

TAMAÑO POBLACIONAL Y DENSIDAD ABSOLUTA DE *ARDARIS EXIMIA* (LEPIDOPTERA: HESPERIIDAE) EN EL PÁRAMO DE GAVIDIA- MÉRIDA.



LIBZAIRA BETANIA GÓMEZ ROJAS



Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología



Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas
Laboratorio de Ecología Animal A

TAMAÑO POBLACIONAL Y DENSIDAD ABSOLUTA DE *ARDARIS EXIMIA* (LEPIDOPTERA: HESPERIIDAE) EN EL PÁRAMO DE GAVIDIA- MÉRIDA

www.bdigital.ula.ve

Br. Libzaira Gómez
Tutora: Roxibell Pelayo
Co-tutor: Javier García Gutiérrez

Mérida – Venezuela, Junio 2021.

La permanencia, perseverancia y persistencia a pesar de todos los obstáculos, desalientos e imposibilidades: es entre todas las cosas lo que distingue las almas fuertes de las débiles.

Thomas Carlyle

Es preciso que soporte dos o tres orugas si quiero conocer las mariposas.

El principito

www.bdigital.ula.ve

DEDICATORIA.

A ti Lichita por ser la luz de mis ojos.

AGRADECIMIENTOS

A la madre naturaleza que me regala su cálido amor, la vida y por abrirme este camino a reencontrarme con ella.

Al bello páramo de Gavidia, este valle que me acogió por un tiempo y me mostró lo más bello de sus paisajes, pero también el cambio que están sufriendo los arbustales y que de cierta manera gritan ayuda.

A *Ardaris eximia* por ser una mariposa tan especial, y por haberme topado con ella justo en el momento exacto.

A mis padres Eddy Gómez y Libsen Rojas, por darme la vida, por siempre estar allí cuando los he necesitado, no tengo como pagarle todo lo que han hecho por mí, pero este logro es para ustedes y espero que estén orgullosos de mí, los amo.

A mis hermanos: Lisibeth por su apoyo y constante colaboración a lo largo de toda mi carrera, Lisett y Jesús David, espero que este triunfo les sirva de ejemplo para que sigan adelante y logren alcanzar lo que se propongan, los quiero mucho.

A la Universidad de Los Andes por permitirme formarme en ella, a cada una de los profesores y personas que me ayudaron en mi proceso de crecimiento y aquellos que me brindaron su conociendo y me hicieron inclinarme por esta bonita rama de la biología como lo es la Ecología animal.

Gracias al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) por brindarme las herramientas necesarias para hacer posible este proyecto.

A Mayanín Rodríguez y Javier García, Mayita y Javi gracias infinitas por su apoyo incondicional, por su dedicación, sus recomendaciones y su asesoría, por sus palabras motivadoras y por hacerme entender que nací para ser ecóloga. Gracias porque han sido una guía muy importante en mi crecimiento intelectual y personal, sin ustedes este trabajo no habría sido posible, los quiero por ser tan especiales conmigo.

A Roxibell Pelayo por aceptar este trabajo y poner su granito de arena.

A los Jurados Anairamiz Aranguren, Carla Aranguren y Leida Valero, por tomarse el tiempo en leer este manuscrito.

A la cantidad de compañeros, que me ayudaron en todos los muestreos, sin ellos no hubiera sido posible la captura de tantos imagos o el conteo de los capullos, tal vez se me escapan algunos, en cualquier caso, a estos y a los que a continuación menciono quiero dejarles constancia de mi gratitud. Primeramente a Mauricio y Khaleel, quienes fueron mis grandes acompañantes en todos los muestreos, con quien pasé sol, lluvia, momentos gratos, gracias por aguantarme y ayudarme con las transectas. A mi abuelita de cariño Auristela, Yessica, Karen, Evelin, Alejandra, Armando, Alejandro, Rafael, Manuel, Genesis, Vicente...

Al Sr. Bladimiro, Jhonny y Eloy por su colaboración como choferes excelentes, gracias por trasladarnos tantas veces.

A la Sra. María Vicenta por brindarnos su casa para alojarnos en un par de ocasiones y por regalarme las suculentas más lindas que tengo en mi jardín.

A mi cuñado Antonio Dagnino por su ayuda, apoyo y consejos.

A mi Amiga Krisbel Carrero, gracias ramona por ser parte de este proceso y de mi vida, pues enfrentamos desafíos de todo orden pero salimos triunfantes. Años de dedicación, de poner lo mejor de nosotras, entre noches de estudio y días de risa que ahora se convierte en un LO LOGRAMOS!!..

Al prof. Luis Enrique Gamez por la identificación de las especies vegetales.

Al Sr. Bernavé Torres por suministrarme los nombres comunes de los arbustos del páramo.

A las mariposas que nos regala sus espléndidos colores y a ustedes por entender mi pasión por ellas.

www.bdigital.ula.ve

ÍNDICE DE CONTENIDO

	Pág.
ÍNDICE DE FIGURAS.....	5
ÍNDICE DE TABLAS.....	7
RESUMEN.....	8
I INTRODUCCIÓN	12
1.1 ORDEN LEPIDOPTERA	12
1.2 LA FAMILIA HESPERIIDAE	14
1.3 LEPIDÓPTEROS DE VENEZUELA.....	16
1.4 EL PÁRAMO DE VENEZUELA Y SU DIVERSIDAD.....	17
1.5 PRINCIPALES AMENAZAS QUE ENFRENTAN LOS PÁRAMOS ANDINOS Y SUS LEPIDOPTEROS.....	18
1.6 EL PÁRAMO DE GAVIDIA COMO LABORATORIO DE INVESTIGACIÓN ECOLÓGICA.....	19
1.7 EL GÉNERO <i>ARDARIS</i> Y LOS PROBLEMAS ASOCIADOS A SU IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA.....	21
1.8 AUTOECOLOGÍA DE <i>ARDARIS EXIMIA</i>	24
1.9 LA POBLACIÓN COMO OBJETO DE INVESTIGACIÓN.....	25
1.9.1 EL MÉTODO DE CAPTURA-MARCAJE-RECAPTURA Y SUS ÍNDICES	26
1.9.2 DENSIDAD ABSOLUTA Y CONTEO DE CUADRADOS	34
II JUSTIFICACIÓN	38
III PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS.....	39
OBJETIVOS.....	40
OBJETIVO GENERAL	40
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	40
IV METODOLOGÍA	41
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	41
MÉTODOS.....	47
4.2.1 ESTIMACIÓN Y COMPARACIÓN DE LA DENSIDAD ABSOLUTA DE LOS CAPULLOS EN LAS DOS CONDICIONES ECOLÓGICAS.	47
4.2.2 CARACTERIZACIÓN DE LAS PLANTAS ASOCIADAS A LOS CAPULLOS DE <i>A. EXIMIA</i>	48
4.2.3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO POBLACIONAL DE LOS IMAGOS	51
4.2.4 CARACTERIZACIÓN DE LA AUTOECOLOGÍA DE <i>A. EXIMIA</i>	56
V RESULTADOS	57
5.1 DENSIDAD ABSOLUTA DE CAPULLOS	57
5.2 AFINIDAD DE <i>A. EXIMIA</i> POR ALGUNAS ESPECIES DE ARBUSTO.....	58

5.3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO POBLACIONAL DE LOS IMAGOS	66
5.4 AUTOECOLOGÍA DE <i>A. EXIMIA</i>	70
5.4.1 HISTORIA NATURAL	70
5.4.2 OBSERVACIONES EN CAMPO Y LABORATORIO	70
5.4.3 PLANTAS HOSPEDERAS	72
5.4.4 PLANTAS NECTARÍFERAS	73
5.5 CICLO DE VIDA DE <i>A. EXIMIA</i>	73
VI DISCUSIÓN	76
CONCLUSIONES	91
BIBLIOGRAFÍA.....	93
APÉNDICE I.....	107

www.bdigital.ula.ve

Figura 1. Metamorfosis del Orden Lepidoptera: 1. Huevo, 2. Oruga, 3. Crisálida y 4. Mariposa adulta.....	13
Figura 2. Principales características de un imago de la familia Hesperiiidae.....	15
Figura 3. Estadios del ciclo de vida de <i>Ardaris eximia</i> . (A) Oruga; (B) Capullo; (C) Crisálida.	21
Figura 4. Cara dorsal y ventral. <i>Ardaris eximia</i> (A); <i>Ardaris hantra</i> (B).....	22
Figura 5. Mapa del páramo de Gavidia indicando las zonas de estudio: valle de Las Piñuelas y Pantano Grande.....	42
Figura 6. Mapa de las formaciones vegetales presentes en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela.....	43
Figura 7. Relictos de arbustales en linderos de parcelas agrícolas y bordes de caminos. Valle Las Piñuelas, Gavidia-Mérida, Venezuela.....	44
Figura 8. Arbustos colindando con rosetales. Pantano Grande, Páramo de Gavidia-Mérida Venezuela.	45
FIGURA 9. Evidencia de la tala de las especies vegetales del arbustal paramero entre 2018 y 2020 en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	46
Figura 10. Esquema de una parcela de muestreo (3m x 60m) y un cuadrante de muestreo (9 m ²) empleados en la cuantificación de la densidad absoluta de los capullos de <i>Ardaris eximia</i> en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela.....	50
Figura 11. Representación esquemática del sistema de marcado de los ejemplares de <i>Ardaris eximia</i> en la localidad de Gavidia, Mérida –Venezuela.....	53
Figura 12. Densidad absoluta promedio de capullos de <i>Ardaris eximia</i> y desviación estándar en cada situación ecológica en el páramo de Gavidia-Mérida.....	57
Figura 13. Número promedio de capullos de <i>Ardaris eximia</i> por individuo/planta para los intervalos de clases para alto (gráficas izquierdas) y ancho (gráficas derechas) de las especies <i>Morella funckii</i> y <i>Myrsine dependens</i> asociadas a este lepidóptero en Gavidia Mérida- Venezuela.....	61
Figura 14. Número promedio de capullos de <i>Ardaris eximia</i> por individuo/planta para las 13 especies de arbustos asociadas a este lepidóptero en las dos condiciones ecológicas en el páramo de Gavidia Mérida- Venezuela.	62

Figura 15. Promedio del alto para cada especie de arbusto en las dos condiciones ecológicas, Arbustal entre cultivo (gráfica izquierda) y Arbustal entre rosetal (gráfica derecha) en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	63
Figura 16. Promedio del ancho de cada especie de arbusto en las dos condiciones ecológicas, Arbustal entre cultivo (gráfica izquierda) y Arbustal entre rosetal (gráfica derecha) en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	64
Figura 17. Cobertura promedio de cada especie de arbusto en las dos condiciones ecológicas, Arbustal entre cultivo (gráfica izquierda) y Arbustal entre rosetal (gráfica derecha) en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	65
Figura 18. <i>Ardaris eximia</i> . (A-C) Huevos; (A) Huevo en planta de <i>Morella funckii</i> . (C) Huevo eclosionado; (D) Refugio corte de Hoja; (E) Refugio de hojas pegadas.....	71
Figura 19. Seguimiento del ciclo de vida de <i>Ardaris eximia</i> basado en observaciones de campo entre Mayo de 2018 a Noviembre de 2020 en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela.....	75

www.bdigital.ula.ve

Tabla 1. Caracteres diagnóstico, distribución, hábitat y lugares de colecta para las especies <i>Ardaris eximia</i> y <i>Ardaris hantra</i>	23
Tabla 2. Publicaciones que utilizan la técnica de captura-marcaje-recaptura (CMR), en estudios de ecología poblacional de lepidópteros.....	30
Tabla 3. Publicaciones sobre la densidad absoluta en ecología poblacional de lepidópteros, en distintas fases del ciclo de vida.....	36
Tabla 4. Especies de arbustos asociadas a los capullos de <i>Ardaris eximia</i> y porcentaje de individuo/planta en las parcelas muestreadas en el páramo de Gavidia, Mérida Venezuela.....	58
Tabla 5. Promedio de cobertura (%), densidad absoluta promedio de los capullos (Número de capullos/m ²) y porcentaje de parcelas en las que estuvo presente las 13 especies de arbustos que utiliza <i>Ardaris eximia</i> en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	60
Tabla 6. Número total de individuos de <i>Ardaris eximia</i> capturados y recapturados en las cuatro jornadas de muestreo realizadas en octubre de 2018 en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	67
Tabla 7. Número de individuos de <i>Ardaris eximia</i> capturados por primera vez, recapturados y porcentaje de recaptura en las dos condiciones ecológicas y en total en el páramo Gavidia Mérida-Venezuela.....	67
Tabla 8 Tamaño poblacional de <i>Ardaris eximia</i> en el páramo de Gavidia y en ambas condiciones ecológicas utilizando los índices de Lincoln-Petersen, Triple captura de Bailey y Jolly-Seber.....	69
Tabla 9. Longitud del cuerpo y duración del estado larval de <i>Ardaris eximia</i> en condiciones de laboratorio, en los meses de octubre de 2018 a marzo de 2019.....	72
Tabla 10. Duración mensual de cada estadio del ciclo de vida de <i>Ardaris eximia</i> en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.....	75

RESUMEN

Ardaris eximia es un lepidóptero endémico de la Cordillera de Mérida-Venezuela, ligado a ciertas especies de plantas que únicamente se encuentran en el arbustal paramero, unidad de vegetación con la mayor riqueza y diversidad del ecosistema páramo y que, actualmente, en la localidad de Gavidia enfrenta severas amenazas. Con el propósito de valorar algunos parámetros de una población de esta especie y contrastar el comportamiento de dichas propiedades en dos condiciones del hábitat (Arbustal entre cultivo y Arbustal entre Rosetal), se estimó el tamaño poblacional de adultos mediante el método de captura-marcaje-recaptura, usando tres índices: Lincoln Petersen, Triple captura de Bailey y Jolly-Seber, con datos procedentes de cuatro jornadas de muestreo distanciadas temporalmente por 72h, colectando 3.498 adultos, con un éxito de recaptura de 6,87%. El tamaño poblacional para la localidad fue de 16.265 individuos para el primer índice, mientras que los otros dos indican 7.286 y 8.217 individuos respectivamente, para cada situación el valor fluctuó con cada estimador. Adicionalmente, se determinó la densidad absoluta de sus capullos, levantando seis parcelas de 3x60m, divididas en 20 cuadrantes de 9m², muestreando 10 al azar, contabilizando 3.987 capullos. La densidad absoluta fue de 7,38 capullos/m² en la localidad, 5,42 capullos/m² en la zona agrícola y 9,35 capullos/m² en los arbustales entre rosetal, mostraron un comportamiento diferencial en las dos condiciones ecológicas ($p < 0,05$) mediante una U de Mann-Whitney, por lo que inferimos que la actividad antrópica afecta el adecuado desarrollo del ciclo de vida de *A. eximia*. Son 13 las especies de arbustos sobre las que construye sus capullos, donde destacan *Morella funckii*, *Myrsine dependens* y *Cestrum buxifolium*, por ser sus plantas hospederas, las restantes las utiliza para construir sus capullos y pasar allí su estadio de crisálida. Los adultos se alimentan de 5 especies de la familia Compositae y la duración de su ciclo de vida es de dos años. Nuestros resultados enfatizan la necesidad de implementar la conservación del arbustal paramero, para asegurar la persistencia de esta mariposa endémica.

Palabras clave: Lepidóptero endémico, Arbustal paramero, plantas hospederas, Andes venezolanos, densidad absoluta, tamaño poblacional.

I INTRODUCCIÓN

1.1 ORDEN LEPIDOPTERA

Los insectos son el grupo zoológico con mayor diversidad en la Tierra, representando el 85% de las especies animales descritas, y dentro de esta clase, los lepidópteros son el grupo mejor conocido (Zhang 2011). Conformando el segundo orden con más especies entre los insectos (Scott 1986). Su nombre lo reciben por las escamas que cubren sus alas (*Lepis*: escama, *pteron*: alas), mayormente conocidos como mariposas, son insectos holometábolos típicos que exhiben 4 fases en su ciclo de vida (huevo, oruga, crisálida y adulto) (Figura 1), cada uno con características particulares, donde los estadios móviles oruga y adultos cumplen papeles ecológicos diferentes. La duración del ciclo varía de acuerdo a la especie y las condiciones ambientales, fluctuando entre 30 a 320 días (Valencia *et al.* 2005), de esta forma, las especies multivoltinas suelen reproducirse varias veces al año y las especies univoltinas una única vez (Molina *et al.* 2019).

El ciclo de vida comienza cuando la hembra selecciona una planta potencialmente hospedera para poner sus huevos, la identificación inicial es visual, o también suelen guiarse por los extractos volátiles de la planta (Heinz 2008), una vez sobre la planta empieza la ovoposición sobre la hoja. Los huevos pueden ser puestos en la cara adaxial o abaxial como conglomerados, uno por hoja o uno por planta; la forma varía de acuerdo a la familia de lepidópteros (ovalados, esféricos, acanalados, globulares), y su superficie puede ser lisa o presentar estrías, crestas, espinas entre otras estructuras (Urretabizkaya *et al.* 2010). Los colores varían de marrón a blanco, oscureciéndose al aproximarse su eclosión (Jaimez 2006).

Las larvas del tipo eruciforme (en forma de orugas) generalmente son cilíndricas y alargadas, provistas de una cabeza quitinizada en forma globosa o triangular, con antenas reducidas y los ocelos están presentes en número de 4 a 6 pares. Presentan tres pares de patas en cada uno de los segmentos del tórax y cinco pares de propatas o patas falsas que se disponen en los segmentos abdominales (Jaimez 2006). La disposición de las setas (quetotaxia) es utilizada para su clasificación en las distintas familias (García-Barros *et al.* 2015).

En esta fase, las orugas se limitan a alimentarse y crecer, transformando las grandes cantidades de tejido vegetal que consumen, en reservas, las que usará en la fase de crisálida (García-Robledo *et al.* 2002), a medida que crecen van cambiando de muda, lo que se conoce como instar o estadio de desarrollo. Por lo general las orugas experimentan cinco estadios, pero puede variar de cuatro a ocho mudas según la especie (García-Robledo 2002, Lepesqueur *et al.* 2017).

En este estadio, las orugas utilizan múltiples estrategias para su supervivencia, entre ellas, el mimetismo y la cripsis (Sorto y Sermeño 2009), así como la acumulación de sustancias tóxicas que las hacen no comestibles y en algunos casos construyen refugios con hojas donde se ocultan o se resguardan de las condiciones ambientales no favorables y de sus depredadores (Jaimez 2006).

La fase de crisálida o pupa implica el intervalo de transición entre la larva y el imago, este es un estadio inmóvil, donde tiene lugar la metamorfosis, la cual es una reorganización drástica de tejido que finaliza con la formación del adulto. En algunas especies, la oruga construye un refugio donde se encierra para llevar el proceso de transformación (Scott 1986), el cual puede ser un capullo total o parcialmente construido con seda, o con otro material, pero en otros casos, la pupa se puede encontrar desprotegida.

Al completar la metamorfosis, la zona ventral de la crisálida se abre, con el adulto ya formado, la emergencia ocurre cuando el imago rompe o disuelve el capullo (García-Robledo 2002). Por último, los adultos o imagos presentan dos pares de alas (anteriores y posteriores) que le dan la capacidad de volar. Las alas representan la mayor superficie visible y con frecuencia muestran colores característicos y patrones que ayudan a su identificación (García-Barros *et al.* 2015). Poseen una cabeza globular rígida con un par de antenas, una espiritrompa o probóscide y tres pares de patas. Este estadio tiene el rol de la dispersión y el de reproducción (Álvarez y Sierra 1994).

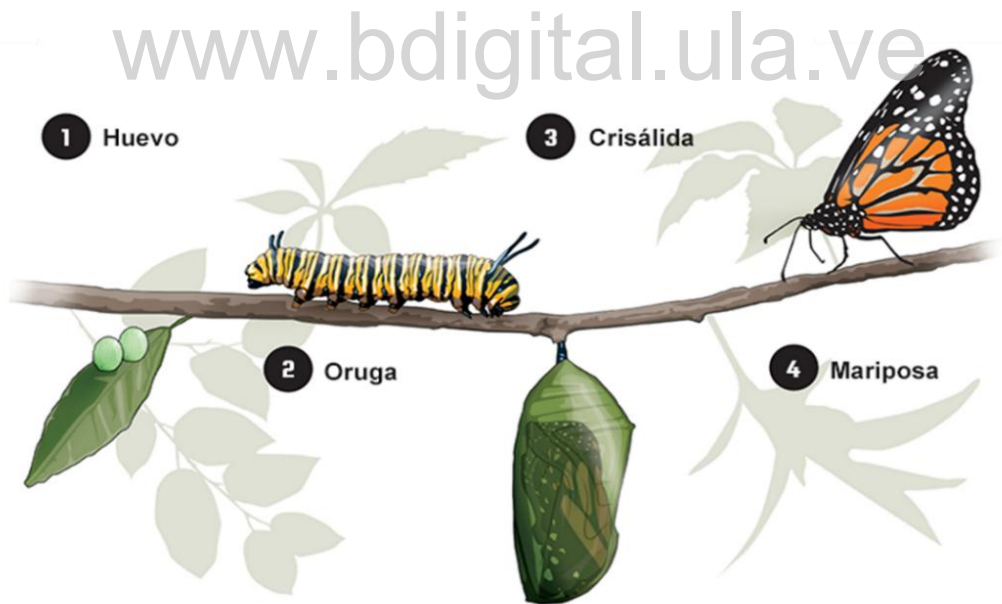


Figura 1. Metamorfosis del Orden Lepidoptera: 1. Huevo, 2. Oruga, 3. Crisálida y 4. Mariposa adulta. Extraído de: <http://revistaepets.com/promueven-la-ciencia-ciudadana-para-proteger-a-la-mariposa-monarca/mariposa-monarca>.

El orden Lepidoptera se distribuye a nivel mundial, con excepción de las regiones permanentemente heladas. Se han descrito cerca de 157.424 especies, pero se estima que este número puede alcanzar unas 255.000 especies (Heppner 1991, Lamas 2000). Se encuentran distribuidas en 43 subfamilias y agrupadas en 133 familias (Mitter 2017).

Anteriormente el orden Lepidoptera se dividía en dos subordenes; **Rhopaloceros**, grupo en el que se incluía a todas las mariposas diurnas y el grupo **Heteroceros**, principalmente nocturnas o polillas, pero esta división era inapropiada, debido al carácter artificial de su clasificación, ya que la discriminación entre los grupos se basaba únicamente en las diferencias entre caracteres morfológicos y el hábito del vuelo (Ramos-González 2017). En la actualidad se reconocen cuatro subordenes: **Aglossata**, **Heterobathmiina**, **Zeugloptera** y **Glossata** (Kristensen *et al.* 2007, Van Nieukerken *et al.* 2011), este último grupo incluye la gran mayoría de mariposas diurnas y polillas.

En este sentido, los lepidópteros diurnos, agrupados en el suborden **Glossata**, forman un grupo monofilético con una única superfamilia **Papilionoidea**, con más de 18.000 especies descritas (Espeland *et al.* 2018), incluidas en siete familias: **Papilionidae**, **Pieridae**, **Lycaenidae**, **Riodinidae**, **Nymphalidae**, **Hesperiidae**, **Hedylidae** (Warren *et al.* 2009). Es en la región Neotropical donde se exhibe la mayor diversidad, albergando 7.560 especies, cifra que representa el 42% de la lepidopterofauna diurna a nivel mundial (Lazzeri *et al.* 2017). Dentro de las mariposas diurnas, las dos familias más diversas son: Nymphalidae, con 7.250 especies a nivel mundial (García-Pérez *et al.* 2007) y Hesperiidae, la cual es base fundamental de esta investigación.

1.2 LA FAMILIA HESPERIIDAE

Los hespéridos a nivel mundial incluyen alrededor de 4.000 especies (Henao y Andrade 2013, Lepesqueur *et al.* 2017), reunidos en 567 géneros (Warren *et al.* 2009), de las cuales aproximadamente 2.365 están presentes en el Neotrópico. Esta familia difiere de las demás, por presentar las cinco venas radiales del ala anterior surgiendo desde la celda discal, las cuales se ramifican hasta la región marginal del ala, así como un par de antenas muy separadas en la base, acabando en una curvatura engrosada en forma de gancho (Figura 2). Los adultos son pequeños, pueden alcanzar un poco más de 3 cm de extensión alar, presentan el cuerpo robusto, con la cabeza y el tórax ensanchado y exhiben un vuelo rápido y saltatorio (Andrade 1990). Las orugas son cilíndricas, con el cuerpo engrosado y viven ocultas en hojas que enrollan y fijan con hilos de seda (Lepesqueur *et al.* 2017).

Dentro de dicha familia se encuentran siete subfamilias: **Coeliadinae**, **Euschemoninae**, **Eudaminae**, **Heteropterinae**, **Hesperrinae**, **Trapezitiinae** y **Pyrginae**. Cabe señalar que anteriormente

la familia Hesperidae contenía una subfamilia más, **Pyrrhopyginae**, actualmente incluida dentro de **Pyrginae** (Warren *et al.* 2009). Este grupo (al que pertenece la especie objeto de estudio de esta investigación), es básicamente Neotropical, con distribución desde E.E.U.U (Arizona, Nuevo México, Texas), norte de Argentina, Costa Rica, Colombia y Venezuela (Lepesqueur *et al.* 2017). En general, los adultos de esta subfamilia presentan en sus alas colores oscuros pardos o amarillos, algunos exhiben colores iridiscentes con reflejos azulados o verdosos (Orellana 2008), se posan con las alas extendidas en un ángulo menor que otros grupos y a menudo el terminal del ala inferior es redondeado o trapezoidal.

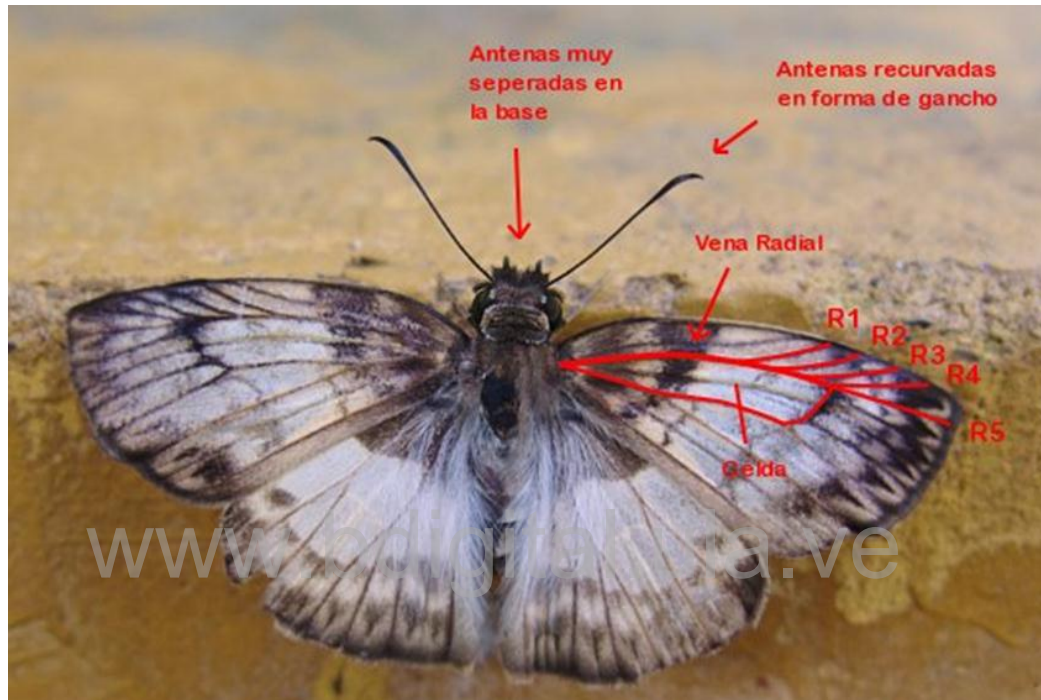


Figura 2. Principales características de un imago de la familia Hesperidae. Extraído de: <http://hesperidaeucm.myspecies.info/node/2#>

1.3 LEPIDÓPTEROS DE VENEZUELA

Venezuela posee una alta diversidad de ecosistemas, su ubicación geográfica en el trópico, la convierte en un lugar privilegiado con una alta diversidad de especies de mariposas (Viloria 2000, Jaimez 2006). Según el conocimiento actual de los lepidópteros en el Neotrópico, se puede decir que en Venezuela este grupo se encuentra relativamente bien documentado, con numerosas muestras de especímenes representados en colecciones (Viloria 2000, Orellana 2004).

Para mediados del siglo XVIII los naturalistas que llegaron a Venezuela observaron la gran diversidad de estos ejemplares, colectaron especímenes que fueron llevados a los gabinetes de museos en Europa, donde los primeros especialistas se ocuparon en identificarlos o describirlos. Posteriormente, al aumentar el flujo de visitantes, coleccionistas europeos y entomólogos norteamericanos, comenzaron a listar un gran número de especies, publicando trabajos informativos y descriptivos del material capturado. De acuerdo con Viloria (2000), entre estas primeras divulgaciones destacan las de Appun (1872), Hahnel (1890) y Poujade (1895), estos inventarios principalmente se realizaron en la Cordillera de La Costa y de Los Andes y han sido la base para estimar la diversidad de lepidópteros del país.

De tal manera que, a inicios del siglo XIX surgió la necesidad de presentar un listado faunístico más completo, que fue consolidándose a partir del siglo XX y extendiéndose con la obra pictórica de Raymond (1982), o el exhaustivo libro de Neild (1996) *The Butterflies of Venezuela*, cuyo primer volumen reunió la gran mayoría de mariposas diurnas de nuestro país, enfocándose principalmente en las subfamilias de ninfálidos (Limenitidinae, Apaturinae y Charaxine).

Más recientemente Viloria (2000), compila un listado de mariposas diurnas para Venezuela donde reporta 1.907 *taxa*, que corresponde al 36% de las especies de mariposas diurnas en el Neotrópico. En este trabajo también expone el número de especies por familia y la distribución de Nymphalidae en Venezuela.

Con referencia a la familia Hesperiiidae, este autor señala la presencia de 500 especies, sin embargo, Orellana (2004) reporta 800 y se estima que existen alrededor de 1.100 especies de este grupo en nuestro territorio, destacando el elevado número de especies endémicas, valor que incrementa sustancialmente en las zonas montañosas, como la región andina de Mérida.

1.4 EL PÁRAMO DE VENEZUELA Y SU DIVERSIDAD

Los páramos son ecosistemas de media y alta montaña, generalmente encontrados por encima de los 3.000 metros de altitud. Se caracterizan por presentar una amplia oscilación térmica diaria, y albergan un gran potencial de almacenamiento y regulación hídrica (Rodríguez-Morales 2010, Cuesta *et al.* 2014). En el Neotrópico, ocupan aproximadamente 35.000 Km², de los cuales 4.100 Km² (266.000 ha) se encuentran en Venezuela y de estas, el 75% se localizan en el Estado Mérida con casi 200.000 ha (Hofstede *et al.* 2014).

Aunque se cree que son pobres en flora y fauna debido a la presencia de condiciones climáticas extremas, esta afirmación es totalmente falsa. En efecto, al encontrarse en zonas de alta montaña son lugares ecológicamente apartados, por esta razón, se consideran como una especie de sistema de islas (Morales-Betancourt y Estévez-Varón 2006), donde las diversas adaptaciones morfológicas y fisiológicas de plantas y animales juegan un papel importante en su subsistencia y diversificación, permitiendo que en estas áreas aumente el endemismo, ya que se comportan como refugios ecológicos, albergando una elevada cantidad de estas especies (Chaparro y Chaparro 2012).

De hecho, en los páramos andinos se encuentra la flora más rica de todos los ecosistemas de montaña que existen en el mundo (Beltrán *et al.* 2009, Hofstede *et al.* 2003) y en los páramos venezolanos el número de especies vegetales por unidad de superficie es mayor que en otras unidades ecológicas, incluso mayor que en páramos de otros países (Monasterio y Molinillo 2003). Entre la vegetación predominante se encuentran; herbáceas y arbustos, así como la presencia de plantas en rosetas entre las que destacan los frailejones (Molinillo y Monasterio 2002, Azócar y Rada 2006), encontrándose en este último grupo, el mayor número de especies endémicas de la Cordillera de Mérida (Hofstede *et al.* 2014).

En cuanto a la fauna, los pocos estudios registran un mayor número de mamíferos, seguido por reptiles y aves, mientras que para los anfibios se han reportado pocas especies. (Díaz *et al.* 1997). En relación a los invertebrados, quienes son de especial importancia para la polinización de muchas especies vegetales de este ecosistema, destacan los dípteros, coleópteros, ortópteros, lepidópteros e himenópteros (Hofstede *et al.* 2014, Pelayo *et al.* 2015, 2019).

Con referencia a los lepidópteros, Vilorio (2000) reportó 38 especies de Nymphalidae, para la Sierra Nevada de Mérida entre los 1.500 a los 3.500 msnm, de estas nueve pertenecen al páramo y el resto son de la Selva Nublada, encontrando en esta unidad de vegetación 18 especies endémicas. Además,

registró tres especies para la Sierra de La Culata desde los 2.100 a los 4.000 msnm, de las cuales dos son endémicas. Por otro lado, Orellana (2004) suministró un listado de 18 *taxa* de mariposas diurnas que habitan en la Cordillera de Mérida, específicamente en Sierra de La Culata y la Sierra Nevada, incluyendo especímenes recolectados por encima de los 3.000 metros, donde siete especies pertenecen a la familia Nymphalidae, seis a Lycaenidae, tres especies para la familia Pieridae y dos reportadas para Hesperidae. Cabe señalar que siete especies y dos subespecies son endémicas de la Cordillera de Mérida.

1.5 PRINCIPALES AMENAZAS QUE ENFRENTAN LOS PÁRAMOS ANDINOS Y SUS LEPIDOPTEROS

Sin importar las condiciones climáticas y topográficas abruptas, las zonas de alta montaña han resultado bastante favorables para el establecimiento de la población humana, esto ha provocado la transformación y disminución progresiva de sus ecosistemas naturales (Hofstede *et al.* 2014, Van der Hammen 1995). La deforestación, el ascenso del límite de la agricultura, el pastoreo y la quema, se han enumerado como los principales problemas que influyen en el deterioro de esas zonas, generando progresivamente la pérdida de arbustales y rosetales, así como la contaminación del recurso hídrico, el empobrecimiento de los suelos ocasionando la disminución de la capacidad de almacenamiento del agua y su infiltración (Morales-Betancourt *et al.* 2006), condición preocupante debido a que los páramos poseen un área menor en relación a otros ecosistemas Neotropicales, lo que los hace especialmente vulnerables ante la intervención humana (Chaparro y Chaparro 2012).

