar cuatro gráficas que muestran los resultados para la especie *H. erato spp?* en los dos sitios de muestreo y por medio de los dos métodos de determinación del tamaño poblacional (Lincoln - Petersen y Jolly - Seber), en estas se puede ver que bajo los dos métodos en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” hay siempre una estimación de una población más grande y que el método de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) calcula un tamaño poblacional menor para los dos sitios comparado con el método de Jolly – Seber, esta tendencia más marcada en el Sitio N. 2. Para el *Sitio N. 1* Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) estima una población de entre 2 -10 individuos a lo largo del muestreo (Media = 4.5, SD = 4.3, n = 45 días) y con un pico de entre 25 – 30 individuos en el mes de Febrero y Jolly – Seber estima que este sitio presenta entre 2 – 15 individuos a lo largo del muestreo (Media = 7.3, SD = 6.1, n = 45 días) y nuevamente un pico de aproximadamente 25 individuos en el mismo mes. Es así como, se ve que al igual que en la gráfica del NICD del género la especie *Heliconius erato spp?* también presenta una mayor abundancia durante este mes. Para el *sitio N. 2* Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) estima una población de entre 2 – 20 individuos a lo largo del

muestreo (Media = 6.7, SD = 5.8, n = 45 días) y con un pico en el mes de Abril de 25 individuos y con el método de Jolly – Seber se estima una población mucho más grande de entre 2 – 35 individuos (Media = 11.1, SD = 12.7, n = 45 días) y un pico entre el mes de Marzo y Abril de 50 a 55 individuos.

Si se comparan los resultados obtenidos de los métodos con los obtenidos del cálculo del NIPD para *Heliconius erato* spp? se puede observar que para el sitio N. 1 el cálculo del tamaño poblacional de Lincoln - Petersen es prácticamente igual con el NIPD (Figura 4 – 13) con la excepción de que no se muestra ningún pico mayor a los 10 individuos, en cambio para el sitio N. 2 el cálculo del NIPD (Figura 4 – 14) es un poco menor que el determinado por Lincoln – Petersen, sin embargo si es mucho más cercano que al de Jolly – Seber. Es también pertinente contrastar los resultados del NICD y el NIPD y al hacerlo se puede inferir que el muestreo logró capturar aproximadamente lamitad de la población en los dos sitios y confirmar que las poblaciones de *H. erato* spp? son pequeñas pero constantes en el tiempo como lo había ya afirmado Ramos, R.R. & Freitas, A.V.L., 1999 y por otra parte permite ver que el método de Lincoln – Petersen si es un poco más preciso que el de Jolly – Seber como es mencionado en Francini, R.B., 2010.

Figura 4-12 Número estimado de individuos para la especie *H. erato* spp? en el Sitio 1 “Con Menor estado de Conservación” y Sitio 2 “Con Mayor grado de Conservación” por los métodos de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) y Jolly – Seber.

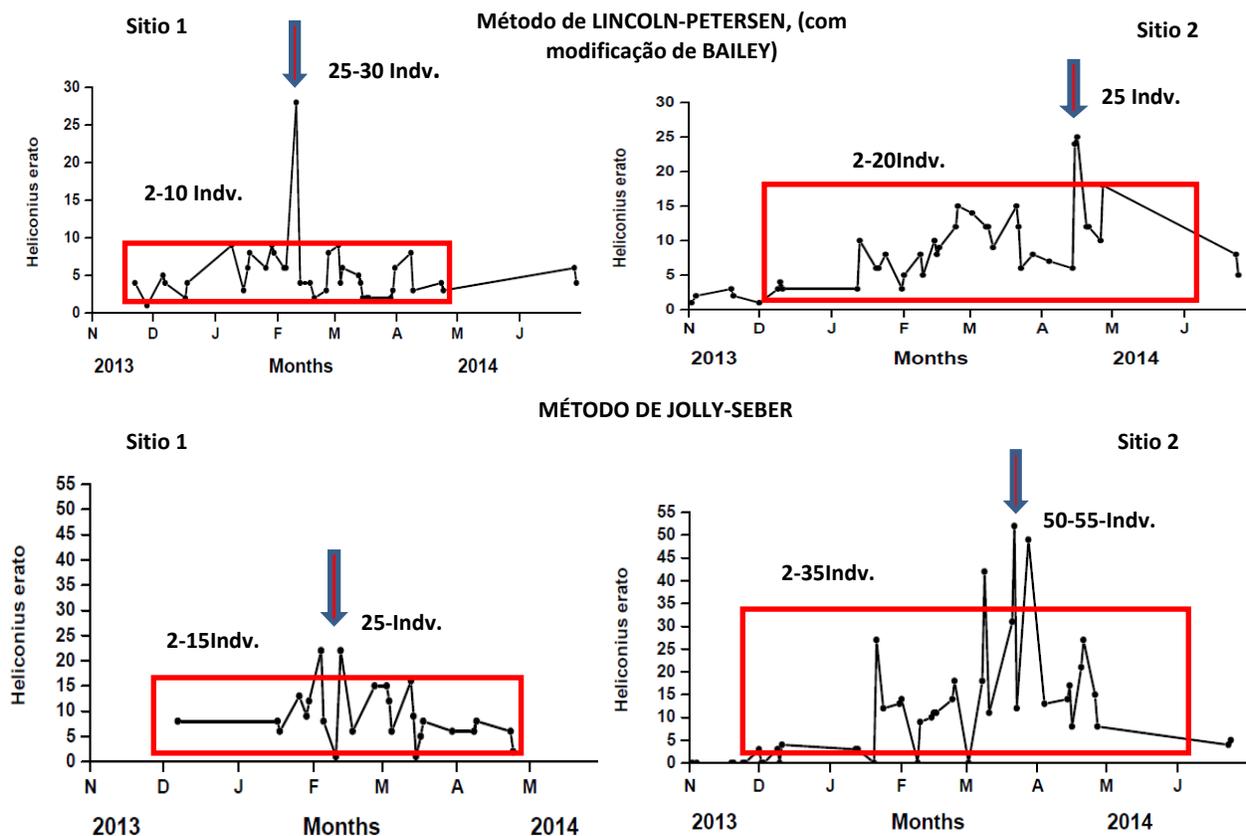


Figura 4-13 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie *H. erato spp?* en el sitio 1 “Menor estado de Conservación”.

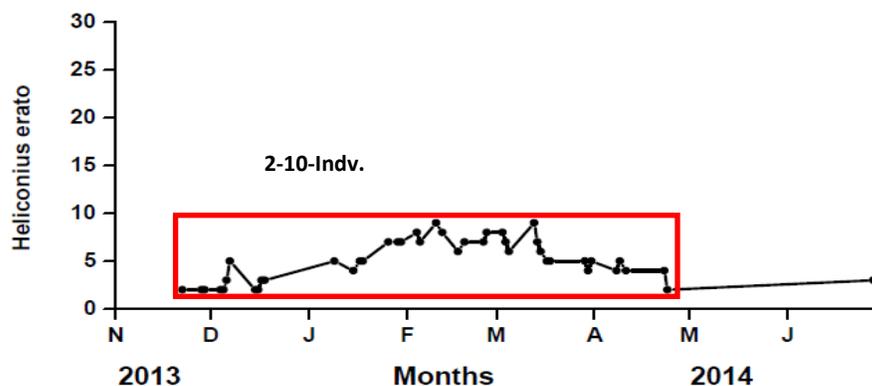
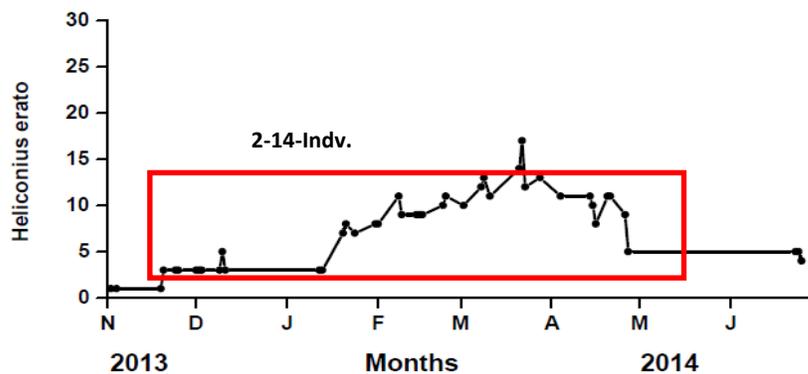


Figura 4-14 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie *H. erato spp?* en el Sitio 2 “Con Mejor estado de Conservación”.



▪ Tamaño poblacional *H. numata spp?*

En la figura 4- 15 están las gráficas que muestran los resultados de los análisis del tamaño poblacional de *H. numata spp?*, en estas se puede observar que bajo los dos métodos en el Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” hay siempre una estimación de una población más pequeña, a diferencia de lo visto para la especie *H. erato spp?*. Lo que si se da igual, es que el método de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) calculó un tamaño poblacional menor para los dos sitios comparado con el método de Jolly – Seber. Para el *Sitio N. 1* Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) estima una población de entre 2 -15 individuos a lo largo del muestreo (Media =5.6, SD = 4.4, n = 45 días) y con un pico de 18 individuos en el mes de Diciembre y Jolly – Seber estima que este sitio presenta entre 2 – 25 individuos a lo largo del muestreo (Media = 6.2, SD = 13.5, n = 45 días) y unos pico de aproximadamente 50 individuos en el mes de Febrero y Marzo. En este sitio se ve entonces una población un poco más grande de *H. numata spp?* comparada con *H. erato spp?*. Para el *Sitio N. 2* Lincoln – Petersen (Con modificación

de Bailey) estima una población de entre 2 – 10 individuos a lo largo del muestreo (Media = 3.7, SD = 2.9, n = 45 días) y con un pico en el mes de Diciembre de 13 individuos y con el método de Jolly – Seber se estima una población no mucho mayor de entre 2 – 13 individuos (Media = 2.8, SD = 9.3, n = 45 días) y nuevamente un pico en el mes de Diciembre de 40 individuos.

Al comparar los resultados obtenidos de los métodos con los obtenidos del cálculo del NIPD para *Heliconius numata* spp? se puede evidenciar que para el Sitio N. 1 y al igual que a la especie *H. erato* spp?, el cálculo del tamaño poblacional de Lincoln - Petersen es prácticamente igual con el NIPD (Figura 4 – 16) con la excepción de que no se muestra ningún pico mayor a los 14 individuos y que el cálculo del NIPD es un poco más estable; para el Sitio N. 2 el cálculo del NIPD (Figura 4 – 17) es un poco menor que el determinado por Lincoln – Petersen y con una diferencia mayor con respecto al de Jolly – Seber. Del mismo modo que en la especie *H. erato* spp?, al contrastar entre el NICD y el NIPD nos damos de cuenta que el muestreo logró capturar aproximadamente la mitad del tamaño poblacional calculado por este índice. En general, se puede decir que *H. numata* spp? tienen un comportamiento similar a *H. erato* spp? con poblaciones pequeñas por lo menos en la temporada climática en la que se hizo el muestreo, que se recuerda es la más lluviosa del año, pero poblaciones estables a través del tiempo.

Figura 4-15 Número estimado de individuos para la especie *H. numata* spp? en el Sitio 1 “Menor estado de Conservación” y Sitio 2 “Mayor grado de Conservación” por los métodos de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) y Jolly – Seber.

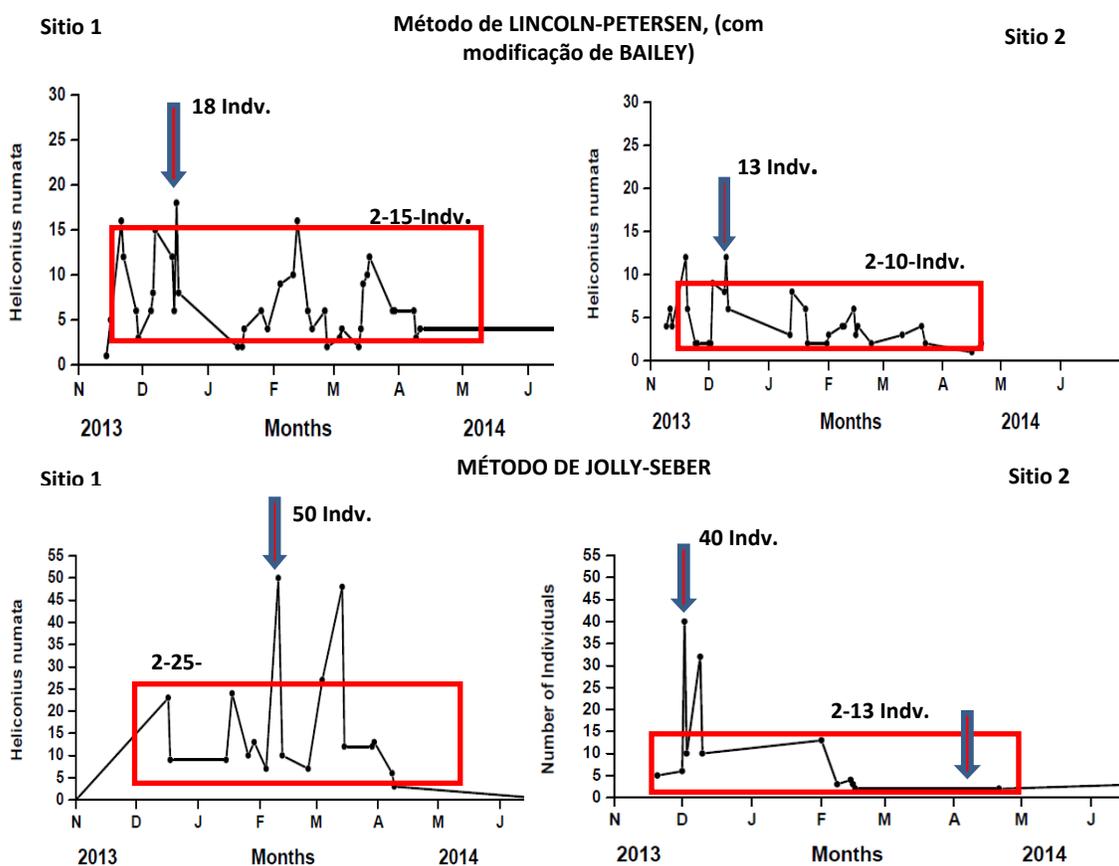


Figura 4-16 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie *H. numata* spp? en el Sitio 1 “Menor estado de Conservación”.

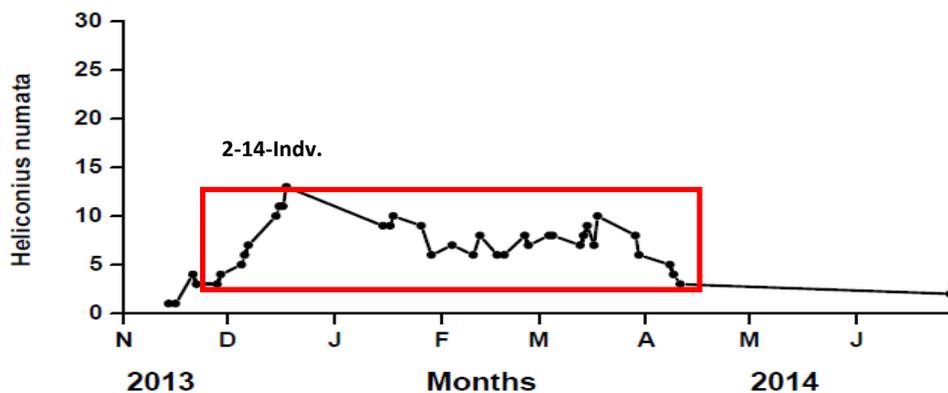
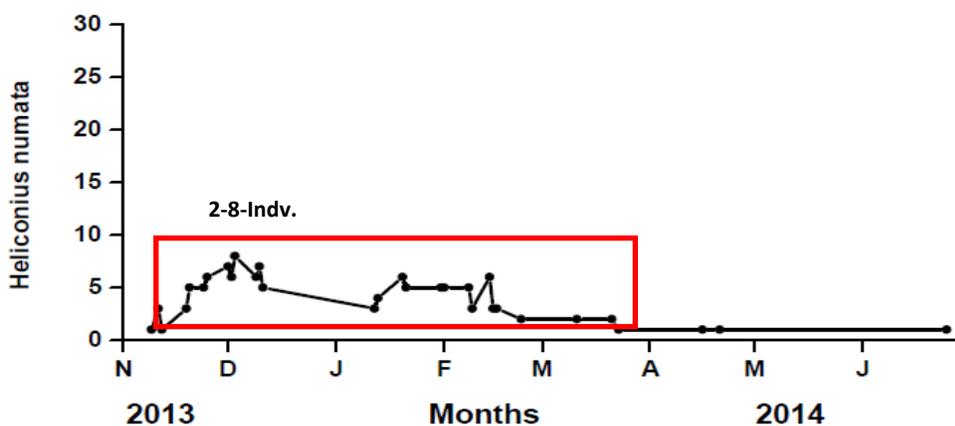


Figura 4-17 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie *H. numata* spp? en el Sitio 2 “Mejor estado de Conservación”.



▪ Tamaño poblacional *H. melpomene* spp?

El análisis de esta especie solo fue posible para el Sitio N. 2 ya que en el Sitio N. 1 no se marcaron individuos. La figura N. 4-18 muestra los resultados de los análisis bajo los dos métodos. Las gráficas permiten ver que los resultados son muy similares bajo los dos métodos y determinan una población un poco más pequeña que *H. erato* spp? y *H. numata* spp?. Bajo el método de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) estima una población de entre 2 -7 individuos a lo largo del muestreo (Media =2.4, SD = 3.3, n = 45 días) y con un pico de 18 individuos en el mes de Diciembre y Jolly – Seber estima que este sitio presenta entre 2 – 8 individuos a lo largo del muestreo (Media = 3.0, SD = 3.7, n = 45 días) y unos picos de aproximadamente 14 individuos en el mes de Diciembre y Marzo. Comparando estos resultados con la gráfica del NIPD (Figura N. 4-19) se puede observar que este índice es mucho menor al calculado por los métodos y con una población muy variante en el número de individuos.

Figura 4-18 Número estimado de individuos para la especie *H. erato spp?* en el Sitio 1 “Con Menor estado de Conservación” y Sitio 2 “Mayor grado de Conservación” por los métodos de Lincoln – Petersen (Con modificación de Bailey) y Jolly – Seber.

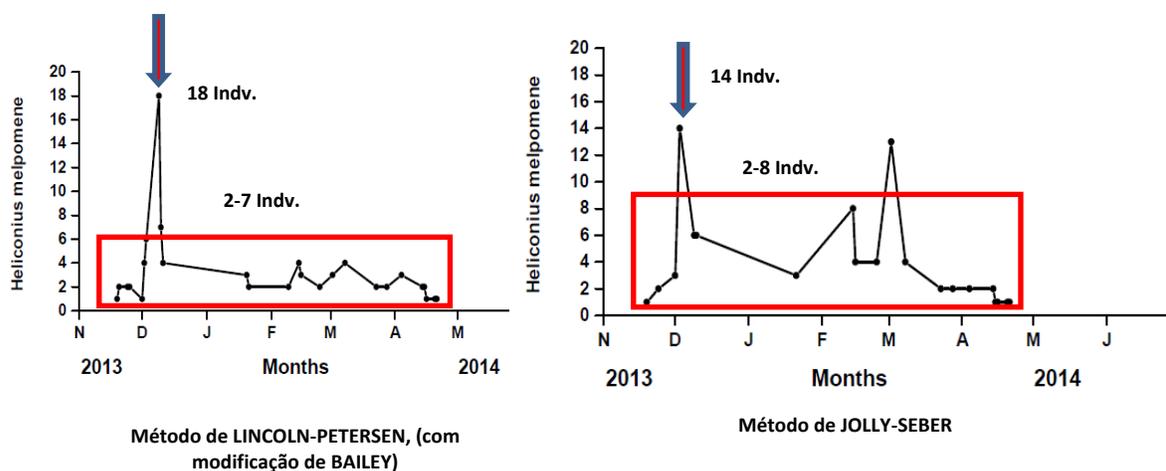
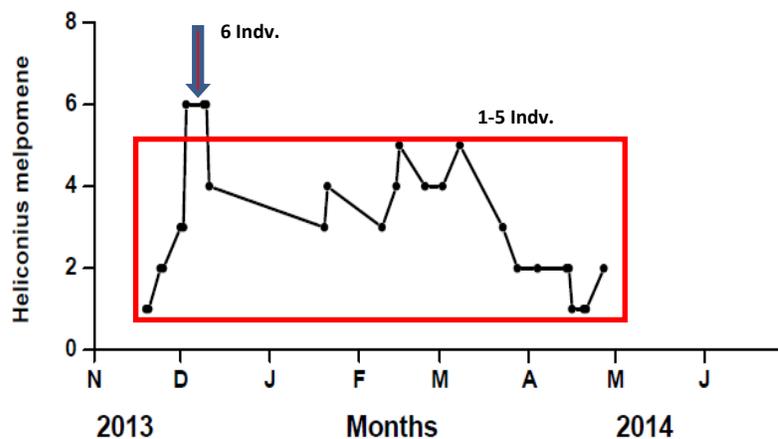


Figura 4-19 Número de individuos presentes por día (NIPD) para la especie *H. melpomene spp?* en el Sitio 2 “Con Mejor estado de Conservación”.



4.2.3 Tiempo de Residencia o permanencia

El cálculo de este parámetro también se hace con el software CMLR, versión azul; para el Sitio N. 1 se determinó para las especies *H. erato spp?*, *H. numata spp?*, *H. sara sara* y *H. pardalinus butleri* y para el Sitio N. 2 para las especies *H. erato spp?*, *H. numata spp?* y *H. melpomene spp?*. Para el resto de las especies no fue posible el cálculo debido al bajo número de recapturas. En la tabla N. 4-2 se muestran los tiempos máximos y medios de permanencia de cada una de las especies para cada sitio y en las Tablas 4-3 y 4-4 se muestran el número de individuos y el porcentaje de individuos en cada categoría de días de permanencia, estas nos permiten ver que la mayoría de individuos de la especie *H. erato spp?* en el Sitio N. 2 permanecieron más tiempo en el área de estudio, de hecho en este sitio 10 individuos permanecieron entre 81 y 100 días; mientras que en el Sitio N. 1 la cantidad de tiempo más grande en el que permanecieron más

individuos (5 individuos) es de 21-40 días, sin tener en cuenta el valor de 0 – 20 días que es el que presenta mayor cantidad de individuos en los dos sitios. El valor del Sitio N. 2 es muy cercano al reportado en el estudio hecho por Ramos, R. & Freitas, A., 1999 sobre *H. erato phyllis*, para ellos el tiempo medio de permanencia de los machos fue de 37.6 días, los valores máximos de los dos sitios son más grandes que en (Turner, J., 1971) y la media más baja en el Sitio N. 1 y más alta en el Sitio N. 2 con respecto al estudio de Andrade, R. & Freitas, A. (2005).

En cuanto a la especie *H. numata spp?* se ve como los dos tiempos son mayores en el sitio N. 1 y como los individuos en el Sitio N. 2 permanecieron en un porcentaje mayor (78.9%) entre 0-20 días, ningún individuo permaneció entre 41- 80 días y cuatro individuos vivieron más de 81 días. Esto nos indica que en relación al sitio N. 1 la especie *H. numata spp?* en el Sitio N. 2 permaneció menos días dentro del área de estudio Este parámetro para las especies *H. pardalinus butleri* y *H. sara sara* solo pudo ser determinado en el sitio N. 1, llama la atención el valor tan alto de *H. pardalinus butleri*, el cual se da gracias a que un solo individuo fue recapturado más de 100 días. Así mismo, este parámetro para la especie *H. melpomene spp?* solo pudo ser valorado en el sitio N. 2, en el cual mostró el valor máximo más alto.

Tabla 4-2 Tiempo de permanencia máximo y medio de las especies en los dos sitios.

Especie	Tiempo máximo de permanencia		Tiempo medio de permanencia (media aritmética)	
	Sitio N. 1	Sitio N. 2	Sitio N. 1	Sitio N. 2
<i>H. erato spp?</i>	147 días	109 días	16.67 días	33.79 días
<i>H. numata spp?</i>	133 días	122 días	16.36 días	10.1 días
<i>H. pardalinus butleri</i>	116 días	X	65.33 días	X
<i>H. sara sara</i>	58 días	X	6.93 días	X
<i>H. melpomene spp?</i>	X	117 días	X	21.68 días

Como es posible ver, la especie *H. erato spp?* en el Sitio N. 1 fue la que obtuvo el tiempo de permanencia máximo más grande (147 días) equivalente a casi 5 meses, lo cual supera en días a lo reportado por otros estudios para el género *Heliconius*, como por ejemplo en Turner, J., 1971, donde se menciona un tiempo de vida de entre 50 y 90 días tanto en la naturaleza como en cautiverio. El tiempo medio de permanencia mayor si lo obtuvo la especie *H. pardalinus butleri* 65,33 días en el Sitio N. 1 seguido por *H. erato spp?* con 33.79 días en el Sitio N. 2. En la figura 4-20 se comparan las especies *H. erato spp?* y *H. numata spp?* de los dos sitios, en esta gráfica se ve como la especie que más presenta individuos en la categoría de entre 0 – 20 días es *H. numata spp?* del Sitio N. 1, seguida de la especie *H. erato spp?* del mismo sitio y finalmente *H. numata spp?* y *H. erato spp?* en el Sitio N. 2; en la siguiente categoría los valores entre las especies son muy cercanos, con una ligera diferencia positiva de *H. erato spp?* en el Sitio N. 2, en las dos categorías posteriores sucede básicamente lo mismo solo que la pequeña diferencia es a favor de *H. numata spp?* en el Sitio N. 1. En las siguientes dos categorías la diferencia positiva es para el sitio N. 2 con la especie *H. erato spp?*, solo que la diferencia en la categoría de 81 – 100 días no es pequeña sino que es la más grande de todas categorías.

Este valor mayor de *H. erato spp?* en las ultimas categorías de permanencia puede tomarse como un índice indirecto de las recapturas, que si es el valor más alto dentro de todas las especies y para los dos sitios (Ver Figura 4-9); esto a su vez, nos permite pensar que los individuos de las

demás especies y sitios pueden haber presentado una tasa mayor de migración, haber cambiado el nivel de altura de su vuelo o su ruta de vuelo o incluso haber muerto. La primera y la segunda tienen menos probabilidad de ser dado que ya se ha reportado que el género *Heliconius* se caracteriza porque sus individuos permanecen la mayor parte de su vida haciendo una misma ruta de vuelo por muchos días y en algunos casos usando los mismos recursos de flores (Ramos, R. & Freitas, A., 1999, Turner, J., 1971, Mallet, J., 1986). Lo que si ya se ha afirmado es que esta longevidad tan alta puede deberse a que el Género no es comestible (Turner, J., 1971) y a su consumo de polen (Gilbert, L., 1972).

Estas diferencias que se ven a simple vista concuerdan con el contraste de homogeneidad entre los dos sitios, el cual que muestra que hay una diferencia significativa entre ellos con un valor en la prueba G Test Williams de 29.0041; $p < 2.314e-05$. De esta manera y de acuerdo a los resultados obtenidos, considero que a pesar de que la población del sitio N. 1 presenta el valor más grande de permanencia esto no necesariamente indica que esta es más estable dado que al solo un individuo haber presentado este valor no se puede decir que es representativo el dato, además la mayoría de los individuos permanecieron entre 0- 20 días; por el contrario, el sitio N. 2 presenta un tiempo medio de permanencia mayor, lo que quiere decir que la mayoría de los individuos en este sitio viven más, la tabla N. 4.4 presenta esta diferencia, en este sitio 10 individuos vivieron más de 80 días por lo contrario en el sitio N. 1 solo 1. Así mismo, es importante tener en cuenta que los individuos del sitio N. 2 presentaron un porcentaje mayor de dispersión lo que podría haber hecho difícil su recaptura y subestimar el tiempo de permanencia.

Tabla 4-3 Tiempo mínimo de permanencia (MP); días transcurridos entre el marcaje y la última recaptura en el Sitio N. 1.

<i>H. erato spp?</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	33	73.3
21-40	5	11.1
41-60	3	6.6
61-80	2	4.4
81-100	1	2.2
>100	1	2.2
TOTAL	45	100

<i>H. numata spp?</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	47	77.0
21-40	2	3.3
41-60	5	8.2
61-80	4	6.5
81-100	1	1.6
>100	2	3.3
TOTAL	61	100

<i>H. sara sara</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	25	83.3
21-40	3	10
41-60	2	6.7
61-80	0	0
81-100	0	0
>100	0	0
TOTAL	30	100

<i>H. pardalinus butleri</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	1	33.3
21-40	0	0
41-60	0	0
61-80	1	33.3
81-100	0	0
>100	1	33.3
TOTAL	3	100

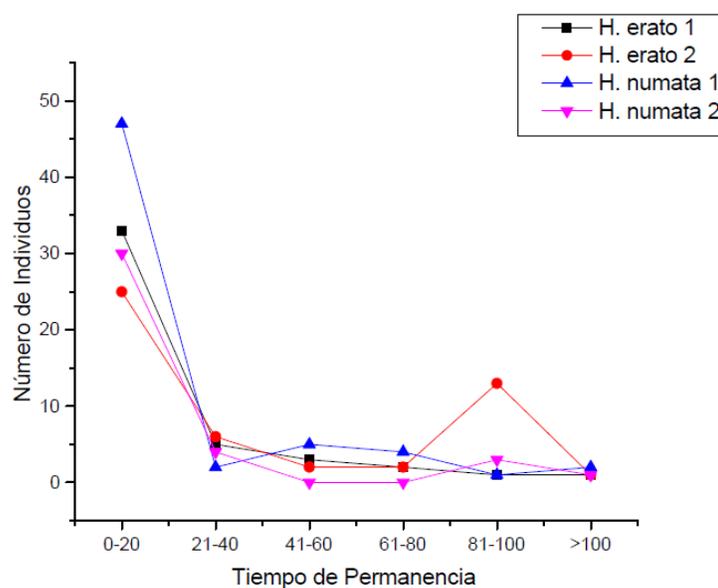
Tabla 4-4 Tiempo mínimo de permanencia (MP); días transcurridos entre el marcaje y la última recaptura en el Sitio N. 2.

