

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA
EN MARIPOSAS PIÉRIDES (LEPIDOPTERA:
PIERIDAE) A DIFERENTES ESCALAS
GEOGRÁFICAS

por

JOSÉ RAFAEL FERRER PARIS

Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar por el Título de
Doctor en Ciencias mención Ecología

INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

IVIC

CENTRO DE ESTUDIOS AVANZADOS

ALTOS DE PIPE

SEPTIEMBRE, 2008

RESUMEN DE LA TESIS DE GRADO PRESENTADA PARA OPTAR POR
EL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS MENCIÓN ECOLOGÍA

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA
EN MARIPOSAS PIÉRIDES (LEPIDOPTERA:
PIERIDAE) A DIFERENTES ESCALAS
GEOGRÁFICAS

por

JOSÉ RAFAEL FERRER PARIS

CENTRO DE ESTUDIOS AVANZADOS

INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

ALTOS DE PIPE, SEPTIEMBRE DE 2008

Ángel L. Viloría (Tutor)

La familia Pieridae (Lepidoptera) es un grupo apropiado para programas de monitorización de la diversidad de organismos. Sin embargo el conocimiento de esta familia, como el de las mariposas en general, es muy heterogéneo en la región neotropical y bastante deficiente en Venezuela. Para realizar el primer inventario sistemático de la diversidad de esta familia en Venezuela utilicé información proveniente de la literatura, las dos colecciones públicas más importantes del país y los datos del inventario sistemático de la Iniciativa para el Mapeo de la Biodiversidad Neotropical (NeoMapas).

Realicé mapas de distribución para 101 de las 116 especies de piérides presentes en Venezuela. La suma de estos mapas de distribución no coincidió con la predicción de riqueza basada en modelos no-lineales ajustados a los datos de los muestreos sistemáticos: el primero resalta los complejos patrones de distribución asociados a los gradientes altitudinales, mientras que el segundo predice mejor la riqueza en los bosques al sur del Orinoco. El muestreo sistemático de NeoMapas

proporcionó datos suficientes para estimar la detectabilidad y abundancia de 20 especies de piérides. La mayoría de las especies mantienen valores de abundancia similares entre diferentes regiones, sólo cuatro se pueden considerar consistentemente abundantes y otras tres son localmente abundantes. Al analizar la distribución de las abundancias por región, encontré un gradiente de equidad correlacionado con la riqueza de especies estimada previamente. Sin embargo el ajuste de los modelos es sensible a la selección del estimado de abundancia y la escala de análisis.

En la escala escogida para el análisis, las mariposas piérides no forman asociaciones de especies bien definidas. El principal gradiente de variación en la composición está relacionado con la altura, pero las variables ambientales no explican toda la variación en la composición de las especies. La diversidad taxonómica de cada región es alta y la complementariedad entre regiones es baja, a excepción de la observada a lo largo del gradiente altitudinal. Desde una perspectiva macroecológica, la diversidad de la familia Pieridae en Venezuela puede explicarse principalmente por una combinación de la separación de nichos y las dinámicas poblacionales. La mayor parte de la evidencia rechaza hipótesis neutrales, y el apoyo a modelos fractales es indirecto y circunstancial.

El reto de este trabajo ha sido combinar el inventario de diversidad de las mariposas piérides con el estudio macroecológico de patrones de distribución y abundancia. Tres recomendaciones se desprenden de este trabajo y son aplicables los inventarios de otros organismos: integrar todas las fuentes de información disponibles, tomar en cuenta la heterogeneidad en la probabilidad de detección y englobar el estudio de los patrones de diversidad en un marco conceptual que permita comparar diferentes teorías.

Palabras clave: macroecología, biodiversidad, riqueza de especies, equidad, composición, patrones espaciales.

A la memoria del Dr. Gilberto Rodríguez
(1929 - 2004)

Agradecimientos

En un momento decisivo en mi carrera los doctores Ángel Vioria y Gilberto Rodríguez lograron convencerme de continuar en el camino de la investigación, y venir al IVIC a realizar mi doctorado.

Una vez en el centro de ecología, el Dr. Jon Paul Rodríguez me invitó a participar en el proyecto NeoMapas y desde entonces me ha guiado y apoyado en todas las fases de mi tesis de grado y mi carrera profesional. Dentro de este proyecto conté con el apoyo incondicional de la Dra. Tatjana Good, quien no sólo me prestó ayuda logística y práctica, sino que también me ofreció consejos oportunos y discusiones constructivas.

Durante mis primeros semestres tres investigadores del centro me proporcionaron herramientas valiosas para mi formación profesional: la Dra. Kathryn Rodríguez-Clark, la Dra. Margarita Lampo y el Dr. Jafet Nassar. Sus atinados aportes seguramente se han colado en estas páginas.

Durante el desarrollo de esta tesis disfruté de una beca BID/Fonacit, beca de contingencia y beca IVIC. El trabajo de campo fue financiado parcialmente por Conservación Internacional, el Centro Internacional de Ecología Tropical y el Laboratorio de Biología de Organismos. Recibí también donaciones de Idea Wild, Brunton y Thales. En las estaciones biológicas de Guáquira (privada) y Guayacán (UDO) conté con un gran apoyo por parte de sus directores y encargados que facilitaron mi estadía y el trabajo de campo.

Sin embargo esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo financiero, logístico y emocional de las familias Ferrer Paris, Schollenberger Ferrer y Sánchez Mercado, y de mi compañera Ada Yelitza Sánchez Mercado. Todos ellos, junto a mi hijo Gabriel Chiquinquirá, me ayudaron a mantener el ánimo y la fuerza necesaria durante todos estos años.

Una tropa de asistentes (anotadores, colectores, choferes, cocineros y compañeros de viaje) contribuyeron a acumular más de 2 300 horas*hombre de trabajo de campo: A. Escalas, L. Rodgers, J. Gutierrez, S. Zambrano, R. Badia, T. Caldera, C.V. Liendo, J. van Zoeren, C. Valeris, J.E. Piñango, T. Good, L. Rosen, L. Badia, D. Duque, A. Sánchez, M. Losada, M. Alarcón, R. Sears, L. Martínez, L. Mujica, J. Murillo, L. A. Martínez, J.R. Ruíz, E. R. López Paris, L. Zambrano, B. Herrera, I. Herrera, F. A. Dos Ramos, D.E. López Paris, P. Paris, I. Lau, M. Contreras, M. Riveros, F. Rey, E. Chacin, I. Zager, O. Cisneros, G. Vargas, P. Colmenares, A. Croquer, F. Rojas, Y. Velásquez, J. Escalona, F. Felipe, A. Betancourt, W. Hernández, H. Martínez, I. Rodríguez, J. Vera, T. Pyrcz, N. M. Paris, G. Bracho, J. Cárdenas, J. Ortega, A. Alarcón, Je. Gutierrez, J. de la Cruz y B. Condori.

Además he tenido la fortuna de contar con la ayuda de varios asistentes que me permitieron completar las tareas más tediosas una vez que las muestras llegaron al laboratorio: Mariana Alarcón, María Eugenia Losada, Augusto Ruíz, F. Alexandra dos Ramos, Idamelis Rodríguez, Olianny y Naiscar Cisneros y sus compañeras de La Grita, Antoine Escalas, Louise Rodgers y Javier Gutierrez.

Durante estos años he compartido largas horas de trabajo, estudio y ocio con varios de los integrantes del Centro de Ecología, sus contribuciones a este trabajo son invaluable: Ada Sánchez, Ileana Thalía Herrera, Laurie de los Ángeles Fajardo Ramos, Irene Zager Fernández, Dinora Sánchez, María Gabriela Montiel Montiel, Ascanio Rincón, Milagros Lovera, Sergio Zambrano, Gloria González de Weston y Yelitza del Carmen Velásquez.

Agradezco al Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas y al Centro de Estudios Avanzados por aceptarme en su programa de doctorado, y al Laboratorio de Biología de Organismos y la Unidad para el Estudio de la Biodiversidad en Venezuela por proveer el apoyo necesario para el desarrollo de este trabajo.

Índice general

Resumen	iii
Agradecimientos	vi
Lista de tablas	xii
Lista de figuras	xiv
1. Diseño e implementación de un muestreo nacional de mariposas diurnas en Venezuela	1
1.1. La necesidad de un inventario de la biodiversidad	1
1.1.1. Tipos de inventarios de la biodiversidad	3
1.1.2. Retos de un inventario de la diversidad de organismos	7
1.2. Inventario sistemático de las mariposas píerides en Venezuela	11
1.2.1. La familia Pieridae	12
1.2.2. Antecedentes en Venezuela	13
1.2.3. Estado actual del conocimiento	15
1.2.4. Un inventario sistemático	18
1.3. NeoMapas: Iniciativa para el Mapeo de la Biodiversidad Neotropical	19
1.3.1. Diseño muestral de NeoMapas	21
1.3.2. Las mariposas como grupo modelo	26
1.4. Esquema general de la tesis	34
2. Inventario de las mariposas Pieridae en Venezuela	38

2.1.	Introducción	38
2.1.1.	Modelos de distribución del nicho potencial	40
2.1.2.	Predicción de la riqueza	41
2.2.	Materiales y Métodos	43
2.2.1.	Datos de distribución de las especies	44
2.2.2.	Variables ambientales	46
2.2.3.	Predicción de la distribución	48
2.2.4.	Evaluación de la predicción de distribución	55
2.2.5.	Estimación de la riqueza de especies	56
2.3.	Resultados	59
2.3.1.	Datos de distribución	59
2.3.2.	Distribución de especies	61
2.3.3.	Predicción de la riqueza de especies	65
2.4.	Discusión	70
3.	Estimación de la abundancia de las mariposas Pieridae en las regiones de análisis	78
3.1.	Introducción	78
3.1.1.	Modelos macroecológicos	81
3.2.	Materiales y Métodos	84
3.2.1.	Datos de captura de mariposas	84
3.2.2.	Estimación puntual de la detectabilidad y abundancia	86
3.2.3.	Ajuste de modelos de distribución de abundancias	91
3.2.4.	Comparación del ajuste de los modelos	93
3.2.5.	Cuantificación de los patrones	93

3.3.	Resultados	94
3.3.1.	Estimación de la abundancia y la detectabilidad	94
3.3.2.	Patrones intra-específicos de abundancia	103
3.3.3.	Patrones inter-específicos de abundancia	106
3.4.	Discusión	109
4.	Patrones regionales de composición de especies de mariposas Pieridae en Venezuela	114
4.1.	Introducción	114
4.2.	Métodos	117
4.2.1.	Medidas de disimilitud	120
4.2.2.	Cuantificación de la estructura	123
4.2.3.	Métodos de ordenación canónica	125
4.3.	Resultados	128
4.4.	Discusión	135
5.	Discusión: Patrones macroecológicos en las mariposas Pieridae de Venezuela	141
5.1.	Inventarios y estudios macroecológicos	142
5.2.	El rol de la detectabilidad	143
5.3.	El marco teórico	145
	Bibliografía	150
A.	Lista de especies de Pieridae en Venezuela	172
B.	Fuentes de capas temáticas para representar las variables ambientales	176
C.	Datos de distribución y abundancia	181

Lista de tablas

1.I. Resumen de los resultados de NeoMapas	32
2.I. Fuentes de registros	59
2.II. Evaluación de los modelos de distribución según el área bajo la curva	62
2.III. Evaluación subjetiva de los modelos de distribución	63
2.IV. Ajuste de la función de acumulación de especies (S) por unidad de esfuerzo (E), según la fórmula de Clench, por medio de un modelo no lineal con efectos mixtos.	71
3.I. Fórmula de los modelos de distribución de abundancias	92
3.II. Pesos AIC de los modelos para la estimación de la detectabilidad .	98
3.III. Selección de modelos de abundancia intraespecíficos según el crite- rio de Akaike para dos escalas de análisis y dos estimados de abun- dancia	104
3.IV. Selección de modelos de abundancia interespecíficos según el crite- rio de Akaike para la escala de las URA y dos estimados de abun- dancia	106
3.V. Selección de modelos de abundancia interespecíficos según el crite- rio de χ^2 para la escala de las URA y dos estimados de abundancia	108
4.I. Hipótesis sobre la composición de especies	116
4.II. Índices de estructura basados en los algoritmos de partición difusa ("fanny") y aglomeración jerárquica ("agnes"). r : exponente de mem- bresía; k : número de clases; c_d : coeficiente de Dunn; c_s : coeficiente de silueta; c_a : coeficiente de aglomeración	129

4.III. Descomposición de la inercia según el análisis canónico de coordenadas principales.	131
4.IV. Validez estadística del análisis canónico de coordenadas principales según permutación.	131
4.V. Descomposición de la diversidad según el análisis de coordenadas principales dobles.	135
5.I. Evidencia de hipótesis macroecológicas para el caso de las mariposas piérides	146
B.I. Capas temáticas para describir la diversidad ambiental en Venezuela	177

Lista de figuras

1.1. Tipos de inventarios	6
1.2. Selección de Unidades Regionales de Análisis	25
1.3. Distribución geográfica del esfuerzo de muestreo	30
1.4. Esquema general de la tesis	36
2.1. Sinopsis de los métodos utilizados para estimar y comparar la riqueza de especies	45
2.2. Distribución espacial de los registros georeferenciados	60
2.3. Número de ejemplares por especie en las colecciones consultadas	61
2.4. Predicción del área de distribución	64
2.5. Predicción autecológica de riqueza de especies	66
2.6. Estimados de la relación especies-área para las mariposas de la familia Pieridae en Venezuela	67
2.7. Predicción sinecológica de riqueza de especies	68
3.1. Sinopsis de los métodos utilizados para estimar los patrones de abundancias	85
3.2. Relación entre el promedio de los conteos estandarizados y el número de presencias	95
3.3. Relación entre conteos estandarizados por esfuerzo de muestreo y estimados de abundancia para varias especies piérides	101
3.4. Gráfico de abundancias ordenadas para los conteos estandarizados, \dot{C} , y los estimados de abundancia ponderados, \bar{N} , para dos especies de piérides y dos escalas UEM y URA.	102

3.5. Relación entre distribución y abundancia	105
3.6. Diversidad de las URAs según el modelo de Zipf-Mandelbrot . . .	107
4.1. Sinopsis de los métodos utilizados para analizar la composición de especies	119
4.2. Comparación de los dos métodos de clasificación aplicados a \hat{d}^{CJ} .	129
4.3. Biplot de los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Coordenadas Principales	133
4.4. Distribución de las especies a lo largo del primer eje ambiental del Análisis Canónico de Coordenadas Principales	134
4.5. Relación entre cuatro componentes de la diversidad de mariposas piérides en Venezuela	136

Capítulo 1

Diseño e implementación de un muestreo nacional de mariposas diurnas en Venezuela

1.1. La necesidad de un inventario de la biodiversidad

Entendemos por biodiversidad la variabilidad presente en todos los niveles de organización de la vida del planeta, como resultado de procesos históricos y evolutivos que se han ido acumulando a lo largo de miles a millones de años y que se reflejan en patrones biogeográficos de gran envergadura (Convention on Biological Diversity, 1992; Godfray & Lawton, 2001; Whittaker *et al.*, 2001). Esta definición está centrada en procesos evolutivos (“composicionismo” *sensu* Callicott *et al.*, 1999), y suele distinguir tres niveles jerárquicos de la biodiversidad: comunidad/ecosistema, población/especie y genes (Noss, 1990).

A escalas temporales menores, una multitud de procesos ecológicos regulan la distribución espacial de especies e individuos, generando patrones dinámicos de coexistencia espacial y temporal (Ricklefs, 2004). Éstos pueden responder de forma compleja ante perturbaciones generadas por factores naturales o antrópicos. Desde este punto de vista, la biodiversidad también tiene un fuerte componente estructural, que se manifiesta en escalas que van desde paisajes hasta micro-hábitats

(Noss, 1990).

El tercer atributo de la biodiversidad, función, es más difícil de medir u observar, pero probablemente sea el que mayor peso tiene en las discusiones políticas relacionadas con la conservación de la naturaleza (Balmford & Bond, 2005; Costanza *et al.*, 1997; Lawton, 1994). El funcionamiento de ecosistemas está asociado con las interacciones que se establecen entre sus diferentes elementos bióticos y abióticos, especialmente el flujo de energía, agua y nutrientes. Muchas de estas funciones traen beneficios directos o indirectos a las comunidades humanas y por tanto tienen un gran valor social y económico (Costanza *et al.*, 1997). Aunque no necesariamente un mayor número de especies se traduzca en aumentos cuantitativos o cualitativos de las funciones de los ecosistemas, la pérdida de algunos elementos claves puede generar una cascada de efectos indeseados (Larsen *et al.*, 2005; Loreau, 2000; Purvis & Hector, 2000).

El concepto de biodiversidad se ha convertido en el puente entre la comunidad científica y los foros sociales y políticos (Powledge, 2002; Reid & Mace, 2003). Esto se debe a que la combinación de los atributos de la biodiversidad permite considerar a la diversidad de organismos como un triple indicador: indicador de la importancia histórica y evolutiva (composición), del estado de conservación (estructura) y de la salud de una región, paisaje o ecosistema (funcionalidad, Moreno *et al.*, 2007). La acelerada tasa de extinción de especies en los últimos 200 años y los preocupantes escenarios para el futuro inmediato han llevado a una “crisis de la biodiversidad” (Pimm & Raven, 2000; Sala *et al.*, 2000; Soulé, 1991). Esta crisis está asociada a los cambios ambientales notables a nivel local y global, y amenaza

el bienestar de la población humana (Balmford & Bond, 2005; Gitay *et al.*, 2002; Hawksworth, 1995). El interés político por esta crisis ha generado una creciente necesidad de una sólida información técnica que sirva para respaldar la toma de decisiones, alimentar las discusiones, respaldar las resoluciones de entes gubernamentales nacionales e internacionales y para justificar las acciones y proyectos de un creciente número de organizaciones no gubernamentales (Dobson & Rodríguez, 2001; Ferrier, 2002; Reid & Mace, 2003).

La necesidad de documentar y proteger la biodiversidad fue reconocida plenamente en junio de 1992 cuando se firmó el Convenio sobre la Diversidad Biológica, ratificado por 157 naciones, entre ellas Venezuela (Convention on Biological Diversity, 1992). Las naciones firmantes se comprometieron a presentar informes nacionales que incluirían estudios preliminares sobre la magnitud de la diversidad biológica del país, las agendas de investigación y desarrollo científico, y la recopilación de fuentes de información (García Román, 2000). Los informes nacionales buscan primero realizar un inventario de la diversidad biológica y estimar la importancia y valor de sus recursos naturales como un bien común para toda la humanidad (Costanza *et al.*, 1997). En segundo lugar, estos informes deben desarrollar estrategias para garantizar la protección y el uso adecuado de los recursos identificados.

1.1.1. Tipos de inventarios de la biodiversidad

La meta utópica del inventario de la biodiversidad es conocer todos los niveles jerárquicos, y todos los grupos biológicos en cada rincón del planeta; es decir,

realizar un inventario total de los bienes biológicos y sus inter-relaciones (Groves *et al.*, 2002; Heywood, 1995; Margules & Pressey, 2000). Pero debido a la imposibilidad de recabar toda la información biológica en todos los lugares de interés, y a las limitaciones de tiempo y recursos existentes, es necesario escoger una estrategia que permita recabar información parcial de forma eficiente y efectiva. Por ello se ha buscado reducir la compleja relación de niveles de organización jerárquicos, estructura y funciones de las especies y ecosistemas a una serie de unidades de trabajo manejables (Purvis & Hector, 2000).

En la práctica no existe un inventario total de la biodiversidad, sino una serie de inventarios parciales o indirectos. Existe una gran variedad de alternativas que se pueden seguir para realizar estos inventarios parciales (Fig. 1.1). Muchos inventarios evalúan la estructura y composición de la biodiversidad de forma simultánea, por lo que muchas veces es difícil separar estos dos atributos (Moreno *et al.*, 2007). A pesar de que, en teoría, estos inventarios son aplicables a los tres niveles de organización de la biodiversidad (ecosistemas, especies y genes), los inventarios de composición tienden a tener un enfoque taxonómico o sistemático, mientras que los inventarios de estructura tienen un enfoque espacial centrado en ecología de paisajes, de comunidades y macroecología. Dentro de cada uno de estos niveles existen unidades directas (ecosistemas o unidades de paisaje, especies, genotipos) con sus respectivas unidades indirectas (estratos ambientales, morfoespecies, fenotipos).

Las unidades indirectas permiten medir variables sucedáneas de la biodiversidad de forma rápida y a bajo costo, pero suelen ser imprecisas y no permiten

hacer comparaciones entre regiones o localidades (Goldstein, 1997; Oliver & Beattie, 1996, 1997). Las medidas directas suelen ser más complejas y costosas que sus contra-partes indirectas, y muestran una relación inversa entre la ambigüedad o complejidad en su definición o delimitación y el costo de su cuantificación (Rodríguez *et al.*, 2007a).

La mayoría de los inventarios de biodiversidad se concentran en el estudio de la diversidad de organismos y utilizan la especie como unidad de trabajo (Hawksworth & Kalin-Arroyo, 1995). A pesar de todos los problemas taxonómicos y sistemáticos, gran parte de las especies muestran rasgos distintivos que permiten su identificación y cuantificación de manera detallada y relativamente rápida (Alroy, 2002; Gaston & May, 1992; Godfray & Lawton, 2001). Algunos inventarios de diversidad de organismos se basan en las propiedades de las comunidades o ensambles de especies (propiedades sin-ecológicas) y otros en patrones intra-específicos de distribución y abundancia (propiedades auto-ecológicas, Ferrier & Guisan, 2006; Hortal & Lobo, 2006). Debido a su posición intermedia entre genes y ecosistemas, es posible relacionar indirectamente la diversidad de organismos con la diversidad genética (por ejemplo a través de hipótesis filogenéticas), o con la diversidad de ecosistemas (a partir del concepto de nicho comunitario, Hawksworth & Kalin-Arroyo, 1995).

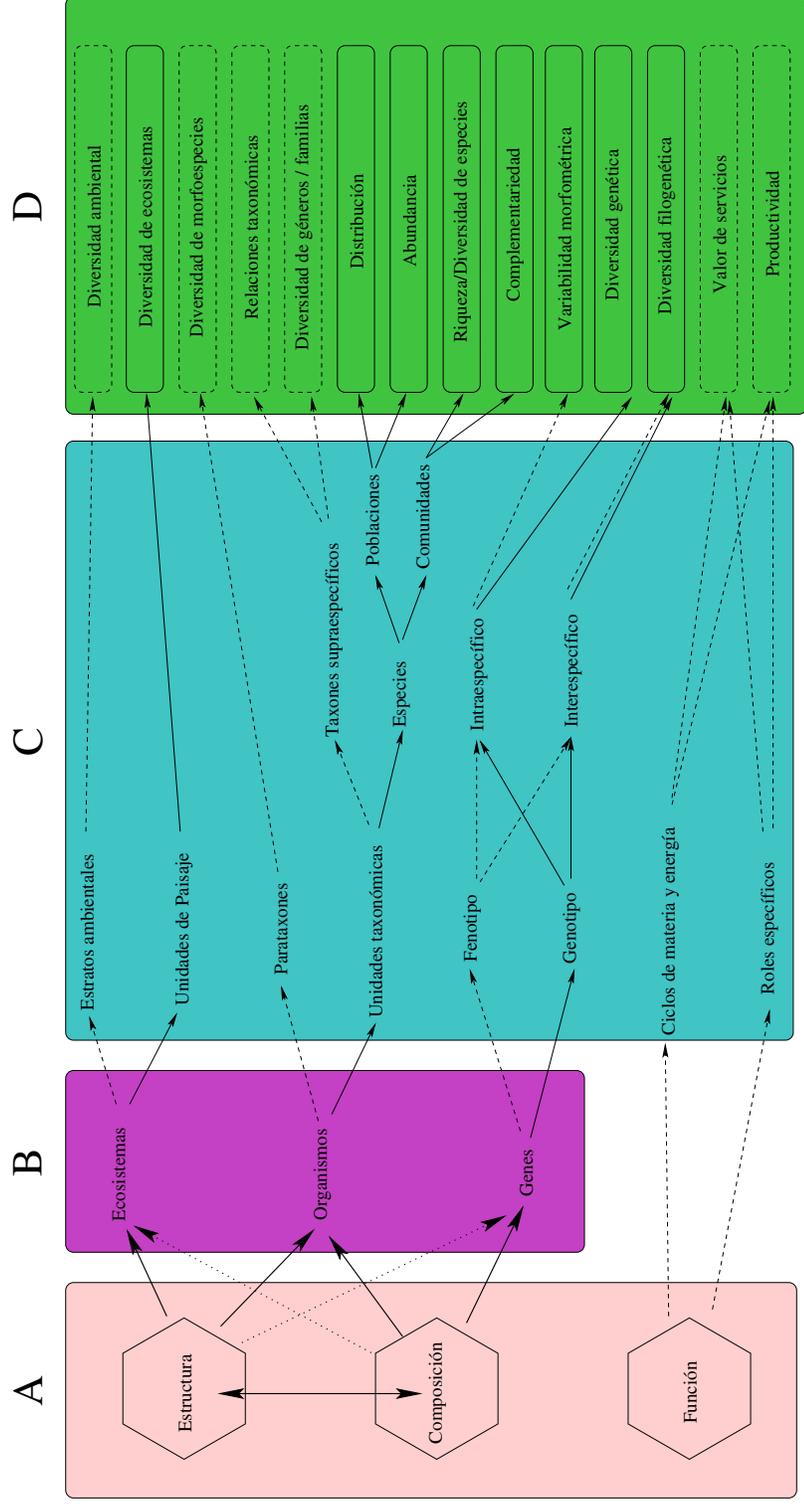


Figura 1.1: Tipos de inventarios de la diversidad biológica ordenados según el atributo (A), el nivel de organización (B), las unidades de análisis (C) y la variable que miden (D). Las flechas representan las relaciones entre los conceptos más abstractos (A y B) y las unidades y medidas concretas (C y D). Las cajas y flechas punteadas señalan medidas y relaciones indirectas o sucedáneas, las cajas y flechas sólidas se refieren a medidas directas de la biodiversidad.

1.1.2. Retos de un inventario de la diversidad de organismos

Los inventarios de diversidad de organismos son un elemento central del estudio de la biodiversidad, pero la adquisición de la información necesaria para ellos requiere de mucho tiempo y es muy costosa (Margules & Pressey, 2000; Olsen *et al.*, 1999; Yoccoz *et al.*, 2001). Idealmente el proceso de inventario sigue varios pasos que incrementan gradualmente el nivel de detalle y por tanto el valor informativo, pero a la vez aumentan los costos. El primer paso es la creación de una línea basal de conocimiento para identificar los vacíos existentes. Luego es necesario escoger una estrategia para llenar estos vacíos, ya sea mediante extrapolación de la información disponible, la realización de inventarios selectivos o la implementación de programas de monitoreo sistemático.

Línea basal de conocimiento

El primer paso de todo inventario de la distribución y riqueza de especies es documentar el estado actual del conocimiento basado en una serie de fuentes disponibles: colecciones biológicas, revisiones sistemáticas y opinión experta, entre otras. Años de estudios de historia natural, taxonomía, sistemática, biogeografía, ecología y otras áreas de las ciencias han producido un cúmulo de datos sobre la distribución de especies sobre la faz de la tierra. Al ordenar y depurar estos datos, es posible crear una línea basal de conocimiento. Este primer paso de documentación, se apoya fuertemente en el desarrollo de herramientas eco-informáticas de manejo y divulgación de los datos.

Diversos autores reconocen el valor de las colecciones biológicas como la prin-

principal fuente de información sobre distribución y riqueza de especies, a la vez que señalan sus múltiples problemas y limitaciones (Funk & Richardson, 2002; Gaubert *et al.*, 2006; Graham *et al.*, 2004; Krishtalka & Humphrey, 2000; Ponder *et al.*, 2001; Rondinini *et al.*, 2006; Schulman *et al.*, 2007; Tobler *et al.*, 2007). La información proveniente de las colecciones tiene errores y sesgos taxonómicos y geográficos, aparte de presentar limitaciones de acceso que dificultan la consulta y verificación de los datos (Yesson *et al.*, 2007). Las revisiones sistemáticas y otras publicaciones taxonómicas (listas de especies, descripciones, notas, etc.) tienen la ventaja de ser de acceso público y de contar con el aval de un experto, lo cual disminuye los errores geográficos y taxonómicos, pero no soluciona el problema de los sesgos (Meier & Dikow, 2004). La opinión experta se fundamenta en el manejo informal del conocimiento acumulado por experiencia personal y suele ofrecer una buena síntesis de la información, publicada y no publicada, que probablemente sea imposible de recabar de otra manera, sobre todo para grupos muy diversos y poco estudiados (Hammond, 1994; Oliver *et al.*, 2007). Sin embargo, la opinión experta es subjetiva, difícil de comparar y tiende a cometer errores de sobre-estimación de las distribuciones de las especies (McPherson *et al.*, 2006; Rondinini *et al.*, 2006).

Delimitación de vacíos

El trabajo documental tiene sus limitaciones, pues la mayor parte de la diversidad biológica permanece inexplorada e indocumentada (Edwards *et al.*, 2000; Hawksworth, 1995). En países tropicales y para grupos muy diversos la disponibilidad de estas fuentes es muy baja. La corta tradición de exploración y documentación de la historia natural, la escasez de recursos para el mantenimiento y

cuidado de las colecciones y sus bases de datos, y el déficit de personal calificado son problemas graves que afectan la cantidad, calidad y disponibilidad de esta información (Gaston & May, 1992; Krishtalka & Humphrey, 2000; Wemmer *et al.*, 1993; Wheeler *et al.*, 2004; Yesson *et al.*, 2007).

El conocimiento acumulado es deficiente en un sentido taxonómico y en un sentido biogeográfico: muchas especies no han sido detectadas ni descritas aún (vacío taxonómico o “Lineano”), mientras que muchas regiones del planeta permanecen insuficientemente exploradas (vacío biogeográfico o “Wallaceano”, Bini *et al.*, 2006). Es posible llenar estos vacíos utilizando la extrapolación de datos conocidos hacia regiones o grupos inexplorados. La extrapolación demanda primero la definición de grupos indicadores y la calibración en campo de la relación entre la variable de interés (por ejemplo, riqueza total de especies) y la variable medida (por ejemplo, riqueza de los grupos indicadores, Colwell & Coddington, 1994; Hammond, 1994). Muchas veces esta calibración toma la forma de inventarios exhaustivos selectivos. Obviamente no es posible llenar todos los vacíos de información, pero es posible concentrar esfuerzos en las áreas de mayor valor para la conservación para documentar la magnitud de su biodiversidad en lapsos de tiempo cortos. Esta sería una inversión altamente efectiva, pues enfoca los recursos dónde se espera sacarle mayor provecho (Ottke *et al.*, 2000).

El muestreo sistemático

La única forma de obtener datos comparables y consistentes es mediante la realización de inventarios sistemáticos que documenten correctamente todos los

pasos del muestreo y el análisis de los datos. Ninguno de los métodos anteriores puede proporcionar datos que tengan el mismo nivel de detalle en todas partes, y muchas veces la heterogeneidad de las fuentes dificultan la extrapolación de los resultados (Vaughan & Ormerod, 2003). Los muestreos sistemáticos proveen una fuente confiable de información, que garantiza una cobertura geográfica y taxonómica más homogénea y un mayor poder predictivo. Los muestreos no están exentos de sesgos e imprecisiones, pero la utilización de métodos estandarizados permite estimar su magnitud y aplicar medidas correctivas apropiadas (Hirzel & Guisan, 2002; Martin *et al.*, 2005; Olsen *et al.*, 1999; Pearce & Boyce, 2006; Rodríguez *et al.*, 2007b; Tyre *et al.*, 2003; Vaughan & Ormerod, 2003).