La gran riqueza de especies y el elevado grado de endemismo que albergan los ecosistemas andinos, se ven amenazados por el deterioro de estas zonas, debido a las actividades antrópicas (Machado 1995). En Venezuela, la gran mayoría de los páramos se encuentran protegidos principalmente bajo la figura de Parque Nacional. Sin embargo, la falta de monitoreo por parte de autoridades ambientales competentes que deberían supervisar, proteger y vigilar estos ecosistemas, fomentan el ascenso de las poblaciones locales a mayores altitudes y por consiguiente, originan la pérdida del hábitat de muchas especies de animales y plantas (Chuvienco *et al.* 2002).

En este sentido, el desarrollo urbano, el pastoreo y la transformación de áreas de vegetación natural para el desarrollo agrícola, son las actividades que provocan la mayor tasa de extinción de especies nativas (Santos y Tellería 2006). De ahí que, varios autores como Monasterio y Molinillo (2003), Hofstede *et al.* (2014) y Rodríguez *et al.* (2015) coinciden en que un gran número de especies de plantas y animales endémicos del páramo, se han reportado en Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN) o Vulnerable (VU), según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), dada la

presión que supone la expansión de estas actividades antrópicas. Es preciso mencionar que de continuar la reducción de sus hábitats naturales, el tamaño poblacional de las especies endémicas tenderá a descender progresivamente debido a que estas no pueden colonizar otros lugares, por ello, al estar confinadas, disminuye la diversidad genética y las acerca a la extinción (Morales-Betancourt y Estévez-Varón 2006).

Por otro lado, la intensificación de la agricultura, el desarrollo de monocultivos extensivos y la fragmentación de la vegetación natural, se reportan como las principales causas de la declinación de los lepidópteros en este ecosistema (Rodríguez *et al.* 2015). Los pesticidas afectan a sus poblaciones y también los fertilizantes provocan cambios en la vegetación, lo que reduce la fuente de néctar y afectan su polinización (Dávila y Suárez 2015). En efecto, la transformación del hábitat natural produce consecuencias directas sobre las distintas etapas de vida de los lepidópteros, de manera que las mariposas pueden considerarse como organismos ideales para el análisis de la conservación de los ecosistemas terrestres, gracias a que ocupan distintos nichos en su ciclo de vida (Lawton *et al.* 1998). Además, son de gran importancia en los ecosistemas por sus roles ecológicos (herbivoría y polinización) y por su sensibilidad ante cambios en la vegetación (Brown y Hutchings 1997).

De acuerdo con Orellana (2004) la gran mayoría de los lepidópteros endémicos de la Cordillera de Mérida se consideran amenazados, bien sea en la categoría Vulnerable (VU), En Peligro (EN) o En Peligro Crítico (CR) según la (IUCN), destacando a: *Diaphanos huberi* (EN), *Redonda empetrus* (VU), *Lymanopoda marianna* (VU), *Steromapedaliodes schuberti* (EN), *Steromapedaliodes albonotata* (EN), *Hylephila ignorans* (EN) y *Ardaris eximia* (VU).

1.6 EL PÁRAMO DE GAVIDIA COMO LABORATORIO DE INVESTIGACIÓN ECOLÓGICA

Uno de los páramos venezolanos en los que mejor se han estudiado estos procesos de cambio, transformación y pérdida de diversidad es el páramo de Gavidia. En él se han caracterizado la dinámica y el uso de la tierra para la agricultura (Acevedo *et al.* 1985, Sarmiento-Monasterio y Monasterio 1988), las sucesiones vegetales (Monasterio y Montilla 1987, Sarmiento-Monasterio *et al.* 1990, Sarmiento-Monasterio *et al.* 1993, García-Valera 2008, Jiménez 2013), el suelo (Llambí y Sarmiento 1998, Morales y Sarmiento 2002), la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferentes tiempos de descanso (Aranguren y Monasterio 1997), la influencia de los periodos de descanso sobre la distribución de la fitomasa de raíces y raicillas de micorrizas arbusculares (Montilla *et al.* 2002), las papas nativas (Romero y

Monasterio 2005), la diversidad de aves y sus hábitats (Pelayo y Soriano 2010, 2014), se han descrito las formaciones vegetales (Llambí *et al.* 2013) y cambios en la cobertura vegetal con énfasis en los arbustales (Carrero 2021). Particularmente Llambí *et al.* (2013) mapearon y clasificaron las formaciones vegetales y encontraron que los arbustales presentan la menor cobertura, pero a su vez, albergan la mayor diversidad vegetal y el mayor número de especies de plantas raras y únicas de esta unidad vegetal. Generalmente esta formación se encuentra en pendientes pronunciadas, asociada a cañadas, las cuales constituyen zonas poco accesibles para la extensión agrícola, por lo que en las zonas bajas de esta localidad se han conservado pequeños relictos del arbustal; sin embargo, debido a la reciente crisis relacionada con la distribución de gas doméstico, ha incrementado la extracción de distintas especies vegetales por parte de los pobladores para el uso de su madera en los fogones, de modo que estos pequeños parches están disminuyendo su extensión, situación que agrava el estado de conservación de los arbustales.

El arbustal representa el hábitat de especies como *Ardaris eximia*, un lepidóptero endémico cuyo ciclo de vida depende de arbustos presentes únicamente en esta unidad del páramo, por lo que esta especie se encuentra amenazada y catalogada como Vulnerable (VU) según IUCN, en el criterio B1ab (iii) debido a la pérdida de calidad y extensión de su hábitat producto de la fragmentación a lo largo de la Cordillera de Mérida. A pesar que se desconoce el estado de sus poblaciones, en los últimos años mediante observación se ha evidenciado su descenso poblacional (Rodríguez *et al.* 2015).

Aunque Ferrer-Paris *et al.* (2013) realizaron un inventario y monitoreo de distintas comunidades de mariposas a nivel nacional, investigación que pretendía mejorar el conocimiento sobre la distribución potencial de las especies y conocer las amenazas que sufre su hábitat natural, no se prestó suficiente atención a las especies presentes en la región andina de Mérida y más aún, no existen estudios específicos sobre la comunidad de mariposas del páramo de Gavidia; por lo que es imprescindible profundizar en el estudio de la biología y ecología de las especies presentes en esta localidad, a fin de garantizar su conservación.

En vista de lo anteriormente expuesto, esta investigación pretende explorar el estado poblacional de *A. eximia*, una especie de mariposa endémica presente en el páramo de Gavidia.

1.7 EL GÉNERO *ARDARIS* Y LOS PROBLEMAS ASOCIADOS A SU IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA

En la actualidad el género *Ardaris* reúne a dos especies, *Ardaris eximia* (Hewitson 1871); [sic] *Pyrrhopyga eximia* (Hewitson 1871); *Erycicles eximia* (Kirby 1871); *Ardaris eximia* (Watson 1893) (Figura 4A) y *Ardaris hantra* (Evans 1951); [sic] *Ardaris eximia hantra* (Evans 1951) (Figura 4B); sin embargo *A. hantra* fue descrita como subespecie (Evans 1951) y Orellana (2004) expone en su trabajo las características de *A. hantra* pero haciendo referencia a *A. eximia*, esta controversia es debido a que los adultos son morfológicamente muy similares, situación que dificulta su discriminación.

Las larvas de este género son de color negro, con rayas circulares de color vinotinto que dividen cada segmento en los que presenta manchas dorsales amarillas, exceptuando el primero y el último; exhiben setas vellosas largas y blancas (característica de la subfamilia Pyrginae), cabeza negra más o menos triangular (Figura 3A). Las orugas en su último instar construyen capullos blancos y sedosos bastante conspicuos, que tejen uniendo ramas u hojas vecinas, dejando una abertura anterior (Figura 3B), en ellos pasan su estadio como crisálidas. La pupa presenta una coloración similar a la oruga, excepto por las manchas amarillas que ya no existen en los segmentos torácicos (Figura 3C) (Orellana 2004, 2008).



Figura 3. Estadios del ciclo de vida de *Ardaris eximia*. (A) Oruga; (B) Capullo; (C) Pupa o Crisálida.

Orellana (2004) señala que los imagos tienen una envergadura alar de 26 a 29 mm, presentan un cuerpo robusto de color negro a ocre, al final del abdomen se dispone un penacho de escamas alargadas

a modo de pelos de color pardo, las alas anteriores son de color café con manchas hialinas dispuestas longitudinalmente y separadas por los nervios, las cuales se sitúan desde el ápice a la región media del margen anal, así mismo, presenta otra mancha hialina en la región de la celda discal. Las alas posteriores están adornadas por una mancha de color ámbar a naranja, dicha mancha se encuentra dividida con franjas de color pardo oscuro conforme a la venación (Figura 4).



Figura 4. Cara dorsal y ventral. *Ardaris eximia* (A); *Ardaris hantra* (B). Extraído de Orellana (2008).

En relación a la caracterización taxonómica de este género, Orellana (2008) realizó un estudio de las especies que conforman la subfamilia Pyrrhopyginae (ahora Pyrginae) en Venezuela, donde describió los principales atributos morfológicos, su distribución y sus genitales. En dicho trabajo, expuso las principales diferencias entre estas dos especies del género *Ardaris*, las cuales se encuentran resumidas en la (Tabla 1) junto con la distribución y el hábitat.

Tabla 1. Caracteres diagnóstico, distribución, hábitat y lugares de colecta para las especies *Ardaris eximia* y *Ardaris hantra*. Extraído de Orellana (2008); ver figura 4A y 4B

Características	<i>A. eximia</i>	<i>A. hantra</i>
Alas anteriores	Las manchas hialinas son proporcionalmente mayores y sin coloración. Con colores anaranjados.	Las manchas hialinas son relativamente menores. Presenta mayor densidad de escamas amarillentas esparcidas generalmente en la base. Con colores amarillentos.
Alas posteriores	Borde terminal recto o levemente convexo, con orlas negras.	Borde terminal convexo, con orlas de color amarillo a blanco.
Distribución	Especie endémica de la Cordillera de Mérida desde Táchira a Trujillo y Lara.	Especie endémica de la Cordillera de Mérida en el estado Mérida.
Hábitat	Presente en bosque pluvial montano, páramo pluvial.	Presente en los páramos andinos, ocupando la zona de vida páramo pluvial subalpino.
Distribución altitudinal	Desde 1.900 metros hasta cerca de 3.500 m.s.n.m	Desde 2.800 metros hasta cerca de los 3.600 m.s.n.m
Lugares de colecta	Barinas: Barinitas (1.500m); Táchira: Páramo-La Negra (2.900m) Trujillo: 9°40,7' N - 70°6,1' W; Carretera Boconó- La Negrita (1.850m); Lara: Los Nepes, El Paramito (2.4960m); Sanare-Caspo (1.900m); Mérida: Bailadores, Laguna Brava (2.200m); Páramo La Culata (3.200m); Valle Grande; Chachopo (2.600m); Vía La Azulita; La Carbonera.	Mérida: Alto Albarregas (3.500m); Sierra de La Culata, Río Albarregas, Páramo Los Conejos, (3.400/3.850m); Municipio Rangel, Páramo Santo Domingo, Los Frailes; Mucubají (3.400 m); Mucuchíes, vía Laguna Mapire-Masiagual (2.800m); Sierra Nevada, Laguna Negra (3.000m); Páramo La Culata (3.200 a 3.400m); Vía Piñango-Pico El Águila (3.300m); Páramo de Gavidia (3.200/3.400 m).

Ahora bien, el problema en su identificación según lo señaló Orellana (2008), se debe principalmente a variaciones en los patrones de coloración de las alas y a la incertidumbre de sus distribuciones geográficas, pues ambas especies se han capturado en toda la Cordillera de Mérida, tanto en la Sierra de La Culata como en la Sierra Nevada, situación que indicaría que ambas especies se encuentran en simpatria; sin embargo, esta aseveración es un aspecto a dilucidar. Por otro lado, existen inconsistencias asociadas a la información de la localidad tipo de *A. hantra*, puesto que la misma corresponde al “Páramo del Campanero” (se cree que se refiere al Páramo del Campanario), sitio que se

encuentra a unos 30 Km de Mérida y Según Orellana (2008), los ejemplares que concuerdan con las características definitorias del Holotipo, se han encontrado en localidades dispersas en toda la Cordillera de Mérida, por su parte, para *A. eximia* no fue elegido un Holotipo, reportándose el Sintipo sin un lugar de procedencia. Además, este mismo autor reporta que se han encontrado ejemplares de ambas especies a menores altitudes siendo estos más oscuros o melánicos, así como con variación de las orlas entre blancas a negro en las alas posteriores y el borde no muy definido. Igualmente, en nuestro trabajo se observaron individuos con estas inconsistencias que no se enmarcan con los caracteres diagnósticos. De este modo, lo que pudiera corresponder a dos especies, Orellana (2008) al examinar las genitalias de individuos adultos, no encuentra diferencia entre las mismas.

Otras imprecisiones derivan de las ilustraciones de Hewitson (1871), puesto que el boceto de *Pyrrhopyga eximia* presenta características fenotípicas de ambas especies, así también la obra de Draudt (1924) muestra características asociadas a la distinción de la otra especie en cuestión.

Lo expuesto hasta aquí supone que ambas especies pueden volar juntas, pues sus rangos de distribución se solapan y al no existir una separación alopátrica ni presentar una barrera precigótica, se podría estar tratando de la misma especie con variaciones fenotípicas sutiles. Esta incertidumbre puede esclarecerse de una manera más robusta mediante análisis de marcadores moleculares de identidad especie-específica, además de una revisión exhaustiva de la variación de los caracteres morfológicos propuestos como diagnósticos para ambas especies. Es por esto que, en este trabajo, nuestro objeto de estudio corresponde a *Ardaris eximia*, puesto que dicha propuesta taxonómica precede temporalmente a la descripción de *A. hantra*.

1.8 AUTOECOLOGÍA DE *ARDARIS EXIMIA*

Los herbívoros dependen de las plantas para su alimentación, por ello, han desarrollado mecanismos para obtener su alimento a pesar de las sustancias tóxicas que presentan las especies vegetales. Este hecho de relación planta/herbívoro es muy ejemplificado en grupos tan especializados como es el caso de los lepidópteros (Sánchez-Ramos *et al.* 1999).

Un aspecto crítico en el ciclo de vida de la mariposa, es la habilidad de la hembra en detectar la planta, ovipositar en ella y que la oruga pueda alimentarse. El grado de especificidad en la dieta de los lepidópteros, puede variar con la familia de plantas que utiliza para su alimentación (Ehrlich y Raven 1964), de las sustancias tóxicas que se encuentran en las plantas (Granados-Sánchez *et al.* 2008), y del número de especies vegetales del mismo género presente en el lugar (Cotrina *et al.* 2017). Por tanto, las plantas hospederas son aquellas que la oruga usa para alimentarse (Vásquez-Bardales *et al.* 2017). En

este sentido, las especies polífagas no son especialmente exigentes y se alimentan de varias familias de plantas; las mariposas oligófagas, presentan una necesidad más específicas y se alimentan solo de una familia o incluso de un solo género, y por último aquellas orugas que presentan dietas monófagas son especies especialistas, alimentándose de una especie de planta (Mulanovich 2007, García-Barros 2015).

Para tener una crianza exitosa no sólo basta identificar la planta o grupo de plantas hospederas de las cuales se alimentan las orugas de determinada especie, sino que, algunas veces es necesario experimentar y comprobar cual o cuales especies vegetales son las más adecuadas, determinando donde se presente menos mortalidad (Sorto y Sermeño 2009), para ello, es necesario conocer la etología y estudiar su historia de vida.

En este sentido, la autoecología, es una de las ramas de la ecología que estudia las relaciones del individuo con el medio ambiente, y se basa principalmente en su etología y fenología (Daubenmire 1988, Valverde *et al.* 2005). Con respecto a la fenología de *Ardaris eximia*, Orellana (2004) apunta al univoltismo, señalando que sus generaciones son sincronizadas y los adultos pueden observarse en los meses lluviosos. En lo que concierne a las plantas nutricias larvarias, estas suelen ser polífagas y estar asociadas a plantas del género *Berberis* (Berberidaceae) y *Myrica* (Myricaceae) (Orellana 2004, 2008), aunque este autor señala que las orugas pueden sobrevivir un tiempo en el laboratorio alimentándose de guayaba (*Psidium*) y rosa de jardín (*Rosa*), pero no pueden completar su ciclo de vida.

Aunque para esta mariposa ha sido descrita la morfología de algunos estadios de vida (oruga, crisálida y adulto) (Orellana 2004, 2008), aún falta información sobre su fenología e historia de vida. Por ello este trabajo quiso abordar algunos aspectos sobre su ciclo de vida, mediante el monitoreo de las orugas en el laboratorio y el seguimiento de las distintas fenofases en campo, con el propósito de observar su comportamiento en su hábitat natural e identificar sus principales plantas hospederas (especies vegetales de las cuales las orugas se alimentan), plantas asociadas a la etapa de crisálida (especies vegetales que la oruga utiliza para construir sus capullos y pasar su estadio de crisálida, pudiendo ser estas sus hospederas o solo utilizarlas en este estadio) y plantas nectaríferas (plantas con flor que les proporciona al imago alimento en forma de néctar) (Vásquez-Bardales et al. 2017).

1.9 LA POBLACIÓN COMO OBJETO DE INVESTIGACIÓN

El término población en ecología ha sido establecido por diferentes autores. Krebs (1985) expone que una población, es un grupo de individuos de la misma especie que ocupan un espacio dado en un momento específico. Pudiendo habitar un lugar en un tiempo determinado y ese espacio puede ser identificado como un área o un volumen en un hábitat, donde el número de individuos puede variar conforme a la disponibilidad de alimentos, la tasa de depredación, entre otros procesos ecológicos. Por

otro lado, Begon *et al.* (2006) usan el término población para describir un grupo de individuos de una misma especie que está siendo estudiada, pero Ricklefs (2009) describe a una población como un grupo de individuos de la misma especie, que potencialmente puede interactuar y entrecruzarse y que viven en un mismo lugar al mismo tiempo.

Para ciertas especies es sencillo acuñar cualquiera de las definiciones anteriormente señaladas; sin embargo, las características intrínsecas de los individuos, que incluyen aspectos ecológicos, fisiológicos y etológicos pueden dificultar el establecimiento preciso de los límites espaciales y temporales de los efectivos de una población, situación que dificulta la adopción del concepto ampliamente aceptado, permitiendo la apropiación de una definición acorde con la biología de los organismos en estudio. De modo que, el objeto de estudio de la ecología de poblaciones se centra en la caracterización de las propiedades emergentes de este nivel de organización, describiendo sus parámetros poblacionales (Solomon 1980).

Los estudios de dinámica poblacional están relacionados a procesos responsables del desenvolvimiento de la población, tales como natalidad, mortalidad, migración y emigración (Ricklefs 2009). Estos procesos, modifican espacial y temporalmente el tamaño poblacional, entendido como el número total de individuos que componen a una población (Krebs 1985). No obstante, llevar a cabo un censo no siempre es viable, dadas las diversas limitaciones que impone el conteo de todos y cada uno de los efectivos de la población. Por tanto, para entender cómo funciona la dinámica de una o de distintas poblaciones, es necesario comprender las variaciones sobre la densidad de organismos, empleando para tal fin el muestreo representativo de la población (Krebs 1985).

Diversos métodos están disponibles para determinar los principales parámetros poblacionales, cada uno con sus peculiaridades y cuya escogencia debe ser acorde con las características de la población en estudio (Solomon 1980). Considerando esto, y dadas las particularidades del ciclo de vida de *A. eximia* que contempla una fase sésil y otra móvil, en este trabajo estimamos el tamaño poblacional de los imagos de *A. eximia* empleando técnicas de captura- marcaje y recaptura y cuantificamos la densidad absoluta de sus capullos en el arbustal del páramo de Gavidia.

1.9.1 EL MÉTODO DE CAPTURA-MARCAJE-RECAPTURA Y SUS ÍNDICES

Tal como se mencionó anteriormente, el registro de todos los individuos de la población nos daría una certeza absoluta sobre el tamaño de la misma, pero a menudo es imposible realizar un censo, por el elevado costo, o bien por el elevado número de individuos, su movilidad, entre otros aspectos; por lo

tanto, para aproximarse al conocimiento de este parámetro se emplean métodos que estiman el tamaño poblacional, donde destacan las técnicas de captura-recaptura (Pozo 2017).

Estas técnicas consisten en capturar una muestra representativa de individuos de una población, marcarlos mediante algún método apropiado y luego liberarlos en el área de captura, en muestreos subsiguientes, se toma una nueva muestra aleatoria de la misma población y se cuantifica a los individuos marcados y no marcados (Pozo 2017). De ahí el nombre de este método captura-marcaje-recaptura (CMR) en español (Badii *et al.* 2012) y mark-release-recapture (MRR) en inglés (Jugovic *et al.* 2018).

Los métodos de CMR constituyen una herramienta analítica extremadamente poderosa, reuniendo una gran cantidad de estimadores, se basa en el principio de dilución, que establece que los individuos marcados se mezclan homogéneamente con el resto de los efectivos de la población (Krebs 1985). La relación entre individuos marcados y no marcados analizada bajo un índice particular, permite estimar el tamaño de la población.

En mariposas esta técnica es muy utilizada, por ser organismos fáciles de capturar, marcar y recapturar (Francini 2010) y debido a que la fase de imago dura poco tiempo, el intervalo entre un muestreo y el siguiente es de días, por ello se puede generar información relevante sobre el conocimiento de su ecología en pocos meses de trabajo (Freitas y Ramos 2001, Andrade *et al.* 2013). Además, sus alas son ideales para realizar una gran cantidad de patrones y códigos individuales para marcar los individuos capturados (Francini 2010). Esta técnica también provee datos de la historia de vida de la especie, dinámica poblacional, actividad de vuelo (Kingsolver 1999, Trejo *et al.* 2004, Almaraz *et al.* 2012), así como para estudios de calidad de hábitat (Haddad y Tewksbury 2005). En conservación se aplica para conocer el estado actual de la población y proponer acciones para mantenerlas estables (Knight *et al.* 1999, Li *et al.* 2016, Sielezniew y Nowicki 2017).

Para la estimación del tamaño poblacional se utilizan varios índices, por ello es necesario identificar si la población es abierta o cerrada. De este modo, si suponemos que la población es cerrada, estaríamos asumiendo que en el tiempo de muestreo el tamaño poblacional no variará; es decir, no hay ni nacimientos, ni muertes, ni migración o emigración y en caso de haberlos, son despreciables (Badii *et al.* 2012). Bajo ciertas circunstancias esta condición se puede usar, en especial para poblaciones que son poco móviles, en las que el efecto migratorio no sea tan marcado o bien cuando el tiempo de duración de un estudio es tan corto que se considere como una condición cerrada (Francini 2010). Debido a que es más probable que en una población existan pérdidas y/o ganancias de individuos, es recomendable utilizar estimadores para poblaciones abiertas (Badii *et al.* 2012).

Ambos tipos de estimadores (para poblaciones abiertas y para cerradas) requieren del cumplimiento de varias premisas para obtener un tamaño poblacional confiable, entre las que destacan: **1)** todos los animales tienen la misma probabilidad de ser capturados. Lo cual indica que el muestreo es aleatorio independientemente del sexo o cualquier rasgo fenotípico y su proporción debe ser representada como ocurre en la naturaleza. **2)** Los animales no se verán afectados por la captura ni por la operación de marcaje, de modo que la tasa de recaptura no se vea alterada en el tiempo de muestreo. **3)** Las marcas deben ser permanentes y nítidas de tal forma que no ocurra pérdida o cause confusión en la recaptura. **4)** Los animales después de ser capturados, marcados y liberados deben mezclarse homogéneamente con el resto de la población (Rabinovich 1982).

Cabe señalar que con el método de CMR, se pueden construir algoritmos que expresan no solo la estimación del tamaño poblacional sino que permiten determinar la estructura de edad de la población y conocer tasas de natalidad, mortalidad, migración y emigración (Francini 2010). Dentro de los estimadores para este método destacan los modelos de Lincoln-Petersen (1930), Schanabel (1938), Jackson (1848), Fisher y Ford (1940), Triple captura de Bailey, desarrollado por Bailey (1952), Jolly-Seber (1965), Manly y Parr (1968), todos citados en Francini (2010). En general, estimaciones poblacionales más precisas dependen directamente de grandes esfuerzos de muestreos, así la diferencia de cada índice está influenciada por la manera en cómo se colectan los datos, y su sensibilidad dependerá de las variables que son calculadas.

El modelo de Lincoln-Petersen fue el primer estimador en ser descrito y del que se derivan los otros métodos más complejos. Este modelo asume que la población es cerrada y se basa en la técnica de una sola marca y una sola ocasión de recaptura, así su cálculo es una proporción entre dos periodos de muestreo (Pozo, 2017). Fue Bailey (1952, citado por Francini 2010), quien extiende el modelo de Lincoln, señalando que por tratarse de un método que contempla tan solo una captura y una recaptura puede que no refleje las condiciones reales de la población. En consecuencia, desarrolló un estimador que requiere datos de dos ocasiones de marcado y dos de recaptura, lo que representaría tres jornadas de muestreo. Por otra parte, Jolly-Seber (1965, citado en Francini 2010), propuso un estimador basado en el análisis estocástico que permite a partir de más de tres jornadas de captura y recaptura, la estimación de los parámetros poblacionales como tamaño, reclutamiento, tasas de natalidad, de mortalidad, entre otros. Para ello se requiere que los individuos sean identificados con una marca específica en cada sesión de muestreo, en cuyo caso tendrán varias marcas al finalizar el experimento. Es importante señalar que este modelo al igual que el anterior se utiliza para poblaciones abiertas, en las que se considera el flujo de entrada y salida de individuos en el periodo de muestreo de la misma.

En relación a nuestro caso de investigación, podemos decir que tras efectuar una revisión bibliográfica exhaustiva, son muchos los trabajos que utilizan la técnica de captura-marcaje-recaptura en distintas especies de mariposas, muchos de estos enfocados en el estudio de la estructura y dinámica poblacional de una especie, con énfasis en la proporción de sexos, estructura etaria, movimiento de adultos entre lugares, tiempo de permanencia, actividad de vuelo, entre otros parámetros.

Para estimar el tamaño poblacional de mariposas destacan los índices de Lincoln Petersen y su modificación propuesta por Bailey (Lincoln Petersen-Bailey), Manly- Parr, Schnabel y Jolly Seber. Algunos de estos estudios utilizan más de un modelo para hacer más precisa su estimación, incluyendo error estándar e intervalos de confianza. Como alternativa, otros trabajos se basan en el criterio de información de Akaike (Akaike's information criterion o AIC), el cual consiste en que dado un conjunto de modelos candidatos que pueden representar nuestros datos, el modelo que tenga menor AIC será considerado el mejor para representar a la población de estudio.

La revisión de la literatura científica disponible en torno a la cuantificación del tamaño poblacional en lepidópteros, permitió la lectura de 20 artículos, importantes para esta investigación, puesto que valoran distintos parámetros utilizando diversos estimadores. Dicha selección, permitió la elaboración de una tabla resumen (Tabla 2). Es preciso señalar que de todos estos, únicamente el estudio Hernández-Roldán *et al.* (2009) se enfoca en la familia Hesperiidae y más aún, no existen trabajos realizados en Venezuela donde se apliquen estas técnicas para el estudio de poblaciones de mariposas.

Tabla 2. Publicaciones que utilizan la técnica de captura-marcaje-recaptura (CMR), en estudios de ecología poblacional de lepidópteros.

<i>Artículo</i>	<i>Autor-año</i>	<i>Parámetros</i>	<i>Método e índices</i>
Trabajos que utilizan el método CMR para estimar el tamaño poblacional en la región Neártica y Paleártica			
Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly <i>Heliconius charitonius</i> .	Cook <i>et al.</i> (1976)	Tamaño poblacional, dispersión, estructura de edad, longevidad.	CMR El análisis de datos se realizó mediante el índice de Fisher & Ford, Jolly-Seber y Manly-Parr.
Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary <i>Boloria aquilonaris</i> (Lepidoptera, nymphalidae) in Belgium.	Mousson (1998)	Tamaño poblacional, proporción de sexo, tiempo de residencia, movimiento de hembras y machos en los distintos parches, porcentaje de recapturas de individuos en diferentes distancias.	CMR Los datos fueron analizados usando el índice de Jolly-Seber, estimador para poblaciones abiertas.
Spring remigration of the monarch butterfly, <i>Danaus plexippus</i> (Lepidoptera: Nymphalidae) in north-central Florida: estimating population parameters using mark-recapture.	Knight <i>et al.</i> (1999)	Tamaño poblacional, Proporción de sexos, estructura etaria y tiempo de residencia.	CMR Usando Jolly-Seber
The Chalk-hill Blue <i>Polyommatus coridon</i> (Lycaenidae, Lepidoptera) in a highly fragmented landscape: How sedentary is a sedentary butterfly?	Schmitt <i>et al.</i> (2006)	Tamaño poblacional, movimiento entre parches, densidad de mariposas/hectárea, porcentaje de recaptura.	CMR Los datos fueron analizados con el modelo para poblaciones abiertas Jolly Seber. Usando el software JOLLY. page: http://nhsbig.inhs.uiu.c.edu/wes/populations.html , 12-Oct-2005).
Ecology of a relict population of the vulnerable butterfly <i>Pyrgus sidae</i> on the Iberian Peninsula (Lepidoptera: Hesperidae).	Hernández-Roldán <i>et al.</i> (2009)	Tamaño poblacional, movilidad, tiempo de residencia, proporción de sexos, recursos alimenticios de larvas y adultos, distribución espacial y comportamiento.	CMR Los datos fueron analizados según los modelos de Cormack-Jolly-Seber (CJS: Schwarz y Arnason, 1996; Schwarz y Seber, 1999) usando el programa MARK 2.1 (Blanco y Burnham, 1999).
Differences in adult phenology, demography, mobility and	Timuş <i>et al.</i> (2013)	Para cada especie fue evaluado el tamaño	CMR

distribution in two syntopic ecotypes of <i>Maculinea alcon</i> (<i>cruciata</i> vs. <i>pneumonanthe</i>) (Lepidoptera: Lycaenidae) from Transilvania (Romania)		poblacional, probabilidad diaria de captura, supervivencia, proporción de sexos, longevidad, tasa de reclutamiento, movilidad y distribución.	Los datos de los años 2010 y 2011 fueron estimados por el modelo Cormack-Jolly-Seber utilizando el programa MARK 6.0.
Population demography of alpine butterflies: <i>Boloria pales</i> and <i>Boloria napaea</i> (Lepidoptera: Nymphalidae) and their specific adaptations to high mountain environments.	Ehl <i>et al.</i> (2017)	Para cada especie se calculó, el tamaño poblacional en dos sectores (inferior, superior), proporción de sexos, estructura etaria, tiempo de residencia y cambio de la condición del ala (debido a la desintegración de las alas por el clima frío).	CMR Los datos fueron estimados por el índice de Jolly-Seber para poblaciones abiertas, usando el programa MARK 8.0 con el modelo POPAN
Adult demography of an isolated population of the threatened butterfly Scarce Heath <i>Coenonympha hero</i> and its conservation implications.	Sielezniew y Nowicki (2017)	Tamaño poblacional, proporción de captura y recapture por sexo, proporción de sexo y probabilidad de movimiento entre los tres fragmentos definidos de pradera.	CMR Los datos fueron estimados por el índice de Jolly-Seber para poblaciones abiertas, usando el programa MARK 8.0 con el modelo POPAN.
Movement, demography and behaviour of a highly mobile species: A case study of the black-veined white, <i>Aporia crataegi</i> (Lepidoptera: Pieridae).	Jugovic <i>et al.</i> (2017)	Tamaño poblacional, comportamiento, movimiento de individuos por sexo, tiempo de residencia.	MRR Los datos fueron estimados por el índice de Jolly-Seber para poblaciones abiertas, usando el programa MARK 8.0 con el modelo POPAN.
Demography of the endangered butterfly <i>Euphydryas aurinia</i> (Lepidoptera: Nymphalidae): A case study of populations in sub-Mediterranean dry calcareous grasslands.	Jugovic <i>et al.</i> (2018)	Tamaño poblacional por sexos, comportamiento, movimiento y utilización de plantas hospederas.	MRR Los datos fueron analizados usando MARK 8.0 (White & Burnham, 1999). Usando el modelo POPAN.
Trabajos que utilizan el método CMR para estimar el tamaño poblacional en la región Neotropical			
Population biology of <i>Parides anchises nephalion</i> (Papilionidae) in a coastal site in Southeast Brazil.	Freitas y Ramos (2001)	Tamaño poblacional, Proporción de sexos, estructura etaria y tiempo de residencia.	MRR Los datos fueron analizados con los índices Lincoln Petersen-Bailey, Jolly-Seber and Manly-Parr. Por medio del

			Software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos.
Population biology of two species of <i>Heliconius</i> (Nymphalidae: Heliconiinae) in a semi-deciduous forest in Southeastern Brazil.	Andrade y Freitas (2005)	Para cada especie se reportó el tamaño poblacional, tiempo de residencia, proporción de sexos, estructura de edad, movilidad, historia natural y variación del ala (tamaño y patrones de color)	MRR Los datos fueron analizados con el índice de Jolly-Seber por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B.
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 <i>et al.</i> (2005)	Proporción de sexos, estructura de edad, longitud del ala, localización y tiempo, abundancia diaria relativa, tiempo de residencia, movilidad.	MRR Los datos fueron analizados por el método de Lincoln Petersen-Bailey, por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos.
Estructura poblacional de <i>Morpho sulkowskyi</i> Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la Cordillera Occidental, departamento del Cauca (Colombia).	Prieto <i>et al.</i> (2005)	Tamaño poblacional, estructura de edades, tiempo de residencia, ganancias por natalidad o inmigración, tasa de residencia.	CMR Los datos fueron analizados usando el índice de Jolly-Seber, Schnabel, Lincoln Petersen.
Population biology of <i>Euptoieta hegesia</i> (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnini) in an urban area in Southeastern Brazil.	Tourinho y Freitas (2009)	Tamaño Poblacional, Proporción de sexos, longitud del ala, movilidad, estructura de edad, tiempo de residencia.	MRR Los datos fueron analizados por el método de Lincoln Petersen-Bailey por medio del software de CMLR desarrollado por el Dr. R.B. Francini, Unisantos.
Biología Poblacional de Papilionídeos (Lepidoptera, Papilionidae) en el Morro Santana e no Jardim botánico de Porto Alegre, RS.	Willems-Scalco (2012)	Tamaño poblacional, eficiencia de captura, tiempo de residencia, estructura etaria, proporción de sexos, actividad de vuelo, tamaño corporal y relación entre número de individuos y variables climáticas.	MRR Los datos fueron analizados con el índice de Linconl Petersen-Bailey.
Population Biology and Natural History of <i>Parides burchellanus</i> (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an Endangered Brazilian.	Beirão <i>et al.</i> (2012)	Tamaño poblacional, Proporción de sexos, estructura etaria y tiempo de residencia.	MRR Los datos fueron analizados Jolly-Seber utilizando las formulas

			expuestas en (Francini, 2010)
Estructura poblacional de <i>Heliconius erato hydara</i> Hewitson, 1867 (Lepidoptera: Nymphalidae) en la Reserva Campesina la Montaña (RCM), Departamento del Atlántico, Colombia.	Vargas-Zapata <i>et al.</i> (2012)	Tamaño poblacional, tiempo de residencia, longevidad, distancia de dispersión, actividad de vuelo, plantas hospederas, correlación entre captura de adultos y T (°C); HR (%) y Prec (mm)	CMR Los datos fueron analizados con los índices de Lincoln Petersen y Jolly-Seber con el programa Ecological Methodology 5.2 (Krebs, 1999, 2000).
Parámetros poblacionales y aportes para la conservación de las especies del género <i>Heliconius</i> Kluk, 1780 en hábitats de diferente grado de conservación de la Amazonia Colombiana.	Rueda-Muñoz (2015)	Tamaño poblacional, tiempo de residencia, estructura etaria, proporción de sexos, distribución espacial, pico de actividad de vuelo, dispersión, historia natural.	CMR Los datos fueron analizados con los índices de Lincoln Petersen-Bailey y Jolly-Seber. Usando el programa azul creado por el Profesor R.B. Francini de la Universidad de Santos en 1997.
Spatial Distribution and Population Ecology of <i>Drucina championi</i> (Lepidoptera: Nymphalidae), a Threatened Butterfly From Mountain Landscapes of Southern Mexico.	Ruiz-Utrilla <i>et al.</i> (2018)	Tamaño poblacional en machos, porcentaje de captura y de recapture para ambos sexos, probabilidad de supervivencia diaria, reclutamiento y probabilidad de emigración, longevidad, movilidad, distribución geográfica espacial y caracterización del hábitat.	CMR Los datos fueron estimados por el índice de Jolly-Seber para poblaciones abiertas, usando el programa MARK 8.0 con el modelo POPAN.