<i>H. erato spp?</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	28	51.0
21-40	6	12.2
41-60	2	4.1
61-80	2	4.1
81-100	10	26.5
>100	1	2.0
TOTAL	49	100

<i>H. numata spp?</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	32	78.9
21-40	4	10.5
41-60	0	0
61-80	0	0
81-100	1	7.9
>100	1	2.6
TOTAL	38	100

<i>H. melpomene spp?</i>		
MP	NÚMERO	P (%)
0-20	14	57.9
21-40	2	10.5
41-60	0	0
61-80	0	0
81-100	2	26.3
>100	1	5.3
TOTAL	19	100

Figura 4-20 Comparación entre las especies *H. erato spp?* y *H. numata spp?* con respecto al Tiempo mínimo de permanencia (MP) para los dos sitios.

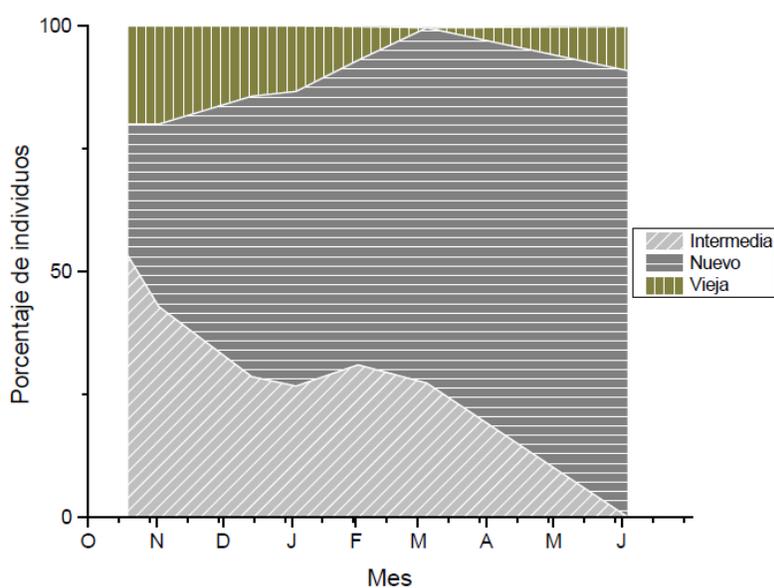


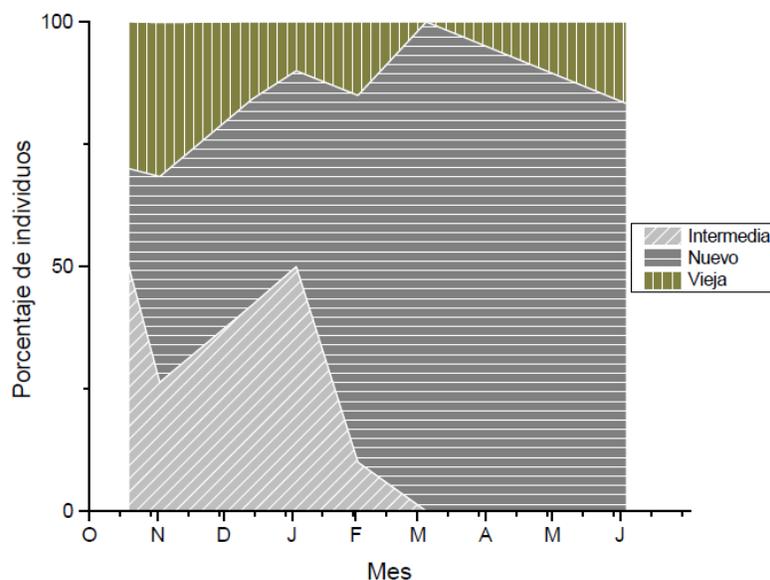
4.2.4 Estructura etaria del Adulto

En las figuras 4-21 se presentan los resultados en cuanto a la edad de los individuos capturados. En el Sitio N. 1 la mayor parte del tiempo hay una cantidad mayor de individuos Nuevos, solo al comienzo del estudio los individuos clasificados como de edad Intermedia fue más alto que de Nuevos; tanto la edad intermedia como la vieja a medida que pasó el tiempo presentó menor cantidad de individuos; en cambio, los individuos nuevos presentan de diciembre a enero una baja que luego se convierte en un pico de individuos hasta el mes de marzo y nuevamente terminando este mes disminuyen de nuevo para luego volver a crecer ligeramente hasta junio. La diferencia entre estas tres clases de edad crece a medida que pasa el tiempo sobre todo entre la clase Nueva y las otras dos. El presentarse una mayor cantidad de individuos nuevos puede indicarnos que es una población en crecimiento ya que como regla general se dice que esta tendrá una mayor población o proporción de jóvenes mientras que una población estable no deberá tener ninguna modificación en el número de individuos en cada clase etaria. Y una población en decline mostrara un número mayor de viejos con una disminución proporcional en las clases más jóvenes (Francini, R.B., 2010)

Los resultados de este parámetro en el Sitio N. 2 son muy diferentes pues en primer lugar la clase Nuevo no siempre es la más grande, tanto en Noviembre como en Febrero la edad intermedia es un poco más alta que las otras dos categorías y al comienzo del estudio la clase de edad Vieja es mayor que la edad nuevo; no obstante, si se ve el mismo comportamiento de crecimiento de la clase Nuevo desde el mes de Febrero hasta mediados de marzo que vuelve a bajar como en el sitio N. 1, pero contrario a este no vuelve a subir si no que continua bajando hasta Junio. Las diferencias entre las tres clases no son tan grandes como en el Sitio N. 1 y la clase vieja se comporta similarmente, lo que no sucede con la clase Intermedia que tiene un comportamiento un poco distinto al del Sitio N. 1. Los resultados del Contraste de Homogeneidad entre los dos sitios muestran que con respecto a este parámetro no son significativamente diferentes al obtener un resultado en la prueba G Test Williams de 1.52; $p < 0.471$.

Figura 4-21 Estructura etaria en en el Sitio 1 (Arriba) y Sitio 2 (Abajo).





4.2.5 Proporción de sexos

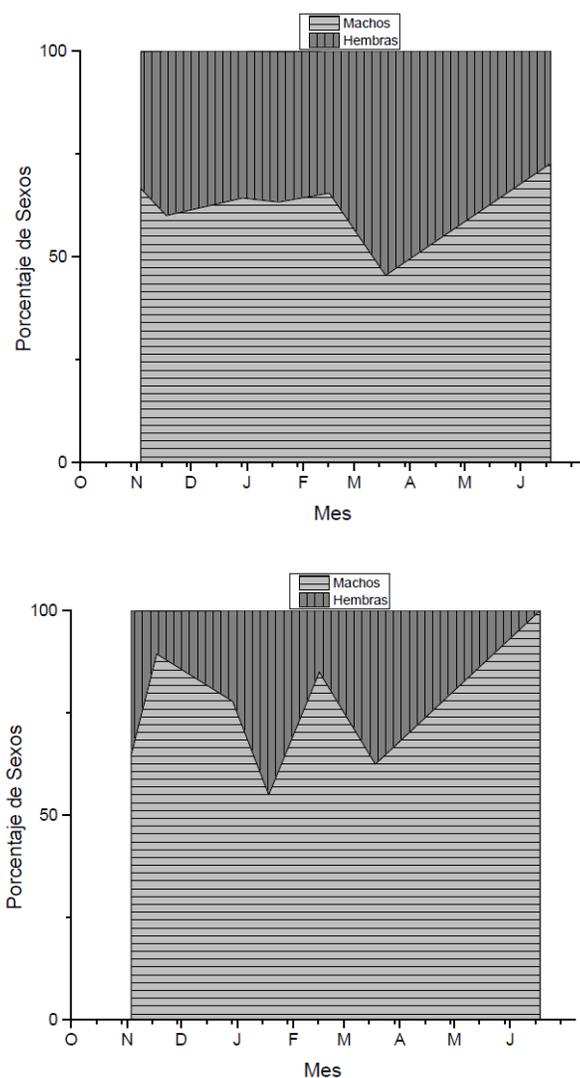
La proporción de sexos para los dos sitios estuvo inclinada hacia un mayor número de individuos machos (Figuras 4-22). En el Sitio N. 1 la diferencia entre los dos sexos es menor, hay una mayor abundancia de ambos al principio y mitad del tiempo de muestreo, lo que cambia hacia el final del muestreo. En general, en el Sitio N. 1 se capturaron 58 Hembras (40 %) y 87 machos (60%), los machos fueron recapturados de 1 a 9 veces y las hembras de 1 a 4 veces, este último dato es mucho menor en cuanto a los machos pero concuerda con el de las hembras del estudio sobre *H. erato phyllis* de Ramos, R. & Freitas, A., 1999. En este sitio 30 machos y 13 hembras se recapturaron al menos una vez, la proporción de recapturas para machos es de un 32.2% y de hembras 23.6%, este resultado es distinto en cuanto a los machos y hembras con respecto al trabajo mencionado antes de Ramos, R. & Freitas, A., 1999.

En el Sitio N. 2 también hay siempre una mayor cantidad de machos que de hembras y la diferencia entre ambos es mucho mayor sobre todo en los meses de Noviembre a Enero y a mediados de Febrero. Como en el Sitio N. 1 hay más individuos de los dos sexos al comienzo del estudio y van disminuyendo a medida que se termina el muestreo. En general, en el Sitio N. 2 se capturaron 29 Hembras (25.9%) y 83 machos (74.1%), los machos fueron recapturados de 1 a 17 veces y las hembras de 1 a 2 veces; para este sitio, el valor para machos y hembras es muy cercano al del estudio sobre *H. erato phyllis* de Ramos, R. & Freitas, A., 1999. En este sitio 40 machos y 10 hembras fueron recapturados al menos una vez. La proporción de recapturas para machos es de un 47.6% y de hembras 34.4%, esto se dio de manera similar al trabajo mencionado de Ramos, R. & Freitas, A., 1999.

Las diferencias entre el Sitio N. 1 y el Sitio N. 2 con respecto a la captura y recaptura de las hembras puede deberse principalmente a que las plantas hospedadoras de este grupo de mariposas (*Passifloraceas*) está en mayor abundancia y de más fácil acceso en el Sitio N. 1, esto debido a que por un lado muchas de estas plantas germinan y crecen solamente en áreas con disturbio tales como en árboles caídos, derrumbes y bancos de semillas (Mallet, J., 1986) y por otro lado se ha visto que hay una mayor densidad de este recurso en comunidades simples que en agregaciones vegetales más complejas, que es el caso del Sitio N. 1, la cual a partir del análisis de estructura de

vegetación realizado en este estudio (Ver Capítulo 3) se puede decir que es una comunidad menos compleja la del Sitio N.2, por lo que las hembras en este sitio fueron la mayoría de veces vistas cerca o incluso poniendo huevos, lo cual hizo más fácil su captura. Para los dos sitios los machos son recapturados más veces que la hembras, lo cual concuerda con otros estudios de marcaje y recaptura en varias especies de mariposas, Joron, M., 2005 menciona en su artículo que las hembras muestran tasas de recaptura más bajas lo cual se podría deberse en parte a un riesgo más alto de predación o a que las hembras son menos susceptibles a la captura, o que estas migran más por el néctar lo que las hace estar más dispersas, así como también se cree que esta condición de más machos que hembras puede cambiar de generaciones en generaciones con las condiciones ecológicas y algunas excepciones se dan por el control genético (Ehrlich, P., 1984). Como es posible observar, en cuanto a este parámetro los sitios no son significativamente diferentes, lo cual es corroborado con los resultados del G Test Williams 5.2722; $p < 0.022$.

Figura 4-22 Proporción de sexos en el Sitio N. 1 “Menor estado de Conservación” (Arriba) y Sitio N. 2 “Mayor estado de Conservación” (Abajo).



4.2.6 Distribución espacial de las especies

En las figuras 4-23 y 4-24 se muestran los mapas de distribución de los individuos capturados para el Sitio N. 1 y Sitio N. 2 respectivamente, estos mapas muestran el área de muestreo en cada sitio, las imágenes están georeferenciadas con el sistema de coordenadas de GCS WGS 1984, a una escala de 1:6.000 el de puntos de registros totales y a 1:3.000 el de distribución espacial de las especies, en estos se muestran las curvas de elevación en el sitio; los círculos muestran los puntos donde se hicieron las capturas y el tamaño del mismo indica la cantidad de individuos en cada punto, los diferentes colores sirven para diferenciar las cinco especies capturadas en cada sitio. En general, se puede ver que para los dos sitios hay capturas a lo largo del área de muestreo pero se ven diferencias en la distribución entre las especies dentro de cada sitio y entre los sitios, así como también se ven diferencias en la cantidad de individuos capturados de cada especie en cada sitio. Para el sitio N. 1 se ve una mayor concentración de individuos en los primeros metros del área de muestreo cerca al vivero y la casa, solo una especie en este sitio presenta una distribución a lo largo del área: *H. numata spp?*, sin embargo muestra diferencias en la cantidad de individuos siendo mayor al comienzo del área y en algunos puntos del medio, al final es menor la cantidad; la especie *H. erato spp?* no muestra presencia a lo largo del toda el área solo al comienzo y al final de la misma aunque la cantidad de capturados sigue siendo mayor al comienzo; el resto de las especies *H. elevatus elevatus*, *H. pardalinus butleri* y *H. sara sara* solo muestran presencia al comienzo del área, esta última con mayor cantidad que las otras dos.

Figura 4-23 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Marcajes en el Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”

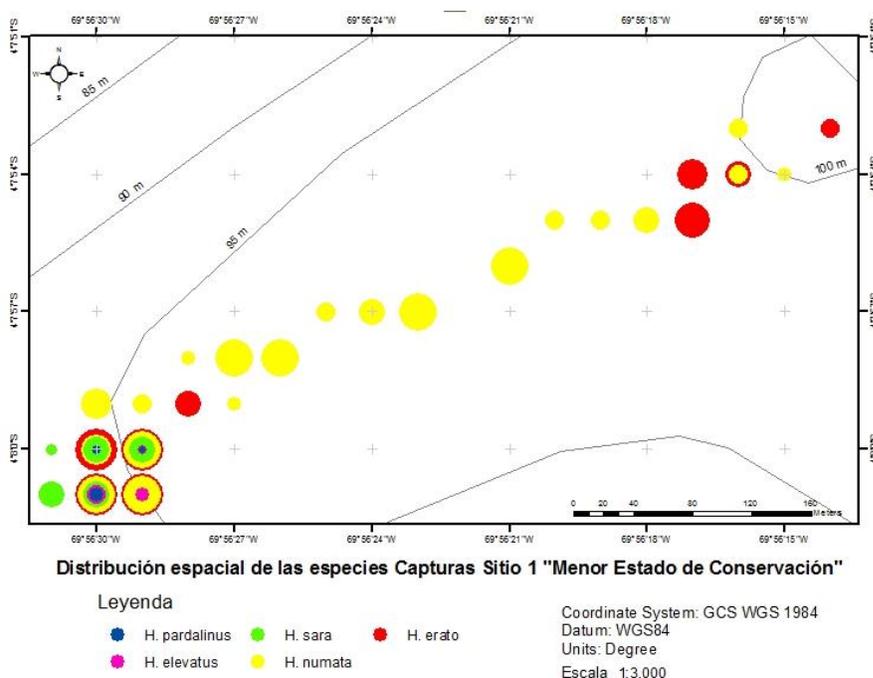
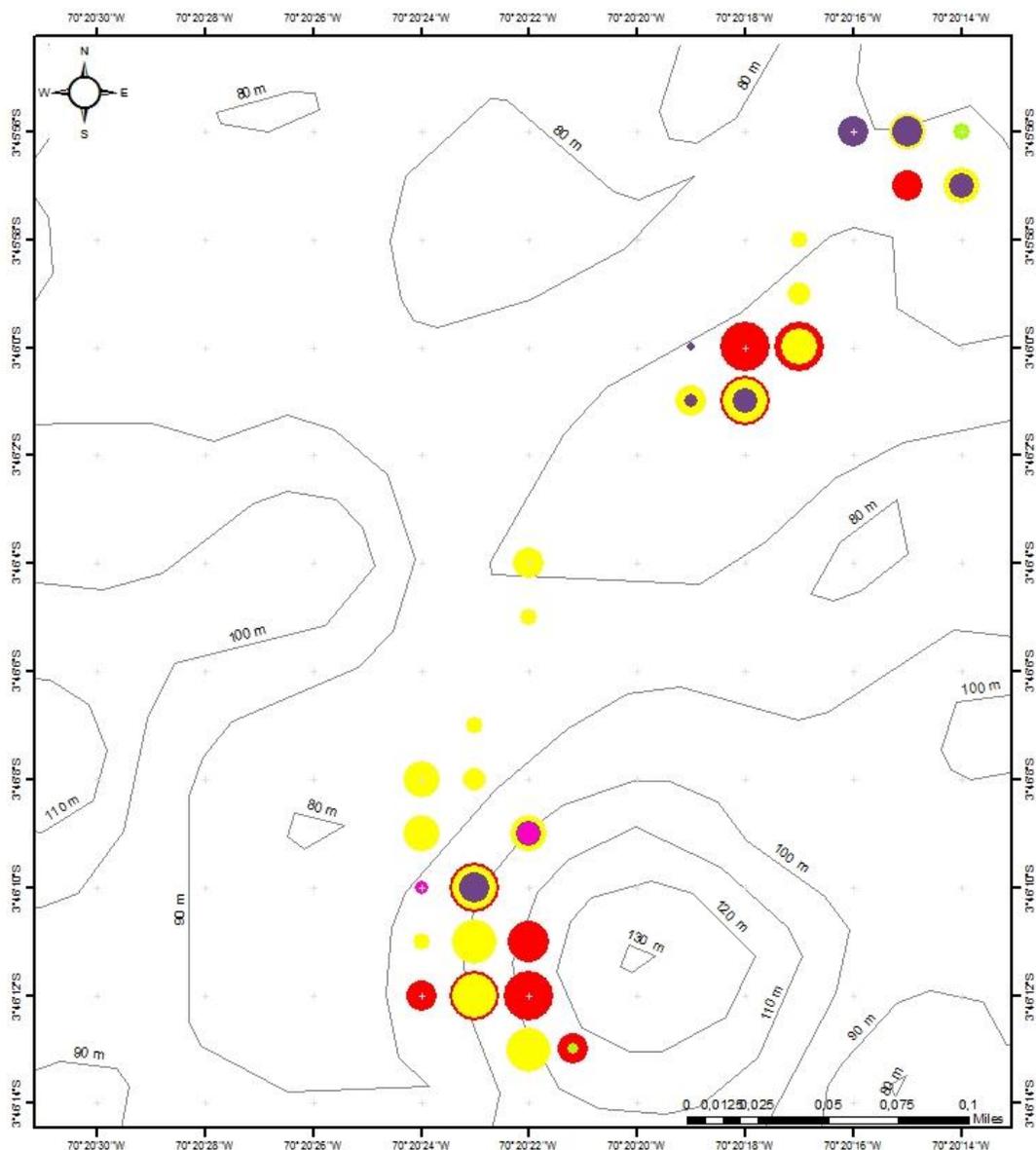


Figura 4-24 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Capturas en el Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”



Distribución espacial de las especies Capturas Sitio 2 "Mayor Estado de Conservación"

Leyenda

- | | |
|--|--|
| ● H. sara | ● H. melpomene |
| ● H. elevatus | ● H. erato |
| ● H. numata | |

Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree
 Escala 1:3.000

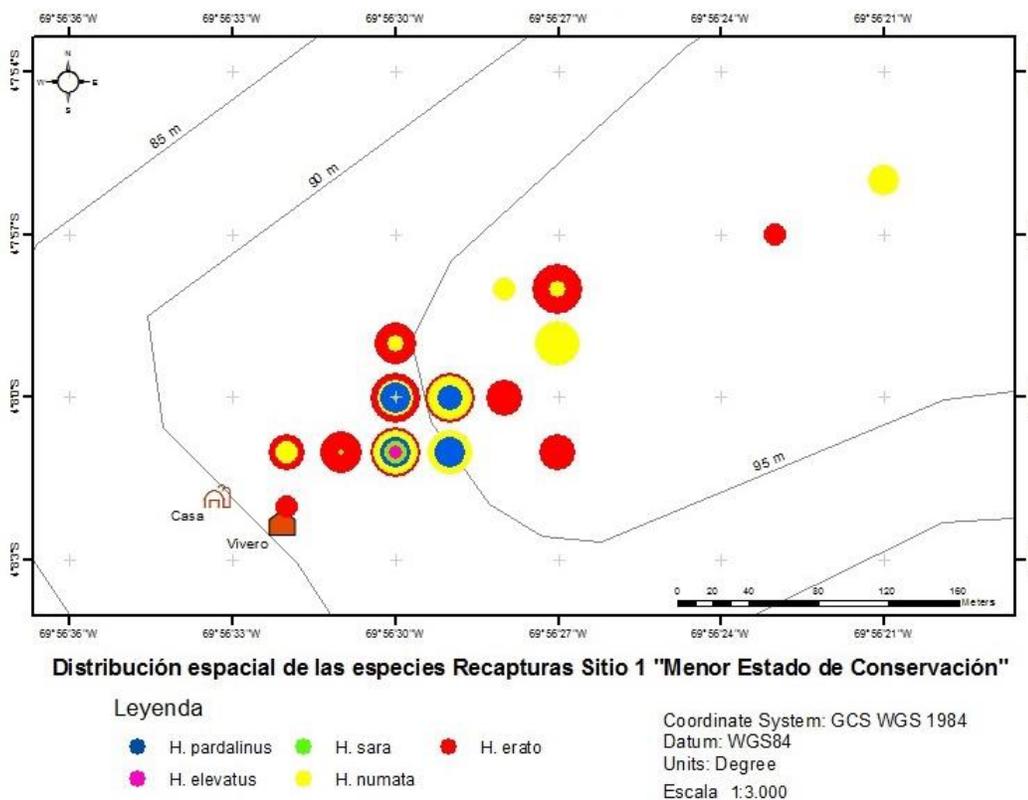
En el Sitio N. 2 se ven tres sitios de mayor concentración tanto de presencia de especies como en el número de las mismas, al igual que en el Sitio N. 1 la especie *H. numata spp?* presenta una mayor presencia que el resto de las especies a lo largo del área y nuevamente al comienzo y en el medio del transecto hay mayor abundancia; en este sitio la especie *H. erato spp?* presenta una distribución más concentrada al comienzo, un punto hacia el medio y al final del área, muy similar a la distribución del Sitio N. 1. A diferencia del Sitio N. 1 hay presencia de tres especies más en el medio y al final del transecto *H. melpomene spp?*, *H. elevatus elevatus* y *H. sara sara*, esta última en muy baja cantidad. La especie *H. melpomene spp?* si tiene un comportamiento muy similar a *H. erato spp?* en este sitio con presencia tanto al comienzo como en el medio y al final del área. La especie de menor presencia fue *H. elevatus elevatus* quien se capturó en una sola ocasión al comienzo y en el medio del transecto. Es importante señalar que en los sitios donde hay mayor concentración de capturas es donde había presencia de claros, que en el caso de este sitio son de origen natural; esta concordancia se da al ser los claros un microhábitat favorable tanto para las Pasifloras (Plantas hospederas de estas especies), las cuales solo germinan en suelos abiertos, expuestos a la luz del sol, o sea donde hubo la caída de un árbol o la erosión ha producido un claro (Gilbert, L., 1982); así como también lo es para la presencia de flores.

En las figuras 4.25 y 4.26 se muestran los mapas de distribución respectivos a las recapturas. En el Sitio N. 1 cambia la distribución con respecto al mapa de capturas ya que la mayoría de recapturas se presentaron en la parte inicial del transecto, solo *H. numata spp?* y *H. erato spp?* presentan unas pocas recapturas hacia el final del área, el mapa también nos muestra que las especies menos recapturadas fueron *H. elevatus elevatus* y *H. sara sara*. Con respecto al Sitio N. 2 la distribución de las recapturas se da de manera similar a las capturas, con una concentración en tres sitios a lo largo del transecto principalmente de las especies *H. erato spp?*, *H. numata spp?* y *H. melpomene spp?*. *H. sara sara* nunca fue recapturada y *H. elevatus elevatus* en muy pocas ocasiones al inicio del área de muestreo. Los mapas de área de vida en las figuras 4.27 y 4.28 muestran que las especies *H. erato spp?* y *H. numata spp?* se comportan de manera similar en los dos sitios de muestreo, a pesar de esto en el Sitio N. 2 las dos especies muestran un área de vida más grande, en cambio la especie *H. elevatus elevatus* muestra una mayor área en el Sitio N. 2 a pesar de que en este sitio se capturaron menos individuos que en el Sitio N. 1. La especie *H. melpomene spp?* muestra un área de vida un poco más pequeña que *H. numata spp?* y *H. erato spp?* en el Sitio N. 2 pero no tan pequeña como las demás especies. De esta manera, se puede ver que hay una distribución similar entre las especies en el Sitio N. 2 y muy diferente en el Sitio N. 1.

De esta manera, si se comparan las distribuciones de las especies dentro y entre los dos sitios, se puede ver que: en cuanto a las capturas los dos sitios presentan similitud en la distribución de *H. erato* y *H. numata spp?* y en la cantidad de *H. erato spp?* a lo largo del todo el transecto. Pero diferencias en que las otras tres especies que se encuentran en el Sitio N. 1 (*H. sara sara*, *H. elevatus elevatus* y *H. pardalinus butleri*) solo se encuentran en los primeros metros; en cambio en el Sitio N. 2 las tres especies que hay de más se distribuyen a lo largo del transecto (*H. sara sara*, *H. elevatus elevatus* y *H. melpomene spp?*) con dos concentraciones principales en el medio y final del transecto. En cuanto a las recapturas las diferencias entre los sitios son más evidentes, ya que las recapturas en el Sitio N. 1 están concentradas principalmente al inicio del transecto, nuevamente solo las especies *H. erato spp?* y *H. numata spp?* presentaron unas pocas recapturas hacia el medio del transecto. Por el contrario, en el Sitio N. 2 la distribución de las recapturas es muy similar al de las capturas presentando presencia a lo largo del área con concentración en tres sitios. Finalmente, los mapas de área de vida (Figura 4-27 – 4-28) permiten ver estas diferencias de manera más clara, así se evidencia la presencia de tres especies más con un área de vida

amplia o cercana al tamaño del área en estudio en el Sitio N. 2; es decir, aquí no solo las especies *H. numata spp?* y *H. erato spp?* están presentes a lo largo del transecto (Como en el Sitio N. 1) sino que también hay presencia de *H. elevatus elevatus*, *H. melpomene spp?* y *H. sara sara*.