Existen buenos ejemplos en zonas templadas de como se pueden integrar métodos de muestreo sencillos con un diseño muestral bien planificado para lograr inventarios muy completos y extensos; pero en regiones tropicales la aplicación de muestreos sistemáticos se ve limitada precisamente por los costos de implementación y por la falta de personal calificado (Asher *et al.*, 2001; Gibbons *et al.*, 1994; Kremen *et al.*, 1994; Robbins *et al.*, 1986; Teder *et al.*, 2007). En estas regiones existe una gran presión para invertir los escasos recursos de forma eficiente, y por ello los muestreos sistemáticos suelen quedar fuera de la lista de prioridades (Danielsen *et al.*, 2003a,b; Sheil, 2001). Esto ha llevado a la búsqueda de alternativas prácticas y más económicas, pero que a la vez sacrifican la rigurosidad del diseño muestral (por ejemplo para-taxónomos o inventario participativo, ver Danielsen *et al.*, 2000; Janzen, 2004; Nielsen *et al.*, 2004; Oliver & Beattie, 1996, entre otros). Sin embargo, un diseño muestral basado en criterios estadísticos claros y la

planificación cuidadosa de los detalles logísticos permiten maximizar el valor de los datos generados con un presupuesto limitado (Rodríguez, 2003; Yoccoz *et al.*, 2003). Algunos ejemplos en zonas tropicales demuestran que es posible integrar conocimiento local no especializado con conocimiento técnico externo, o involucrar a personal no especializado en proyectos regionales y locales con un diseño muestral apropiado, para lograr resultados útiles y precisos (Balram *et al.*, 2004; Gaidet *et al.*, 2003). El reto pendiente es extender estas experiencias a programas de inventario a nivel nacional.

1.2. Inventario sistemático de las mariposas piérides en Venezuela

En el presente trabajo aplico por primera vez estos principios de la realización de un inventario a una familia de mariposas en Venezuela. Las mariposas conjugan varias cualidades que permiten su estudio detallado en el campo y el laboratorio, y a la vez presentan particularidades en su biología, comportamiento, genética, ecología y biogeografía que permiten poner a prueba numerosas hipótesis y teorías científicas (Watt & Boggs, 2003). El estudio de la dinámica de comunidades naturales de mariposas tiene un interés científico propio: los patrones espacio-temporales de riqueza y abundancia en este grupo puede revelar información valiosa sobre las causas y consecuencias de procesos que ocurren a nivel poblacional o individual (New, 1997).

Pero más allá de ese interés científico intrínseco, las mariposas pueden ser útiles como un grupo indicador del estado del medio ambiente y de la biodiversi-

dad (McGeoch, 1998; Moreno *et al.*, 2007). Ellas tienen la capacidad de responder en muy pocas generaciones a cambios leves o moderados en su entorno, desde la alteración y destrucción de su hábitat hasta el cambio climático global (Brown, 1997; Hill *et al.*, 1995; Kremen, 1994; Parmesan, 1996; Wilson *et al.*, 2005). Asimismo la diversidad en comportamientos, uso de plantas hospederas y dinámicas poblacionales condiciona respuestas diferentes en los diferentes componentes de la comunidad de mariposas, lo cual permite detectar efectos de diferente intensidad y escala (Brown & Hutchings-H., 1997; Fermon *et al.*, 2000; Horner-Devine *et al.*, 2003; Samways, 2005).

1.2.1. La familia Pieridae

Las mariposas piérides representan una baja proporción del total de especies de mariposas diurnas (superfamilias Papilionoidea y Hesperioidea), pero son un grupo importante por estar presente en todos los tipos de hábitat y tener una elevada abundancia relativa (Braby, 2005). La familia Pieridae está compuesta por unas 1 000 especies distribuidas en cuatro subfamilias, y más de 80 géneros conocidos a nivel mundial (Braby, 2005). La mayor riqueza de especies está en la región Neotropical, donde se conocen al menos 339 especies de tres subfamilias (Heppner, 1991; Lamas, 2004). La mayor parte de las especies de Pieridae pueden ser identificadas sin muchos inconvenientes utilizando características morfológicas; a pesar de ello, las relaciones entre sus géneros y especies no han sido aclaradas completamente (Braby *et al.*, 2007; Braby & Trueman, 2006). En estudios filogenéticos recientes la relación entre las especies y sus plantas hospederas parecen jugar

un papel importante en la historia evolutiva de los taxones mayores (Braby *et al.*, 2007).

El conocimiento de esta familia, como el de las mariposas en general, es muy heterogéneo en la región neotropical (Lamas, 2000). Destacan particularmente los trabajos realizados en Costa Rica y Colombia (DeVries, 1987; Le Crom *et al.*, 2004, respectivamente), por contar con detallada información sobre la historia natural de las especies, al igual que algunas revisiones genéricas que tratan sobre varias especies de la región (Ackery, 1975; Brown, 1931; Eitschberger & Racheli, 1998; Herrera & Field, 1959; Llorente, 1986). Dos trabajos incluidos en el “Atlas of Neotropical Lepidoptera” ofrecen un buen resumen del conocimiento acumulado hasta la fecha: la lista de especies de mariposas neotropicales de Lamas (2004) concentra muchos años de trabajo dedicados a ordenar la profusión de nombres de especies propuestos durante siglos de trabajo taxonómico; mientras que la lista bibliográfica de Lamas *et al.* (1995) reúne todas las fuentes bibliográficas importantes para el estudio de este grupo. Por otro lado, el catálogo sobre las plantas huésped de las mariposas neotropicales presenta un importante compendio de los conocimientos acumulados en este aspecto del ciclo de vida de las mariposas de la región (Beccaloni *et al.*, 2008).

1.2.2. Antecedentes en Venezuela

En líneas generales el conocimiento de las mariposas diurnas en Venezuela es incompleto y deficiente (Lamas, 2000). Siguiendo a Vilorio (2000), se puede dividir la historia de la exploración de la fauna de mariposas en Venezuela en 3 etapas. La

primera empezaría con la exportación de ejemplares colectados por exploradores europeos que luego fueron a parar a manos de taxónomos lineanos, quienes a su vez realizaron las primeras descripciones científicas de estas especies. Posteriormente, la exploración del territorio sería llevada a cabo directamente por naturalistas extranjeros y algunos residentes, quienes realizaron las primeras listas faunísticas regionales.

La segunda etapa comprende el inicio de la exploración entomológica venezolana, el desarrollo de las primeras cátedras entomológicas del país, y el surgimiento y desarrollo de colecciones nacionales privadas y públicas. Toda esta actividad estuvo impulsada por los fundadores de la Sociedad Venezolana de Entomología (González, 2005).

La tercera etapa del estudio de la fauna de mariposas en Venezuela ha estado marcada por la exploración moderna de la diversidad biológica. Un hito representativo es el surgimiento de los primeros trabajos que relacionan la composición de las faunas regionales con la zonación ecológica (Huber, 1973) y con procesos históricos-biogeográficos (Adams, 1985; Adams & Bernard, 1979, 1981). En esta etapa ha habido un auge del estudio y descripción de especies y subespecies por parte de investigadores nacionales y extranjeros y la elaboración de listas faunísticas locales y regionales, junto a estudios sobre distribución y diversidad (Convey, 1990; De Ascensão *et al.*, 1994; Orellana B., 2004; Orellana-B. & Erazo, 1999; Pycrz & Wojtusiak, 2002; Vilorio, 1990, 1993, 2000); pero además han habido importantes esfuerzos por realizar revisiones taxonómicas en diferentes niveles, incluyendo listas nacionales para algunos grupos (Bollino & Costa, 2007; Brown & Fernán-

dez Yepez, 1984; Neild, 1996; Otero, 1990; Racheli, 1995a,b; Viloría, 1998).

Actualmente las mayores fuentes de información sobre distribución y riqueza de especies de mariposas en Venezuela son los museos y colecciones privadas. Según Viloría (2000), se estiman unas 1 907 especies de mariposas en Venezuela; mientras 11 colecciones entomológicas nacionales albergarían, en conjunto, entre 150 000 y 250 000 ejemplares. Con estos estimados, y suponiendo una representación homogénea, deben haber entre 79 y 131 ejemplares por especie. Sin embargo existen un par de problemas asociados a estos datos: sólo dos entre 15 regiones consideradas tienen una buena representación; entre el 25 % y el 45 % de las colecciones no está sistematizada; y el acceso electrónico a los datos es muy limitado (Viloría, 2000).

1.2.3. Estado actual del conocimiento

Para el caso concreto de la familia Pieridae, no existe todavía una revisión formal en Venezuela. Con base en la lista sistematizada propuesta por Lamas (2004) para el neotrópico se pueden enumerar varios nombres de especies, subespecies, razas y formas que se corresponden con entidades taxonómicas descritas de, o encontradas en Venezuela. Éstos equivalen a 60 nombres específicos válidos. Entre ellos cabe destacar tres especies consideradas hasta la fecha endémicas de Venezuela: Brown (1932) describe a *Catantixia duida* del monte Duida, Lichy (1976) describe a *Eurema tupuntenem* de las cordilleras venezolanas, mientras que Rey & Pyrcz (1996) describen a *Catantixia revancha* de la región del Tamá.

Aparte del trabajo de Brown (1932), los primeros reportes de piérides Vene-

zolanas están dedicados a la descripción y cuantificación de eventos migratorios. Box (1930) hace una primera mención al movimiento migratorio de dos especies piéridas en los valles de Caracas y Macarao. En una serie de artículos Beebe estudia por primera vez a los insectos “migratorios” del paso Portachuelo en Rancho Grande, y dedica un artículo a la familia Pieridae (Beebe, 1950). Sin embargo su estudio puntual no distingue adecuadamente entre especies migratorias y no migratorias (Viloria *et al.*, 2001).

A principios de los años 90, Lamas (MS) compiló una lista de 143 nombres de mariposas de la familia Pieridae en Venezuela que corresponden a 98 especies reconocidas actualmente. Hasta ahora ésta es la lista más completa para el país, aunque nunca fue publicada.

En los últimos 17 años diversos autores han publicado listas locales y regionales de especies de mariposas que han incluido información sobre algunas especies de piéridas. Convey (1990) estudia la fauna de mariposas de la península de Paria; Viloria (1993) y Rincón (1998) lo hacen para la zona protectora de la ciudad de Maracaibo y la Isla de Toas, respectivamente, ambas en el estado Zulia; mientras que para el estado Mérida, De Ascensão *et al.* (1994), Orellana-B. & Erazo (1999) y Orellana B. (2004) presentan listas de los lepidópteros diurnos de la selva nublada de Monte Zerpa, el enclave semi-árido de Caparú y los páramos de la Cordillera de Mérida, respectivamente.

Paralelamente el Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yépez en Maracay ha colocado un catálogo digital de las piéridas en su colección (Arias, 2006). Dicho catálogo cuenta con 129 nombres que corresponden a 88

especies. Asimismo Rey (1999) proporciona una lista de las piérides del Táchira en un formato electrónico. Él presenta 85 nombres que corresponden a 77 especies válidas y constituye por tanto la lista regional más exhaustiva. A principios de este siglo, Wojtusiak & Rey (1999) describen un par de subespecies de *Catantixia* y De Marmels *et al.* (2003) describen sendas subespecies de *Pereute* y *Pseudopieris*.

En una revisión del estado actual del conocimiento de mariposas en Venezuela, Vilorio (2000) considera que en Venezuela hay 106 especies conocidas dentro de la familia Pieridae, cifra citada anteriormente por Beccaloni & Gaston (1995), pero ninguno de estos trabajos menciona fuentes ni ofrece las listas de especies. El trabajo más reciente y completo sobre esta familia en Venezuela es la lista anotada de las *Catantixia* de Venezuela, de Bollino & Costa (2007), que menciona 21 especies de este género.

Basándome en esta breve revisión de las referencias bibliográficas disponibles y de fuentes no publicadas, generé una lista de 116 especies de mariposas piérides que están o podrían estar en Venezuela (ver apéndice A).

La información contenidas en las fuentes publicadas es bastante escasa y fragmentaria. Sólo existen listas para ocho localidades, y ninguna de ellas puede considerarse exhaustiva. Por otro lado, la revisión de las *Catantixia* y las descripciones de especies y subespecies no aportan listas completas de localidades para todas las especies estudiadas, aunque la primera se destaca por ser la única publicación que ofrece mapas de distribución. Sólo la lista de Pieridae del Táchira puede considerarse como una lista regional exhaustiva, aunque no cuenta con una descripción formal de los métodos empleados o el nivel de esfuerzo. Para esta familia la fuente

más importante de datos hasta la fecha lo constituyen los museos y colecciones nacionales, los cuales sin embargo no están exentos de vacíos y deficiencias (Viloria, 2000). Especialmente la limitación de acceso a la información en un formato electrónico dificulta el manejo de estos datos.

1.2.4. Un inventario sistemático

Para mejorar el estado actual del conocimiento de las píerides de Venezuela es necesario recabar información de una manera sistemática y estandarizada. El inventario y seguimiento de las mariposas diurnas ha servido como una herramienta para evaluar la magnitud y el efecto de los cambios que ocurren en comunidades naturales en diversas latitudes , pero especialmente en zonas templadas donde la diversidad de especies es baja y por tanto los métodos de inventario y seguimiento son muy efectivos y de bajo costo (Beccaloni & Gaston, 1995; Brown & Freitas, 2000; Maes & Dyck, 2001; McGeoch, 1998; Prendergast & Eversham, 1995; Ruzsczyk & De Araujo, 1992; Thomas, 2005). Estos programas pueden servir para inspirar objetivos y estrategias en otras regiones, sin embargos los métodos deben ser adaptados para poder lidiar con la gran diversidad de especies y la complejidad de las comunidades en entornos tropicales (De Vries & Walla, 2001). En contraste con la situación en regiones templadas, el estudio de mariposas en el neotrópico no ha sido nada sistemático. Si bien existen numerosos inventarios locales, estos varían mucho en los métodos aplicados, la extensión espacial y temporal, el esfuerzo de muestreo y el nivel de detalle de la información recabada (ver por ejemplo Brown & Freitas, 2000; Iserhard & Romanoski, 2004; Lamas,

1979; Lamas & Grados, 1997; Lamas *et al.*, 1991, 1996; Llorente-Bousquet *et al.*, 2004; Llorente-Bousquets *et al.*, 1995; Luna Reyes & Llorente Bousquets, 2004; Miller *et al.*, 2003; Murray, 1996; Orellana-B. & Erazo, 1999; Robbins *et al.*, 1996; Vargas-Fernández *et al.*, 1992; Vilorio, 1993, entre otros).

Los inventarios nacionales de mariposas realizados en la región neotropical representan diferentes estrategias. Uno de los casos es el inventario de biodiversidad de México, basado principalmente en digitalización y repatriación de registros históricos para formar una línea basal de conocimiento (Conabio, 1998; Llorente-Bousquets *et al.*, 1993, 1997; Soberón *et al.*, 2000). Por su parte, el estudio de bioprospección de Costa Rica se apoya principalmente en el trabajo de campo de para-taxónomos que realizan muestreos selectivos (Janzen, 2004; Nielsen *et al.*, 2004; Sittenfeld *et al.*, 1999). En Venezuela el inventario de mariposas de NeoMapas, actualmente en curso, puede considerarse como el primer inventario nacional basado en un muestreo sistemático.

1.3. NeoMapas: Iniciativa para el Mapeo de la Biodiversidad Neotropical

Rodríguez & Sharpe (2002) propusieron una Iniciativa para el Mapeo de la Biodiversidad Neotropical, NeoMapas, para impulsar una estrategia nacional de inventario y seguimiento de taxones indicadores y generar mapas de distribución, abundancia, riqueza y diversidad de especies. Aunque inicialmente el trabajo de NeoMapas se ha concentrado en tres taxones animales de Venezuela (las mariposas diurnas, los escarabajos coprófagos y las aves), el diseño muestral es fácil-

mente adaptable a otros países y otros taxones.

NeoMapas propone resolver simultáneamente el problema de tiempo y costo asociado a evaluaciones de cobertura geográfica extensa, mientras fortalece la capacidad técnica local para llevarlas a cabo (Rodríguez & Sharpe, 2002). Para lograr esto es necesario cumplir con un diseño y protocolo de campo científicamente riguroso, pero sencillo de implementar y repetir en otras regiones, y optimizar la inversión de recursos para lograr una cobertura geográfica completa en un corto periodo de tiempo. Los datos generados podrán ser contrastados entre regiones y, mediante la aplicación de métodos predictivos, serán utilizados para generar mapas a gran escala de la distribución y abundancia de los taxones seleccionados.

En esta sección describiré la experiencia ganada desde finales del 2003 con los primeros pasos de NeoMapas. El diseño muestral utilizado está orientado hacia zonas representativas de los gradientes ambientales observados a nivel nacional, mientras que los métodos de colecta de cada grupo taxonómico han sido adaptados para poder estimar la detectabilidad a nivel individual y específico. Primero describiré el diseño muestral general que se aplicará a tres grupos indicadores seleccionados. Luego presentaré el protocolo de campo utilizado para el inventario de mariposas diurnas. Un análisis detallado del diseño muestral, así como los protocolos de campo para los otros dos grupos seleccionados, escarabajos coprófagos y aves, serán tratados por el grupo de trabajo de NeoMapas en una serie de artículos en preparación. No presentaré los resultados de estos análisis, pero mencionaré los resultados pertinentes para el grupo que estudiaré a lo largo de esta tesis.

1.3.1. Diseño muestral de NeoMapas

Para diseñar un inventario extensivo, estructurado y eficiente es necesario lograr un registro de especies representativo en cada unidad de análisis (Williams *et al.*, 2002; Yoccoz *et al.*, 2001) y garantizar una óptima cobertura de los gradientes o patrones de variación esperados, de forma tal que permita una extrapolación de las variables de interés (Ferrier, 2002; Hortal & Lobo, 2005; Wessels *et al.*, 1998).

Un diseño muestral anidado permite cumplir con estos dos propósitos (Boulinier *et al.*, 1998; MacKenzie *et al.*, 2006; Nichols *et al.*, 1998). Primero se define un conjunto de regiones por medio de un criterio de selección que garantice la representación de la diversidad ambiental (por ejemplo por medio de un muestreo aleatorio estratificado, complementariedad, gap análisis o algoritmos de ubicación óptima, ver Belbin, 1995; Faith & Walker, 1996; Hortal & Lobo, 2005). Estas regiones constituyen las Unidades Regionales de Análisis (URAs). Para cada URA se define una transección que cubra un gradiente de máxima variación ambiental (“gradsects”, ver Wessels *et al.*, 1998), a lo largo del cual se toman muestras en una serie de localidades por medio de un protocolo de campo estandarizado. Estas localidades son las Unidades Elementales de Muestreo (UEM).

El esfuerzo total de muestreo se debe repartir entre la escala de muestreo y la escala regional de tal forma que sea posible comparar patrones (i) dentro de cada URA a lo largo de las transecciones definidas, (ii) entre dos o más URAs al hacer comparaciones entre los totales de las transecciones, (iii) a lo largo de gradientes ambientales mayores o regiones biogeográficas según las variables que se hayan utilizado para definir las URAs, y (iv) en variables no asociadas a la escala

espacial, por ejemplo patrones estacionales, ciclos diarios de actividad y asociación a condiciones micro-climáticas o tipos de hábitats.

Si bien este diseño muestral general puede ser válido para muchos taxones diferentes, existen algunos elementos que deben ajustarse a las particularidades del organismo de estudio. Debido a la limitación de recursos, siempre habrá un compromiso entre el número de URA y el esfuerzo de muestreo dentro de cada URA (Beever, 2006). Por ello la repartición de las unidades de muestreo debe adecuarse a los patrones de variación espacial y temporal en la detectabilidad, abundancia y distribución de cada organismo (MacKenzie *et al.*, 2006; Tyre *et al.*, 2003; Yoccoz *et al.*, 2001). Igualmente la selección del protocolo de campo utilizado en cada UEM debe ser específica para cada grupo y garantizar que los resultados obtenidos para cada taxón sean comparables.

Por último, el deseo de realizar un inventario sistemático no debe imponer un esquema rígido de muestreo. Según los resultados que se vayan obteniendo, debe ser posible ajustar el esfuerzo de muestreo para rellenar vacíos de información no previstos anteriormente (Hortal & Lobo, 2005).

Diseño inicial

El proceso de selección de las URAs para NeoMapas fue realizado por primera vez en 2003. En líneas generales el procedimiento seguido fue el siguiente (Ferrer-Paris y Rodríguez, datos sin publicar) :

1. Se generó una cuadrícula de referencia (Cuadrícula Nacional para el Estudio de la Biodiversidad, CNEB) compuesta por celdas cuadradas de 55,5 km

de lado (3 080,35 km², aproximadamente a 0,5 grados en coordenadas geográficas) en la proyección acimutal de Lambert de áreas equivalentes. Una cuadrícula de referencia nacional permite la división objetiva del territorio en unidades de estudio comparables y permite guiar y planificar esfuerzos de investigación y conservación eficientemente (Gibbons, 1994).

2. El universo muestral se definió cómo el conjunto de celdas del CNEB que tuviesen al menos un 40 % (1 250 km²) de su área en la Venezuela continental y la Isla de Margarita, y que presentara 30 km² o más cubiertos por carretera.
3. Dentro del universo muestral se seleccionó, por medio de un método aleatorio estratificado, un conjunto mínimo de 27 celdas que representasen los principales gradientes ambientales y las regiones biogeográficas más importantes. Los gradientes ambientales fueron identificados por medio de un análisis de componentes principales de las celdas del universo muestral basados en los valores promedios y la variabilidad de siete variables bioclimáticas (Fig. 1.2).
4. A manera de prueba se generaron, para cada celda del universo muestral, listas de especies basadas en la distribución conocida de tres familias de aves. Luego se compararon las curvas de acumulación de especies para todo el universo muestral con las curvas de acumulación de especies del muestreo propuesto. El muestreo propuesto resultó ser una selección eficiente y representativa de la riqueza de especies total del universo muestral.

Cada una de las 27 celdas escogidas constituye una URA. Para la ubicación de las unidades elementales de muestreo se adoptó un esquema uniforme que fuera aplicable a varios grupos taxonómicos. Para ello se utilizaron rutas inspiradas en los censos de aves del “Breeding Bird Survey” realizado todos los años en América del Norte (Robbins *et al.*, 1986; Sauer *et al.*, 2003). De tal forma se decidió disponer las UEM en intervalos regulares a lo largo de una ruta o transección de entre 30 y 40 km de longitud que abarcara los principales gradientes ambientales presentes en la URA (elevación, aridez-humedad, cobertura boscosa, etc.). El número y disposición de las UEM dentro de la ruta escogida depende del esfuerzo de muestreo necesario para caracterizar una URA (que a la vez depende del protocolo de captura adoptado para cada taxón) y de los recursos logísticos disponibles.

Evaluación de la cobertura del diseño

Para evaluar si este diseño cumple con los objetivos propuestos es necesario realizar análisis posteriores al trabajo de campo. Con la distribución espacial de las UEM efectivamente realizadas se puede evaluar el sesgo espacial y la representatividad de las variables ambientales. Para estudiar la distribución espacial del esfuerzo de muestreo utilizamos un procedimiento basado en conteos ponderados localmente en dos dimensiones (las dos coordenadas geográficas), y una comparación de esta distribución con una distribución aleatoria homogénea (Bowman & Azzalini, 1997). Adicionalmente se utilizó un sistema de información geográfica y una técnica basada en envoltorios climáticos para detectar combinaciones de variables no representadas en la muestra (Busby, 1986; Funk & Richardson, 2002). Para el caso de las mariposas, que discutiremos a continuación, los resultados

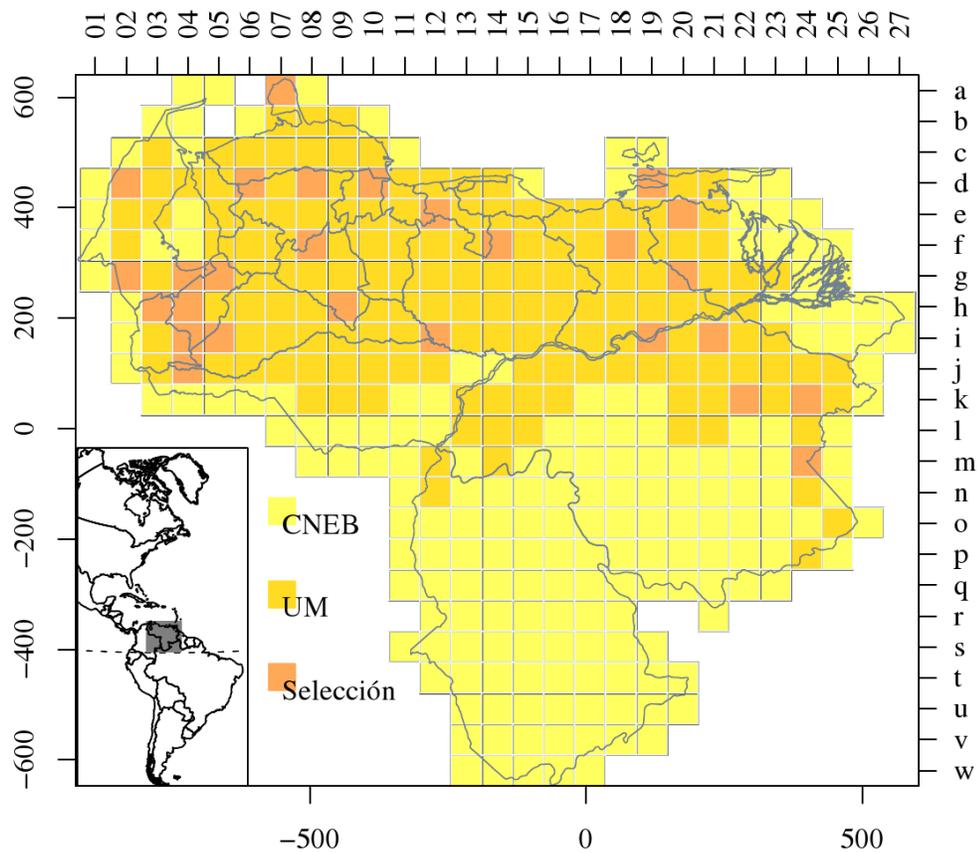


Figura 1.2: Primera selección de Unidades Regionales de Análisis (URAs) de NeoMapas. Se muestran la Cuadrícula Nacional para el Estudio de la Biodiversidad (CNEB), el universo muestral (UM), y la selección de URAs utilizada en la planificación del trabajo de campo de la segunda fase del proyecto; los ejes inferior e izquierdo muestran las coordenadas en la proyección acimutal de Lambert (en kilómetros), mientras que los ejes derecho y superior muestran el código de las filas y columnas de cada celda de la cuadrícula.

mostraron algunos vacíos espaciales importantes pero una buena representación de las condiciones ambientales en gran parte del territorio.

1.3.2. Las mariposas como grupo modelo

Como participante de NeoMapas propuse a las mariposas (orden Lepidoptera: superfamilias Papilionoidea y Hesperioidea) como uno de los primeros grupos modelos para probar, diseñar e implementar la estrategia de muestreo del proyecto. Durante más de tres años coordiné el trabajo de campo para desarrollar y probar los métodos que propongo en el presente capítulo. Los resultados preliminares me permiten evaluar objetivamente su efectividad y sugerir modificaciones para mejorar su cobertura en las siguientes fases del proyecto.

Protocolo de campo para el muestreo de mariposas

Los métodos estándares de muestreo de mariposas tropicales se basan en una combinación de observación, capturas con redes manuales y captura con trampas tipo Van Sommeren-Rydon (Brown, 1972; Sparrow *et al.*, 1994). Sin embargo, la identificación de mariposas tropicales al vuelo requiere de experiencia en taxonomía y destreza en campo, por lo que sería necesario la participación de expertos en los grupos taxonómicos con los que se desea trabajar. Por otro lado, el uso de trampas y cebos atrayentes requiere de una mayor dedicación de recursos (tiempo y personal) y sólo es efectivo para algunas especies. Por ello estos métodos no han podido implementarse sistemáticamente para el estudio de las faunas nacionales.

Para garantizar resultados comparables entre varias unidades de muestreo es

necesario utilizar un método que sea rápido, sencillo y eficaz, de forma que pueda ser aplicado en poco tiempo por personal no necesariamente especializado; pero a la vez que cuente con reglas claras y estandarizadas (Nielsen & Monge-Nájera, 1991; Pollard, 1977). La captura con redes entomológicas combinada con la identificación en laboratorio cumple con estas condiciones (Caldas & Robbins, 2003). Se trata de la adaptación de los conteos visuales a lo largo de recorridos fijos propuestos por Pollard (1977), del cuál existen algunas variantes (Nielsen & Monge-Nájera, 1991). Para un entorno tropical los conteos visuales se substituyen por capturas con redes a lo largo de una ruta (preestablecida o improvisada) durante 30 minutos. Caldas & Robbins (2003) encontraron que esta técnica simple se adapta muy bien a diferentes condiciones de campo; que los datos obtenidos en múltiples ensayos por grupos diferentes de colectores son consistentes, repetibles y comparables, incluso cuando son llevados a cabo por personal sin experiencia; y que el número de ejemplares capturado es comparable con conteos visuales realizados en condiciones similares por personal más experimentado. Para nuestro estudio, adaptamos este método para utilizarlos con modelos de captura con remoción con el fin de estimar conjuntamente la detectabilidad y la abundancia de mariposas, tal y como veremos más adelante (Cap. 3, Farnsworth *et al.*, 2002; Moore *et al.*, 2004).

Ensayo y aplicación del protocolo de campo

Entre 2003 y 2006 se realizaron los primeros pasos del inventario de mariposas de NeoMapas. El trabajo de campo se dividió en una primera fase de carácter exploratorio, cuyo fin era ajustar los métodos de campo, y una segunda fase sistematizada que constituye el primer esfuerzo por lograr una muestra representativa

de la diversidad de mariposas de Venezuela.

Fase 1: ensayo de métodos Para ensayar diferentes variantes de los métodos de campo se realizaron salidas de campo en el oriente y occidente del país entre 2003 y principios de 2006. Las URAs para estas salidas de campo fueron escogidas para incluir hábitats contrastantes. Esta fase del proyecto era de carácter exploratorio y en el primer año se realizó con un presupuesto muy limitado por lo que no fue posible contar con una planificación estricta de las fechas y condiciones del trabajo de campo. Durante parte del 2005 se contó con financiamiento confiable que permitió una mejor planificación. En la primera fase exploratoria la disposición espacial de las UEM dentro de la URA fue variable, en algunos casos se dispusieron aleatoriamente, en otros casos fueron seleccionadas *a priori* para cubrir diferentes condiciones ambientales. El número de colectores por sesión de captura varió entre uno y siete, según la disponibilidad de voluntarios, y el tiempo total de cada sesión varió según limitaciones logísticas y condiciones ambientales entre cinco y 90 minutos. Cada sesión se dividió en periodos de tres, cinco, 10 ó 12 minutos y las mariposas capturadas en cada periodo se mantuvieron en sobres diferentes. Las sesiones de captura fueron realizadas entre las ocho a.m. y las seis p.m., pero con mayor concentración de esfuerzo de muestreo entre las 10 a.m. y las dos p.m. Siempre que fue posible, las condiciones meteorológicas (temperatura ambiental, velocidad del viento y nubosidad) fueron registradas durante el periodo de muestreo por un anotador, asimismo, en algunas ocasiones se incluyeron descripciones y fotos del hábitat y las condiciones del muestreo. Se realizaron salidas de campo en diferentes épocas del año, pero hubo mayor concentración de

esfuerzo de muestreo en los meses de junio a septiembre. Durante las sesiones no existieron restricciones al desplazamientos de el/los colector(es), sin embargo se estima que durante un recorrido cada colector abarca un área entre 900 y 5 000 m². Todos los animales colectados fueron sacrificados y llevados a laboratorio para su identificación. El número y disposición de UEMs y la suma total de esfuerzo de muestreo estuvieron igualmente condicionados a la disponibilidad de tiempo, transporte y voluntarios para cada viaje.