Con referencia de estas investigaciones, en este trabajo se escogieron los índices: Lincoln-Petersen modificado por Bailey, Triple captura de Bailey y Jolly-Seber con su respectivo intervalo de confianza y error estándar, para así aproximarnos de forma más correcta al tamaño poblacional de *A. eximia* en esta localidad.

1.9.2 DENSIDAD ABSOLUTA Y CONTEO DE CUADRADOS

La abundancia de individuos de una población dada es un reflejo del tamaño poblacional, la cual está determinada por una gran cantidad de factores y dependiendo de cómo responden dichos organismos a estos factores, nos dará una visión de la dinámica de esa población.

Para entender cómo la dinámica de diferentes poblaciones funciona, los estudios tradicionales dan a comprender las variaciones sobre la densidad de organismos, la tasa de supervivencia y la manera de cómo están distribuidos espacialmente. Por ello los estudios de dinámica poblacional se prestan para responder preguntas de la variación de la cantidad de individuos de una población (Solomon 1980).

Una de las formas más comunes de indicar el grado de abundancia de una población es exponiendo cuántos individuos se encuentran por unidad de espacio, volumen, o por esfuerzo de muestreo, lo cual se denomina densidad poblacional (Francini 2010). Existen dos aproximaciones que permiten la caracterización de esta propiedad emergente del nivel poblacional; Densidad Absoluta, entendida como el número de individuos por unidad de área o volumen y Densidad Relativa, expresada como el número de individuos por unidad de esfuerzo de muestreo (Krebs 1985).

La densidad poblacional es una aproximación al conocimiento de la abundancia de una especie y se utiliza cuando los individuos son fácilmente cuantificables, por tanto puede emplearse para estudiar distintos grupos zoológicos, desde mamíferos grandes hasta poblaciones de insectos. En el caso de plantas este parámetro es interpretado como biomasa por unidad espacial (Mostacedo y Fredericksen 2000).

En mariposas la densidad relativa ha sido medida con trampas de luz, trampas de cebo o de feromonas, las cuales expresan el número de individuos por trampa por unidad de tiempo (Barrera *et al.* 2006); sin embargo, tratar de estimar la población a partir de capturas con trampas, conlleva problemas complejos, puesto que, no todos los adultos son atraídos de la misma forma hacia las trampas, así resulta difícil relacionar el número de individuos que llegan a estas con el número de insectos en campo (Pozo 2005). Así mismo, los trabajos que se realizan con mariposas adultas en lugares boscosos, donde las colectas generalmente se hacen sobre los bordes con redes entomológicas y dentro de la vegetación arbórea con trampas Van Someren-Rydon (trampas de cebo), trae consigo errores de muestreo, pues dependiendo del sexo de la especie de estudio y, el comportamiento de vuelo, pueden tener preferencias por lugares más densos de vegetación y no todos los adultos llegan a los bordes; así mismo dependiendo

del tipo de cebo y la altura donde se colocan las redes, se puede o no atraer a la especie de interés (Francini 2010).

Por ello el enfoque más realista, se hace en transectos rectos, donde se cuantifica el número de individuos de estadios más o menos sésiles como: huevos, orugas y crisálidas (Francini 2010, Barrera *et al.* 2006), determinando así la densidad absoluta (Número de individuos/unidad de área), la cual es también una característica importante, debido a que revela los distintos mecanismos que están operando para que un cierto número de individuos se encuentren en un área determinada (Francini 2010). Según Rabinovich (1982), la disposición, el comportamiento y las relaciones intraespecíficas son los principales factores que determinan la abundancia de las poblaciones animales, a parte de la disponibilidad de recursos como alimento, refugio, entre otros.

El método que históricamente se ha empleado en ecología para estimar la densidad poblacional es el conteo de cuadrantes, donde en áreas conocidas (cuadrantes), se subdivide en cuadrantes más pequeños, su tamaño dependerá de la forma de vida y de la densidad de los individuos. El muestreo se realiza seleccionando al azar unidades muestréales en las que se procede a contabilizar a todos los organismos presentes en las mismas (Matteucci y Colma 1982, Contreras *et al.* 1999). Este método se basa en dos premisas generales: **1)** Conocer el área de los cuadrantes y **2)** que los organismos sean relativamente inmóviles durante el periodo de conteo.

Es importante destacar que el uso de la densidad permite comparar poblaciones en diferentes lugares o en diferentes momentos, pero las estimaciones utilizando el tamaño poblacional, solo pueden ser comparadas para la misma área en diferentes fechas (Francini 2010).

En relación a los estudios disponibles que se avocan a la caracterización de la densidad absoluta en poblaciones de lepidópteros, se puede decir que son escasos. Por lo tanto, en este apartado únicamente se seleccionaron siete trabajos que reportan este parámetro medido al menos, en una etapa del ciclo de vida.

Tabla 3. Publicaciones sobre la densidad absoluta en ecología poblacional de lepidópteros, en distintas fases del ciclo de vida.

Artículo	Autor– año	Densidad-Investigación
Milkweed loss in agricultural fields because of herbicide use: effect on the monarch butterfly population.	Pleasants y Oberhauser (2012)	<i>Huevos/planta.</i> El descenso de las mariposas monarca se cree que es causado por el uso de herbicidas y la disminución de las plantas de algodoncillo. En esta investigación contaron el número de huevos encontrados en tallo de plantas de algodoncillo de julio a agosto de 2012 en sitios agrícolas y no agrícolas.
Estudio comparativo de la densidad del complejo de orugas cortadoras (Lepidoptera: Noctuidae) en diferentes ambientes y cultivos antecesoros en la región Subhumeda Pampeana Central.	Corró <i>et al.</i> (2017)	<i>Orugas/m²</i> Las orugas cortadoras atacan un gran número de cultivos agrícolas. Esta investigación determinó como incide los distintos cultivos antecesoros (soya de primera, soja de segunda, girasol y maíz) y la posición en el relieve (loma y bajo), en la densidad de larvas presentes por m ² .
Primer registro de <i>Helcystogramma</i> sp. (Lepidoptera: Gelechiidae) en Cuba.	Morales <i>et al.</i> (2015)	<i>Orugas/m²</i> <i>Helcystogramma</i> sp., es una nueva especie de microlepidóptero que afecta desde la siembra hasta la cosecha de camote (<i>Ipomoea batatas</i> L. Lam.) en Cuba. En esta investigación reportaron la densidad de larva por m ² en verano e invierno.
Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) Outbreak Originating in the Lower Rio Grande Valley, 1989.	Pair <i>et al.</i> (1991)	<i>pupas/m²</i> El cogollero migratorio (FAW) <i>Spodoptera Frugiperda</i> es plaga severa de muchos cultivos, no pudo sobrevivir al invierno en zonas templadas y por ello pasa el invierno principalmente en las partes más al sur de Florida y Texas. Durante el verano de 1989, basados en muestras de suelo tomadas en 100 campos de maíz en esta región, contaron el número de pupas en m ² de suelo.
<i>Helicoverpa zea</i> (Lepidoptera: Noctuidae) Pupa Production in Fruiting Corn in Northeast México and South Texas.	Raulston <i>et al.</i> (1992)	<i>Individuo/m²</i> <i>Helicoverpa zea</i> , es una especie plaga del maíz. Entre 1985 y 1988 se muestrearon entre 90 a 120 campos de maíz, se contó el número de pupa, prepupa y exuvia encontrados en m ² de suelo.

The Chalk-hill Blue <i>Polyommatus coridon</i> (Lycaenidae, Lepidoptera) in a highly fragmented landscape: How sedentary is a sedentary butterfly?	Schmitt <i>et al.</i> (2006)	<i>Adultos/ha</i> Con la técnica de captura-marcaje-recaptura durante julio y agosto de 2003, se hicieron muestreos en diferentes fragmentos de pradera, donde contaron el número de adultos por hectárea y el movimiento de este entre los parches.
Spatial Distribution and Population Ecology of <i>Drucina championi</i> (Lepidoptera: Nymphalidae), a Threatened Butterfly From Mountain Landscapes of Southern México.	Ruiz-Utrilla <i>et al.</i> (2018)	<i>Adultos/km²</i> Con la técnica de captura-marcaje-recaptura determinaron algunos parámetros poblacionales como distribución espacial, movilidad y tamaño poblacional, para conocer el estado de la población de esta mariposa amenazada. En esta investigación reportaron el número de machos por km ² .

www.bdigital.ula.ve

II JUSTIFICACIÓN

Ardaris eximia es una especie de lepidóptero que depende del arbustal paramero para completar su ciclo de vida. La delicada relación entre este insecto y sus plantas hospederas nos condujo a plantearnos una investigación que evaluase en primera instancia, la densidad absoluta de los capullos y el tamaño poblacional de los imagos de esta especie. Posteriormente, con el propósito de explorar si la cercanía de los arbustales a zonas donde la actividad humana tiene lugar de forma intensiva incide sobre los parámetros poblacionales anteriormente señalados, decidimos comparar los valores de la densidad absoluta de los capullos y el tamaño poblacional de *A. eximia*, en dos situaciones contrastantes: arbustales entre cultivos agrícolas y arbustales entre rosetales. Además debido a la poca información que existe sobre su autoecología, se pretendió abordar este tema, identificando las especies de plantas que esta mariposa utiliza en las distintas fases de su desarrollo, caracterizando principalmente las especies leñosas que hacen vida en esta formación vegetal. Aunado con la exploración y seguimiento de su ciclo de vida en campo. Todo ello con el propósito de proponer medidas para la conservación de este hespérico.

www.bdigital.ula.ve

III PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS

¿Cuál es el tamaño poblacional de los imagos y la densidad absoluta de los capullos de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia?

¿La cercanía de los arbustales a las adyacencias de caseríos y parcelas de cultivo alterará la densidad y el tamaño poblacional de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia?

Si la cercanía de los arbustales parameros a zonas con mayor intensidad de uso antrópico afecta negativamente a los individuos de *Ardaris eximia*, se esperaría encontrar una menor densidad de capullos y un menor número de imagos en los arbustales rodeados por áreas de cultivo en comparación con arbustales rodeados por rosetales.

¿Cuáles especies del arbustal paramero y de otras formaciones vegetales están vinculadas al ciclo de vida de *Ardaris eximia*?

Dada la naturaleza dual del ciclo de vida de *Ardaris eximia*, que incluye una etapa sésil restringida al arbustal y otra móvil que transcurre en el arbustal-rosetal, se esperaría encontrar que en ambas fenofases este lepidóptero interactúe con especies particulares, propias de las distintas formaciones vegetales del páramo de Gavidia.

¿Preferirá *Ardaris eximia* a ciertas especies de arbustos? y de ser así ¿Por cuál o cuáles especies de arbustos tiene mayor afinidad?

Ardaris eximia es un lepidóptero polífago en su etapa larval, sin embargo, podría tener preferencia por una o algunas especies del arbustal paramero, de ser así, se esperaría encontrar una mayor densidad absoluta de capullos en ciertas especies, independientemente de sus dominancias en las formaciones vegetales.

¿La disponibilidad de recursos entendida cómo el número de plantas por cuadrante, cobertura de las especies vegetales y tamaño del arbusto, influye en la abundancia de los capullos de *Ardaris eximia*?

Sí una mayor disponibilidad de recursos condiciona el establecimiento de los capullos de *Ardaris eximia*, entonces se esperaría encontrar que las especies con mayor número de individuos por cuadrante, con mayor extensión de copa y mayores tamaños sean las que soportan más capullos.

¿Cuánto tarda *A. eximia* en completar cada fase de su ciclo de vida?

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Determinar el tamaño poblacional de imagos y la densidad absoluta de los capullos de *Ardaris eximia*, así como otros aspectos de su autoecología en el páramo de Gavidia, Mérida.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar el tamaño poblacional de *Ardaris eximia* en la fase de imago, a través de distintos índices basados en el método de captura-marcaje-recaptura.

- Determinar la densidad absoluta de capullos de *Ardaris eximia*, a través del método de conteo de cuadrantes.

- Comparar la densidad absoluta de capullos y el tamaño poblacional de adultos de *Ardaris eximia* en la formación vegetal arbustal paramero, bajo dos condiciones: arbustal entre cultivos y arbustal rodeado de rosetales en el páramo de Gavidia.

- Identificar las principales plantas hospederas y otras especies parameras asociadas al ciclo de vida de *Ardaris eximia*.

- Examinar la variación temporal de los distintos estadios de *Ardaris eximia* tanto en el laboratorio como en campo en el páramo de Gavidia.

- Contribuir al conocimiento de la historia natural y autoecología de *A. eximia*, para establecer la línea base que conlleve al ulterior diseño e implementación de proyectos de conservación.

IV METODOLOGÍA

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra en el páramo de Gavidia ($8^{\circ}35'$ - $8^{\circ}45'$ Norte, $70^{\circ}52'$ - $70^{\circ}57'$ Oeste), localidad que pertenece al Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, ubicada en el municipio Rangel en el Estado Mérida, Venezuela (Figura 4), su extensión abarca una superficie de 6.022 ha (Llambí *et al.* 2014). Presenta una precipitación anual de 1.300 mm distribuida en forma biestacional, con una época seca entre noviembre a marzo y una lluviosa de abril a octubre. La temperatura media anual es de $8,4^{\circ}\text{C}$ y durante la estación seca son frecuentes las heladas (Aranguren y Monasterio 1997). Los suelos son de tipo inceptisol, con un horizonte orgánico que alcanza los 50 cm de profundidad, con una alta cantidad de materia orgánica en forma de ácidos húmicos (Aranguren y Monasterio 1997), son suelos de textura generalmente franco-arenosa y de pH ácido.

El páramo de Gavidia, está formado por dos valles glaciares principales y varios valles colgantes. Los valles principales se denominan Micarache y Las Piñuelas, los cuales ostentan pendientes pronunciadas, mientras que los valles colgantes El Oso y La Pata, se reconocen por presentar circos glaciares y aristas pronunciadas. También se encuentran numerosas lagunas y pantanos que los antiguos glaciares socavaron a su paso y que posteriormente fueron rellenados con sedimentos y agua (Llambí *et al.* 2013). La geomorfología de la zona está caracterizada por filas de riscos y cumbres que comienzan a 3.200 m y terminan a los 4.300 msnm, con afloramientos rocosos del Complejo Iglesias (Llambí *et al.* 2013). En cuanto a la hidrología, existen tres quebradas principales: La Pata, Las Piñuelas y Micarache, que confluyen en una planicie fluvial en el fondo del valle formando la Quebrada Gavidia, esta drena hacia el río Chama, el cual finalmente vierte sus aguas en la Cuenca del Lago de Maracaibo (Aranguren y Monasterio 1997). La zona de estudio específicamente se encuentra en el Valle Las Piñuelas y Pantano Grande (Figura 5), sectores que reciben aportes de pequeños riachuelos desde la parte más alta para confluir en la Quebrada Las Piñuelas.

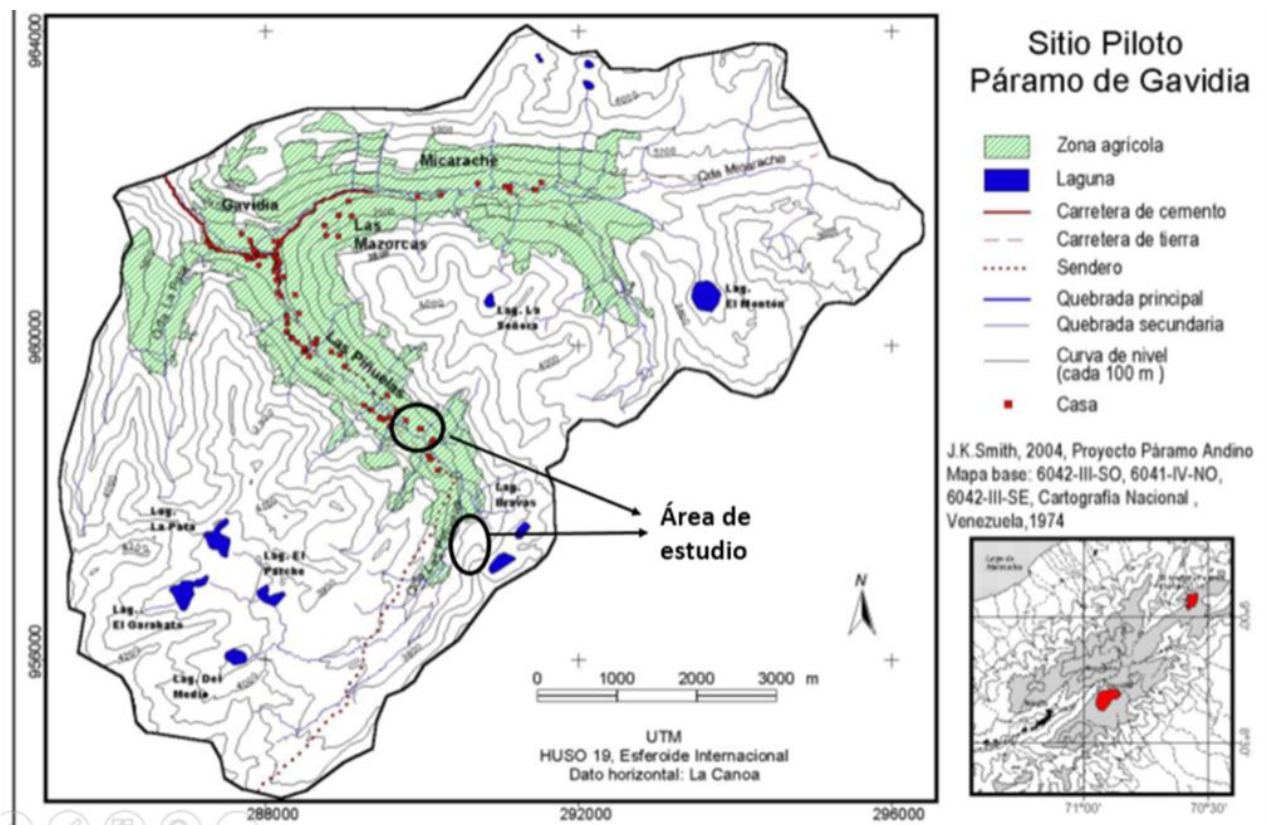


Figura 5. Mapa del páramo de Gavidia indicando las zonas de estudio: Valle Las Piñuelas y Pantano Grande. Fuente Llambí y Smith (2004) Proyecto Páramo Andino, Venezuela.

La vegetación natural de la zona es un rosetal-arbustal característico de la formación Páramo Andino (Monasterio 1980), con predominio de una gran variedad de plantas, donde se han identificado cerca de 200 especies (Llambí *et al.* 2013). Entre las diversas formas de crecimiento destacan los frailejones, algunos arbustos y una gran variedad de gramíneas, hierbas, pequeñas plantas en cojín y plantas arrosetadas.

Cabe destacar que en el páramo de Gavidia se encuentran cuatro formaciones vegetales (Figura 6), entre las que se incluyen: a) el **rosetal-arbustal bajo**, con mayor abundancia de *Espeletia schultzei* e *Hypericum laricifolium*, este tipo de vegetación es la más extensa en esta localidad abarcando 1.588 ha, un 33% del área vegetal, b) el **rosetal-arbustal alto**, donde el estrato superior puede alcanzar los 2 m de altura y es dominado por *Chaetolepis lindeniana*, *Pernettya prostrata*, frailejones y hierbas, c) el **rosetal-pajonal**, donde reinan hierbas, gramíneas y comparten el espacio con frailejones, presenta una extensión de 922 ha, cerca de 19,3% y d) el **arbustal**, su extensión es la menor de todas las formaciones vegetales en el páramo de Gavidia, pues abarca aproximadamente 182 ha, lo que equivale a un 3,8% de las 4.777 ha de cobertura de vegetación no cultivada. (Llambí *et al.* 2013).

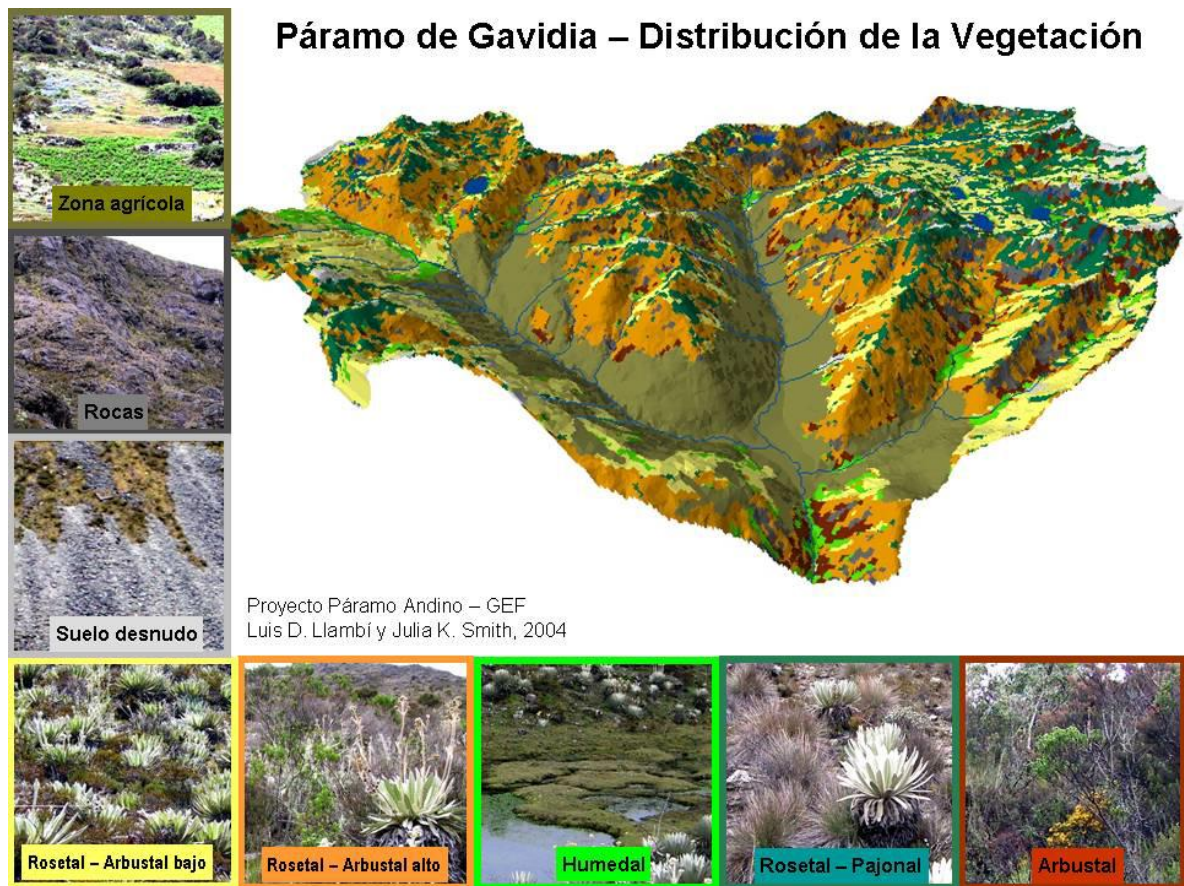


Figura 6. Mapa de las formaciones vegetales presentes en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela. Fuente: Llambí y Smith (2004) Proyecto Páramo Andino.

Cabe señalar que los arbustales, están presentes entre los 3.350 y los 3.600 msnm, exhiben un dosel con alturas de aproximadamente 3 a 5 m, con una dominancia de especies como *Chaetolepis lindeniana*, *Vallea stipularis*, *Myrsine dependens*, *Berberis rigidifolia*, *Morella pubescens*, *Hesperomeles goudoutiana*, *Vaccinium floribundum*, *Baccharis prunifolia* y *Ageratina* sp. (Llambí et al. 2013).

Con respecto a la población, la comunidad de Gavidia presenta una baja densidad, en el 2004 contaba con un total de 360 habitantes en el Plano de Gavidia, Micarache y Las Piñuelas, donde el primer sector es el más poblado con 51,7% habitantes (Llambí et al. 2013). En relación a la ocupación de los habitantes de este sitio, el 64,6% son productores agrícolas y el 22,3% son jornaleros, lo que indica la gran importancia de la agricultura en la economía de esta localidad paramera (Llambí et al. 2013).

Sobre la historia del uso de la tierra puede señalarse que en la década de 1950, la actividad agrícola toma importancia en Gavidia, ya que los huertos pasan a ocupar áreas mayores en los fondos de valle y laderas, siendo la papa el rubro más cultivado. Según Llambí et al. (2014), para la fecha la extensión

agrícola ocupaba 1.242 ha, lo cual representa un 21% del área total (Figura 6). Las parcelas agrícolas son manejadas con descansos largos y generalmente son cultivadas con papa por 3 años, luego se siembra algún cereal para uso doméstico o para el ganado y posteriormente se dejan en descanso entre 3 a 15 años, aunque recientemente la práctica del barbecho está acortando sus tiempos de descanso, gracias a la instalación de sistemas de riego, el aumento de agroquímicos para una mayor producción en menor tiempo, así también se comenzó la incorporación de cultivos como el ajo y zanahoria (Llambi *et al.* 2013).

En cuanto al aprovechamiento de las especies vegetales presentes en la localidad por parte de los pobladores de Gavidia, existen evidencias que señalan que antes de 1950 la fabricación de carbón para los hogares promovió la deforestación de la vegetación natural, principalmente arbustales, los cuales debieron constituir la vegetación dominante en el valle de Las Piñuelas. (Llambi *et al.* 2013). Este proceso de tala, combinado con la extracción de leña para fogones domésticos y la intensificación de las actividades agrícolas, disminuyeron la extensión de las áreas arbustivas y ocasionaron la ocurrencia de pequeños parches relictuales de esta formación vegetal, asociada principalmente a los bordes o linderos de las parcelas y caminos (Figura 7), o también a zonas generalmente pedregosas y asociadas a cañadas con pendientes pronunciadas no aptas para la siembra. Por otro lado, en las zonas altas de la localidad de Gavidia (Pantano Grande), no se desarrolla la agricultura, por tanto, los arbustales se encuentran rodeados por el rosetal (Figura 8).



Figura 7. Relictos de arbustales en linderos de parcelas agrícolas y bordes de caminos en el valle de Las Piñuelas, Gavidia-Mérida, Venezuela.



Figura 8. Arbustos colindando con rosetales en Pantano Grande, Gavidia-Mérida Venezuela.

Es preciso mencionar que el arbustal paramero contiene la mayor riqueza en comparación con las otras formaciones vegetales presentes en la localidad, cuenta con 105 especies registradas, de las cuales el 58% son únicas para esta unidad de vegetación. Muchas de estas especies de arbustos son malos colonizadores de áreas perturbadas, siendo sustituidas por otras plantas tipo roseta en parcelas con descanso, lo que sugiere que esa vegetación es bastante vulnerable y es necesario implementar estrategias para su conservación (Llambi *et al.* 2014).

Si bien esta investigación se centra en la estimación de la densidad absoluta y el tamaño poblacional de una especie de mariposa endémica del páramo venezolano, creemos que es muy importante aportar información sobre el estado de las comunidades de plantas que componen a los arbustales parameros, dado el estrecho nexo entre esta mariposa en estudio y esta unidad de vegetación. Es por esto que, el desarrollo metodológico tiene lugar en dos condiciones contrastantes donde está presente esta formación vegetal, con el propósito de explorar en qué estado se encuentra este lepidóptero y las plantas que lo soportan y si la cercanía a las zonas agrícolas y a los asentamientos poblacionales incide sobre el tamaño y la densidad de esta especie.

Aunque históricamente las especies del arbustal han sido aprovechadas como madera y leña por los pobladores de esta región, su extracción parece haber incrementado en los últimos años (Figura 9), debido a los problemas asociados al suministro de gas doméstico, situación que hace más vulnerable a *Ardaris eximia*.



Figura 9.. Evidencia de la tala de las especies vegetales del arbustal paramero entre 2018 y 2020 en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.

MÉTODOS

4.2.1 ESTIMACIÓN Y COMPARACIÓN DE LA DENSIDAD ABSOLUTA DE LOS CAPULLOS EN LAS DOS CONDICIONES ECOLÓGICAS.

Con el propósito de evaluar la densidad absoluta de los capullos en el arbustal paramero que se encuentran en la localidad de Gavidia, y posteriormente comparar los valores obtenidos en dos condiciones contrastantes del hábitat, se empleó el método de conteo de cuadrantes (Krebs 1985), la selección del mismo obedece a la naturaleza sésil donde tiene lugar la metamorfosis, que ocurre cuando la larva en su último estadio construye un capullo blanco y sedoso sobre las plantas del arbustal y pasa allí su estadio de crisálida. Los capullos son conspicuos y fácilmente detectables, situación que permite su conteo en estas dos condiciones ecológicas que fueron definidas como: arbustal entre cultivos y caseríos (Las Piñuelas) y arbustal rodeado de rosetal (Pantano Grande).

El método del conteo de cuadrantes se basa en delimitar transectas o áreas rectangulares de dimensión conocida, donde se efectúa el conteo de los efectivos de la población que se pretende valorar, en nuestro caso se instalaron seis transectas, tres para cada situación ecológica, de 60m de largo x 3m de ancho, subdivididas en 20 cuadrantes de 3m x 3m (9 m² c/u). Se seleccionaron 10 unidades muestrales al azar en las que se procedió a contar el número total de capullos presentes en las mismas (Figura 10). El muestreo se realizó del 14 al 16 y del 28 al 30 de agosto de 2018, momento en el que la especie se encontraba pupando. La selección del tamaño de las parcelas corresponde a las dimensiones estándar sugeridas para muestreos de arbustos (Mostacedo y Fredericksen 2000) y a su vez, este diseño muestral permitió tanto el registro de un gran número de capullos por unidad de área así como también, la valoración de las distintas especies de arbustos asociados a *A. eximia*.

Es de considerar que se partió del supuesto que dentro de todo capullo se encuentra una crisálida o en caso de haber emergido el adulto, el capullo observado fuese del periodo en estudio y no de años anteriores. Por ello se decidió contar los capullos y no las crisálidas, debido a que esta aproximación metodológica es menos invasiva y no altera este estadio tan delicado. Conjuntamente con este método se pudieron determinar ciertas características relacionadas con el grado de perturbación o amenaza que enfrentan los arbustales en ambas condiciones ecológicas, situación que nos permitió inferir el estado de dicha unidad de vegetación

De tal manera que, se obtuvo un valor promedio de la densidad absoluta para la población de *A. eximia* presente en la localidad de Gavidia, utilizando los datos que se desprenden de la información de

las seis parcelas de muestreo, dispuestas tanto en Las Piñuelas como en Pantano Grande. Además, con la finalidad de evaluar si existen diferencias estadísticamente significativas en la densidad absoluta de capullos para cada condición ecológica, se contó el número de capullos dentro de los cuadrantes en cada situación. Este valor se dividió entre la dimensión del cuadrante (9m^2), expresando así el número de capullos por metro cuadrado (capullo/ m^2), el cual fue presentado con su respectiva desviación estándar. De este modo, para hacer la comparación de esta variable en las dos zonas muestreadas, estos datos de densidad (incluso después de transformación con doble raíz cuadrada) no cumplieron los requisitos para un análisis paramétrico, por lo cual, fueron analizados con una prueba no paramétrica conocida como U de Mann-Whitney, con un $p < 0,05$. Los análisis estadísticos señalados en este apartado se obtuvieron con el programa SPSS Statistics 17.0

4.2.2 CARACTERIZACIÓN DE LAS PLANTAS ASOCIADAS A LOS CAPULLOS DE *A. EXIMIA*

Con el propósito de identificar a las especies vegetales asociadas al estadio de crisálida de *A. eximia*, se realizó una salida de campo prospectiva, previa al muestreo de la densidad absoluta, donde se colectaron muestras botánicas de las especies que soportaban a los capullos. Estas muestras fueron identificadas en el herbario MERF de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la ULA, por su curador el Prof. Luis Enrique Gámez. Con esta información se elaboró un listado que posteriormente serviría para realizar una cartilla con fotos de cada especie acompañada de la identidad taxonómica de las mismas, material que facilitó el reconocimiento de las especies en el campo y también permitió la creación de un catálogo, que tiene la finalidad de ser un insumo educativo suministrado a las comunidades campesinas en un posterior programa de conservación.