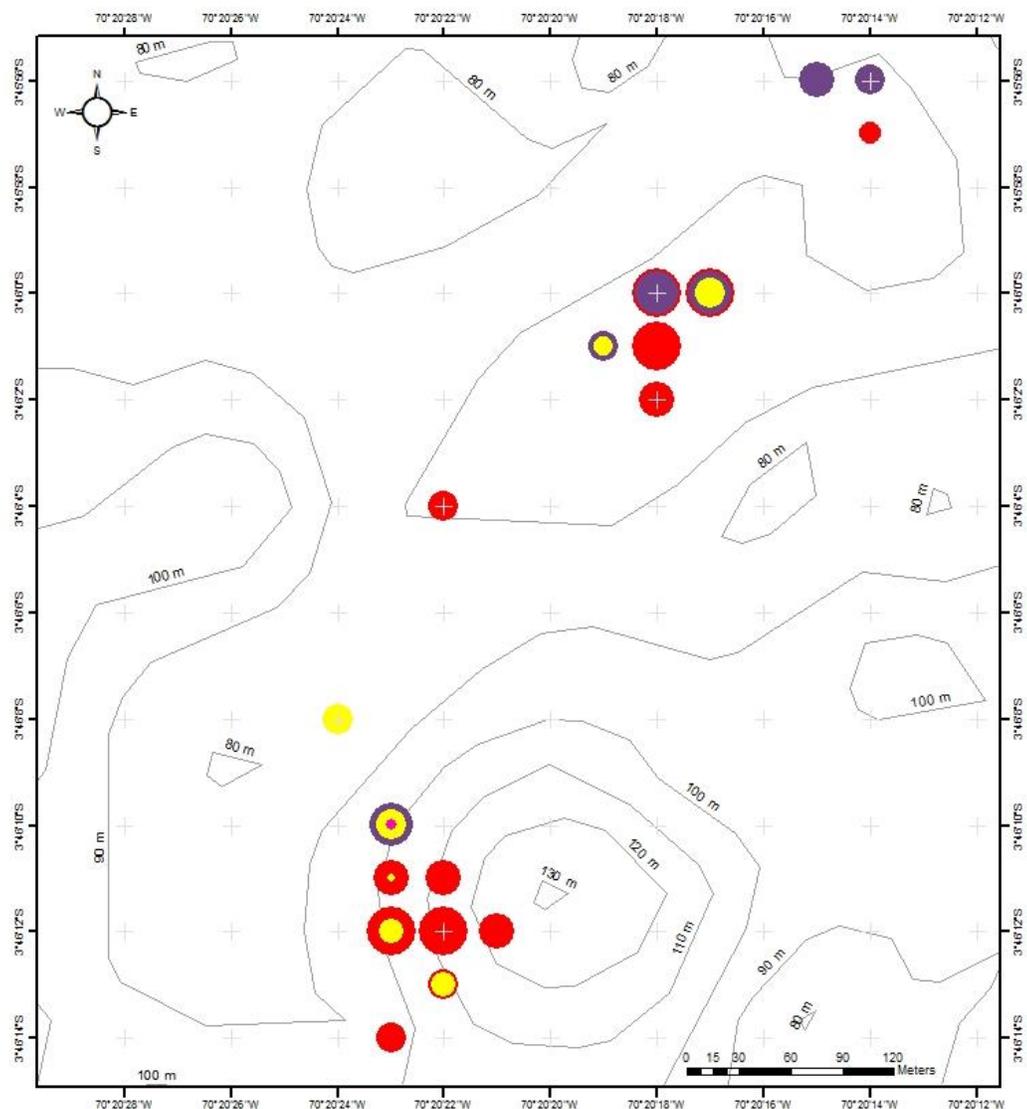
Figura 4-25 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Recapturas en el Sitio N. 1 “Mayor Estado de Conservación”



Teniendo en cuenta lo anterior, se puede asumir que el Sitio N. 2 presenta en general una distribución más uniforme de sus especies que el Sitio N. 1. En el caso de este último sitio, la distribución poco uniforme de las especies podría indicar que el hábitat no es continuo o no presenta las mismas condiciones de habitabilidad para las especies por tanto no todos los sitios tienen la misma posibilidad de ser ocupados; en el caso de las mariposas los principales recursos que pueden ser tenidos en cuenta en este análisis son las plantas hospederas y las flores para el néctar, estos dos recursos fueron vistos en mayor cantidad en los primeros metros del área de estudio del Sitio N. 1; así como también se evidenciaron algunos claros con presencia de planta hospederahacia el medio y final, lo cual coincide con la presencia principalmente de hembras en estos sitios y de machos al comienzo del área donde hay una oferta mucho mayor de néctar debido a la cercanía del vivero. Como ya se mencionó en el capítulo 3, el Sitio N. 2 presenta muchos menos claros y los presentes son de origen natural, y aunque no fue posible evidenciar muchos individuos de las plantas hospederas como en el Sitio N. 1, sí se ve una mayor homogeneidad en la estructura y composición de su vegetación. Es importante también señalar que las especies *H. erato spp?* y *H. numata spp?* al ser criadas en laboratorio mostraron ser más generalistas en cuanto a uso de la planta hospedera que la especie *H. sara sara*, la cual mostro ser monófaga ya que las hembras solo ovipositan en la *Passiflora auriculata*, la cual fue vista al

comienzo del área de muestreo del Sitio N. 1, donde ella principalmente se capturó y recapturó; teniendo en cuenta esto, se podría entonces inferir al tener solo en cuenta la planta hospedera que esta se encuentra mejor distribuida a lo largo de toda el área de muestreo del Sitio N. 2 ya que en este sitio la especie *H. sara sara* mostró un área de vida más grande y muy cercano al tamaño del área en estudio.

Figura 4-26 Puntos de registros totales y Distribución espacial de las especies – Recapturas en el Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”



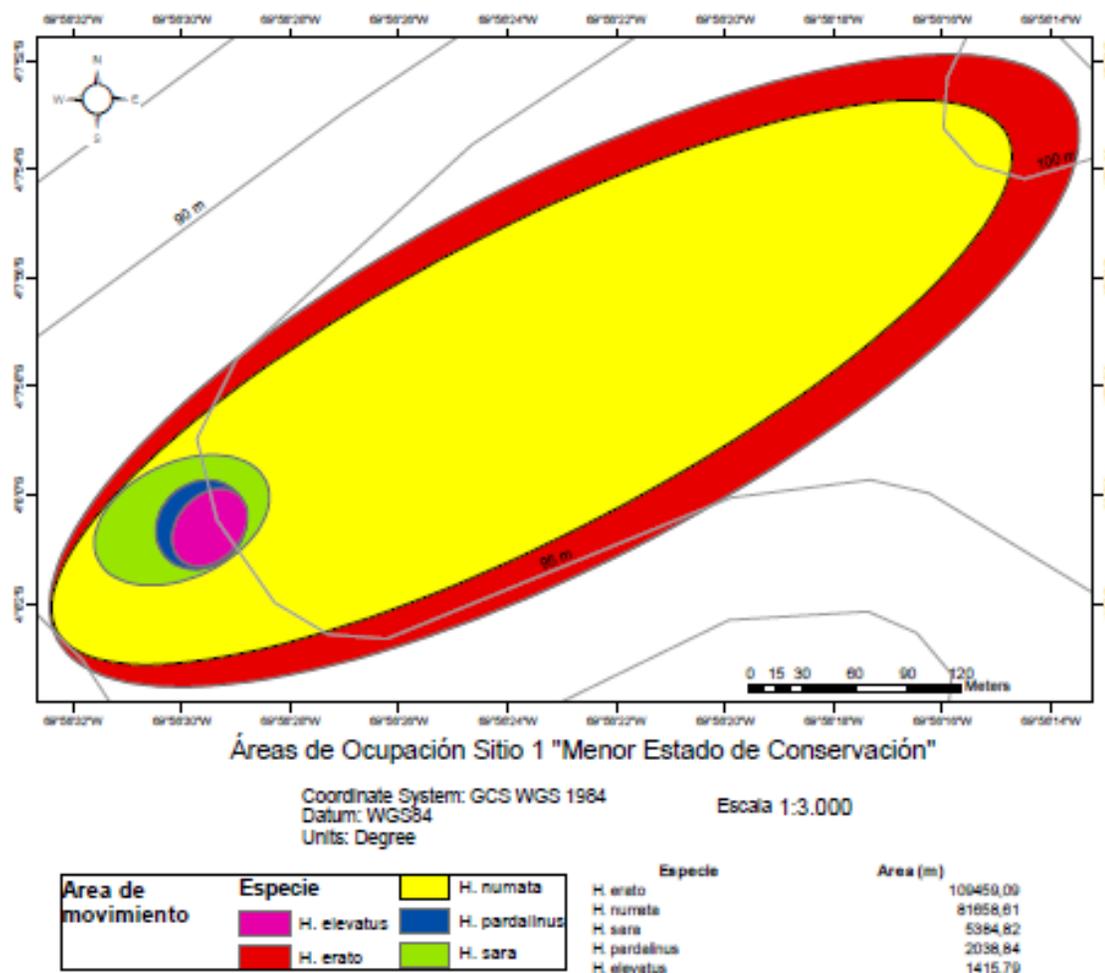
Distribución espacial de las especies Recapturas Sitio 2 "Mayor Estado de Conservación"

Leyenda

- *H. elevatus*
- *H. numata*
- *H. melpomene*
- *H. erato*

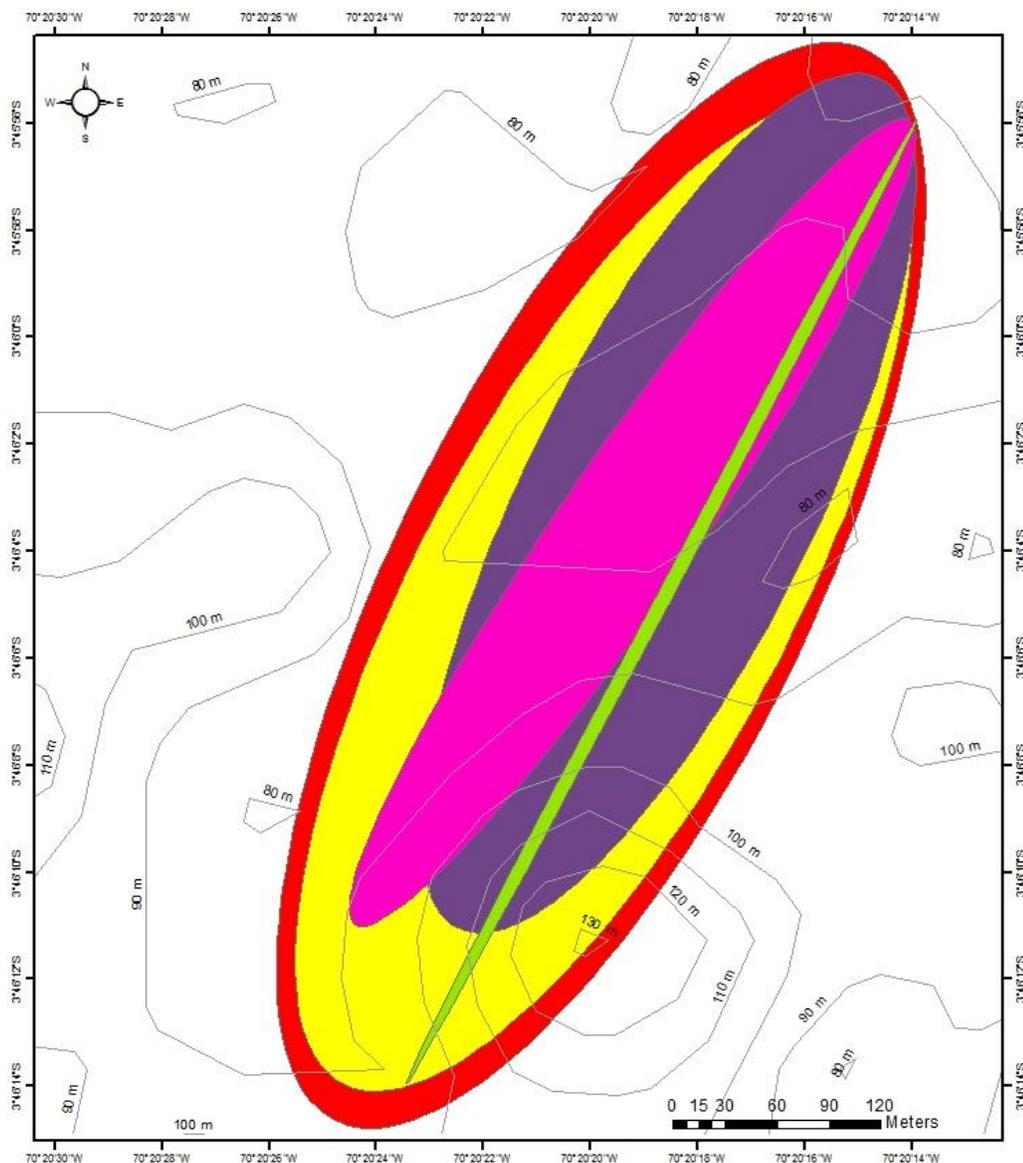
Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree
 Escala 1:3.000

Figura 4-27 Área de Vida de las especies – Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”



Para realizar el análisis de contraste de Homogeneidad se dividieron las áreas de muestreo de los dos sitios en 12 cuadrantes y así contabilizar la cantidad de individuos que se capturaron en cada uno de estos, la prueba G Test Williams da 162.3081; $p < 2.2e-16$, lo cual confirma que con respecto a este parámetro los dos sitios son significativamente diferentes. Esta diferencia es aportada principalmente por la mayor cantidad de individuos en el primer cuadrante en el Sitio N. 1 y una mayor cantidad en el Sitio N. 2 en los cuadrantes H y J del medio, así como en el último cuadrante L.

Figura 4-28 Área de vida de las especies – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”



Área de Ocupación Sitio 2 "Mayor Estado de Conservación"

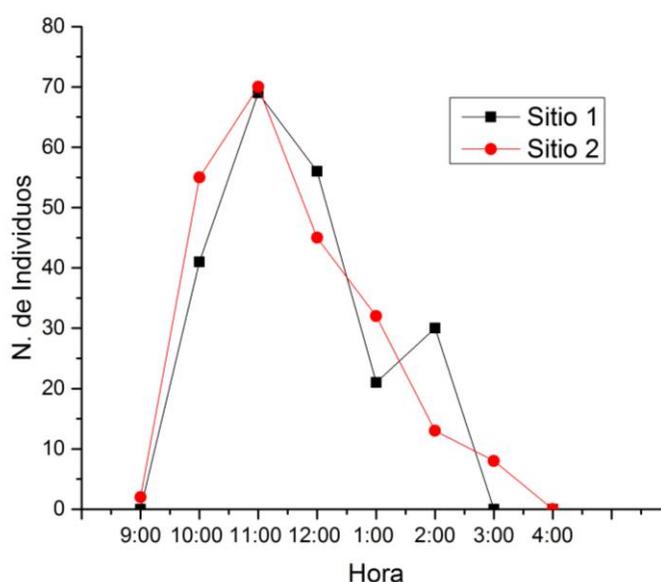
Leyenda		Especie	Area Metros Cuadrados
●	H. sara	H. erato	129173,7
●	H. numata	H. numata	107401,55
●	H. elevatus	H. melpomene	71587,84
●	H. melpomene	H. elevatus	35089,28
		H. sara	4478,13

Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree
 Escala 1:3.000

4.2.7 Picos de Actividad

La figura 4.29 muestra que en los dos sitios las mariposas tienen un comportamiento similar en cuanto a los horarios de actividad, comenzando esta actividad principalmente después de las 9:00 am, esto concuerda con el estudio de (Ramos, R. & Freitas, A., 1999) en donde ellos reportan que para *H. erato phyllis* el comienzo de la actividad es después de la 9:30 en invierno; así mismo, se encontró un pico de actividad entre las 11:00 am – 12:00 pm, cuando la temperatura es más alta y hay una mayor cantidad de radiación solar, luego la actividad de las mismas disminuye después de las 3:00 pm. Es importante anotar que la actividad de las mariposas comenzó en muchos días de muestreo tarde (sobre las 10:00 am o después) debido a la temporada de invierno, en la que permanecía el cielo más tiempo nublado.

Figura 4-29 Picos de Actividad para los dos Sitios de muestreo.



4.2.8 Dispersión y/o movimiento

La mayoría de los individuos en los dos sitios de muestreo mostraron el comportamiento conocido como Home range (Rango de casa), es decir, permanecieron en un mismo sitio por muchos días, tal como ha sido registrado para este género en otros trabajos como el de (Turner, J., 1971), es importante entonces anotar que para el caso de los *Heliconius* no siempre es correcto hablar de dispersión sino de movimiento ya que las distancias de los mismos son tan cortas que no se puede asegurar que sea una salida de su población a otra. Se encontraron diferencias entre especies dentro del mismo sitio y entre los dos sitios con respecto a este parámetro. En el Sitio N.1 se recapturaron 41 individuos de los cuales 16 fueron recapturados en la misma área y 25 fueron recapturados en otro sitio; la especie *H. erato spp?* fue la que más porcentaje de movimiento mostró, seguida de las especies *H. pardalinus butleri* y *H. numata spp?*, dentro de la especie *H. sara sara* solo un individuo mostró movimiento y dentro de la especie *H. elevatus elevatus* y *H. melpomene spp?* ningún individuo lo hizo.

En el Sitio N. 2 se recapturaron 60 individuos de los cuales 17 fueron recapturados en la misma área y 43 en otro sitio; la especie que mayor dispersión mostró fue *H. melpomene spp?* seguida por *H. erato spp?* y *H. elevatus elevatus*; aunque *H. numata spp?* mostró una dispersión un poco más baja con respecto a las demás especies de este sitio si es mayoral porcentaje que presentó en el Sitio N. 1; en este sitio la especie *H. sara sara* no muestra movimientos. De esta manera, se puede ver que en el Sitio N. 2 hay un poco más de doble de porcentaje de dispersión (38.4%) que en el Sitio N. 1 (17.5%) (Ver Tabla N. 4-5), y que en general se observó más movimiento de los individuos que en otros estudios como por ejemplo en el de Turner, J., (1971), donde se obtuvo 132 recapturas en el mismo sitio contra solo 34 en otra área para *H. erato spp?*, los datos en este estudio son contrarios pues hay mayor recapturas en otra área que en la misma, pero sí concuerdan con De Andrade, R. & Freitas, A., (2005) ya que ellos obtuvieron que 18 individuos fueron recapturados en otro sitio de 23 individuos recapturados.

Tabla 4-5 Porcentajes de Dispersión en el Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación” y Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”

Sitio 1				Sitio 2			
N. capturados	N. Recap.	N. Móviles	% de Dispersión	N. Capturados	N. Recap.	N. Móviles	% de Dispersión
<i>H. erato</i> 45	15	12	26.7%	<i>H. erato</i> : 49	34	22	44.9%
<i>H. numata</i> : 61	18	11	18%	<i>H. numata</i> : 38	12	10	26.3%
<i>H. pardalinus</i> : 4	2	1	25%	<i>H. pardalinus</i> : -	-	-	-
<i>H. melpomene</i> : 1	-	-	-	<i>H. melpomene</i> : 19	13	10	52.6%
<i>H. sara</i> : 30	5	1	3.3%	<i>H. sara</i> : 3	0	0	0
<i>H. elevatus</i> : 4	1	0	0	<i>H. elevatus</i> : 3	1	1	33%
Total: 144	41	25	17.4%	Total: 112	60	43	38.4%

Estos resultados concuerdan con lo indicado por Ramos, R. & Freitas, A., 1999, en cuanto a que, dos clases de individuos pueden ser identificados dentro del género *Heliconius*: aquellos que son observados siempre en el mismo sitio (Residentes) y aquellos vistos en dos o más puntos diferentes en el área de estudio (Móviles). Como se mencionó en el párrafo anterior varios de los individuos recapturados en los sitios mostraron ser residentes (Sitio 1: 48% – Sitio 2: 28.3%), y dentro de los móviles algunos fueron recapturados en dos puntos y su distancia de movimiento fue medida por una línea recta en metros y otros fueron encontrados en más de dos puntos que unidos formaron un polígono al cual se le midió el área. Con respecto a los individuos residentes, se ha indicado en otros estudios que la carencia de movimiento en este género no es debido a una falta de capacidad de vuelo sino que se mueven poco porque prefieren permanecer en su home range (Turner, J., 1971, Mallet, J., 1986). La prueba de contraste de homogeneidad G Test Williams ($p = 0.0001$) muestra que con respecto al número de individuos que presentaron uno de los dos tipos de movilidad, los dos sitios de muestreo son significativamente diferentes.

El total de la distancia de vuelo varía entre los individuos, dentro del Sitio N. 1, los individuos móviles que formaron polígonos se encuentra entre 17.38 m² y 6569 m²(n: 12, promedio: 959.28 m², SD: 1829.3 m², Media: 394 m²) y para aquellos que solo fueron encontrados en dos puntos formando una línea recta esta entre 17.68 m y 343.5 m (n: 13, promedio: 79.8 m, SD: 83.7 m, Media: 67.19 m). En el Sitio n. 2 la distancia de vuelo para aquellos individuos encontrados en más de dos sitios está entre 77.73 m² y 17.689 m² (n: 18, promedio: 2237,4 m², SD: 4347.9 m², Media: 582 m²) y para los encontrados en solo dos puntos esta entre 10.1 m – 368.90 m(n: 25, promedio: 130.18 m, SD: 116.0 m, Media: 110 m). Como es posible ver, el Sitio N. 2 presenta un valor máximo de distancia de vuelo (17689 m²) entre los individuos que formaron polígonos casi tres veces más grande que el del Sitio N. 1 (6569 m²) y más del doble en el promedio, así como también en los que formaban una línea recta la diferencia en el promedio es mayor para el Sitio N. 2; a pesar de estas diferencias, el análisis de contraste de homogeneidad permite ver que las muestras no son significativamente diferentes en la distancia de vuelo de las especies que forman polígonos dado que la prueba G Test Williams no es menor a <0.0001 (p = 0.5354); esto debido a que en el Sitio N. 2 las categorías de distancia de vuelo más grandes solo presentaron de a un individuo y un valor muy similar al Sitio N. 1 en la primera categoría de distancia de vuelo.

En la tabla N. 4.6 se muestran los promedios de distancia de vuelo para cada una de las especies, esta nos muestra que en el Sitio N. 1 la especie que alcanzó un promedio de distancia de vuelo mayor en m² fue *H. erato spp?* y en el Sitio N. 2 *H. melpomene spp?*, que es la especie que alcanzó el promedio más alto dentro de todas las especies y para los dos sitios. El promedio de distancia de vuelo de los individuos que formaron líneas en el Sitio N. 1 es cercano al valor obtenido por De Andrade, R. & Freitas, A., (2005) para *H. erato* (65.2 m) pero es diferente con respecto al Sitio N. 2. De modo similar al análisis de contraste de homogeneidad para los que formaron polígonos, para los que formaron una línea recta tampoco hay diferencias significativas entre los dos sitios (G Test Williams: p = 0.5354); aun así, el promedio de distancia de movimiento si es mayor en el Sitio N. 2 que en el Sitio N.1.

Tabla 4-6 Promedio de distancia de vuelo entre los individuos que formaron polígonos para el Sitios N. 1 y Sitio N. 2.

Especie	Sitio 1		Especie	Sitio 2	
	DV promedio – m ²	DV promedio – metros		DV promedio – m ²	DV promedio – metros
<i>H. erato spp?</i>	1125.55	60.98	<i>H. erato spp?</i>	572.4	205.5
<i>H. numata spp?</i>	429.32	88.25	<i>H. numata spp?</i>	964.1	25.9
<i>H. pardalinus butleri</i>	1600	-	<i>H. pardalinus butleri</i>	-	-
<i>H. melpomene spp?</i>	-	-	<i>H. melpomene spp?</i>	10170.67	100.49
<i>H. sara sara</i>	48.35	-	<i>H. sara sara</i>	-	-
<i>H. elevatus elevatus</i>	-	-	<i>H. elevatus elevatus</i>	-	40.0

A continuación se muestran los resultados por especies para este parámetro:

- *Heliconius erato spp?*

Como ya se mencionó antes en este aparte, de los 45 individuos capturados solo 15 fueron recapturados y de estos, 3 mostraron ser residentes (20%) para el Sitio N. 1; por el contrario, para el Sitio N. 2 de los 49 capturados, 34 fueron recapturados y 12 mostraron ser residentes (35.5%). El 80% y 64.7% restantes respectivamente para cada sitio mostró algún tipo de movilidad que es resumida en la Tabla N. 4-7 para los dos sitios, como es posible observar la distancia de movimiento para el Sitio N.1 y para los individuos que se hallaron en más de dos puntos formando polígonos varió entre 17.38 m² y 6569 m² (Promedio: 1.125 m², SD: 2225.4 m², Media: 285.3 m², n: 8) y entre 21.58 m y 87.30 m (Promedio: 60.9 m, SD: 27.8 m, Media: 67.51 m, n: 4) para aquellos encontrados en solo dos puntos. En el Sitio N.2 la distancia de movimiento varió entre 77.73 m² y 1247,48 m² (Promedio: 572.4 m², SD: 432.2 m², Media: 463.31 m², n: 12) para los individuos que fueron capturados en más de dos sitios y de 38.48 m y 368.9 m (Promedio: 205.5 m, SD: 120.5m, Media: 205.5 m, n: 11) para los encontrados en solo dos sitios.

Es así como, el Sitio N. 1 obtuvo un promedio de distancia de movimiento mayor entre los individuos que formaron polígonos pero una Media menor con respecto al Sitio N. 2; esto se da porque un solo individuo del Sitio N. 1 obtuvo un área de movimiento 6569 m², lo que hace que el promedio se aumente y que la desviación estándar sea tan alta; entre los capturados en solo dos puntos y que formaron una línea recta en el Sitio N. 2 se encontró un promedio y una media más alta con respecto al Sitio N. 1, lo que nos indica que no solo hay un mayor porcentaje de individuos móviles sino también mayores distancias de movimiento recorridas por los individuos en el Sitio N. 2. No obstante, el análisis de contraste de homogeneidad muestra que con respecto a los individuos que formaron polígonos y los que solo forman una línea recta no hay diferencias significativas entre los dos sitios ya que para los que forman polígonos la prueba G Test Williams da un $p = 0.2634$ y para los de línea recta la prueba da un valor de $p = 0.255$.

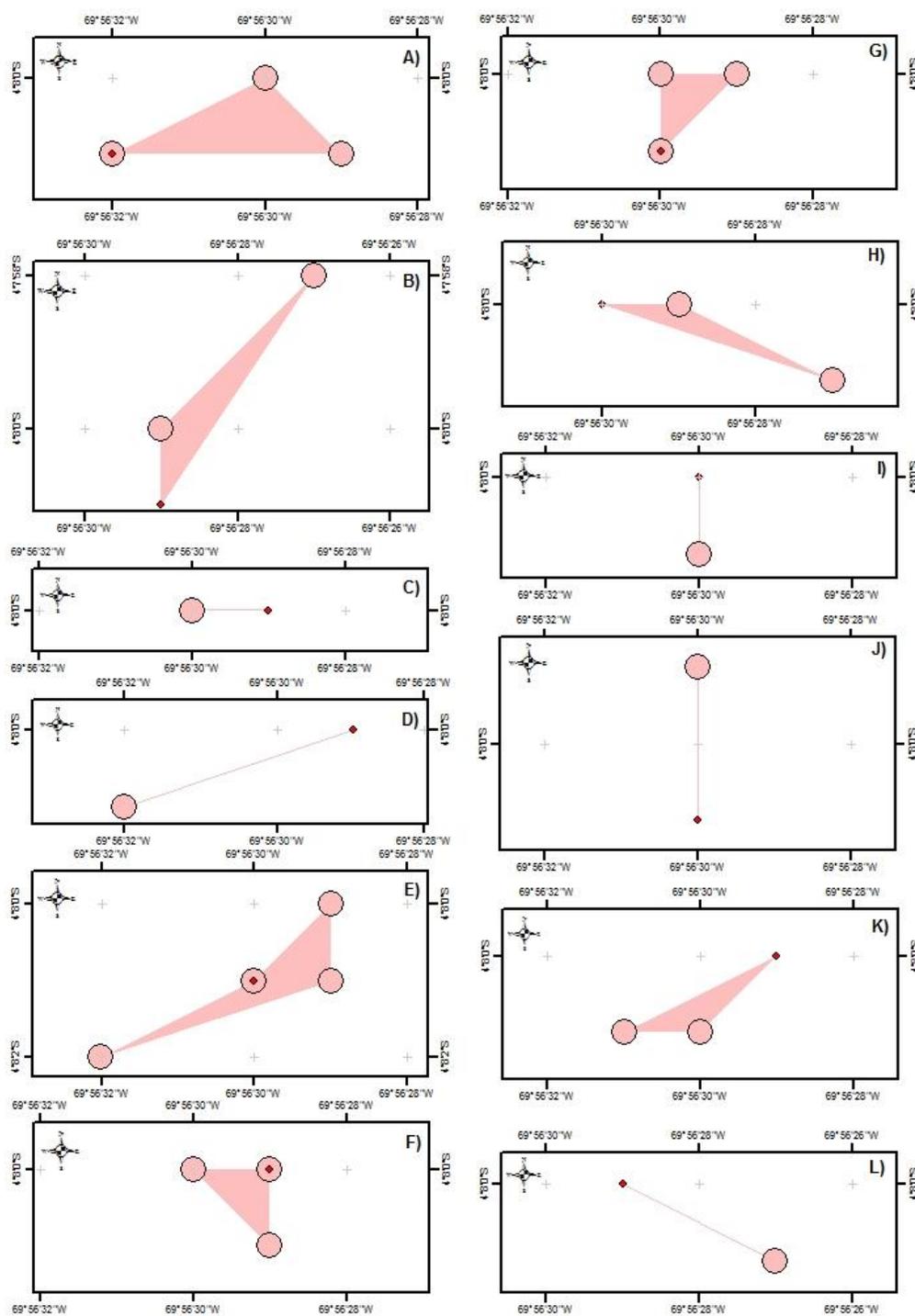
Tabla 4-7 Distancias de movimiento de los individuos de *H. erato spp?* móviles del Sitio N.1 y Sitio N. 2. Las letras con las que están identificados los individuos en la tabla es la misma letra que representa el mapa de cada individuo en la figuras 4.35 y 4.36.

Sitio 1			Sitio 2		
H. erato	Sexo	Área o metros lineales	H. erato	Sexo	Área o metros lineales
I	M	17.38 m ²	B	H	77.73 m ²
G	M	65 m ²	D	M	142.46 m ²
K	M	142.29 m ²	O	M	199.48 m ²
F	M	187.61 m ²	J	M	227.73 m ²
B	M	383 m ²	K	M	265 m ²
A	M	598.11 m ²	C	M	348.47 m ²
E	M	1042 m ²	H	M	578.15 m ²
H	H	6569 m ²	E	M	586 m ²
C	H	21.58 m	A	M	913 m ²
J	M	67.19 m	Q	M	1105 m ²
L	M	67.83 m	N	M	1179, 11 m ²
D	M	87.30 m	P	H	1247,28 m ²

F	H	38.48 m
G	M	58.40 m
I	M	180.07 m
L	M	361.35 m
M	M	66.42 m
R	M	253.00 m
S	M	345.10 m
T	M	227.90 m
U	M	156.00 m
V	M	368.90 m

En las figuras 4.30 y 4.31 se muestran todos los individuos que formaron polígonos y líneas rectas para el Sitio N. 1 y todos los que formaron polígonos en el Sitio N. 2, pero solo los más representativos que formaban líneas rectas de este sitio. Todos los mapas están elaborados bajo el sistema de Coordenadas GCS WGS 1984 y a una escala de 1:2.000.