Fase 2: primer inventario nacional de mariposas Entre julio y septiembre de 2006 se realizó el curso “Inventario y monitorización de la biodiversidad” en el Centro de Ecología del IVIC. Durante la primera semana del curso los estudiantes (seis venezolanos y seis extranjeros provenientes de Estados Unidos, Francia, Gran Bretaña y República Dominicana), recibieron clases teóricas sobre la exploración y conservación de la biodiversidad y fueron entrenados en las técnicas de campo para la captura de mariposas y escarabajos. En las siguientes ocho semanas participaron, junto a otros voluntarios y personal del IVIC, en un extenso trabajo de campo y procesando las muestras en el laboratorio. Durante estos meses se recorrieron las 27 URAs seleccionadas anteriormente (Fig. 1.2) y se aplicó un protocolo de captura uniforme. Las UEM fueron muestreadas en sesiones de 30 minutos divididas en seis periodos de cinco minutos, con uno a cuatro colectores por sesión. Se anotaron, en la medida posible, las condiciones meteorológicas del muestreo, la descripción y/o fotografías del hábitat y la ruta de muestreo. Durante las sesiones no existieron restricciones al desplazamiento de el/los colector(es). Se estimó que el tamaño muestral óptimo para cada URA era de 40 UEMs con dos colectores

por UEM. Cuando habían más de dos colectores por UEM, era posible realizar un número menor, pero siempre se procuró que fueran al menos 30. En algunas URAs selectas fue posible realizar hasta 53 UEMs.

Resultados preliminares

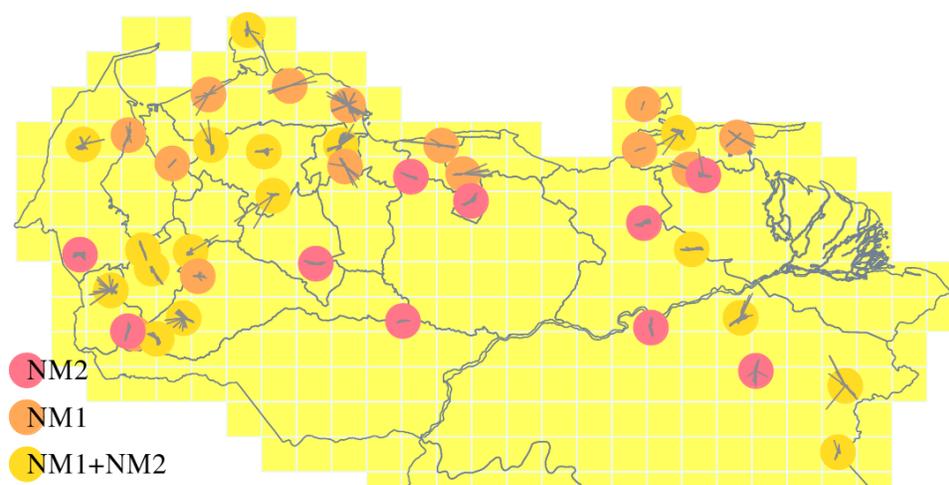


Figura 1.3: Distribución geográfica del esfuerzo de muestreo. Los círculos de colores muestran las URAs donde se realizaron muestreos en cada una de las fases del trabajo de campo, los segmentos grises unen las localidades de muestreo agrupadas en cada URA.

Durante la primera fase del experimento piloto se realizaron 428 recorridos cronometrados que sumaron 20 150 $m * p$ (alrededor de 336 horas-persona) de esfuerzo de captura. Se capturaron 5 889 ejemplares de mariposas, 93,5% de los cuales se ha identificado al menos a nivel de morfo-especie. Durante la segunda fase de trabajo de campo se realizaron 939 recorridos cronometrados que sumaron más de 73 826 $m * p$ (más de 1 230 horas-persona) de esfuerzo de captura. Se capturaron al menos 23 112 ejemplares de mariposas y hasta la fecha se han identifica-

do 54,6 % de ellos, en su mayoría se trata de ejemplares pertenecientes a la familia Pieridae y a un grupo de especies comunes de Nymphalidae y Papilionidae.

El esfuerzo de muestreo estuvo repartido de manera heterogénea (Fig. 1.3). Debido a que algunas celdas de la CNEB contenían pocas UEM, se decidió agruparlas con regiones cercanas, de esta forma se definieron 41 URAs que no coinciden exactamente con las celdas de la CNEB. Durante la primera fase del trabajo de campo el esfuerzo estuvo concentrado en el occidente y el oriente del país, durante la fase dos se expandió el muestreo a la región central y los llanos. En occidente se visitaron más regiones que en oriente, lo cual se justifica parcialmente por la diversidad de ecosistemas asociados a los Andes venezolanos.

En la tabla 1.I se observa el esfuerzo de muestreo, número de ejemplares y su estatus de identificación para las 41 URAs en cada una de las fases del trabajo de campo. 31 URAs fueron visitadas durante la primera fase del trabajo de campo, aunque el esfuerzo de muestreo por URA fue relativamente bajo, generalmente menor a 1 000 $m * p$, y para muchas de ellas sólo existen datos de uno o dos muestreos aislados. Durante la segunda fase del trabajo de campo se visitaron 27 URAs, el esfuerzo de muestreo estuvo entre 1 420 y 4 060 $m * p$, con un promedio de 2 734 $m * p$. De las 41 URAs, 17 fueron visitadas en ambas fases del trabajo de campo (Fig. 1.3).

Evaluación de los resultados preliminares

El análisis de los datos obtenidos en ambas fases del trabajo de campo de NeoMapas ha ido mejorando a medida que se avanza en las identificaciones y

Tabla 1.I: Resumen de los resultados de NeoMapas hasta la fecha. URA: código de la unidad regional de análisis (Fig. 1.2); E_{URA} : suma del esfuerzo de muestreo por URA, en minutos * persona; estatus de identificación en porcentaje de especies: s.i.: sin identificar; i.i.: identificación incompleta, provisional o tentativa; e i.c.: confiable; No. ej.: Número de ejemplares capturados.

URA	NM _{M1}					No. ej.	URA	NM _{M2}					No. ej.
	E_{URA} <i>m * p</i>	estatus id. (%)						E_{URA} <i>m * p</i>	estatus id. (%)				
		s.i.	i.i.	i.c.			s.i.	i.i.	i.c.				
a07	306	0,0	39,5	60,5	76	a07	1 920	27,3	25,0	47,7	44		
b06	759	0,0	52,6	47,4	19	b06							
b08	612	2,6	59,9	37,5	192	b08							
c10	1 704	2,1	54,1	43,8	338	c10							
c18	90	4,3	78,3	17,4	23	c18							
d03	590	0,4	68,7	30,8	240	d03	3 320	38,9	39,2	21,9	1 258		
d04	900	0,0	74,6	25,4	193	d04							
d05	354	0,0	63,6	36,4	129	d05							
d06	120	0,0	80,0	20,0	10	d06	2 685	49,5	12,3	38,2	285		
d08	150	0,0	50,0	50,0	4	d08	2 885	38,6	57,1	4,3	70		
d10	1 967	2,1	61,0	36,9	664	d10	3 300	50,0	35,7	14,3	474		
d13	546	2,3	89,2	8,5	176	d13							
d18	54	3,6	53,6	42,9	28	d18							
d20	1 581	0,0	80,5	19,5	338	d20	3 480	30,3	8,5	61,2	1 818		
d21	510	0,0	50,4	49,6	129	d21							
e10	913	4,7	49,6	45,7	254	e10							
e12						e12	1 420	48,5	13,1	38,3	639		
e13	982	3,4	78,7	18,0	506	e13							
e20	126	1,3	57,9	40,8	76	e20							
e21						e21	2 500	49,7	6,2	44,1	1 209		
f08	240	0,0	84,2	15,8	76	f08	2 310	61,7	20,9	17,5	412		
f14						f14	2 310	46,8	14,6	38,6	1 185		
f19						f19	3 510	44,9	9,1	46,0	1 205		
g02						g02	3 680	52,0	35,9	12,2	887		
g04	30	0,0	0,0	0,0	0	g04	2 260	55,5	25,8	18,8	986		
g06	30	0,0	94,6	5,4	37	g06	2 714	25,9	6,9	67,2	58		
g09						g09	2 790	18,7	68,9	12,4	2 035		
g20	390	1,1	54,1	44,8	181	g20	3 465	44,9	11,5	43,6	1 421		
h03	2 580	1,0	86,0	13,0	785	h03	2 110	39,8	26,1	34,1	513		
h04	1 080	0,3	87,2	12,4	298	h04	2 477	50,5	23,5	26,0	699		
h06	275	4,1	74,2	21,6	97	h06							
i04	366	5,0	72,3	22,7	119	i04							
i05	375	0,0	72,6	27,4	208	i05	2 640	44,3	24,7	31,0	1 552		
i19						i19	3 910	39,7	45,1	15,2	698		
i22	1 755	5,8	66,3	27,9	484	i22	3 270	52,4	31,0	16,6	680		
j04						j04	2 080	57,9	10,9	31,1	1 063		
j05	195	4,8	53,3	41,9	105	j05	2 260	47,9	33,2	18,9	1 504		
k22						k22	4 060	56,1	7,6	36,3	972		
k24	540	0,0	51,5	48,5	101	k24	2 960	59,7	25,3	15,0	474		
l12						l12	1 860	21,8	41,2	37,1	680		
m24	30	0,0	100,0	0,0	3	m24	1 860	65,0	29,3	5,7	123		
total	20 150	2,0	69,8	28,2	5 889	total	74 036	43,7	25,7	30,6	22 944		

se corrigen errores de transcripción en la base de datos. La identificación de especies provenientes de los muestreos de la segunda fase permitirá comparar la diversidad de mariposas para una gama amplia de hábitat y paisajes. Por ahora sólo podemos hacer análisis del total de especies de mariposas en un grupo restringido de unidades regionales. Los resultados obtenidos muestran diferencias significativas en los valores observados y estimados de riqueza de especies entre URAs con diferencias notables en la heterogeneidad de hábitats. Entre estos extremos las diferencias en valores de riqueza entre URA son graduales, al igual que los cambios en composición de especies.

La principal pregunta es ¿qué tan confiables son estos estimados parciales?. Las curvas de saturación de los estimados poblacionales muestran claramente una relación entre el esfuerzo de muestreo y los valores estimados. Los estimados son más precisos y menos sesgados a partir de los 1 500 a 2 000 $m * p$, aunque las curvas de acumulación de especies sugieren que este esfuerzo de muestreo sólo alcanza para capturar un poco más del 50 % de las especies presentes. A pesar de no contar con listas de especies completas, es posible estimar la similitud entre regiones en base a las muestras obtenidas. Estos estimados demostraron ser confiables a partir de 1 000 $m * p$.

El esfuerzo de muestreo invertido en las 27 unidades de la segunda fase fue generalmente mayor que el esfuerzo realizado en la primera fase. Con un esfuerzo entre 2 000 y 3 000 $m * p$ es más probable que las curvas de acumulación se acerquen a valores asintóticos, o que los estimados sean más precisos, permitiendo una mejor separación de las unidades con niveles de riqueza diferentes. Para

algunas unidades (por ejemplo d10, d20, h03, i22 y h04) se cuenta con datos de dos periodos de colecta, lo cual permitirá comparar la composición de especies en dos fechas distintas y estimar que tan importante es el efecto estacional en la comunidad de mariposas.

Con base en un análisis de la proporcionalidad y la representatividad de las 21 subfamilias presentes en las muestras identificadas y analizadas, se ha propuesto un conjunto de subfamilias como grupo representativo de los gradientes de riqueza y composición de especies. Este grupo lo conforman las subfamilias Hesperinae (familia Hesperidae); Pierinae y Coliadinae (familia Pieridae); Ithomiinae, Biblidinae, Morphinae y Apaturinae (familia Nymphalidae). Para 5 de estas subfamilias existen herramientas de identificación confiables que son válidas para Venezuela (Arias, 2006; Le Crom *et al.*, 2004; Neild, 1996).

1.4. Esquema general de la tesis

Este trabajo representa el primer inventario sistemático de la diversidad de una familia de mariposas en Venezuela. En los siguientes capítulos utilizaré una serie de herramientas estadísticas para analizar diferentes aspectos de la diversidad de mariposas piérides en Venezuela. Estas herramientas utilizan información proveniente de 2 fuentes principales, el conocimiento previo sobre las especies, y los datos del muestreo sistemático, pero también se apoyan en variables ambientales para explicar los patrones observados y hacer predicciones en regiones poco o nada exploradas (Fig. 1.4). A diferencia de los inventarios realizados en otros países, el muestreo de NeoMapas utiliza conteos estandarizados que permiten estimar

conjuntamente la detectabilidad, la riqueza y abundancia de las especies para cada región de forma exacta y precisa. La incorporación de datos de abundancia permite a su vez profundizar en el estudio de diferentes aspectos de la diversidad de especies. Sin embargo, la cobertura geográfica de NeoMapas no es completa, y por ello, es necesario integrar datos provenientes de otras fuentes, especialmente de colecciones entomológicas. Por otro lado las variables ambientales me permiten llenar los vacíos de información, al menos indirectamente, por medio de la extrapolación.

En los capítulos 2 al 4 me concentraré en una serie de preguntas sobre diferentes componentes de la diversidad de especies. En el capítulo 2 utilizaré dos estrategias complementarias para estudiar la riqueza de especies en el país. La primera estrategia se basa en el estudio de los patrones de distribución de las especies y plantea la posibilidad de que cada especie tenga una relación diferente con las variables ambientales. La segunda estrategia utiliza modelos de acumulación de especies para predecir un gradiente general de riqueza que sea común al conjunto de especies.

En el capítulo 3 presentaré un análisis de los patrones de abundancia de las especies en todas las localidades de muestreo, y de los patrones de abundancia inter-específicos observados en cada unidad de análisis. En el primer caso el principal objetivo es distinguir entre especies comunes y escasas y cuantificar la relación entre su área de distribución y su abundancia. La segunda pregunta explora la relación entre riqueza y equidad para probar si existe interdependencia entre ambos componentes de la diversidad.

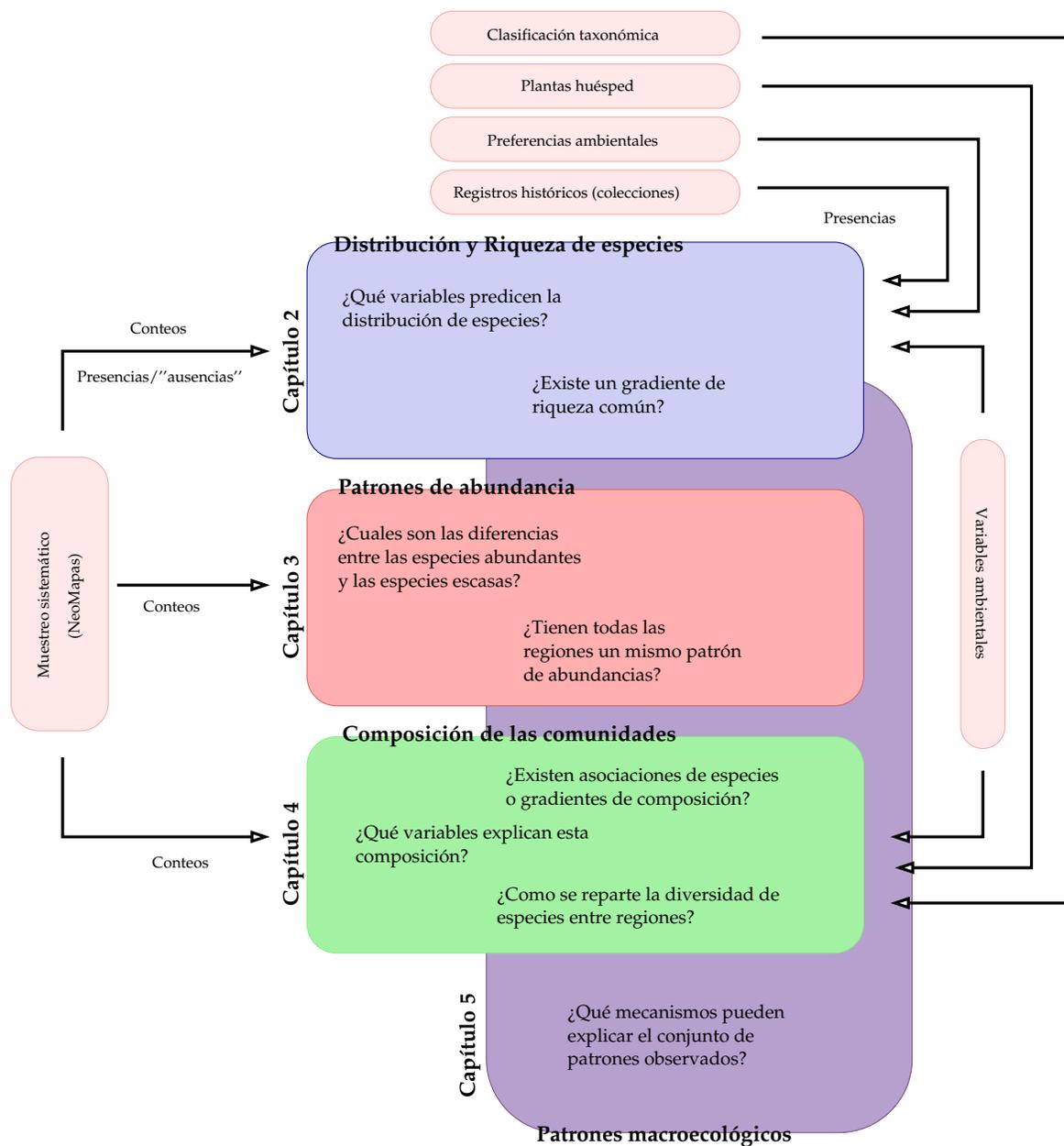


Figura 1.4: Esquema general de la tesis

En el capítulo 4 me enfocaré en el efecto de la composición de especies sobre la diversidad. La repartición espacial de la diversidad puede resultar en conjuntos característicos de especies o puede formar gradientes de composición. Estos patrones de composición son el efecto de diferentes mecanismos asociados con el efecto de variables ambientales y la dinámica poblacional. La complementariedad es un tercer componente de la diversidad, que a diferencia de los dos anteriores, indica el valor característico de elementos únicos e irremplazables.

Para entender cualquier aspecto de la biodiversidad es necesario ir más allá de los patrones observables. El reto científico del estudio de la biodiversidad está precisamente en enmarcar los resultados en un conjunto teórico que proponga mecanismos para explicar estos patrones, y que permita contrastar y someter a prueba hipótesis. En este caso, todos los capítulos están enfocados dentro de una perspectiva macroecológica, la cual se fundamenta en el concepto de “patrones emergentes”, o sea, en patrones recurrentes que son consecuencia visible u observable de la interacción compleja entre individuos o especies (Brown, 1995). Al final, en el capítulo 5, trataré de sintetizar los resultados obtenidos conectándolos con diferentes teorías macroecológicas.

Este trabajo puede considerarse como el primer estudio macroecológico de una familia de mariposas en el Neotrópico. A pesar de la circunscripción geográfica, espero que los métodos empleados sean aplicables a otros grupos y regiones, y que las conclusiones alcanzadas ofrezcan nuevas perspectivas para el estudio de la biodiversidad en el país.

Capítulo 2

Inventario de las mariposas Pieridae en Venezuela

2.1. Introducción

Cuando los datos disponibles son insuficientes, la opinión de expertos suele ser un recurso valioso para evaluar los patrones de diversidad de un grupo de especies (Balram *et al.*, 2004; Hammond, 1994; Oliver *et al.*, 2007). En el caso de las mariposas piérides, como en el de muchas mariposas tropicales, los diferentes expertos suelen describir la distribución de las especies utilizando regiones biogeográficas, cuencas hidrográficas, intervalos de “tolerancia” o “preferencia” a variables ambientales, o una combinación de estos criterios (Bollino & Costa, 2007; Brown, 1931, 1932; DeVries, 1987; Le Crom *et al.*, 2004; Lichy, 1976; Rey & Pyrcz, 1996). Las variables ambientales más utilizadas para estos fines son la altura, precipitación y cobertura boscosa, y de ellas se desprende la hipótesis de una mayor riqueza de especies en alturas intermedias y bosques húmedos.

Sin embargo, los mapas basados en opinión de expertos puede incurrir en dos errores: omitir variables importantes, o subestimar la complejidad de las relaciones entre las especies y su entorno. Generalmente estos errores tienden a sobreestimar la distribución de las especies y conducen a predicciones de riqueza más homogéneas. Las consecuencias de esta sobre-estimación pueden ser graves para

la conservación de las especies. En el primer caso existe la tendencia a clasificar a las especies en categorías de riesgo menor a la que les correspondería, mientras que en el segundo caso se dificulta el proceso de selección de sitios prioritarios para la conservación.

El desarrollo de técnicas estadísticas formales permite ajustar modelos que utilizan criterios objetivos para evaluar hipótesis sobre la distribución de las especies, minimizar los sesgos y calcular la incertidumbre en las predicciones (Guisan *et al.*, 2006; Guisan & Thuiller, 2005). De hecho, cuando los datos de presencia disponible son representativos de la distribución de las especies, es posible utilizar técnicas de exploración exhaustiva de los datos (“data-mining” o “data-dredging”) para encontrar el subconjunto más adecuado de variables que explique o prediga la distribución de las especies (Breiman, 2001; Stockwell, 2006; Thuiller *et al.*, 2006). En este caso los resultados son guiados por la evidencia disponible y no por las hipótesis previas de los expertos. La desventaja en este caso es que los resultados pueden ser difíciles de interpretar, y los algoritmos complejos pueden incluso oscurecer las verdaderas relaciones e interacciones entre las variables (Burnham & Anderson, 2002).

En el caso de las mariposas piérides de Venezuela el reto es doble, pues tanto el conocimiento previo como los datos de distribución son escasos. Sólo se cuenta con listas de especies para unas pocas regiones y localidades, y las colecciones disponibles presentan limitaciones en su cobertura geográfica y taxonómica (ver capítulo anterior). De hecho todavía no se conoce con certeza el número de especies presentes en el país, pero aún para las especies conocidas se dispone de

poca información concreta sobre su biología y ecología (DeVries, 1987; Le Crom *et al.*, 2004). La solución que propongo en este trabajo es combinar de manera efectiva la evidencia y el conocimiento disponible en un marco formal para comparar objetivamente las predicciones de distribución y riqueza de especies.

2.1.1. Modelos de distribución del nicho potencial

La distribución puede estimarse formalmente a partir de modelos que utilizan el concepto de nicho ecológico, éstos suponen que los registros de presencia de las especies están asociados a combinaciones de factores climáticos o ecológicos que influyen en la aptitud de una especie y por tanto contribuyen a definir su nicho potencial o realizado (Colwell & Futuyma, 1971; Hutchinson, 1957; Soberón & Peterson, 2005).

El uso de diferentes modelos de nicho ecológico permite plantear directamente preguntas sobre la importancia relativa de varias variables y la complejidad de su interacción con la presencia de las especies (Liu *et al.*, 2005). En el caso de las mariposas píerides la primera pregunta sería si las variables propuestas por los expertos son suficientes para describir adecuadamente la distribución de todas las especies. Este conjunto de variables sería la mejor hipótesis disponible pues está basada en el conocimiento biológico de las especies (Burnham & Anderson, 2002; Guisan & Thuiller, 2005; MacNally, 2000). El modelo alternativo podría considerar una exploración exhaustiva de todas las variables disponibles para encontrar el subconjunto más adecuado (Araujo & New, 2006; Stockwell, 2006). Una segunda pregunta tendría que ver con la forma de la relación entre las variables y la

distribución de las especies. Los expertos suelen describir un intervalo de preferencia o tolerancia, el cual equivale a modelos de “envoltorios bioclimáticos” (Busby, 1986; Pearce & Boyce, 2006). Sin embargo, la probabilidad de presencia puede variar de manera lineal, no-lineal o multi-modal, o puede responder a la interacción entre dos o más variables. Existen varias técnicas que permiten modelar esta relación de manera flexible (Elith *et al.*, 2006).

Estas preguntas se pueden traducir en cinco modelos complementarios que pueden compararse directamente. Los mapas de opinión experta (OE) están definidos por reglas sencillas basadas en conocimiento previo pero sin utilizar los datos de presencia disponibles (Johnson & Gillingham, 2005; Oliver *et al.*, 2007). Los modelos de envoltorios bioclimáticos (EB) utilizan el mismo tipo de reglas, pero definen los intervalos a partir de los datos disponibles (Busby, 1986; Stockwell, 2006). Los modelos de bosques aleatorios (BA) son un ensamble de árboles de clasificación que permiten modelar relaciones lineales, no lineales y multi-modales (Breiman, 2001). Para los modelos de EB y BA es posible escoger entre dos subconjuntos de variables: uno limitado a las variables utilizadas para OE, y otro abierto para elegir entre el total de variables disponibles.

2.1.2. Predicción de la riqueza

Existen dos estrategias para estimar la riqueza de especies: a través de la suma de los mapas de distribución (estrategia autecológica, Bini *et al.*, 2006), o directamente como una propiedad del conjunto de especies en una muestra (estrategia sinecológica, Hortal & Lobo, 2006). La estrategia autecológica es apropiada cuan-

do se tiene suficiente información para poder estimar la distribución de cada una de las especies, pero tiene el problema de acumular incertidumbre en cada uno de los modelos ajustados. La estrategia sinecológica supone que la distribución de todas las especies (las detectadas y no detectadas) responde a la combinación de un determinado grupo de variables, y por tanto es posible estimar el gradiente de riqueza de especies directamente a partir de estas variables. Bajo este supuesto ambas estrategias deberían converger hacia una misma predicción, pero la estrategia sinecológica sería más precisa y eficiente (Ferrier & Guisan, 2006).

El número de especies detectadas en una comunidad cerrada puede describirse como una curva de acumulación con un valor asintótico que representa la riqueza de especies real (Gotelli & Colwell, 2001; Hellmann & Fowler, 1999; Soberón M. & Llorente B., 1993; Walther & Morand, 1998). La diferencia entre el valor observado y el real determina la fracción de especies no detectadas. Por medio de un modelo no lineal, es posible estimar este valor asintótico y por ende predecir la riqueza de especies, aún cuando sólo se haya detectado una fracción de las especies presentes (Díaz-Francés & Soberón, 2005; Soberón M. & Llorente B., 1993). Para ajustar esta curva es necesario contar con una medida de esfuerzo de muestreo o al menos con la documentación de presencias y ausencias en una serie de localidades. Esta información no puede ser extraída directamente de los registros de presencia de colecciones biológicas, por lo que este tipo de estimados está limitado a las unidades de análisis de los muestreos sistemáticos.

Los modelos no lineales con efectos mixtos permiten ajustar simultáneamente estas curvas de acumulación de especies a diferentes unidades de análisis, estudiar

el efecto de variables ambientales sobre los parámetros de esta curva y predecir la riqueza esperada en regiones no muestreadas. La comparación de modelos alternativos permite igualmente probar hipótesis sobre cuáles variables explican mejor los patrones observados (Elith & Leathwick, 2007; Ferrier & Guisan, 2006; Pinheiro & Bates, 2000).

Si la distribución de las especies no responde a un patrón o gradiente común, entonces la estrategia sin ecológica tenderá a subestimar la riqueza de especies. Las especies poco comunes, o de distribución restringida pueden tener patrones de distribución diferentes al resto de las especies, y debido a su baja frecuencia en los muestreos pueden llegar a tener poco peso en las curvas de acumulación (Hortal & Lobo, 2006).

Este conjunto de modelos estadísticos forma un marco conceptual adecuado para evaluar las hipótesis de distribución y riqueza de especies de las mariposas piérides en Venezuela.

2.2. Materiales y Métodos

Las dos estrategias que adopto en este trabajo están motivadas por la relación entre la distribución de especies y los gradientes de riqueza. Para aplicar estas estrategias combino datos de distribución de las especies, sus preferencias ambientales y de variables ambientales; y aplico una serie de pasos hasta obtener los mapas predictivos finales (Fig. 2.1).

2.2.1. Datos de distribución de las especies

Utilicé datos de distribución de Pieridae de tres fuentes principales: el inventario de mariposas de NeoMapas (ver capítulo anterior); los disponibles de la base de datos en línea del Museo del Instituto de Zoología Agrícola, “Francisco Fernández Yépez” (MIZA, Arias, 2006); y los digitalizados durante una visita al Museo de Artrópodos de la Facultad de Agronomía de La Universidad del Zulia (MALUZ). Los datos provenientes del inventario de NeoMapas son los únicos que tienen información sobre el esfuerzo de muestreo y que fueron obtenidos con métodos estandarizados; pero estos muestreos se concentraron en el occidente y oriente del país. Los registros de Pieridae de NeoMapas corresponden al 30,4% del total de ejemplares capturados durante ambas fases del proyecto, y al 16,7% de las especies identificadas hasta la fecha (ver sección 1.3.2). Los datos del MIZA se corresponden a una fracción de esa colección, pues los datos de muchos individuos no se han digitalizado aún (Clavijo, comunicación personal). Los registros provienen de diferentes partes del país, pero principalmente de la Cordillera de la Costa y los Andes, y es la única de las tres fuentes que también tiene registros proveniente del estado Amazonas. Los datos de MALUZ se refieren a la totalidad del material montado y catalogado que estuvo disponible durante una visita realizada en el 2005, y la mayor concentración de registros está en el occidente del país.

Aún quedan por explorar varias colecciones privadas y colecciones institucionales que probablemente puedan aportar muchos más registros y complementar la cobertura espacial de las fuentes consultadas. Lamentablemente la falta de sistematización y digitalización de muchas colecciones impide que sus datos estén disponibles a un público amplio, situación que afortunadamente ha estado cambiando en los últimos años (Viloria, 2000).

2.2.2. Variables ambientales

Las predicciones de distribución y riqueza de especie se basan en la relación que existe entre variables ambientales y la presencia de la especie. En ambos casos las variables explicativas deberían basarse en el conocimiento sobre el grupo de trabajo. Cuando este conocimiento es escaso o incompleto es necesario probar con el mayor número de variables posibles.

Para este trabajo realicé una compilación de fuentes disponibles en internet de variables ambientales de diversa índole. En esta selección sólo incluí variables disponibles públicamente o a través de accesos autorizados, y que fueran completamente gratuitas, y excluí algunas fuentes de datos especializadas y de mayor resolución (Apéndice B). La mayoría de las variables provienen de mediciones con sensores remotos; resultaron de interpolación espacial de datos provenientes de estaciones meteorológicas o de mediciones recogidas en el campo; o compilaciones de registros nacionales o regionales (Hay & Lennon, 1999; New *et al.*, 2002).