Adicionalmente, este listado de las especies del arbustal paramero, permitirá explorar si existe afinidad o dependencia de este lepidóptero por alguna o algunas especies, durante el transcurso de esta fase de su ciclo de vida, que nos pudiera indicar que estas son sus principales plantas hospederas. Por ello, en los mismos cuadrantes empleados para determinar la densidad absoluta de los capullos (Figura 10), se identificaron a todas las especies de arbustos presentes y se cuantificó a la totalidad de los individuos presentes en cada unidad muestral de 9 m^2 , reconociendo como un individuo a cualquier arbusto que emergiera del suelo con un tallo definido. Adicionalmente, se estimó de manera visual la cobertura de la vegetación referida como el porcentaje que ocupaba cada especie vegetal dentro del cuadrante. Con estos datos, se comparó el número de capullos que alberga cada especie de arbusto dentro de 1m^2 , esto como una estrategia que permite homogeneizar y estandarizar las coberturas de las distintas

especies vegetales y de esta manera permitir una comparación del número de capullos por unidad de área ocupada por cada de ellas, a esta aproximación la denominamos densidad de capullos por especie vegetal.

Con el fin de explorar la relación que existe entre el tamaño de los arbustos y el número de capullos que pueden albergar, sobre los mismos cuadrantes de muestreo y una vez identificada la especie, se procedió a medir la altura y el ancho de la copa de cada arbusto, considerando incluso las partes de las plantas que sobresalían del cuadrante de 9 m². De igual manera, se contó el total de capullos en cada uno de estos arbustos (figura 10) y se aplicó una correlación de Spearman, que vincula a las diferentes dimensiones medidas vs. el número de capullos. Además, se elaboró un histograma de frecuencia del promedio de capullos para las distintas categorías de tamaño (alto y ancho expresada en m) de las especies vegetales *Morella funckii* y *Myrsine dependens*, ya que estas presentaron la mayor densidad de capullos, por lo que, se analizó si existe una relación proporcional entre el promedio de capullos que alberga cada clase de tamaño o si alguna clase presenta particularmente un número mayor de capullos.

Seguidamente, con la intención de evaluar si una mayor disponibilidad de recursos condiciona el establecimiento de los capullos de *A. eximia*, es decir, si más allá de la oferta disponible existe una preferencia por ciertas especies del arbustal paramero, se comparó el número total de individuos de cada planta con el promedio de capullos para cada especie vegetal en cada condición ecológica.

Para explorar si el tamaño de las especies vegetales en los arbustales son un reflejo de su estado de conservación, se construyeron gráficos de barras del ancho (m), alto (m) y cobertura (%) de las especies en cada situación ecológica, todos los gráficos correspondientes se obtuvieron con el programa Microsoft Excel.

Finalmente, se realizó un catálogo con fichas descriptivas de las principales plantas asociadas al ciclo de vida de *A. eximia*., mismas que incluyen fotografías e información vinculada a su identidad taxonómica.

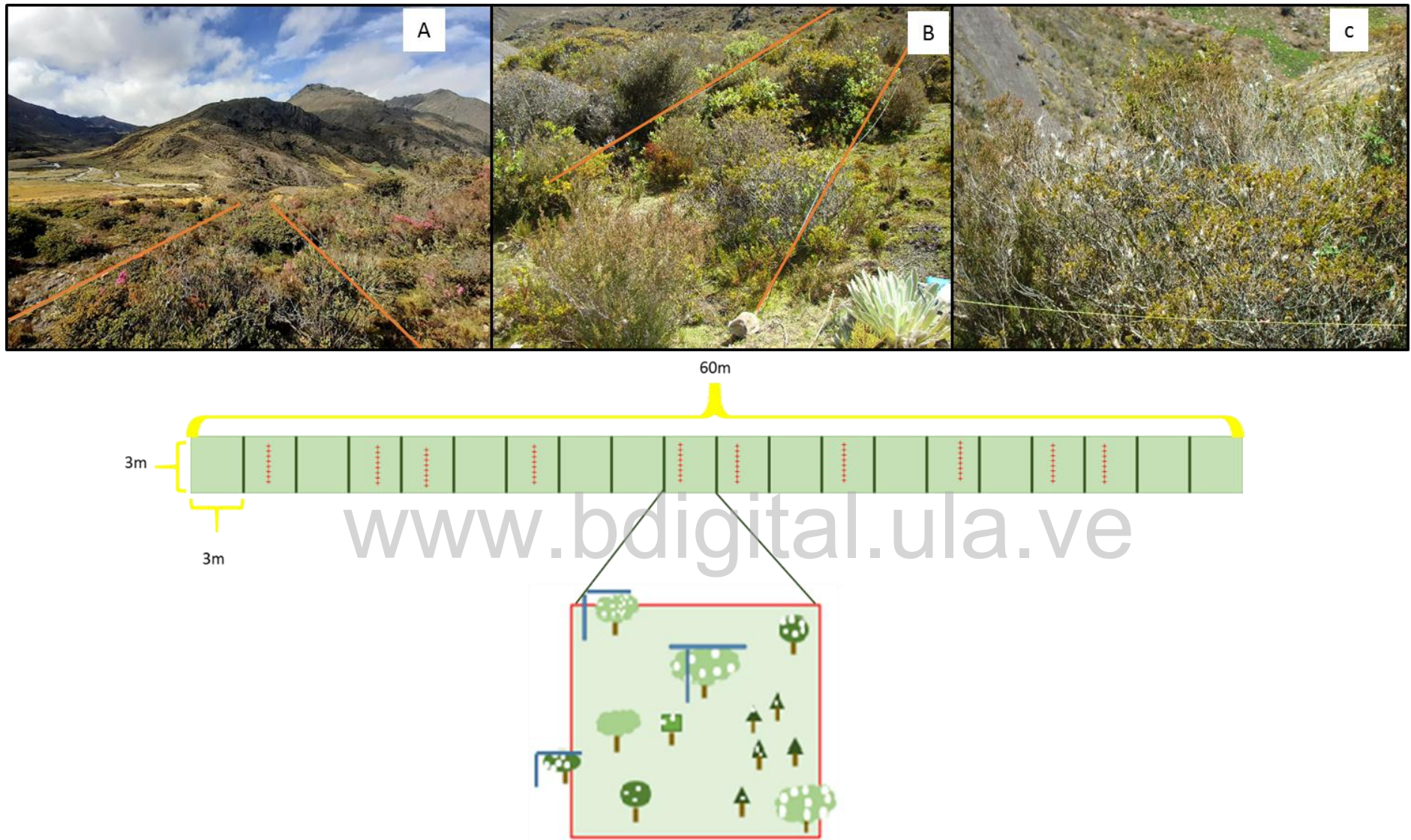


Figura 10. Esquema de una parcela de muestreo (3m x 60m) y un cuadrante de muestreo (9 m²) empleados en la cuantificación de la densidad absoluta de los capullos de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela. (A) parcela ubicada en Pantano Grande (B) parcela ubicada en Las Piñuelas (C) cuadrante donde se aprecian los capullos sobre las especies de arbustos.

4.2.3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO POBLACIONAL DE LOS IMAGOS

Para estimar el tamaño de la población de los adultos de *A. eximia*, se utilizaron distintos índices reunidos en el método Captura-Marcado-Recaptura. El marcaje de los individuos, también permitió evaluar la movilidad de los mismos, facilitando la detección de ejemplares que potencialmente pudieran trasladarse entre laderas de un mismo sitio de muestreo y entre lugares de muestreo (Las Piñuelas, zona de arbustales entre cultivos y Pantano Grande, zona de arbustales entre rosetales).

La captura y marcaje de los individuos tuvo lugar en cuatro salidas de campo, distanciadas entre sí por intervalos de tres días, efectuadas específicamente el 08, 12, 16 y 20 de octubre de 2018. Por ser animales voladores cuyo hábitat se restringe a las zonas de páramo donde ocurre el arbustal-rosetal, este intervalo de tiempo de dilución, es suficiente para que los individuos marcados puedan mezclarse con el resto de los efectivos de la población. La colecta de los ejemplares se efectuó en dos lugares del páramo de Gavidia, correspondientes a las dos condiciones señaladas anteriormente, en sectores aledaños a los sitios donde se estimó la densidad absoluta de los capullos. Específicamente, los muestreos tuvieron lugar en Las Piñuelas a 3.344 m.s.n.m, en parches de arbustal colindantes a la zona agrícola y a caseríos, y en Pantano Grande a 3.472 m.s.n.m, donde los arbustales se encuentran rodeados por rosetales. Cada salida de campo contó con diez asistentes, divididos en dos grupos de trabajo para cada condición; cada equipo contó con un encargado del marcaje y registro de datos mientras que los cuatro asistentes restantes permanecieron en búsqueda activa desde las 10:30am hasta las 2:30pm, periodo que corresponde con las horas de mayor actividad de las mariposas diurnas Neotropicales (Jaimez 2006, Francini 2010). Vale la pena señalar que, los muestreos en ambas condiciones ecológicas se llevaron a cabo simultáneamente en cada salida de campo. De tal manera que, se obtuvo un esfuerzo de muestreo, correspondiente a 16 horas/ hombre por cada salida por sitio (en cada situación), 32 horas/ hombre por día de muestreo (en ambas situaciones por día de muestreo), totalizando un esfuerzo de 128 horas/ hombre para toda la campaña de octubre del 2018.

El muestreo de los adultos se efectuó realizando múltiples recorridos que cubrían gran parte del hábitat potencial de esta especie de lepidóptero, enfocando los esfuerzos de captura en las distintas zonas del rosetal–arbustal y arbustal paramero, donde las mariposas se apreciaban más activas. Las mismas se colectaron manualmente y ocasionalmente empleando redes entomológicas, mientras se encontraban posadas sobre la vegetación generalmente alimentándose. Los individuos colectados se introdujeron cuidadosamente en sobres de papel para luego ser trasladados a la estación de marcaje, donde cada ejemplar fue procesado de la siguiente manera: cada mariposa se colocó en un soporte plano y utilizando

un marcador indeleble, se rellenó por completo la mancha hialina del ala anterior acordada para el correspondiente periodo de muestreo, es decir, en cada salida de campo se marcó un tipo particular de celda hialina en una posición específica. Para garantizar la permanencia de las marcas, evitar las pérdidas y reconocer fácilmente a los individuos colectados en las distintas salidas de campo, antes de marcar se retiraron por completo las escamas presentes en las manchas, empleando un pincel fino, limpio y seco. Una vez marcados, los animales se liberaban inmediatamente en las inmediaciones de su lugar de captura. Es necesario señalar que aquellos individuos que eran capturados más de una vez el mismo día, no se consideraron como recapturas.

Ciertos rasgos anatómicos de esta especie de lepidóptero paramero facilitaron el establecimiento del sistema de marcas, puesto que esta especie cuenta con múltiples manchas hialinas en las alas anteriores, mismas que fueron nombradas del 1 al 7 en forma creciente desde la base del ala hasta el ápice (Figura 11A), esta designación fue útil para distinguir las marcas correspondientes a cada día de muestreo y a la localidad en la que fue capturado y marcado cada individuo. Específicamente, las marcas empleadas fueron las siguientes; para el primer muestreo se marcó una mancha hialina marginal del ala anterior derecha, para el segundo muestreo se rellenó la misma mancha hialina, pero en el ala izquierda, en el tercer muestreo se marcó la mancha hialina discal del ala derecha y en la última sesión de campo se rellenó la mancha discal, pero del ala izquierda (Figura 11B;C).

Para evaluar el desplazamiento de los individuos de una ladera a otra o entre zonas de muestreo, se marcaron las manchas hialinas marginales de los ejemplares colectados de forma diferencial. En el primer y segundo muestreo se empleó la mancha marginal (2) para los individuos capturados en Las Piñuelas y la mancha marginal (3) para los colectados en Pantano Grande (Figura 11B). En el tercer y cuarto muestreo no se realizó esta distinción. Para abordar con más detalle la capacidad de vuelo movilidad, en la localidad de Pantano Grande se emplearon colores diferentes en las distintas laderas, con color verde se marcaron los individuos capturados en ladera derecha y con rojo aquellos colectados en ladera izquierda.

En síntesis, se usaron las alas derecha o izquierda y el tipo de celda o mancha hialina, bien sea marginal o discal para permitir la diferenciación entre muestreos, la posición de las celdas marginales 2 y 3 para la localidad de Las Piñuelas y Pantano Grande respectivamente y los colores verde y rojo para diferenciar laderas derecha e izquierda en Pantano Grande (Figura 11D).

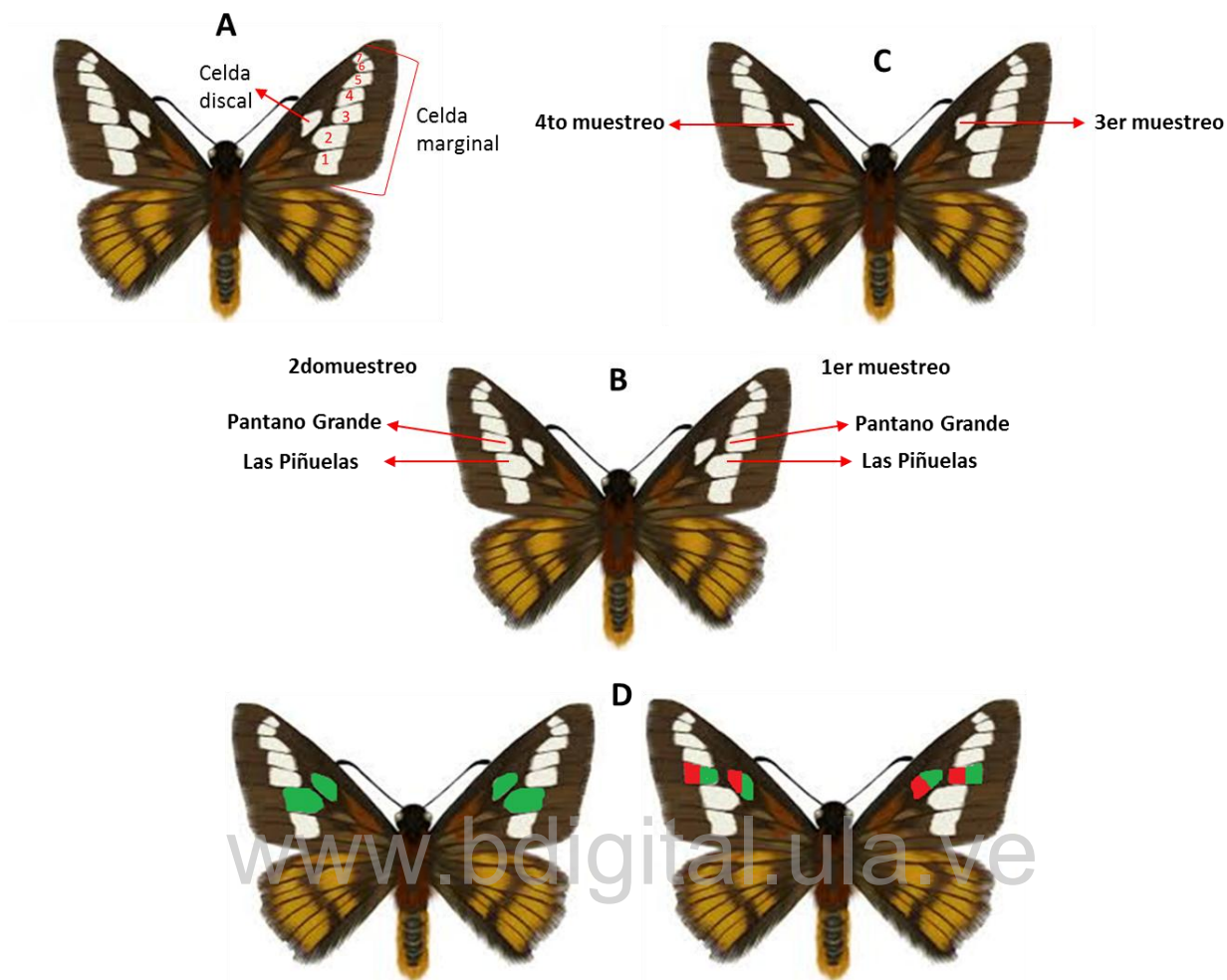


Figura 11. Representación esquemática del sistema de marcado de los ejemplares de *Ardaris eximia* en la Localidad de Gavidia, Mérida –Venezuela. (A) Ubicación de las manchas hialinas marginales enumeradas del 1 al 7 y mancha hialina discal. (B) Manchas hialinas marginales (2) y (3) utilizadas para marcar a los individuos colectados en las localidades de Las Piñuelas y Pantano Grande; en el primer muestreo ala anterior-derecha, en el segundo muestreo ala anterior-izquierda. (C) Mancha hialina discal; tercer muestro ala anterior-derecha y Cuarto muestreo ala anterior-izquierda. (D) Adulto marcado en las cuatro jornadas de muestreo. Imagen derecha- Ejemplar de Pantano Grande (Color verde individuos capturados en ladera derecha; Color rojo adultos colectados en ladera izquierda). Imagen Izquierda- Ejemplar de Las Piñuelas.

Para la estimación del tamaño poblacional de esta mariposa en el páramo de Gavidia y en cada una de las condiciones ecológicas, y posteriormente comparar los valores obtenidos en estas dos zonas, se escogieron tres índices reunidos en el método de Captura-Marcado-Recaptura; Lincoln Petersen, diseñado para poblaciones cerradas y Triple captura de Bailey y Jolly-Seber, ambos aplicados a poblaciones abiertas. Cada valor derivado de los estimadores anteriormente señalados, fueron acompañados con su respectivo error estándar e intervalos de confianza. Además, se señala el número de individuos capturados y recapturados en cada jornada de muestreo y el número de individuos capturados en cada situación ecológica y en las laderas.

Las premisas y principios relacionados con los correspondientes algoritmos y procedimientos analíticos que estipula cada modelo, se muestran a profundidad en Krebs (1985), Blower *et al.* (1981); Francini (2010), Badii *et al.* (2012). Sin embargo, queremos acotar que la selección de estos estimadores, obedece a que sus bondades y limitaciones han sido ampliamente valoradas en la literatura, y más aún, los mismos son utilizados cuando se abordan estudios demográficos en mariposas (ver apartado de antecedentes, Tabla 2).

Por último, se detallan las fórmulas matemáticas de los modelos seleccionados: **Lincoln-Petersen**, con modificaciones propuestas por Bailey (Ecuación 1), su error estándar (Ecuación 2) y los correspondientes intervalos de confianza (Ecuación 3). **Triple captura de Bailey** (Ecuación 4), su error estándar (Ecuación 5) y **Jolly-Seber** (Ecuación 6) con su respectivo error estándar (Ecuación 7).

$$N = \frac{M_1 (C_2+1)}{(R_{1,2}+1)} = \text{Estimación del Tamaño Poblacional.} \quad (\text{Ecuación 1})$$

$$EE = \sqrt{\frac{M_1^2 (C_2+1)(C_2-R_{1,2})}{(C_2+R_{1,2})^2 (R_{1,2}+2)}} = \text{Error Estándar} \quad (\text{Ecuación 2})$$

$$IC = N \pm (EE) (t) \quad (\text{Ecuación 3})$$

N= Tamaño poblacional

M₁= Número de Individuos marcados y liberados en la primera jornada de muestreo

C₂= Número total de individuos capturados en el segundo muestreo

R_{1,2}= Número de individuos del segundo muestreo recapturados

EE= Error Estándar

IC= Intervalo de Confianza

t= t se obtiene de la tabla de t de Student, para un intervalo de confianza de 95% y con gl=R

$$N = \frac{C_2 (M_2+1) R_{1,3}}{(R_{1,2}+1) (R_{2,3}+1)} = \text{Estimación del Tamaño Poblacional} \quad (\text{Ecuación 4})$$

$$EE = \sqrt{N^2 - \frac{C_2^2 (M_2+1)(M_2+2) (R_{1,3}-1) R_{1,3}}{(R_{1,2}+1)(R_{1,2}+2)(R_{2,3}+1)(R_{2,3}+2)}} \quad (\text{Ecuación 5})$$

$$N = n_i + \frac{n_i * Z_i * R_i}{m_i * r_i} = \text{Estimación del Tamaño Poblacional} \quad (\text{Ecuación 6})$$

$$EE = \sqrt{N(N - n_i) \frac{M_i - m_i + R_i}{M_i} \left(\frac{1}{r_i} - \frac{1}{R_i} \right) + \frac{1 - a_i}{m_i}} \quad (\text{Ecuación 7})$$

Donde $a_i = \frac{m_i}{n_i}$ y $M_i = m_i + \frac{Z_i * R_i}{r_i}$

N: tamaño poblacional estimado.

n_i: tamaño de la muestra (número de animales capturados).

M_i: número de animales marcados antes de la ocasión de captura i.

m_i: recapturados de la muestra.

R_i: marcados y liberados.

r_i: animales de R_i que se recapturan subsecuentemente.

Z_i: marcados antes de la ocasión de captura i (M_i), no recapturados en la ocasión i, pero sí posteriormente.

a_i: proporción de marcados en el muestreo i.

4.2.4 CARACTERIZACIÓN DE LA AUTOECOLOGÍA DE *A. EXIMIA*

Los elementos más importantes de nuestro estudio vinculados a la autoecología de esta especie endémica, se enmarcan en la determinación de las plantas asociadas a las distintas fases de su ciclo biológico, por lo que, en primer lugar se identificaron las plantas asociadas a los capullos, tal como se mencionó anteriormente y seguidamente nos enfocamos en la descripción de las plantas nutricias del estadio larval, a través de la detección visual de las orugas sobre las especies del arbustal paramero. Para lo cual, se seleccionaron diez individuos al azar de cada una de las especies vegetales previamente detectadas en las parcelas de muestreo, tanto en Las Piñuelas como en Pantano Grande, y se verificó de manera minuciosa la presencia de huevos y orugas sobre el follaje en cada uno de estos arbustos.

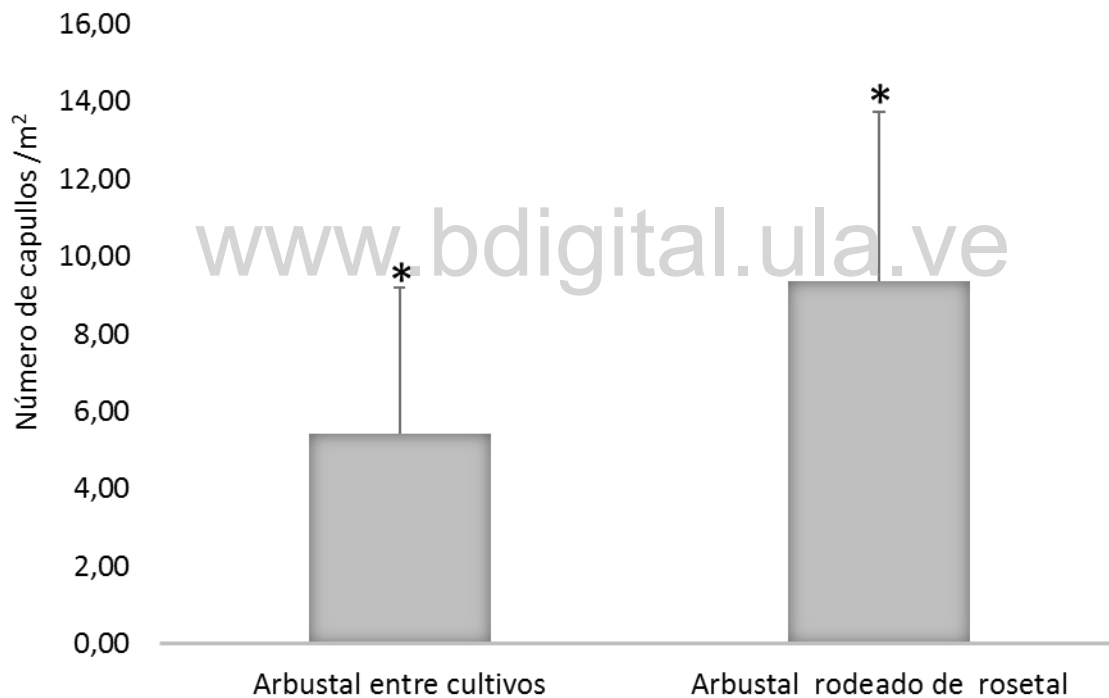
No obstante, para robustecer esta aproximación, nos enfocamos en la caracterización temporal de los distintos estadios, valoración que tuvo lugar tanto en campo como en condiciones de laboratorio. La colecta de los huevos tuvo lugar el 08 de octubre de 2018, los mismos fueron trasladados al Laboratorio de suelos del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas de la Universidad de Los Andes (ICAE), en el sector La Hechicera, Núcleo Universitario Pedro Rincón Gutiérrez, a 2430 msnm aprox. una vez eclosionados, las larvas se midieron y fueron criadas a temperatura ambiente en recipientes individuales de plástico y alimentadas con cogollos y hojas tiernas de *Morella funckii*. Cada 4 o 5 días, se inspeccionaba a los ejemplares para sustituir las hojas marchitas y reponerlas con hojas frescas y también para dar limpieza a los recipientes. Adicionalmente, se verificaba el cambio de muda colectando las capsulas cefálicas, mismas que fueron preservadas en alcohol al 70%. Todas las larvas fueron medidas con un Vernier, estableciendo la longitud de las mismas en cada instar y se registró su tiempo de desarrollo. En lo que refiere a la valoración en campo de los lapsos temporales asociados a cada estadio del ciclo de vida de esta especie, llevamos a cabo distintas salidas a lo largo de los años 2018, 2019 y 2020, permitiendo registrar y contrastar las observaciones recabadas en condiciones de laboratorio.

Con el propósito de reconocer las plantas nectaríferas asociada a la fase de imago de este lepidóptero, en las salidas de campo que acompañaron el muestreo del tamaño poblacional, se observó el comportamiento de alimentación de los adultos, tras el registro visual de las visitas florales. Vale la pena señalar que, el esfuerzo empleado para esta determinación, se enmarca en las 128 horas/ hombre dedicadas a la captura de imagos en el páramo de Gavidia. Las especies vegetales fueron colectadas para ser identificadas posteriormente, y adicionalmente, se tomaron fotos de las flores y demás caracteres vegetativos de las mismas para la realización del catálogo anteriormente señalado.

V RESULTADOS

5.1 DENSIDAD ABSOLUTA DE CAPULLOS

En las seis transectas muestreadas se contabilizaron un total de 3.987 capullos, de los cuales 1.463 corresponden a las parcelas de muestreo entre los cultivos agrícolas (Las Piñuelas) y 2.524 capullos en las rodeadas por rosetales (Pantano Grande), valor que corresponde al 63% del total de capullos contados. La densidad absoluta de los capullos de esta especie de lepidóptero en los arbustales entre cultivos fue $5,42 \pm 3,77$ capullos/m², mientras que el valor obtenido para los arbustales rodeados de rosetales fue $9,35 \pm 4,38$ capullos/m² (Figura 12), parámetro poblacional que duplica significativamente al obtenido para los arbustales colindantes a zonas destinadas a la agricultura. Además, con los datos que se desprenden de estas dos condiciones ecológicas se obtuvo un valor promedio de la densidad absoluta para la población de *A. eximia* presente en la localidad de Gavidia, de $7,38 \pm 4,69$ capullos/m².



*p<0.05

Figura 12. Densidad absoluta promedio de capullos de *Ardaris eximia* y desviación estándar para cada situación ecológica en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela.

5.2 AFINIDAD DE *A. EXIMIA* POR ALGUNAS ESPECIES DE ARBUSTO

Un total de 13 especies de arbustos se encontraron asociadas a los capullos de este lepidóptero (Tabla 4), agrupadas en 11 familias. Es decir, todas estas son las especies vegetales que *A. eximia* utiliza para construir sus capullos, donde transcurre su estadio de crisálida. Se registraron, 382 individuo/ planta en los arbustales rodeado de rosetales (Pantano Grande), Prom. $12,73 \pm 4,79$ individuos por cuadrante y 275 individuo/ planta en Las Piñuelas, Prom. $9,16 \pm 4,07$ individuos por cuadrante, donde los arbustales se encontraban entre cultivos. Las especies vegetales con la mayor abundancia de individuos por unidad de área corresponden a *Morella funckii* con un 20%, seguido de *Chaetolepis lindeniana* 19%, mientras que especies como *Ribes canescens* y *Hesperomeles ferruginea* son las menos abundantes, con aproximadamente el 1% de representación.

Tabla 4. Especies de arbustos asociadas a los capullos de *Ardaris eximia* y porcentaje de individuo/planta en las parcelas muestreadas en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela.

Familia	Especie	% número de individuo/planta
Compositae	<i>Ageratina jahnii</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	9,89
Compositae	<i>Baccharis prunifolia</i> Kunth.	10,05
Berberidaceae	<i>Berberis discolor</i> Turcz.	4,72
Solanaceae	<i>Cestrum buxifolium</i> Kunth.	5,48
Melastomataceae	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naudin) Triana.	19,18
Rosaceae	<i>Hesperomeles ferruginea</i> Lindl	0,15
Rosaceae	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (DC.) Lindl	2,44
Hypericaceae	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	13,09
Myricaceae	<i>Morella funckii</i> (A. Chev.) Parra-Os.	20,55
Primulaceae	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pav.) Spreng	4,87
Grossulariaceae	<i>Ribes canescens</i> Pittier.	0,91
Ericaceae	<i>Vaccinium meridionale</i> Sw.	5,63
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> L.F.	3,04

El nombre científico de las especies vegetales se verifico en la plataforma: <http://www.theplantlist.org/> (26-05-19).

La relación entre *A. eximia* y algunas especies de arbusto, fue valorada mediante el análisis de los datos de la densidad absoluta de capullos presentes en cada especie vegetal registrada en los muestreos, asociando los valores del número de capullos por unidad de área que es ocupada por una especie vegetal particular, asumiendo que si se llevara a todas las especies vegetales a una misma área 1m^2 y se determinara el número de capullos en estas, entonces si no existiera afinidad o preferencia de esta mariposa por algunas especies de esta formación vegetal, las distintas especies vegetales deberían tener densidades de capullos similares. Por lo anteriormente expuesto, y tal como apreciamos en la (Tabla 5), *Myrsine dependens* muestra una cobertura promedio similar a la de *Hypericum laricifolium* de 11% y 13% respectivamente, pero, *M. dependens* presentó el segundo valor más alto de la densidad de capullos ($23\text{capullos}/\text{m}^2$), 25 veces más capullos por metro cuadrado que los encontrados en *H. laricifolium*. Además, esta misma tendencia se observa en *Cestrum buxifolium* donde se encontró cerca de $13\text{capullos}/\text{m}^2$ aun cuando esta especie de arbusto fue 10% menos frecuente en las parcelas que *H. laricifolium* especie que ostenta un 48% de representación. Esto pudiese indicar que *H. laricifolium* a pesar de su elevada abundancia en los cuadrantes, no es utilizado por *A. eximia*, sino que, este lepidóptero presenta una fuerte afinidad por *M. dependens* y *C. buxifolium* ya que utiliza estas especies con mayor frecuencia para pupar, y esta situación podría indicar que estas especies constituyen sus plantas hospederas. Por otra parte, *Morella funckii* especie que presentó la más alta densidad de capullos, es también la especie más dominante en el arbustal, con una cobertura promedio que va del 48% al 70% en las parcelas, por consiguiente, esta especie de arbusto podría ser la más utilizada por *A. eximia* por ser un recurso abundante en el ambiente, sin embargo, la densidad de capullos que alberga esta especie vegetal duplica la densidad de capullos de las otras especies, indicando también que existe una fuerte afinidad por esta especie. En cuanto a *Hesperomeles obtusifolia*, *Ageratina jahnii* y *Ribes canescens* las mismas poseen densidades de capullos muy similares, con valores cercanos a los $7\text{capullos}/\text{m}^2$, lo que muestra que independientemente de la cobertura o del número de parcelas en las que están presentes estas especies vegetales, esta mariposa no muestra una tendencia preferencial en términos de la utilización de estas especies de arbusto.

Tabla 5. Promedio de cobertura (%), densidad absoluta promedio de los capullos (Número de capullos/m²) y porcentaje de parcelas en las que estuvo presente las 13 especies de arbustos que utiliza *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.

Especie	% Cobertura promedio	Densidad extrapolada con la cobertura (Capullos/m ²)	Número de parcelas donde estuvo presente la especie	% de parcelas en la que estuvo presente la especie
<i>Hypericum laricifolium</i>	12,69	0,89	29	48,33
<i>Vaccinium meridionale</i>	9,77	2,14	22	36,67
<i>Hesperomeles ferruginea</i>	8,00	2,78	1	1,67
<i>Berberis discolor</i>	5,75	3,48	20	33,33
<i>Baccharis prunifolia</i>	9,54	4,21	37	61,67
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	3,64	7,07	11	18,33
<i>Ageratina jahnii</i>	7,24	7,22	25	41,67
<i>Ribes canescens</i>	1,00	7,41	6	10,00
<i>Vallea stipularis</i>	6,85	9,66	13	21,67
<i>Chaetolepis lindeniana</i>	18,08	9,84	39	65,00
<i>Cestrum buxifolium</i>	8,22	13,21	23	38,33
<i>Myrsine dependens</i>	10,95	22,76	21	35,00
<i>Morella funckii</i>	47,62	25,07	42	70,00

Cabe aclarar que, no se halló en ningún caso una correlación entre el alto, ancho y el área vertical de los arbustos con la cantidad de capullos que estos albergan, (Coeficientes de correlación: 0,31; 0,66 y 0,59 respectivamente); es decir, el método seleccionado no indica que existe un aumento de la cantidad de capullos en los arbustos con el incremento de sus tallas, encontrándose, así por ejemplo, individuos de *Chaetolepis linderiana* con tamaños de 1 m que pueden albergar entre 2 a 16 capullos, mientras que individuos de *Morella funckii* con la misma talla alojan entre 14 o un poco más de 50 capullos, no obstante en *Baccharis prunifolia* no se observaron capullos en este tamaño.