Figura 4-30 Diagramas de Dispersión de *H. erato* spp?– Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”



Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree

Escala 1:2.000

Legenda

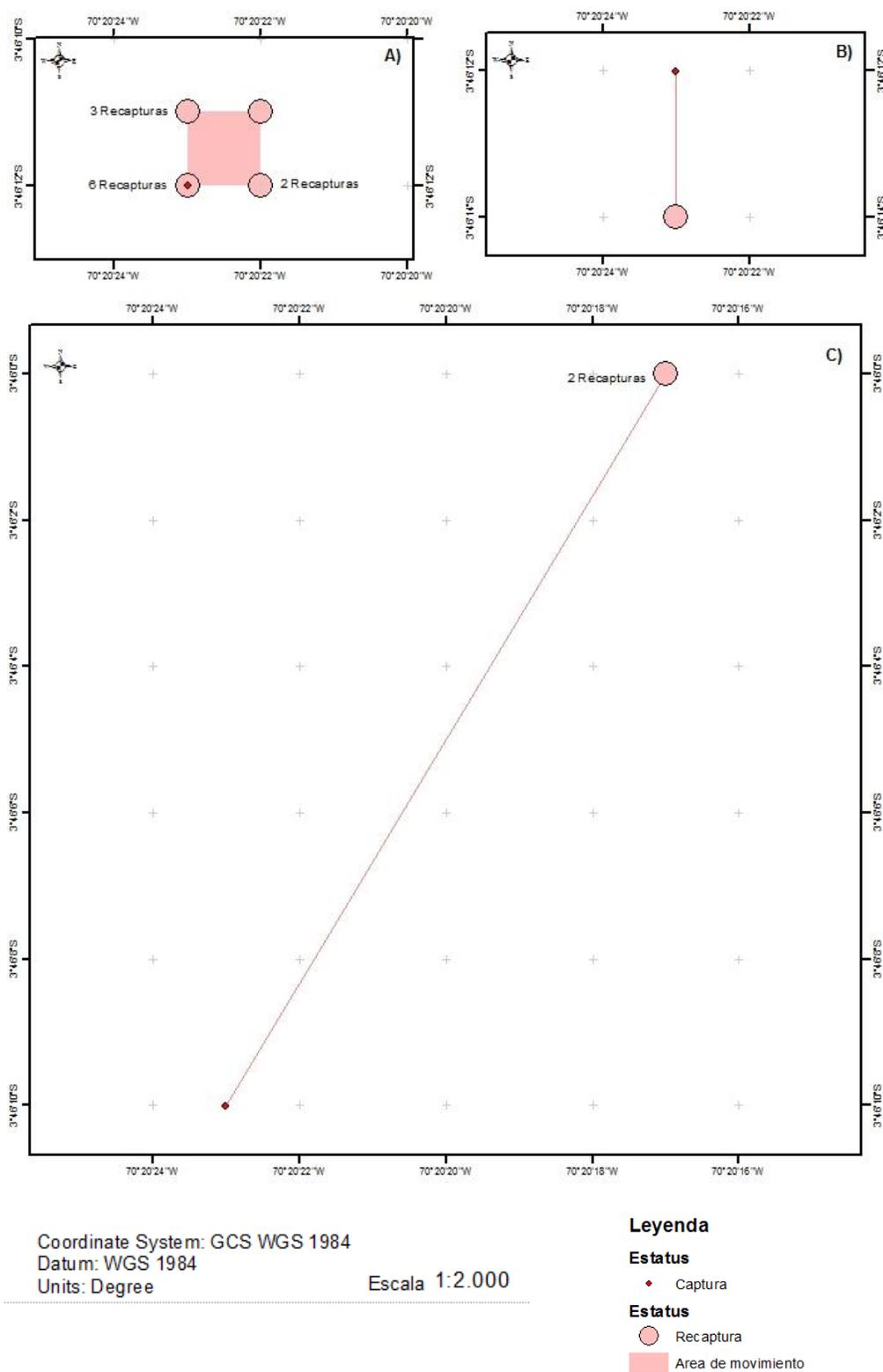
Estatus

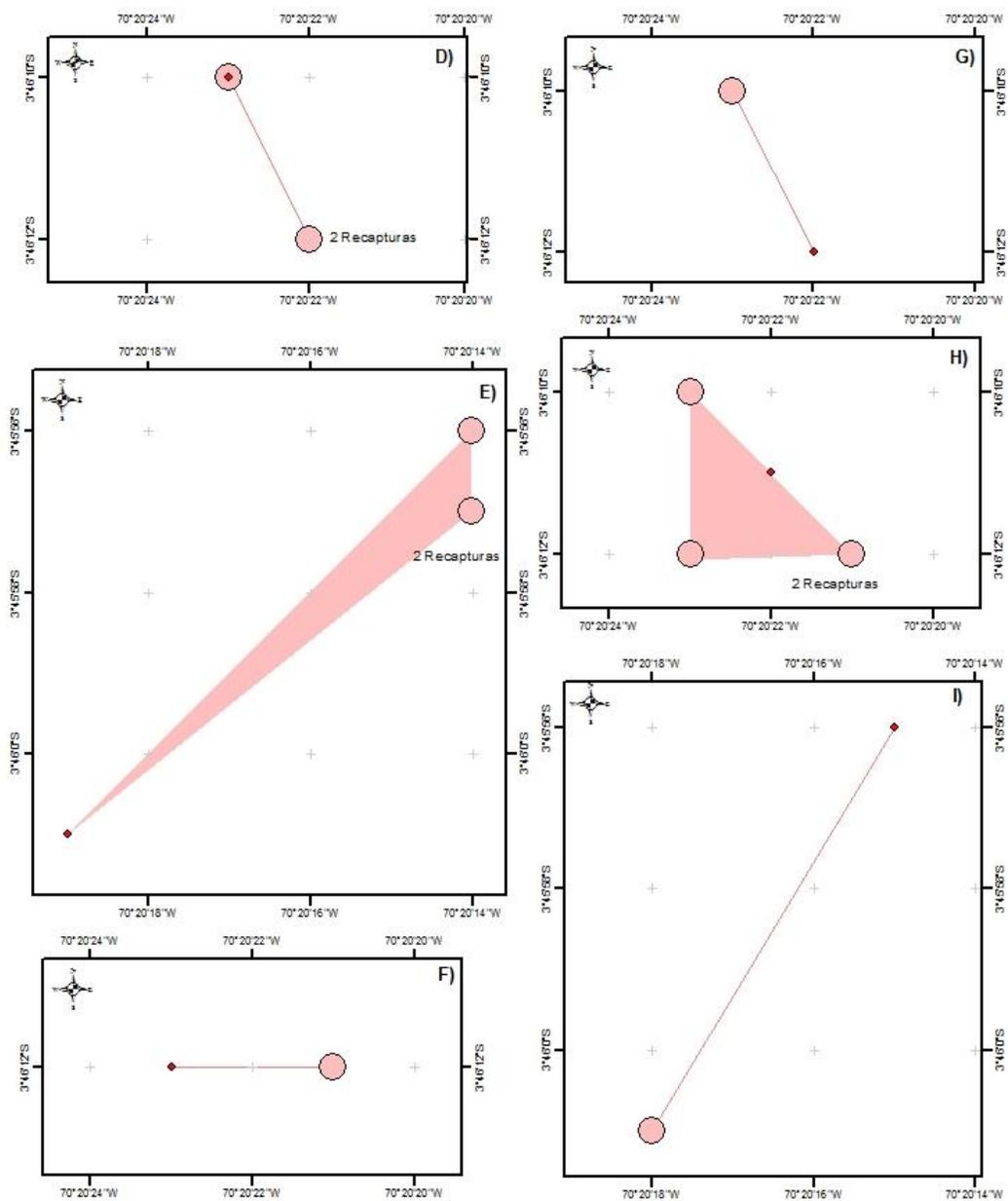
• Captura

○ Recaptura

■ Area de movimiento

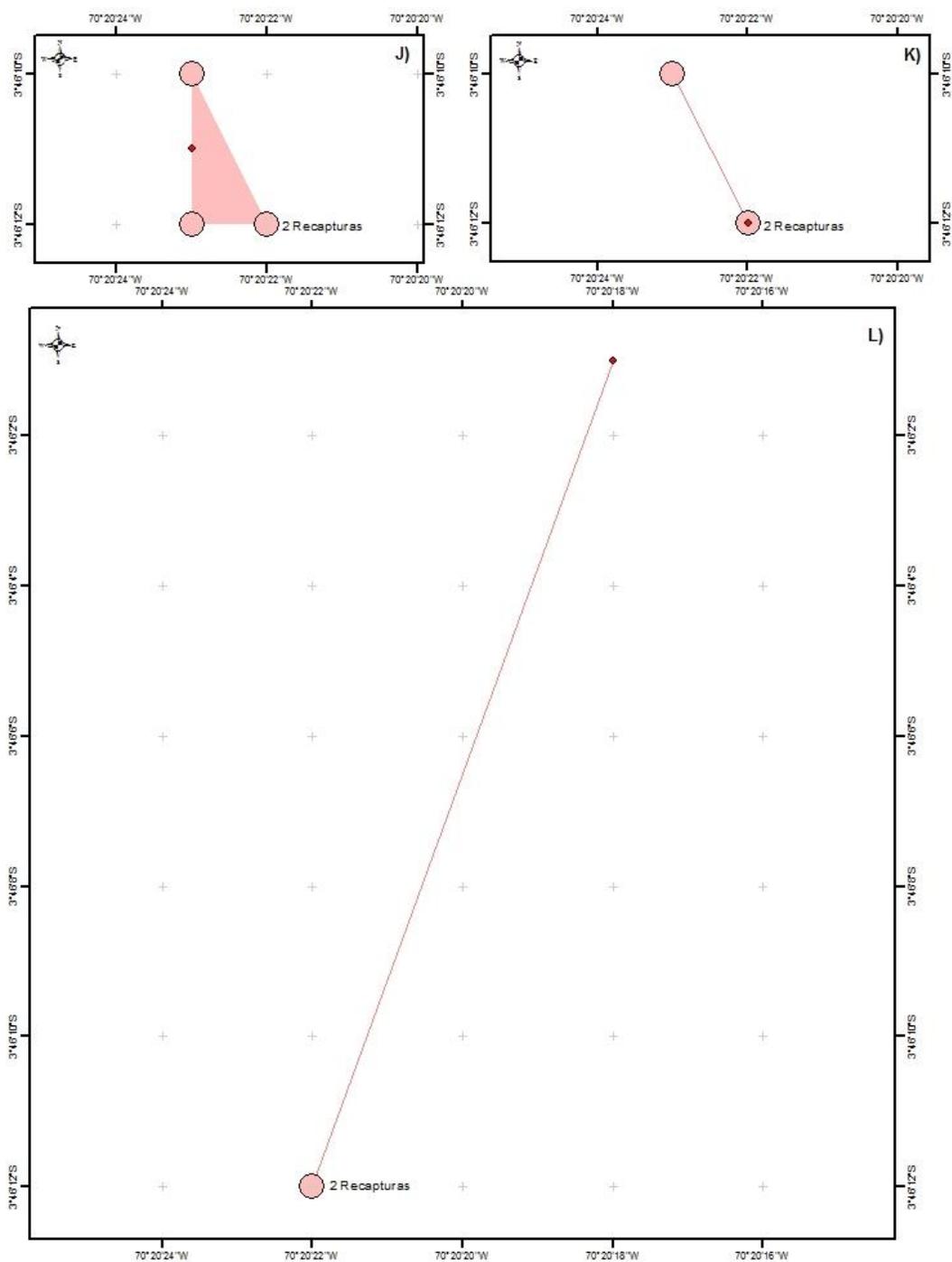
Figura 4-31 Diagramas de Dispersión de *H. erato* – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”





Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree
 Escala 1:2.000

- Leyenda**
- Estatus**
 - ◆ Captura
 - Recaptura
 - Area de movimiento



Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree

Escala 1:2.000

Leyenda

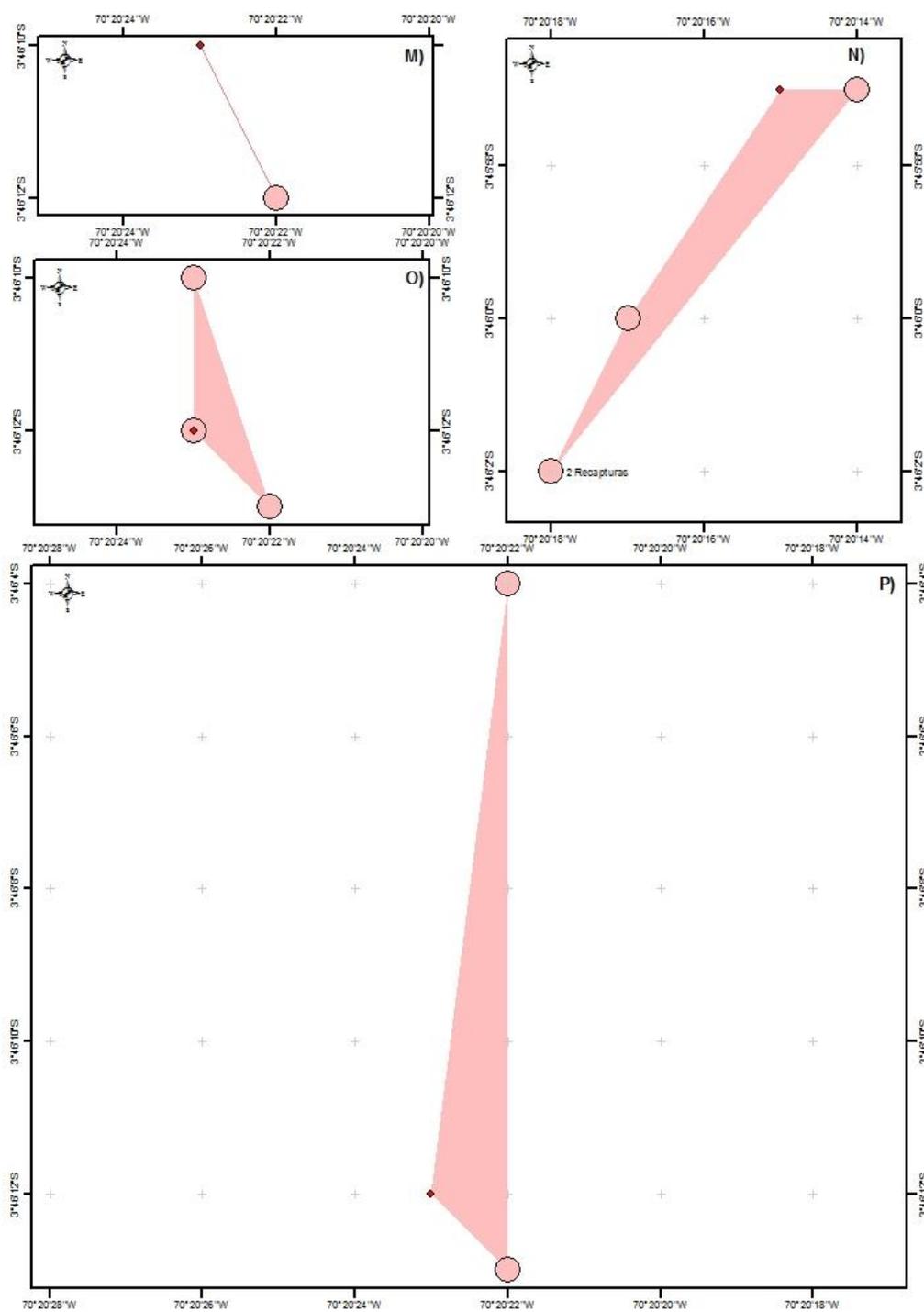
Estatus

◆ Captura

Estatus

● Recaptura

■ Area de movimiento



Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree

Escala 1:2.000

Leyenda

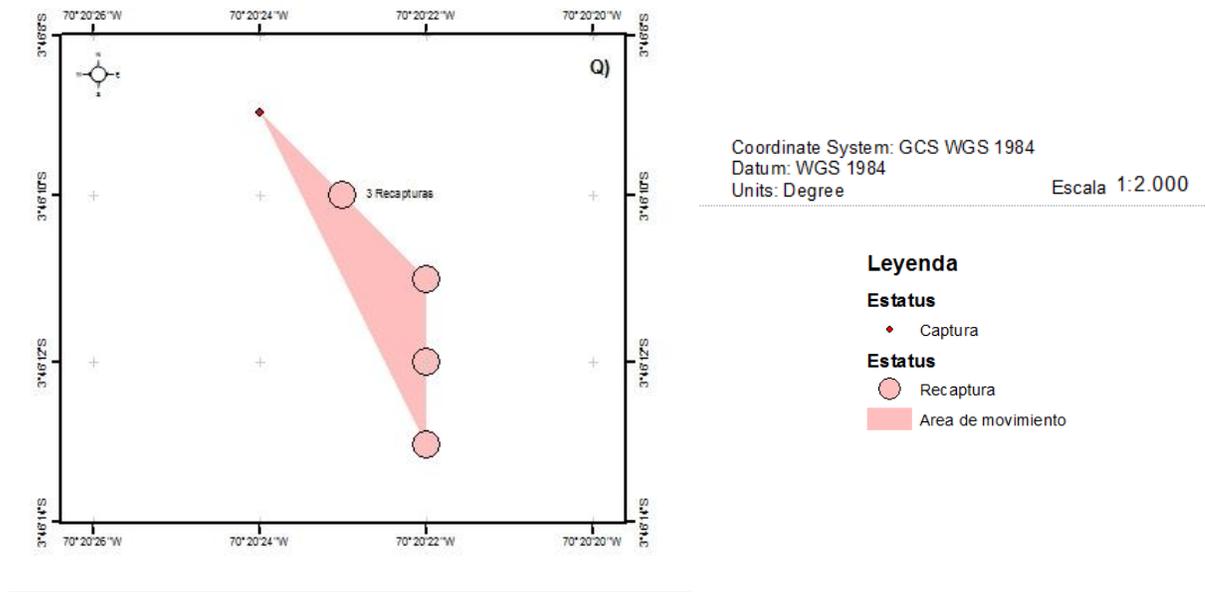
Estatus

● Captura

Estatus

○ Recaptura

■ Area de movimiento



▪ *Heliconius numata spp?*

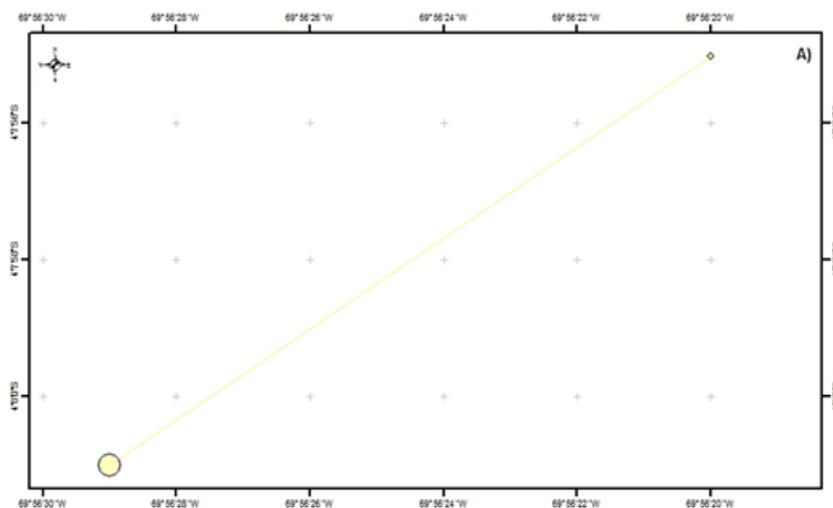
Dentro de esta especie la minoría de los individuos (7) en relación a los recapturados (18) son residentes para el Sitio N. 1, el equivalente al 38.9% y en el Sitio N. 2 de los 12 recapturados solo 2 son residentes, es decir, el 16.7%. El 61.1% y 83.3 % restantes en los dos sitios respectivamente mostraron algún tipo de movilidad que es resumida en la Tabla N. 4.8 y las figuras 4-32 y 4-33 para los dos sitios. En síntesis, la distancia de movimiento para el Sitio N.1 y para los individuos que se hallaron en más de dos puntos formando polígonos vario entre 405 m² y 453.64 m² (Promedio: 429.32 m², SD: 34.4 m², Media: 429.32 m², n: 2) y entre 17.68 m y 343.55 m (Promedio: 88.2 m, SD: 100 m, Media: 50 m, n: 9) para aquellos encontrados en solo dos puntos. En el Sitio N. 2 la distancia de movimiento vario entre 226 m² y 2264.7 m² (Promedio: 964.1 m², SD: 922.5 m², Media: 682.7 m², n: 4) para los individuos que fueron capturados en más de dos sitios y de 11.13 m y 46.24 m (Promedio: 25.9 m, SD: 14.7 m, Media: 23.3 m, n: 4) para los encontrados en solo dos sitios.

De esta manera, el Sitio N. 2 obtuvo el valor máximo, el promedio y una media de distancia de movimiento mayor entre los individuos que formaron polígonos con respecto al Sitio N. 1; y por el contrario entre los capturados en solo dos puntos y que formaron una línea recta se encontró que el Sitio N. 1 obtuvo el valor máximo, el promedio y la media más alta en relación al Sitio N. 2; esto nos indica que el Sitio N. 2 obtuvo mayor cantidad de individuos móviles que forman polígonos con distancias de movimiento más grandes pero que los individuos que forman una línea recta presentaron la misma cantidad pero una menor distancia de movimiento con respecto al Sitio N.2. A pesar de las diferencias antes mencionadas, ninguno de los dos análisis de contraste de homogeneidad muestran que los individuos que formaron polígonos y los que solo forman una línea recta haya diferencias significativas entre los dos Sitios ya que para los que forman polígonos el Test de G da un valor de $p = 0.521$ y para los de línea recta da un valor de $p = 0.170$.

Tabla 4-8 Distancias de movimiento de los individuos de *H. numata* spp? móviles del Sitio N.1 y Sitio N. 2. Las letras con las que están identificados los individuos en la tabla es la misma letra que representa el mapa de cada individuo en la figuras 4.37 y 4.38

H. numata	Sitio 1		H. numata	Sitio 2	
	Sexo	Área o metros lineales		Sexo	Área o metros lineales
K	H	453.64 m ²	E	M	226 m ²
E	M	405 m ²	F	M	201.49 m
A	M	343.55 m	A	M	580.77 m
B	M	21 m	B	H	23.77 m
C	H	102 m	C	H	46.24 m
D	M	78.11 m	D	H	22.80 m
F	H	47.55 m	G	M	11.13 m
G	M	17.68 m	H	M	214.90 m
H	H	87.60 m	I	M	116.9 m
I	M	50 m	J	M	26.70 m
J	M	46.78 m			

Figura 4-32 Diagramas de Dispersión de *H. numata* spp? – Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”



Coordinate System: GCS WGS 1984
Datum: WGS 1984
Units: Degree

Escala 1:2.000

Leyenda

H. numata

Estatus

◇ C

○ R

■ Área de Dispersión

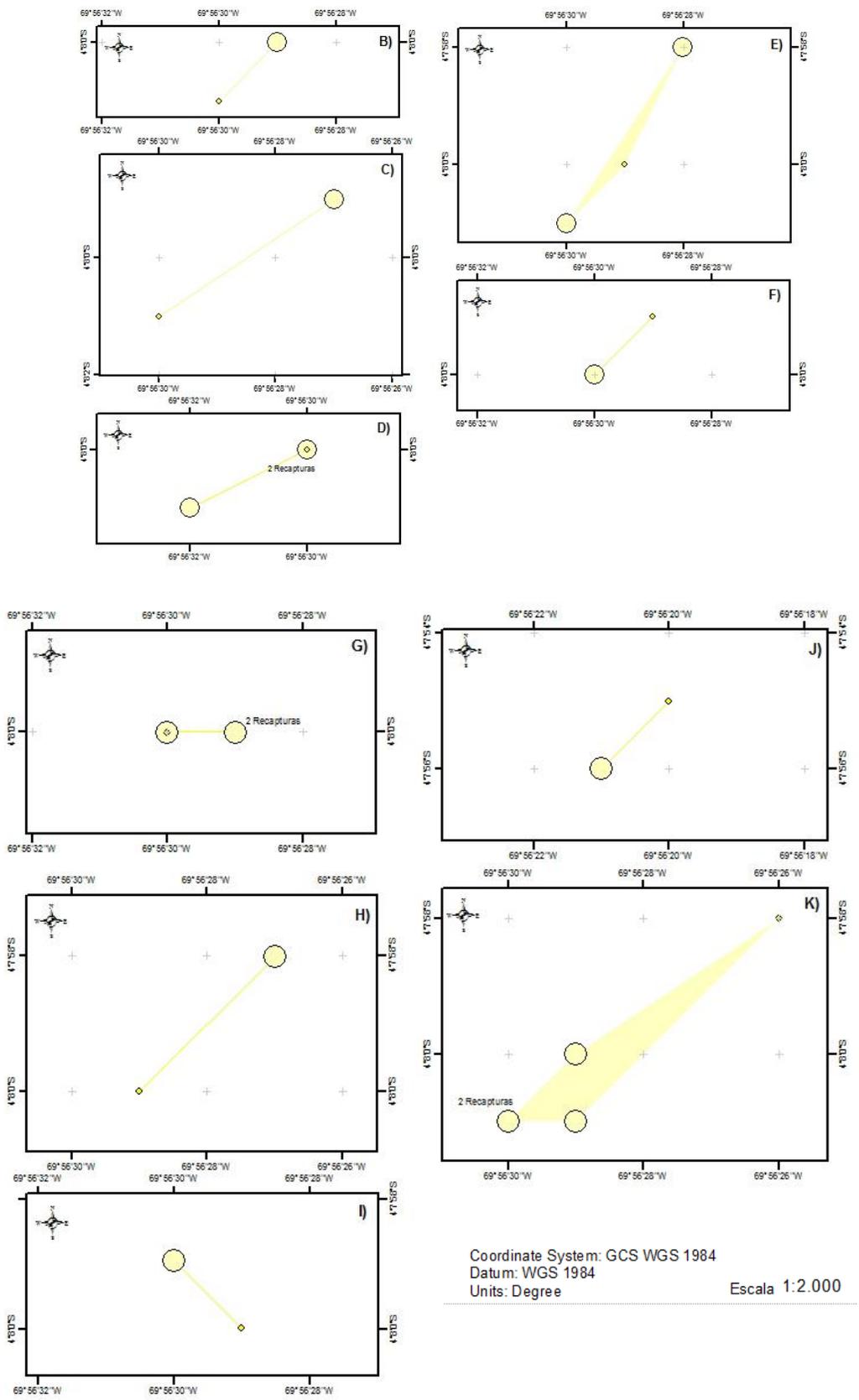
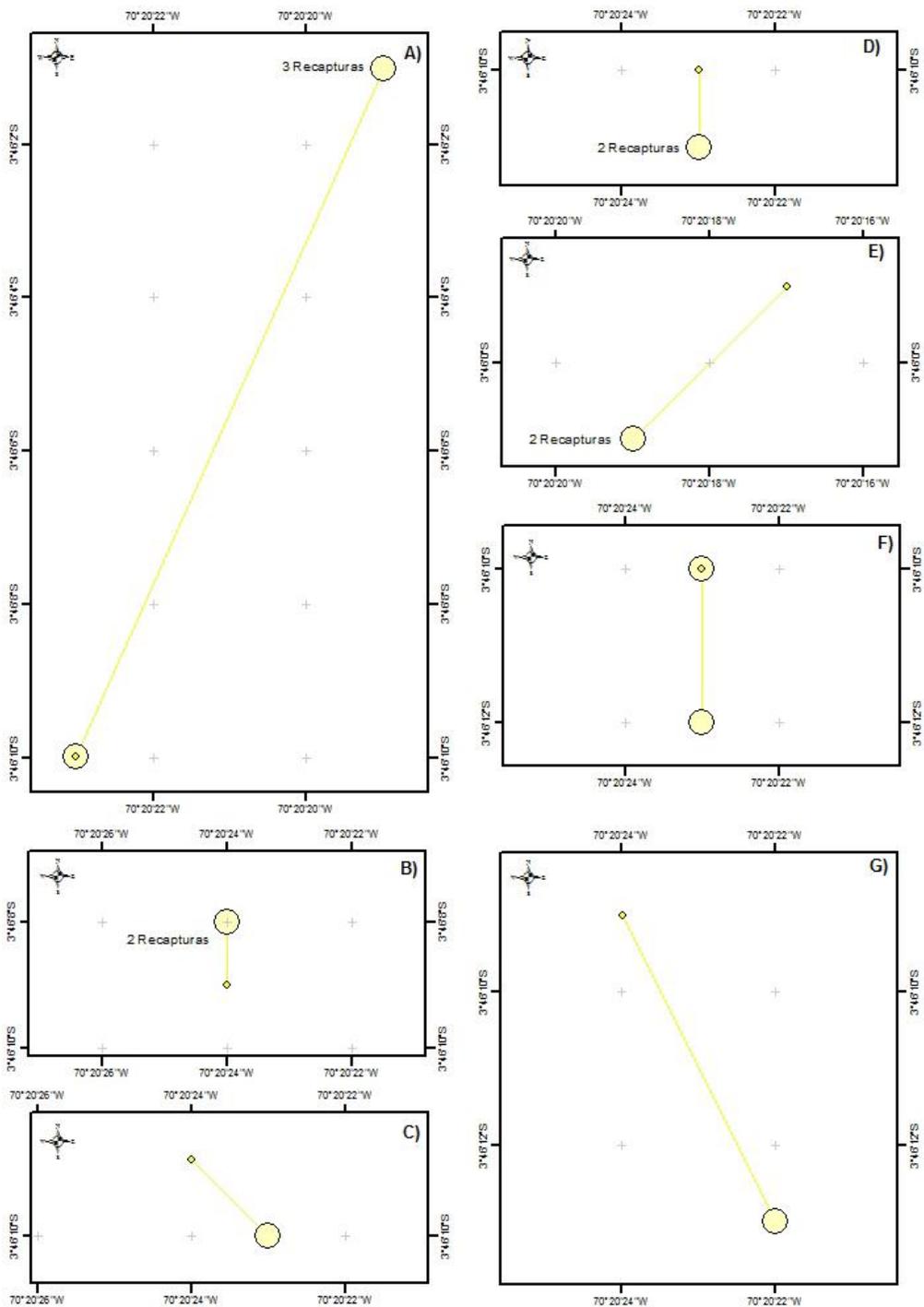


Figura 4-33 Diagramas de Dispersión de *H. numata* spp? – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”



Coordinate System: GCS WGS 1984
 Datum: WGS 1984
 Units: Degree
 Escala 1:2.000

Leyenda
H. numata
Estatus
 ● C
 ● R
 ■ Area de Dispersión

- *Heliconius sara sara*, *Heliconius pardalinus butleri* y *Heliconius elevatus elevatus*

Este grupo de especies presentaron en algunos de los dos sitios de muestreo un solo individuo móvil, la información de su distancia de movimiento se encuentra resumida en la Tabla N. 4.9 y las figuras 4-34 y 4-35 para los dos sitios. Estas tres especies para los dos sitios son las de menor cantidad de individuos capturados y recapturados, de ahí que sean las de menor valoración en porcentaje de individuos móviles y de distancia de movimiento. No obstante, es importante mencionar que la especie *H. sara sara* a pesar de haber presentado una cantidad considerable de capturas nunca fue vista, capturada ni recapturada en un sitio diferente a los primeros metros del área de muestreo del Sitio N. 1.