Procesé todas las variables utilizando el programa GRASS GIS (GRASS Development Team, 2006). Transformé las capas temáticas a la proyección azimutal de

áreas proporcionales de Lambert con latitud de referencia 6°30'00" N, meridiano central 65°00'00" O, y el datum WGS84, con una resolución de 25 km². En este paso apliqué un reajuste de los valores ("resampling") por medio de interpolación por el método de vecino más cercano para las variables categóricas o variables continuas con un grano muy grueso (>> 50 km), o interpolación cúbica para el resto de las variables continuas. Recorté las capas al recuadro de la Venezuela continental. Luego filtré los valores nulos, erróneos o dudosos para sustituirlos, en la mayor medida posible, por promedios ponderados de las celdas vecinas.

Para algunas técnicas de modelización se requiere o recomienda trabajar con variables con una distribución simétrica y unimodal, mientras que otros autores recomiendan estandarizar las variables para permitir una mejor comparación de los respectivos efectos (Hirzel *et al.*, 2002). Utilicé el método de box-cox para transformar las variables: primero estimé el parámetro de transformación (λ) por métodos de máxima verosimilitud, luego apliqué el test de simetría ("skewness") de Agostino y el test de curtosis de Abscombe a los datos originales y a los transformados. Por lo general las variables presentaron menores valores de asimetría y curtosis después de la transformación, pero seguían presentando desviaciones significativas; descarté del análisis ocho variables que no mejoraron con la transformación, y en el resto de los casos utilicé las variables transformadas. Por último las estandaricé para obtener media cero y desviación estándar uno.

En total utilicé 228 capas, de las cuales 214 son variables continuas, otras 12 son categóricas, y dos representan las coordenadas geográficas proyectadas pero sin transformar ni estandarizar. Descarté siete variables que tenían un exceso de

valores nulos y utilicé las 221 restantes.

2.2.3. Predicción de la distribución

Para predecir la distribución de una especie utilicé un modelo de nicho $\mathcal{N}(S, B, X)$ definido como un trío de relaciones entre tres entidades: la especie S , el espacio geográfico B , y el espacio ambiental X (Stockwell, 2007). La primera relación está dada entre el espacio geográfico y el espacio ambiental ya que para cada localidad geográfica existe exactamente una combinación de variables ambientales, $f : B \rightarrow X$. La segunda relación se da entre el espacio ambiental y la presencia de la especie, pues para cada combinación de variables ambientales existe un único valor de presencia (o probabilidad de presencia) de la especie $g : X \rightarrow S$, esta relación define el nicho de la especie. La última relación se da entre el espacio geográfico y la especie, pues para cada localidad existe un único valor de presencia (o probabilidad de presencia) de la especie $h : B \rightarrow S$. El supuesto del modelo de nicho es que la distribución real de la especie es equivalente a la proyección espacial del nicho de la especie $g(f(B)) \approx h(B)$.

La relación que define el nicho de la especie, $g(X)$, es el punto central del modelo de nicho, y existen muchas formulaciones posibles para esta relación. La forma más sencilla es suponer que la presencia de la especie está limitada por condiciones extremas. Para una especie S_1 , y una variable x_1 , podemos definir un intervalo de tolerancia entre los valores x'_1 y x''_1 que determinan las condiciones bajo las cuales la especie puede mantener poblaciones estables. El nicho fundamental de S_1 está descrito por el volumen que forman los intervalos de tolerancia construidos sobre

m variables x_1, x_2, \dots, x_m , donde m son todos los factores ecológicos relevantes para S_1 . Nos referimos a este nicho, N_1 , como un hiper-volumen de m -dimensiones dentro del espacio ambiental X (Hutchinson, 1957).

En la práctica no se conoce el nicho de la especie pero es posible estimarlo utilizando conocimiento previo sobre la especie o calculándolo a partir de una muestra representativa de su distribución. Para este trabajo utilicé tres formas alternativas para estimar el nicho de las especies.

Mapas de opinión experta

La primera alternativa es utilizar el conocimiento de expertos para establecer *a priori* los valores de x'_k y x''_k para cada variable k , de tal forma que

$$g(X) = \text{OE}(X) = \prod_k^m \begin{cases} 1 & \text{si } x'_k < x_k < x''_k \\ 0 & \text{en caso contrario} \end{cases}$$

. La predicción resultante al evaluar esta función en la región de estudio, $g(f(B))$, es un mapa binario de presencia y ausencia que denominé OE (opinión experta).

En Venezuela el conocimiento sobre la distribución de especies de mariposas piéridas es escaso (ver capítulo anterior), no así para Colombia, que cuenta con un trabajo muy completo sobre esta familia, que abarca gran parte de las especies conocidas o esperadas para Venezuela y que contiene mapas de distribución dentro de Colombia (Le Crom *et al.*, 2004). A pesar de que en esa publicación no se explica el método de elaboración de estos mapas, es posible reconstruirlos parcialmente utilizando 4 criterios mencionados en el texto descriptivo de cada especie: intervalo de altura en las que se observa la especie, “preferencia” por bosques o zonas abiertas, “preferencias” por zonas húmedas o secas y restricciones bio-

geográficas. Apliqué reglas heurísticas para convertir los tres primeros criterios en intervalos cuantitativos de altura, porcentaje de cobertura boscosa y precipitación media anual, y aplicar la formula descrita anteriormente. La predicción se basó en los mapas de las variables *alt*, *arbr*, *bi12*, *ecrgn* y *biom* (ver apéndice B). En el caso de las especies comunes entre Colombia y Venezuela ajusté los intervalos hasta obtener resultados similares a los de Le Crom *et al.*, para las otras especies utilicé datos de otras fuentes bibliográficas (Bollino & Costa, 2007; Brown, 1931, 1932; DeVries, 1987; Lichy, 1976; Rey & Pyrcz, 1996). Para todos los cálculos utilicé el modulo *r.mapcalc* de GRASS GIS (GRASS Development Team, 2006).

Envoltorio Bio-climático

El segundo método se basa en una muestra que consta de tres valores: la detección o falta de detección de la especie (s), las coordenadas geográficas de la localidad de muestreo (b), y las condiciones ambientales para esa localidad (x) inferidas a partir de coberturas geográficas apropiadas. Los valores de x'_k y x''_k son calculados como el intervalo A_k sobre la variable k que contiene una proporción predeterminada de las observaciones de presencia de la especie ($s = 1$). En este trabajo utilicé los percentiles del 2,5 y el del 97,5% para variables continuas, o todas las categorías con datos de presencia para el caso de variables categóricas (Busby, 1986).

La multiplicación de estos intervalos tiene un efecto indeseable, y es que al aumentar el número de variables la proporción de observaciones de presencia incluidas en la intersección de todos los intervalos disminuye, y el volumen del

nicho estimado se reduce (Stockwell, 2007). Por ello es conveniente utilizar una aproximación basada en la proporción de intervalos observados para la especie con respecto al total de intervalos M_k que contienen el total de observaciones de presencia o ausencia de la especie ($s \in 0, 1$), de tal forma que

$$g(X) = EB(X) = \frac{\sum_k^m \begin{cases} 1 & \text{si } x_k \in A_k \\ 0 & \text{en caso contrario} \end{cases}}{\sum_k^m \begin{cases} 1 & \text{si } x_k \in M_k \\ 0 & \text{en caso contrario} \end{cases}}$$

(Piñeiro *et al.*, 2007). La predicción resultante en este caso es una proporción con valores continuos entre 0 y 1.

Esta aproximación permite considerar un conjunto extenso de variables, aun cuando algunas de estas variables sean poco informativas para delimitar el nicho de la especie. En este caso consideré (1) el mismo conjunto de variables propuestas por expertos (alt, arbr, bi12, ecrn y biom), cuyo resultado denomino EB_e ; y (2) el conjunto total de 221 variables disponibles, cuyo resultado llamo EB_t .

Bosques aleatorios

Los envoltorios bio-climáticos suponen que la probabilidad de presencia es uniforme a lo largo de los intervalos de tolerancia, que los efectos de las variables son independientes entre sí y que todas las variables son igual de importantes a la hora de predecir el nicho de la especie. Existen muchos otros modelos de nicho que permiten flexibilizar estos supuestos,

Los “bosques aleatorios” se basan en principios de aprendizaje artificial y árboles de clasificación y son capaces de manejar múltiples variables categóricas y continuas para predecir la probabilidad de presencia o ausencia de una especie

(BA, “random forests”, Breiman, 2001). Los BA implementan la noción de ensamble de modelos a través de una selección aleatoria de casos y variables para realizar múltiples predicciones que luego son utilizadas para promediar los resultados y evaluar la importancia de las variables (Araujo & New, 2006). Aunque el uso de esta técnica para predecir distribución de especies es muy reciente, ha demostrado tener un desempeño superior al de otras técnicas basadas en redes neurales, distancias multivariadas y regresión (Benito Garzón *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006).

Bajo este modelo la definición del nicho se basa en la sumatoria de votos obtenida por un ensamble de t árboles de clasificación,

$$g(X) = \text{BA}(X) = \sum_j^t C(\Theta_j, m)$$

, dónde Θ_j es un subconjunto aleatorio de la muestra original, y m es el número de variables utilizadas en cada nodo del árbol.

Para utilizar los BA es necesario tener datos de presencia y ausencia confiables. Las presencias de NeoMapas y los registros provenientes de colecciones son confiables, pero las “ausencias” de NeoMapas son realmente una combinación de ausencias reales y fallas de detección, y es necesario introducir un criterio de confiabilidad de estas “ausencias” (Pearce & Boyce, 2006). Para ello reclasifiqué los mapas predictivos de EB_t de cada especie en tres intervalos delimitados por los percentiles de 30 y 70 %, y utilicé este mapa para clasificar las ausencias de cada especie en 3 categorías de confiabilidad: ausencias que caen en el primer intervalo (0 – 0,30) las consideré como ausencias confiables; las ausencias en el segundo intervalo (0,30 – 0,70) las consideré como ausencias sospechosas; y las ausencias en el tercer intervalo (0,70 – 1) las consideré como ausencias no confiables o pseudo-

ausencias. Adicionalmente, para minimizar el efecto de autocorrelación negativa, todas las pseudo-ausencias con una distancia menor de 25 km a la presencia más cercana fueron colocadas en una cuarta categoría (Dormann, 2007; Segurado *et al.*, 2006).

El desempeño del BA depende de dos parámetros: el número de variables utilizadas en cada nodo (m) y el número de árboles en el bosque (t , Liaw & Wiener, 2002). Para cada árbol los datos de presencias y ausencias son divididos aleatoriamente en un conjunto de calibración y otro de validación. El conjunto de calibración es usado para ajustar el árbol de calibración, el cual utiliza m variables en cada nodo de decisión. El resto de los datos de presencias y ausencias son utilizados para la validación, de modo que las predicciones realizadas por cada árbol constituyen un “voto” para cada observación. Debido a que cada árbol utiliza una selección aleatoria de los dos conjuntos, cada observación obtiene una cantidad de votos diferentes. La proporción de votos de presencia con respecto al total de votos realizados para cada observación es utilizado como un estimado de la probabilidad de presencia en esa localidad. Al final de cada árbol se calcula la proporción de errores de clasificación (“out of the bag error”, ó OOB) en base al total de votos de cada observación, este valor suele cambiar con cada árbol ajustado hasta que llega a un valor estable (Breiman, 2001).

Para ajustar estos parámetros seguí los siguientes pasos:

- Determiné manualmente el tamaño muestral del conjunto de validación de cada árbol (n). Observé mejores resultados al tomar al menos 70% de los datos de presencia, y una selección estratificada de las ausencias para man-

tener una relación de pesos de 45 % para las presencias y 45, 7, 3 y 1 % respectivamente para las cuatro categorías de ausencias. En las especies con menos de 20 datos de presencia utilicé un mínimo de 10 datos de ausencias escogidos aleatoriamente en proporción de 40, 30, 20 y 10 % para las cuatro categorías de ausencias.

- Calibré el BA con $t = 300$ árboles, probando diferente número de variables por nodo (parámetro m), y seleccioné el valor de m que tuviera un mínimo error OOB.
- Ajusté un BA de $t = 500$ árboles con todas las variables y los parámetros n y m establecidos anteriormente. Ordené las variables según la reducción promedio de la impureza en los nodos (índice de Gini), y seleccioné las variables que mostraban un valor significativo siguiendo la regla de la barra partida (“broken stick”, Legendre & Legendre, 1998).
- Ajusté un BA final de $t = 1\,500$ árboles, con los parámetros n y m y las variables seleccionadas.

Realicé este procedimiento partiendo de dos conjuntos de variables, en el primer caso (BA_t) utilicé la totalidad de variables disponibles y con el segundo caso (BA_e) utilicé las variables sugeridas por expertos junto con las dos coordenadas geográficas.

A partir de los BA de cada especie obtuve mapas predictivos de probabilidad de presencia. La predicción se basa en la proporción de votos de presencia que aportan los 1 500 árboles del BA final cuando se aplicaron a cada uno de las celdas

del conjunto de mapas de las variables ambientales utilizadas.

2.2.4. Evaluación de la predicción de distribución

Comparé los cinco modelos (OE, EB_e, EB_t, BA_e, BA_t) utilizando un criterio objetivo basado en el ajuste de una muestra aleatoria (pero no independiente) y un criterio subjetivo basado en una evaluación visual de los mapas de predicción de distribución.

El criterio objetivo es el área bajo la curva (ABC) del gráfico de bondad de clasificación (Liu *et al.*, 2005). Esta curva representa la relación entre la proporción de presencias correctamente clasificadas (sensibilidad) y el complemento de la proporción de ausencias correctamente clasificadas (especificidad) a medida que varía el punto de corte. Un ABC cercana a uno indica que el modelo predice correctamente la mayoría de las presencias y ausencias, mientras que valores cercanos a 0,5 indican que el modelo no es mejor que una clasificación aleatoria. Para mitigar el efecto de las falsas ausencias utilicé, para cada especie, 20 muestras aleatorias ponderadas con una combinación de datos de presencias y “ausencias” de las cuatro categorías utilizadas en los BA.

Para la evaluación subjetiva tuve que transformar la predicción de los modelos BA y EB en mapas binarios similares a OE. Para ello utilicé el punto de corte óptimo del gráfico de bondad de clasificación, que minimiza los errores de clasificación (Liu *et al.*, 2005). Posteriormente ordené los mapas en una escala del 1 (mejor) al 5 (peor) en base a mi percepción personal del grado de sub- o sobre-estimación la distribución de la especie. Para evitar preferencias por un modelo determinado,

realicé la evaluación sin ver los nombres de los modelos que generaron los mapas.

2.2.5. Estimación de la riqueza de especies

La suma de los mejores mapas de distribución para cada una de las especies representa el mejor estimado autecológico de la riqueza de especies esperada para cada celda del mapa (Ferrier & Guisan, 2006). La selección de los mejores mapas puede basarse en el criterio objetivo de ajuste (AUT_{ABC}) o en el criterio subjetivo de predicción (AUT_{SUB}).

Por su parte, la estimación de curvas de acumulación de especies por modelos no lineales con efectos mixtos permite estimar la riqueza de especies desde una perspectiva sinecológica (Ferrier, 2002; Hortal & Lobo, 2006). En este caso utilicé nuevamente dos conjuntos de variables: las variables propuestas por los expertos (SIN_{Exp}), y un conjunto de las variables más importantes según el criterio de importancia de los bosques aleatorios (SIN_{Slc}).

Modelos no lineales con efectos mixtos

A diferencia de los mapas de distribución de especies, la curva de acumulación de especies se aplica a un conjunto de muestras estandarizadas agrupadas en unidades regionales de análisis (URA). A medida que aumenta el número de estas muestras, o el esfuerzo de muestreo E , se van acumulando nuevas especies al total de especies detectadas S .

Para modelar este comportamiento ajusté una función de saturación de Clench a través de un modelo no lineal con efectos mixtos (NLME, Pinheiro & Bates,

2000). Para ello construí una matriz M para cada URA, con S^{obs} columnas representando las especies y L filas representando las UEMs, y con los conteos como valores de las celdas. Ajusté las curvas a partir de estimados de resustitución de la riqueza observada para cada nivel de muestreo (Jiménez-Valverde *et al.*, 2006):

1. a partir de M construí M^* tomando un número i de filas al azar,
2. S^* corresponde al número de columnas con sumas > 0 en M^* ,
3. sumé el esfuerzo de muestreo E^* de las UEM que corresponden con las i filas,
4. se incrementa i en una unidad y se vuelve al paso 1 hasta que $i = L$,
5. el procedimiento (1-4) se repite 10 veces para cada URA.

Finalmente ajusté al conjunto de datos de todas las URAs la fórmula de Clench; esta curva describe la forma en que el número de especies detectadas se acerca a un valor asintótico, K , al aumentar el esfuerzo de muestreo E^* . El parámetro t_{50} representa el esfuerzo de muestreo necesario para alcanzar la mitad del valor asintótico y define la pendiente de la curva (Soberón M. & Llorente B., 1993). K es un estimado de la riqueza real de especies, y puede variar según las condiciones ambientales de la unidad de análisis.

Ajusté esta función como un modelo no lineal con errores mixtos por medio de mínimos cuadrados no lineales y un algoritmo de optimización de Gauss-Newton. La formula que utilicé en el modelo no-lineal fue:

$$S = \frac{K * E}{t_{50} + E} + \epsilon$$

donde S es el número de especies detectadas en una unidad regional de análisis (URA) y E es el esfuerzo de muestreo en esa URA, y ajusté los parámetros K y t_{50} por medio de las siguientes funciones lineales:

$$\begin{aligned} K &= \beta \mathbf{X} \\ t_{50} &= \gamma + b_{\text{URA}} \end{aligned}$$

dónde β y γ son parámetros del modelo lineal, \mathbf{X} en una matriz con los valores de las variables explicativas y b_{URA} representa los errores aleatorios en la escala de las URAs para la estimación de t_{50} (Pinheiro & Bates, 2000). El modelo nulo, SIN_{Nulo} , supone una riqueza constante para todas las URAs. A partir de este modelo agregué variables explicativas para el efecto fijo en K , manteniendo los efectos aleatorios en t_{50} . Estos modelos corresponden a la hipótesis de un valor de K determinado por las variables utilizadas, mientras que la pendiente de la curva puede variar aleatoriamente. Escogí las variables a agregar según dos criterios: el conjunto propuestas por los expertos, SIN_{Exp} ; y un subconjunto de todas las variables que tuvieron mayor importancia según la selección de variables del modelo de BA_t , SIN_{Slc} .

Comparé los modelos utilizando el criterio de información de Akaike y el criterio de información de Bayes, (AIC y BIC, por sus siglas en inglés). Con los dos modelos realicé estimaciones de la riqueza esperada en las transecciones de estudio y predicciones de la riqueza esperada en las celdas de la cuadrícula nacional para el estudio de la biodiversidad (Fig. 1.2) según los valores promedios de las variables en dichas celdas.

2.3. Resultados

2.3.1. Datos de distribución

Las fuentes consultadas contienen datos de al menos 101 de las 116 especies esperadas para Venezuela, 37 de ellas estuvieron presentes en una sola colección. La colección más completa desde el punto de vista taxonómico resultó ser la del MIZA, pero la colección de NeoMapas fue la que aportó mayor número de ejemplares y mayor número de localidades georeferenciadas (Tab. 2.I).

Tabla 2.I: Aporte de registros de tres colecciones entomológicas.

	Ejemplares (total)	Ejemplares identificados	Número de especies	Localidades georeferenciadas
NeoMapas	8 773	7 594	64	959
MIZA	763	759	84	192
MALUZ	1 281	1 173	62	91
total	10 817	9 526	101	1 234

Algunos de los registros provenientes de museos no contenían información sobre la localidad geográfica, o los datos disponibles no permitían su georeferenciación. Las más de 1 200 localidades georeferenciadas se concentran en cuatro regiones geográficas: el sur de los Andes, el oeste del Lago de Maracaibo, la región central de la Cordillera de la Costa, la costa oriental y el noreste del estado Bolívar. Por otro lado el sur de Apure, Bolívar y Amazonas y el delta del Orinoco están sub-representados en la muestra (Fig. 2.2).

NeoMapas es la fuente predominante de datos para las 25 especies con más de 50 registros. Para la mayoría de las 40 especies menos comunes (con menos de 10

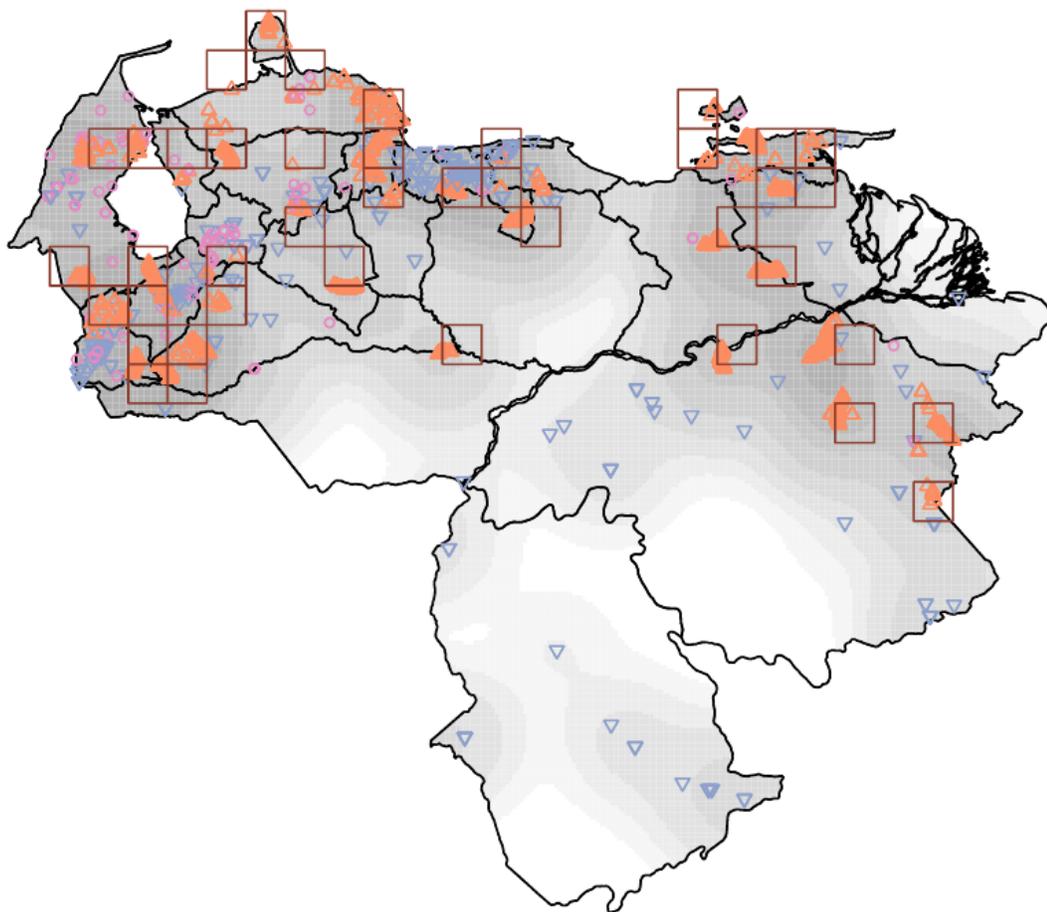


Figura 2.2: Distribución espacial de los registros georeferenciados de las tres colecciones consultadas. Los símbolos representan la colección de origen de los registros: los triángulos para NeoMapas, los círculos MALUZ y los triángulos invertidos MIZA. El mapa de fondo muestra la intensidad relativa de los registros, las zonas más claras indican pocos registros disponibles. Las celdas representan la ubicación de las URAs que contienen datos de muestreo sistemático.

ejemplares) las colecciones del MIZA y MALUZ son la fuente principal de datos. Para el resto de las especies, se evidencia una mezcla más o menos equitativa de datos de las tres fuentes consultadas (Fig. 2.3).

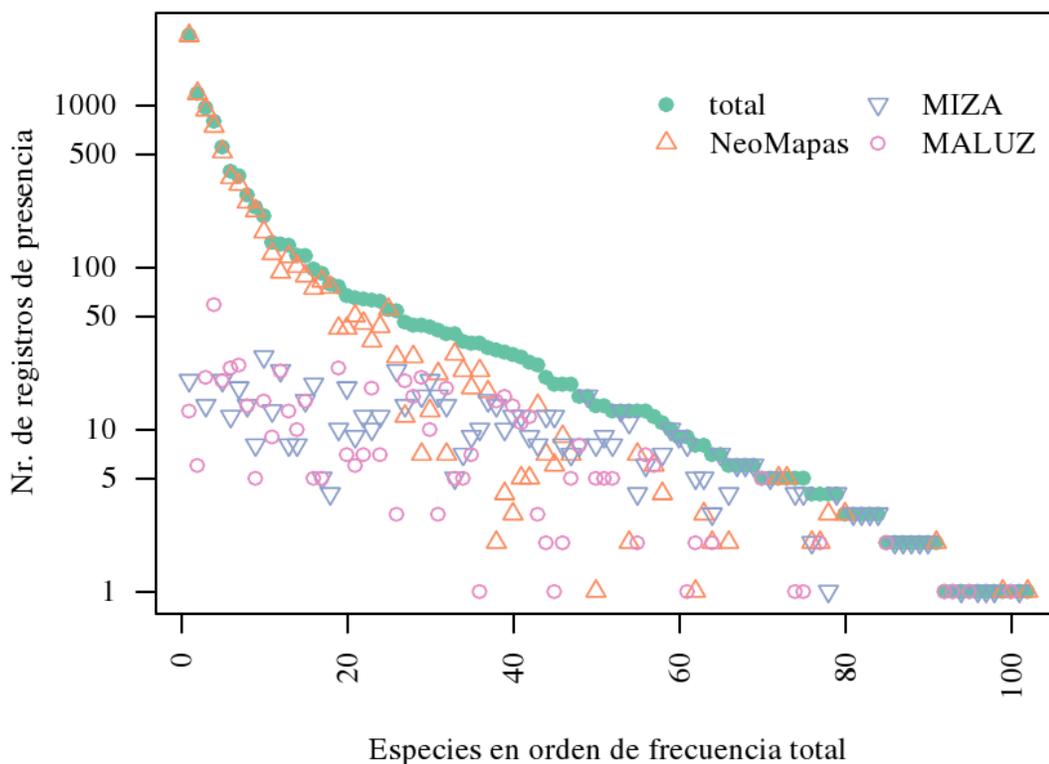


Figura 2.3: Número de ejemplares por especie en tres colecciones consultadas. Las especies están ordenadas según el número total de registros en las tres colecciones (círculos azules).

2.3.2. Distribución de especies

Ambos criterios de evaluación de los modelos de distribución indican que las cinco variables escogidas por los expertos y las reglas sencillas basadas en intervalos no son suficientes para explicar la distribución de todas las especies. Para ocho de las 101 especies no fue posible ajustar los 5 modelos por falta de datos georeferenciados o información previa sobre su distribución. Para las 93 especies restantes

los modelos de BA estuvieron siempre entre los que tenían los máximos valores de ABC, aunque en la mitad de los casos hubo dos o más modelos compartiendo este valor, (Tab. 2.II, prueba de χ^2 de Pearson $\chi^2 = 712,16$, *g.d.l.* = 16, $p < 0,01$). Por su parte, la evaluación subjetiva seleccionó un único modelo por especie, pero esta selección estuvo repartida entre todos los modelos de forma homogénea (Tab. 2.III, $\chi^2 = 11,31$, *g.d.l.* = 16, $p = 0,79$). Las coincidencias entre ambas evaluaciones no superaron las esperadas por el azar ($\chi^2 = 24,8119$, *g.d.l.* = 16, $p = 0,07$). El alto valor de ABC combinado con un desempeño promedio en la predicción puede indicar un sobre-ajuste de los modelos de BA a los datos, lo cuál es un problema común en modelos muy flexibles (Meynard & Quinn, 2007; Phillips *et al.*, 2004; Randin *et al.*, 2006; Wood & Augustin, 2002).

Tabla 2.II: Evaluación de los modelos de distribución de 93 especies de piérides según el criterio de área bajo la curva (ABC). Los valores indican el número de veces que un modelo quedó en una posición determinada (1: menor valor de ABC, 5: máximo valor de ABC) para cada especie.

	1	2	3	4	5
OE	70	17	6	0	0
EB _e	17	56	13	0	7
EB _t	5	13	64	0	11
BA _e	0	0	0	23	70
BA _t	0	1	0	23	69

No existe un único conjunto de variables que explique la distribución de todas las especies. Los modelos de OE y EB_e suponen que las variables importantes son las sugeridas por los expertos, mientras que EB_t supone que todas las variables tienen la misma importancia. Sólo los modelos BA_e y BA_t permiten seleccionar y ordenar las variables según su importancia por medio del índice de Gini. La

Tabla 2.III: Evaluación subjetiva de la predicción de los modelos de distribución de 93 especies de piérides. Los valores indican el número de veces que un modelo quedó en una posición determinada (1: peor modelo, 5: mejor modelo) para cada especie.

	1	2	3	4	5
OE	24	23	8	16	22
EB _e	24	29	11	19	10
EB _t	22	21	14	18	18
BA _e	22	24	8	20	19
BA _t	20	22	10	17	24

suma de los valores de Gini de los 70 modelos de BA_e escogidos por ABC indican que la altura, la longitud, la precipitación media anual y la latitud son las cuatro variables más importantes entre las propuestas por los expertos. Para el caso de los 69 modelos de BA_t, de las 221 variables disponibles, 207 se utilizaron al menos una vez, pero las siete variables más importantes según el índice de Gini fueron la precipitación del mes de agosto (prc8), longitud, latitud, temperatura máxima nocturna (Tq100n), temperatura máxima mensual del mes de febrero (tmx2), la precipitación mensual promedio del mes de julio (prc7) y el índice de vegetación normalizado para el mes de septiembre (NDVI09, Apéndice B).