Sin embargo, al contrastar el promedio de capullos/ individuo planta, para los intervalos de clases del alto y ancho de *Morella funckii* y *Myrsine dependens*, las dos especies vegetales con mayor número de capullos, se encontró que sí se cumple esta relación (Figura 13), y la mayor cantidad de capullos en *M. funckii* se obtuvo en arbustos con tamaños desde 2,76 a 3,23 m de alto y 4,52 a 5,38 m de ancho. Para *M. dependens* se obtuvo de 4,42 a 5,38 m de alto y 1,9 a 2,32 m de ancho, individuos con dimensiones por debajo de las anteriormente señaladas, son utilizados con menor frecuencia por *A. eximia* para construir los capullos.

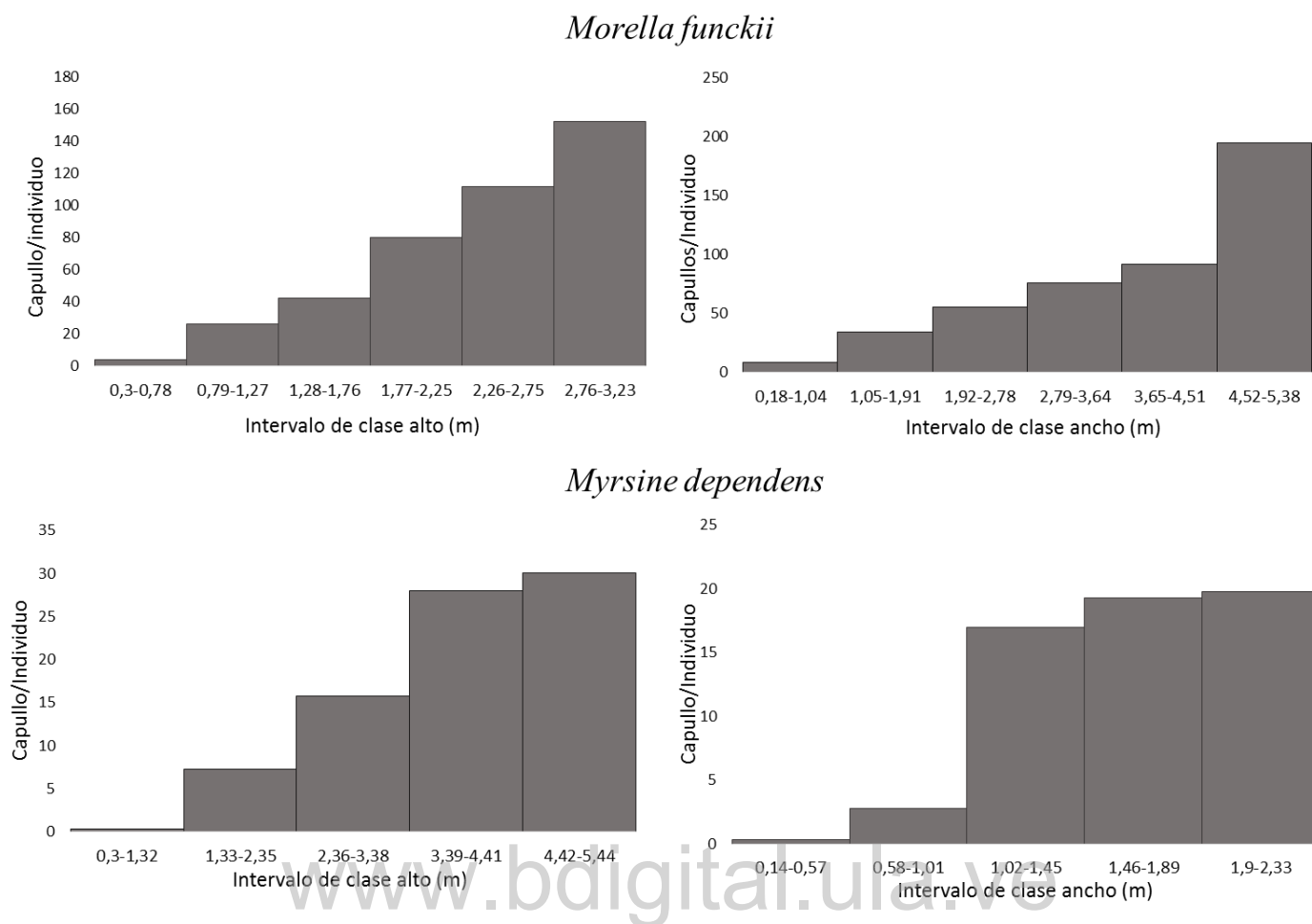


Figura 13. Número promedio de capullos de *Ardaris eximia* por individuo/planta para los intervalos de clases para alto (gráficas izquierdas) y ancho (gráficas derechas) de las especies *Morella funckii* y *Myrsine dependens* asociadas a este lepidóptero en Gavidia Mérida- Venezuela.

Al comparar la cantidad promedio de capullos por individuo de cada especie de arbusto, y en cada condición ecológica (Figura 14), se encontró que *Morella funckii* posee la mayor cantidad de capullos, con 31 capullos/individuo en los distintos cuadrantes muestreados en Las Piñuelas, dos veces más capullos que los encontrados en Pantano Grande, sin embargo, esta última localidad esta especie presentó 3 veces más individuos/planta. En general, este mismo comportamiento se mantiene para la mayoría de las especies, observándose un mayor número de capullos en las especies de arbustos cercanos a la zona entre cultivos que en los arbustos rodeados por rosetal. No obstante, el número de individuo/planta en Pantano Grande es dos o incluso tres veces mayor que en Las Piñuelas, razón por la cual al encontrarse menos individuos de estas especies leñosas en las zonas bajas de Gavidia, las mariposas utilizan de manera intensa estos recursos que son cruciales para completar su ciclo de vida.

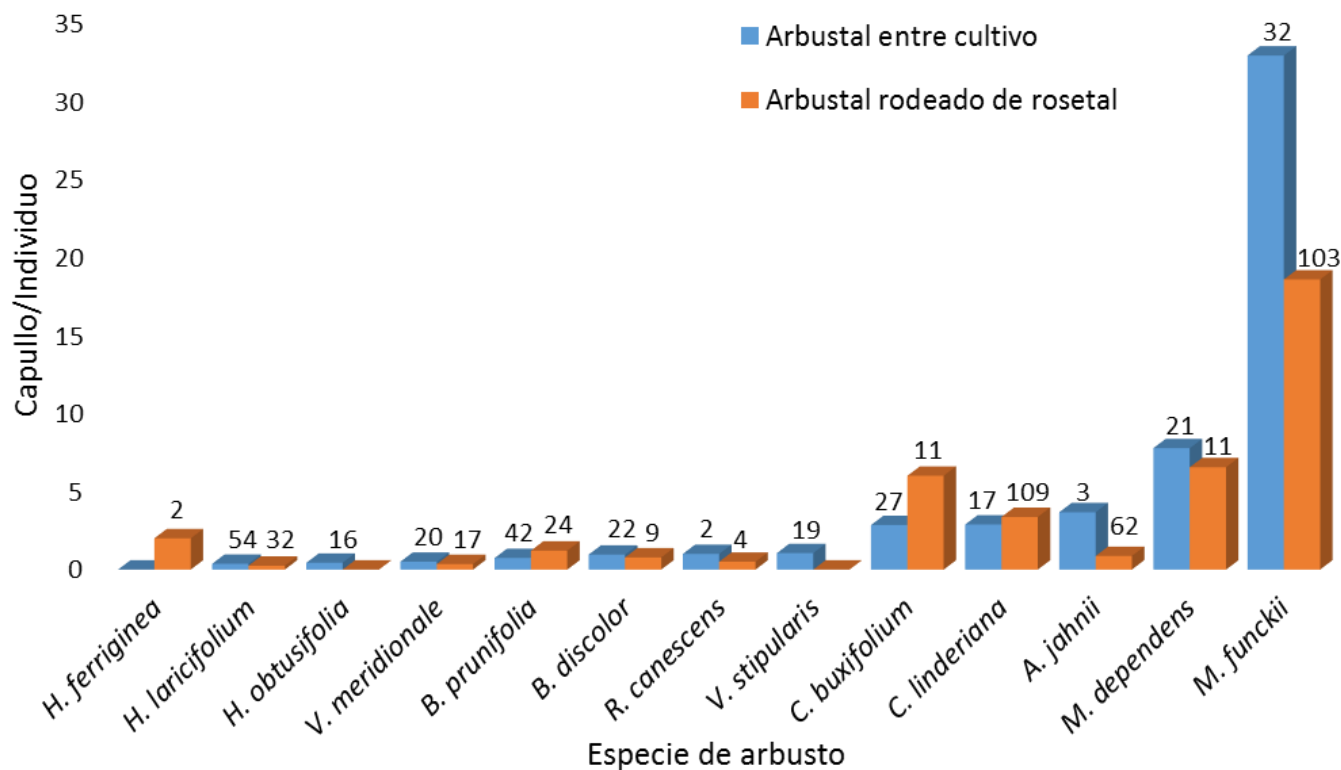


Figura 14. Número promedio de capullos de *Ardaris eximia* por individuo/planta para las 13 especies de arbustos asociadas a este lepidóptero en las dos condiciones ecológicas en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela. Los valores en el tope de cada barra representan el número de individuos para cada especie vegetal.

Con referencia al estado actual de la vegetación en las dos condiciones ecológicas, se encontró que en general los arbustos rodeados de rosetal suelen ser más altos (Figura 15), anchos (Figura 16) y presentan una mayor cobertura (Figura 17), en comparación a aquellos entre cultivos cercanos a la zona agrícola. Por ejemplo, *M. dependens* y *C. buxifolium* fueron más altos en Pantano Grande, pero en Las Piñuelas *V. stipularis* ocupó el segundo valor de talle. *M. funcckii* y *R. canescens* presentaron copas más anchas en las zonas altas del páramo de Gavidia, pero la tendencia se invirtió en la otra localidad con *V. meridionale* y *V. stipularis*, por su parte la cobertura en las zonas de valle se encontró en *H. laricifolium*, *V. meridionale* y *B. discolor*, siendo estas especies de arbustos con menor extensión en la otra localidad.

Solo se encontraron individuos de *Vallea stipularis* y *Hesperomeles obtusifolia* en las parcelas muestreadas en zonas intervenidas, y *Hesperomeles ferruginea* en los cuadrantes de Pantano Grande.

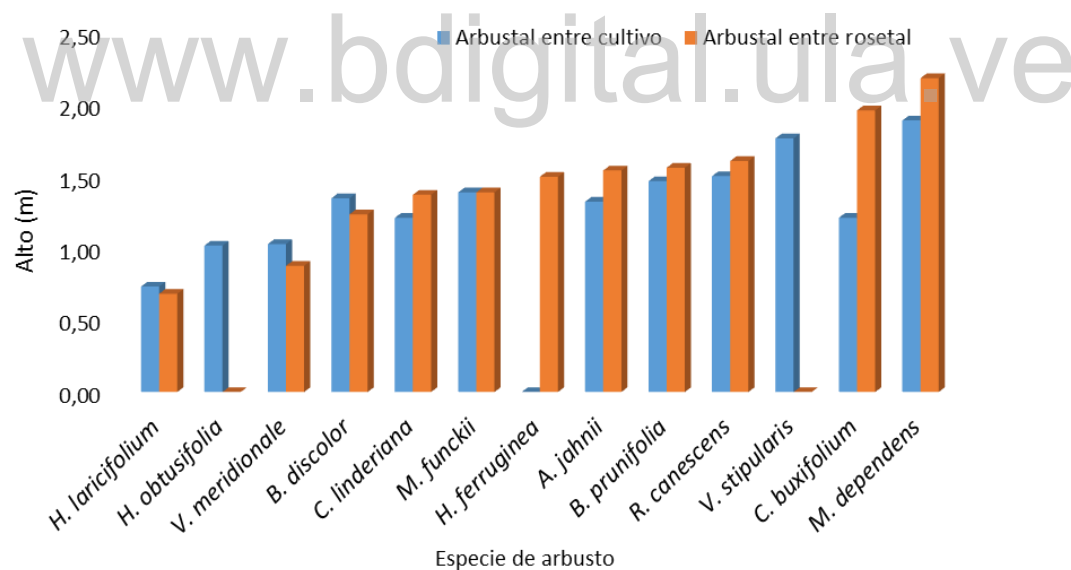
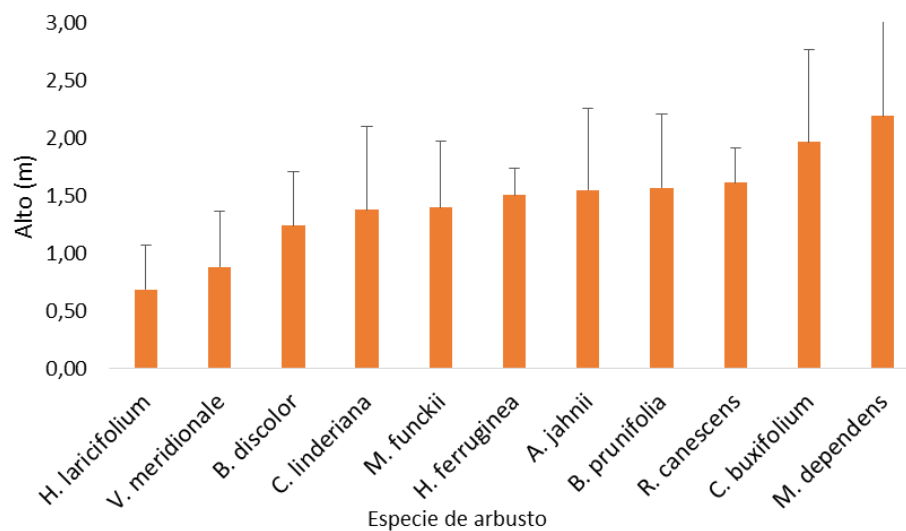
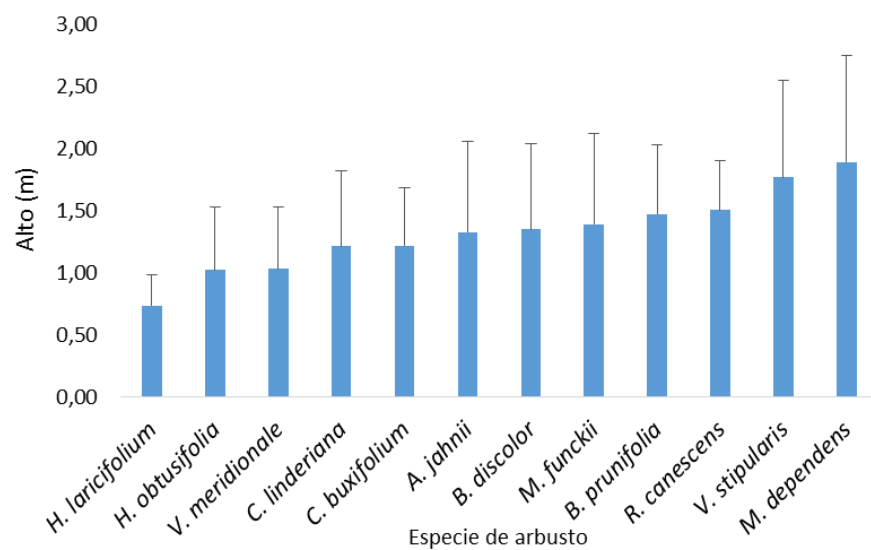


Figura 15. Alto promedio de cada especie de arbusto en las dos condiciones ecológicas, Arbustal entre cultivo (gráfica izquierda) y Arbustal entre rosetal (gráfica derecha) en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.

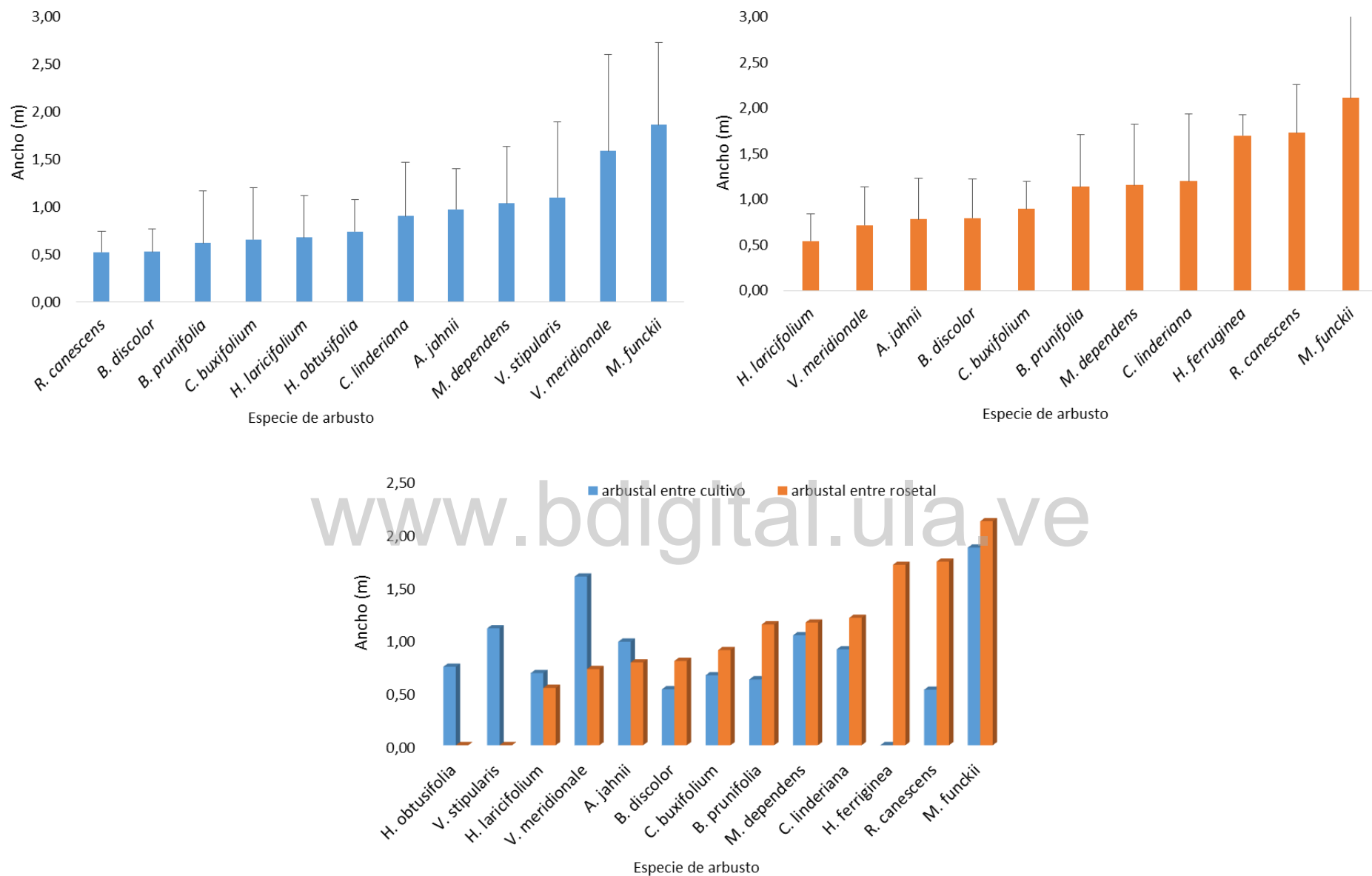


Figura 16. Ancho promedio de cada especie de arbusto en las dos condiciones ecológicas, Arbustal entre cultivo (gráfica izquierda) y Arbustal entre rosetal (gráfica derecha) en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.

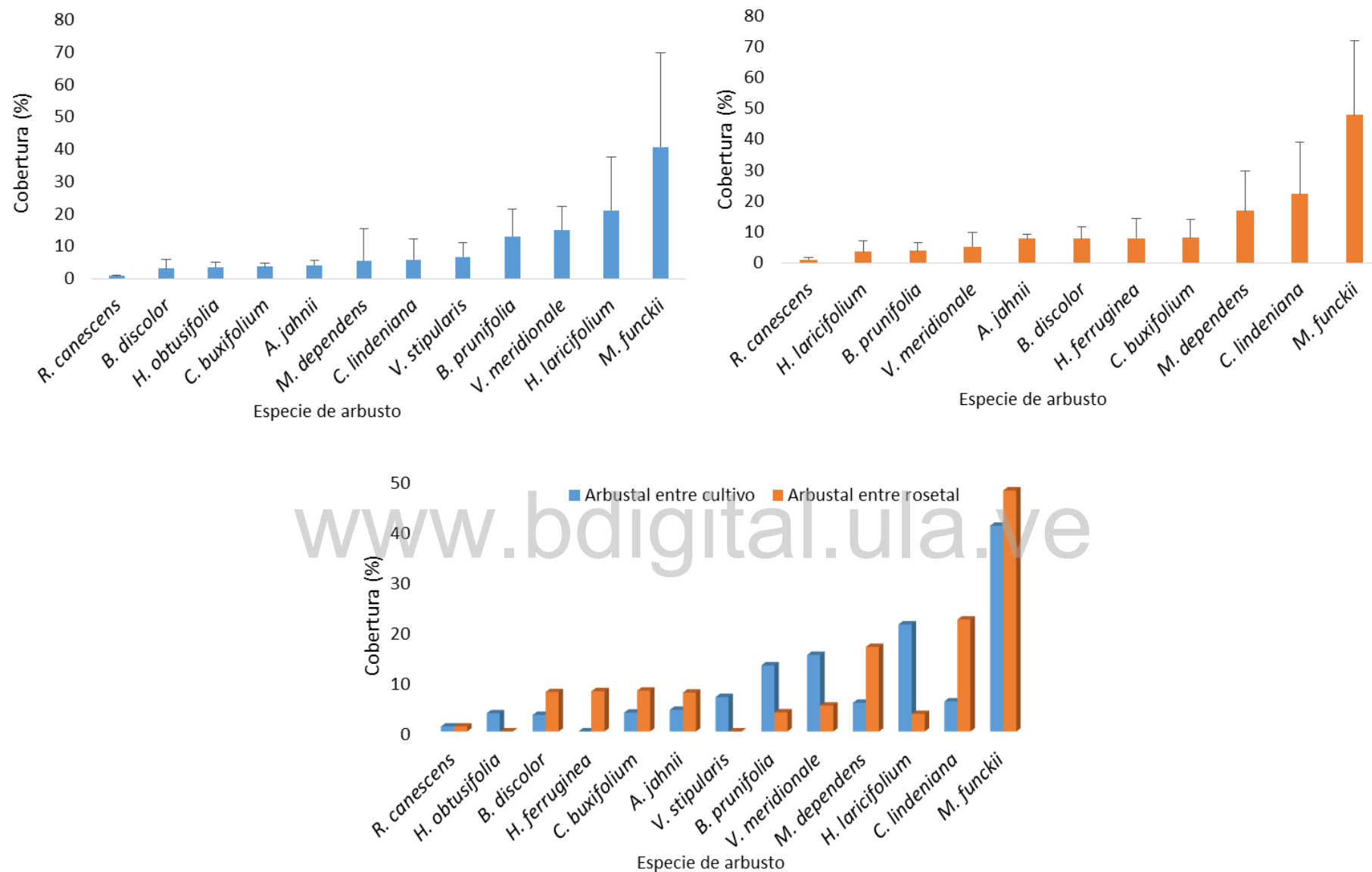


Figura 17. Cobertura promedio de cada especie de arbusto en las dos condiciones ecológicas, Arbustal entre cultivo (gráfica izquierda) y Arbustal entre rosetal (gráfica derecha) en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.

5.3 ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO POBLACIONAL DE LOS IMAGOS

Una de las premisas más importantes del método de captura-marcaje y recaptura establece que las marcas empleadas no pueden afectar la movilidad y supervivencia de los ejemplares, además no deben perderse o pasarse por alto. En este sentido, todos los especímenes recapturados presentaron marcas claramente visibles y fácilmente distinguibles en cada jornada de muestreo, por lo que la metodología de marcaje de estas mariposas parece ser adecuada, adicionalmente, la manipulación y marcaje de los ejemplares fue cuidadosa y delicada, lo cual parece no haber afectado la supervivencia entre periodos de muestreo.

En los cuatro eventos de captura-marcaje-recaptura, se colectaron 3.498 adultos (Capturados + Recapturados). Se capturaron 649 individuos en la primera jornada, 797 y 999 imagos en la segunda y tercera salida respectivamente y en la cuarta salida se registró el mayor número de capturas, colectando y marcando 1053 ejemplares (Tabla 6). Al separar los datos por condición ecológica, incluyendo los datos de las 4 jornadas de trabajo, se tiene que en Las Piñuelas (arbustales entre cultivos) se colectaron por primera vez 1.231 adultos, mientras que en Pantano Grande (arbustales entre rosetales) se colectaron casi el doble, 2.042 imagos (Tabla 7), específicamente, 1.166 adultos se capturaron por primera vez en la ladera derecha y 876 en la ladera izquierda de esta última localidad.

En lo que refiere al historial y al éxito de recapturas el mayor porcentaje se obtuvo en Las Piñuelas, con 174 adultos, lo que equivale al 14,13% del total de ejemplares colectados en esta zona de muestreo, de los cuales 155 especímenes fueron capturados en dos ocasiones (con una sola marca), 17 ejemplares con dos marcas y solo 2 individuos se observaron en las cuatro jornadas de muestreo (con tres marcas). Por otro lado, en Pantano Grande se recapturaron sólo 51 adultos, lo cual representa el 2,50%; es decir, siete veces menos recapturas que en la otra zona de muestreo (Tabla 7), de los cuales 49 individuos se capturaron dos veces (con una marca), y 2 individuos con dos marcas, en detalle, 33 recapturas corresponden a individuos encontrados en la ladera derecha, y 18 en la izquierda.

En relación a la evaluación de la movilidad de esta mariposa en la localidad de Gavidia, no se recapturaron individuos en Pantano Grande con marcas de Las Piñuelas ni viceversa. Sin embargo, en Pantano Grande se registraron 13 recapturas de ejemplares con marcas de la ladera opuesta, correspondientes a 9 individuos marcados en la ladera derecha que fueron recapturados en ladera izquierda y 4 individuos de esta última ladera recapturados en la derecha.

Tabla 6. Número total de individuos de *Ardaris eximia* capturados y recapturados en las cuatro jornadas de muestreo realizadas en octubre de 2018 en el páramo de Gavidia Mérida-Venezuela.

Capturas	1er Muestreo	2do Muestreo	3er Muestreo	4to Muestreo
Número de individuos capturados de <i>A. eximia</i>	649	797	999	1053
Recapturas con marcas de muestreos anteriores	0	46	89	90

Tabla 7. Número de individuos de *Ardaris eximia* capturados por primera vez, recapturados y porcentaje de recaptura en las dos condiciones ecológicas y en total en el páramo Gavidia Mérida-Venezuela.

Zonas de Muestreo	Individuos capturados por primera vez	Individuos Recapturados	Recaptura (%)
Las Piñuelas	1.231	174	14,13
Pantano Grande	2.042	51	2,50
Páramo de Gavidia	3.273	225	6,87

Con estos datos, se pudo estimar el tamaño poblacional en cada zona de muestreo correspondiente a las dos condiciones ecológicas señaladas anteriormente (Ver metodología) y también para la localidad de Gavidia, a través de tres índices: Lincoln-Petersen, Triple captura de Bailey y Jolly-Seber (Tabla 8).

El método de Lincoln-Petersen arrojó un tamaño poblacional de *Ardaris eximia* de 3.876 individuos (Intervalo de Confianza 95% 2.7165.036) en Las Piñuelas (arbustal entre cultivos), dos veces mayor que el tamaño poblacional estimado con el índice de Bailey 1.575 individuos (IC 95% 772-2.378) y con el índice de Jolly-Seber 2.031 individuos (IC 95% 1.379-2.683). Se encontró que los rangos de estos dos últimos son más estrechos y se solapan entre sí, en comparación con Lincoln-Petersen, donde claramente el valor poblacional estimado supera los intervalos de confianza de los otros dos modelos.

De manera similar, la estimación del tamaño poblacional en Pantano Grande utilizando este índice fue de 14.767 individuos (IC 95% 9.432-20.102), lo cual supera a la estimación del índice de Triple captura de Bailey con 2.779 individuos (IC 95% 1.337-4.221), aproximadamente el triple del valor obtenido con el modelo de Jolly-Seber 5.107 individuos (IC 95% 3.468 - 6.752).

Para la estimación del tamaño poblacional de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia, se integraron los datos de ambas condiciones ecológicas, resultando en 16.265 individuos (95% IC 8.856-23.873) de acuerdo con el índice de Lincoln-Petersen, mientras que con los estimadores de Triple captura de Bailey y Jolly-Seber, se obtienen valores de 7.286 (95% IC: 3.968-10.604) y 8.217 (95% IC: 5.776-10.658) individuos respectivamente.

www.bdigital.ula.ve

Tabla 8 Tamaño poblacional de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia y en ambas condiciones ecológicas utilizando los índices de Lincoln-Petersen, triple captura de Bailey y Jolly-Seber.

Zonas de Muestreo	Las Piñuelas			Pantano Grande			Población de <i>Ardaris eximia</i> en Gavidia		
Modelos	N	EE	95% IC	N	EE	95% IC	N	EE	95% IC
Lincoln-Petersen	3.876	682	2.716-5.036	14.767	3.093	9.432- 20.102	16.265	2.243	8.856- 23.873
Triple Captura de Bailey	1.575	472	772-2.378	2.779	836	1.337- 4.221	7.286	1.976	3.968- 10.604
Jolly-Seber	2.031	390	1.379-2.683	5.107	980	3.468-6.752	8.217	1.467	5.776-10.658

N= Tamaño Poblacional; EE= Error estándar; IC= Intervalo de Confianza $p < 0,05$.

5.4 AUTOECOLOGÍA DE *A. EXIMIA*

5.4.1 HISTORIA NATURAL

5.4.2 OBSERVACIONES EN CAMPO Y LABORATORIO

En primer lugar, las observaciones del comportamiento de esta especie en el campo revelan que los huevos son puestos de forma individual, generalmente un huevo por hoja (Figura 18), siendo indiferente el lado de la hoja empleado para ovipositar. Un total de 116 huevos fueron colectados y trasladados al laboratorio, el 46% se hallaron en la cara adaxial y 54% en la cara abaxial de hojas jóvenes. Los huevos son de color gris, ovalados, y planos en la base y en el ápice, poseen hileras orientadas longitudinalmente, las cuales se conectan a un anillo entramado en la base superior del huevo (Figura 18 A; C). En condiciones de laboratorio, los mismos tardaron entre 16 a 27 días para eclosionar.

Al emerger, las larvas consumen el corion de sus huevos (Figura 18 C) e inmediatamente construyen un refugio. En el laboratorio, observamos que *A. eximia* fabrica dos tipos de recámaras, la más común, uniendo dos hojas vecinas con hilos de seda (Figura 18 E), y en el otro tipo, las orugas se trasladan al borde de la hoja y cortan un trozo en forma de media luna y luego replegándola sobre sí utilizando hilos de seda (Figura 18 D). En campo, las larvas generalmente suelen construir estos mismos tipos de refugio exactamente en la misma hoja donde se depositó y eclosionó el huevo, por ello, es fácil ubicarlas.

Debido a que en el laboratorio las hojas se marchitaban y enmohecían, incluyendo las empleadas para la construcción de los refugios, las mismas debían cambiarse cada cuatro o cinco días y este proceso inevitablemente nos obligaba a retirar a las orugas de sus resguardos. Algunas de estas, no construían una nueva recámara y por tanto aumentó su mortalidad. Pero en campo, registramos que las orugas pueden pasar varios instares en el mismo refugio, hasta que incrementan su tamaño y deciden mudarse. En condiciones de laboratorio, observamos que las larvas salen de sus refugios, se alimentan muy lentamente de las hojas próximas a este y luego vuelven a sus recámaras.



Figura 18. *Ardaris eximia*. (A-C) Huevos; (A) Huevo en planta de *Morella funckii*. (C) Huevo eclosionado; (D) Refugio corte de Hoja; (E) Refugio de hojas pegadas.

El éxito de cría de las larvas de *A. eximia* en condiciones de laboratorio no fue del todo exitoso, ya que no logramos que los individuos completaran su ciclo hasta la metamorfosis, registrando una aceleración en el desarrollo de las distintas fases de esta mariposa acompañada de una elevada mortalidad de las orugas. Las mismas alcanzaron el quinto instar, tardando cerca de un mes entre cada ecdisis (Tabla 9), sin embargo, las observaciones en campo indican que el tiempo de permanencia en cada instar es superior y además el tamaño registrado este estadio, fue inferior a las observadas en campo cuando están realizando sus capullos. Por tanto, creemos que posee más cambio de muda de los que pudimos detectar.

Es importante destacar que en campo, después de un tiempo, los huevos al igual que los capullos se desintegran.

Tabla 9. Longitud del cuerpo y duración del estado larval de *Ardaris eximia* en condiciones de laboratorio, en los meses de octubre de 2018 a marzo de 2019.

Instar	Promedio de la duración (días)	Largo de cuerpo (mm)	Desviación estándar	n
1	27	2,4-5,6	0,61	67
2	34	5,3-7,5	0,76	40
3	28	8,2-15,3	1,37	12
4	19	13,2-18,3	0,49	5
5	22	15,9-21,7	0,84	3

5.4.3 PLANTAS HOSPEDERAS

Las observaciones en campo fundamentadas en el encuentro de los huevos de *A. eximia* sobre el follaje de distintas especies de arbustos, permitieron la determinación a priori de las especies que funcionan como hospederas de esta especie de lepidóptero, sin embargo, para robustecer esta aproximación, se seleccionaron al azar 10 individuos de cada especie de arbusto representada en nuestros cuadrantes de muestreo, y tras la búsqueda exhaustiva de huevos y larvas alimentándose sobre las mismas, encontramos que en Pantano Grande sus principales plantas hospederas son *Morella funckii* y *Myrsine dependens* mientras que en Las Piñuelas, se listan las dos especies anteriormente señaladas además de *Cestrum buxifolium*. De tal manera que, son 3 las especies de las cuales se alimentan sus orugas y por tanto constituyen sus plantas hospederas, mientras que las 10 especies de arbustos restantes solamente son utilizadas por este lepidóptero para construir los capullos que albergan a sus crisálidas. Ahora bien, la construcción de capullos en otras especies vegetales de las cuales no se alimentan las orugas, tiene

explicación en el registro de un rasgo del comportamiento de las orugas nunca antes señalado, puesto que observamos orugas del último instar desplazándose en el suelo, en búsqueda de otras plantas adyacentes para iniciar con la construcción de los capullos y pupar.