Tabla 4-9 Distancias de movimiento de los individuos de *H. sara*, *H. pardalinus*, *H. elevatus* móviles del Sitio N.1 y Sitio N. 2.

Sitio 1			Sitio 2		
Especie	Sexo	Área o metros lineales	Especie	Sexo	Área o metros lineales
<i>H. sara sara</i>	M	48.35 m ²	<i>H. elevatus elevatus</i>	M	40 m
<i>H. pardalinus butleri</i>	M	1600 m ²			

Figura 4-34 Diagramas de Dispersión de *H. elevatus elevatus* y *H. pardalinus butleri* – Sitio N. 1 “Menor Estado de Conservación”

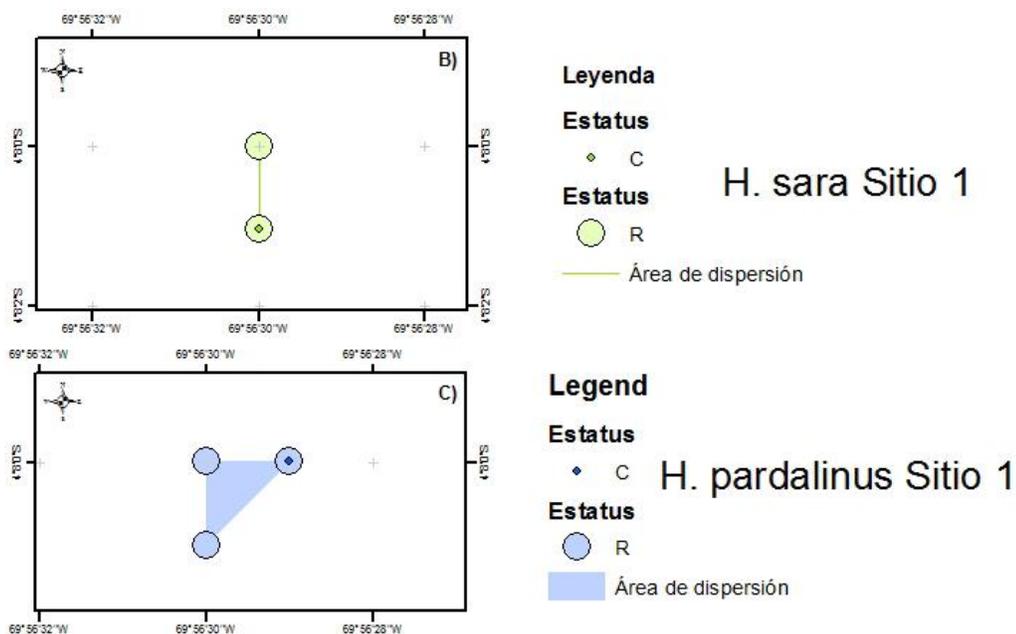
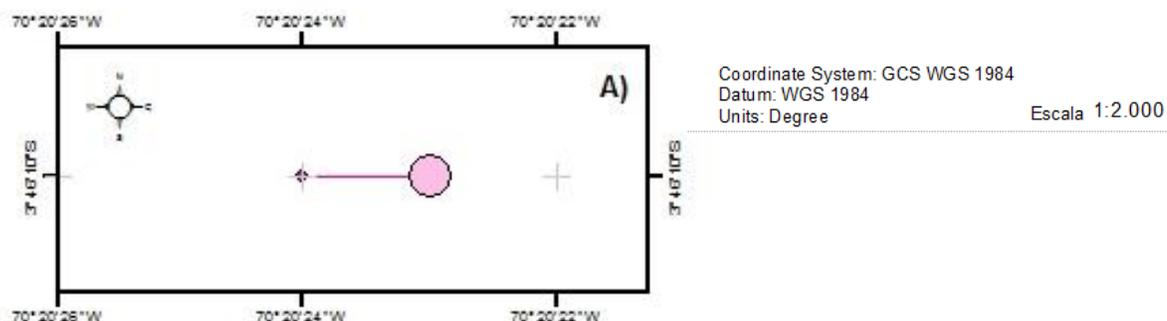


Figura 4-35 Diagramas de dispersión de *H. elevatus elevatus* – Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”



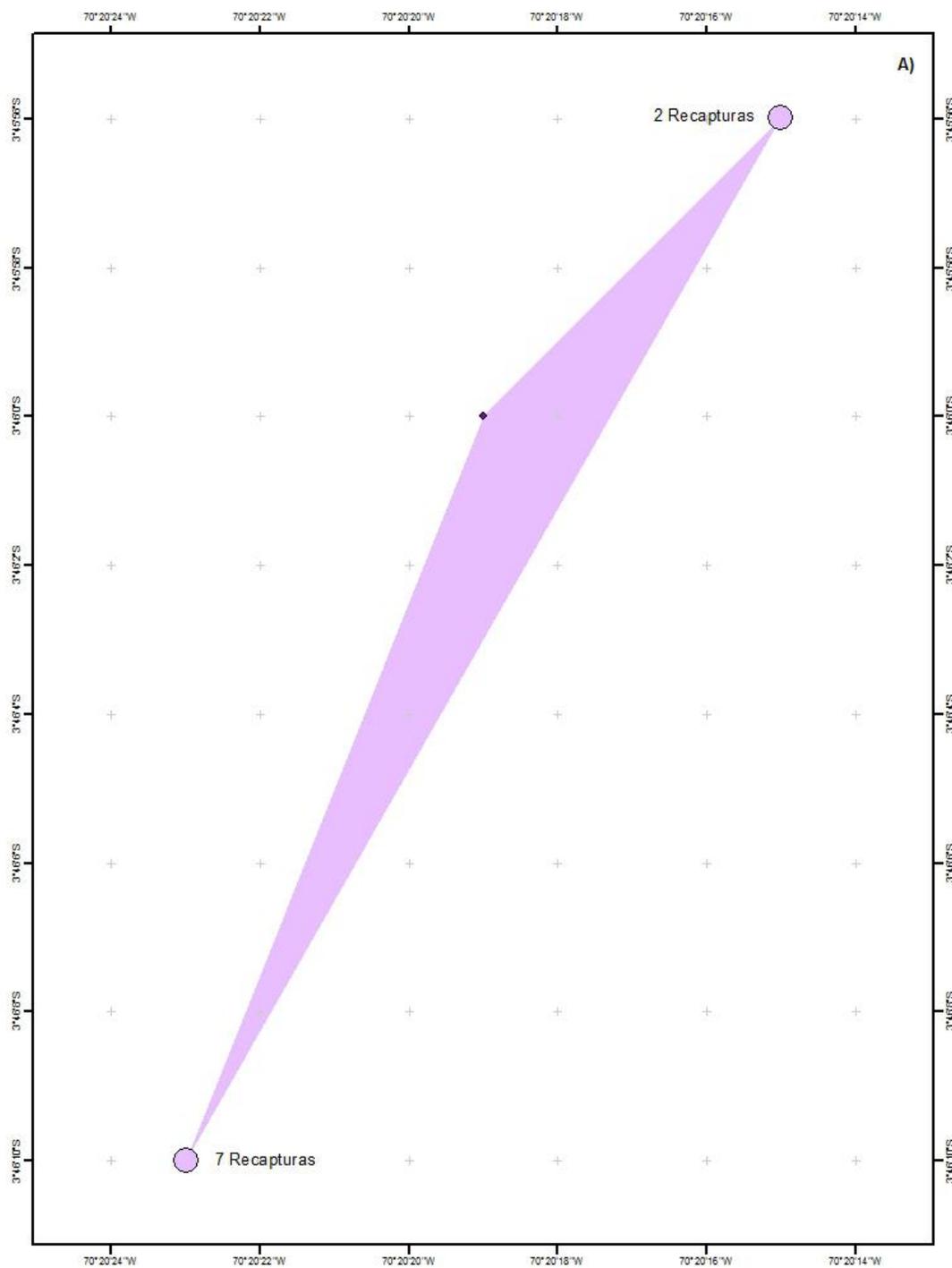
▪ *Heliconius melpomene spp?*

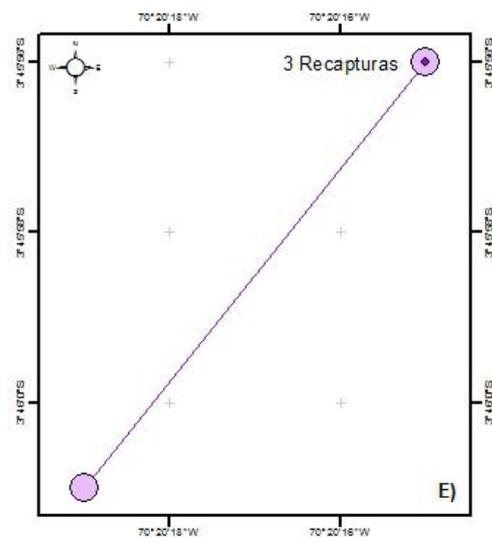
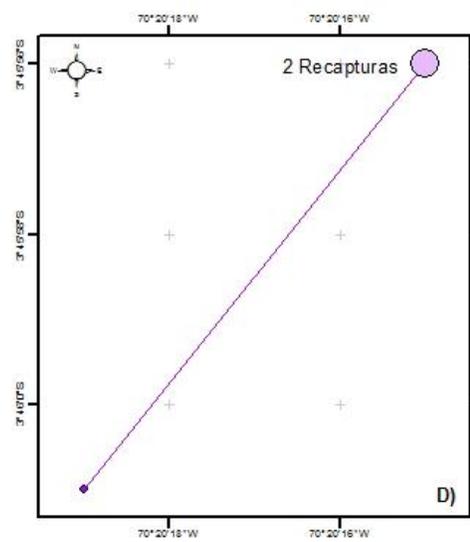
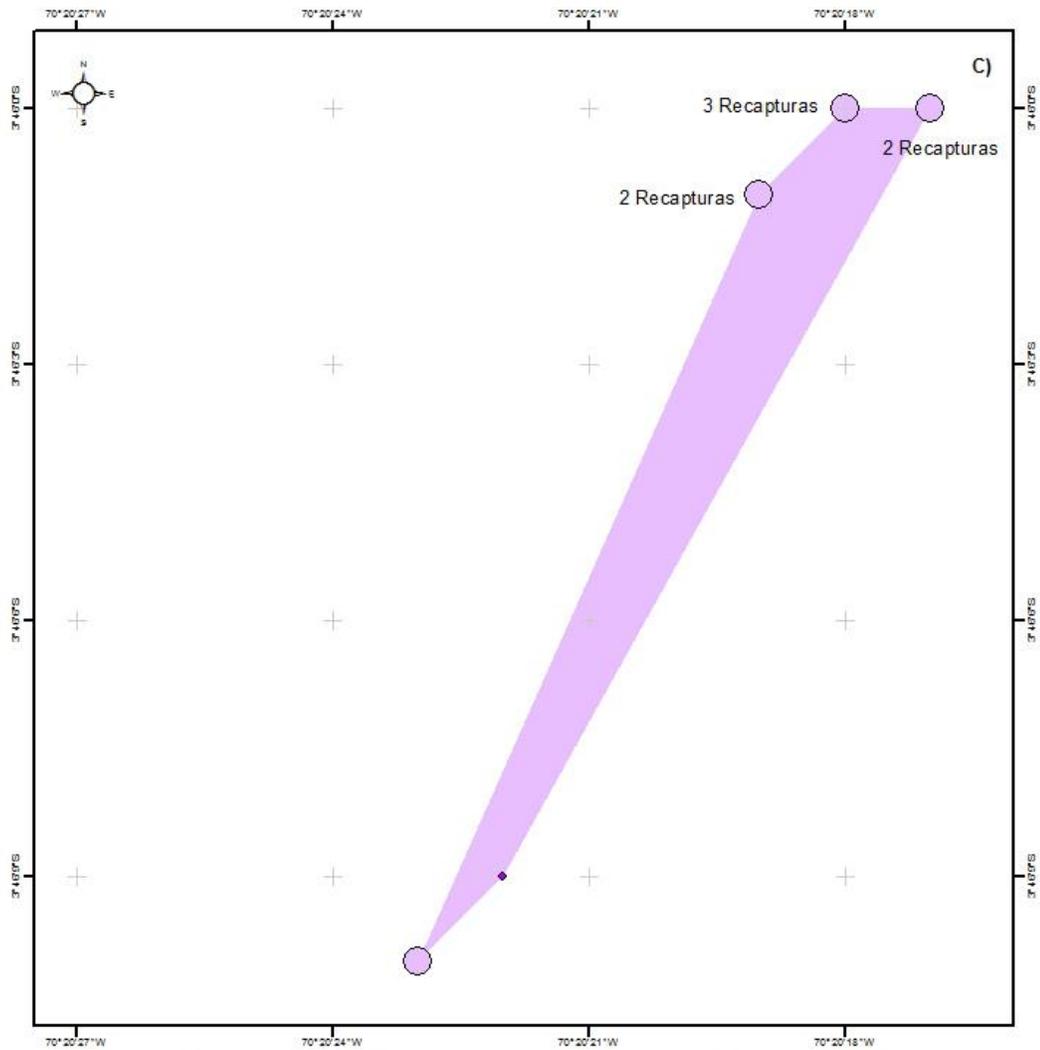
Esta especie fue solo recapturada en el Sitio N. 2, la mayoría de los individuos con respecto a las recapturas no son residentes, sino que más de la mitad de los individuos capturados presentaron movilidad (76.9%). El resumen de las distancias de movimiento son presentadas en la Tabla N. 4.10 y las figuras 4-36; la distancia de movimiento para los individuos que se hallaron en más de dos puntos formando polígonos varió entre 4823 m² y 17689 m² (Promedio: 10.170 m², SD: 6702 m², Media: 8000 m², n: 3) y entre 10.1 m y 201.9 m (Promedio: 100.49 m, SD: 86.3 m, Media: 116.9 m, n: 7) para aquellos encontrados en solo dos puntos. Es importante señalar que el individuo que más distancia de movimiento presentó de todos los individuos en todas las especies y los dos sitios fue el individuo C (17689 m²) de esta especie.

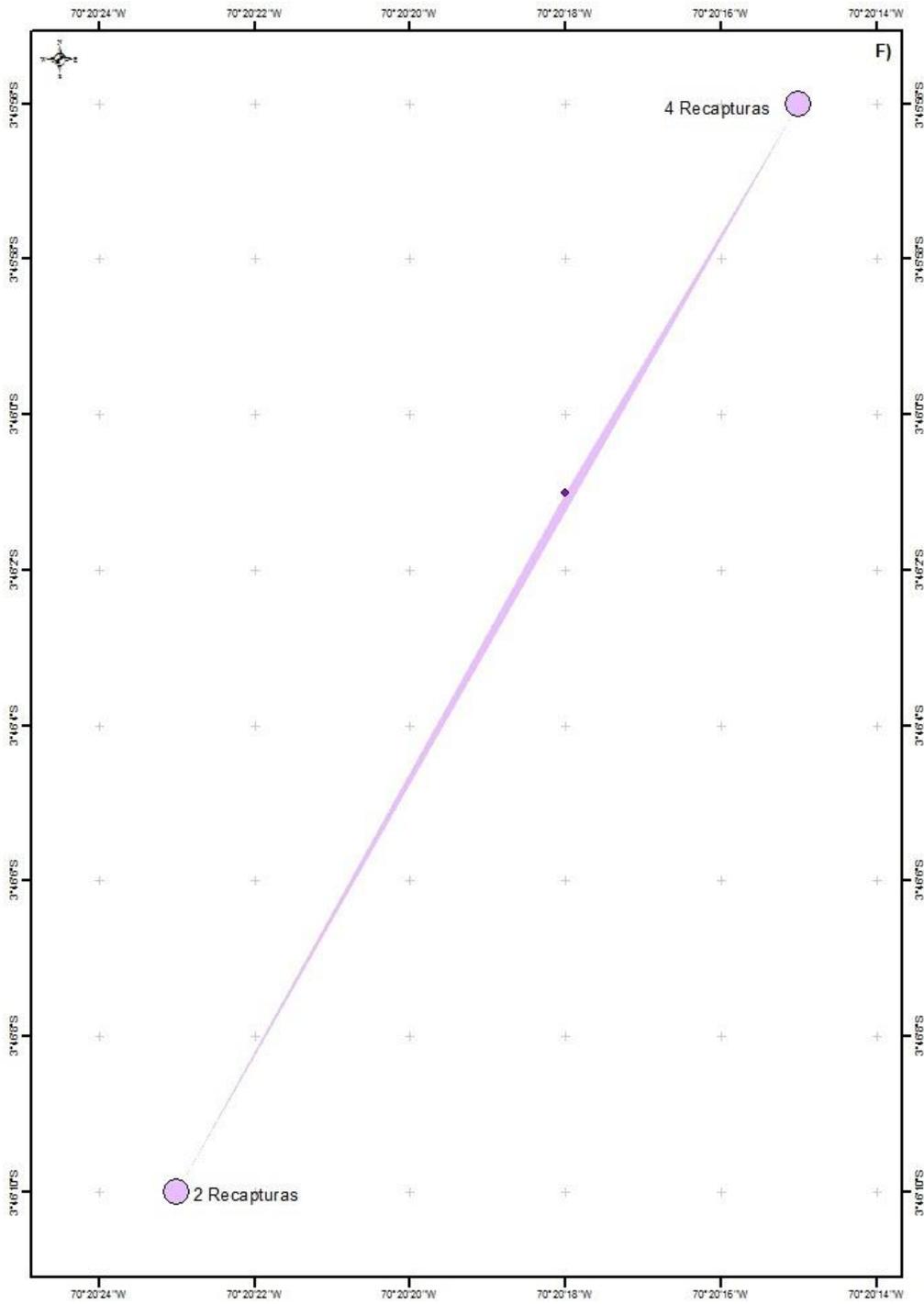
Tabla 4-10 Distancias de movimiento de los individuos de *H. melpomene spp?* móviles del Sitio N. 2.

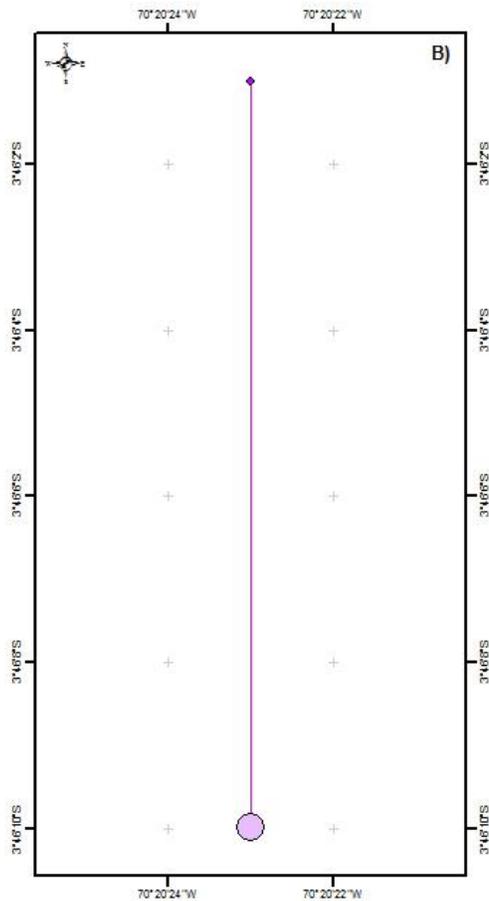
<i>H. melpomene spp?</i>	Sexo	Área o metros lineales
C	M	17689 m ²
A	M	8000 m ²
F	M	4823 m ²
I	M	10.10 m
B	M	10.28 m
J	M	17 m
H	M	116.90 m
E	M	165.92 m
D	M	181.33 m
G	H	201.90 m

Figura 4-36 Diagrama de dispersión de *H. melpomene* spp?– Sitio N. 2 “Mayor Estado de Conservación”









4.2.9 Historial natural

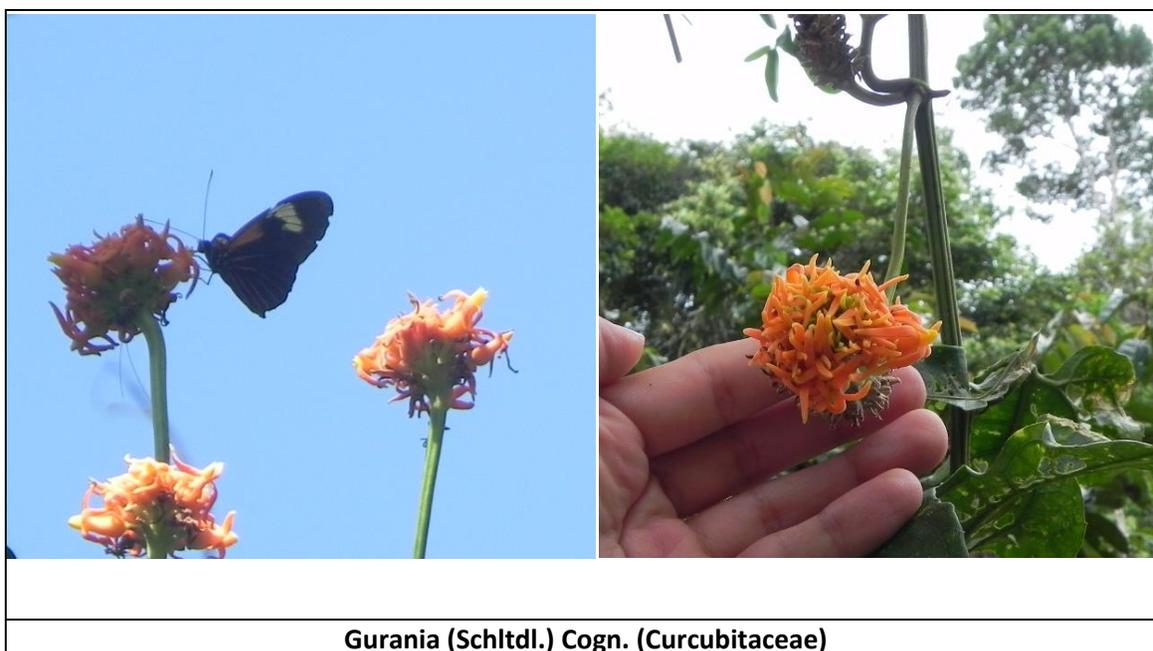
Las observaciones acerca del comportamiento de los individuos mostró que hay diferencias importantes entre los sexos, en primer lugar se pudo observar diferencias en cuanto a la altura de vuelo, al igual que en el trabajo de Joron, M., 2005 para la especie *H. numata spp?*, se observó que los machos vuelan más alto que las hembras en todas las especies, normalmente cuando las hembras no están en las flores están buscando plantas hospedadas en la parte baja del bosque. Durante las horas de sol el macho está usualmente patrullando la misma área (o lo que es conocido como su home range) buscando polen y aparearse, siguiendo de cerca una constante ruta; contrario a la observación de Joron, M., 2005 de que en cualquier punto de esa ruta los machos pueden ser observados cruzando vigorosamente a una elevación media, las observaciones de este trabajo mostraron que generalmente la disminución de altura la hacen en los mismos puntos la mayoría de las veces, este comportamiento lo hacen alternando entre secuencias de planeo y el aleteo, un patrón de vuelo llamado en inglés "Promenade" que en español puede traducirse como "Pasearse". Este comportamiento de los machos parece ser una estrategia para localizar las hembras visualmente en un amplio radio sin tener que entrar a una vegetación densa y baja (Joron, M., 2005). Así mismo, se observó que las rutas son hechas tanto por individuos jóvenes como viejos, esto probablemente se da como dice Boggs, C., Smiley, J., &

Gilbert, L., 1981 que los individuos jóvenes siguen a los individuos más viejos para aprender las localizaciones de los recursos.

Durante el proceso de campo se pudieron observar 7 especies de plantas fuentes de néctar (Ver Fotografías 4.1), las plantas más citadas en la literatura como la fuente más visita por este género son las especies del género *Gurania* (Schltdl.) Cogn. (Curcubitaceae), en campo también se les vio en la mayoría de ocasiones visitando a *Gurania* (Schltdl.) Cogn. y *Lantana cámara* L. (1753) al igual que *H. erato phyllis* en el estudio de Ramos, R. & Freitas, A., 1999 donde esta última especie es reportada como la más visitada. Para este caso esta especie de planta puede ser altamente visitada posiblemente por una menor cantidad de *Gurania* ya que se observó en muy pocas ocasiones, está tal vez se comporte como las especies del género *Psiguria* Arn., la cual según observación de Boggs, C. et al., 1981, declina su producción de flores durante el clima lluvioso.

En cuanto a las especies de plantas hospederas, la postura de las mariposas en una especie de *Passiflora* u otra varía según la especie, en general se observaron 6 especies de pasifloras y en las Fotografías 4-2 se detalla la especie de *Heliconius* que se alimenta de cada planta. La identificación en campo de las especies de las pasifloras como la obtención de huevos permitió hacer el seguimiento al ciclo de vida de *H. erato spp?*, *H. elevatus elevatus*, *H. numata spp?*, *H. pardalinus butleri*, *H. melpomene spp?* y *H. sara sara* mostrados en las fotografías 4-3. Estos ciclos de vida se hicieron entre los meses de Noviembre del 2014 y Mayo del 2015, la temperatura varió entre 26.8 °C y 32 °C, las plantas hospederas por especie se detallan en las fotografías 4-2, las larvas se alimentaron con la planta donde fueron encontrados los huevos en campo, estas fueron dispuestas en botellas con agua en jaulas de cría. Los individuos criados en cautiverio mostraron dentro del insectario el comportamiento de descanso grupal reportado en otros trabajos como por ejemplo en el de (Turner, J., 1971) sobre *H. erato spp?*.

Fotografía 4-1 Plantas fuente de néctar del Género *Heliconius*.



	
<p><i>Rubiaceae: Psychotria Elata</i></p>	<p><i>Melastomataceae: Miconia sp</i></p>
	
<p><i>Lantana camara L. (1753)</i></p>	<p><i>Gurania (Schltdl.) Cogn. (Curcubitaceae)</i></p>
	
<p><i>Asteraceae: Emilia fosbergii</i></p>	

Fotografía 4-2 Plantas hospederas del Género *Heliconius*.

	
<p><i>Passiflora edulis</i>: <i>H. elevatus elevatus</i>, <i>H. numata spp?</i>, <i>H. pardalinus butleri</i>, <i>H. melpomene spp?</i></p>	<p><i>Passiflora auriculata</i>: <i>H. erato spp?</i>, <i>H. sara sara</i>, <i>H. melpomene spp?</i>.</p>
	
<p><i>Passiflora cuadrangularis</i>: <i>H. numata spp?</i>, <i>H. melpomene spp?</i>, <i>H. pardalinus butleri</i>.</p>	<p><i>Passiflora vitifolia</i>: <i>H. numata spp?</i></p>
	
<p><i>Passiflora ligularis</i>: <i>H. numata spp?</i></p>	<p><i>Passiflora biflora</i>: <i>H. erato spp?</i></p>

Fotografía 4-3 Ciclos de vida de las especies.





5 Capítulo 5. Efecto del grado de Conservación del hábitat en los parámetros poblacionales de las especies del género *Heliconius*.

Recogiendo lo más importante de cada uno de los parámetros poblacionales estudiados para cada uno de los sitios de muestreo se construyeron la Tabla y la Figura N. 5.1, en donde se busca compilar y facilitar el análisis del efecto del grado de conservación de los bosques en los parámetros vistos; esto con el fin de dar respuesta a las preguntas iniciales de este trabajo de investigación y comprobar si la hipótesis inicial presenta validez. De este modo, la tabla presenta en las columnas los parámetros poblacionales estudiados y en las filas cada uno de los sitios, cada cuadro formado recopila la información más sobresaliente de cada uno de los parámetros en cada lugar; en el medio de las dos filas se encuentra otra denominada "Diferencias Significativas", en donde se colocó un "SI" en el caso positivo de que el análisis de contraste de homogeneidad presentado anteriormente en el capítulo 4 hayan determinado que efectivamente los sitios presentan valores que los diferencian significativamente y "NO" si lo anterior no sucede. En la figura se muestran los parámetros que fueron significativamente diferentes, los que no lo fueron y los que no mostraron diferencia, cada uno de estos dentro del cuadro correspondiente al sitio en el que obtuvieron valores que son positivos o que muestran un mejor estado con respecto al otro sitio, se muestran además algunos aspectos más específicos de cada uno de estos parámetros que muestran diferencias importantes a tener en cuenta. En total se compararon y analizaron 9 parámetros poblacionales para cada sitio, de los cuales 5 mostraron que los sitios son significativamente diferentes y 4 que no lo son; además, se comparó el aspecto de capturas y recapturas, el cual fue significativamente diferente.