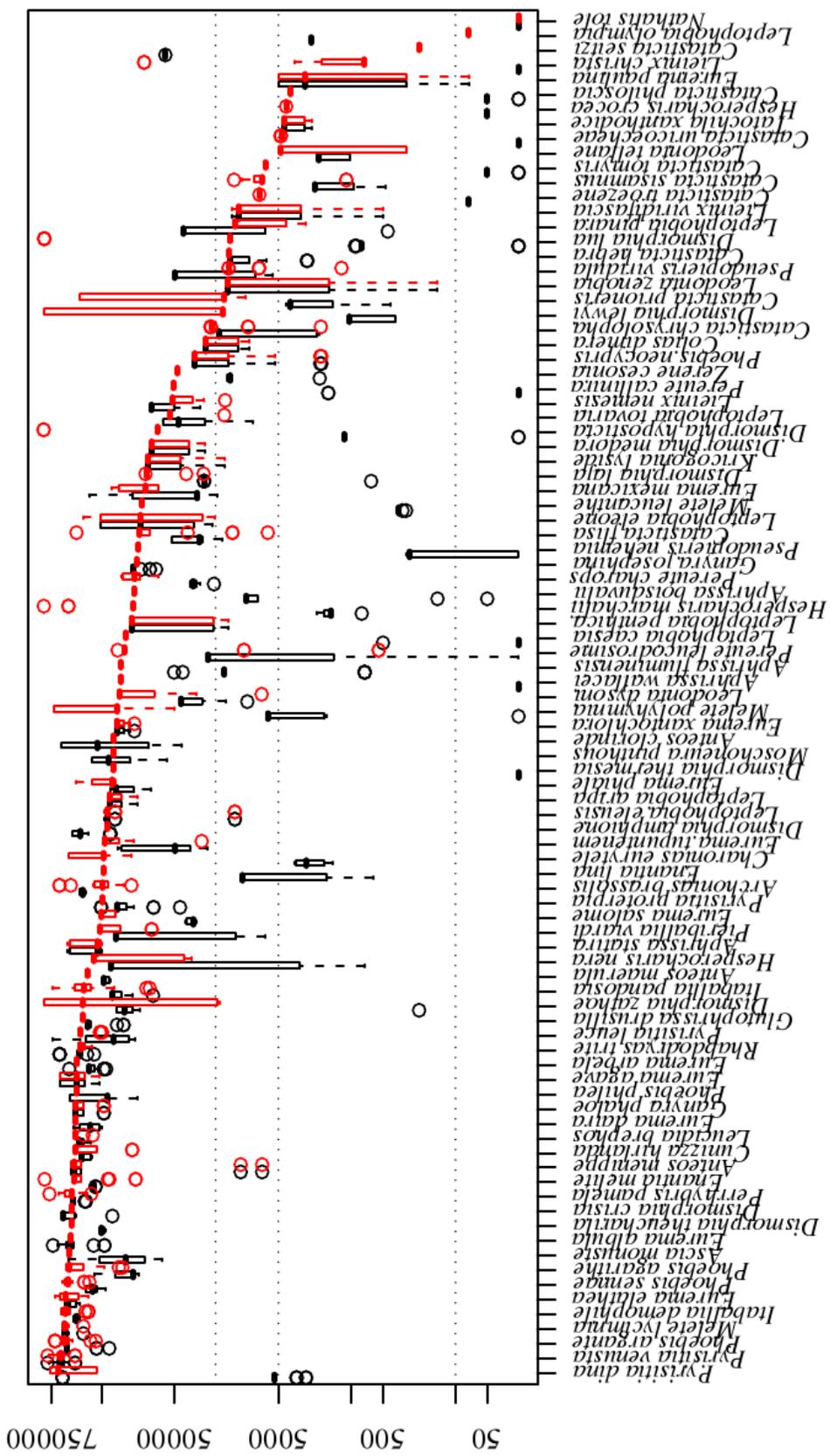


Figura 2.4: Área de distribución predicha para cada especie por los mejores modelos. Las cajas representan el valor medio, el primer y tercer cuartil y los puntos representan valores extremos que superan el intervalo intercuartil. Selección según ABC, en negro y selección subjetiva, en rojo. Las especies están ordenadas según el área media predicha por este segundo criterio.

El área de distribución estimada para cada una de las especies es muy variable (Fig. 2.4). Utilicé una ANOVA con efectos aleatorios para ver como se reparte esta variabilidad. En promedio, 84,9 % de la variabilidad en las predicciones de cada especie se debe a la selección del punto de corte, y un 15,1 % se debe al criterio de selección del mejor modelo para cada especie.

2.3.3. Predicción de la riqueza de especies

Las dos predicciones de riqueza basadas en los mapas de distribución difieren de los patrones previstos por expertos. Los mapas de distribución escogidos con un criterio objetivo están sesgados a la Cordillera de la Costa, específicamente a las principales localidades de recolección del MIZA. La suma de los mapas escogidos subjetivamente muestra un patrón más complejo con riquezas mayores en la vertiente llanera de los Andes y en la Cordillera de la Costa, y valores similares en Perijá y Turimiquire. Pantepui muestra valores intermedios de riqueza, mientras el Delta del Orinoco y los llanos muestran valores bajos (Fig. 2.5).

La predicción de riqueza a partir de los mapas de distribución se vió afectada por la incertidumbre y el sesgo de omisión de los modelos de distribución. En este caso el ANOVA con efectos aleatorios muestra que la variabilidad en la predicción depende en un 95,5 % de la selección de los modelos, y sólo en un 4,5 % de la selección del punto de corte. La riqueza promedio según AUT_{SUB} es de 22,82 especies, un 50 % más que las 15,69 predichas por AUT_{ABC} . Esta diferencia se debe principalmente a mayores valores en el estado Bolívar y en las cordilleras, especialmente la de los Andes (Fig. 2.5). La variabilidad en ambas predicciones es relativamente

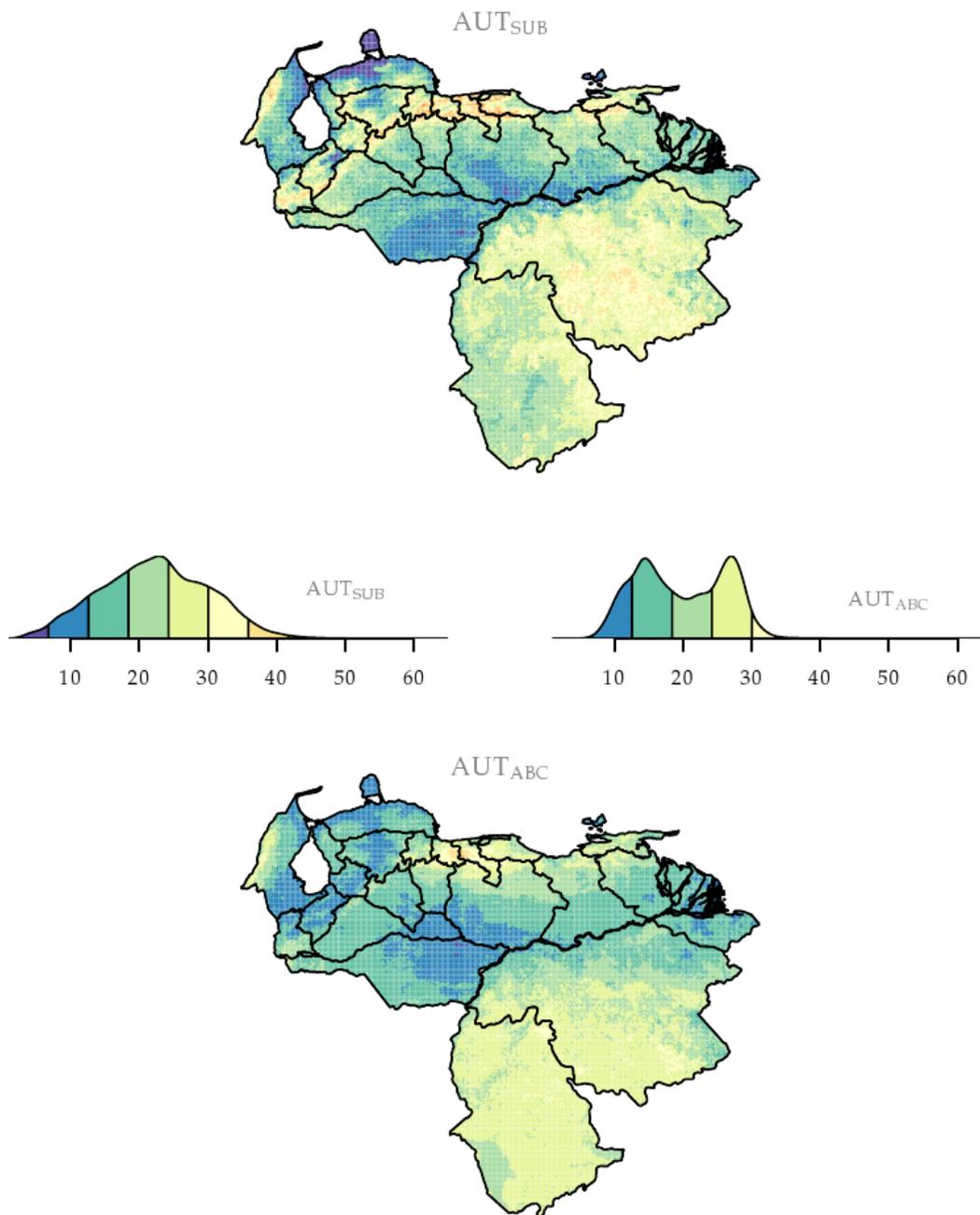


Figura 2.5: Suma de los mapas de predicción de distribución de especies seleccionados con un criterio objetivo (AUT_{ABC}) y un criterio subjetivo (AUT_{SUB}). Los mapas muestran el número esperado de especies, los gráficos en el medio representa la escala de colores común a ambos mapas junto con la distribución de valores de cada uno de los mapas.

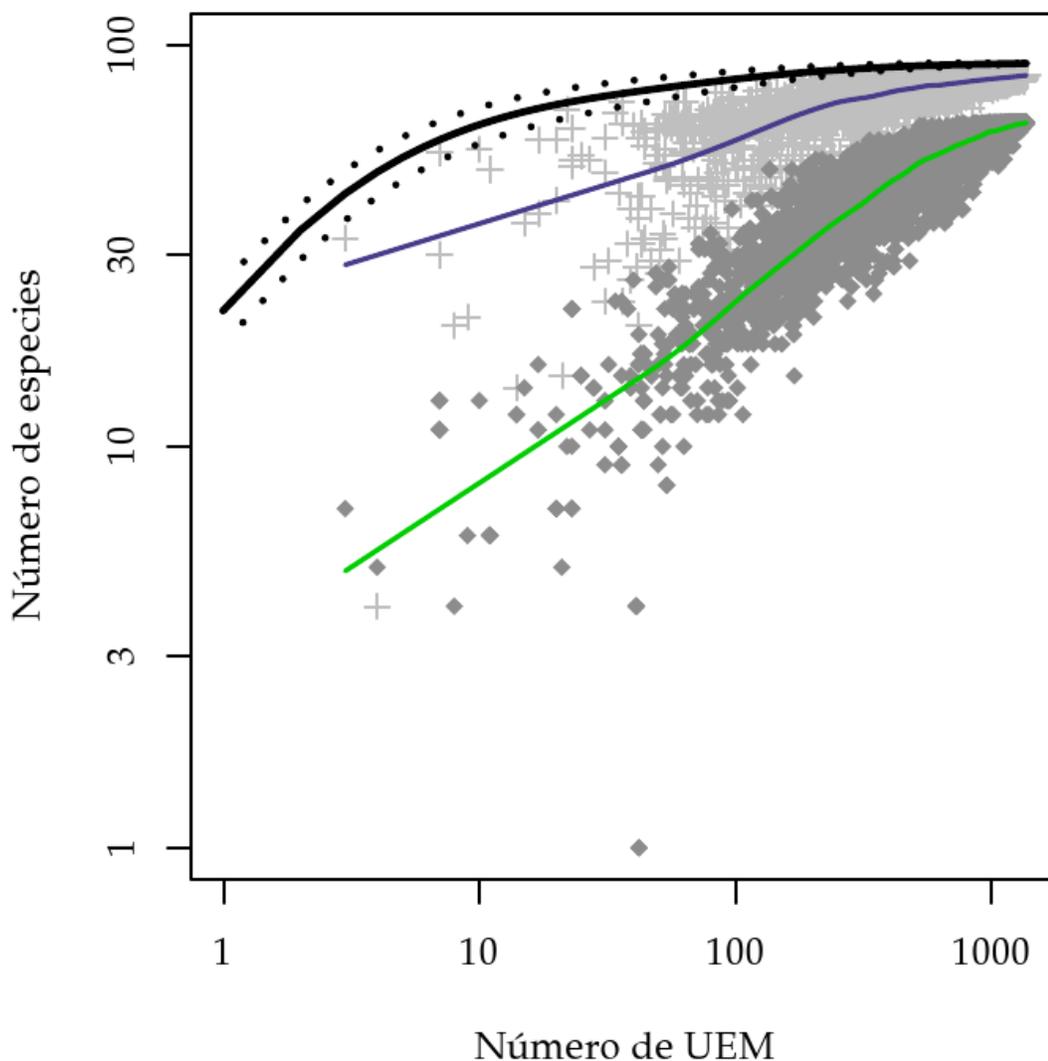


Figura 2.6: Estimados de la relación especies-área para las mariposas de la familia Pieridae en Venezuela. Utilizo el número de Unidades Elementales de Muestreo (UEM) como una medida sucedánea del área muestreada. Los círculos oscuros muestran el número de especies detectadas en diferentes combinaciones aleatorias de las URAs, las cruces muestran el número de especies que pudieran estar presentes según los mapas de distribución. La curva azul y la curva verde muestran el promedio empírico de esta relación para ambos casos, mientras que las líneas negras muestran la relación esperada (con sus intervalos de confianza) bajo un esquema de muestreo completamente aleatorio que abarque todo el país.

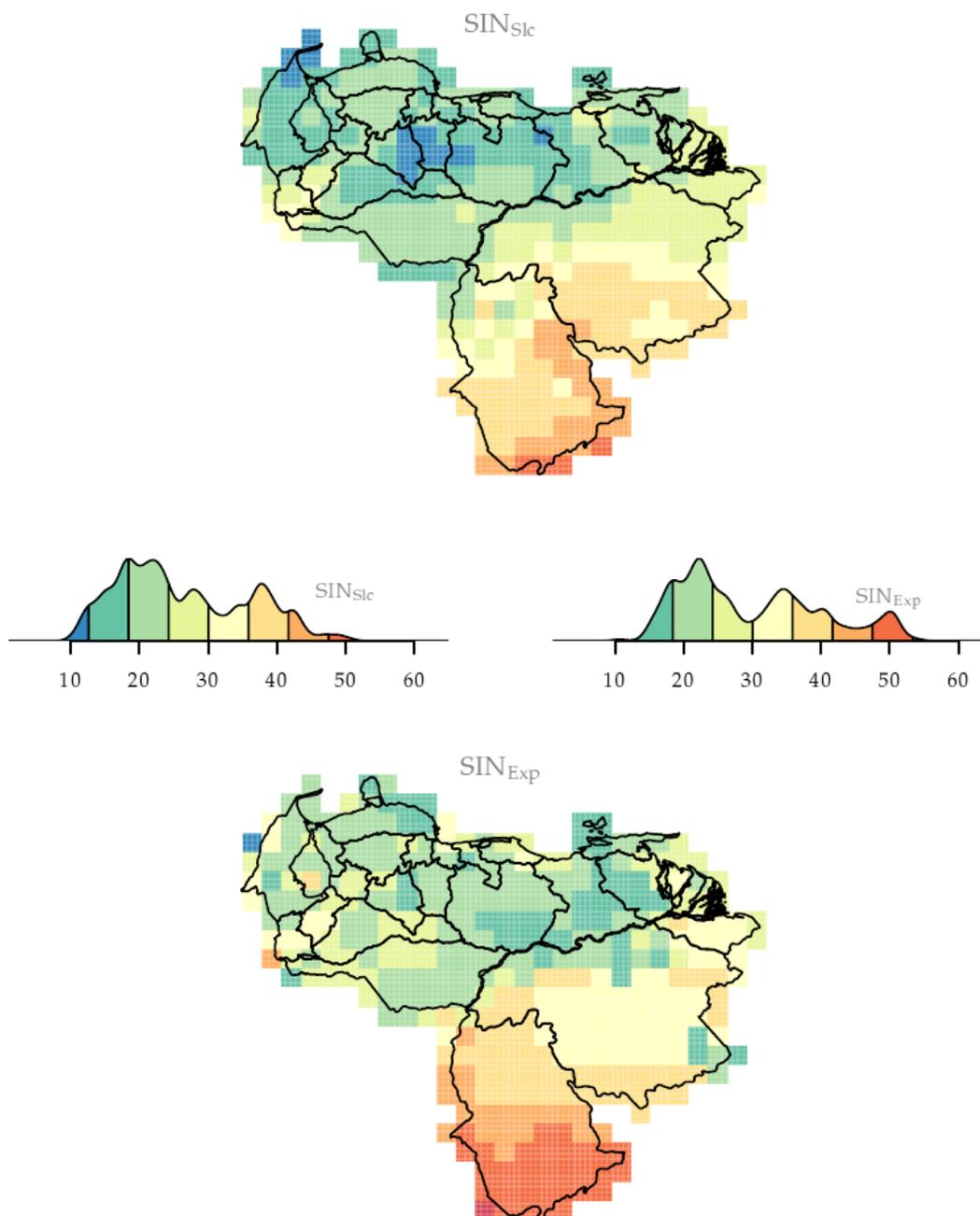


Figura 2.7: Predicción de la riqueza de especies a partir de modelos no-lineales de efectos mixtos basados en una selección previa de variables (SIN_{Exp}) y una selección objetiva (SIN_{Slc}). Los mapas muestran el número esperado de especies, los gráficos en el medio representa la escala de colores común a ambos mapas junto con la distribución de valores de cada uno de los mapas.

baja, con promedios de 1,41 (AUT_{ABC}) y 1,69 (AUT_{SUB}) especies, y se reparte de manera uniforme en toda el área de estudio. El sesgo de ambas predicciones es desconocido, pero según la lista de especies presentes en el país (Apéndice A), por lo menos el 12 % de las especies conocidas o esperadas para el país no pudieron ser incluidas en este análisis por falta de datos.

Los muestreos sistemáticos también se ven afectados por la baja detectabilidad y los sesgos geográficos. A lo largo de las transecciones de NeoMapas se capturaron una media de 12 especies por URA, y sólo cuatro URAs tuvieron más de 20 especies (e13, h03, h04 y k24). Al combinar todas las URAs, la relación entre número de especies y área es casi lineal en escala logarítmica por tres órdenes de magnitud (Fig. 2.6). Sin embargo, esta curva sólo toma en cuenta las especies detectadas. Al colocar el número de especies que pudiesen estar presentes según los mapas de distribución, el número de especies “detectadas” aumenta y la pendiente de la curva disminuye ligeramente a partir de 100 localidades. Ahora bien, si en vez del muestreo anidado, las localidades de muestreo se distribuyesen aleatoriamente en todo el país, la curva resultante estaría ligeramente por encima de la anterior y mostraría una disminución de la pendiente paulatina a partir de las 10 localidades.

Los modelos no-lineales ajustados a las curvas de acumulación de especies para cada región permiten estimar la fracción de especies no detectadas, incluso a pesar de estos sesgos. De hecho sus predicciones fueron mayores que los estimados autecológicos y presentaron menor discrepancia entre sí. Los modelos no lineales predicen un promedio de entre 24 y 27 especies por URA, dependiendo de las

variables seleccionadas (Fig. 2.7). La variabilidad de estos estimados fue baja y comparable con la variabilidad de los estimados autecológicos (ver valor de ϵ en la Tab. 2.IV).

Los modelos sinecológicos sugieren un gradiente de riqueza diferente al de las predicciones autecológicas. Según el criterio de Akaike SIN_{Slc} fue superior al modelo nulo y a SIN_{Slc} (Tab. 2.IV). Sin embargo, las predicciones coinciden en señalar las regiones al sur y en el delta del Orinoco como las de mayor riqueza, especialmente hacia el sur del estado Amazonas (Fig. 2.7). Las predicciones autecológicas coinciden con las predicciones sinecológicas en gran parte del sureste del país (estado Bolívar), los llanos centrales y la cuenca del Lago de Maracaibo al occidente, pero predicen una riqueza mucho mayor en las cordilleras andinas (incluyendo a Perijá en occidente) y de la costa.

2.4. Discusión

Al menos para la mitad de las mariposas piérides de Venezuela la distribución puede ser explicada por un pequeño conjunto de variables propuestas por expertos y por reglas sencillas basadas en intervalos. Para la otra mitad es necesario incluir variables adicionales y relaciones más complejas (Tabs. 2.II y 2.III). Sin embargo la diferencia entre las principales variables seleccionadas por métodos objetivos y las propuestas por expertos es muy sutil, aunque las primeras mostraron un mejor desempeño al momento de predecir la riqueza de especies a partir de datos del muestreo sistemático. Las estrategias autecológicas y sinecológicas mostraron ser complementarias pues ambas revelaron patrones importantes, pero a la vez se

Tabla 2.IV: Ajuste de la función de acumulación de especies (S) por unidad de esfuerzo (E), según la fórmula de Clench, por medio de un modelo no lineal con efectos mixtos.

<i>Modelo</i>	<i>X</i>	<i>gdl</i>	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	<i>logLik</i>
SIN _{Nulo}	constante	3	34 266, 59	34 287, 49	-17 130, 29
SIN _{Exp}	5 var. BA _e	8	31 195, 54	31 251, 27	-15 589, 77
SIN _{Slc}	7 var. BA _t	10	29 692, 86	29 762, 51	-14 836, 43

Repartición de la varianza para los tres modelos:

	b_{URA}	ϵ
SIN _{Nulo}	7 601, 82	1, 56
SIN _{Exp}	6 742, 66	1, 72
SIN _{Slc}	5 508, 13	2, 10

Efectos fijos del mejor modelo (SIN_{Slc}):

	<i>Estimado</i>	<i>E.E.</i>	<i>gdl</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
β_0	27, 847	0, 287	7 782	96, 940	< 0, 001
β_1prc8	-1, 381	0, 426	7 782	-3, 242	0, 001
β_2x	$-0, 3 \times 10^{-5}$	$0, 03 \times 10^{-5}$	7 782	-11, 481	< 0, 001
β_3y	$-2, 6 \times 10^{-5}$	$0, 08 \times 10^{-5}$	7 782	-34, 618	< 0, 001
$\beta_4Tq100n$	4, 151	0, 084	7 782	49, 128	< 0, 001
β_5tmx2	-8, 402	0, 111	7 782	-75, 603	< 0, 001
β_6prc7	5, 148	0, 486	7 782	10, 603	< 0, 001
$\beta_7NDVI09$	-0, 017	0, 079	7 782	-0, 217	0, 829

vieron afectadas por la calidad de los datos disponibles. Este punto es muy importante para interpretar correctamente los resultados obtenidos.

El hecho de que no haya un modelo único que sea aplicable a todas las especies realza la importancia de combinar toda la información disponible con métodos de análisis y comparación rigurosos. Hasta la fecha nadie ha intentado hacer esto para las mariposas neotropicales, generalmente los mapas de distribución se basan exclusivamente en la opinión de expertos o en presentar la distribución de las localidades de captura (Bollino & Costa, 2007; Hall & Willmott, 1996; Le Crom *et al.*, 2004; Llorente-Bousquets *et al.*, 1993; Willmott, 2003), y cuando se han aplicado modelos de distribución sólo se han incluido unas pocas variables representativas del conocimiento de expertos (Peterson *et al.*, 2002).

El proceso de modelización se fundamenta en una serie de decisiones objetivas y subjetivas que inevitablemente afectan los resultados obtenidos (Araujo & New, 2006). Para tratar de optimizar este proceso comparé los resultados obtenidos con una opción subjetiva y otra objetiva en dos pasos críticos: la selección de variables y la selección del mejor modelo. En el primer caso las diferencias entre ambas alternativas son menores de lo que parece a primera vista. Esto se debe a que es muy común recurrir a variables indirectas, como la altura, para tratar de explicar relaciones más complejas que apenas podemos intuir con el limitado conocimiento disponible (Guisan & Thuiller, 2005). De hecho las variables que fueron seleccionadas con mayor frecuencia por métodos objetivos parece que representan los mismos gradientes de variación que las variables sugeridas por expertos: temperatura (que varía con la altura), precipitación e índice de vegetación (relacionada

con la cobertura). La ventaja de esta selección objetiva es que permite mejorar la resolución de las predicciones y formular preguntas más específicas: ¿por qué la máxima temperatura nocturna y no la diurna?, ¿por qué la precipitación de julio y agosto?, ¿por qué el índice de vegetación de septiembre?. Estas variables pueden estar indicando la importancia de ciclos reproductivos, los cuales han sido poco estudiados en mariposas tropicales, pero pueden tener regularidades muy marcadas (Braby, 1995; Shapiro *et al.*, 2003). Para poner a prueba estas hipótesis es necesario hacer estudios a largo plazo sobre la fenología de estas especies (Thorne *et al.*, 2006).

La selección del mejor modelo de distribución entre los posibles candidatos fue un paso muy sensible del análisis. La diferencia entre los dos criterios utilizados aumenta la incertidumbre en las predicciones del área de distribución. Aparentemente el problema es que los modelos de distribución más complejos tienden a sobre-ajustarse a los datos, es decir, predicen muy bien en las zonas con datos disponibles, pero tienen un pobre desempeño en las zonas no muestreadas (Guisan & Thuiller, 2005; Randin *et al.*, 2006). En este caso el problema persiste aún cuando estratifico los datos de “ausencias”, lo que me indica que el origen del problema puede deberse a que los datos de presencia no son representativos de la distribución de las especies. Por ahora la selección subjetiva es la única medida que sirve para disminuir este problema (Loiselle *et al.*, 2008). Sin embargo en el mediano plazo será necesario aumentar el esfuerzo de muestreo en las regiones subrepresentadas hasta mejorar el desempeño de los modelos.

Los métodos sinecológicos para predecir la riqueza de especies sólo tienen éx-

ito si las especies responden a variables similares (Ferrier & Guisan, 2006). Los modelos no lineales tuvieron un buen ajuste a los datos, incluso a pesar de basarse en un reducido conjunto de variables que probablemente sea poco representativa de las más de 200 variables utilizadas en los modelos de distribución (Tab. 2.IV). Esto indica que, en líneas generales, las especies sí responden a un patrón común, aunque para cada una se exprese a través de variables diferentes.

Ambas estrategias difieren en los patrones predichos: la estrategia autecológica le da más peso al gradiente altitudinal, mientras que la sinecológica resalta la diferencia entre el sur y el norte del Orinoco. Las diferencias entre ambas predicciones puede estar relacionada con la distribución de especies de montaña de los géneros *Catasticta*, *Leptophobia* y *Dismorphia*. Aparentemente ellas tienen respuestas individuales a las variables ambientales que no encajan en el patrón general que sigue el resto de las especies. Por otro lado estas especies son poco frecuentes en colecciones y muestreos sistemáticos. Para profundizar en el estudio de estos patrones es necesario estudiar mejor a estos grupos de especies y realizar muestreos selectivos en las localidades con mayor discrepancia en las predicciones.

El detalle y resolución de las predicciones aporta nuevos elementos para estudiar la riqueza de especies de la familia Pieridae en Venezuela. La estrategia autecológica predice diferencias de riqueza en ambas vertientes de los Andes y entre las diferentes cordilleras. Por su parte la estrategia sinecológica predice un gradiente entre Pantepui y el Delta, pero manteniendo valores mayores que en el resto del país, y predice una alta riqueza en Turimiquire, una región poco explorada hasta la fecha (Viloria, 2000). Ambas predicciones pueden considerarse cómo

hipótesis que necesitan someterse a prueba con muestreos selectivos y análisis con mayor resolución espacial.

Es poco lo que se conoce sobre patrones generales de riqueza en mariposas neotropicales, por lo que los resultados del estudio de las piérides de Venezuela será una referencia importante para futuros trabajos. Éstos coinciden a grandes rasgos con los patrones propuestos por expertos y que se supone predominan en mariposas tropicales, sin embargo no existen muchos ejemplos de análisis similares en el continente americano que permitan una comparación directa. La mayor parte de los estudios sobre riqueza de especies se han limitado a comparar el número de especies capturadas en diferentes áreas geográficas, y muy pocas veces han estudiado explícitamente el efecto de variables ambientales (Beccaloni & Gaston, 1995; Brown, 1997; Brown & Freitas, 2000; Kerr, 2001; Willmott, 2003). Por otro lado las curvas de acumulación de especies han sido utilizadas principalmente para predecir la riqueza en localidades y regiones específicas (Díaz-Francés & Soberón, 2005; Robbins *et al.*, 1996; Soberón M. & Llorente B., 1993; Wood & Gillman, 1998). Los casos de predicción espacial de riqueza combinados con variables ambientales se han limitado a México y Canadá, y han tenido un enfoque dirigido a la conservación y predicción del efecto del cambio climático más que a estudiar las relaciones entre riqueza y variables ambientales (Peterson *et al.*, 2004, 2002; Soberón *et al.*, 2000).

Es necesario entender también las fuentes de error de estos modelos, y no simplificar sus resultados, especialmente cuando se desean aplicar medidas de conservación concretas. La selección del mejor modelo y el punto de corte óptimo

están sujetos a errores de juicio y puede generar incertidumbre en la predicción (Fig. 2.4). Por ejemplo, para clasificar a una especie en una categoría de riesgo en base a su área de ocupación, es necesario hacer varias predicciones y considerar cuál porcentaje de éstas cae dentro del intervalo de interés, y no sólo la predicción puntual o la media de las predicciones de un modelo. En este caso particular, si utilizo 20 000 km² como un umbral arbitrario para definir a las especies restringidas, 14 especies (*Catantix hebra*, *C. philoscia*, *C. sisamnus*, *C. tomyris*, *C. troezenae*, *C. uricoecheae*, *Eurema paulina*, *Hesperocharis crocea*, *Lieinix viridifascia*, *Leodonta tellane*, *L. zenobia*, *Leptophobia olympia*, *Nathalis iole* y *Tatochila xanthodice*) clasificarían como restringidas sin ninguna duda, mientras que otras 39 especies podrían considerarse restringidas o no, dependiendo del punto de corte y el modelo utilizado.

Los sesgos y vacíos presentes en los datos disponibles también pueden estar influyendo en estos resultados. La baja densidad de localidades de presencia al sur del Orinoco puede provocar que los mapas de distribución de algunas especies estén sesgados hacia el norte. Por otro lado, los pocos muestreos sistemáticos realizados en las cordilleras andinas y costeras parecen ser insuficientes para captar todas las especies que pudieran estar presentes allí, y podría ser el motivo de la subestimación de los valores en esta zona.

Para disminuir esta incertidumbre y resolver las discrepancias entre los estimados es necesario mejorar la cobertura espacial del muestreo sistemático. Viendo sólo la distribución espacial de los registros se pueden identificar vacíos de información a lo largo del Orinoco alto y medio, en los estados Apure, Guárico, Amazonas y Bolívar, y en el delta del Orinoco (Fig. 2.2). Pero la comparación de

las predicciones de riqueza indica que es necesario incrementar los muestreos en ambas vertientes de las cordilleras andina y de la costa y en Pantepui (Fig. 2.5).

El conocimiento sobre la familia Pieridae en Venezuela es todavía escaso, y no existía hasta la fecha un estudio dedicado a los patrones de distribución o riqueza de especies de esta familia en el país. Los resultados obtenidos permiten plantear preguntas e hipótesis más específicas sobre la distribución de las especies que pueden ser abordadas por muestreos selectivos. Sin embargo la riqueza de especies es sólo uno de los componentes de la diversidad. En el próximo capítulo abordo el tema de la repartición de abundancias entre las especies de una región, que me permitirá combinar estos estimados de riqueza con estimados de equidad para comparar la diversidad entre regiones.

Capítulo 3

Estimación de la abundancia de las mariposas Pieridae en las regiones de análisis

3.1. Introducción

Existen dos preguntas fundamentales relacionadas con la abundancia de especies: ¿cómo se diferencian las especies abundantes de las escasas, y cómo se puede estimar la diversidad de una comunidad o localidad?.

La abundancia promedio suele considerarse una propiedad intrínseca de las especies que puede indicar limitaciones propias de sus historias de vida. Una baja abundancia puede estar asociada con restricciones geográficas o ecológicas (Gaston, 1996; Gaston *et al.*, 1997; Holt *et al.*, 1997), y por ello representa un indicador de su vulnerabilidad (Kunin & Gaston, 1993; Preston, 1948; Rabinowitz *et al.*, 1986). Generalmente los libros dedicados a las mariposas suelen indicar esta característica de las especies respaldándose en observaciones propias de los autores, pero sin seguir un procedimiento estandarizado (DeVries, 1987; Le Crom *et al.*, 2004; Neild, 1996). El estudio de los patrones de abundancia, y su comparación con los patrones de distribución, permite realizar esta caracterización con datos cuantitativos y diferenciar entre los tipos de abundancia/escasez.