5.4.4 PLANTAS NECTARÍFERAS

La emergencia de los imagos coincide con la floración de *Espeletia schultzei*, una roseta muy abundante en la localidad, la cual constituye la principal fuente de néctar de *A. eximia*. Adicionalmente, otras especies de la familia Compositae como *Bidens triplernervia*, *Senecio wedgicalis*, son utilizadas como recurso alimenticio ya que sus picos de floración se encuentran entre septiembre-enero, coincidiendo con el pico de emergencia de los adultos de esta mariposa. Además, observamos ejemplares libando las flores de *Baccharis prunifolia*, *Ageratina jahnii* e *Hipericum laricifolium*, especies relativamente abundantes en el arbustal paramero, lo que indica que los imagos de *A. eximia* dependen de ambas formaciones vegetales (el arbustal paramero y el arbustal rosetal) encontradas en la localidad del páramo de Gavidia.

5.5 CICLO DE VIDA DE *A. EXIMIA*

Describir el ciclo de vida de *A. eximia* requirió de múltiples salidas de campo, enfocadas en el registro y duración de las distintas etapas del ciclo de vida de esta especie endémica. Con toda la información recabada, fue posible construir una bitácora que permitió caracterizar su ciclo de vida, contrastar las observaciones de su desarrollo en condiciones de laboratorio y que finalmente permitió la elaboración de una figura que sintetiza toda esta información (Figura 19).

A continuación, se detallan las principales observaciones en campo que permitieron la caracterización anteriormente señalada: La primera prospección se realizó el 13 de mayo de 2018, encontrando un gran número de individuos en el último instar de su fase larval, muchos de los cuales se encontraban haciendo capullos y otros pocos individuos en estado de crisálida. Para el 26 de junio de 2018 predominaron individuos en fase de pupa y posteriormente, entre el 14 y 28 de agosto de este mismo año (fecha en la que se realizó el conteo de capullos para determinar la densidad absoluta), continuaron dominando los individuos en fase de crisálida, pero ya se comenzaban a observar adultos en la zona. Lo que parece indicar que esta última etapa dura cerca de 4 meses (Figura 19, Tabla 10).

Entre el 08 y el 20 de octubre de 2018, dominaron los imagos, momento en el que tuvo lugar la estimación del tamaño poblacional como se mencionó anteriormente. Además, en este periodo se evidenciaron los primeros huevos. Un registro interesante tuvo lugar el 14 de noviembre de 2018, cuando se encontró un adulto que fue marcado el 12 de octubre de 2018. Asimismo, en esta salida de noviembre, se observaron numerosos huevos y en menor proporción orugas en el 1er instar, indicando que la longevidad de un imago puede durar más de un mes, sin embargo, el periodo en el que están presentes los adultos abarca alrededor de 5 meses.

El 02 de febrero de 2019, no se encontraron adultos y se observó una gran cantidad de huevos vacíos, es decir eclosionados, las larvas (posiblemente de primer y segundo instar) estaban en sus refugios que son estructuras que construyen con hojas y seda para resguardarse. Con ello, se pudiera indagar que los huevos son puestos desde septiembre a noviembre, y que su eclosión pudiera tardar cerca de un mes en condiciones de laboratorio y dos meses en campo, ya que en diciembre aún no se observaron orugas.

Seguidamente, el 14 junio de 2019 se observaron orugas más desarrolladas y el 18 de octubre de 2019 las orugas eran aún más grandes. Así mismo, el 15 de noviembre de 2019 y el 12 de febrero de 2020, se encontraban en la misma fase, pero en otro instar, y ya para el 21 de octubre de 2020 se apreciaron capullos eclosionados y una gran cantidad de adultos además de huevos sobre el follaje. Esto indica que en su estadio larval, es decir el tiempo que transcurre siendo oruga puede durar entre 15 a 18 meses (Figura 19, Tabla 10), registro que permite afirmar que el ciclo de vida de *A. eximia* es bianual y no anual como se reporta en la literatura.

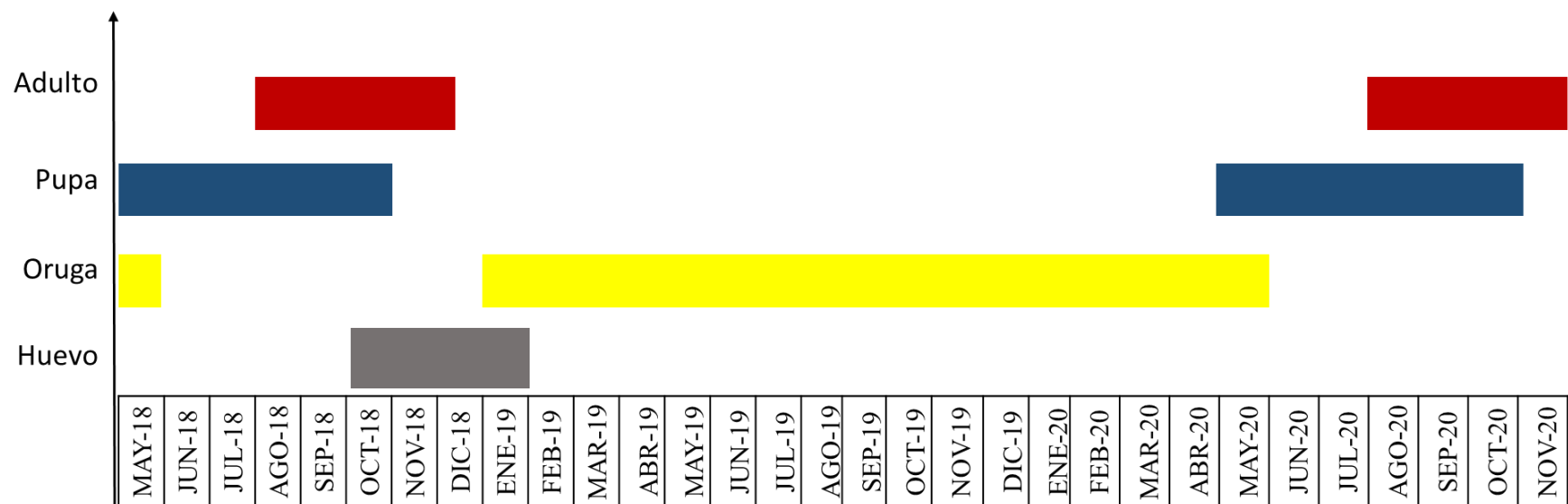


Figura 19. Seguimiento del ciclo de vida de *Ardaris eximia* basado en observaciones de campo entre Mayo de 2018 a Noviembre de 2020 en el páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela.

Tabla 10. Duración mensual de cada estadio del ciclo de vida de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia.

Fase de desarrollo	Duración (meses)
Huevo	2-4
Oruga	15-18
Crisálida	3-4
Adulto	4-5

VI DISCUSIÓN

Los lepidópteros de los páramos merideños, en especial *Ardaris eximia*, enfrentan severas amenazas producto de la transformación y deterioro de los hábitats específicos donde transcurren las distintas fases de sus ciclos de vida. El arbustal paramero, unidad de vegetación con la mayor riqueza y diversidad del ecosistema páramo guarda estrecha relación con este hespérico, ya que esta mariposa utiliza únicamente a estas especies leñosas para completar una etapa crucial de su desarrollo, la metamorfosis. Esta relación inexpugnable, reviste dificultades en torno a la conservación de este insecto, ya que el mismo depende del estado de conservación de una unidad de vegetación que en la actualidad enfrenta severas presiones antrópicas, producto del ineficiente servicio de distribución de gas doméstico, situación que ha incrementado la extracción de distintas especies vegetales, aprovechadas como leña por la comunidad campesina del páramo de Gavidia.

Si bien el propósito fundamental de esta investigación se enfoca en la valoración de la densidad absoluta y el tamaño poblacional de esta especie en la localidad de Gavidia, quisimos incorporar algunos elementos de su historia natural con especial énfasis en la caracterización de las especies de plantas con las que interactúa la mariposa en las distintas etapas de su ciclo de vida, a fin de generar información que posteriormente pueda ser utilizada para diseño de una estrategia de conservación.

Para evaluar si la cercanía de los arbustales a zonas donde la actividad antrópica es más intensa afecta el cumplimiento del ciclo de vida de esta especie de lepidóptero, bien sea porque el arbustal se encuentra en las inmediaciones del caserío, situación que facilita el acceso de los pobladores para la extracción de leña o bien por la actividad agrícola colindante a los mismos, se compararon los valores de la densidad absoluta de los capullos en dos zonas del páramo de Gavidia con diferentes grados de intervención; siendo Las Piñuelas el sector aledaño a caseríos y parcelas agrícolas donde se presume que la alteración de esta unidad de vegetación es mayor y Pantano Grande el lugar donde se encuentran los arbustales rodeados por rosetales, relativamente lejos del asentamiento poblacional y en una zona destinada a la conservación de humedales en el Parque Nacional Sierra Nevada, por lo que se le considera menos alterado.

Encontramos diferencias en los valores de la densidad entre las distintas transectas de una misma condición ecológica, revelando una elevada heterogeneidad ambiental y mostrando que no todos los parches estudiados son igualmente adecuados para esta especie. Sin embargo, la densidad de capullos y el tamaño poblacional son significativamente mayores en Pantano Grande en comparación con Las

Piñuelas. De este modo, nuestros resultados parecen indicar que el deterioro de la calidad del hábitat producto de la extracción de leña o de las actividades agrícolas, pueden incidir en el establecimiento y crecimiento de la población de esta especie de lepidóptero en la localidad de Gavidia. Los arbustales cercanos a las zonas donde la actividad antrópica es mayor, enfrentan presiones más severas que aquellos que se encuentran relativamente lejos de los caseríos, específicamente en Las Piñuelas, se presentan como relictos o pequeños fragmentos de vegetación, en contacto con zonas destinadas al pastoreo y a la producción agrícola de múltiples rubros en los que se usan distintos tipos de agroquímicos, adicionalmente, el rosetal ha sido reducido en gran medida en dicha zona, situación que compromete el cumplimiento del ciclo de vida de este insecto endémico.

Son muchos los trabajos para el orden Lepidoptera que relacionan la fragmentación del hábitat con la disminución de la riqueza de especies y el descenso del tamaño de las poblaciones en un lugar particular (Daily y Ehrlich 1995, Andrade 1998, Steffan-Dewenter y Tscharnkte 2000, Brown y Freitas 2002, Ospina-López 2014, Jugovic *et al.* 2017, 2018), evidenciando que las especies más afectadas ante estos procesos de transformación, son aquellas especializadas a un requerimiento alimenticio o un hábitat determinado, o bien con una distribución geográfica restringida, aunado a una limitada dispersión y baja densidad poblacional (Badii *et al.* 2015).

Las causas más conocidas que ocasionan este decline por actividades antrópicas son los cambios de uso de suelo y sobreexplotación de los recursos naturales (Aguado 2007). En este sentido, la deforestación con el propósito de obtener madera para leña o la retoma de parcelas en descanso para el desarrollo de cultivos (Acevedo *et al.* 1985, Monasterio y Montilla 1987) deterioran el hábitat, afectando la fauna del lugar (Pérez 2008). Así mismo, el uso de agroquímicos y pesticidas puede ocasionar cambios en la composición y estructura de la vegetación, afectando a orugas y mariposas adultas, las cuales se alimentan directamente de estas plantas (García y López 1998, Perveen y Fazal 2013, Dávila y Suárez 2015). De esta manera, estos factores pudieran ser los que están causando la disminución de individuos de *A. eximia* en estas zonas bajas de Gavidia, el aumento de la zona agrícola y la extracción de leña para el uso en fogones son las principales causas que están disminuyendo los arbustales en este páramo, lo que estaría implicando la reducción de los recursos para este lepidóptero, afectando sus principales etapas de vida, influyendo directamente en su supervivencia.

Los estudios vinculados a la valoración de la densidad absoluta en lepidópteros se han concentrado principalmente en aquellos referidos como plagas, cuantificando el daño que la especie puede generar a un cultivo particular (Tabla 3). Pair *et al.* (1991) reportan que el número de pupas de *Spodoptera frugiperda* en el suelo varía en cada campo de cultivo de maíz, encontrado entre 1 a 5

pupas/m² y en el lugar con la mayor densidad registra 20 pupas/m². Raulston *et al.* (1992) contaron el número de prepupas, pupas y exuvias de *Helicoverpa zea* en suelos de cultivo de maíz, variando su densidad en los cuatro años de muestreo, hallando 3,75 ind/m² en 1985 y para 1987 se redujo a 1,07 ind/m². En lo que refiere a *A. eximia* se encontró un promedio de 7,38 capullos/m², valor considerablemente alto incluso al compararlo con los correspondientes a ciertas especies que se comportan como plagas de cultivos.

En este punto es necesario señalar que, a pesar de la elevada densidad absoluta de *A. eximia* en la localidad, no se evidencian daños considerables producto de la herbivoría específicamente en aquellas especies de plantas de las que depende su estado larval. La escasa afectación de sus plantas hospederas pudiera tener explicación en la duración de su ciclo biológico, puesto que tras el monitoreo del crecimiento de las larvas en localidad durante el año 2019, encontramos que el mismo se prolonga por más de un año, contradiciendo lo propuesto en la literatura (Orellana, 2008). En este mismo orden de ideas, encontramos que su crecimiento lavar es muy lento y que su tasa de consumo es aparentemente baja (según lo observado en laboratorio durante su cría, 2018, 2019) y estas particularidades de su ciclo de vida en cierta medida estarían minimizando los daños ocasionados a este conjunto de plantas, sin embargo, es necesario profundizar en estos aspectos a través de investigaciones posteriores para robustecer nuestras observaciones preliminares.

Registramos 13 especies vegetales asociadas a *A. eximia*, es decir, sobre estas especies del arbustal las orugas construye sus capullos donde ocurre la metamorfosis (Tabla 4). Adicionalmente, encontramos que este lepidóptero presenta cierta preferencia por algunas de las especies del arbustal paramero, pues independientemente de su cobertura o de su presencia en las parcelas, se obtuvo una mayor densidad de capullos por unidad de área en *Morella funckii*, *Myrsine dependens* y *Cestrum buxifolium*, siendo estos valores considerablemente mayores en comparación con otras especies (Tabla 5), además evidenciando estos resultados, registramos estas 3 especies como sus principales plantas hospederas (plantas de las que se alimentan en estado larval). De este modo, la presencia de capullos en las especies vegetales restantes podría deberse al desplazamiento de las orugas producto del hacinamiento, por ello se dirigen hacia otras plantas adyacentes a estas donde construirán sus capullos minimizando la competencia intraespecífica por espacio.

Es importante señalar el papel que cumple *Morella funckii* en el cumplimiento del ciclo de vida de esta mariposa, ya que esta especie vegetal presentó la mayor cobertura promedio y además la mayor presencia en las parcelas ubicadas en Pantano Grande, sin embargo, en Las Piñuelas la densidad de capullos por individuos de esta especie fue el doble que en Pantano Grande, porque se encontró tres veces

menos individuos y, por tanto, hay hacinamiento, y de este modo podría ser una explicación que para esta zona se registrara otra planta hospedera, pues al encontrarse *M. funckii* en bajas densidades, los adultos tienden a ovipositar en otra especie. Además esto se contrasta puesto que en una de las transectas donde estaba ausente esta especie vegetal la densidad de capullos fue muy baja.

Hay que mencionar además el papel de *Myrsine dependens* como especie del arbustal paramero, ya que a pesar que esta se encuentre en menores densidades (cobertura 10% y el 35% de presencia en las parcelas), los imagos prefieren a esta especie vegetal para colocar sus huevos y no a otra que se encuentra en mayor abundancia. Pero el hecho que los individuos de esta especie presenten mayores tamaños, podrían ser más proclives la extracción de su madera para ser utilizada en los fogones, por ende repercutiría aún más en el descenso del tamaño poblacional de esta mariposa.

Así mismo, esperábamos encontrar un aumento en la cantidad de capullos a medida que incrementa el tamaño de los arbustos, ya que las plantas con una mayor altura podrían ser fácilmente detectables por los adultos, incrementando la probabilidad de que sean empleadas para ovipositar, así las orugas se desarrollarían consumiendo sus hojas y luego las utilizarían para pupar en ellas. Las correlaciones entre alto, ancho y área vertical versus el número de capullos por arbusto, señalan que esto no se cumple si se incluyen a todas las especies asociadas a este estadio, sin embargo, encontramos que *Morella funckii* y *Myrsine dependens* si cumplen con la premisa anteriormente señalada, demostrando que existe una mayor frecuencia de capullos en los individuos vegetales de mayor tamaño y comprobando que estas especies vegetales son sus principales plantas hospederas.

Un caso similar es tratado en la literatura, *Elbella luteizona* (Hesperiidae; Pyrrhopyginae), especie que utiliza como plantas hospederas a *Myrsine guianensis* y *Byrsonima coccolobifolia*, en estas especies vegetales la mayor frecuencia de larvas se encuentra en las plantas con mayores alturas. Sin embargo, *Elbella scylla*, cuyas plantas hospederas son leñosas de las familias Malphigiaceae y Combretaceae, parecen utilizar plantas de cierta altura, donde las larvas se sitúan en individuos de 10 cm a 3 metros de altura, incluso cuando los individuos de sus plantas alimenticias se pueden elevar a más de los 20 m (Burns y Janzen 2001, Lepesqueur *et al.* 2017).

Probablemente la asociación de las fases larvarias de *A. eximia* con las hospederas que ostentan mayores categorías de tamaño, podría deberse a que las plantas con una mayor extensión de copa, ofrecen una mayor fuente de recursos alimenticios y de refugio, sin embargo, dichas especies vegetales podrían tener mayor dureza foliar, dificultando la ingesta para las orugas (pudiendo ser esta una de las causas que ralentizan el consumo y que promueven un metabolismo tan lento). La carga de defensas químicas puede

ser menor en plantas de tallas mayores o muy concentrada en especies de menor tamaño (Burns y Janzen 2001, Villar *et al.* 2004) no obstante, pareciera que esta última afirmación no aplica a las orugas de este lepidóptero paramero, pues no se observó depredación de adultos. Por otro lado, arbustos más grandes que cubren con su dosel a especies de menor tamaño, podrían dificultar la ovoposición de *A. eximia*, sin embargo, es necesario ahondar en este sentido a la luz de investigaciones posteriores.

Para entender la dinámica existente entre *A. eximia* y el estado de conservación del arbustal paramero, se analizaron los parámetros poblacionales anteriormente señalados en dos condiciones ecológicas contrastantes; los resultados referidos al alto, ancho y cobertura de las distintas especies de arbustos, indicaron que estos tres parámetros presentan mayores valores en las zonas donde los arbustales están rodeados de rosetal en comparación a aquellos rodeados por cultivos, mostrando también, algunas variaciones entre la cobertura de las especies en dichos ambientes. Esto indicaría que esta formación vegetal se encuentra relativamente menos alterada en Pantano Grande, en donde la vegetación de mayor porte y con una mayor extensión de copa, proporcionarían las condiciones microclimáticas y edáficas propicias para el establecimiento de nuevas plantas, aunado a la presencia de *Espeletia schulzii*, situación que hace de este ambiente un espacio adecuado para que *A. eximia* complete su ciclo de vida.

Tal como se mencionó anteriormente, el muestreo en Las Piñuelas se llevó a cabo en pequeños parches de vegetación arbustiva, particularmente en áreas que no fueron taladas para su aprovechamiento como zonas de cultivo. No obstante, la riqueza y composición de las especies de plantas leñosas es similar en las dos zonas con condiciones ecológicas contrastantes, pero en Las Piñuelas se registró una mayor cobertura de *Hypericum laricifolium* y *Vaccinium meridionale*, siendo estas especies mencionadas como pioneras o propias de sucesiones tempranas (García-Valera 2008, Jiménez 2013). Cabe destacar que en esta localidad se detectaron individuos de *Vallea stipularis*, ausentes en Pantano Grande. Jiménez (2013) encontró una mayor densidad de rebrotes leñosos de esta especie, en zonas de bosque preparamero que en sus bordes y su ausencia en zonas de sucesión, siendo estos rebrotes los que podrían estar permitiendo que los adultos que han sido cortados se regeneren. Sin embargo, esta especie a partir de los 3400 msnm suele ser menos frecuente pues a estas alturas las semillas son poco viables, lo que podría explicar la ausencia de esta en Pantano Grande. De este modo, la presencia de especies pioneras indican que estas áreas están siendo intervenidas constantemente y ratifica la importancia de preservar estos sectores del arbustal proclives a desaparecer rápidamente producto de las actividades agrícolas.

Adicionalmente, en las sucesivas salidas de campo dirigidas al monitoreo de esta especie, las cuales se llevaron a cabo durante los años 2018, 2019 y 2020, pudimos detectar que las principales

presiones y amenazas que inciden sobre el arbustal presente en la localidad de estudio, incluyen principalmente al avance de la frontera agrícola y a la extracción de sus elementos para ser utilizados como leña (Figura 9). La regeneración de los arbustales del páramo requiere de un largo período de tiempo, pues los arbustos son malos colonizadores de las áreas que han sido utilizadas con propósitos agrícolas y sus tasas de crecimiento parecen ser lentas (Llambi *et al.* 2013). Esta situación plantea un panorama preocupante en torno a la sobrevivencia de esta mariposa andina, pues la vegetación de mayor porte suele ser más susceptible de ser eliminada por los procesos extractivos (Nason *et al.* 1997), y esto es justamente lo que ocurre con las plantas hospederas donde hemos encontrado el mayor número de capullos. El precario suministro de gas doméstico a la comunidad de Gavidia, producto de la crisis política reflejada en la mala administración de este servicio básico, ha promovido el incremento de la extracción de leña para los fogones, tala que ahora tiene lugar a mayores elevaciones dentro del valle, afectando a las especies del arbustal no solamente con cortes de las ramas, sino que muchas plantas adultas son arrancadas desde la raíz para su posterior aprovechamiento, impidiendo el rebrote de estas especies. Una medida indirecta del incremento de la extracción de leña proveniente del arbustal puede evidenciarse tras la supervisión de los almacenes de leña que habitualmente se encuentran en las entradas de las viviendas de la comunidad, en todas las salidas de campo detectamos un considerable almacenamiento de material vegetal, situación que demanda una pronta respuesta por parte de investigadores locales y entes gubernamentales.

En relación al avance de la frontera agrícola, encontramos que 2 de los 3 parches que inicialmente fueron seleccionados para efectuar los muestreos, fueron talados por completo y remplazados por parcelas de cultivo de ajo y papa. Las severas amenazas que enfrenta *A. eximia* son las mismas que le atañen al arbustal, por lo que es necesario intervenir para presionar a los tomadores de decisiones para que restablezcan el suministro de gas doméstico en la localidad o bien se disponga de un plan de ordenamiento y uso que permita a la comunidad garantizar el aprovechamiento sostenible de la leña sin comprometer la subsistencia del arbustal y de la mariposa. En este sentido, la restauración ecológica enfocada en las especies hospederas y un programa de educación ambiental dirigido a la comunidad, crearían un espacio propicio para el reconocimiento de esta importante formación vegetal, promoviendo entonces la consolidación de una estrategia de conservación doble, que se enfoque tanto en la mariposa como en las especies propias de esta unidad de vegetación.

Con respecto al historial de capturas y recapturas de los adultos de *A. eximia* en ambas condiciones ecológicas, encontramos variaciones que nuevamente apoyan nuestras evidencias sobre las diferencias relacionadas con el estado de conservación de los arbustales de Pantano Grande y Las Piñuelas. En la última localidad se capturaron 1405 individuos y un total de 174 recapturas, lo que

representa un éxito de recaptura del 14%, mientras que en Pantano Grande se colectaron 2093 individuos con sólo 51 recapturas, lo que equivale a 2,5% en términos el éxito de recaptura. Este comportamiento pudiera ser atribuido a:

1) En Pantano Grande el arbustal donde ocurre *A. eximia* es más extenso y no se encuentra tan fragmentado, por lo que los adultos marcados se disponen/diluyen en él buscando alimento, pareja y otros recursos de manera homogénea, ocupando la mayor cantidad del espacio potencialmente habitable.

2) Puesto que el hábitat en Pantano Grande se encuentra en mejor estado, existe una mayor cobertura de las especies del arbustal en las laderas, adicionalmente, tanto en las laderas como en el fondo de valle se evidencia la presencia de rosetales de *Espeletia schultzii* y otros arbustos como *Hypericum laricifolium* además de varios tipos de gramíneas y hierbas nativas, que proporcionan abundantes recursos para sostener a un mayor número de individuos.

Estas suposiciones se apoyan en el hecho de que se capturaron entre dos y tres veces más adultos en cada jornada de muestreo sucesivo en esta zona, empleando el mismo esfuerzo de muestreo, en comparación a las capturas en Las Piñuelas, que mostraron un comportamiento regular en términos del número total de individuos capturados por jornada de muestreo. Así mismo, el comportamiento de la probabilidad de recaptura fue diferencial en ambas condiciones, y al aplicar los índices de manera separada en cada lugar, se estima un mayor número de adultos en Pantano Grande, razón por la que consideramos que el hábitat en este sector ofrece condiciones más adecuadas para el desenvolvimiento de los imagos, ya que los mismos se pueden desplazar con mayor facilidad en la totalidad del espacio habitable disponible, por lo cual, pudo ser más difícil las recapturas.

En Las Piñuelas el mayor número de recapturas, se podría atribuir a la elevada fragmentación de la zona y a la escasa disponibilidad de recursos alimenticios procedentes del rosetal, ya que el muestreo tuvo lugar en parches de arbustos divididos por la carretera principal de Gavidia, y que además servían de linderos entre distintas parcelas de cultivo, con muy pocas rosetas acompañando a los relictos de arbustal. Esta aseveración también se puede contrastar con el bajo número de individuo por especie de planta encontrado en esta zona y con el mayor número de capullos por individuo/planta, casi el doble a los de Pantano Grande. En este sentido, la reducida disponibilidad de las plantas arbustivas, representan una menor oferta de los recursos alimenticios para las orugas y por tanto mayor hacinamiento. Además, los adultos se concentran en las pocas plantas nectaríferas disponibles, así como también en las escasas inflorescencias de *Espeletia schultzii* que sustentan a los adultos.

Las observaciones anteriores, concuerdan con lo propuesto por Thomas *et al.* (2001), quienes exponen que la calidad del hábitat está íntimamente relacionada con la disminución de poblaciones locales, y se sabe que la alimentación adecuada de los lepidópteros adultos es un factor que beneficia su fecundidad (Fisher y Fielder 2001). Así mismo, Kuussaari *et al.* (1996) tras el análisis del efecto del tamaño del parche y la abundancia de flores sobre las tasas de inmigración y emigración de *Melitaea cinxia*, liberando mariposas marcadas en un parche vacío y recapturándolas posteriormente, encontraron que los adultos se mantienen más tiempo en los parches de mayor tamaño, con una elevada abundancia de flores, mientras que el paisaje abierto alrededor del parche suelen no estar. Los resultados indican la importancia de las fuentes de néctar y el tamaño del parche en la colonización exitosa de esta especie. Igualmente concuerda con lo señalado por Spitzer *et al.* (1997), quienes explican que los sitios grandes, extensos y continuos soportan poblaciones más grandes que sitios pequeños, no solamente por razones vinculadas a su mayor extensión en términos de área, sino además porque es más probable que estos sean ambientes con una mayor heterogeneidad de las plantas que suministren alimentos, además de proporcionarles refugio ante perturbaciones extremas.

En lo que respecta a la capacidad de dispersión de *A. eximia*, no encontramos movimiento de adultos entre localidades de muestreo, es decir, no se registraron individuos marcados en Las Piñuelas en los muestreos de Pantano Grande y viceversa. Generalmente, las mariposas se recapturaron en relativa cercanía del lugar donde tuvo lugar su captura, exceptuando los 13 imágos que fueron recapturados en Pantano grande con marcas provenientes de ladera opuesta, lugares distanciados apenas unos 500 metros aproximadamente, lo cual hace pensar que el movimiento de individuos a otras zonas es bastante limitado.

Otra posibilidad importante de destacar es que la familia Hesperidae debe su nombre a que son un grupo de mariposas “saltarinas”, pero tal como señala Orellana (2004) esta especie tiene un vuelo característico, pausado y no errático, esto explica el elevado número de colectas que se realizaron donde la mayoría se realizaron sin ayuda de redes entomológicas.

Por otra parte, Prieto *et al.* (2005) exponen que el porcentaje de recaptura puede ser considerado como un indicador del grado de confinamiento de una población, en este trabajo cuyo objeto de estudio es el lepidóptero *Morpho sulkowskyi*, el porcentaje de recaptura fue de 23,68% para una especie confinada. En el caso de *A. eximia* el éxito de recaptura para toda la localidad de Gavidia es de 6,87%, siendo cinco veces mayor en Las Piñuelas en comparación con Pantano grande, lo que podría indicar que los adultos encuentran dificultades para migrar entre zonas y se mantienen en una suerte de confinamiento en Las Piñuelas. Con respecto al incremento de las capturas en cada muestreo en Pantano

Grande, puede o bien estar relacionado con el aumento en la tasa de emergencia de imagos, ya que existe un pico de eclosión donde la emergencia de adultos es máxima, evidenciada a mediados de octubre, o bien porque los asistentes de campo obtuvieron mayor experticia en cada muestreo, situación que puede verse reflejada en una mayor colecta a medida que transcurren las jornadas de muestreo, sin embargo, nos inclinamos por la primera aseveración dado el comportamiento registrado en el monitoreo efectuado en el año 2020.

En relación al tamaño poblacional estimado para esta mariposa, nuevamente encontramos un comportamiento contrastante en ambas condiciones ecológicas, específicamente en Las Piñuelas el mismo parece ser relativamente bajo (3.876 individuos con el índice de Lincoln-Petersen, 1.575 y 2.031 adultos con el modelo de Triple captura de Bailey y Jolly-Seber respectivamente) en comparación al estimado en Pantano Grande (14.767 individuos con el índice de Lincoln-Petersen, 2.779 y 5.107 adultos con el modelo de Triple captura de Bailey y Jolly-Seber respectivamente), por lo cual pareciera que esta especie se ve afectada por el impacto asociado a la actividad humana, particularmente por el desarrollo de algunas actividades de la faena agrícolas, donde destaca el uso de pesticidas y otros agrotóxicos, que pueden causar daños en la composición del néctar y que potencialmente puede matar a los adultos (Dávila y Suárez 2015). Otro asunto de mayor preocupación es la disminución de la cobertura de los arbustales en dicha zona. En relación a ello Carrero (2021), reportó para la localidad de Las Piñuelas una pérdida de 9,5 hectáreas de esta formación, entre los años 1999 y 2018. Así mismo, entrevistas realizadas a los habitantes de la localidad, sugieren que la extracción de madera para leña por parte de los locales, se ha incrementado en los últimos años debido a la falta de gas doméstico.

Con respecto a las características, sesgos y beneficios de cada uno de los índices seleccionados, se tiene que; el índice de Lincoln Petersen parece sobreestimar el tamaño poblacional de esta mariposa, tanto para cada condición ecológica como para toda la localidad, este modelo arrojó un valor de 16.265 individuos para la localidad de Gavidia, dos o tres veces mayor que el referido por los otros dos modelos: 7.286 individuos con el índice de Triple captura de Bailey y 8.217 individuos para el índice de Jolly-Seber. Adicionalmente, este índice presenta un mayor error estándar y un intervalo de confianza muy amplio. Badii *et al.* (2012) expresan que si el Intervalo de Confianza es muy amplio es mejor no confiar en la validez de la estimación, por lo que, dado el estrecho intervalo de confianza y con valores que se solapan, que presentan los índices de Triple captura de Bailey y Jolly-Seber, se sugiere su consideración e implementación en estudios posteriores dado que los mismos pudiesen aproximarse de una forma más adecuada a la estimación del tamaño poblacional de *A. eximia* en el páramo de Gavidia y otras localidades.

Para profundizar en el conocimiento de las causas que generan fluctuaciones entre las estimaciones poblacionales, debe mencionarse que se utilizó un modelo para poblaciones cerradas correspondiente al índice de Lincoln Petersen y dos modelos para poblaciones abiertas, los algoritmos de Triple captura de Bailey y Jolly-Seber. Los modelos de poblaciones cerradas asumen que durante el tiempo de muestreo no existen nacimientos, muertes, inmigración y emigración, violar este supuesto, tiende a sobreestimar el tamaño de la población (Francini 2010), lo que parece haber ocurrido en nuestra investigación, ya que probablemente haya existido reclutamiento de adultos por nacimientos (emergencia de pupas) y mortalidad de los imagos que emergieron en los meses anteriores.

Nuestros resultados concuerdan con los reportados por Vargas-Zapata *et al.* (2012) donde exponen que, en los 20 muestreos realizado, el modelo de Jolly-Seber arrojó un tamaño poblacional inferior, así como un menor error estándar en comparación al de Lincoln Petersen, siendo el primer modelo el que se consideró como el mejor estimador del tamaño poblacional de *Heliconius erato hydara*. También, el trabajo de Prieto *et al.* (2005) hace una comparación de los tres índices acá empleados y reportan que el modelo que mejor se ajusta a la población de *Morpho sulkowskyi* es el de Jolly-Seber. Sin embargo, es de considerar lo expuesto por Francini (2010) quien indica que los trabajos que utilizan modelos con pocos muestreos, donde se realizan altos número de capturas y pocas recapturas, tienden a sobreestimar el tamaño poblacional. Dicho autor realizó permutaciones con el número de capturas y recapturas, reportando una variación considerable en la estimación del tamaño poblacional, llegando a la conclusión de que estos modelos son muy sensibles ante estos cambios, por lo que sugieren trabajar con modelos donde se estudien más parámetros para conseguir una estimación más adecuada.