Los parámetros de estructura etaria, tamaño poblacional de la especie *H. numata spp?*, reclutamiento y la diversidad en la comunidad de mariposas no mostraron ser significativamente diferentes, sin embargo, si muestran pequeñas diferencias a favor del Sitio N. 1, esto al tener la presencia de una especie y dos subespecies más, así como un tamaño poblacional más grande de *H. numata*, un mayor reclutamiento aunque no fue constante y cantidad superior de individuos nuevos. Es pertinente notar que las pequeñas diferencias en la diversidad a favor del Sitio N. 1 podrían ser consecuencia de la dificultad de captura en el Sitio N. 2 por la altura y complejidad del bosque, esto apoyado en los resultados del conteo visual que efectivamente advierten de una población mayor a la capturada en este sitio, por tanto, la no captura de la especie y las subespecies de diferencia entre los sitios no significan necesariamente que no estén en el Sitio N. 2. No obstante, es importante la presencia de distintas especies de plantas hospederas y flores para adultos pueden mantener una alta riqueza local sin que el medio ambiente este necesariamente en buenas condiciones, lo cual aplica para el sitio N. 1. Los resultados del reclutamiento de nuevos individuos concuerdan con Ramos, R. & Freitas, A., (1999) en cuanto que este fue constante en los dos sitios, pero diferente en que en este estudio si hubo pequeños crecimientos y decrecimientos en el número de individuos, lo cual concuerda más con los resultados de De Andrade, R. & Freitas, A., (2005).

En cuanto al parámetro de *Capturas* se muestra que los sitios son significativamente diferentes y que el Sitio N. 1 en general presenta un 22.7% más de capturas que el Sitio N. 2, no obstante, en este último sitio también esta este parámetro ya que por la cantidad de capturas y recapturas el

tamaño poblacional pudo ser evaluado para una especie más que es *H. melpomene spp?*, aportándole a este sitio una diferencia positiva. De la misma manera, el Sitio N. 2 contiene otros parámetros como las recapturas, el conteo visual, el tamaño poblacional de *H. melpomene*, el tiempo de permanencia, la distribución espacial y la dispersión. Estos básicamente están en este sitio porque hubo más recapturas, más del doble de individuos en el conteo visual, un mayor número de individuos en la categoría de días de permanencia de 81-100 días, presencia y cantidad similar de individuos distribuidos a lo largo de toda el área de todas las especies, más de doble en porcentaje de dispersión o movimiento y la especie *H. melpomene* con un tamaño poblacional mayor. Los valores de tiempo de residencia reportados para los dos sitios son altos, como aquellos de otros *Heliconius* (Turner 1971, Benson 1972, Ehrlich & Gilbert 1973, Araujo 1980, Quintero 1988. En: Ramos, R. & Freitas, A., 1999). El parámetro de tamaño poblacional de *H. erato*, NIPD, NICD y distancia de vuelo no muestran que los sitios sean significativamente diferentes en cuanto a ellos, pero si muestran una pequeña diferencia a favor del Sitio N. 2; el NICD muestra una media mayor, el NIPD tiene un máximo superior y un promedio más alto y la distancia de vuelo tanto en individuos que formaron polígonos como los que formaron líneas rectas son mayores. Finalmente, los únicos parámetros que no mostraron diferencias son la *proporción de sexos y los picos de actividad*.

Se hace necesario mencionar que en cuanto a los marcajes, hubo que fueron capturadas en una sola ocasión durante los siete meses de muestreo en las mismas áreas de estudio o por fuera de ellas como *H. antiochus antiochus*, *H. wallacei flavescens*, *H. doris dives*, *H. hecale humboldti* y *H. leucadia leucadia*; muestreos anteriores a este, en otras épocas y otros sitios han permitido ver que en general estas especies se ven de manera muy poco frecuente; con respecto a esto, Pollard y Yates, 1993 (En: Gaskin, D., 1995) notaron que algunas especies pueden ser subcontadas en muestreos de transectos, esto debido a que algunas especies pueden presentar concentraciones en colonias locales y éstas son perdidas en el muestreo, o a que las especies estén grandemente restringidas al dosel y fuera de vista de los observadores, o que sean de baja visibilidad por su coloración criptica, o que tengan un comportamiento o vuelo en márgenes sombreadas o a que realmente sean raras como una función propia de poblaciones pequeñas. El inconveniente es que determinar si un taxón es verdaderamente raro puede ser difícil (Rabinowits eta al 1986; Hubbell y Foster, 1986) y solo los estudios de campo a largo término son la única manera de resolver muchos de estos enigmas (Gaskin, D., 1995). En el caso de que una especie presente características de una especie rara no se debe asumir inmediatamente que es un efecto de actividades antropogénicas, ya que algunas poblaciones pueden sostenerse en bajas densidades por limitación de recursos, predadores, parásitos o enfermedades; sin embargo, la investigación debe ser de alta prioridad ya que cuando las distribuciones son claramente localizadas y las densidades poblacionales bajas no son balanceadas por alta movilidad además de la especieser "rara" puede también ser "vulnerable" (Gaskin, D., 1995). De modo tal, que es importante priorizar nuevas investigaciones sobre estas especies que permitan conocer el motivo de su baja captura.

Tabla 5-1 Cuadro comparativo de los parámetros poblacionales entre los Sitios de muestreo.

	COMUNIDAD DE MARIPOSAS	CAPTURAS Y RECAPTURAS	CONTEO VISUAL	TAMAÑO POBLACIONAL	TIEMPO DE PERMANENCIA
SITIO N. 1	-9 especies: <i>H. hecale</i>	<p>Capturas -22,7 % más en este sitio: <i>H. numata spp?</i> y <i>H. sara sara</i>.</p> <p>NICD -1-10 Individuos por día. Promedio: 4.8, Media: 4.0.</p> <p>Reclutamiento -Vario mucho. Dos picos en Dic. Y Feb.</p> <p>Recapturas -Menor cantidad.</p>	<p>-Menor cantidad en General.</p> <p>-Presencia de <i>H. sara sara</i> y <i>H. pardalinus butleri</i>.</p>	<p>-NIPD: 1-17 individuos por día. Promedio: 8.7.</p> <p>-<i>H. erato spp?</i>: Menor tamaño poblacional bajo los dos métodos: <u>Lincoln – Petersen</u>: 2-10 Individuos, Media: 4.5. <u>Jolly – Seber</u>: 2-15 Individuos, Media: 7.3. NIPD: 2-10 Individuos.</p> <p>-<i>H. numata spp?</i>: Mayor tamaño poblacional bajo los dos métodos: <u>Lincoln – Petersen</u>: 2-15 Individuos, Media: 5.6. <u>Jolly – Seber</u>: 2-25 Individuos, Media: 6.2. NIPD: 2-14 Individuos.</p>	<p>-<i>H. erato spp?</i>: 147 días Máximo, Media: 16.67.</p> <p>-<i>H. numata spp?</i>: 133 días Máx., Media: 16.36 días.</p> <p>-<i>H. pardalinus butleri</i>: 116 días Máx., media: 65.33 días.</p> <p>-<i>H. sara sara</i>: 58 días Máx., Media: 6.93 días.</p> <p>-Comparando <i>H. erato spp?</i> y <i>H numata spp?</i>: Más individuos en la Categoría de 0-20 días en este sitio.</p>
SIG. DIF.	NO	SI	SI	SI	SI
SITIO N. 2	-8 Especies	<p>Capturas -Menor cantidad de: <i>H. numata spp?</i>, <i>H. sara sara</i> y <i>H. pardalinus butleri</i>.</p> <p>-Más Capturas <i>H. melpomene spp?</i></p> <p>NICD -1-10 Indvs por día. Promedio: 4.8, Media: 4.5</p> <p>Reclutamiento -Es menor pero constante.</p> <p>Recapturas -Más cantidad.</p>	<p>-Mayor Cantidad en general: más del doble.</p> <p>-No <i>H. sara sara</i> ni <i>H. pardalinus butleri</i>.</p>	<p>-NIPD: 1-20 individuos por día. Promedio: 11.1.</p> <p>-<i>H. erato spp?</i>: Mayor tamaño poblacional bajo los dos métodos: <u>Lincoln – Petersen</u>: 2-20 Individuos, Media: 6.7. <u>Jolly – Seber</u>: 2-35 Individuos, Media: 11.1. NIPD: 2-14 Individuos.</p> <p>-<i>H. numata spp?</i>: Menor tamaño poblacional bajo los dos métodos: <u>Lincoln – Petersen</u>: 2-10 Individuos, Media: 3.7. <u>Jolly – Seber</u>: 2-13 Individuos, Media: 2.8. NIPD: 2-8 Individuos.</p> <p>-<i>H. melpomene spp?</i>: Solo para este sitio. <u>Lincoln – Petersen</u>: 2-7 Individuos, Media: 2.4. <u>Jolly – Seber</u>: 2-8 Individuos, Media: 3.0.</p>	<p>-<i>H. erato spp?</i>: 109 días Máximo, Media: 33.79.</p> <p>-<i>H. numata spp?</i>: 122 días Máx., Media: 10.1 días.</p> <p>-<i>H. melpomene spp?</i>: 117 días Máx., media: 21.68 días.</p> <p>-Comparando <i>H. erato spp?</i> y <i>H numata spp?</i>: Más individuos en la Categoría de 81-100 días en este sitio.</p>

	ESTRUCTURA ETARIA	DISTRIBUCIÓN ESPACIAL	DISPERSIÓN	PROPORCIÓN DE SEXOS	PICOS DE ACTIVIDAD
SITIO N. 1	-Mayor cantidad de individuos nuevos en la mayor parte del tiempo de muestreo. -La categoría de Vieja siempre menor en cantidad.	Capturas -La presencia de las especies está concentrada en los primeros metros del área de muestreo. Solo la especie <i>H. numata spp?</i> se encuentra a lo largo. -Mayor cantidad de individuos de cada especie también concentrada en los primeros metros. - <i>H. sara sara</i> , <i>H. pardalinus butleri</i> y <i>H. elevatus elevatus</i> solo presencia al comienzo del área. Recapturas -La mayoría son realizadas en los primeros metros. -Solo unas pocas al final del área de <i>H. erato spp?</i> y <i>H. numata spp?</i> Area de Ocupación -Solo hay ocupación en todo el área de dos especies. -Solo <i>H. sara sara</i> presenta mayor ocupación con respecto al Sitio N. 2, aunque es centralizada al inicio del sitio.	-Presenta en general 17.4% de dispersión. -41 individuos recapturados de los cuales 16 se da en la misma área y 25 en otro sitio. -Menos individuos móviles con respecto al Sitio N. 2. Distancia de vuelo -Polígonos: Promedio: 959 m ² , Media: 394 m ² . -Línea recta. Promedio: 79.8 m, Media: 67.19 m.	-Más machos que hembras. Hay menor diferencia entre ambos con respecto al Sitio N. 2. -Hembras: 58 (40%), Machos: 87 (60%). - Machos: 1-9 recapturas (77,9%), Hembras: 1- 4 recapturas (22.1%).	Comienzo de la actividad después de las 9 am, hora de pico entre 11_12 pm y disminución de la actividad después de las 3 pm.
SIG. DIF.	NO	SI	SI	NO DIFERENCIAS	NO DIFERENCIA
SITIO N. 2	-La categoría Nuevos no siempre es mayor en cantidad. -La categoría de Vieja siempre menor en cantidad.	Capturas -La presencia y la cantidad de las especies está concentrada en tres sitios dentro del área de muestreo. - <i>H. melpomene spp?</i> se distribuye de manera similar a <i>H. erato spp?</i> y <i>H. numata spp?</i> -Baja cantidad de <i>H. sara sara</i> y <i>H. elevatus elevatus</i> en los tres puntos. Recapturas -Se dan en los mismos tres puntos de las capturas. - <i>H. sara</i> no fue recapturada. Area de vida -Presencia de todas las especies en toda el área de muestreo. - <i>H. erato spp?</i> , <i>H. numata spp?</i> y <i>H. elevatus elevatus</i> presenta un área de vida en metros cuadrados mayor con respecto al Sitio N. 1.	-Presenta en general 38.4% de dispersión. -60 individuos recapturados de los cuales 17 se da en la misma área y 43 en otro sitio. -Más individuos móviles con respecto al Sitio N. 1. Distancia de vuelo: Polígonos: Promedio: 2237.4 m ² , Media: 582 m ² . -Línea recta. Pro: 130.8 m, Media: 110 m.	-Más machos que hembras. Hay mayor diferencia entre ambos con respecto al Sitio N. 1. -Hembras: 29 (25.9%), Machos: 83 (74.1%). - Machos: 1-17 recapturas (90.3%), Hembras: 1- 2 recapturas (9.7%).	Comienzo de la actividad después de las 9 am, hora de pico entre 11_12 pm y disminución de la actividad después de las 3 pm.

Figura 5-1 Parámetros poblacionales que mostraron ser significativamente diferentes, los que no lo fueron y los que no mostraron diferencias dentro de cada uno de los sitios en los que presentan valores positivos.

SITIO N. 1			
No significativamente diferentes		Significativamente diferentes	
Diversidad comunidad de mariposas		Marcajes	
T. poblacional: <i>H. numata spp?</i> Menos diferencia	Estructura etaria		
Proporción de sexos		No diferentes	Picos de Actividad
T. poblacional: <i>H. erato spp?</i> Más diferencia		NIPD	Recapturas
		NICD	Conteo visual
Distancia de Vuelo		Distribución Espacial	Tiempo de Permanencia
		Distribución Espacial	Dispersión o Movimiento
SITIO N. 2			

En este punto, se hace pertinente recordar que la dinámica y la estructura de un sistema, en este caso, de las poblaciones de las mariposas, resulta de la interacción entre *factores y procesos*, de manera que, un proceso puede ser afectado por muchos factores y un factor puede cambiar debido a varios procesos, por lo que, no existe una correspondencia una a una entre los procesos y los factores (Francini, R.B., 2010). Así pues, si bien a partir de los datos obtenidos se puede afirmar que se ve como el menor estado de conservación del Sitio N. 1 si afecta negativamente a varios de los parámetros poblacionales medidos, no es posible afirmar que la causa de estos cambios se deba específicamente a uno u otro factor, sino que por el contrario, pueden deberse a la alteración que el estado del bosque puede generar en las relaciones o interacciones entre varios factores y procesos, por lo tanto, lo que se busca a continuación es hacer evidentes estas relaciones y analizar el efecto general que tiene el mal estado de conservación del bosque en estos parámetros.

Es así como, analizando específicamente el *tamaño poblacional* se ve que este puede ser afectado por otros factores y procesos, como por ejemplo, el reclutamiento, el tiempo de permanencia, la estructura de edad, la proporción sexual, la cantidad de alimento, entre otros; y/o por la relación entre estos y con el estado el bosque; en el caso específico de este estudio se puede evidenciar que este varía dependiendo de la especie, tanto así que cada una de las

especies valoradas están dentro de un cuadro distinto, de modo tal que, la especie *H. melpomene spp?* es significativamente diferente a favor del Sitio N. 2, *H. erato* tiene una diferencia no significativa a favor del mismo sitio y *H. numata spp?* con diferencias No significativas a favor del Sitio N. 1. No obstante, se ve que son dos especies con un tamaño poblacional mayor en el Sitio N. 2, que es el sitio mejor conservado, además si se tienen en cuenta otros parámetros, como el NIPD o el conteo visual, que son también indicadores del tamaño poblacional, se confirma que, como ya se había mencionado atrás, los dos son más favorables en este sitio, permitiendo de esta manera, inferir que con respecto a este parámetro este sitio favorece valores más altos que en el Sitio N. 1. Ahora, relacionando otros parámetros como *tiempo de permanencia* y el *reclutamiento*, se ve que el Sitio N. 2 nuevamente presenta más individuos en las categorías de más tiempo de permanencia que el Sitio N. 1, este por un lado es una señal de que este último sitio puede presentar una fragmentación temporal, dado que la longevidad puede ser una medida de esta (Nowicki, P. et al., 2008); y por otro lado, la permanencia puede influir en el tamaño, ya que si los individuos viven más mayor cantidad de descendencia pueden dejar. Y en cuanto al reclutamiento, si bien no se vieron diferencias significativas si se ve que en este sitio es más constante a pesar de que en el Sitio N. 1 hayan picos mayores en dos meses.

Ahora, mirando en conjunto a los otros parámetros presentes en el Sitio N. 2 (*tiempo de permanencia, la distribución espacial, la dispersión y las Recapturas*), se puede inferir que este sitio presenta un hábitat más continuo, con una composición y estructura de vegetación más homogénea que proporciona condiciones similares de habitabilidad a todas las especies, lo que permite que los individuos de estas hayan presentado una mayor permanencia, una distribución en presencia de especies y cantidad de las mismas a lo largo del espacio y que a la vez estas se muevan más ya que todos los sitios tienen una probabilidad similar de ser ocupados. Aquí, se hace necesario recordar, que en este sitio, se identificaron tres puntos de concentración de individuos y en la mayoría de los diagramas de movimiento se ve que varios de los individuos se movieron entre los tres puntos, lo que hace pensar que no son unidades aisladas y que lo que se logró identificar aquí corresponde al movimiento de los mismos más que a una dispersión como tal ya que dentro de este concepto se habla de la salida de individuos de una población a otra, lo que no aplica al considerarse que en este caso hay una sola población dado el retorno de los individuos a uno u otro punto. Además de este comportamiento de los individuos móviles, los individuos que permanecieron en cada uno de estos tres puntos hacen considerar como consistente la afirmación de Mallet, J., (1986) acerca de, que la fidelidad al sitio sugiere que los adultos de *Heliconius* podrían vivir en grupos familiares y que los individuos que se mueven podrían estar buscando nuevos claros, ya que si no hay dispersión hacia estos, estas especies podrían rápidamente extinguirse cuando los hábitats crezcan a un bosque maduro. Este comportamiento de permanecer en un sitio explica en parte los valores de residencia que presentaron los adultos en los dos sitios, tal como ha sido propuesto en otros trabajos (Ramos, R. & Freitas, A., 1999). Este análisis permite además ver la fuerte relación que hay entre la dinámica del bosque y la de las poblaciones de *Heliconius*.

Por otra parte, en el Sitio N. 1 se cree que la menor cantidad de recapturas que repercute en un menor tiempo de permanencia, muestran que varios de los individuos allí permanecen menos en el área de muestreo posiblemente porque tienen que migrar a un sitio más lejano fuera del espacio de estudio buscando los recursos para su sobrevivencia o porque murieron; esto podría explicar que a pesar de que hay más individuos nuevos en la mayoría del tiempo de muestreo y en algunos meses hay más reclutamiento que en el Sitio N. 2, el tamaño poblacional no es más grande en dos de las especies con respecto al sitio N. 2; así mismo, el que varias de las especies

estén más concentrados en un solo lugar podría permitir pensar que las condiciones no son favorables a lo largo de todo el sitio para todos y que en este caso el borde del bosque ofrece más recursos que hacen que los pocos individuos que no migraron o murieron se concentren allí, o que como lo manifiesta Ramos, R. & Freitas, A., (1999) en relación a *H. erato phyllis* y *H. sara apseudes* (Hubner), las mariposas prefieren alimentarse de flores comunes a lo largo de los bordes de bosques de crecimiento secundario, esto relacionado a su especialización en granos de polen pequeños (Boggs *et al.* 1981. En: Ramos, R. & Freitas, A., 1999) y en el uso de especies de plantas hospederas típica de hábitats sucesionales (Gilbert, 1991. En: Ramos, R. & Freitas, A., 1999). Este comportamiento fue visto en la especie *H. sara sara* para este estudio en el sitio N. 1, y podría a la vez explicar la poca cantidad de individuos vistos y capturados en el Sitio N. 2 donde el borde del bosque se encuentra muy lejos del sitio de muestreo.

Como se había mencionado en el marco teórico, ya otros autores también han llegado a estas conclusiones, por un lado, investigadores como Horner, M. et al., (2003), encontró que los bordes entre bosques y áreas abiertas algunas veces tienen riquezas de especies relativamente altas, esto posiblemente dado por la presencia de viviendas y áreas de agricultura cercanas a los bosques que tienen una alta importancia en recursos como las plantas hospederas, frutas en descomposición, flores con néctar y polen para las mariposas, por lo que podría también tener un efecto indirecto en la diversidad de las mariposas alrededor del bosque. Por otro lado, Ehrlich, P., (1984) concluye que uno de los factores que más influyen la estructura de una población es la distribución y abundancia de los recursos nutricionales, los cuales dependen completamente del grado de conservación del bosque en general, y en el caso particular de los *Heliconius* observados en este trabajo se comprueba que los individuos se mueven entre los recursos de las larvas y de los adultos, los cuales están separados, siendo estos factores determinantes en su desplazamiento. Este movimiento fue mayor para el Sitio N. 2 primero porque presentó un porcentaje mayor de individuos móviles y porque los que lo hicieron presentaron una distancia de vuelo mayor, sin embargo, el tercer individuo que más movimiento presentó fue una hembra en el Sitio N. 1, esto nos indica como había mencionado Ehrlich et al., 1982 (En: Ehrlich, P., 1984) que en cuanto a la dispersión, un valor alto de este parámetro también podría indicar que el recurso para el adulto no es suficientemente abundante y por tanto esta incrementa especialmente en las hembras.

Con respecto a las condiciones de los bosques del estudio fue confirmado a partir de las observaciones y del análisis de la estructura de la vegetación (Capítulo 3), que la degradación a la que está siendo sujeto el Sitio N. 1 ha alterado la disponibilidad de las fuentes de alimentos de néctar y de las plantas hospederas de estas especies de mariposas, por un lado, ha favorecido el crecimiento de las pasifloras en el borde del bosque, ya que las semillas de estas plantas pueden germinar solo en áreas abiertas donde el suelo está expuesto a la luz (Gilbert, L., 1982), y por otro lado, la cercanía a las casas ha hecho que haya una mayor oferta de polen fuera del bosque, lo que justifica en gran parte la distribución espacial de las especies en el borde del sitio teniendo en cuenta que el recurso de polen en *Heliconius* parece ejercer más grande influencia en los patrones de movimiento de los adultos que incluso lo que hace el recurso larval (Ehrlich & Gilbert, 1973. En: Gilbert, L., 1984).

Finalmente, es importante notar que en el Sitio N. 1 se ve favorecida la especie *H. numata spp?*, presentando subespecies diferentes y teniendo un mayor tamaño poblacional, esto puede deberse a que esta especie es comúnmente habitante de bosques secundarios (Joron Mathieu et al., 2006) y/o al favorecimiento también de los recursos propios de esta especie, como su

planta hospedera, lo que ha sido generado por la alteración a la dinámica natural del bosque. Esto también podría deberse a que esta especie presenta la habilidad de usar un gran rango de recursos de adultos y de larvas, cambiando de comportamiento y preferencias de acuerdo al ambiente, lo que es conocido como plasticidad ecológica, estovisto para *H. erato phyllis* por Ramos, R. & Freitas, A., 1999 y contrario a lo manifestado por estos autores para *H. numata spp?*, los cuales encontraron que en su áreas de estudio esta especie estaría restringida a sectores limitados de hábitats de bosque. Para este estudio es diferente pues *H. numata spp?* no solo fue la más abundante en el Sitio N. 1 sino también la especie mejor distribuida a lo largo del área de muestreo en los dos sitios. Pero en completa concordancia con las observaciones de ellos para *H. melpomene spp?* que si fue solo posible estudiarla en el Sitio N. 2, mostrando hábitos más restringidos que las demás a bosques mejor conservados y una menor capacidad de competencia con respecto por ejemplo a *H. sara sara* y *H. numata spp?*.

6 Capítulo 6: Medidas de gestión, uso y conservación de los hábitats en estudio, en función a este grupo de mariposas.

La tarea de establecer medidas de gestión, uso y conservación para cualquier hábitat y para los recursos naturales en el mundo no ha sido una tarea fácil, en primer lugar, porque en muchos casos ni siquiera tenemos claro como podemos aprovechar estos recursos de manera sostenible, por tanto, antes de cualquier medida tomada la actitud ha sido de crear modelos de extracción que en muchos casos son insostenibles y que no solo han afectado al recurso en particular, sino a toda una gama de seres vivos y las relaciones ecológicas inmersas dentro de los ecosistemas, lo que ha hecho de estas alteraciones una barrera para la capacidad de los hábitats de soporte y recuperación. Es así como, es pertinente dar una mirada a lo que ha pasado con respecto a lo ambiental en Colombia y la Amazonia, su territorio y recursos; así como, resaltar los problemas ambientales que están afectando a las poblaciones de los Lepidópteros y cuáles de estos problemas están presentes en Colombia y cuáles fueron evidentes dentro de este estudio y las consecuencias sobre los parámetros poblaciones de esta comunidad; todo esto con el fin de poder generar propuestas de gestión en pro de la conservación tanto de los bosques como de las mariposas de la Amazonia Colombiana.

Los problemas ambientales presentes hoy en Colombia son consecuencia del crecimiento demográfico, la transformación productiva, la persistencia de la pobreza, la minería tradicional y tecnificada y el crimen organizado de productos ilícitos; actividades que surgieron en gran medida desde la conquista y que han venido creciendo a lo largo del tiempo (Rodríguez, M. & Espinoza, G., 2002). La parte más explotada del país, esta concentrada básicamente en la región andina y caribe, estas se han intervenido siguiendo un modelo basado en una economía de destrucción y en la apropiación del territorio y sus atributos. Esta forma de aprovechamiento que ha servido de base al proceso de crecimiento y desarrollo del país no toma en cuenta los costos ambientales y apenas los considera como una mera “externalidad” y puede concluirse que la parte no utilizada del territorio nacional, concentrada fundamentalmente en las regiones Amazónica, Orinocense y Pacífica, conserva todavía una importante cobertura de bosque natural y una oferta considerable de servicios ambientales. Afortunadamente, estos ecosistemas y su oferta natural se han conservado, aunque no por un propósito deliberado, sino por la carencia de vías de comunicación que los pongan dentro del límite de rentabilidad (Guhl, E., 2007).

De manera particular, la Amazonia representa el 41% del territorio nacional, que tiene más del 58% de la cobertura boscosa total (Guhl, E., 2007). Este ecosistema cubre 483.164 km² y cerca del 83.6% tiene cobertura de bosques naturales, sin embargo, en algunos sectores, existen procesos de intervención que los ponen en riesgo, como consecuencia de los *procesos de ocupación, praderización, aumento de cultivos de uso ilícito, la minería y los hidrocarburos*. La continua ampliación de la *frontera pecuaria y de la praderización*, han llevado a una desconexión entre las coberturas naturales de las regiones Andina y Amazonia, esto se puede ver en el sector occidental de la Amazonia en los departamentos de Caquetá, Putumayo y Meta, y entre la Orinoquia y la Amazonia en los sectores de los departamentos de Guaviare y Vichada. Entonces se están reemplazando dos hectáreas de bosques con alta biodiversidad, y servicios ecosistémicos, en cuanto a regulación del ciclo hidrológico y temperatura, la polinización, la producción de biomasa

(frutas, nueces, maderas, carnes de monte) o el mantenimiento de las funciones e interacciones ecológicas, ya sean topológicas o corológicas en los paisajes, todo por 2 hectáreas con predominio de una sola especie vegetal (*Brachiaria decumbens*) y por el predominio de una sola especie de fauna, la vaca (*Bos primigenius taurus* Linneo, 1758) (Murcia, U., Rodríguez, J.M., et al., 2014).

Otro de las actividades en auge en el País y que tiene en la mira a la Amazonia, es *la minería*, este se está convirtiendo con gran velocidad en un país minero, y eventualmente se convertirá en un gran productor de agrocombustibles, dos actividades de alto impacto ambiental. El hecho de que las exportaciones de Colombia se hayan multiplicado por cuatro, en términos absolutos, en los últimos seis años, indica cuán profunda está siendo esa transformación productiva en nuestro país. Esta extracción de minerales ha venido avanzando considerablemente en la región del Amazonas; para el año 2012 y según información de Catastro y Registro Minero, en la región había cerca de 140 títulos vigentes que cubren un área aproximada de 100.000 hectáreas (la mayoría dedicada a la extracción de oro y coltán). No hay duda de que el Gobierno ha puesto sus ojos en esta región para explotarla en este sentido, de modo tal, que decidió establecer como Área Estratégica Minera un territorio de 17'089.085 hectáreas, que incluye áreas protegidas, resguardos indígenas y zonas de reserva forestal, en donde se han detectado importantes yacimientos de al menos cuatro de los diez minerales estratégicos; así el 15% del territorio continental colombiano, el 35,4% del bioma amazónico, quedaron regidos bajo esa figura, que establece un plazo máximo de diez años para efectuar los procesos de selección y adjudicación de 201 bloques (Redacción Vivir, 2013).

En cuanto a los *hidrocarburos*, al igual que la minería trae consigo varios problemas como la deforestación, la pérdida de biodiversidad, la contaminación del agua, el suelo y el aire, así como conflictos con las comunidades indígenas de la zona ya que son los que menos de toda la cadena (<http://wwf.panda.org/es>). Actualmente, en el país se realizan actividades de exploración y explotación en la cuenca Caguán-Putumayo, que se expande por Putumayo, Meta y Caquetá, pero se estima que el potencial petrolero, solo en esa área de la región amazónica, es de 557 millones de barriles de petróleo. Sin embargo, expandir hacia esta región la frontera petrolera colombiana es una tarea llena de obstáculos, desde la prevención de los posibles impactos de la actividad a la diversidad biológica y a los ecosistemas del 'pulmón del mundo' hasta la presencia de etnias indígenas y comunidades cuyas visiones de desarrollo no conciben el desarrollo de la industria de hidrocarburos (Portafolio, 2014).