Por otro lado la repartición de la abundancia de las especies en una localidad o comunidad está relacionada directamente con el concepto de diversidad (Magurran, 2005; McGill *et al.*, 2007). Una comunidad equitativa es considerada más diversa que una comunidad con el mismo número de especies pero dominada por unas pocas (Peet, 1974; Yoccoz *et al.*, 2001). Este patrón es por tanto un indicador de las diferencias entre comunidades, y puede servir para describir gradientes de diversidad.

Ambas preguntas se enfocan en un mismo fenómeno observado desde perspectivas complementarias. Gran parte del estudio ecológico está dirigido a entender los factores que afectan la presencia y la abundancia de las especies, ya sea en localidades restringidas, en regiones geográficas heterogéneas, o a nivel global (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 1978). Históricamente el estudio de los patrones de abundancia se ha centrado en describir la estructura de comunidades animales o vegetales bien delimitadas (Krebs, 1978). En los últimos años, y gracias a la disponibilidad de nuevas fuentes de datos, se ha prestado creciente atención a los patrones intra-específicos de abundancia que se observan al comparar poblaciones a lo largo de gradientes geográficos y ambientales extensos, o a lo largo de series de tiempo que abarcan varias generaciones (Brown *et al.*, 1995).

Si bien el estudio de las abundancias tiene una larga tradición en ecología, no existen procedimientos estándares para estimar, visualizar, comparar y probar hipótesis sobre la abundancia de las especies (McGill *et al.*, 2007). Cada uno de estos pasos requiere de un tratamiento cuidadoso antes de comenzar la discusión sobre los mecanismos que pueden predominar en la formación de las comunidades

naturales.

La estimación correcta de la abundancia de especies animales a partir de una muestra debe tomar en cuenta la probabilidad de detección de los individuos que varía según los métodos de captura y las características de la especie. Una vez que contamos con los estimados puntuales de la abundancia para un conjunto de especies y localidades es necesario comparar estos valores utilizando un método sistemático. A través de un histograma de frecuencias o de un gráfico de abundancias ordenadas se puede describir la distribución empírica de las abundancias (DEA) de forma eficiente, y así caracterizar la estructura de una comunidad, muestra o conjunto de especies (Tokeshi, 1993).

Regularidades en la forma de la DEA entre diferentes conjuntos de datos pueden apuntar hacia mecanismos o leyes ecológicas que expliquen el funcionamiento de estas comunidades (McGill *et al.*, 2007). El desarrollo y aplicación de modelos de distribución de abundancia (MDA) simplemente busca dar una expresión rigurosa a esas regularidades y conectarlas explícitamente con potenciales mecanismos. Estos mecanismos generalmente están asociados a diferentes hipótesis macroecológicas.

Sin embargo, el estudio de estas regularidades no es tan sencillo como pudiera parecer a primera vista. Una serie de factores pueden jugar un papel importante al momento de discernir entre modelos que compiten entre sí: el subconjunto de modelos a comparar; el criterio de selección empleado; la incertidumbre en la estimación de la detectabilidad y la abundancia; y la selección de la escala espacial o temporal de muestreo.

Para poder distinguir entre los posibles mecanismos es necesario ir más allá de un simple ajuste matemático e introducir pruebas estadísticas y ecológicas rigurosas y extensivas (McGill, 2003a; McGill *et al.*, 2007, 2006). Un primer paso para ello es el desarrollo de un marco conceptual común que permita evaluar y comparar diferentes modelos objetivamente. Luego es necesario contar con una buena replicación de las unidades de análisis que permita explorar patrones cualitativos y cuantitativos recurrentes entre diferentes niveles de análisis (escalas geográficas, grupos taxonómicos, condiciones ambientales, etc.).

3.1.1. Modelos macroecológicos

La variabilidad en la abundancia de una especie puede ser explicada como la interacción entre su dinámica poblacional y las condiciones de su entorno (Pulliam, 2000). En un entorno estático y en equilibrio, y según el concepto de nicho ecológico de Hutchinson (1957), podríamos esperar una correspondencia directa entre calidad de hábitat y tamaño poblacional. En los lugares dónde encontramos la combinación precisa de variables ambientales, la capacidad de carga y las tasas de crecimiento de la especie deberían ser mayores. Mientras que en lugares de baja densidad o baja calidad de recursos las poblaciones no pueden mantener tasas de crecimiento positivas y eventualmente desaparecen (Venier & Fahrig, 1996). Pero la relación entre poblaciones y hábitats es dinámica y compleja. En sitios con baja calidad de hábitat, dónde la reproducción y supervivencia es baja, la migración de zonas aledañas puede mantener densidades poblacionales moderadas o altas, en lo que se conoce como una dinámica de fuente-sumidero (Pulliam, 1988). Igual-

mente, no todos los lugares con condiciones adecuadas mantienen poblaciones estables, ya sea por extinciones locales o por limitaciones en el movimiento de individuos (Bowman *et al.*, 2002; Hanski & Gilpin, 1997).

A pesar de las complejas interacciones entre hábitat y dinámica poblacional los patrones de abundancia y distribución observados para diferentes taxones y localidades muestran muchas características comunes. Las especies muestran una gran heterogeneidad y una alta correlación en sus valores de abundancia, con una o pocas regiones de alta densidad concentradas generalmente hacia el centro de sus áreas de distribución (Brown *et al.*, 1995). La intersección de estos patrones en una localidad genera ensambles inter-específicos con pocas especies muy abundantes y una larga lista de especies raras o escasas que generalmente se concentra en localidades de alta riqueza de especies (Brown, 1984).

Históricamente ambos patrones han sido descritos como distribuciones log-normales, para las cuales existen varias interpretaciones (Frontier, 1985; Preston, 1962). Sin embargo se ha mantenido abierto un debate sobre la verdadera forma de esta relación y los mecanismos que la pueden generar, especialmente sobre la importancia relativa del nicho y de las dinámicas poblacionales. Se ha postulado que una fuerte relación espacial entre calidad de hábitat y tamaño poblacional mantenida a lo largo de diferentes escalas espaciales debería generar patrones de abundancia similares entre taxones y hábitats con diferentes características (Brown, 1984; Brown & Maurer, 1989; Brown *et al.*, 1995). Por ello la presencia de patrones recurrentes ha sido considerada una prueba de la importancia del nicho ecológico como elemento estructurador de las comunidades (MacArthur, 1957; Tokeshi,

1990).

Sin embargo, modelos neutrales, que no consideran diferencias específicas ni relaciones entre especies y condiciones ambientales, y que son mantenidos exclusivamente por dinámicas poblacionales, también son capaces de generar patrones de abundancia muy similares a los observados (Bell, 2000; Hubbell, 2001; McGill, 2003a,b; McGill & Collins, 2003).

Otro grupo importante de modelos ha surgido a partir del estudio de propiedades estructurales de los ecosistemas. Un proceso de invasión jerárquico, la auto-correlación espacial en los valores de abundancia y/o la autosimilitud en los patrones de distribución de las especies pueden generar patrones intra- e inter-específicos de abundancias similares a los observados en la naturaleza (Borda de Água *et al.*, 2002; Frontier, 1985; Harte *et al.*, 1999; McGill & Collins, 2003; Mouillot & Lepretre, 2000; Wilson, 1991). En estos casos la interacción entre el espacio y la especie no está determinada por procesos poblacionales o requerimientos del nicho, sino por la distribución espacial de recursos. Comúnmente estos modelos se han formulado en términos de geometría fractal (Brown *et al.*, 2002; Mandelbrot, 1982; Sugihara & May, 1990).

El objetivo de este capítulo es caracterizar los patrones intra- e inter-específicos de abundancia para las mariposas piérides de Venezuela en las unidades regionales de análisis (URAs) de NeoMapas. Primero voy a buscar un estimado apropiado de abundancia, luego voy a ajustar seis modelos que representan sendas hipótesis macroecológicas, y finalmente utilizaré los parámetros de los modelos con mejor soporte para comparar las características de las especies y las regiones y tratar de

responder las dos preguntas planteadas anteriormente.

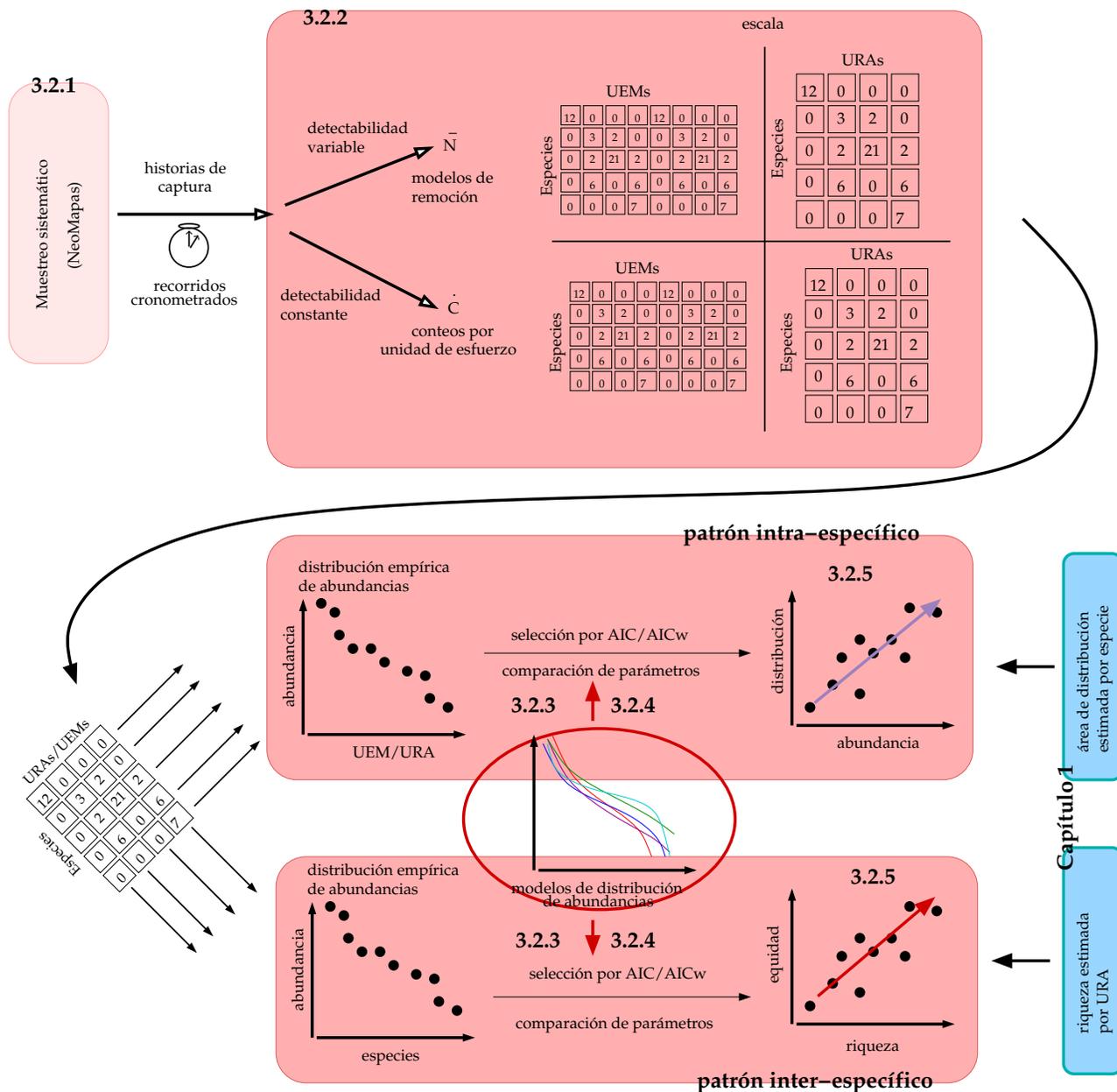
3.2. Materiales y Métodos

Los patrones intra- e inter-específicos de abundancia se enfocan en los datos de abundancia desde dos perspectivas complementarias. Ambos enfoques tienen un par de pasos en común: la estimación de la abundancia a partir de conteos y el ajuste de los modelos de distribución de abundancias (Fig. 3.1). En este caso tomé los conteos del muestreo sistemático de NeoMapas, los cuales me permitieron comparar dos métodos de estimación de abundancia en dos escalas diferentes. Al final, las dos preguntas principales están relacionadas con los patrones de distribución y riqueza de especies discutidos anteriormente (Cap. 2).

3.2.1. Datos de captura de mariposas

Para este análisis utilicé los datos de captura de mariposas piérides de NeoMapas para varias regiones del país. Incluí los datos de todas las unidades elementales de muestreo (UEM) con datos confiables de identificación de las especies de esta familia. La unidad de muestreo consiste en una sesión de captura cronometrada, dividida en varios periodos de duración fija (10 periodos de tres minutos ó seis periodos de cinco minutos, etc.). Para cada recorrido se anotó el tiempo, el valor de varias variables microclimáticas y otras observaciones sobre las condiciones del muestreo en una planilla. Las colectas de cada periodo y de cada colector se mantuvieron en sobres separados. La duración total de cada sesión de captura fue variable, entre 10 y 90 minutos, pero en la mayor parte de los casos fue de 30 min-

Figura 3.1: Sinopsis de los métodos utilizados para estimar los patrones intra- e inter-específicos de abundancias. Los números se refieren a las secciones correspondientes.



utos, igualmente el número de colectores fue variable, entre uno y siete por sesión.

El esfuerzo invertido en cada sesión de captura, E_{UEM} , se mide por la duración en minutos, m , y el número de colectores, p . El número de ejemplares de una especie capturados en cada sesión, C_{UEM} , dividido por E_{UEM} lo definí como un conteo estandarizado, o \hat{C}_{UEM} para dicha especie, y lo utilicé como un estimador sencillo de abundancia en esta escala de análisis.

Los datos de NeoMapas están agrupados por unidades regionales de análisis o URAs. El conteo de una especie en una URA es simplemente la suma de los conteos de todas las sesiones, $C_{URA} = \sum C_{UEM}$; el conteo estandarizado es $\hat{C}_{URA} = \sum C_{UEM} / \sum E_{UEM}$ para todas las UEM incluidas en la URA, incluyendo aquellas en las que no se capturó la especie. Cuando se comparan conteos de diferentes especies dentro de una URA no es necesario utilizar los conteos estandarizados, pero sí cuando se comparan valores de una misma especie entre diferentes URAs.

3.2.2. Estimación puntual de la detectabilidad y abundancia

En los estudios tradicionales de comunidades o poblaciones de mariposas se suelen utilizar los conteos como un indicador de abundancia. Pero, debido a la variabilidad en la tasa de detección, los conteos no son estimadores de abundancia confiables, a menos que se realice una calibración apropiada, o que se utilicen índices compuestos de varios conteos anuales (Pollard, 1984; Pollard & Yates, 1993; Warren *et al.*, 1986).

En el caso particular de las mariposas, todos los métodos de captura y observación por medio de conteos visuales (Ruszczyk & De Araujo, 1992), colocación de

trampas (Pyrz & Wojtusiak, 2002; Shahabuddin & Terborgh, 1999; Wood & Gillman, 1998) o capturas estandarizadas por longitud del recorrido o por duración (Caldas & Robbins, 2003; Luna Reyes & Llorente Bousquets, 2004) presentan gran heterogeneidad en la probabilidad de detección debido al comportamiento de las mariposas y a la selectividad de los métodos. Esta variabilidad en la probabilidad de detección resulta en una seria limitación para estimar y comparar valores de abundancia (MacKenzie & Kendall, 2002) y riqueza de especies (Boulinier *et al.*, 1998). Para comparar regiones es necesario estimar la magnitud de la fracción no detectada de la comunidad de estudio, y utilizar este estimado para corregir los estimados de abundancia y riqueza.

Los experimentos de marcaje y recaptura permiten la estimación conjunta de la probabilidad de detección y el tamaño poblacional, evitando o al menos reduciendo el sesgo en estos últimos estimados y permitiendo comparaciones directas (Matter & Roland, 2004). Comúnmente los estudios de marcaje y recaptura requieren de un esfuerzo de captura prolongado por cada localidad, incluyen sesiones de días enteros o de varios días, y sólo son aplicados a una o pocas especies a la vez (Matter & Roland, 2004; Schappert & Shore, 1998).

Una solución intermedia entre los simples conteos y los experimentos de marcaje y recaptura ha sido aplicada en censos ornitológicos: los conteos visuales son recogidos en varios periodos consecutivos, de forma tal que permiten el uso de modelos de marcaje y recaptura para la estimación de la detectabilidad y la abundancia (Farnsworth *et al.*, 2002; Nichols *et al.*, 2000). La probabilidad de detección dentro de una sesión de captura cronometrada puede ser calculada cuando se ob-

serva que el número de individuos de una especie capturados (u observados) sin retorno disminuye a medida que aumenta el esfuerzo de muestreo, de manera análoga a un experimento de captura con remoción que se extiende por periodos de tiempo prolongados (Farnsworth *et al.*, 2002; Moore *et al.*, 2004). Esta estrategia permite conjugar técnicas de campo rápidas y eficaces con la flexibilidad de modelos estadístico potentes y muy bien desarrollados (Nichols, 1992).

Para cada sesión de captura estimé la abundancia a partir de los conteos utilizando el modelo de Huggins (1989, 1991) de capturas en poblaciones cerradas implementado en el programa *MARK* (White & Burnham, 1999). Este modelo provee estimados de máxima verosimilitud de la probabilidad de captura y recaptura condicionados por las historias de captura de los individuos. La historia de captura se refiere a una secuencia de eventos de captura y no-captura a lo largo de una serie de periodos de tiempos. Posteriormente el tamaño poblacional de una especie en una UEM es calculado a partir del número total de ejemplares capturados en esa localidad, C_{UEM} , el número de periodos r y los estimados de detectabilidad de cada periodo \hat{k}_j a partir de la fórmula

$$\hat{N}_{UEM} = \frac{C_{UEM}}{1 - \prod_{j=1}^r (1 - \hat{k}_j)}$$

(Moore *et al.*, 2004).

El denominador de esta expresión es equivalente a la detectabilidad de esta especie bajo las condiciones de muestreo particulares, \hat{k} . La implementación de este modelo en el programa *MARK* es muy flexible y permite probar y comparar diferentes parametrizaciones del modelo, inclusive añadir covariables individuales en

la estimación (White & Burnham, 1999).

Este método requiere muchas historias de captura para que el algoritmo pueda trabajar sin problemas. En nuestro caso es necesario agrupar las observaciones según algún criterio para garantizar un número de historias de capturas suficiente. Escogí evaluar cada especie por separado, pero considerando en forma simultánea todas las sesión de capturas en que fue detectada dicha especie. Esto equivale a estimar un k constante para cada especie, o sea, que la probabilidad de detección no varia entre sitios pero si entre especies. Otras alternativas pueden explorarse al acumular suficientes datos para cada región, por ejemplo modelos en que la probabilidad de detección cambia entre especie y entre sitios, o entre sitios y no entre especies (Alldredge *et al.*, 2007).

En este caso las historias de capturas indican en cuál periodo de cada sesión de captura fueron capturados los individuos, y cada sesión de captura se codificó como un “grupo” aparte. Por tanto, los estimados poblacionales se refieren a la población detectable en cada localidad de muestreo. En los casos en que el número de periodos varió entre las sesión de capturas, completé con ceros la historia de captura correspondiente a los muestreos más cortos y fijé la probabilidad de captura en cero para estos periodos. Debido a que los individuos fueron removidos al momento de captura fijé el parámetro de recaptura en 0 para todos los intervalos.

Para las especie con suficientes historias de captura traté de ajustar 14 modelos, con k_j constante en todos los periodos ($k_{(.)}$), y con k_j variable entre periodo ($k_{(t)}$), e incluyendo como covariables el número de colectores (p), la duración del periodo

(m), el polinomio de segundo grado de la hora del día (h y h^2) y el polinomio de segundo grado de la fecha del año (f y f^2). La temperatura y la velocidad del viento al momento de captura fueron evaluadas como covariables pero finalmente descartadas para el presente trabajo.

De los diferentes modelos ajustados se eliminaron aquellos que tuvieran problemas de convergencia numérica (estimados poblacionales $>10^6$ o error típico igual a cero), con el resto de los modelos calculé el promedio del tamaño poblacional estimado. Para ello utilicé la media aritmética ponderada de las diferentes versiones de \hat{N}_{UEM} obtenidas de l modelos:

$$\bar{N}_{\text{UEM}} = \sum_i^l \hat{N}_{\text{UEM}}^{(i)} * w_i,$$

que llamaré simplemente \bar{N}_{UEM} , y el estimador incondicional de la varianza ponderada (Burnham & Anderson, 2002, , pág. 162)

$$\sum_i^n w_i * \sqrt{\sigma_i^2 + (\hat{N}_{\text{UEM}}^{(i)} - \bar{N}_{\text{UEM}})^2}$$

para estimar la dispersión de \bar{N}_{UEM} . Los pesos de cada modelo los definí a partir de los pesos normalizados de AIC (“Akaike Information Criterion”):

$$w_i = \frac{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}{\sum_i^{md} \exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}.$$

Especifiqué los modelos con la interfase *RMark*, y todos los análisis posteriores se realizaron con el software estadístico *R* (Laake, 2007; R Development Core Team, 2007).

Para las especies que no tuvieron suficientes historias de captura tuve que calcular una detectabilidad promedio para corregir los conteos y hacerlos comparables con los estimados de abundancias de las otras especies. Este promedio lo obtuve al comparar los modelos con mayor soporte para las especies que tuvieran menor incertidumbre en sus estimados.

3.2.3. Ajuste de modelos de distribución de abundancias

Para cada uno de los estimados de abundancia (\hat{C} y \hat{N}) construí dos matrices con los datos de abundancia de especies (filas) por localidad (columnas), en una matriz utilicé la escala de las UEMs, y en la otra la escala de las URAs. Cada fila de estas matrices representa un patrón de abundancia intra-específico de una especie (DEA_{spp}), mientras que las columnas representan el patrón inter-específico de una UEM o URA (DEA_{cmd}). En ambos casos eliminé las celdas con abundancia igual a cero (McGill *et al.*, 2007).

Para describir y comparar estos patrones intra- e inter-específicos de abundancia utilicé modelos representativos de cinco hipótesis macroecológicas (McGill *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 1998). Debido a que no fue posible encontrar un único marco conceptual para comparar todos los modelos, tuve que dividir el análisis en dos partes.

Primero me limité a cinco modelos que pueden ser ajustados por regresión lineal o no-lineal en un gráfico de abundancias ordenadas. Estos cinco modelos representan una hipótesis nula (distribución aleatoria de las abundancias, MDA_{Nulo}), una hipótesis de precedencia de nicho (MDA_{Pr}), una hipótesis de distribución log-

Tabla 3.I: Fórmula de los modelos de distribución de abundancias. J es la suma de individuos de todas las localidades o especies, S es el número de localidades o especies, a es la abundancia y r es el orden de la especie o localidad ($r = 1$ para la más abundante y $r = S$ para la menos abundante). α es la tasa de decaimiento en el modelo de precedencia, γ es la tasa de decaimiento de los modelos de Zipf y Zipf-Mandelbrot, f_1 es la fracción (estimada) del total de individuos que corresponden a la especie más abundante, c y β son dos constantes en el modelo de Zipf-Mandelbrot, μ y σ son el promedio y desviación estándar de las abundancias en escala logarítmica y \mathcal{N} representa la formula de desviación de una curva gaussiana.

$$\begin{aligned}
 \text{MDA}_{\text{Nulo}} & : a_r = J/S \sum_{x=r}^S 1/x \\
 \text{MDA}_{\text{Pr}} & : a_r = J\alpha(1 - \alpha)^{r-1} \\
 \text{MDA}_{\text{LN}} & : a_r = \exp(\log(\mu) + \log(\sigma)\mathcal{N}) \\
 \text{MDA}_{\text{Zf}} & : a_r = Jf_1r^\gamma \\
 \text{MDA}_{\text{ZM}} & : a_r = Jc(r + \beta)^\gamma
 \end{aligned}$$

normal (MDA_{LN}) y dos hipótesis de distribución fractal de las abundancias (modelos de Zipf, MDA_{Zf} , y Zipf-Mandelbrot, MDA_{ZM}). Para el ajuste de estos cinco modelos y el cálculo de los valores de AIC y AICw, utilicé el paquete *vegan* del software estadístico *R* (Oksanen *et al.*, 2007).

El modelo dinámico de deriva ecológica, relacionado con los modelos neutrales, sólo puede ser ajustado a la DEA_{cmd} , utilizando un método basado en máxima verosimilitud. Para ajustar el modelo de deriva ecológica utilicé el software *Tetame* (versión 1.0) que usa la fórmula de Etienne & Olff (2005) para estimar los parámetros θ y m de la distribución multinomial de suma a cero (“zero-sum multinomial”, o MDA_{ZSM} , Chave *et al.*, 2006).

Para poder comparar este modelo con los anteriores, apliqué un método de ajuste por máxima verosimilitud a MDA_{LN} , y a la distribución de Pareto (MDA_{Pr} , una distribución fractal similar a MDA_{ZM} , Hosking & Wallis, 1987; Venables & Rip-

ley, 1999; Wuertz, 2006).

3.2.4. Comparación del ajuste de los modelos

Para comparar los modelos ajustados al gráfico de abundancias ordenadas utilicé el criterio de información de Akaike (AIC), ordenando los modelos según el valor absoluto. Alternativamente calculé los pesos de Akaike (AICw) entre los 5 modelos utilizados. No pude aplicar este mismo criterio de comparación para los otros modelos debido a algunas inconsistencias en el cálculo de la verosimilitud del modelo de deriva ecológica. En vez de ello, utilicé una prueba de χ^2 para comparar los valores observados en un histograma de las abundancias en escala logarítmica con los valores esperados para cada modelo ajustado. Para cada especie o URA escogí el modelo con el menor valor de χ^2 (McGill *et al.*, 2006; Volkov *et al.*, 2003).

3.2.5. Cuantificación de los patrones

Los parámetros de los diferentes MDA pueden tener diferentes interpretaciones, pero generalmente están asociados a medidas de riqueza o equidad de especies (Tokeshi, 1993). Utilicé los parámetros de los dos modelos dominantes, MDA_{ZM} y MDA_{LN} , como punto de comparación entre las especies y las localidades.

Los parámetros μ y σ de la MDA_{LN} representan el promedio del logaritmo de la abundancia y su desviación estándar, respectivamente, por ello σ , o preferiblemente el coeficiente de variación, $CV = \sigma/\mu$, puede servir como un estimador de la equidad entre las localidades (“eveness”): mayores valores de σ o de CV indican

menor equidad (Preston, 1962; Tokeshi, 1993).

El modelo MDA_{ZM} tiene tres parámetros, el primero es una constante que no afecta la forma de la curva, γ representa el valor asintótico de la tasa de decaimiento en las abundancias, y $D = -1/\gamma$ es la dimensión fractal de las abundancias, mientras que β es un valor aproximado del número de especies/localidades que se desvían de esa tasa, siendo el signo de β contrario a la dirección de desvío. Para $\beta = 0$, MDA_{ZM} se convierte en MDA_{Zf} . La dimensión fractal está relacionada positivamente con la equidad general de las abundancias, un $\beta > 0$ se puede interpretar como una mayor equidad entre las especies/localidades abundantes que entre las menos abundantes (Frontier, 1985).

3.3. Resultados

3.3.1. Estimación de la abundancia y la detectabilidad

Existe una relación entre frecuencia de presencia y conteos de las 64 especies de píerides capturadas en los muestreos de NeoMapas. El promedio de los conteos estandarizados en las UEMs aumenta linealmente con el número de UEM con registro de presencias, y esta relación es significativa (Fig. 3.2). Sin embargo, sólo para 30 especies pude ajustar modelos de remoción para la estimación conjunta de la abundancia y la detectabilidad. Este subconjunto está sesgado a especies frecuentes, y tiende a subestimar la pendiente de la relación entre ambas variables, pero la diferencia no es significativa.

Para el subconjunto de 30 especies, la detectabilidad es generalmente constante

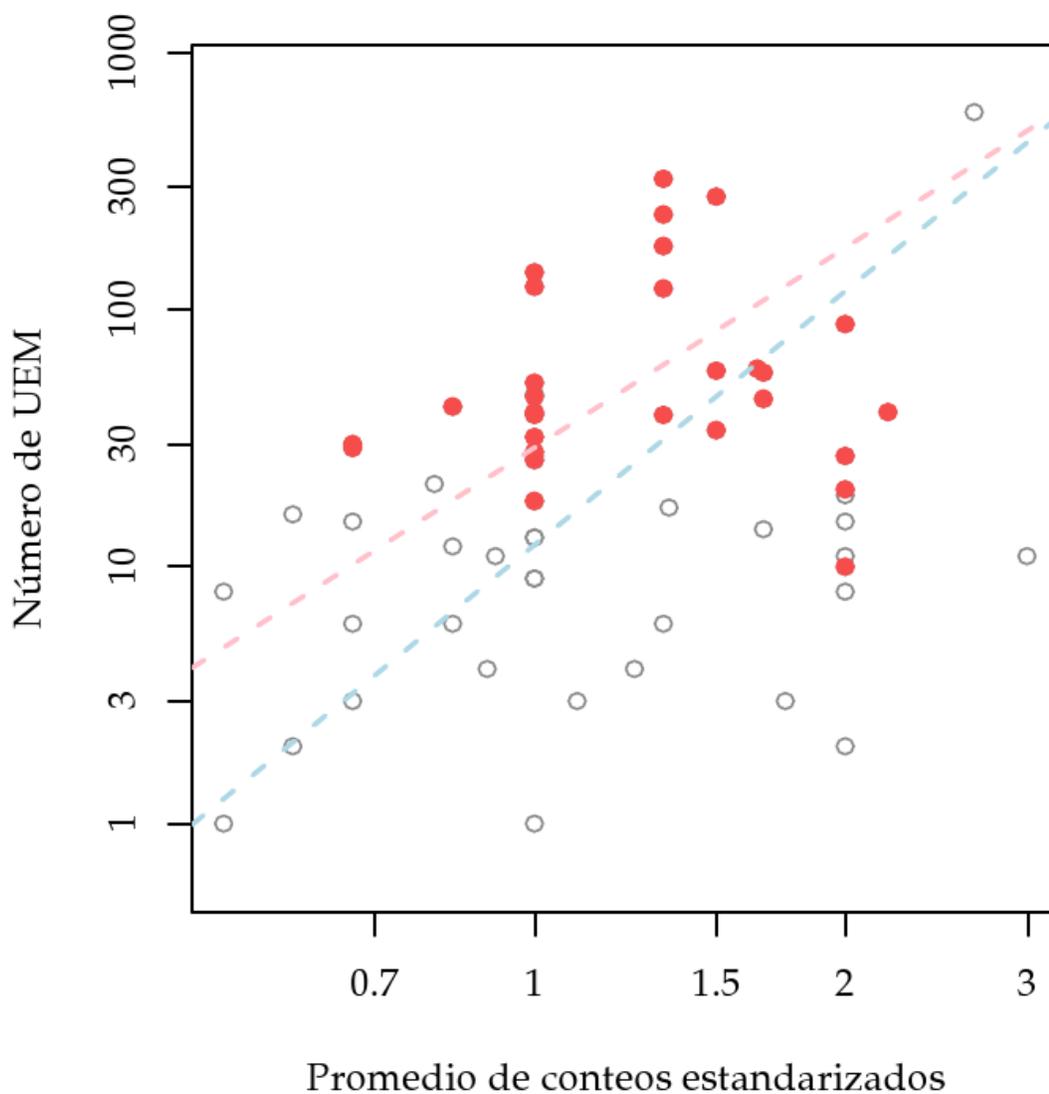


Figura 3.2: Relación el promedio de los conteos estandarizados y el número de UEM con datos de presencia para cada una de las especies detectadas durante el muestreo sistemático. Los círculos rojos representan 30 especies para las que fue posible estimar la abundancia con modelos de remoción. Las líneas segmentadas representan el ajuste de la relación entre las variables por medio de reducción del eje principal. Para los datos completos el intercepto es 2,5 (intervalo de confianza 2,05 – 2,94), y la pendiente es de 3,28 (2,57 – 4,20). Para el subconjunto de 30 especies el intercepto es 3,37 (2,86 – 3,88) y la pendiente es de 2,58 (1,76 – 3,80).

en todos los periodos de muestreo y hay un efecto importante del número de colectores (tabla 3.II). Debido a problemas de convergencia numérica no todos los modelos ofrecieron resultados útiles. Para cada especie se utilizaron finalmente entre uno y 12 modelos que mostraron una repartición de pesos desbalanceada. El modelo de detectabilidad constante recibió el mayor respaldo de los datos: para 12 especies este modelo aportó más del 50 % del peso de los estimados finales, y la suma total de los pesos se corresponde con casi el 35 % de los pesos de todas las especies. Los cinco modelos que incluyen el número de colectores y la duración explican otro 42 % y los modelos con la hora del día y la fecha el 23 % restante (tabla 3.II).