A pesar de las fluctuaciones, consideramos que los métodos de captura-marcaje-recaptura constituyen una alternativa útil para estimar el tamaño poblacional en mariposas, y destacamos el modelo de Jolly-Seber como un buen estimador para representar a la población de *A. eximia*, debido a que mostró la menor estimación, así como un menor rango de variación expresado en el intervalo de confianza, las ventajas en términos del uso de este índice radican en que incluye cambios moderados en la población por remoción o nacimientos, de igual manera presenta simplicidad en la recopilación de datos y proporciona más parámetros que pueden ser explorados y por lo tanto es más precisos (Blower *et al.* 1981, Southwood 1978). Este modelo funciona mejor cuando se tiene una gran cantidad de capturas y un buen porcentaje de recapturas, por esta razón las estimaciones con este índice son las más aceptadas.

No obstante, el tamaño poblacional puede ser afectado por factores como el tiempo de permanencia, el reclutamiento, la proporción de sexos, la estructura de edades, la cantidad de alimento, depredadores, parásitos o por las condiciones del hábitat (Francini *et al.* 2010, Rueda-Muñoz 2015). En

nuestro caso, es este el último factor parece incidir en la detección del número de efectivos de la población y si el deterioro ambiental continua a la tasa en la que se expresa en la actualidad, ineludiblemente se afectará a la población, comprometiendo su supervivencia, tal como pudimos notar en el muestreo del 2020, donde se registraron valores más bajos de imagos y capullos en Las Piñuelas.

Aun cuando no se logró realizar un muestreo sistemático que incluyese el monitoreo mensual en un periodo superior al año, las observaciones hacen evidente que el ciclo de vida de *A. eximia* es bianual, ya que no hubo emergencia de adultos entre agosto y octubre de 2019, durante este periodo la población se encontraba en estadios intermedios de la fase larval, la cual comenzó a reportarse en el mes de noviembre del año 2018 (Figura 19). Esto resulta en una interesante observación, ya que Orellana (2008) refiere para esta especie un ciclo anual, señalando además que los adultos aparecen todos los años en los meses lluviosos. De este modo en nuestro estudio, la fenofase larval puede durar entre 15 a 18 meses, lapso que va desde enero hasta mayo del siguiente año. Una vez que las orugas alcanzan su último instar, construyen los capullos donde ocurre la metamorfosis, estado que ocupa entre 3 o 4 meses de su ciclo vital, esta fenofase tiene lugar desde mayo a septiembre. Una vez transcurrido este tiempo emergen los adultos, los cuales presentan una vida media de más de un mes, sin embargo, la emergencia de los imagos puede ocurrir entre agosto y diciembre, periodo de tiempo en el que ovipositan sus huevos, fenofase ultima que puede durar de 2 a 4 meses antes de su eclosión, misma que se aprecia desde noviembre a marzo. Aun cuando existen intervalos de tiempo (meses) en los que se puede detectar cierto solapamiento o bien una transición entre uno y otro estadio, es preciso mencionar que todos los individuos de la población de Gavidia mantienen en general una sincronización en sus fases de desarrollo, tal como lo reporta Orellana (2004).

Así mismo, encontramos semejanzas morfo-ecológicas y de su ciclo de vida con otras especies de la misma familia y tribu, como: forma del huevo, construcción del refugio (Torres-Bauzá 1998, Greeney y Warren 2004; 2009, Cock 2008, Moraes *et al.* 2012, Lepesqueur *et al.* 2007). Entre los hespéridos, la tribu Pyrrhopygini, incluye algunas especies con los ciclos de vida más longevos (Burns y Janzen 2001); sin embargo, son generaciones univoltinas. De acuerdo con Lepesqueur *et al.* (2017), *Elbella luteizona*, presenta una etapa larval de más de 300 días, que incluye 8 estadios de desarrollo. *A. eximia* parece tener un ciclo de vida aún más largo, con una generación cada dos años. Es probable que tenga 8 estadios larvales, puesto que condiciones de laboratorio se registraron cinco instares durante cinco meses de seguimiento. Es evidente que en el laboratorio el ciclo de vida de este insecto se aceleró, tal vez debido al descenso altitudinal puesto que el monitoreo tuvo lugar en el Núcleo Pedro Rincón Gutiérrez aproximadamente a 2.200 msnm, evidentemente las condiciones de temperatura, humedad y

turgencia del alimento suministrado afectaron el desarrollo de las larvas, asumiendo además que este cambio tan marcado en las condiciones ambientales ocasionó la mortalidad de gran parte de los individuos bajo seguimiento.

Por otro lado, muchas especies de lepidópteros que construyen algún tipo de refugio en su planta hospederas, pueden doblar, enrollar y cortar las hojas (Greeney y Warren 2004). Pudimos registrar en condiciones de laboratorio la construcción de recámaras fabricadas por *A. eximia*, las cuales son similares a las construidas por *E. luteizona* (Lepesquear 2017) o por *Proteides mercurius pedro* (Torres-Bauzá 1998), pareciendo ser esta una característica de este grupo taxonómico.

Este largo ciclo de vida que *A. eximia* ostenta, podría ser un mecanismo de diapausa, en respuesta a condiciones ambientales adversas. La construcción del refugio da a la oruga protección ante fluctuaciones térmicas del páramo andino. Así mismo, la elaboración de un capullo de seda, que además de ser impermeable a la lluvia, parece mantener constante una temperatura más elevada que la del entorno inmediato, puesto que en un ensayo preliminar se midió la temperatura dentro y fuera de los capullos, revelando un incremento de 1,5°C en el interior con respecto a la temperatura ambiental, así mismo, dicha estructura confiere protección contra posibles depredadores, como insecto parasitoides. Claro y Ruiz (2010) y Oliveira y Freitas (2004), exponen que las larvas expuestas, tienen más posibilidad de depredación, en contraposición a las que construyen refugio, las cuales tienen tasas de mortalidad menores. Por su parte Clancy y Price (1987), señalan que las especies con un desarrollo más lento estarían expuestas a sus enemigos naturales durante un período de tiempo más largo, presentando altas tasas de parasitismo. Asunto que se tendría que dilucidar para *A. eximia* en siguientes investigaciones.

Por otra parte, algunas plantas hospederas sintetizan compuestos como terpenos, ésteres, alcaloides, taninos, glucósidos y cianogénicos, que al ser consumidos por las larvas, las hacen no palatables ante los depredadores, siendo las hojas jóvenes las que presentan mayores concentraciones (Mckey 1979, Cavin y Bradley 1988, Granados-Sánchez *et al.* 2008). Algunos de estos compuestos pudieran conferir cierta protección a las larvas de *A. eximia* ante la depredación, ya que, tal como se ha reportado las plantas del género *Morella* poseen compuestos terpénicos, ésteres y cineol, así como aceites esenciales (Arango *et al.* 2009). La asimilación de estos compuestos provoca una alimentación lenta, dado que disminuye la tasa de digestión al afectar la actividad catalítica de algunas enzimas (García 2004), por lo que estas especies tienden a presentar ciclos de vida más largos (Bendicho-López *et al.* 2006). Adicional a ello, Cogollo-Calderón *et al.* (2020) reportaron que las especies *Morella parvifolia* y *Mysine dependens*, presentan una alta dureza foliar como mecanismo de defensa contra los herbívoros,

con hojas difíciles de cortar y ser digeridas, probablemente esta sea una variable implicada en la reducida tasa de consumo de esta mariposa.

A. eximia es una especie polífaga, las orugas se alimentan de al menos tres especies de plantas presentes en el arbustal paramero, sin embargo, Orellana (2004), reporta que esta especie de insecto también usa a *Berberis* sp. como planta hospedera, observación que no concuerda con nuestros resultados, sin embargo, es posible que existan variaciones en la ingesta de ciertas especies de plantas por factores que desconocemos, por tanto es necesario evaluar en otras zonas donde ha sido reportada la presencia de esta especie para dilucidar cuales son las especies vegetales que consumen las poblaciones presentes a menores altitudes, donde el arbustal paramero está ausente. Adicionalmente, es necesario señalar que una especie polífaga puede tener una cierta ventaja adaptativa, ya que al diversificar su dieta incluyendo el consumo de diferentes especies de plantas, disminuye su riesgo de extinción local (Bendicho-López *et al.* 2006).

A. eximia parece estar bien adaptada al consumo de las tres especies de plantas hospederas, ya que las orugas se desarrollan de manera similar en dichas especies, suministrándoles condiciones similares para el desarrollo fenológico de sus larvas, así como para la construcción de los refugios durante las primeras etapas de su desarrollo larval.

Los adultos de *A. eximia* explotan un diverso número de especies de plantas que florecen durante su período de imago; sin embargo, se desconoce el rol de este lepidóptero sobre el éxito reproductivo de las especies de plantas de las que se alimenta de adulto, específicamente de las rosetas las cuales constituyen el recurso alimenticio más abundante durante la época de emergencia de los adultos. En el sector Las Piñuelas, la reducción del arbustal-rosetal, puede reducir la disponibilidad de plantas nectaríferas afectando el tamaño poblacional de esta mariposa, tal como se pudo observar en esta investigación.

En este sentido, *A. eximia* depende de al menos dos formaciones vegetales en su ciclo de vida (arbustal y el arbusta-rosetal). Los adultos requieren de hábitats abiertos con una mayor abundancia de plantas con néctar, mientras que las hembras requieren además la presencia de las especies hospederas para la ovoposición y garantizar la alimentación de la nueva generación de larvas. Ambas formaciones vegetales deben estar lo suficientemente cerca para que las mariposas puedan disponer de sus recursos. Por tanto, para la conservación de esta especie, es necesario conservar ambas formaciones vegetales, en especial a los arbustales.

Nuestros resultados enfatizan la necesidad de implementar medidas inmediatas que frenen la acelerada tasa de transformación que sufren los arbustales en la localidad de Gavidia, bien sea garantizando un suministro permanente de gas doméstico en la comunidad o también a través del diseño de estrategias educativas que promuevan el manejo sostenible y la conservación de los recursos derivados del arbustal, para contribuir con la disminución de las presiones y amenazas que enfrenta esta especie de lepidóptero endémico. La subsistencia de esta especie depende de la conservación del arbustal paramero, por lo que el diseño de cualquier estrategia futura debe contemplar un objeto doble de conservación, entendido como: “una mariposa para el arbustal y un arbustal para la mariposa”.

Probablemente, la prioridad en términos pragmáticos radica en la conservación del hábitat que actualmente queda disponible para esta especie, debido a que los planes de reforestación de las especies arbustivas requieren de un esfuerzo e inversión considerable, tal como lo reporta Jiménez (2013), entre los que destacan; efectuar pruebas de viabilidad de plántulas en áreas de borde y dentro de las parcelas de regeneración en la zona bajas de Gavidia, plantar juveniles y rebrotes de especies pioneras como *Vallea stipularis*, *Berberis discolor* y *Chaetolepis lindeniana*, implementar sitios resguardo de estas plantas ante la alta radiación, o perchas para las aves para aumentar la llegada de semillas en el interior de las áreas de descanso agrícola, un vivero comunitario donde se siembren rebrotes provenientes del bosque preparamero (arbustal) para que en este lugar se fortalezcan las plantas juveniles y puedan ser sembrados en forma individual o en formas agregadas formando un núcleo de regeneración, entre otras actividades.

Finalmente, implementar programas de educación ambiental dirigidos a los habitantes de la comunidad de Gavidia, constituye un elemento central para promover la concienciación alrededor del valor que tienen las especies endémicas presentes en el páramo merideño, la relevancia de la conservación y mantenimiento del equilibrio entre pobladores y sus particularidades culturales con los reglamentos de uso del Parque Nacional Sierra Nevada. Todo lo anteriormente señalado, pretende ser la base para la creación de instrumentos que faciliten el monitoreo de los distintos arbustales presentes en otras localidades del territorio venezolano, es por esto que, como contribución inicial, diseñamos un catálogo con las principales plantas a las que se encuentra asociada *A. eximia*, incluyendo el nombre común y nombre científico para su identificación en campo. También se creó una ficha donde se resume la importancia que tiene esta mariposa en la localidad de Gavidia, material que se quiere reproducir para distribuirse en las escuelas de distintas localidades parameras que conviven con los arbustales.

Sobre las direcciones futuras que debemos asumir en esta línea de investigación destaca la necesidad de incrementar el estado del conocimiento de esta especie de mariposa paramera, por lo que

es necesario efectuar un seguimiento del tamaño poblacional de *A. eximia* en el páramo de Gavidia, así como explorar la cuantificación de otros parámetros poblacionales como: tiempo medio de residencia, tasa de natalidad, mortalidad, proporción de sexos, entre otros, información que por demás sería útil para conocer la viabilidad y la dinámica poblacional de esta especie. Del mismo modo, se sugiere realizar un monitoreo sistemático de su ciclo de vida, para conocer cuál es el estadio más vulnerable y de este modo enfocar los esfuerzos en términos de la implementación de distintas estrategias de conservación/restauración.

Adicionalmente, se debe realizar un análisis demográfico detallado que incluya un número mayor de poblaciones de *A. eximia*, a partir de esta información será posible su asignación dentro de una categoría de riesgo particular propuesta por la IUCN. Así mismo, se requiere de la colecta de adultos en las distintas localidades donde la especie ha sido reportada, con el propósito de tomar muestras de tejido que permitan posteriores estudios vinculados al uso de marcadores moleculares de identidad especie-específica y que refieran variabilidad poblacional, para dilucidar el verdadero estado taxonómico de estas y las especies que putativamente han sido señaladas como especies congénéricas en simpatria.

Finalmente, es preciso instalar un laboratorio en campo para la valoración de la emergencia de los adultos en la localidad y así monitorear el ciclo de vida in situ; de tal manera que se registre la duración de cada fenofase desde la colecta de los huevos, que posteriormente serán trasladados a dicho laboratorio y una vez nazcan las orugas correspondientes al primer instar, sean colocadas en arbustos jóvenes de *Morella funckii* y *Myrsine dependens* previamente seleccionados y trasplantados desde el vivero comunitario más cercano (Mixteque). También se podrían hacer experimentos para evaluar si las larvas de esta especie pueden consumir otras especies de arbusto presentes en la localidad. Asimismo, se podría realizar un programa de restablecimiento y reintroducción de imagos, en otros sectores con arbustal de la Sierra Nevada de Mérida, como una medida para incrementar la diversidad genética y el número total de organismos en otras poblaciones.

CONCLUSIONES

- La densidad absoluta de capullos en los arbustales entre cultivos fue significativamente menor en comparación con los arbustos rodeados de rosetal-arbustal (5,42 capullos/m² vs 9,35 capullos/m² respectivamente). Por otra parte, el tamaño poblacional estimado de los imagos con técnicas de captura-marcaje-recaptura presentó un comportamiento diferencial en ambas condiciones ecológicas, pareciendo indicar que la actividad antrópica reflejada en las prácticas agrícola y en la extracción de arbustos para leña afecta el adecuado desarrollo del ciclo de vida de *A. eximia*, pudiendo amenazar la persistencia de esta población local.

- Los capullos de *A. eximia* se asocian con al menos 13 especies de arbustos y particularmente con las especies *Morella funckii*, *Myrsine dependens* y *Cestrum buxifolium*, quienes son sus principales plantas hospederas. Los adultos se observaron libando en *Espeletia schultzii*, *Bidens triplernervia*, *Senecio wedglacialis*, *Baccharis prunifolia*, *Ageratina jahnii* e *Hipericum laricifolium*, lo que demuestra que el ciclo de vida de esta especie depende de dos formaciones vegetales (el arbustal paramero y el arbustal-rosetal), por lo que su supervivencia está ligada a la conservación de dichas formaciones vegetales, con especial énfasis en las especies leñosas que componen el arbustal paramero.

- Las distintas especies de arbustos presentaron mayores valores del alto, ancho y cobertura en las zonas donde los arbustales están rodeados de rosetal, en comparación a aquellos rodeados por cultivos y cercanos a los caseríos, es decir, los individuos más longevos se encuentran en Pantano Grande, indicando que este sector se encuentra menos alterado en comparación con Las Piñuelas.

- El tamaño poblacional de *Ardaris eximia* en el páramo de Gavidia osciló con cada índice empleado, así por ejemplo se obtienen estimaciones que van desde los 16.265 individuos con el modelo de Lincoln-Petersen, pasando por 7.286 y 8.217 adultos de acuerdo con las estimaciones derivadas del cálculo de los índices triple captura de Bailey y Jolly-Seber respectivamente.

- En relación a las ventajas que reviste el uso de un índice particular para estimar el tamaño poblacional de *A. eximia*, el algoritmo de Lincoln-Petersen parece sobreestimar el tamaño poblacional, mientras que los otros dos modelos arrojan valores similares y con intervalos de confianza que se solapan, por lo que recomendamos el uso del estimador de Jolly-Seber en posteriores investigaciones.

- Determinamos que la duración del ciclo de vida de *Ardaris eximia* toma dos años en completarse, específicamente la fenofase de huevo puede durar de 2 a 4 meses, la de oruga de 15 a 18 meses, la de crisálida cerca de 3 a 4 meses y el adulto entre 1 a 4 meses.

- Encontramos semejanzas morfo-ecológicas en relación a la construcción de refugios con material vegetal durante los primeros instares larvales, comportamiento que también es referido para otras especies de la misma familia y tribu.

- Nuestros resultados enfatizan la necesidad imperante de conservar el arbustal paramero, pues si la extracción de leña en esta formación vegetal continua en aumento, se puede comprometer la subsistencia de este lepidóptero endémico, por ello, la protección de los relictos de arbustos que aún se encuentran en pie entre las áreas de cultivos sería una acción prioritaria para asegurar la persistencia de esta mariposa y del propio arbustal, adicionalmente, se debe denunciar la problemática ambiental originada por el inexistente suministro de gas doméstico, situación que ha incrementado la presión de extracción de las especies del arbustal para ser aprovechadas como leña.

- Aunque quedan muchos aspectos por explorar relacionados a *A. eximia*, se pudiese emplear como especie paraguas para impulsar la conservación de los páramos merideños, gracias a que posee relación con muchas especies de plantas de estos ecosistemas.

www.bdigital.ula.ve

BIBLIOGRAFÍA

ACEVEDO, D., A. ARANGUREN y L. SARMIENTO-MONASTERIO. 1985. Caracterización ecológica preliminar del uso de la tierra y de la población en el páramo de Gavidia. Monografía. Universidad de Los Andes. Mérida. Mimeografiado. 35 pp.

AGUADO, L. 2007. Las mariposas diurnas de Castilla y León (Lepidópteros ropalóceros) especies, biología, distribución y conservación. Revista Junta de Castilla y León. 64-84.

ALMARAZ, M.E., L. CORTÉS, L. MARTÍNEZ, N. GUTIÉRREZ y D. ALEJANDRO. 2012. Distribución, abundancia, tamaño poblacional y movilidad de *Pterourus esperanza* (Insecta: Lepidoptera) en la Sierra Norte de Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural. Población animal. Zoogeografía. Colegio de la Frontera Sur. México.

ÁLVAREZ, J. R. y J. A. SIERRA. 1994. Lista de los Sphingidae (Lepidoptera) de El Valle, Mérida, Venezuela. Boletín de Entomología Venezolana. 9: 139-149.

ANDRADE, G. 1998. Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 22(84): 407-421.

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

ANDRADE, M.G., E.R.H. BAÑOL y P. TRIVIÑO. 2013. Técnicas y procesamiento para la recolección, preservación y montaje de mariposas en estudios de biodiversidad y conservación. (Lepidoptera: Hesperioidea–Papilionoidea). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 37(144): 311-325.

ANDRADE, R. y A.V.L. FREITAS. 2005. Population biology of two species of *Heliconius* (Nymphalidae: Heliconiinae) in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil. Journal of the Lepidopterists' Society. 59(4): 223-228.

ARANGO, O., A. HURTADO-BENAVIDES, P. CASTILLO y M. SANTACRUZ. 2009. Estudio de las condiciones de extracción por arrastre con vapor del aceite esencial de laurel de cera (*Morella pubescens*). Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial. 7(2): 40-48.

ARANGUREN, A. y M. MONASTERIO. 1997. Aspectos de la dinámica del nitrógeno en parcelas con diferente tiempo de descanso en el Páramo de Gavidia (Andes Venezolanos). Desarrollo sostenible en ecosistemas de montaña: manejo de las áreas frágiles de los Andes, Universidad de las Naciones Unidas, La Paz. 171-181 pp.

AZÓCAR, A. y F. RADA. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Mérida- Venezuela. 182 pp.

BADII, M.H., A. GUILLÉN, J. LANDEROS, E. CERNA, Y. OCHOA y J. VALENZUELA. 2012. Muestreo por Métodos de Captura-Recaptura. Daena, International Journal of Good Conscience. 7(1): 1-2.

BADII, M. H., A. GUILLÉN, C.E. RODRÍGUEZ, O. LUGO, J. AGUILAR y M. ACUÑA. 2015. Pérdida de Biodiversidad: Causas y Efectos. Revista Daena: International Journal of Good Conscience. 10(2): 156-174.

BARRERA, J.F., P. MONTOYA y J. ROJAS. 2006. Bases para la aplicación de sistemas de trampas y atrayentes en manejo integrado de plagas. Pp 1-16, in Simposio de trampas y atrayentes en detección, monitoreo y control de Plagas de importancia económica. Barrera J. F y P. Montoya (eds.) Sociedad Mexicana de Entomología y el Colegio de la Frontera Sur. Manzanillo, Colima, México.

BEGON, M., C.R. TOWNSEND y J.L. HARPER. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4^{ta} edición, Porto Alegre, Artmed, 752 pp.

BEIRÃO, M.V., F.C. CAMPOS-NETO, I.A. PIMENTA y A.V. FREITAS. 2012. Population biology and natural history of *Parides burchellanus* (Papilionidae: Papilioninae: Troidini), an endangered Brazilian butterfly. Annals of the Entomological Society of America 105(1): 36-43

BELTRÁN, K., S. SALGADO, F. CUESTA, S. LEÓN-YÁNEZ, K. ROMOLEROUX, E. ORTIZ y A. VELÁSTEGUI. 2009. Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador. EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino and Herbario QCA: Quito, Ecuador. 152 pp.

BENDICHO-LÓPEZ, A., H.C. MORAIS. J.D. HAY y I.R. DINIZ. 2006. Lepidópteros folívoros em Roupala montana Aubl. (Proteaceae) no Cerrado sensu stricto. Neotropical Entomology. 35(2): 182-191

BLOWER, J.G., L.M. COOK y J.A. BISHOP. 1981. Estimating the size of animal populations. 1^{era} edition. London, George Allen & Unwin LTD. 126 pp.

BROWN, K.S. y A.V.L. FREITAS, 2002. Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: structure, instability, environmental correlates, and conservation. *Journal of Insect Conservation*. 6(4): 217-231.

BROWN, K.S. y R.W. HUTCHINGS. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.

BURNS, J.M. y D.H. JANZEN. 2001. Biodiversity of Pyrrhopyginae skipper butterflies (Hesperiidae) in the Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 55: 15-43.

CARRERO, K.N. 2021. Cambios en la cobertura vegetal con énfasis en los arbustales en el Páramo de Gavidia, Mérida-Venezuela. Tesis para optar por la licenciatura en Biología, ULA-ciencias Mérida-Venezuela.

CAVIN, J.C. y T.J. BRADLEY. 1988. Adaptation to ingestion of β -carboline alkaloids by Heliconiini butterflies. *Journal of insect physiology*. 34(12): 1071-1075.

CHAPARRO, J. y N. CHAPARRO. 2012. Beneficios del ecosistema páramo, organizaciones y políticas de conservación. Aproximaciones al páramo, el consuelo del municipio de Cerinza, Boyacá. *Desarrollo economía y sociedad*. 1(1): 57-76.

CHUVIECO, E., J. SALAS, E. MEZA y F. VARGAS. 2002. Empleo de la teledetección en el análisis de la deforestación tropical: el caso de la reserva forestal de Ticoporo (Venezuela). *Serie geográfica*. 10: 55-76.

CLANCY, K.M. y P.W. PRICE. 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology*. 68(3): 733-737.

CLARO, R.A. y N. RUIZ. 2010. Aceptación de una dieta artificial por larvas de la mariposa *Battus polydamas polydamas* (Lepidoptera: Papilionidae). *Acta Biológica Colombiana*. 15(1): 47-61.

COCK, M.J. 2008. Observations on the biology of *Pyrrhopyge amyclas amyclas* (Cramer) and *Mysoria barcastus alta* Evans (Lepidoptera: HesperIIDae) in Trinidad, West Indies. Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club. 43-48.

COGOLLO-CALDERÓN, A.M., P.V. LINARES y L. MANOSALVA. 2020. Caracterización funcional de plantas y su utilidad en la selección de especies para la restauración ecológica de ecosistemas altoandinos. Biota Colombiana. 21(1). Disponible en: <https://payfo.ihatuey.cu/index.php?journal=pasto&page=article&op=view&path%5B%5D=795>. Fecha de acceso: 18 marzo 2020.

CONTRERAS, F., C. LEAÑO, J.C. LICONA, E. DAUBER, L. GUNNAR, N. HAGER y C. CABA. 1999. Guía para la instalación de parcelas permanentes de muestreo (PPMs). Proyecto de manejo sostenible BOLFOR y PROMABOSQUE de Desarrollo Forestal Industrial. Santa Cruz, Bolivia. 50 pp.

COOK, L.M., E.W. THOMASON y A.M. YOUNG. 1976. Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly *Heliconius charitonius*. The Journal of Animal Ecology. 851-863.

CORRÓ, M., E. BAUDINO, J. VILCHES, G. GUILLOT, F. BABINEC, G. VERGARA y C. FERRERO. 2017. Estudio comparativo de la densidad del complejo de orugas cortadoras (Lepidoptera: Noctuidae) en diferentes ambientes y cultivos antecesores en la región Subhúmeda Pampeana Central. Semiárida-Revista de la Facultad de Agronomía. 27(2): 29-35.

COTRINA, Y.J., H.A. ARÉVALO y I.Z. POLANIA. 2017. Aspectos Biológicos y Evaluación del Desarrollo de *Leucanella nyctimene*. Alimentado con Tres Especies de Plantas. Southwestern Entomologist. 42(3): 805-814.

CUESTA, F., J. SEVINK, L.D. LLAMBÍ, B. DE BIÈVRE y J. POSNER. 2014. Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos. CONDESAN. Quito, Ecuador. 619 pp.

DAILY, G.C. y P.R. EHRLICH. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. Biodiversity & Conservation. 4(1): 35-55.

DAUBENMIRE, R. F. 1988. Ecología vegetal: tratado de autoecología de plantas. 3^{era} ed. Limusa, México. Pág. 496.

DÁVILA, J. y M. SUÁREZ. 2015. Comunidades de potenciales polinizadores asociados a dos especies simpátricas de *Pentecalia* (Asterácea) en los páramos de Paluguillo y Papallacta. Tesis de grado

para optar por la licenciatura de Ecología Aplicada. Universidad San Francisco de Quito Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales.

DÍAZ, A., J.E. PÉFAUR y P. DURANT. 1997. Ecology of South American paramos with emphasis on the fauna of the Venezuelan páramos. *Ecosystems of the world- Arctic and Alpine Tundra*. (ed. F.E. Wielgolaski) Elsevier, Amsterdam. 263-309 pp.

DRAUDT, M.K. 1924. Grypocera. pp. 833-1011, 1046-1055, láminas 113, 160-193. In: Seitz A (Ed.), *The Macrolepidoptera of the World*. Vol V. Stuttgart, A Kernen.

EHL, S., M. EBERTSHÄUSER, P. GROS y T. SCHMITT. 2017. Population demography of alpine butterflies: *Boloria pales* and *Boloria napaea* (Lepidoptera: Nymphalidae) and their specific adaptations to high mountain environments. *Acta Oecologica*. 85: 53-61.

EHRlich, P.R. y P.H. RAVEN. 1964. Butterflies and plant: a study in coevolution. *Evolution*. 18: 586-608.

ESPELAND, M., J. BREINHOLT, K.R. WILLMOTT, A.D. WARREN, R. VILA, E.F. TOUSSAINT y M.A. JARZYNA. 2018. A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Current Biology*. 28(5): 770-778.

EVANS. 1953. *A Catalogue of the American Hesperidae indicating the classification and nomenclature adopted in the British Museum (Natural History)*. Trustees of the British Museum. Pyrginae. London. 26-53 pp.

FERRER-PARIS, J.R., J.P. Rodríguez, T.C. Good, A.Y. Sánchez-Mercado, K.M. Rodríguez-Clark, G.A. Rodríguez y A. Solis. 2013. Systematic, large-scale national biodiversity surveys: Neomaps as a model for tropical regions. *Diversity and Distributions*. 19: 215-231.

FISHER, K. y K. FIELDER, 2001. Effects of adult feeding and temperature regime on fecundity and longevity in the butterfly *Lyacaena hippothoe* (Lycaenidae). *Journal of Lepidoterologist Society*. 54: 91-95.

FRANCINI, B.R., A.V.L. FREITAS y S.K. BROWN. 2005. Rediscovery of *Actinote zikani* (D'Almeida) (Nymphalidae, Heliconiinae, Acraeini): natural history, population biology and conservation of an endangered butterfly in se Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society*. 59(3): 134-142.

- FRANCINI, R. 2010. Métodos para estudar ecologia de populações de Borboletas. Santos, SP, E-book editado por el autor. 201 pp.
- FREITAS, A.V.L. y R.R. RAMOS. 2001. Population biology of *Parides anchises nephalion* (Papilionidae) in a coastal site in Southeast Brazil. Brazilian Journal of Biology. 61(4): 623-630.
- GARCÍA, A. y J. LÓPEZ. 1998. Guía de mariposas diurnas de la zona Norte del Parque del Sureste. Madrid, España: Asociación Ecologista del Jarama.
- GARCÍA, D.E. 2004. Los metabolitos secundarios de las especies vegetales. Pastos y forrajes. 27(1). Disponible en: <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/660/652> Fecha de acceso: 18 marzo 2020
- GARCÍA-BARROS, E., H.I. ROMO, V.S MONTEYS, M.L MUNGUIRA, J. BAIXERAS, A.V. MORENO y J.L.Y. GARCÍA. 2015. Orden Lepidóptera. Revista IDEA-SEA. 65: 1–21.
- GARCÍA-PÉREZ, J.F., L.A. OSPINA-LÓPEZ, F.A. VILLA-NAVARRO y G. REINOSO-FLÓREZ. 2007. Diversidad y distribución de mariposas Satyrinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en la cuenca del río Coello, Colombia. Revista de Biología Tropical. 55(2): 645-653.
- GARCÍA-ROBLEDO, C., L.M. CONSTANTINO, M.D. HEREDIA, y G. KATTAN. 2002. Mariposas comunes de la cordillera Central de Colombia. Feriva, Colombia. Vol. 130.
- GARCÍA-VALERA, S.J., 2008. Características adaptativas de especies de gramíneas y hierbas en una sucesión ecológica en el Páramo Andino. Tesis de Grado para Optar por el título de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Mérida- Venezuela.
- GRANADOS-SÁNCHEZ, D., P. RUÍZ-PUGA y H. BARRERA-ESCORCIA. 2008. Ecología de la herbivoría. Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente. 14(1): 51-63.
- GREENEY, H.F. y A.D. Warren. 2004. The life history of *Noctuana haematospila* (Hesperiidae: Pyrginae) in Ecuador. Journal of the Lepidopterists' Society 59: 6-9.
- GREENEY, H.F. y A.D. Warren. 2009. The immature stages and shelter building behavior of *Falga jeconia ombra* Evans, 1955 in eastern Ecuador (Lepidoptera: Hesperiidae: Hesperinae). Journal of Insect Science. 9(33): 1-10.
- HADDAD, N.M. y J.J. TEWKSBURY. 2005. Low quality habitat corridors as movement conduits for two butterfly species. Ecological Applications. 15: 250-257.

- HEINZ, C.A. 2008. Host plant odor extracts with strong effects on oviposition behavior in *Papilio polyxenes*. *Entomologia experimentalis et applicata*. 128(2): 265-273.
- HENAO, E. y G. ANDRADE. 2013. Registro del género *Megaleas* (Lepidoptera: Hesperiiidae: Hesperiiinae) para Colombia con descripción de una nueva especie. *Revista de la academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*. 37(142): 29-35.
- HEPPNER, J.B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lipidoptera*. 2(1): 1-85.
- HERNÁNDEZ-ROLDÁN, J.L., M.L. MUNGUIRA y J. MARTIN. 2009. Ecology of a relict population of the vulnerable butterfly *Pyrgus sidae* on the Iberian Peninsula (Lepidoptera: Hesperiiidae). *European Journal of Entomology*. 106(4).
- HEWITSON, W.C. 1871. New species of diurnal Lepidoptera from South and Central America. *Trans Ent Soc London*. 1871: 165-167.
- HOFSTEDE, R., J. CALLES, V. LÓPEZ, R. POLANCO, F. TORRES, J. ULLOA y M. CERRA. 2014. Los páramos andinos ¿Qué sabemos?. Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo, UICN, Quito, Ecuador. 79 pp.
- HOFSTEDE, R., P. SEGARRA y V. MENA. 2003. The páramos of the world. Proyecto Altas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/. EcoCiencia. Quito, Ecuador. 297 pp.
- JAIMEZ, I. 2006. Diversidad y actividad de lepidópteros diurnos, relacionadas con variables ambientales en La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. Tesis para optar por la licenciatura en Biología, ULA-ciencias Mérida-Venezuela.
- JIMÉNEZ, D. 2013. Estructura poblacional y nicho de establecimiento de especies leñosas del arbustal paramero en áreas en sucesión secundaria. Tesis para optar por la licenciatura en Biología, ULA-ciencias Mérida-Venezuela.
- JUGOVIC, J., C. UBONI, S. ZUPAN y M. LUŽNIK. 2018. Demography of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): A case study of populations in sub-Mediterranean dry calcareous grasslands. *European Journal of Entomology*. 115: 493-503.
- JUGOVIC, J., M. CRNE y M. LUZNIK. 2017. Movement, demography and behaviour of a highly mobile species: A case study of the black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae). *European Journal of Entomology*. 114: 113–122.