Como es posible ver, aunque la Amazonia Colombiana aún se considera un ecosistema con alto grado de conservación comienzan a versen los estragos de proyectos económicos que no tienen en cuenta la biodiversidad y el desarrollo sostenible que tanto el estado ha mencionado dentro de sus programas de gobierno desde la Conferencia de Río y a partir de sus dos grandes reformas de política pública en relación a lo ambiental, la primera mediante la expedición del Código de los Recursos Naturales Renovables y del Medio Ambiente en 1974 y la segunda en la Constitución de 1991 (Rodríguez, M., 2009). Esto sucede porque a pesar de haber creado el SINA, el Ministerio del Medio Ambiente, los institutos de investigación científica entre otras instituciones, en los últimos años se ha presentado un retroceso en el interés por lo ambiental, desde la perspectiva política y económica, impulsado por las fuerzas del mercado y la visión de corto plazo (Guhl, E., 2007),

Particularmente para la Amazonia se creó el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI) desde 1993, con el cual se ha querido aportar a la realización y divulgación de estudios e

investigaciones científicas de alto nivel relacionadas con la realidad biológica, social y ecológica de esta región, no obstante, no ha sido posible el cumplimiento íntegro de la tarea, pues el problema principal para llevarla a cabo radica en que el país no ha tenido una visión estratégica y proactiva sobre la Amazonia, a pesar de que ella representa alrededor de una tercera parte de la extensión territorial del país y está dotada de valiosísimos recursos tanto bióticos como abióticos cuya magnitud y potencial no conocemos a ciencia cierta, pero que, sin temor a equivocarse, se pueden prever como muy considerables (Guhl, E., 2007).

Por otra parte, es pertinente resaltar que la amazonia no solo es importante por los servicios ambientales que presta sino que también tiene un valor intrínseco al ser un ecosistema que alberga una gran variedad de formas de vida, entre las cuales están las mariposas, las cuales podrían estar comenzando a versen afectadas como sus contrapartes en algunos otros ecosistemas no solo del país sino también en otras regiones del planeta, como ya ha sido registrado por muestreos que han sido conducidos (Ehrlich y Ehrlich, 1981, Ehrlich 1984. En: Gaskin, D., 1995); por ejemplo, en partes de Europa las pérdidas han sido documentadas por al menos 100 años (Conquest 1897, Frohawk 1925 y Ford 1945. En: Gaskin, D., 1995), los países bajos han perdido un cuarto de la fauna de mariposas. Muchas de estas pérdidas pueden ser atribuidas a actividades antropogénicas (Kudrna, 1986. En: Gaskin, D., 1995). Reducciones en rango y extinciones de poblaciones locales se ha acelerado desde 1960s (Thomas, 1984. En: Gaskin, D., 1995), como resultado de políticas de agricultura dirigidas a maximizar la eficiencia económica con grandes cambios en casi todos los métodos tradicionales de agricultura, esto es precisamente lo que hoy en día se está proponiendo para la Amazonia Colombiana(Gaskin, D., 1995).

De esta manera, las mariposas y otros seres vivos han venido sufriendo las consecuencias de las actividades antropogénicas, las cuales han causado diversos problemas ambientales como la pérdida y degradación de los hábitats, el cambio climático, las especies invasoras, la recolecta y el tráfico, la contaminación, los incendios forestales y los organismos genéticamente modificados (Freitas, A.V.L., 2011 y Bonebrake, T. & Boggs, C., 2010). La degradación del hábitat es actualmente la más grande amenaza para los insectos tropicales; sin embargo, los efectos del cambio climático podrían pronto ser más preocupantes (Bale et al., 2002; Deutsch et al., 2008; Chen et al., 2009. En: (Gaskin, D., 1995). Es importante tener en cuenta, que uno de los problemas de las actividades antrópicas es el nivel de las mismas, en el nivel intermedio, tal como lo que ocurre en áreas residenciales pequeñas, el desarrollo puede introducir nuevos recursos que son explotables en este caso por las mariposas. Estas adiciones pueden incluir vegetación ornamental, introducción de pastos, recursos de agua las cuales extienden la temporada de néctar, incrementando la productividad y a nueva configuración de la vegetación. En contraste, un desarrollo más extensivo puede decrecer los recursos para las mariposas cubriendo permanentemente las áreas con pavimento y estructuras. Estos cambios afectan a las especies directamente y diferencialmente, y consecuentemente, las comunidades a las cuales ellas pertenecen (Blair, R., Launer, A., 1997).

Específicamente, la pérdida y fragmentación del hábitat afecta tanto la estructura como la dinámica de muchas de las poblaciones de las mariposas, ya que esta está fuertemente ligada a la disponibilidad de alimentos para los adultos y las plantas hospederas para las larvas. Buena parte, de lo que se llama "calidad de hábitat" para una especie contiene la distribución de estos recursos, además, de las características microclimáticas locales y la presencia de predadores, parasitoides y competidores, los cuales se ven afectados por la fragmentación. La reducción del hábitat y su concomitante fragmentación lleva a problemas serios en el que no sea segura la

viabilidad de las poblaciones remanentes. La reducción del área puede llevar a una reducción en el tamaño poblacional, lo que, por su parte, puede aumentar la fragilidad de las poblaciones y su susceptibilidad a factores estocásticos, tales como baja viabilidad por depresión endogámica y aumento de la probabilidad de extinción local debido a la variabilidad demográfica y ambiental. La continua presión de fragmentación y desmantelamiento puede llevar a la extinción completa de una población local de la especie (Lewinsohn, T., Freitas, A., Prado, P., 2005). En el caso de subespecies, esa amenaza es más dramática, porque su distribución es, en general, más restringida (Freitas, A.V.L., 2011). Es así como, la fragmentación generalmente reduce la riqueza de las especies o produce cambios en la composición de especies aunque hay excepciones (Lewinsohn, T., Freitas, A., Prado, P., 2005).

De manera particular, un estudio de Ramos, R. (2010) sobre los efectos de la fragmentación del hábitat en la estructura genética de *H. erato phyllis* (Fabricius, 1775) en Brasil mostró que la pérdida de las plantas hospederas a lo largo del tiempo puede modificar la estructuración de las poblaciones de forma moderada. La disponibilidad de los recursos es responsable por los niveles de estructuración, ya que posibilitan la colonización y mantenimiento de las futuras generaciones. Por lo tanto, el mantenimiento de las plantas hospederas y las flores, incluso en fragmentos, próximos o conectados por corredores, son esenciales para mantener el flujo entre poblaciones, sobre todo urbanas. No obstante, son necesarios nuevos estudios que permitan cuantificar la disponibilidad de recursos y probar sus correlaciones con la variabilidad y diversidad de las poblaciones.

Los otros problemas ambientales también aportan negativamente a la declinación de las poblaciones de mariposas, por una parte, los efectos del cambio climático global ya se han sentido en muchas taxa y las mariposas no son ciertamente la excepción y ya han sido vistos varios efectos en muchas poblaciones de mariposas de la zona templada (ej. McLaughlin et al., 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Peliniet al., 2009). Sin embargo, actualmente hay pocos estudios empíricos relacionados con el cambio en el clima y los cambios en la distribución o extinciones de los lepidóptera tropicales, no obstante, es importante mencionar que la temperatura no es la única variable climática que se espera cambie como un resultado del cambio climático sino que también cambios en la lluvias, lo cual puede tener grandes efectos en las poblaciones de las mariposas tropicales (ej. Azerefegne et al., 2001) y en sus interacciones con otras especies (Schweiger et al., 2008), como por ejemplo, con sus plantas hospederas.

Por otra parte y después del desarrollo (pérdida de hábitat) las especies invasoras poseen una de las más grandes amenazas contemporáneas para la conservación de los lepidópteros en América del Norte (Wagner and Van Driesche, 2009). En los trópicos, el impacto de las especies invasoras en las poblaciones de mariposas nativas es menos bien conocido, aunque claramente las especies invasoras pueden tener grandes efectos en los insectos tropicales (Gillespie and Roderick, 2002). La invasión de las especies no nativas puede llevar al rompimiento de las interacciones de las especies envueltas en los sistemas de las mariposas tropicales. Por ejemplo, los errores de oviposición son conocidos de ocurrir en los trópicos cuando una hembra pone huevos en especies invasoras en las que las larvas no pueden desarrollarse (ej. Straatman, 1962. En: Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010).

El desarrollo también trae otro problema que es la contaminación del ambiente con toxinas como los pesticidas, los herbicidas, la polución y los organismos modificados genéticamente, los cuales interrumpen el desarrollo de la mariposas y su sobrevivencia, en general, los efectos de estas

toxinas en las poblaciones de mariposas son pobremente comprendidas y estas pueden o no tener consecuencias apreciables para las poblaciones en los trópicos. Así, la importancia de las toxinas requiere más estudio para determinar su real efecto en la conservación de las mariposas del trópico (Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010). En cuanto a los organismos modificados genéticamente, los resultados de estudios han mostrado que la ingesta de ciertas cantidades de polen de plantas modificadas genéticamente disminuye el crecimiento y desarrollo de las larvas y disminuye la cantidad de individuos que llegan a la edad adulta (Hansen-Jesse & Obrycki, 2000; Felke *et al.*, 2010; Dively *et al.*, 2004; Lang & Vojtech, 2006. En: Freitas, A.V.L., 2011). Finalmente, varias poblaciones de mariposas en el mundo han declinado como resultado de las excesivas colectas por parte de coleccionistas de mariposas, estas se encuentran en la lista de especies en riesgo por su comercio (CITES), sin embargo, se considera que la colecta probablemente no tiene un efecto significativo en muchas poblaciones de mariposas tropicales, particularmente cuando es comparado con amenazas inminentes como la pérdida de hábitat (Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010).

Ahora, los anteriores problemas ambientales causados por principalmente por acciones antrópicas y las afectaciones mencionadas a las mariposas han sido determinadas a partir de estudios principalmente en poblaciones de mariposas de la zona templada del planeta y en una menor cantidad en países del trópico; particularmente en Colombia, existen muy pocos estudios que nos permitan conocer o determinar cuáles de las anteriores amenazas se encuentran actualmente afectando las poblaciones de mariposas. Sin embargo, en Colombia desde el año del 2002 se esta publicando la serie de los libros rojos de las especies amenazadas, la cual lleva 17 volúmenes publicados hasta la fecha, uno de ellos es el libro rojo de los Invertebrados de Colombia del 2007, donde se mencionan algunos factores que directa o indirectamente han venido afectando a los artrópodos en general, como ya se mencionó anteriormente, la pérdida, degradación o fragmentación del hábitat es el primer factor a tener en cuenta, luego se mencionan la fumigación con plaguicidas y herbicidas, la colecta o extracción de individuos de las poblaciones, la desecación de cuerpos de agua para aumentar el área de ocupación urbanística o explotación agrícola, las especies invasoras y los incendios locales. Dentro de este mismo libro, se encuentran 10 especies de Lepidóptera con alguna categoría de amenaza, las principales causas son la destrucción de su hábitat como consecuencia de la expansión agrícola y ganadera, la quema y tala de bosques, los cultivos ilícitos y su consecuente fumigación con Glifosato, los herbicidas e insecticidas, la destrucción del bosque y en un solo caso la sobreexplotación de su planta hospedera. Estas especies se encuentran distribuidas en su mayoría en la zona andina y norte del país, con presencia de dos especies en la zona del pacífico (Choco) (Amat - G. et al., 2007).

Por lo que se refiere a los resultados de este trabajo y como ya se ha mencionado anteriormente, se buscó valorar y comparar el efecto que tiene un bosque en menor estado de conservación, como lo es el Sitio N. 1, sobre los parámetros poblacionales de un grupo particular de mariposas, este bosque presenta acciones antrópicas como la tala, la presencia de plaguicidas, herbicidas, agricultura, casas y una carretera principal, evidencia los problemas de fragmentación del hábitat y contaminación; sin embargo, se puede decir que la alteración que presenta si bien hizo que se diferenciara significativamente con el bosque en mejor estado de conservación, no es una alteración en un grado máximo, como si lo pueden estar otros bosques en otras regiones del país, ya que esta región presenta un desarrollo económico y urbanístico mucho menor, por lo tanto, se puede decir, que es un bosque en un estado intermedio de alteración y que los resultados podrían mostrar un estado inicial de afectación de las poblaciones de mariposas que puede

avanzar si las condiciones no cambian y por el contrario avanza la extracción no controlada de recursos forestales, la implementación de la agricultura, el crecimiento urbanístico y la contaminación.

Teniendo en cuenta que la variable estudiada fue el grado de conservación del bosque, se asume entonces, que los aspectos antes mencionados que hacen que este sitio no presente las mismas condiciones de favorabilidad para las especies a lo largo de todo el área de muestreo, hayan conllevado a que los parámetros poblacionales comiencen a verse alterados a causa en una probabilidad mayor por este aspecto; como se mencionó en el capítulo 4, los parámetros poblacionales alterados y que presentaron una mejor valoración en el sitio con un mejor estado de conservación (Sitio N.2) fueron: un mayor tamaño poblacional en tres de las especies estudiadas, un conteo visual mayor, un número mayor de recapturas, una especie más con una población lo suficientemente grande como para permitir el estudio de los parámetros poblacionales (*H. melpomene spp?*), un tiempo de permanencia en el sitio mayor, una distribución espacial más equitativa entre las especies y con una presencia a lo largo de todo el área de muestreo y un mayor movimiento de los individuos. Estos resultados permiten entonces tener más argumentos para afirmar que la alteración de los bosques en las formas descritas atrás repercute en una alteración de los parámetros poblacionales de las mariposas y por ende podrían poner en riesgo a largo plazo la conservación de las mariposas en la Amazonia Colombia si las acciones antrópicas no son controladas.

Es pertinente resaltar que, a pesar de que como se mencionó atrás la afectación del bosque se considera en un grado no tan alto como podría llegar a ser en el futuro, las alteraciones no se dan en uno o dos de los parámetros sino que se dan en la mayoría de los parámetros estudiados y que esto sucede en un grupo de mariposas que han demostrado en otros estudios ser más resistentes al disturbio gracias a la plasticidad ecológica que muchas de sus especies muestran, todo esto hace que surjan varias preguntas: ¿Con el avance de la alteración de los bosques se espera que también avancen las alteraciones en las poblaciones de mariposas? ¿Si esto sucede en este grupo de mariposas que podría estar sucediendo con otros grupos? ¿Podrían algunos de estos grupos ser más vulnerables a la disminución de su habitat? ¿Qué está pasando con especies como *H. leucadia leucadia* que en siete meses solo fue capturada en tres ocasiones para los dos sitios? ¿Es pertinente esperar a que las poblaciones de mariposas se vean realmente amenazadas para intervenir como en muchas otras ocasiones se ha hecho con otros seres vivos? ¿Qué acciones o medidas se pueden adelantar que permitan la conservación de los bosques del Amazonas Colombiano y por ende de los seres vivos que habitan en ellos?

Es evidente que son muchas más las preguntas que las respuestas que de este tipo de trabajos se generan al final, pero es precisamente allí donde reside lo interesante de la investigación científica, la cual trata de establecer regularidades de lo que no se conoce y se trata de traducirlas en términos de datos, análisis y disposición de resultados, para que la sociedad pueda hacer uso de ellos en su beneficio (Mantilla, L., 2008), pensando que el beneficio también sea para la biodiversidad en general, se propone que como en otros muchos países, se planteen y se ejecuten medidas de gestión y conservación, aquí se reúnen las propuestas encontradas en otros países, las propuestas por diferentes científicos en artículos de investigación y las propuestas en el libro rojo de invertebrados de Colombia y las que surgen como resultado del desarrollo de este trabajo:

Reducción de la pérdida de hábitat en pro de la conservación de las especies de lepidópteros:

Una de las mejores estrategias de conservación parece ser la protección preventiva o adquisición de grandes áreas de cada tipo de bosque o hábitat en cada región principal del país más que intentar salvar especies en peligro (Gaskin, D., 1995). Se dice que el futuro de la conservación de los invertebrados depende de la conservación de hábitats enteros y de una mejor comprensión de sus roles en mantener procesos ecosistémicos (Lewinsohn, T., Freitas, A., Prado, P., 2005). Así mismo, en el estudio de Bandini, D., Prado, P., Brown, K., Freitas, A., 2008, se concluye que una estrategia de conservación que busca preservar tantas especies como sea posible por unidad de área en biomas altamente fragmentados debería dar prioridad a proteger fragmentos en diferentes paisajes, más que más fragmentos en el mismo paisaje. Aunque muchos esfuerzos de conservación buscan preservar áreas prístinas de bosque continuo, no se puede negar la importancia de preservar fragmentos locales de paisaje. Estos mosaicos heterogéneos eficientemente mantienen poblaciones de muchos artrópodos pequeños, incluyendo mariposas frugívoras (Brown & Freitas, 2002; Veddeler et al., 2005), y podría adicionalmente actuar como corredores o pasos de muchos otros organismos.

En relación a las mariposas, Samways (2007 En: Dover, J. & Settele, J., 2009) sugiere que para la salud de las poblaciones tres componentes básicos deberían ser tenidos en cuenta: parches de hábitat grandes, buena calidad del parche y reducido aislamiento del parche. El también identificó seis más que pueden ser usados para enfocar esfuerzos de conservación en la escala de paisaje: 1) mantener reservas (recursos de poblaciones); 2) Mantener una alta heterogeneidad del paisaje; 3) reducir el contraste entre parches (Por ejemplo: grado de modificación del parche); 4) Introducir preservación de la tierra; 5) simular condiciones naturales/disturbios; 6) conectar parches de alta calidad. Así mismo, en este texto se dice que es claro que aun para un grupo relativamente pequeño de especies tales como las mariposas aún hay vacíos substanciales en nuestro conocimiento al nivel de conceptos, ya que las especies difieren en sus respuestas a una configuración dada del paisaje (haciendo difícil hacer generalizaciones), y que las mismas especies responderán diferentemente en diferentes localizaciones geográficas dadas las condiciones locales.

Particularmente en Colombia, se han venido adelantando acciones que aportan a este objetivo, esto por medio del Sistema Nacional de Áreas protegidas, el cual es el conjunto de áreas protegidas, actores sociales y estrategias e instrumentos de gestión que las articulan, para contribuir como un todo al cumplimiento de los objetivos de conservación del país. Incluye todas las áreas protegidas de gobernanza pública, privada o comunitaria, y del ámbito de gestión nacional, regional o local; de manera particular, Parques Nacionales debe administrar las áreas protegidas del Sistema de Parques Nacionales Naturales en las categorías de Parque Nacional Natural -PNN- Santuario de Fauna y Flora -SFF-, Área Natural Única -ANU-, Reserva Nacional Natural -RNN- y Vía Parque(<http://www.parquesnacionales.gov.co>); estas áreas son aproximadamente el 12% del territorio nacional y en el territorio del Amazonas se encuentra 8 áreas en protección, este porcentaje parece poco con respecto al total del área de Colombia, sin embargo, este no parece ser el problema más sobresaliente sino la falta de financiación a los mismos, teniendo en cuenta que esta institución depende del presupuesto que el gobierno entrega a todos los integrantes del SINA, el cual venido bajando desde su formación (Rodríguez, M., 2009), esto evidentemente repercute en que no se puedan cumplir a cabalidad los objetivos de estas zonas; por otra parte, también se ha visto como un inconveniente la constante ausencia de suficientes funcionarios que asuman el papel de vigilancia y control, de tal manera, que esto

no garantiza que realmente se estén conservando estas áreas, la solución a esto permitiría verificar que las comunidades aledañas a los parques no lleven a cabo la explotación de los recursos naturales, de este modo, es claro que si bien ya el país trabaja en este aspecto si es necesaria mayor voluntad económica y administrativa por parte del gobierno para que realmente esta estrategia consiga dar los frutos necesarios. Finalmente, es importante que el gobierno apoye proyectos como el que lleva a cabo actualmente la Fundación Omacha para declara al lago Tarapotos y sus alrededores como un sitio Ramsar, para lo cual es estudio de las mariposas ha servido como sustento para esta propuesta.

Fomento a la ciencia y de Programas de investigación:

Este es uno de los puntos centrales en los que Colombia debe concentrarse y aportar recursos para su desarrollo, ya que históricamente no se ha dado la atención debida al fomento de la ciencia y al desarrollo tecnológico, por lo cual nuestro país presenta unos indicadores en materia de producción científica que se encuentran muy por debajo de países que han hecho de la generación y la aplicación del conocimiento una estrategia del desarrollo, como pueden ser los países del norte o los del sudeste asiático, e incluso inferiores a los de muchos de nuestros vecinos latinoamericanos. El estado debe ser consciente de que la sostenibilidad está directamente relacionada con la generación de conocimiento y el desarrollo de tecnologías adaptadas a las características del territorio. Esta aseveración es especialmente importante en nuestro país, en su condición de territorio megadiverso y frágil. Por vía contraria, se puede afirmar que, sin una adecuada presencia de la ciencia y la tecnología, no será posible el desarrollo y mucho menos el desarrollo sostenible (Guhl, E., 2007).

La investigación no debe estar a cargo solo de las universidades sino también de las instituciones creadas para ello, como el SINCHI (Instituto amazónico de investigación científica) en el Amazonas Colombiano; desde luego, no es sencilla la definición del tipo de actividad científica e investigativa que deben ejecutar los institutos y su ordenamiento en el tiempo para lograr un programa coherente con unas metas claras y eficaces para lograrlas. El proceso de fortalecimiento institucional de las organizaciones dedicadas al quehacer científico implica una visión de largo plazo, estabilidad y recursos económicos (Guhl, E., 2007). Así, por ejemplo, la formación de recursos humanos de alto nivel que puedan abordar temas de investigación de punta debe ser un programa constante, se debe fomentar los estudios y la capacitación de sistemáticos, taxónomos (Freitas, A.V.L., 2011), ecólogos y conservacionistas para trabajar con Lepidópteros. Así mismo, se debe garantizar la provisión y la actualización de la infraestructura y el equipamiento necesario para desarrollar la investigación. Las estrategias de difusión de los resultados de la investigación y de los beneficios que genera a la sociedad son otro aspecto fundamental para poder superar la visión generalizada en el país de que la ciencia es un campo casi esotérico cultivado por algunos “iniciados”, pero cuya utilidad y significado son muy reducidos para la gran mayoría de la población (Guhl, E., 2007).

Los programas de investigación deben ser sostenidos en la medida de lo posible a largo término (Gaskin, D., 1995) y deben propender por aportar información sobre la valoración del estatus y las amenazas a las especies, descripciones de ecología, comportamiento y demografía (historia natural) de especies amenazadas, discusiones de uso de indicadores para la evaluación del hábitat y monitoreo (Lewinsohn, T., Freitas, A., Prado, P., 2005), esto por un lado, debe hacerse en zonas de uso intensivo permanente que permita monitorear mariposas lo cual puede ayudar a detectar posibles efectos ambientales a largo término de la remoción de vegetación o de la

contaminación atmosférica y del agua, también como verificar la salud y el tamaño óptimo de fragmentos de sistemas naturales, a través de la observación de cambios en composición y la diversidad de comunidades remanentes en estas regiones (Horner, M., Daily, G., Ehrlich, P., Boggs, C., 2003) y por otro lado, en zonas mejor conservadas para conocer cuáles son las cualidades de las poblaciones en un estado de conservación mayor y que esto a la vez permita hacer comparaciones que permitan inferir el nivel de afectación que se genera con la perturbación al ambiente.

De manera particular, nuestro conocimiento de las mariposas tropicales es deficiente cuando son comparadas con las contrapartes de zona templada. Esto fue demostrado al hacer una búsqueda en BIOSIS para encontrar artículos desde 1900 a 2000 para “Lepidoptera” y “Inglaterra” y se encontró que hay 1287 artículos. La misma búsqueda para “Lepidoptera” y “Brasil” sin embargo, solo resultó en 679 artículos. Brasil es 30 veces más grande que Inglaterra, tiene más de 50 veces más especies de mariposas (58 especies en Inglaterra cf. Pollard y Yates, 1993 vs. 3300 en Brasil cf. Brown, 1996) pero tiene la mitad de los estudios en Inglaterra y eso que Brasil es comparativamente una de las mejores regiones tropicales estudiadas en el mundo (Stocks et al., 2008), la preocupación surge entonces cuando se piensa en lo que pasa en Colombia.

Por tanto, en nuestro país se deben proponer además de los continuos estudios de sistemática y taxonomía en lepidoptera trabajos en ecología, historia natural y conservación de las mismas, así como también se debe ampliar las informaciones sobre las especies de Lepidópteros amenazados y otras con datos insuficientes y monitoreo del estatus de conservación de las especies amenazadas o que ocurran en hábitats con alta tasa de conversión (Lewinsohn, T., Freitas, A., Prado, P., 2005). Todo esto, ya que el estado actual del conocimiento ecológico, combinado con los escasos recursos, puede restringir los esfuerzos de conservación de las mariposas. De esta manera, si nosotros queremos tener cambios efectivos de conservación en las poblaciones, nosotros debemos comprender sus ecologías (Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010).

Así mismo, es necesario tener en cuenta que muchas investigaciones en mariposas en los trópicos se ha enfocado en la relación entre la calidad de hábitat (ej. fragmentación del bosque) y diversidad de mariposas, lo cual han sido útiles para los esfuerzos de la conservación que se enfoca en el diseño de reservas (Kremen, 2003) y conectividad del paisaje o establecimiento de corredores (Hill, 1995; Brown and Freitas, 2000). Sin embargo, la dificultad de alcanzar generalizaciones acerca de los efectos del desarrollo antropogénico o pérdida de hábitat en la diversidad de las mariposas (ej. Koh et al., 2004) viene desde una pobre comprensión de la ecología básica de las mariposas tropicales. Por tanto, se hace necesario ir más allá de esta diversidad y la relación del hábitat sugiriendo estudios adicionales de la estructura espacial de las poblaciones de mariposas tropicales. Esto nos conduce a ver a las mariposas tropicales no solo como especies indicadoras útiles, sino como seres vivos que juegan una diversidad de roles ecológicos que brindan servicios ecosistémicos como el de polinización (Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010).

Igualmente, es importante llevar a cabo monitoreos, teniendo en cuenta que como lo definió Yoccoz et al. (2001), los esfuerzos de monitoreo buscan conseguir información “en diferentes puntos en el tiempo con el objetivo de valorar el estado del sistema y obtener inferencias acerca de cambios de estado sobre el tiempo”. En los trópicos sin embargo, el monitoreo de magnitud espacial y temporal comparable no están presentes (New, 2009). El monitoreo de mariposas

tropicales, como se mencionó anteriormente, se ha enfocado primariamente en su uso como indicadores de degradación de hábitat pero recientemente ha habido también esfuerzos para documentar cambios en las comunidades de mariposas a través del tiempo tan bien como usos comprensivos de códigos de barra de DNA para catalogar estos ecosistemas altamente diversos (Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010). Una manera de ayudar a esta labor, es la creación de guías de campo de identificación de especies para monitoreo por parte de voluntarios.

Es importante reiterar que, los esfuerzos de conservación de las mariposas en los trópicos y por ende en Colombia se verían beneficiados grandemente si los estudios poblacionales son a largo término, ya que la escasez resultante de datos históricos de tendencias poblacionales presenta un número de problemas conceptuales para comprender el estado de la biodiversidad y salvar las especies amenazadas de extinción. En primer lugar, sin datos reales de la declinación y crecimiento de muchas especies, estimar la extensión y urgencia de la actual crisis de extinción permanecerá altamente debatible, impidiendo tomar decisiones acerca de la efectividad de los esfuerzos de conservación. En segundo lugar, sin conocimiento del periodo de tiempo durante el cual la población declino, es difícil, sino imposible, saber porque declino. Raramente en conservación, se tienen todos los datos requeridos para cuantificar exactamente la dinámica poblacional pasada o las tendencias (Bonebrake, T. & Boggs, C., 2010) pero debe ser un objetivo de los científicos conseguir la mayor cantidad de información y en una muy buena calidad.

Finalmente, es importante también la investigación en alternativas económicas para la explotación del hábitat y los bosques, como por ejemplo, el uso sostenible de los mariposarios los cuales pueden proveer un recurso adicional de ingresos a las comunidades locales (Slone et al., 1997; Morgan- Brown et al., 2010) y de esta manera, conseguir tener la voluntad de los residentes en la conservación. Es así como, se puede concluir argumentadamente que estudios adicionales en todos los aspectos de la biología de las mariposas tropicales son necesarios, si ellos son llevados a cabo, entonces en el futuro será posible revisar la ecología de las mariposas y su conservación más completamente (Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P., 2010).

Fortalecimiento de las instituciones envueltas en la conservación y manejo de los lepidópteros:

El sector público no debe ser solo el responsable de la conservación en el país y mucho menos de la producción de investigación científica, sino que también el sector privado debe aportar a este objetivo, una manera de hacerlo es apoyar la creación y el trabajo de muchas Fundaciones y/o corporaciones, un ejemplo de estas es la Fundación Omacha en el Amazonas, quienes desde hace 20 años vienen aportando a la investigación y conservación de la fauna y los ecosistemas acuáticos y terrestres en Colombia, una muestra de su aporte, fue la colaboración brindada para la ejecución de este trabajo en el Municipio de Puerto Nariño Amazonas y la iniciativa por declarar el Lago Tarapotos como un sitio Ramsar. Es importante mencionar también su aporte a la sensibilización de la sociedad para la conservación de la biodiversidad, ellos junto con la Fundación Natutama aportan diariamente a esta tarea por medio de su centro de interpretación ambiental en el mismo municipio y por medio de los programas de educación ambiental que llevan a cabo en la zona y fuera de ella.

Aumento del control y protección de los lepidópteros:

Esto debe hacerse por medio de las instituciones asignadas para esto como lo es el Ministerio de Ambiente y Desarrollo sostenible desde su oficina de CITES y de la ANLA, esta última quien es la encargada de las licencias ambientales, así como también de las corporaciones regionales, en el caso del Amazonas de Corpo Amazonia. No obstante y de manera reiterada se llama la atención que estas instituciones no podrán cumplir sus funciones sin una adecuada asignación de recursos y sin la voluntad administrativa y política de querer cumplir con los objetivos planteados en pro del ambiente y la conservación.