La diferencia entre los conteos estandarizados y los estimados de abundancia obtenidos por máxima verosimilitud fue de hasta cinco órdenes de magnitud, sin embargo la variabilidad en estos últimos es muy alta. La relación entre la desviación estándar y el estimado fue aproximadamente de 1,56 aunque hubo valores extremos para algunos estimados. Tomando los datos de todas las especies juntas, la relación entre conteos estandarizados y estimados es creciente y aproximadamente lineal (Fig. 3.3). Al examinar los datos para cada especie por separado vemos que esta relación presenta una pendiente similar al promedio de todas las especies pero cada especie tiene diferentes puntos de corte en el eje *y*. *E. phiale*, *P. philea*, *P. sennae* muestran mucha variabilidad en los estimados para un mismo nivel de conteos estandarizados que puede deberse a las diferencias en la hora o fecha de los muestreos. *Ganyra josephina* muestra un comportamiento atípico que puede estar relacionado con el número de colectores o la duración de los muestre-

os. Para otras especies como *Dismorphia medora*, *Leodonta dysoni* y *Melete lycimnia*, no se observa un patrón claro debido al bajo número de historias de captura.

Tabla 3.II: Pesos AIC de 14 modelos para la estimación de la detectabilidad en 30 especies de piérides venezolanas.

	$k(\cdot)$	$k(\cdot+p)$	$k(\cdot+p+m)$	$k(\cdot+p+m+h)$	$k(\cdot+p+m+h+h^2)$	$k(\cdot+p+m+h+h^2+f)$	$k(\cdot)$	$k(t+p)$	$k(t+p+m)$	$k(t+p+m+h)$	$k(t+p+m+h+h^2)$	$k(t+p+m+h+h^2+f)$	$k(t+p+m+h+h^2+f+f^2)$
<i>Anteos clorinde</i>						0,413	0,377	0,153	0,026	0,008	0,004	0,014	0,005
<i>Anteos maerula</i>	0,436	0,388				0,088	0,088						
<i>Aphrissa statira</i>	0,514	0,249	0,104			0,003	0,079	0,034	0,012	0,004		0,001	
<i>Ascia monuste</i>	0,774		0,140	0,061	0,016	0,007	0,002			0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Colias dimera</i>	0,497	0,395					0,055	0,053					
<i>Dismorphia medora</i>							0,345	0,403	0,136	0,086	0,029		
<i>Eurema agave</i>							0,435	0,200	0,071	0,136	0,048	0,029	0,010
<i>Eurema albula</i>	0,496	0,276	0,106	0,072	0,026	0,018	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Eurema arbela</i>	0,644	0,223	0,098			0,052	0,019	0,435	0,071	0,136	0,048	0,029	0,010
<i>Eurema daira</i>	0,523	0,225	0,172	0,056	0,018	0,004			0,001	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Eurema elathea</i>	0,451	0,212	0,184	0,146			0,008		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Eurema mexicana</i>	1,000								0,000				
<i>Eurema phiale</i>	0,065			0,935									
<i>Eurema salome</i>		1,000											
<i>Eurema tupuntenen</i>	0,598	0,219	0,079	0,062	0,023	0,010	0,004	0,004		0,001	0,000		
<i>Eurema xantochlora</i>		0,885		0,115									
<i>Ganyra josephina</i>	0,542	0,262	0,168		0,028								
<i>Glutophrissa drusilla</i>	0,565	0,293	0,141							0,000	0,000		
<i>Itaballia demophile</i>	0,272	0,377	0,351										

continúa en la siguiente página

	$K(\cdot)$	$K(\cdot, p)$	$K(\cdot, p+m)$	$K(\cdot, p+m+h)$	$K(\cdot, p+m+h+h^2)$	$K(\cdot, p+m+h+h^2+f)$	$K(\cdot, p+m+h+h^2+f+f^2)$	$K(p)$	$K(p+m)$	$K(p+m+h)$	$K(p+m+h+h^2)$	$K(p+m+h+h^2+f)$	$K(p+m+h+h^2+f+f^2)$
<i>Kricogonia lyside</i>	1,000												
<i>Leodonta dysoni</i>	0,650	0,249	0,090				0,011	0,003	0,001	0,462	0,166	0,199	0,071
<i>Leptophobia aripa</i>	0,028	0,026	0,014		0,029			0,009	0,003	0,002	0,001		
<i>Leptophobia cleuisis</i>	0,535	0,273	0,096	0,050	0,017		0,015	0,009	0,003	0,002	0,001		
<i>Leucidia brephos</i>					1,000								
<i>Melete lycimnia</i>		0,365	0,327				0,019	0,289					
<i>Phoebis agarithe</i>					0,412			0,388	0,141	0,057			0,002
<i>Phoebis argante</i>	0,663	0,337											
<i>Phoebis philea</i>				0,736	0,264								
<i>Phoebis sennae</i>	0,099	0,124	0,045	0,060	0,007	0,504	0,161	0,000	0,000			0,000	
<i>Pyrisitia proterpia</i>	0,120	0,091	0,027	0,012	0,005	0,002	0,001	0,694		0,026	0,016	0,007	
total	0,349	0,216	0,071	0,077	0,013	0,069	0,021	0,071	0,054	0,013	0,026	0,009	0,008
													0,003

En general la discrepancia entre los modelos aplicados a cada especie fue moderada a baja. El porcentaje de la varianza de \bar{N} atribuible a la incertidumbre en la selección del modelo estuvo por debajo del 10 % para 21 de las 30 especies. Para otras seis especies este valor está entre 10 y 30 %. Sólo para *Leptophobia aripa*, *Eurema arbela* y *A. clorinde* la incertidumbre en la selección del modelo representa más del 30 % de la variabilidad.

La detectabilidad promedio, calculada para 18 especies, equivale a un 13 % del total de mariposas presentes en una localidad durante la sesión de muestreo, sin embargo este valor puede estar inflado por el bajo número de historias de captura. Para un periodo de muestreo típico el valor de k_j es muy bajo, usualmente menor a 0,1, con un coeficiente de variación moderado, usualmente entre 10 y 30 %. Los estimados de detectabilidad calculados para un recorrido promedio con 6 periodos varía entre 0,009 y 0,738, con una mediana de 0,131. Sin embargo observé que tanto el valor de los estimados como el coeficiente de variación tienden a disminuir para las especies con un mayor número de historias de captura. Aproximadamente 150 historias de captura garantizan un coeficiente de variación de menos del 10 %, y probablemente los estimados obtenidos para especies con menos de 150 ejemplares capturados estén sobre-estimando el valor real de la detectabilidad. Además, para el resto de las especies no es posible hacer generalizaciones de este tipo pues el cálculo de la detectabilidad debería considerar las condiciones de muestreo (al menos hora y fecha).

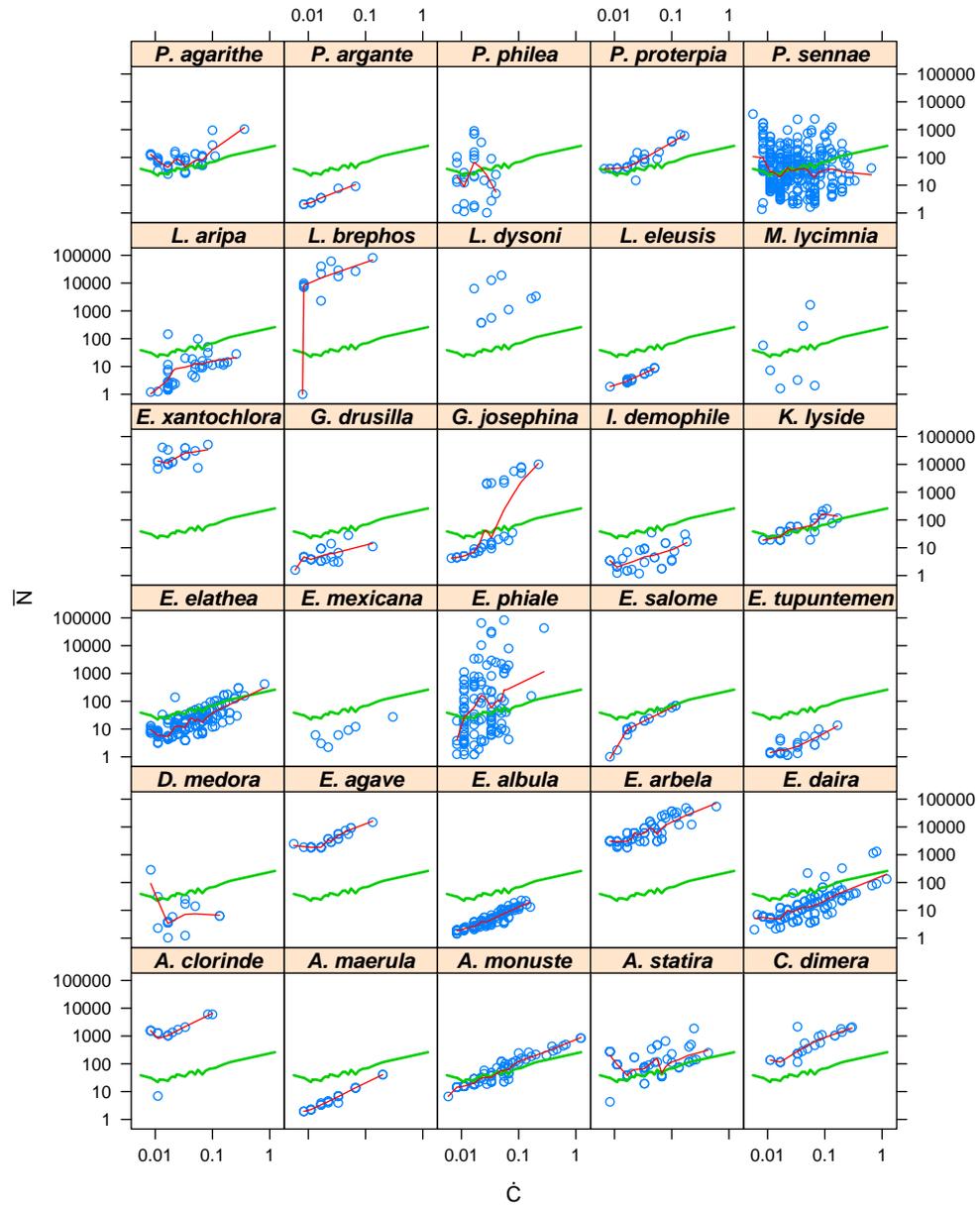


Figura 3.3: Relación entre conteos estandarizados por esfuerzo de muestreo, \hat{C} , y estimados de abundancia, \bar{N} para varias especies piérides en todas las UEM con datos confiables. Para cada especie se muestran los datos de cada sesión de captura (círculos azules) en escala logarítmica. La línea verde gruesa es un estimador de medias localmente ponderadas de la relación entre los valores observados y los estimados para el total de los datos. Para las especies capturadas en al menos 10 sesiones de captura se muestra la tendencia como una delgada línea roja. No se muestran las barras de error de los estimados.

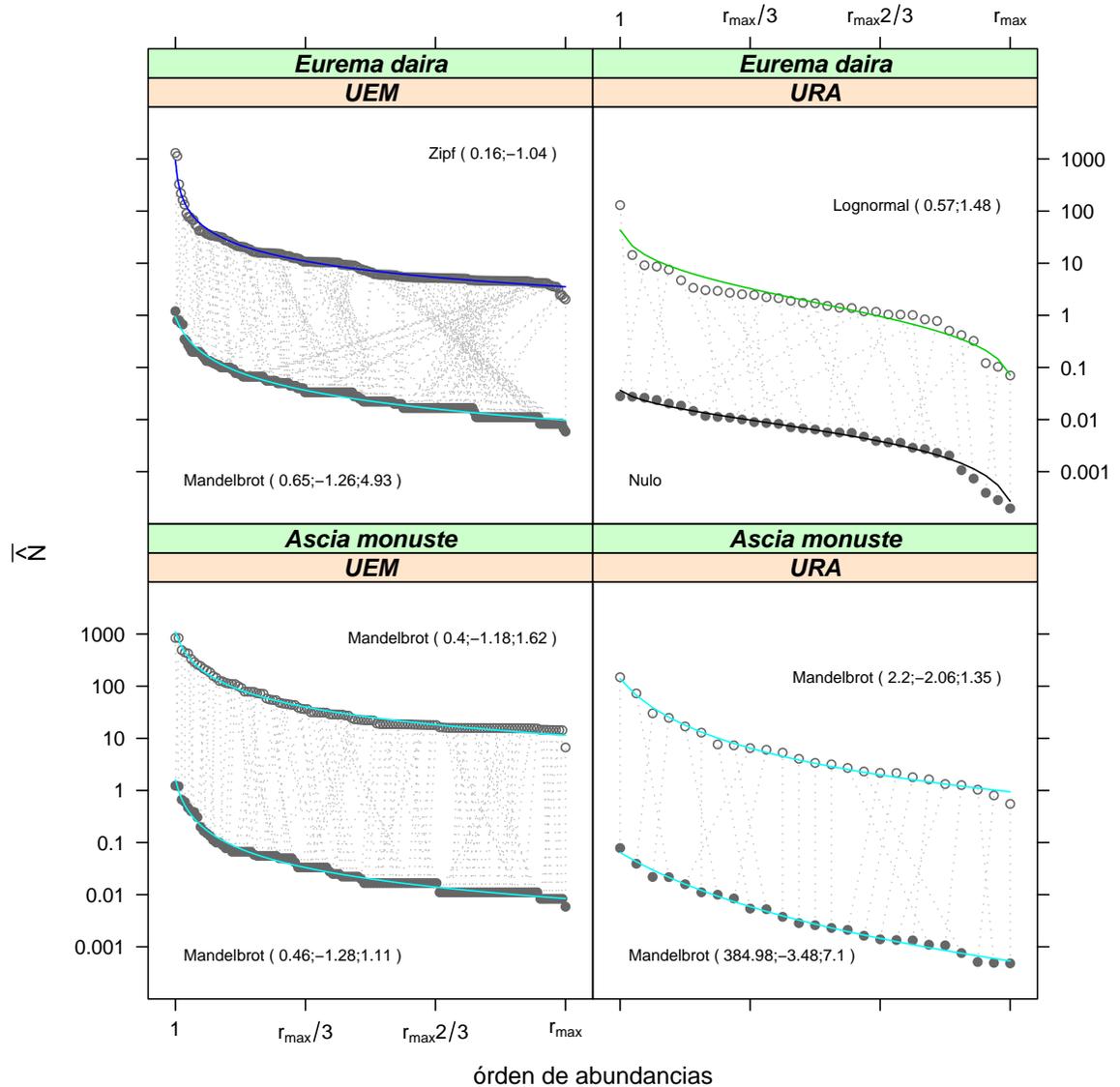


Figura 3.4: Gráfico de abundancias ordenadas para los conteos estandarizados, \hat{C} , y los estimados de abundancia ponderados, \bar{N} , para dos especies de piérides y dos escalas, UEM y URA. Los círculos abiertos representan los conteos estandarizados, los círculos cerrados representan sus respectivos estimados, los valores de cada localidad están unidos por líneas segmentadas grises. Las líneas continuas representan el mejor modelo de distribución de abundancias ajustadas a cada conjunto de datos. Nótese que el eje la escala logarítmica del eje de las ordenadas y la estandarización del eje de las abscisas.

3.3.2. Patrones intra-específicos de abundancia

A pesar de la relación lineal observada entre los conteos y los estimados derivados del modelo de máxima verosimilitud, los gráficos de abundancias ordenadas respectivos no muestran correspondencia: para algunas UEM el orden en el gráfico cambia drásticamente. Los cambios en las magnitudes y el orden de las abundancias altera la forma de la distribución de abundancias. Alteraciones similares se observan al agregar los datos de abundancia en una escala mayor (URAs en vez de UEMs). Para 18 especies los cambios son cualitativos (cambia la forma de la curva y por tanto el modelo de distribución seleccionado), y sólo para dos especies los cambios se limitan al valor de los parámetros estimados. Dos ejemplos extremos son *Eurema daira*, para la cual se utilizaron 4 modelos diferentes, y *Ascia monuste* que tiene el mismo modelo con diferentes parámetros en cada caso (Fig.3.4).

La escala parece tener un mayor efecto en todas las especies. Para la escala de las UEM e independiente del estimado de abundancia y el criterio de selección utilizado, los modelos fractales (MDA_{ZM} y MDA_{Zf}) recibieron el mayor apoyo (Tab. 3.III). En la escala de las URAs cuatro de los cinco modelos fueron seleccionados en proporciones similares, y las diferencias entre los dos modelos dominantes (MDA_{LN} y MDA_{ZM}) cambian completamente según el estimado de abundancia y el criterio de selección utilizado.

Las diferencias entre escalas parecen estar relacionadas con la variabilidad de los estimados. En la escala de las UEMs los análisis se basan en observaciones puntuales y sólo incluyen los datos de localidades donde los conteos son mayores que cero, la variabilidad de las abundancias es menor ($CV < 0,5$), y por tanto

Tabla 3.III: Selección de modelos de abundancia intraespecíficos según el criterio de Akaike para dos escalas de análisis (UEM y URA) y dos estimados de abundancia (C' y \tilde{N}). Se muestra el número de veces que ha sido escogido cada modelo (Nulo: partición aleatoria del nicho, Prec: precedencia de nicho, LogN: lognormal, Z-M: Zipf-Mandelbrot) y la suma de los pesos de Akaike entre paréntesis. N: número de especies consideradas.

escala	estimado	N	Nulo	Prec	LogN	Zipf	Z-M
UEM	C'	30	0 (0.033)	1 (1.05)	0 (0.316)	8 (6.684)	21 (21.918)
UEM	\tilde{N}	30	1 (0.954)	1 (1.696)	5 (3.969)	8 (6.805)	15 (16.576)
URA	C'	20	3 (2.877)	2 (1.519)	5 (5.517)	5 (3.791)	5 (6.296)
URA	\tilde{N}	20	3 (2.882)	1 (2.515)	8 (6.738)	4 (2.771)	4 (5.095)

se destacan los valores extremos. Bajo estas condiciones el modelo preferido es MDA_{ZM} . En la escala de las URAs los análisis se basan en la suma de los datos de las UEM divididos entre el esfuerzo total de cada URA, por lo que indirectamente se incluyen los datos de algunas UEM en las que la especie no fue detectada. Este procedimiento resalta las diferencias entre URAs, especialmente cuando el número de UEMs varía entre URAs. El resultado es una mayor variabilidad ($0,5 < CV < 2,7$) repartida homogéneamente entre las URAs, de tal forma que se amortigua parte del efecto de los valores extremos y la distribución se acerca más a la lognormal.

La relación entre los estimados del área de distribución y las abundancias es negativa y significativa, pero la mitad de las especies tienen abundancias bajas o intermedias, y una amplia distribución (Fig. 3.5). De hecho ninguna de las especies consideradas en este análisis tiene una distribución restringida (Cap. 2), pero apenas cuatro especies pueden considerarse abundantes (>100 individuos por URA). La mayor parte de las especies muestra abundancias consistentes en

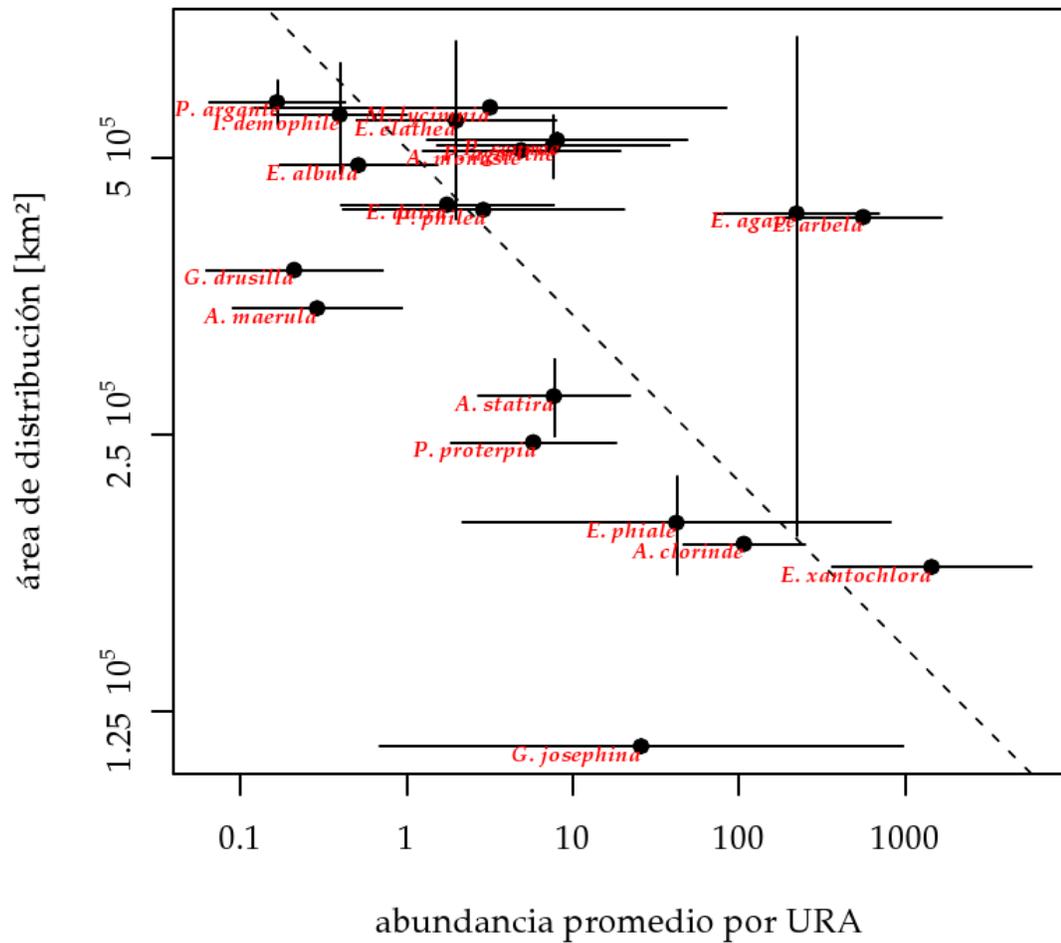


Figura 3.5: Relación entre los valores estimados del área de distribución y el abundancia promedio por unidad de análisis.

Tabla 3.IV: Selección de modelos de abundancia interespecíficos según el criterio de Akaike para la escala de las URA y dos estimados de abundancia (C' y \tilde{N}). Se muestra el número de veces que ha sido escogido cada modelo (MDA_{Nulo} : partición aleatoria del nicho, MDA_{Pr} : precedencia de nicho, MDA_{LN} : lognormal, MDA_{Zf} : Zipf, MDA_{ZM} : Zipf-Mandelbrot) y la suma de los pesos de Akaike entre paréntesis. N: número de URAs consideradas.

estimado	N	MDA_{Nulo}	MDA_{Pr}	MDA_{LN}	MDA_{Zf}	MDA_{ZM}
C'	37	1 (1.241)	9 (8.916)	3 (3.014)	6 (5.757)	18 (18.072)
\tilde{N}	37	0 (0.197)	6 (5.624)	5 (5.477)	12 (9.015)	14 (16.687)

todas las URAs en las que fue detectada, de hecho el valor de σ se mantiene entre 1 y 1,5 (aproximadamente equivalente a un orden de magnitud en la escala logarítmica) para 14 especies, independientemente de la abundancia promedio, y sólo tres especies con abundancias intermedias (>10 individuos por URA) mostraron una gran variabilidad en sus valores, por lo que pueden llegar a ser localmente abundantes.

3.3.3. Patrones inter-específicos de abundancia

Los modelos fractales parecen predominar al estudiar los patrones de abundancia inter-específicos. Los modelos MDA_{Zf} y MDA_{ZM} tienen 64 – 70 % de preferencia dependiendo del estimador y el criterio de selección utilizado (Tabla 3.IV). Por su parte la medida de bondad de ajuste basada en χ^2 no ofrece apoyo significativo a ninguno de los modelos, debido al bajo número de especies, y por tanto el bajo número de clases en el histograma, el estadístico nunca rechazó la hipótesis nula. Aún obviando el nivel de significación, el valor de χ^2 no da apoyo a MDA_{ZSM} , sino a las distribuciones MDA_{LN} y MDA_{Pt} (Tabla 3.V).

Al comparar los parámetros del modelo MDA_{ZM} para todas las URAs se pueden

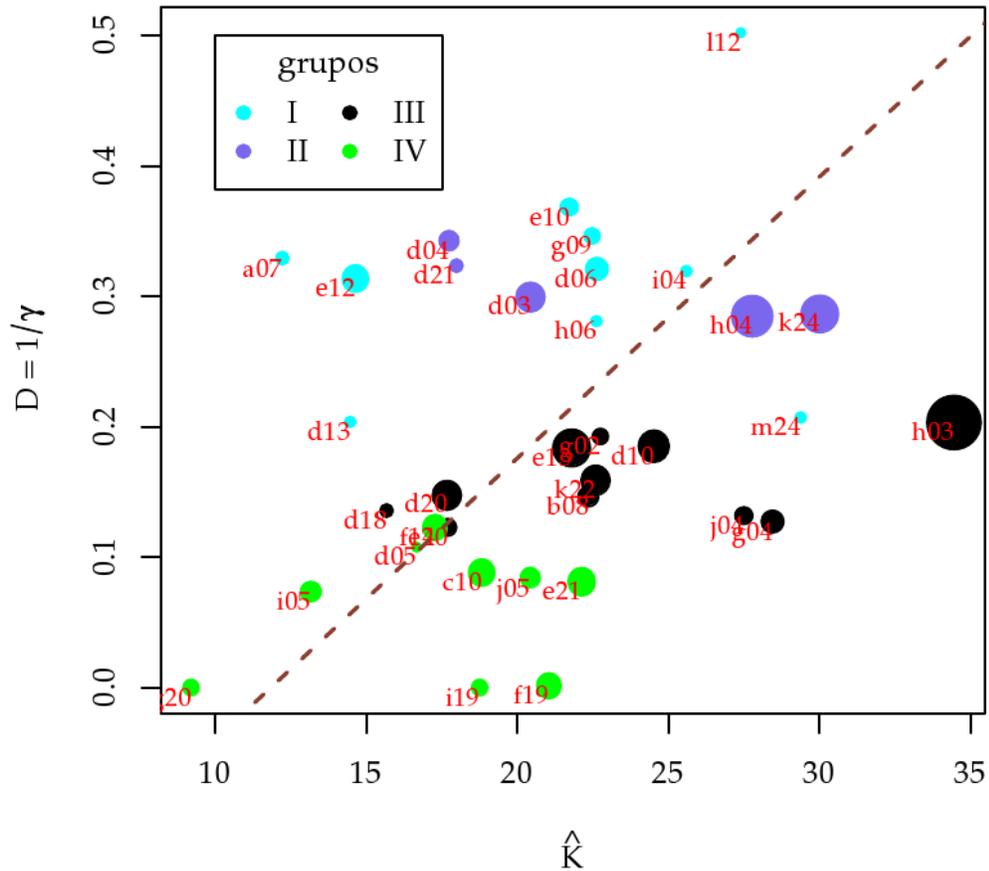


Figura 3.6: Diversidad de las URAs estimada a partir de los estimados de riqueza obtenidos en el Cap. 2 y la dimensión fractal estimada por MDA_{ZM} . Las URAs están representadas por un círculo cuyo radio es proporcional al número de especies presentes. El color de los círculos indica el grupo al que ha sido asignada según los parámetros de MDA_{ZM} . La línea segmentada representa el estimado de la relación entre ambas variables según el método de reducción del eje principal (intercepto -0,255, intervalo de confianza: -0,419 – -0,092; pendiente 0,022, i.c.: 0,015 – 0,030).

Tabla 3.V: Selección de modelos de abundancia interespecíficos según el criterio de χ^2 para la escala de las URA y dos estimados de abundancia (C' y \bar{N}). Se muestra el número de veces que ha sido escogido cada modelo (MDA_{LN}: lognormal, MDA_{Pt}: Pareto, MDA_{ZSM}: multinomial de suma a cero). N: número de URAs consideradas.

estimado	N	MDA _{LN}	MDA _{Pt}	MDA _{ZSM}
C'	35	22	10	3
\bar{N}	37	12	24	1

discernir cuatro grupos. Cuando $\beta < -2$ los patrones son mejor descritos por MDA_{Zf} con una dimensión fractal entre 0,2 y 0,5 (grupo I); dos grupos muestran valores intermedios de β , el grupo II tiene una dimensión fractal cercana a 0,3, mientras que el grupo III muestra una dimensión fractal entre 0,1 y 0,2; cuando $\beta > 2$ la dimensión fractal es menor 0,15 y la distribución de abundancias es mejor descrita por MDA_{LN} o MDA_{Pr} (grupo IV).

Estos cuatro grupos se alinean a lo largo de un gradiente de diversidad definido por la riqueza estimada para cada URA (Cap. 2) y la equidad estimada a partir de la dimensión fractal (Fig. 3.6). El grupo IV tiene baja riqueza y baja equidad, el grupo III tiene alta riqueza pero baja equidad, mientras que los grupos I y II tienen una equidad muy alta con valores de riqueza intermedios. Debido a que ambas variables están sujetas a error de estimación utilicé el método de reducción del eje principal para calcular la pendiente de la relación. La pendiente es baja pero significativamente diferente de cero. Sin embargo existe una gran dispersión en la nube de puntos, por lo que un alto valor de riqueza no necesariamente se traduce en una alta diversidad. Por ejemplo h03 es la URA más diversa del grupo III, pero la dimensión fractal es menos de la mitad que la esperada para su valor de riqueza, por este motivo se podría considerar que h04 y k24 (grupo II) son más diversas a

pesar de que tienen un menor valor de riqueza.

3.4. Discusión

Los modelos de abundancia fueron útiles para describir propiedades de las especies y las regiones de análisis. Los patrones de abundancia intra-específicos muestran que la mayoría de las especies mantienen valores de abundancia similares entre diferentes URAs, pero las regiones no son homogéneas, y muestran un gradiente de equidad correlacionado con la riqueza de especies. Sin embargo el ajuste de los modelos es sensible a la selección del estimado de abundancia y la escala de análisis. Por ello es necesario mejorar los métodos de captura y de análisis para lograr estimados de detectabilidad más precisos y confiables.