- KINGSOLVER, J.G. 1999. Experimental analyses of wing size, flight and survival in the western White butterfly. *Evolution*. 53 (5): 1479-1490.
- KIRBY, W. F. 1871. A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera. London, 690 pp.
- KNIGHT, A., L.P. BROWER y E.H. WILLIAMS. 1999. Spring remigration of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in north-central Florida: estimating population parameters using mark-recapture. *Biological Journal of the Linnean Society*. 68(4): 531-556.
- KREBS, C.J. 1985. Ecología: estudio de la distribución y la abundancia. 2^{da} edición. México, 638pp.
- KRISTENSEN, N.P., M.J. SCOBLE y O. KARSHOLT. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa*. 1668(1): 699-747.
- KUUSAAARI, M., M. NIEMINEN y I. HANSKI. 1996. An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of animal Ecology*. 791-801.
- LAMAS, G. 2000. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. SEA Monografías tercer milenio. 1: 253-260.
- LAWTON, J.H., D.E. BIGNELL, B. BOLTON, G.F. BLOEMERS, P. EGGLETON, P.M. HAMMOND y N.E. STORK. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*. 391(6662): 72-76.
- LAZZERI, M.G., M.E. BAR y M. PIERI DAMBORSKY. 2011. Diversidad del orden Lepidoptera (Hesperioidea y Papilionoidea) de la ciudad Corrientes, Argentina. 7Revista de Biología Tropical. 59(1): 299-308.
- LEPESQUEUR, C., M. NEIS, N.A. SILVA, T. PEREIRA, H.P. RODRÍGUEZ, T. TRINDADE y I. R. DINIZ. 2017. *Elbella luteizona* (Mabille, 1877) (Lepidoptera, Hesperiiidae: Pyrginae) in Brazilian Cerrado: larval morphology, diet, and shelter architecture. *Revista Brasileira de Entomología*. 61(4): 282-289.
- LI, X., Y. LUO, H. YANG, Q. YANG, J. SETTELE y O. SCHWEIGER. 2016. On the Ecology and Conservation of *Sericinus montelus* (Lepidoptera: Papilionidae) – Its Threats in Xiaolongshan Forests Area (China). *Plos One*. 1(3): 1-18.

LINCOLN, F.C. 1930. Calculating waterfowl abundance of the basis of banding returns. United States Department of Agriculture Circular. 118: 1-4.

LLAMBÍ L.D. y J.K. SMITH. 2004. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Centro de Investigación de la Vivienda, Departamento de Medicina Preventiva y Social, Universidad de los Andes. Plan de Acción para la conservación del Páramo de Gavidia (Mérida, Venezuela). Proyecto Páramo Andino. 44 pp.

LLAMBÍ, L.D., J.K. SMITH, B. SILVA, J. TORO, y V. CARTAYA. 2013. Una estrategia de conservación en los páramos de Gavidia y Mixteque: participación, investigación y manejo del territorio. Proyecto páramo andino (PNUMA-FMAM), Instituto de ciencias ambientales y ecológicas, Universidad de Los Andes. Mérida. 80 pp.

LLAMBÍ, L.D., M. FARIÑAS, J.K. SMITH, S.M. CASTAÑEDA y B. BRICEÑO. 2014. Diversidad de la vegetación en dos paramos de Venezuela: un enfoque multiescalar con fines de conservación. Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos. CONDESAN. Quito. 41-68 pp.

LLAMBÍ, L.D., y SARMIENTO, L. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotropicos*. 11(1): 1-14.

MACHADO, A. 1995. Condiciones institucionales y regulación del impacto socioeconómico del cambio en la alta montaña. Pp 13-15, *in* Lozano, J. A., J. D. Pabón. (Eds.): Memorias del Seminario Taller sobre alta montaña colombiana. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Santafé de Bogotá.

MATTEUCCI, S.D. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación (Vol. 22). Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 168 pp.

MCKEY, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. Herbivores-their interaction with secondary plant metabolites. 55-134.

MITTER, C., D.R. DAVIS y M.P. CUMMINGS. 2017. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. *Annual review of entomology*. 62: 265-283.

MOLINA, J., L. MURILLO-RAMOS y P. ÁLVAREZ-PÉREZ. 2019. Larvas y plantas nutricias de Lepidóptera en fragmentos de bosque seco tropical del departamento de Sucre, Colombia (Insecto: Lepidóptera). Revista Lepidopterología. 47(185): 5-24.

MOLINILLO, M. y MONASTERIO, M. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. Ecotropicos. 15(1): 19-34.

MONASTERIO, M. 1980. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. Pp 170-198 in: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida.

MONASTERIO, M. y M. MONTILLA. 1987. Análisis estructural de la vegetación en la sucesión y recuperación de ecosistemas de paramo. En resumen de la 37^{era} convención anual de Asovac. Maracaibo.

MONASTERIO, M. y MOLINILLO, M. 2003. La integración del desarrollo agrícola y la conservación de áreas frágiles en los páramos de la cordillera de Mérida, Venezuela. Congreso Mundial de páramos. (2): 734-749.

MONTILLA, M., R. HERRERA-PERAZA y M. MONASTERIO. 2002. Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. Ecotropicos. 15(1): 85-98.

MORAES, A.R., H.F. GREENEY, P.S. OLIVEIRA, E.P. BARBOSA y A.V.L. FREITAS. 2012. Morphology and behavior of the early stages of the skipper, *Urbanus esmeraldus* on *Urera baccifera*, an ant visited host plant. Journal of Insect Science. 12(52): 1-18.

MORALES, A., Z. GUERRERO y D. RODRÍGUEZ. 2016. Primer registro de *Helcystogramma* sp. (Lepidoptera: Gelechiidae) en Cuba. Revista Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. 1(1): 44-49.

MORALES, J. y L. SARMIENTO. 2002. Dinámica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el páramo venezolano. Ecotropicos. 15(1): 99-110.

MORALES-BETANCOURT, J.A. y J.V. ESTÉVEZ-VARÓN. 2006. El páramo: ¿Ecosistema en vía de extinción?. Revista Luna Azul. (22): 39-51.

MOSTACEDO, B. y T. FREDERICKSEN. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR). Impreso en Editorial El País. Santa Cruz, Bolivia. 92 pp.

MOUSSON, L., G. NEVE y M. BAGUETTE. 1999. Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) in Belgium. *Biological Conservation* 87(3): 285-293.

MULANOVICH, A. 2007. Guía para el manejo sustentable de las mariposas en el Perú. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana-Comité Editorial y Comisión para la Promoción de Exportaciones. Trabajo profesional de Ingeniera Forestal. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima (Perú). Facultad de Ciencias Forestales.

NASON, J. D., ALDRICH, P. R. y HAMRICK, J. L. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. 304-320 pp.

NEILD, A.F. 1996. The butterflies of Venezuela. Part 1: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae). Greenwich: Meridian Publications, New York. 171 pp.

NOGUERA, F.A. 2014. Biodiversidad de Cerambycidae (Coleoptera) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 85: 290-297.

OLIVEIRA, P.S, y A.V.L. FREITAS. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the Neotropical Cerrado Savanna. *The Science of Nature*. 91(12): 557-570.

ORELLANA, A.M. 2004. Mariposas de los páramos de la Sierra Nevada y Sierra de La Culata (Cordillera de Mérida, Venezuela). Páginas: 57-71. En: Andressen, R. y Monasterio, M. (Eds.). IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable en los Andes. La estrategia andina para el siglo XXI. Asociación de Montañas Andinas. Mérida, Venezuela.

ORELLANA, A.M. 2008. Pyrrhopyginae de Venezuela (Lepidoptera: Hesperioidea: Hesperiidae). *Entomotropica*. 23(3): 177-291.

OSPINA-LÓPEZ, L.A. 2014. Estructura de la comunidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) en distintos tipos de hábitats en la cuenca del Río Lagunillas (Tolima-Colombia). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Colombia.

PAIR, S.D., J.R. RAULSTON, J.K. WESTBROOK, W.W. WOLF y S.D. ADAMS. 1991. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) outbreak originating in the lower Río Grande Valley, 1989. Florida Entomologist. 14(2): 200-213.

PELAYO, R.C y P.J. SORIANO. 2010. Diagnóstico ornitológico del estado de conservación de tres cuencas altoandinas venezolanas. Ecotropicos. 23(2):75-95.

PELAYO, R.C. y P.J. SORIANO. 2014. Áreas prioritarias para la conservación de las aves en la cuenca alta de tres ríos andinos venezolanos. In: De Viebre y Cuesta eds. Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos. Condesan. 87-104 pp.

PELAYO, R.C., N. SÁNCHEZ-GUILLÉN, C.F. SÁNCHEZ, J.C. JAIMES, M. RAMÍREZ, E. VILLALBA, D. HURTADO y M. MORA. 2015. Visitantes florales en *Espeletia schultzii* Wedd y *Senecio wedglacialis* Cuatrec (Asteraceae): comportamiento ante modificaciones de caracteres florales. Ecotropicos. 28(1-2):14-26 2015.

PELAYO, R.C., N.J. MÁRQUEZ, P.J. SORIANO y L. NAVARRO. 2019. Phenological patterns and pollination network structure in a Venezuelan páramo: a community-scale perspective on plant-animal interactions. Plant Ecology & Diversity. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1675096>

PÉREZ, O. 2008. Evaluación de la biodiversidad de mariposas diurnas presentes en sistemas agroforestales modernos con café en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica (Tesis de maestría). Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Costa Rica.

PERVEEN, F. y F. FAZAL. 2013. Biology and distribution of butterfly fauna of Hazara University, Garden Campus, Mansehra, Pakistan. Open Journal of Animal Sciences. 3(2): 28-36.

PLEASANTS, J.M. y K.S. OBERHAUSER. 2012. Milkweed loss in agricultural fields because of herbicide use: effect on the monarch butterfly population. Insect Conservation and Diversity. 6(2): 135-144.

POZO, C., J. LLORENTE, A. LUIS, I. VARGAS y N. SALAS. 2005. Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas. Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII. I-CYTED). UNAM, México. 203-215 pp.

POZO, M. 2017. Muestreo de Captura-recaptura: Diseño, estimación y análisis de librerías en R. Trabajo de grado para optar por la licenciatura de estadística e infestación operativa. Universidad de Sevilla.

PRIETO, C., C. TAKEGAMI y J.M. RIVERA. 2005. Estructura poblacional de *Morpho sulkowskyi* Kollar, 1850 (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector de la cordillera occidental, departamento del Cauca (Colombia). Entomotropica. 20(1): 15-22.

RABINOVICH, J.E. 1982. Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. 2^{da} edición. De Tlalpan. México, D.F. 312 pp.

RAMOS-GONZÁLEZ, M. 2017. Las mariposas (Insecta: Lepidoptera) depositadas en el Museo de Historia Natural de Concepción, Chile. Colecciones Digitales, Subdirección de Investigación DIBAM. Extraído de: www.museodehistorianaturaldeconcepcion.cl/640/w3-article-82980.html 04-12-18.

RAULSTON, J.R., S.D. PAIR, J. LOERA, A.N. SPARKS, W.W. WOLF, J.K. WESTBROOK y C.E. ROGERS. 1992. *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) pupa production in fruiting com in Northeast Mexico and South Texas. Environmental entomology. 21(6): 1393-1397.

RAYMOND, T. 1982. Mariposas de Venezuela. Caracas: Ediciones Corpoven, Gráficas Armitano, C. A. 189 pp.

RICKLEFS, R. 2009. Invitación a la ecología. 5^{ta} edición. Madrid. 503pp.

RODRÍGUEZ, A., R. GARCÍA y F. ROJAS-SUÁREZ. 2015. Libro Rojo de la Fauna Venezolana. 4^a edición. Provita y Fundación Empresas Polar, Caracas, Venezuela. 325 pp.

RODRÍGUEZ-MORALES, M. 2010. El páramo como proveedor de agua: análisis de las unidades geomorfológicas y de vegetación sobre el balance hídrico de una microcuenca andina de Venezuela. Universidad de Los Andes, Mérida (Venezuela). Tesis de Grado para Optar por el título de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Mérida- Venezuela.

ROMERO, L. y M. MONASTERIO. 2005. Papas negras, papas de páramo Un pasivo socioambiental de la modernización agrícola en Los Andes de Venezuela. ¿Es posible recuperarlas? Boletín Antropológico. 23(64): 107-138.

RUEDA-MUÑOZ, N.M. 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 Amazonía Colombiana. Tesis de grado presentado como requisito parcial para optar al título de: Magister en Ciencias-Biología. Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá.

RUIZ-UTRILLA, Z.P., J.L. LEÓN-CORTÉS, P.L. ENRÍQUEZ y A. MOLINA-MARTÍNEZ. 2018. Spatial Distribution and population ecology of *Drucina championi* (Lepidoptera: Nymphalidae), a threatened butterfly from mountain landscapes of Southern Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*. 111(5): 285-294.

SÁNCHEZ-RAMOS, G., R. DIRZ y M.A. BALCÁZAR-LARA. 1999. Especificidad y herbivoría de Lepidoptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 78: 103-118.

SANTOS, T. y J.L. TELLERÍA. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Revista Ecosistemas*. 15(2): 3-12.

SARMIENTO-MONASTERIO, L. y M. MONASTERIO. 1993. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino en los Andes venezolanos (Páramo de Gavidia). El uso tradicional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación, IUBS/UNESCO, Montevideo.

SARMIENTO-MONASTERIO, L., M. MONASTERIO y M. MONTILLA. 1990. Succession, regeneration, and stability in high Andean ecosystems and agroecosystems: the rest-fallow strategy in the "Paramo de Gavidia", Venezuela. *Mount Kenya area: differentiation and dynamics of a tropical mountain ecosystem: proceedings*. 151-157 pp.

SARMIENTO-MONASTERIO, L., M. Monasterio y M. Montilla. 1993. Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development*. 167-176.

SARMIENTO-MONASTERIO, L., M. Monasterio. 1988. Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola tradicional en los páramos venezolanos. Ponencia presentada en el taller sobre Enfoques de Ecología Humana Aplicados a los Sistemas Tradicionales del Trópico Americano. Caracas.

SCHMITT, T., J.C. HABEL, J. BESOLD, T. BECKER, L. JOHNEN, M. KNOLLE y A. ZAPP. 2006. The Chalk-hill Blue *Polyommatus coridon* (Lycaenidae, Lepidoptera) in a highly fragmented landscape: How sedentary is a sedentary butterfly?. Journal of Insect Conservation. 10(4): 311-316.

SCOTT, J.A. 1986. The butterflies of North America. Stanford, University Press, Stanford, California. 583 pp.

SIELEZNIEW, M. y P. NOWICKI. 2017. Adult demography of an isolated population of the threatened butterfly Scarce Heath *Coenonympha hero* and its conservation implications. Journal of Insect Conservation. 21(4): 737-742.

SOLOMON, M.E. 1980. Dinámica de poblaciones. 1^{era} edición. Sau Paulo. 78 pp.

SORTO, R. y J.M. Sermeño. 2009. Introducción a la historia natural de las mariposas diurnas (Lepidóptera, Papilionoidea y Hesperioidea) del parque nacional Walter Thilodeininger de el Salvador. Extraído de: <http://ri.ues.edu.sv/id/eprint/9148/1/DIVERSIDAD%20DE%20MARIPOSAS%20PARQUE%20DENI%20NGER.pdf> 21-11-18.

SOUTHWOOD, T.R.E. 1978. Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Chapman & Hall, London.

SPITZER, K., J. JAROS, J. HAVELKA y J. LEPS. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. Biological Conservation 80:9-15.

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

THOMAS. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. Journal of Animal Ecology. 70: 201-217.

TIMUŞ, N., C. CRAIOVEANU, C. SITARU, A. RUS, y L. RAKOSY. 2013. Differences in adult phenology, demography, mobility and distribution in two syntopic ecotypes of *Maculinea alcon* (*cruciata* vs. *pneumonanthæ*) (Lepidoptera: Lycaenidae) from Transilvania (Romania). Entomologica românica. 18: 21-30.

TORRES-BAUZÁ, J.A. 1998. Biología de *Proteides mercurius pedro* (Dewitz) en Puerto Rico (Lepidóptera: Hesperioidea: Pyrginae). Caribbean Journal of Science. 34: 231-237.

TOURINHO, J.L. y A.V.L. FREITAS. 2009. Population biology of *Euptoieta hegesia* (Nymphalidae: Heliconiinae: Argynnnini) in an urban area in Southeastern Brazil. J. Res. Lepid. 41: 40-44.

TREJO, C.A., N.B. MARTÍNEZ, J.V. GRAZIANO, J.R. NÁPOLES y H.G.C. CORTERO. 2004. Ciclo biológico y tasas de supervivencia y reproducción de *Copitarsia incommoda* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) en cinco dietas artificiales. Agrociencia. 38(3): 355-363.

URRETABIZKAYA, N., A. VASICEK y E. SAINI. 2010. Insectos Perjudiciales de Importancia Agronómica I. Lepidópteros. Buenos Aires, Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires. Ed. INTA. Extraído de: https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_lepidopteros.pdf 21-11-18.

VALENCIA, C.A., Z.N. GIL y L.M. CONSTANTINO. 2005. Mariposas diurnas de la zona central cafetera Colombiana: Guía de campo. Cenicafé. Chinchiná (Colombia). 244 pp.

VALVERDE, T., J. MEAVE, J. CARABIAS y Z. CANO- SANTANA. 2005. Ecología y medio ambiente. 1^{era} ed. Pearson Educación, México. Pág. 40

VAN DER HAMMEN, T. 1995. La dinámica del medio ambiente en la alta montaña colombiana: historia, cambio global y biodiversidad. 13-15, in Lozano, J. A., J. D. Pabón. (Eds.): *Memorias del Seminario Taller sobre alta montaña colombiana*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Santafé de Bogotá

VAN NIEUKERKEN, E. J., L. KAILA, I. J. KITCHING, N. P. KRISTENSEN, D. C. LEES, J. MINET y N. WAHLBERG. 2011. Orden Lepidoptera Linnaeus, 1758. Zootaxa. 3148: 212-221.

VARGAS-ZAPATAS, M.A., S. PRINCE-CHACÓN y N. MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ. 2012. Estructura poblacional de *Heliconius erato hydara* Hewitson, 1867 (Lepidoptera: Nymphalidae) en la reserva campesina la montaña (RCM), departamento del Atlántico, Colombia. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). 51, 273-281.

VÁSQUEZ-BARDALES, J., R. ZÁRATE-GÓMEZ, P. HUIÑAPI-CANAQUIRI, J. PINEDO-JIMÉNEZ, J.J. RAMÍREZ-HERNÁNDEZ, G. LAMAS y P. VELA-GARCÍA. 2017. Plantas alimenticias de 19 especies de mariposas diurnas (Lepidoptera) en Loreto, Perú. Revista peruana de biología 24(1): 35-42.

VILLAR, R., J. RUIZ-ROBLETO, J. L. QUERO, H. POORTER, F. VALLADARES y T. MARAÑÓN. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 191-227.

VILORIA, A.L. 2000. Estado actual del conocimiento taxonómico de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Venezuela. *Hacia un Proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Ibero-américa*. Monografías Tercer Milenio. (1): 261-274.

WARREN, A.D., J.R. OGAWA y A.V. BROWER. 2009. Revised classification of the family Hesperiidae (Lepidoptera: Hesperioidea) based on combined molecular and morphological data. *Systematic Entomology*. 34(3): 467-523.

WATSON, E.Y. 1893. A proposed classification of the Hesperiidae, with a revision of the genera. *Proc Zool Soc London*. 1893: 3-132.

WILLEMS-SCALCO, V. 2012. Biología Poblacional de Papilonídeos (Lepidoptera, Papilionidae) en el Morro Santana e no Jardim botánico de Porto Alegre, RS. Trabajo de tesis presentado en la Universidad Federal de Río Grande de Sau Pablo. Instituto de Biociencia programa de posgrado en Biología Animal para optar por el certificado en el área de diversidad y conservación de fauna.

ZHANG, Z.Q. 2011. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*. 3148: 1-237.

Apéndice I

www.bdigital.ula.ve



Ardaris eximia es una mariposa que solo se encuentra en los páramos de Mérida.

Está catalogada en peligro de extinción debido a que el hábitat donde vive está siendo deteriorado.



Su ciclo de vida es largo en comparación a otras mariposas que duran unos pocos meses. Pues cada dos años se ven adultos libando sobre frailejones.



Esta mariposa necesita de los arbustales y de los frailejones para cumplir su ciclo de vida



Pero en la actualidad, debido a la falta de gas domestico, los arbustos están siendo talados. Utilizando su madera para los fogones



Es necesario implementar la conservar del arbustal paramero para asegurar la persistencia de esta mariposa

NO LE ECHES LEÑA AL FUEGO Y MENOS DEL ARBUSTAL PARAMERO





CATÁLOGO DE ARBUSTOS DEL PÁRAMO





Ageratina jahnii

Familia: Compositae

Características: Arbustos que pueden alcanzar los 2m de alto.

Hojas opuestas, ovadas, crenado-serradas, de 10 a 20cm, coráceas y brillante, con glándulas resiníferas, y olor almizclado.

Las flores pentalobuladas con corola blanca.

Frutos aquenios fusiformes, costillados, negros, con vilano con una fila de pelos denticulados, caducos.

Nombre común:
Chilca





Baccharis prunifolia

Familia: Compositae

Características: Arbustos de aproximadamente 1.5 a 4 m de altura. Tallos estriados.

Hojas alternas, simples; lámina ovado, lanceolada, subcoriácea a cartácea, aserradas en la mitad apical, glabras, verde intenso brillante.

Inflorescencias en capítulos arreglados en corimbos, flores pentalobuladas con corola blanca.

Nombre común:
Caciquito





Berberis discolor

Familia: Berberidaceae

Características: Arbusto de 2 m de alto. Presenta una espina corta de color amarillo oscuro al final de cada rama. Hoja elíptica ovalada, con una base cuneada, borde entero, lamina de 1,5-2 cm de largo y 5-6 cm de ancho. Las flores se arreglan como un racimo de 10 a 15 con influencia amarilla.

Frutos morados.

Nombre común:
Uña de gato





Cestrum buxifolium

Familia: Solanaceae

Características: Arbusto de 1 a 4m de alto.

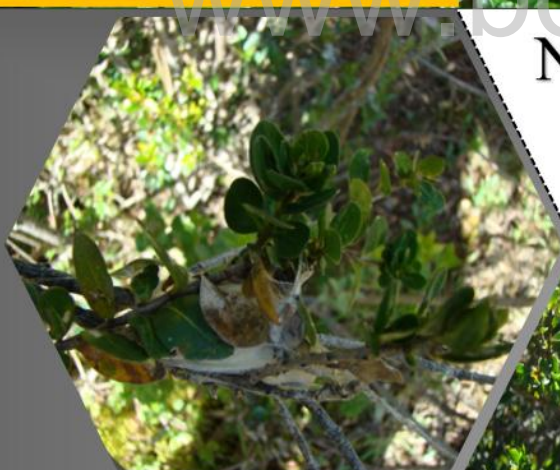
Hojas pequeñas muy próximas entre sí, elípticas, de base aguda, con pecíolos decurrentes, de 8 a 32 mm de longitud por 4 a 21 mm de anchura, coriáceas.

Inflorescencia terminal con 3 a 5 flores en el ápice de las ramas, corola de color amarillo a negruzco.

Fruto es una baya oscura de 9 a 12 mm.

Nombre común:

Uvito





Chaetolepis lindeniana

Familia: Melastomataceae

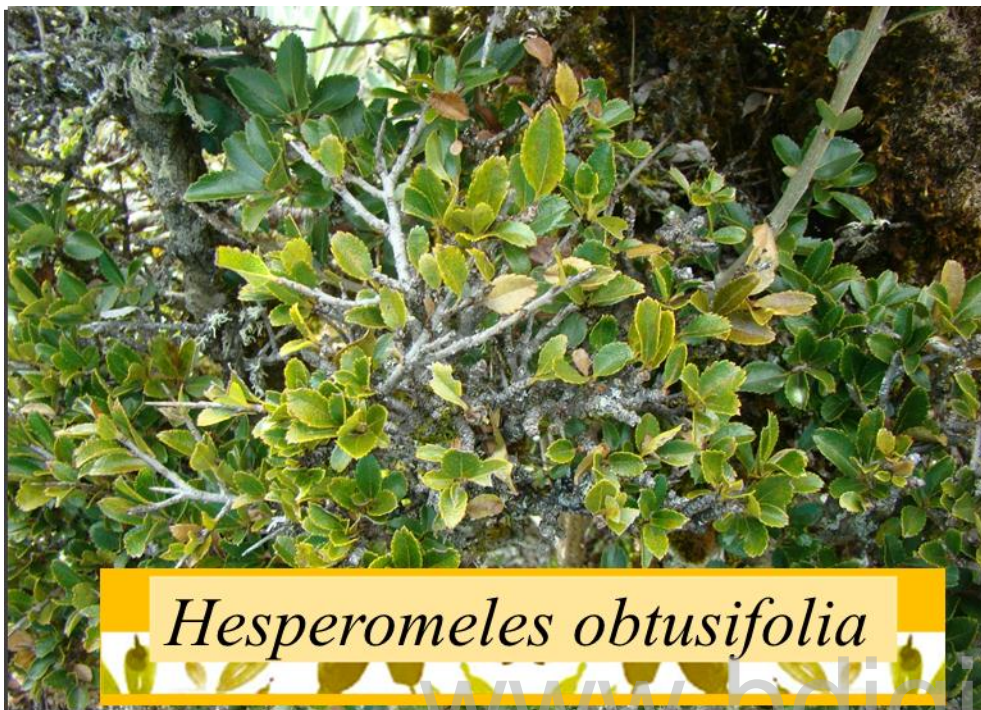
Características: Arbusto de aproximadamente 2 m.

Hojas tipo micrófilas simples, lámina ovado-elíptica hasta oblongo-elíptica de unos 0,3-0,8 cm de largo por 0,2-0,4 cm de ancho; coriácea, ápice obtuso hasta redondeado; margen con tricomas.

Pétalos 9-10mm de alto por 5-6 mm de ancho, corola moradas. Anteras 3.5-4 mm de color magenta.

Nombre común:
Chispeador





Hesperomeles obtusifolia

Familia: Rosaceae

Características: Arbusto de 20-80 cm. Con ramas glabras usualmente terminando en una espina.

Hoja alterna, simple, lamina lanceolada, corácea con margen crenado de 9-12mm de largo y 3-7mm de ancho.

Flores bracteadas, pentámeras, agrupadas en una cima, corola blanca a rosado.

Fruto pomo globoso, rojo a negro; con cinco pírenos muy duros.

Nombre común:
Quivoy





Familia: Rosaceae

Características: Puede llegar hasta los 10 m de alto. Corteza gris, ramas de color ocre.

Hoja ovadas o elípticas, con márgenes serrados, de 5 a 7 cm de largo, cubiertas de pelos de color oxidado en el envés.

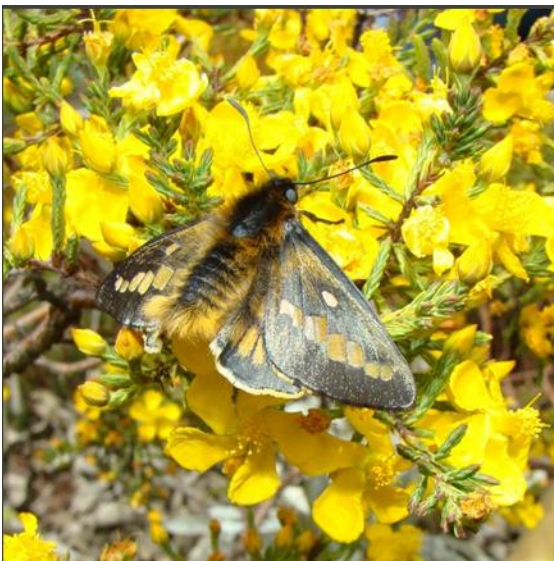
Flores blancas están dispuestas en una inflorescencia; los pétalos son blancos.

Fruto rojos agridulces se asemejan a manzanas pequeñas, de hasta 2 cm de ancho.

Hesperomeles ferruginea

Nombre común:
Yaque





Hypericum laricifolium

Familia: Hypericaceae

Característica: Arbustos ramificados en la parte superior, siempreverde de unos 50 a 80 cm.

Hojas opuesta, escamiformes con puntuaciones translucidas de 1-8 mm de longitud.

Flores en el extremo de las ramas, varían de un amarillo pálido a un amarillo intenso, con cinco pétalos.

Fruto con capsula seca, igual o más grande que los sépalos, ovoide a subglobosos.

Nombre común:

Huesito de páramo





Morella Funckii

Familia: Myricaceae

Características: Arbusto de 1-5 metros de alto y hasta 7m de diámetro de copa.

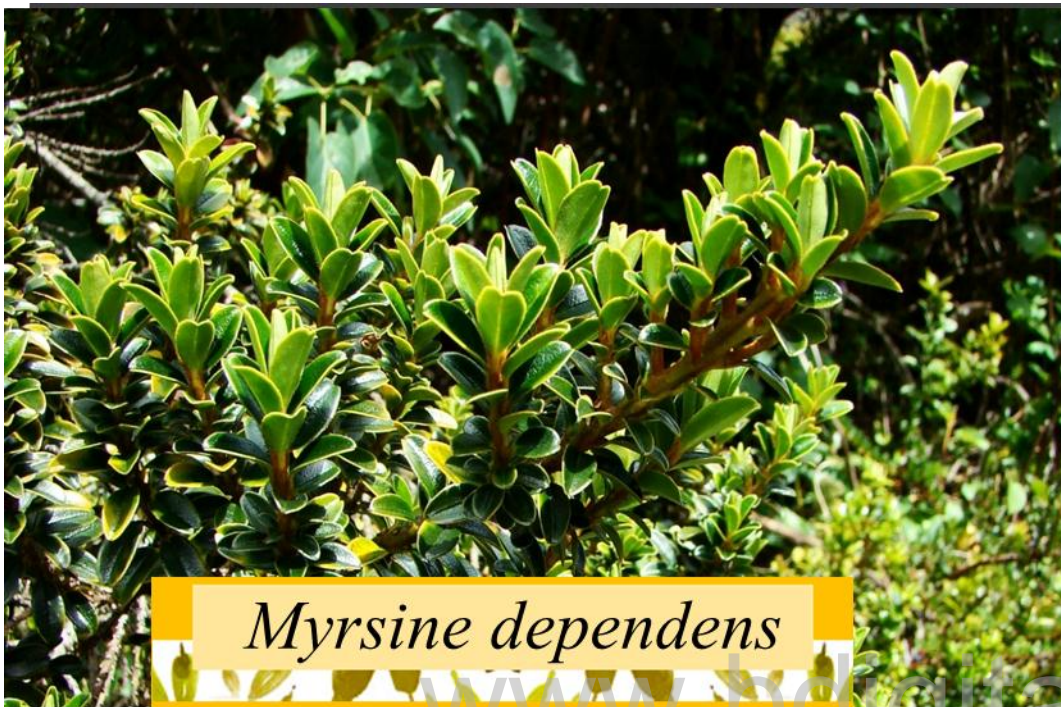
Hoja medianamente pubescente, elíptico-linear u oblonga, 2.4-3.6 cm de largo, 0.6-1.2 cm de Ancho. Flores pistiladas con 4-5 branqueas de 2 mm de color castaño rojizo o amarillento.

Frutos ovoides de 4 mm de diámetro, con gránulos de cera de olor agradable.

www.bdigital.ula.ve

Nombre común:
Encinillo





Myrsine dependens

Familia: Myrsinaceae

Características: Arbustos de 1-7 m de alto.

Hojas de 0.7 a 2.5 cm de largo por 0.5 a 1.3 cm de ancho, membranáceas, elípticas, obtusas o redondeadas, anchamente cuneadas en la base.

Inflorescencias en fascículos axilares, algunas veces las flores solitarias; pétalos rosado-crema a verde-crema.

Frutos, negros a morado-negruzcos al madurar, miden cerca de 4 a 6 mm de diámetro.

Nombre común:
Manteco





Familia: Grossulariaceae

Características: Arbustos que alcanza un tamaño de 0,5-1,5 m de altura.

Hojas profundamente crenadas, con las nervaduras bien marcadas.

Flores de color verdoso amarillento, hasta 3,5 mm,

Frutos es una baya y normalmente de color verde, aunque en ocasiones se dan variantes rojas.

Ribes canescens

Nombre común:
Membrillo





Vallea stipularis

Familia: Elaeocarpaceae

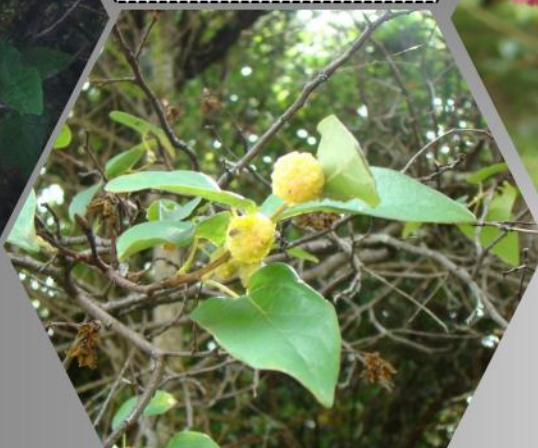
Características: Arbustos o arbolitos, de aproximadamente 4 m de alto.

Hojas simples, alternas, acorazonadas, de 2-4 cm de longitud, de color verde oscuro por encima y pálidas en el envés.

Flores de color rojizo en flores maduras, de cinco sépalos y cinco pétalos de tres lóbulos, de unos 13 mm de largo.

Frutos se abren en 4 valvas en cápsulas globosas, de color amarillo.

Nombre común:
Achotico





Vaccinium meridionale

Familia: Ericaceae

Características: Arbusto de unos 1,50 m de altura.

Hojas son simples, alternas, de forma elíptica, coriáceas, con ápice agudo levemente apiculado.

Inflorescencia por racimo contiene cerca de 10 a 15 flores, son tetrámeras, con corola blanca o manchada de rosado o rojo.

Frutos son bayas redondas, de aproximadamente 1,2 cm, color verde en la etapa de crecimiento y rojo en las etapas más maduras son negras o violetas.

Nombre común:
Chivacú



Espeletia schultzii



Bidens triplenervia



Hipericum laricifolium



Senecio wedgicalis



Baccharis prunifolia



Ageratina jahnii



Ardaris eximia
libando