7 Conclusiones y Recomendaciones

- La **comunidad de mariposas** del género *Heliconius* en esta zona está compuesta por **11 especies**, de las cuales **9 fueron recolectadas en el Municipio de Leticia (Sitio N. 1) y 8 en el Municipio de Pto. Nariño (Sitio N. 2)**. En el sitio N. 2 no se encontraron dos subespecies de la especie *H. numata* y la especie *H. hecale humboldti*.
- El **análisis de estructura de la vegetación** en los dos sitios mostró que el Sitio 1 tiene un **bosque en menor estado de conservación y presenta problemas de fragmentación y contaminación**; sin embargo, no es una alteración en un grado máximo, es **un bosque en un estado intermedio de alteración** y que los resultados podrían mostrar un estado inicial de afectación de las poblaciones del género *Heliconius*.
- De los **siete parámetros poblacionales** analizados, solo **cuatro de ellos mostraron ser significativamente diferentes entre los sitios** (Tamaño poblacional, tiempo de permanencia, distribución espacial y dispersión o movimiento) a favor del sitio N. 2, dos parámetros son diferentes entre los sitios pero no significativamente (Tamaño poblacional y estructura etaria) y dos parámetros no mostraron diferencias entre los sitios (proporción de sexos y los picos de actividad).
- El Sitio N. 2 al presentar un **hábitat más continuo, con una estructura de la vegetación más homogénea y con menor presencia de problemas de fragmentación, contaminación y presencia humana constante**, proporciona condiciones similares de habitabilidad a todas las especies y por tanto la mayoría de los puntos en esta área de muestreo presentan una igual probabilidad de ser ocupados.
- El **menor estado de conservación del bosque del Sitio N. 1 afecta negativamente** a la mayoría de los parámetros poblacionales medidos, los individuos en este sitio permanecen menos en el área posiblemente porque tienen que dispersarse a otros sitios buscando los recursos para su sobrevivencia o porque en realidad han muerto, y los que permanecen lo hacen en el borde del bosque, lo cual es consecuencia de la fragmentación y la presencia de viviendas que les brinda más recursos tanto de polen como de plantas hospederas para las larvas.
- La afectación de los problemas ambientales actuales sobre las poblaciones de mariposas depende en gran parte del **nivel de los mismos**, dado que se ha visto que **a niveles intermedios (Fragmentación)** puede introducir recursos favorables para las poblaciones; así mismo, es importante tener en cuenta que la **afectación es diferencial** con respecto al grupo de mariposas en particular, en el caso de *Heliconius*, la plasticidad ecológica que presenta le permite a varias de sus especies (*H. numata*) responder favorablemente al disturbio intermedio, pero hacer generalizaciones a todo el grupo en todos los puntos de sus distribuciones y en cualquier otro grupo de especies de Lepidóptera no es correcto.

- El Amazonas es un área de suma importancia para la **conservación**, no solo por los servicios ambientales que presta sino que también tiene un valor intrínseco al ser un ecosistema que alberga una gran variedad de formas de vida, como el género **Heliconius**, al ser una **zona de contacto** con presencia de una gran variedad de polimorfos locales con hibridación intraespecífica, de tal manera que es un banco genético, con gran cantidad de datos ecológicos y evolutivos.
- El país debe poner mayor interés y recursos económicos a las estrategias ya establecidas y debe gestionar medidas de uso y conservación como: **Reducir la pérdida de hábitat, Fomentar programas de investigación, Fomentar las instituciones tanto públicas como privadas envueltas en la conservación y manejo de los bosques y la biodiversidad Aumentar el control y la protección de los seres vivos ante el comercio y la explotación ilegal.**

8 Bibliografía

- Ackery, P., & Smiles, R. (1976). AN ILLUSTRATED LIST OF THE TYPE SPECIMENS OF THE HELICONIINAE LEPIDOPTERA NYMPHALIDAE IN THE BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY, 32, 171–214.
- Alcaraz, F. (2012). Geobotánica, Tema 22. Selvas ecuatoriales y tropicales. Universidad de Murcia, España.
- Amat - G.G., M. Gonzalo Andrade - C., Eduardo C. Mat G. (2007). *Libro Rojo de los Invertebrados Terrestres de Colombia*. (Instituto de Ciencias naturales - Universidad Nacional de Colombia, Conservación Internacional Colombia, Instituto Alexander von Humboldt, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.). 216.
- Andrade-C., M.G. (1998). Utilización de las Mariposas como bioindicadores del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia., 22(84), 407 – 421.
- ANDRADE-C., M.G, L. R. C.-S., L.A. GONZÁLEZ-MONTAÑA, & H.W. PULIDO-B. (2007). *Santa María mariposas alas y color*. Bogotá - Colombia: In stituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Andrade, M.G. (2002). BIODIVERSIDAD DE LAS MARIPOSAS (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) DE COLOMBIA, 2, 153 – 172.
- Bandini, D., Prado, P., Brown, K., Freitas, A. (2008). Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation., (14), 961 – 968.
- Barron, M. (2004). *Population ecology of the red admiral butterfly (Bassaris gonerilla) and the effects of non-target parasitism by Pteromalus puparum*. (Doctoral). Lincoln University.

- Basset, Y., Eastwood, R., Sam, L., Lohman, V., Treuer, T., Miller, S., ... Osorio, M. (2012). Cross-continental comparisons of butterfly assemblages in tropical rainforests: implications for biological monitoring, *6*, 223–233. <http://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00205.x>
- Beirao, M., Campos, F., Pimienta, I., & Freitas, A. (2012). Population biology and Natural History of *Parides burchellanus* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an Endangered Brazilian Butterfly., *105*(1), 36 – 43.
- Benedick, S., White, T., Searle, J., Hamer, K., Mustaffa, N., Khen, C., ... Hill, J. (2007). Impacts of habitat fragmentation on genetic diversity in a tropical forest butterfly on Borneo, *23*, 623 – 634. <http://doi.org/10.1017/S0266467407004543>
- Bergman, K., & Landin, J. (2002). Population structure and movements of a threatened butterfly (*Lopinga achine*) in a fragmented landscape in Sweden., *108*, 361 – 369.
- Blair, R., & Launer, A. (1997). Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient, *80*, 113 – 125.
- Blair, R., Launer, A. (1997). Butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient., (80), 113 – 125.
- Boggs, C., Smiley, J., & Gilbert, L. (1981). Patterns of Pollen Exploitation by *Heliconius* Butterflies., *48*, 284 – 289.
- Bonebrake, T., C., J., & Boggs, C., E., P. (2010). Population decline assessment, historical baselines, and conservation., (3), 371 – 378.
- Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., & Ehrlich, P. (2010). More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation, *143*, 1831 – 1841.
- Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., Ehrlich, P. (2010). More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation., (143), 1831 –1841.

- Brower, A. (1994). Phylogeny of Heliconius Butterflies inferred from Mitochondrial DNA Sequences (Lepidoptera: Nymphalidae), *3*(2), 159–174.
- Brower, A. (1997). The evolution of ecologically important characters in Heliconius butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a cladistic review, *119*, 457–472.
- Brower, A. (2000). Phylogenetic Relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera) Inferred from Partial Sequences of the Wingless Gene, *267*(1449), 1201–1211.
- Brower, A. (2011). Hybrid speciation in Heliconius butterflies? A review and critique of the evidence, *139*, 589–609. <http://doi.org/10.1007/s10709-010-9530-4>
- Brower, A. (2013). Introgression of wing pattern alleles and speciation via homoploid hybridization in Heliconius butterflies: a review of evidence from the genome, *280*, 1–9. <http://doi.org/10.1098/rspb.2012.2302>
- Brown, K. (1981). THE BIOLOGY OF HELICONIUS AND RELATED GENERA, *26*, 427–456.
- Brown, K., & Freitas, A. (2000). Atlantic Forest Butterflies: Indicators for Landscape Conservation, *32*(4b), 934 – 956.
- Cantillo, E., & Rangel-Ch, J.O. (2010). La estructura y la riqueza en los bosques del Amazonas Colombiano. In *Colombia Diversidad Biológica VII* (Vol. VII). Bogotá D.C.: 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.
- Casula, P., & Nichols, J. (2003). Temporal variability of local abundance, sex ratio and activity in the Sardinian chalk hill blue butterfly. <http://doi.org/10.1007/s00442-003-1288-2>
- Climate-Data.org. (n.d.). Clima: Leticia - Climograma, Diagrama de temperatura, Tabla climática. Retrieved February 18, 2016, from <http://es.climate-data.org/location/3820/>

- CNUMAD. (1992). Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo.
Retrieved from <http://www.un.org/spanish/conferences/wssd/unced.html>.
- Cook, L., Frank, K., & Brower, L. (1971). Experiments on the Demography of Tropical Butterflies. I. Survival Rate and Density in Two Species of Parides., *3*(1), 17 – 20.
- Cook, L., Thomason, E., & Young, A. (1976). Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly *Heliconius charitonius*., *45*(3), 851 – 863.
- D´Abrera Bernard. (1984). *Butterflies of the Neotropical Region. Parte II: Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae & Morphidae*. (Vol. 2). Hill House.
- Dasmahapatra, K., Silva-Vásquez, A., Chung, J., & Mallet, J. (2007). Genetic analysis of a wild-caught hybrid between non-sister *Heliconius* butterfly species. *Published Online*.
<http://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0401>
- De Andrade, R., & Freitas, A. (2005). Population biology of two species of *Heliconius* (Nymphalidae: Heliconiinae) in a semi-deciduous forest in Southeastern Brazil., *59*(4), 223 – 228.
- DeVries, P. (1987). *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton - New Jersey: Princeton University Press.
- Dover, J., & Settele, J. (2009). The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review, *13*, 3–27. <http://doi.org/DOI 10.1007/s10841-008-9135-8>
- Ehrlich, P. (1984). The structure and dynamics of butterflies populations. In *The biology of butterflies* (pp. 25–40). Florida: The Royal Entomological Society. Academic press.
- Ehrlich, P., & Gilbert, L. (1973). Population structure and dynamics of the Tropical Butterfly *Heliconius ethilla*., *5*(2), 69 – 82.
- Francini, R.B. (2010). *Métodos para estudar edologia de populacoes de borboletas* (1 Edición). Santos, SP - Brasil: Publicado por el autor.

- Francini, R.B., Freitas, A., & Brown, K. S. (2005). Rediscovery of *Actinote zikani* (d'almeida) (Nymphalidae, Heliconiinae, Acraeini): natural history, population biology and conservation of an Endangered butterfly in se brazil., *59*(3), 134 – 142.
- Freitas, A. (1992). Biology and Population dynamics of *Placidula euryanassa*, a relict ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae)., *47*(2), 87 – 105.
- Freitas, A. (1996). Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its associated atlantic forest Ithomiinae Community., *50*(4), 273 – 289.
- Freitas, A., & Brown, K. (2004). Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera), *53*(3), 363–383.
<http://doi.org/10.1080>
- Freitas, A., Francini, R.B., & Brown, K. (2003). Insetos como indicadores ambientais. In *Métodos de estudo em Biologia da Conservaçãoe Manejo da Vida Silvestre* (pp. 125– 151). Curitiba: Fundação Boticárioe EditoradaUFPR.
- Freitas, A., & Ramos, R. (2001). Population biology of *parides anchises nephalion* (papilionidae) in a coastal site in Southeast brazil., *61*(4), 623 – 630.
- Freitas, A., Vasconcellos, J., Vanini, F., Trigo, J., & Brown, K. S. (2001). Population studies of *Aeria olena* and *Tithorea Harmonia* (Nymphalidae, Ithomiinae) in Southeastern Brazil., *55*(4), 150 – 157.
- Freitas, A.V.L., M., O. (2011). *Plano de ação nacional para a conservação dos Lepidópteros*. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade,.
- Gall, L. (1985). Measuring the size of Lepidopteran Populations, *24*(2), 97 – 116.
- Gaskin, D. (1995). Butterfly conservation programs must be based appropriate ecological information., *126*, 15 – 27.
- Gilbert, L. (1972). Pollen Feeding and Reproductive Biology of *Heliconius* Butterflies., *69*(6), 1403–1407.

- Gilbert, L. (1976). Postmating Female Odor in *Heliconius* Butterflies: A Male-Contributed Antiaphrodisiac?, *193*(4251), 419–420.
- Gilbert, L. (1982). The Coevolution of a Butterfly and a Vine, *247*(8), 110–121.
- Gilbert, L. (1984). The biology of butterflies communities. In *The biology of butterflies* (pp. 41–54). Florida: The Royal Entomological Society. Academic press.
- Gilbert, L., & Singer, M. (1975). *Butterfly Ecology*, *6*, 365 – 397.
- Gillespie, G., Scroggie, M., Roberts, J., Cogger, H., Mahony, M., & McDonald, K. (2011). The influence of uncertainty on conservation assessments: Australian frogs as a case study., *144*, 1516 – 1525.
- Guhl, E. (2007). Ciencia y Medio Ambiente en el SINA y aprovechamiento de la Amazonia., 35 – 50.
- Guisande, C., & et al. (2014). *RWizard Software*. Universidad de Vigo. España. Retrieved from <http://www.ipez.es/RWizard>.
- Herkenhoff, E., Ferreira, R., Pimienta, A., & Freitas, A. (2013). Population biology of the endangered fluminense swallowtail butterfly *Parides ascanius* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), *67*(1), 29 – 34.
- Hernandez, J., Munguira, M., & Martín, J. (2009). Ecology of a relict Population of the vulnerable butterfly *Pyrgus sidae* on the Iberian Peninsula (Lepidoptera: Hesperidae), *106*, 611 – 618.
- Holzinger, H., & Holzinger, R. (1994). *Heliconius and related genera. Lepidoptera: Nymphalidae. The genera Eueides, Neruda and Heliconius*. Francia: Sciences Nat.
- Horner, M., Daily, G., Ehrlich, P., & Boggs, C. (2003). Countryside Biogeography of Tropical Butterflies., *17*(1), 168 – 177.

- Horner, M., Daily, G., Ehrlich, P., Boggs, C. (2003). Countryside Biogeography of Tropical Butterflies., *17*(1), 168 – 177.
- Joron, M. (2005). Polymorphic mimicry, microhabitat use, and sex-specific behaviour, *18*, 547 – 556. <http://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00880.x>
- Joron Mathieu, Papa Riccardo, Beltran Margarita, Chamberlain Nicola, Maravéz Jesus, Baxter Simon, ... Jiggins C. (2006). A Conserved Supergene Locus Controls Colour Pattern Diversity in Heliconius Butterflies., *4*(10), 1831 – 1840.
<http://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040303>
- Lamas, G. (2004). *Checklist: Part 4A. Hesperioidea – Papilionoidea*.
- Lewinsohn, T., Freitas, A., Prado, P. (2005). Conservation of Territorial Invertebrates and their Habitats in Brazil., *19*(3), 640 – 645.
- Losada, J., & Freitas, A. (2009). Population biology of *Euptoieta hegesia* (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) in an urban area in Southeastern Brazil., *41*, 40 – 44.
- Mallet, J. (1986). Dispersal and gene flow in a butterfly with home range behaviour: *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae), *68*, 210 – 217.
- Mantilla, L. (2008). Investigación Científica en la Amazonia Colombiana: Un reto para las políticas públicas., (1), 5–12.
- Marengo, J. (1984). Estudio sinoptico- climatico de los friajes (Friagems) en la Amazonia Peruana., *12*(1-2), 1–26.
- Mattila, N., Kotiaho, J., Kaitala, V., & Komonen, A. (2008). The use of ecological traits in extinction risk assessments: A case study on geometrid moths., *141*, 2322 – 2328.
- Mejía, M. (1987). La Amazonia colombiana, introducción a su historia natural. In *Colombia Amazónica* (pp. 55–124). Bogotá - Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Fondo FEN Colombia.

- Murcia, U., Medina, R., Rodríguez, J. M., Castellanos, H., Hernández, A., & Herrera, E. (2014). *Monitoreo de los bosques y otras coberturas de la Amazonia Colombiana, a escala 1:100.000. Datos del periodo 2012*. Bogotá - Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones científicas Sinchi.
- Murcia, U., Medina, R., Rodriguez, J.M., Castellanos, H., Hernandez, A., Herrera, E. (2014). *Monitoreo de los bosques y otras coberturas de la Amazonia Colombiana, a escala 1:100.000. Datos del periodo 2012*. Bogotá D.C.: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi.
- Nowicki, P., Settele, J., Henry, P-Y., & Woyciechowski, M. (2008). Butterfly monitoring methods: the ideal and the real world, *54*, 69–88.
- Penz, C. (1999). Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology, *127*, 277–344.
<http://doi.org/1998.0187>
- Penz, C., & Peggie, D. (2003). Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae), *28*, 451–479.
- Prieto, C., Takegami, C., & Rivera, J. (2005). Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia)., *20*(1), 15 – 22.
- Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R., & Massardo, F. (2001). *Fundamentos de conservación Biológica. Perspectivas latinoamericanas*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Ramos, R. (2010). *Padrões alares e efeitos da fragmentação de habitat na estrutura genética de Heliconius erato phyllis (Fabricius, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiini)*. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.

- Ramos, R., & Freitas, A. (1999). Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae), 53(1), 11 –21.
- Ramos, R. R. (2003). *Seleção de Planta Hospedeira por Heliconius erato phyllis (Fabricius, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiini), no SE do Brasil. Uso, Preferência e Desempenho Larval*. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- Ramos, R.R., & Freitas, A.V.L. (1999). Population biology and wing color variation in *Heliconius erato phyllis* (Nymphalidae)., 53, 11 – 21.
- Rangel-Ch, J.O, M. Aguilar-P, H. Sánchez-C, P. Lowy-C, A. Garzón-C, & L. A. Sánchez. (1995). Región de la Amazonia. In *Colombia Diversidad Biótica I* (Vol. I, pp. 82–103 p). Bogotá - Colombia.
- Rangel-Ch, J.O, & Velásquez, A. (1997). Metodos de estudio de la Vegetación. In *Colombia. Diversidad Biotica II. Tipos de vegetación en Colombia*. (Vol. II, p. 436). Bogotá D.C.: 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.
- Redacción Vivir. (2013). Minería, latente en la Amazonia, p. 1. Bogotá - Colombia.
- Renato, R. Ramos, Daniela Rodrigues, & André V.L. Freitas. (2012). Oviposition preference and larval performance in a *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae) population from southeastern Brazil: is there a positive relationship?, 46(11-12), 669–281.
<http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2011.651633>
- Rodriguez, M. (2009). ¿Hacer más verde al Estado colombiano?, (32), 18 – 33.
- Rodriguez, M., & Espinoza, G. (2002). *Gestión ambiental en América Latina y el Caribe: Evolución, tendencias y principales prácticas*. Washington: Banco Interamericano de Desarrollo, Departamento de Desarrollo Sostenible.

- Rosser, N., Phillimore, A., Huertas, B., Willmott, K., & Mallet, J. (2012). Testing historical explanations for gradients in species richness in heliconiine butterflies of tropical America, *105*, 479–497.
- Ruiz, S., Sanchez, E., Tabares, E., Prieto, A., Arias, J.C., Gómez, R., ... Rodriguez, L. (eds). (2007). *Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia Colombiana - Diagnóstico-*. Bogotá - Colombia: Corpoamazonia, Instituto Humbolt, Instituto Sinchi, UAESPNN.
- Seber, G. (1986). A review of estimating animal abundance, *42*(2), 267–292.
- Spalding, A. (1997). The use of the butterfly transect method for the Study of the nocturnal moth *luperina nickerlii leechi* Goater (Lepidoptera: Noctuidae) and its possible Application to other species., *80*, 147 – 152.
- Strauss, R. (1990). PATTERNS OF QUANTITATIVE VARIATION IN LEPIDOPTERAN WING MORPHOLOGY: THE CONVERGENT GROUPS HELICONIINAE AND ITHOMIINAE (PAPILIONOIDEA: NYMPHALIDAE), *44*(1), 86–103.
- Turner, J. (1971). Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and Home – range behaviour in *Heliconius erato*., *3*(1), 21 – 31.
- Vanini, F., Bonato, V., & Freitas, A. (1999). Polyphenism and Population biology of *Eurema elathea* (Pieridae) in a disturbed environment in tropical Brazil., *53*(4), 159 – 168.
- Wahlberg, N., Leneveu, J., Kodandaramaiah, U., Peña, C., Nylin, S., Freitas, A., & Brower, A. (2009). Nymphalid Butterflies Diversify Following near Demise at the Cretaceous/Tertiary Boundary, *276*(1677), 4295–4302. <http://doi.org/10.1098/rspb.2009.1>
- Warren, A. D, K. J. Davis, E. M. Stangeland, J. P. Pelham, & N. V. Grishin. (2013). *Illustrated Lists of American Butterflies*. Retrieved from <http://www.butterfliesofamerica.com>
- Wilson, E. (1999). *The diversity of life*. Harvard University Press.

Zimmermann, K., Fric, Z., Jiskra, P., Kopeckova, M., Lasanek, P., Zapletal, M., & Konvivka, M.

(2011). Mark – recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the

Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*., 36, 499 – 510.

9 ANEXOS

9.1 **Anexo 1.** Datos de recolecta de las especie del género *Heliconius* en el Amazonas Colombiano presentes en las colecciones.

Heliconius leucadia leucadia

Colombia, Amazonas, Comunidad Arara; 9/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69°59'09''; 11/11/1970; Schmidt Mumm, leg; Altitud 82 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69°59'09''; 30/07/1957; Schmidt Mumm, leg; Altitud 82 m; IAvH.

Heliconius doris dives

Colombia, Amazonas, Leticia; 1-4/07/2006; H. Warren-Gash, Leg; 2 Hembras; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia – Vereda Nazareth; 26/03/2011; N. Rueda, Leg; 1 Macho; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Macedonia; 11/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69°59'09''; 11/11/1970; Schmidt Mumm, leg; Altitud 82 m; IAvH.

Heliconius antiochus antiochus

Colombia, Amazonas, Leticia – Vereda Nazareth; 8/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; 96 m; 2 Machos; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Arara; 9/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Macedonia; 11/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69°59'09''; 12/01/1963; Schmidt Mumm, leg; Altitud 82 m; IAvH.

Heliconius wallacei flavescens

Colombia, Amazonas, Comunidad Macedonia; 8/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; 96 m; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 1-4/07/2006; H. Warren-GAsh, Leg; 100 m; 2 Machos; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Calderón; 06/11/2011; N. Rueda, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Macedonia; 13/03/2011; N. Rueda, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia – Kilometro 11; 25/10/2009; Grt. Simtnimal, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Parque amacayacu; 28/03/1990; A.Bonilla, Leg; UNAL-ICN

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°11'35''S – 69° 56'17''W; 11/09/2006; A. Bedoya, Leg; UNAL Medellín.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°11'38.63''S – 69° 56'25.40''W; 06/06/2012; C.E. Giraldo, Leg; UNAL Medellín.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 19/08/1992; J.F. Le crom, Leg; Hembra; Colección J.F. Le crom.

Heliconius sara sara

Colombia, Amazonas, Parque Amacayacu; 08/1988; M. Amaya, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Arara; 9/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Macedonia; 11/10/2012; N. Rueda & E.Henao, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia-Kilometro 2; 30/10/2002; GSAIL-CF14, Leg; 120 m; 4 Machos; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Comunidad Calderón; 06/11/2011; N. Rueda, Leg; 3 Machos; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 1-4/07/2006; H. Warren Gash, Leg; 100 m; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°11'38.63''S – 69° 56'25.40''W; 06/06/2012; C.E. Giraldo, Leg; UNAL Medellín.

Heliconius erato reductimacula

Colombia, Amazonas, Leticia; 1-4/07/2006; H. Warren Gash, Leg; 100 m; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia – Estación Biológica El Zafari; 04°00'21''S – 69° 54'45''W 09/12/2007; E. Amat, L.E. Franco, Leg; 100 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño - Tarapotos; 06/07/2011; F. Montero, Leg; Hembra; Colección J.F. Le crom.

Heliconius erato lativitta

Colombia, Amazonas, Leticia; 5/05/2008; H. Warren Gash, Leg; 100 m; 2 M y 1 H; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia – Estación Biológica El Zafari; 04°00'21''S – 69° 54'45''W 09/12/2007; E. Amat, L.E. Franco, Leg; 100 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño – San Martin; 06/07/2011; F. Montero, Leg; Macho; Colección J.F. Le crom.

Heliconius numata aurora

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°11'35''S – 69° 56'17''W; 22/10/2006; A. Bedoya, Leg; UNAL Medellín.

Colombia, Amazonas, Parque Amacayacu – San Martin; 03°46'S – 70° 18'W; 19/03/2000; B. Amado, Leg; 150 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12' 47''S – 69° 59' 09''W; 13/04/1963; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 19/08/1992; J.F. Le crom, Leg; Macho; Colección J.F. Le crom.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 19/08/1992; J.F. Le crom, Leg; Hembra; Colección J.F. Le crom.

Heliconius numata silvana

Colombia, Amazonas, Leticia; 5/11/2011; N. Rueda, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°38'63''S – 69° 56'25.40''W; 06/06/2012; C.E. Giraldo, Leg; 84 m; UNAL Medellín.

Colombia, Amazonas, Leticia – Estación Biológica El Zafari; 03°59'21''S – 69° 54'10''W 10/12/2007; E. Amat, E. Giraldo, Leg; Macho; IAvH.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W 12/12/1970; Schmidt Mumm, Leg; Macho; IAvH.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W 13/03/1963; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; Hembra; IAvH.

Heliconius melpomene malleti

Colombia, Amazonas, Leticia; 5/11/2011; N. Rueda, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°38'63''S – 69° 56'25.40''W; 06/06/2012; C.E. Giraldo, Leg; 84 m; UNAL Medellín.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W 13/03/1963; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; IAvH.

Heliconius melpomene vicina

Colombia, Amazonas, Leticia; 5/11/2011; N. Rueda, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W 13/03/1963; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño - Tarapoto; 06/08/2011; F. Montero, Leg; Colección J.F. Le crom.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 19/08/1992; J.F. Le crom, Leg; Colección J.F. Le crom.

Heliconius elevatus elevatus

Colombia, Amazonas, Leticia; 5/11/2011; N. Rueda, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W; 11/11/1970; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; IAvH.

Colombia, Amazonas, Leticia; 30/08/1988; Deslisle, Leg; Macho; Colección J.F. Le crom.

Heliconius pardalinus butleri

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño – Parque Amacayacu; M. Amaya, Leg; UNAL - ICN.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W; 11/11/1970; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; Hembra; IAvH.

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W; 12/01/1963; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; Macho; IAvH.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 19/08/1992; J.F. Le crom, Leg; Macho; Colección J.F. Le crom.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño- San Martin; 06/08/2011; F. Montero, Leg; Hembra; Colección J.F. Le crom.

Heliconius hecale humboldti

Colombia, Amazonas, Leticia; 04°12'47''S – 69° 59'09''W; 11/11/1970; Schmidt Mumm, Leg; 82 m; Macho; IAvH.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 18/07/1998; J.F. Le crom, Leg; 2 Machos; Colección J.F. Le crom.

Colombia, Amazonas, Pto. Nariño; 18/07/1998; J.F. Le crom, Leg; Hembra; Colección J.F. Le crom.

9.2 Anexo 2. Fechas de muestreo en los dos sitios.

DÍA DE MUESTREO	SITIO 1	FECHA	SITIO 2	FECHA
1.	1	17/11/2013	2	14/11/2013
2.	1	19/11/2013	2	15/11/2013
3.	1	24/11/2013	2	22/11/2013
4.	1	25/11/2013	2	23/11/2013
5.	1	01/12/2013	2	27/11/2013
6.	1	02/12/2013	2	28/11/2013
7.	1	07/12/2013	2	04/12/2013
8.	1	08/12/2013	2	05/12/2013
9.	1	09/12/2013	2	06/12/2013
10.	1	10/12/2013	2	12/12/2013
11.	1	18/12/2013	2	13/12/2013
12.	1	21/12/2013	2	14/12/2013
13.	1	18/01/2014	2	15/01/2014
14.	1	20/01/2014	2	16/01/2014
15.	1	21/01/2014	2	23/01/2014
16.	1	29/01/2014	2	24/01/2014
17.	1	01/02/2014	2	27/01/2014
18.	1	02/02/2014	2	03/02/2014
19.	1	07/02/2014	2	04/02/2014
20.	1	08/02/2014	2	11/02/2014
21.	1	13/02/2014	2	12/02/2014
22.	1	15/02/2014	2	17/02/2014
23.	1	20/02/2014	2	18/02/2014
24.	1	22/02/2014	2	19/02/2014
25.	1	28/02/2014	2	26/02/2014
26.	1	01/03/2014	2	27/02/2014
27.	1	06/03/2014	2	05/03/2014
28.	1	07/03/2014	2	11/03/2014
29.	1	08/03/2014	2	12/03/2014
30.	1	16/03/2014	2	14/03/2014
31.	1	17/03/2014	2	24/03/2014
32.	1	18/03/2014	2	25/03/2014
33.	1	20/03/2014	2	26/03/2014
34.	1	21/03/2014	2	31/03/2014
35.	1	01/04/2014	2	07/04/2014
36.	1	02/04/2014	2	17/04/2014
37.	1	03/04/2014	2	18/04/2014
38.	1	11/04/2014	2	19/04/2014

39.	1	12/04/2014	2	23/04/2014
40.	1	14/04/2014	2	24/04/2014
41.	1	26/04/2014	2	29/04/2014
42.	1	27/04/2014	2	30/04/2014
43.	1	01/07/2014	2	26/06/2014
44.	1	02/07/2014	2	27/06/2014
45.	1	03/07/2014	2	28/06/2014