A pesar de las similitudes entre los patrones de diferentes especies, no es posible apoyar un único modelo de distribución de abundancias. Debido a que todos los modelos analizados reciben un soporte similar no se pueden sacar conclusiones claras acerca de los posibles mecanismos que generan los patrones observados. En este caso adopté los parámetros del modelo log-normal como una referencia para poder comparar a las especies entre sí.

¿Cuántas especies de piéridas son abundantes y cuántas escasas en Venezuela? Para responder esta pregunta es necesario considerar la frecuencia de detección (número de UEMs en que la especie fue detectada) y la baja detectabilidad que tienen las poblaciones de mariposas (Fig. 3.2). Ambos factores redujeron mi enfoque, de más de 100 especies de piéridas presentes en el país (Cap. 1), a sólo 20 que reúnen suficientes datos para completar los análisis propuestos. Finalmente sólo

obtuve evidencia para clasificar a cuatro especies como consistentemente abundantes, al menos durante la época de muestreos de NeoMapas.

No encontré evidencia clara sobre la relación entre abundancia y distribución que ha sido citada para otros grupos taxonómicos (Brown, 1984; Gaston, 1996), ello a pesar de que parece haber una relación positiva entre la frecuencia de detección y los conteos. Al utilizar estimados más precisos de ambas variables esta relación es completamente contraria a la esperada (Cap. 2 y Fig. 3.5). Incluso especies poco frecuentes parecen mantener abundancias altas en las pocas localidades en las que están presentes.

En el caso de los patrones inter-específicos sí encontré respaldo para los modelos que representan una hipótesis fractal. Este resultado concuerda con lo encontrado en otros grupos taxonómicos y otras escalas de análisis: independientemente de los patrones particulares de las especies, los patrones inter-específicos son bastante constantes y predecibles (Brown, 1984; Brown & Maurer, 1989; Hubbell, 1997). Sin embargo la mayor parte de las URAs mostraron distribuciones de abundancias parecidas a los modelos de Zipf, Zipf-Mandelbrot o Pareto, mientras que los modelos más utilizados en comunidades animales tropicales (log-normal y neutral) recibieron poco apoyo de los datos.

Los parámetros del modelo de Zipf-Mandelbrot permiten distinguir grupos de URAs que forman un gradiente de diversidad. Existe una relación estrecha entre los estimadores de diversidad tradicionales y los modelos de distribución de abundancia, pero estos últimos tienen la ventaja de permitir la reconstrucción de los valores observados a partir de los parámetros estimados. En este caso estoy

combinando un estimado de riqueza y otro de equidad que toman en cuenta la fracción de especies e individuos no detectados, por lo que puedo comparar los estimados de regiones con diferente tamaño muestral y condiciones de muestreo.

La relación entre la diversidad y los parámetros del modelo ofrece un mayor respaldo al modelo escogido, pero la interpretación de las causas sigue siendo ambigua pues varios mecanismos pueden generar patrones parecidos. Este modelo forma parte de la familia de distribuciones de potencias (“power law distributions”) que están asociadas con propiedades fractales de los sistemas, especialmente a la escalabilidad y la autosimilitud (Brown *et al.*, 2002; Mandelbrot, 1982; Mitzenmacher, 2001; Sugihara & May, 1990). Sin embargo estas leyes y el modelo log-normal están muy relacionados estadísticamente y pueden ser generados por mecanismos similares (McGill, 2003b; Mitzenmacher, 2001). En un contexto de teoría de la información es posible relacionar ambos modelos con un proceso de invasión o establecimiento, en el que el estado previo condiciona el resultado del paso siguiente: el modelo log-normal representaría un sistema sin jerarquías ni precedencia entre las especies, mientras que el modelo de Zipf-Mandelbrot representa un sistema construido secuencialmente. En este último caso la presencia y abundancia responde a los requerimientos (o costos) de establecimiento o invasión de cada especie (Frontier, 1985; Mouillot & Lepretre, 2000; Wilson, 1991). Existen otras interpretaciones posibles para estos modelos (Frontier, 1985; Mandelbrot, 1982).

Este es el primer estudio detallado de los patrones de abundancia para una familia de mariposas neotropicales, por lo que espero que los resultados y los

métodos empleados se conviertan en referencia para futuros estudios. Los métodos que propongo son robustos pues se basan en unidades replicadas, muestreos estandarizados, una estimación rigurosa de la abundancia, y en la consideración de dos escalas diferentes. Especialmente la estimación de la detectabilidad y las consideraciones de la escala de análisis son pasos claves para obtener resultados comparables. Estos dos elementos han empezado a recibir atención recientemente (Golicher *et al.*, 2006; Green & Plotkin, 2007), pero la norma es ajustar los modelos directamente a los conteos de las especies en la muestra, bajo el supuesto de que esta muestra refleja la estructura de la comunidad (McGill *et al.*, 2007). Como he discutido anteriormente este supuesto no es sostenible. El presente trabajo demuestra que la detectabilidad influye en la selección del MDA y la estimación de sus parámetros.

A pesar de su uso tradicional como una técnica simple y económica, los conteos representan una muestra incompleta de la comunidad, y deben ser evitados. El diseño muestral de NeoMapas junto con la aplicación de modelos de poblaciones cerradas sirve para estimar la detectabilidad y corregir los conteos de forma que puedan ser comparables con los resultados obtenidos para otras especies y otras localidades. Los estimados de abundancia obtenidos son mucho mayores que los conteos (Figs. 3.3 y 3.4), y se encuentra ligeramente por encima de los intervalos reportados en la literatura para mariposas tropicales (Franco-Gaona *et al.*, 1989; Freitas, 1996; Schappert & Shore, 1998; Tyler *et al.*, 1994; Walker, 1978).

Los estimados tienen una incertidumbre bastante alta que refleja la baja detectabilidad o baja efectividad de captura, lo cual es un problema común a to-

dos los métodos de captura y observación de mariposas (Brown & Hutchings-H., 1997). Es necesario atacar el problema para garantizar que los estimados de abundancia obtenidos por NeoMapas sean informativos y útiles. Debido a que es poco probable aumentar la efectividad de los métodos de campo en sí, hay que buscar alternativas para mejorar la precisión de los estimados: ya sea realizando una calibración con métodos más intensivos (Warren *et al.*, 1986); acumulando más historias de captura por especie, o agrupando las especies en análisis multi-específicos (Alldredge *et al.*, 2007); o modificando ligeramente el diseño muestral para aplicar métodos de estimación basados en múltiples observadores o múltiples visitas por localidad (Nichols *et al.*, 2000; Tyre *et al.*, 2003). El diseño espacial de NeoMapas permite incorporar la incertidumbre en los estimados en un análisis espacial de la abundancia y utilizar modelos geoestadísticos para la estimación de patrones espaciales que equivaldrían a promedios ponderados localmente de los estimados puntuales.

El estudio separado de los patrones de abundancia intra- e inter-específicos me permitió identificar características propias de las especies y las regiones de estudio. Sin embargo ambos patrones están conectados, y pueden haber factores extrínsecos que determinen tanto la abundancia de las especies como la diversidad de las regiones, ya sea al mantener asociaciones de especies o al generar gradientes de variación en la composición. En el siguiente capítulo realizaré un estudio de la composición de especies en un entorno ambiental y espacial que me permitirá poner a prueba explícitamente estos mecanismos.

Capítulo 4

Patrones regionales de composición de especies de mariposas Pieridae en Venezuela

4.1. Introducción

A pesar de que las especies de mariposas piéridas tienen patrones de abundancia similares, la riqueza y diversidad de especies no se distribuyen homogéneamente en toda Venezuela. Los capítulos anteriores han estado dedicados a analizar de forma separada los patrones de distribución y riqueza de especies, y los patrones de abundancia intra- e inter-específicos, pero todos estos patrones están conectados con la composición de especies. Un conjunto de comunidades interconectadas, o “meta-comunidad”, suele compartir ciertas especies que varían en sus abundancias relativas como respuesta a una combinación de gradientes espaciales y ambientales, o a atributos particulares de las mismas especies. El resultado es una repartición jerárquica de la diversidad y la formación de asociaciones de especies o gradientes de distribución que son característicos de cada situación (Legendre & Legendre, 1998).

Existen al menos cuatro hipótesis para tratar de explicar la composición de un grupo de comunidades interconectadas. La composición de especies puede

analizarse como el resultado de un proceso de ensamblaje en el cual la dispersión entre comunidades, la adaptación a condiciones ambientales existentes y la interacción inter-específica juegan roles importantes. El modelo neutral (MN) supone que las especies son casi-equivalentes, o sea que tienen una capacidad adaptativa similar, y compiten en igualdad de condiciones por un recurso limitante. En este modelo la estructura de las comunidades es producto exclusivo de una dinámica de deriva ecológica limitada por la dispersión (Hubbell, 1997). El modelo de segregación de especies (SE) supone que la especialización de los nichos de las especies reduce sus interacciones, pero a la vez limita su capacidad de adaptación a condiciones ambientales específicas. Según este modelo la estructura de las comunidades está determinada por la heterogeneidad ambiental cuando la dispersión es limitada (Leibold *et al.*, 2004). Si al caso anterior se incorpora una dispersión ilimitada y abundante, la estructura de la comunidad quedará subordinada a procesos de fuente-sumideros (FS) entre las diferentes poblaciones (Mouquet & Loreau, 2002). Otra forma de interacción entre las especies puede resultar cuando existe una relación inversa entre capacidad reproductiva y la habilidad competitiva o capacidad de adaptación. En este caso el resultado es una dinámica de parches (DP) similar a la del modelo neutral, donde el equilibrio entre las especies estará determinado por su capacidad de dispersión y no por las condiciones ambientales (Tilman, 1994).

Estos modelos predicen diferentes relaciones entre la composición de especies, la estructura espacial de las comunidades y su variabilidad ambiental (Cottenie, 2005, ver Tab. 4.I). Se espera que el mecanismo de dispersión genere patrones

Tabla 4.I: Hipótesis sobre la composición de especies y sus predicciones acerca de la estructura, la repartición de la inercia de la composición y la repartición de la diversidad.

	Modelo Neutral (MN)	Segregación de Especies (SE)	Fuente - Sumidero (FS)	Dinámica de Parches (DP)
Estructura	gradiente continuo	asociación de especies	intermedia	gradiente continuo
Partición de la inercia	variables espaciales	variables ambientales	ambas	ambas
Repartición de la diversidad	aleatoria	divergencia taxonómica o ecológica	intermedia	divergencia taxonómica o ecológica

graduales que respondan a variables espaciales (cuando actúa solo, como en MN) o a variables ambientales (cuando existe además segregación ambiental, caso FS). Cuando domina la segregación ambiental (modelo SE) los patrones serán discontinuos, y propiciarán la formación de asociaciones de especies. El modelo DP predice un patrón gradual como MN, pero debido al balance entre competencia y reproducción, es probable que la repartición de la varianza o diversidad entre comunidades responda a la divergencia de alguna característica filogenética o fenotípica de las especies.

Al estudiar las mariposas piérides de Venezuela bajo el enfoque de estas hipótesis surgen tres preguntas. La primera interrogante es si las especies forman asociaciones bien definidas. Los resultados previos sobre las mariposas piérides sugieren que la respuesta será negativa pues cada especie tiene un patrón de distribución diferente (Cap. 2). La siguiente pregunta es, ¿qué variables explican mejor los cambios en la composición de especies?. Para responderla retomaré los dos conjuntos de variables utilizadas para predecir la riqueza de especies, en ese caso la selección objetiva de variables tuvo un desempeño superior a las variables propuestas

por expertos (Cap. 2). La última pregunta se refiere a la repartición de la diversidad entre las regiones de estudio. Los estimados de riqueza y equidad calculados anteriormente me permiten identificar un gradiente de diversidad (Cap. 3), pero este gradiente supone que todas las especies son equivalentes y no toma en cuenta la complementariedad entre regiones. Al tomar en cuenta las características e identidades de las especies deberán observarse cambios en este gradiente.

4.2. Métodos

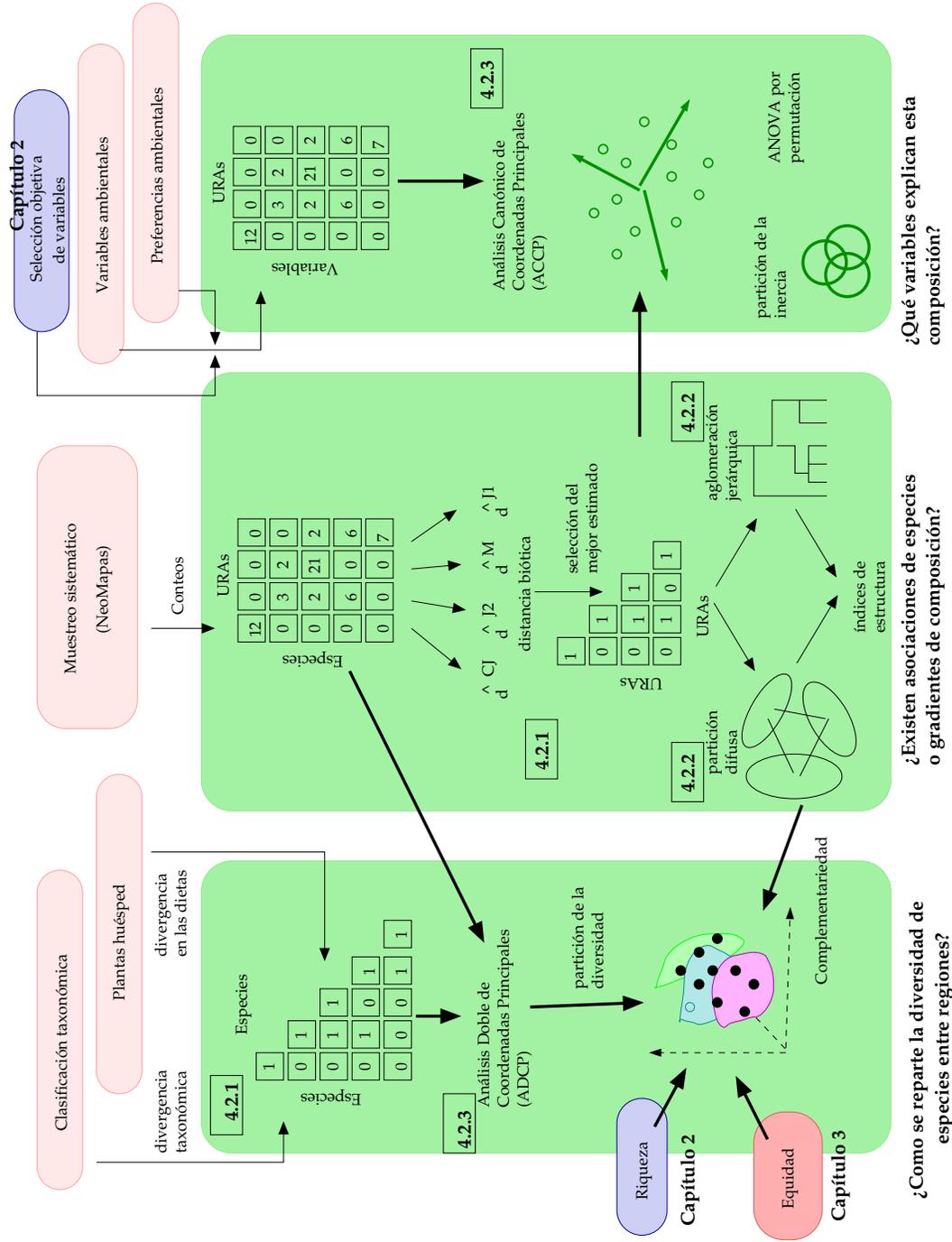
Para responder estas preguntas es necesario contrastar las predicciones de estos modelos a partir de los patrones de composición de especies. Para ello utilicé métodos complementarios de clasificación y ordenación (Fig. 4.1). El primer paso, basado en métodos de clasificación, consiste en cuantificar y definir la estructura de las comunidades (Struyf *et al.*, 1996). En los siguientes pasos utilicé métodos basados en ordenación para resumir los potenciales gradientes de variación utilizando dos herramientas diferentes: el análisis de ordenación parcial y análisis doble de disimilitudes. El análisis de ordenación parcial es particularmente útil para descomponer los principales gradientes de variación en un componente ambiental y otro espacial, bajo el supuesto de que la divergencia entre las especies es baja (Legendre & Legendre, 1998). Por su parte un análisis doble de disimilitudes permite evaluar la relación entre diferencias inter-comunitarias y diferencias o divergencia inter-específicas (Pavoine *et al.*, 2004).

Para los análisis de ordenación y clasificación utilicé dos matrices básicas: una matriz de especies por URA, **E**, y una matriz de variables ambientales por URA, **V**.

Las celdas de **E** contienen el número de ejemplares capturados (no los estimados de abundancia del Cap. 3) de cada especie en cada URA. Mientras que **V** contiene los valores promedios de las variables seleccionadas calculados entre todas las localidades de muestreo (UEM) pertenecientes a cada URA.

En los análisis preliminares encontré que las URAs con un muestreo incompleto estaban sesgando el análisis. Por ello tuve que seleccionar un subconjunto de 23 URAs con un esfuerzo de muestreo mayor a 1 000 m²p y que tuvieran al menos 60 ejemplares de 8 especies diferentes. Esta selección incluyó 6 812 ejemplares (78 % del total capturado) de 62 especies diferentes. Por otro lado, en la matriz de variables por URA incluí 3 variables continuas propuestas por expertos y siete variables seleccionadas por los modelos de distribución de especies basados en bosques aleatorios y que mejor predicen los patrones de riqueza de especies para esta familia (Cap. 2).

Figura 4.1: Sinopsis de los métodos utilizados para analizar la composición de especies. Los números se refieren a las secciones correspondientes.



Para todos los análisis utilicé el programa estadístico *R*, principalmente los paquetes *vegan*, *ade4* y *cluster* (Chessel *et al.*, 2004; Maechler *et al.*, 2005; Oksanen *et al.*, 2007; R Development Core Team, 2007).

4.2.1. Medidas de disimilitud

A partir de **E** construí cuatro matrices de disimilitud que utilicé para los análisis de clasificación y ordenación. La clasificación y el análisis canónico de coordenadas principales se basan en una medida de disimilitud o distancia biótica entre comunidades. Por su parte el análisis doble de coordenadas principales utiliza directamente la matriz **E** para comparar las comunidades, pero requiere una matriz de disimilitud o divergencia entre especies.

Disimilitud entre Unidades Regionales de Análisis

Para medir la complementariedad entre regiones utilicé estimados de distancia o disimilitud biótica que se basan en las diferencias de composición entre pares de regiones de la matriz **E**. La matriz de disimilitud, **D**, presentó para cada combinación de URAs valores entre 1 (alta disimilitud y por tanto alta complementariedad), y 0 (baja disimilitud, Jongman *et al.*, 1995).

El índice de Jaccard es ampliamente utilizado como un índice de disimilitud de muestras, y del cual existe una variante para datos de abundancias o conteos (\hat{d}^{J1}); y una para datos binarios de presencias/ausencias (\hat{d}^{J2}). Este índice es afectado seriamente por la probabilidad de detección de especies (Nichols *et al.*, 1998). Una proporción de las especies comunes entre dos regiones sólo son detectadas en

una de ellas o no son detectadas en ninguna, por lo que el estimado de disimilitud tendrá un sesgo positivo. El estimado de disimilitud de Chao-Jaccard, \hat{d}^{CJ} , es un estimado derivado del índice de similitud de Jaccard basado en la abundancia de especies comunes entre dos sitios, pero que corrige por el número de especies que probablemente no sean detectadas en uno o en ambos sitios (Chao *et al.*, 2005). Por su parte el índice de Morisita, \hat{d}^M , es considerado robusto a diferencias en el tamaño muestral y a diferencias en la diversidad de las comunidades de las cuales provienen los datos, y por tanto es una alternativa válida en casos con heterogeneidad en la probabilidad de detección (Wolda, 1981). Al aplicar estos cuatro índices a la matriz **E** obtuve las correspondientes matrices de disimilitud que utilicé para el análisis de clasificación, entre ellos escogí el índice de mejor desempeño para realizar los análisis siguientes.

Divergencia entre Especies

Los estimados de disimilitud biótica suponen que todas las especies contribuyen en igual proporción a la diversidad de una comunidad o grupo de comunidades. Cómo hemos visto la equivalencia entre especies es un supuesto de algunas hipótesis macro-ecológicas. Al considerar otras hipótesis es necesario estimar la divergencia entre las especies que se encuentran en cada una de las regiones de estudio.

Para estimar la divergencia entre especies se suelen usar medidas de distancia o diferencia basadas en comparaciones pareadas de algún atributo de interés. Este atributo puede ser funcional (dieta) o fenotípico (morfología) o puede usarse la posición taxonómica relativa o la distancia “evolutiva” basada en la topología

de un árbol filogenético (Pavoine *et al.*, 2004; Ricotta, 2007). En ausencia de datos sobre las relaciones filogenéticas de la familia Pieridae utilicé una medida simple de la distancia taxonómica basada en la clasificación de las especies propuesta por Lamas (2004). La distancia taxonómica utilizada es 0 para la misma especie, 1 para especies del mismo género, 2 para especies de diferente género pero misma subfamilia, y 3 para especies de diferentes subfamilias (Pavoine *et al.*, 2004).

Como una medida alternativa de la divergencia utilicé la diferencia en la dieta de las larvas de las especies. Las plantas hospederas de las piérides parecen jugar un rol importante en la evolución de este linaje y pueden indicar relaciones de parentesco entre géneros (Braby *et al.*, 2007). Además, éste es uno de los aspectos de la biología de estas mariposas que está mejor documentado para la región neotropical (Beccaloni *et al.*, 2008). Para estimar la diferencia en la dieta de dos especies utilicé el índice de disimilitud de Chao-Jaccard aplicado a la lista de plantas hospederas de cada especie tomada del Catálogo de Plantas Hospederas de Mariposas Neotropicales (Beccaloni *et al.*, 2008). Debido a que existe heterogeneidad en la cobertura de las especies, basé la comparación en las familias de plantas utilizadas por cada especie de mariposa, cuando no había información disponible para una especie utilicé la información disponible para otras especies del mismo género, pero asignándole la mitad del peso de una observación directa, y cuando ésta tampoco estaba disponible utilicé los datos de otras especies de la misma subfamilia asignándole una cuarta parte del peso de una observación directa.

4.2.2. Cuantificación de la estructura

Utilicé cuatro índices de estructura basados en dos métodos de clasificación para caracterizar la información presente en la composición de especies entre las URAs estudiadas. El primer método está basado en técnicas de partición y el segundo en aglomeración.

Partición difusa

El proceso de clasificación basado en partición busca dividir las unidades de estudio en un número predefinido de clases, de forma tal que se minimicen las diferencias entre las unidades que pertenecen a una clase y se maximicen las diferencias entre los elementos de diferentes clases. Estas diferencias pueden expresarse en forma de distancias, conectividad o intensidad (Legendre & Legendre, 1998). Los métodos tradicionales de clasificación se basan en una asignación nítida o directa: cada unidad debe pertenecer exactamente a una clase. En una partición difusa se da cabida a la incertidumbre en esta asignación, y se utiliza un criterio para asignar a cada objeto probabilidades de membresía para cada una de las clases posibles (Struyf *et al.*, 1996).

Utilicé el algoritmo “fanny” basado en la minimización de una función de membresía (Struyf *et al.*, 1996). Tanto el número de clases (k) como el coeficiente de membresía (r) afectan el resultado del algoritmo. En cada caso probé diferentes combinaciones de r (entre 1 y 2) y k (entre 3 y 9) y escogí la que resultó con el mayor valor del coeficiente de silueta. Este coeficiente indica la calidad de la estructura propuesta por las membresías más probables, valores entre 0,7 y 1 indican

una estructura fuerte, valores entre 0,25 y 0,5 indican una estructura débil, y valores menores a 0,25 indican que no existe una estructura substancial. Adicionalmente, el coeficiente de Dunn permite evaluar, a partir de las probabilidades de membresía, que tan difusa o nítida es la partición obtenida. Valores cercanos a 0 indican una clasificación completamente difusa (valores de membresía iguales para todas las clases) y valores cercanos a 1 indican una asignación unánime a una sola clase para cada elemento (Struyf *et al.*, 1996). Ambos coeficientes pueden utilizarse como medidas indirectas de la estructura en la composición de especies.

Aglomeración jerárquica

Los métodos de aglomeración jerárquica se basan en la unión de categorías inferiores para formar categorías superiores. En el primer paso cada una de las observaciones es una categoría o clase, y en cada paso siguiente un par de clases que cumple con cierto criterio se unen en una clase superior, hasta que todas las clases se unen en una raíz común (Legendre & Legendre, 1998).

Utilicé el algoritmo “agnes” basado en la regla de unión de las dos clases con la menor disimilitud promedio entre sus miembros. El coeficiente de aglomeración de “agnes” es calculado como el complemento del promedio de la relación entre la disimilitud del primer paso y la disimilitud del último paso del algoritmo (Struyf *et al.*, 1996). Este coeficiente es una medida de la estructura de la clasificación obtenida. Valores cercanos a uno denotan una estructura más fuerte, mientras que valores cercanos a cero denotan falta de estructura.

4.2.3. Métodos de ordenación canónica

Los análisis de ordenación canónicos permiten estudiar la relación entre dos matrices de datos. En ecología estas matrices son comúnmente una matriz de especies por localidad y una matriz de variables ambientales por localidad, o una matriz de disimilitudes entre especies y una matriz de especies por localidad. En el primer caso el estudio se centra en la relación entre variables y especies, mientras que en el segundo caso el punto de interés es la descripción de la composición o estructura de la comunidad (Pavoine *et al.*, 2004). Utilicé dos métodos para estudiar estos dos elementos.

Análisis canónico de coordenadas principales

El análisis canónico de coordenadas principales (ACCP) es un método flexible que permite utilizar medidas de distancia arbitrarias en la matriz de especies por localidad (Anderson & Willis, 2003). De esta forma la ordenación obtenida por ACCP refleja la ubicación relativa de las comunidades, medidas por el estimador de distancia utilizado, bajo el efecto de las variables ambientales. La selección de variables puede jugar un rol importante en los resultados obtenidos con el ACCP, de hecho, es posible comparar el ajuste obtenido con diferentes grupos de variables para probar la validez de hipótesis sobre las relaciones entre las variables ambientales y la composición de las comunidades o unidades de estudio. Esto se realiza por medio de un análisis de descomposición de la varianza basado en la inercia calculada por el ACCP y calculando niveles de significación de los componentes por medio de técnicas de permutación de Monte Carlo (Godinez-Dominguez &

Freire, 2003).

En este caso particular ajusté cinco modelos de ACCP; el modelo $[A]$ con una selección de variables ambientales, $[E]$ con variables espaciales, $[A|E]$ con una selección de variables ambientales removiendo el efecto de variables espaciales, $[E|A]$ con las variables espaciales removiendo el efecto de variables ambientales, y $[A + E]$ con una combinación de variables espaciales y las variables ambientales seleccionadas.

La selección de variables ambientales comenzó con la combinación de dos grupos de variables ambientales y tres funciones polinómicas de las coordenadas geográficas para obtener 6 conjuntos diferentes. El primer conjunto, sugerido por expertos (EXP) contenía tres variables: altura, precipitación media anual y porcentaje de cobertura boscosa (alt, bi12, arbr). El segundo conjunto, (SLC), contenía las variables más importantes para construir modelos de distribución (Tq100n, tmx2, prc7, prc8 y NDVI09, ver Cap. 2, Apéndice B). Para cada modelo ajustado eliminé siempre las variables ambientales redundantes (que fueran una combinación lineal de las demás variables).

Para cada combinación de variables utilicé los resultados de los cinco modelos para calcular 7 fracciones solapadas de la inercia total (I_T), tanto la explicada como la no explicada: inercia total explicada I_{A+E} , componente ambiental explicado I_A , componente espacial explicado I_E , redundancia entre variables ambientales y espaciales $I_A - I_{A|E} = I_E - I_{E|A}$, inercia residual ambiental $I_{A|E}$, inercia residual espacial $I_{E|A}$, y la inercia residual no explicada $I_R = I_T - I_{A+E}$. Estas fracciones las expresé en proporciones de I_T para evaluar el peso relativo de ambos tipos de

variables para explicar los patrones observados.

Utilicé una prueba de permutación similar a una ANOVA para estimar la significación de la combinación de variables utilizadas. Para cada modelo realicé 1 000 permutaciones (Legendre & Legendre, 1998).

Análisis doble de coordenadas principales

El objetivo principal del análisis doble de coordenadas principales (ADCP) es obtener una tipología de comunidades a partir de la heterogeneidad de las especies identificadas tomando en cuenta la divergencia entre especies y su abundancia relativa (Pavoine *et al.*, 2004). Este análisis se basa en la descomposición del índice de diversidad de Rao. Este índice, llamado “entropía cuadrática”, es la suma de las divergencias entre especies multiplicada por sus abundancias relativas dentro de la comunidad. La entropía cuadrática total, Q , de un grupo de comunidades puede descomponerse en la diversidad dentro de las comunidades y la divergencia entre comunidades (Ricotta, 2005).

El ADCP crea un espacio común para representar las especies y comunidades al aplicar un análisis de coordenadas principales a la matriz de divergencia entre especies y luego calcular la distribución de las comunidades a partir de un promedio de las coordenadas de las especies, ponderado por la abundancia relativa de las mismas. Este método de ordenación permite calcular el índice de Rao y su descomposición de la diversidad.

Apliqué este método con la matriz E y las dos medidas de divergencia entre especies para obtener el estimado Q_t para la divergencia taxonómica y Q_d para la

divergencia entre las dietas. A modo de comparación utilicé los datos obtenidos con una matriz de divergencia constante entre especies. En este caso el índice de Rao es idéntico al índice de diversidad de Simpson, S .

4.3. Resultados

El índice de Chao-Jaccard dio los mejores resultados según los criterios seleccionados, pero no proporcionó un respaldo inequívoco a la hipótesis de una asociación de especies (Tab. 4.II). La partición difusa basada en \hat{d}^{J1} y \hat{d}^{J2} carece de una estructura substancial, y la clasificación por aglomeración jerárquica resultó ser de baja calidad. La partición basada en \hat{d}^{CJ} y \hat{d}^M , muestra un coeficiente de silueta intermedio entre una estructura débil y una moderada, pero el valor del coeficiente de Dunn señala una partición relativamente nítida. Dos de los tres coeficientes empleados favorecen a \hat{d}^{CJ} , y por ello adopté esta medida en los análisis siguientes.

A pesar de las discrepancias en los coeficientes de estructura, las clasificaciones sugeridas por ambos métodos de clasificación muestran bastante concordancia (Fig. 4.2). Existe un grupo muy bien definido conformado por 3 URAs andinas (h03, h04 y f08); tres grupos que abarcan gran parte de los llanos y el sur del Lago de Maracaibo, y en total comprenden 10 URAs; y luego cuatro grupos disgregados en el norte y centro-occidente y al sur del Orinoco. Sólo tres URAs presentan diferente clasificación entre ambos métodos: c10, d03 y e21. Por otro lado las URAs g09, e21 e i22 tienen valores bajos de membresía según el método de partición difusa.

La evidencia del ACCP sugiere que el gradiente de composición está determi-

Tabla 4.II: Índices de estructura basados en los algoritmos de partición difusa (“fanny”) y aglomeración jerárquica (“agnes”). r : exponente de membresía; k : número de clases; c_d : coeficiente de Dunn; c_s : coeficiente de silueta; c_a : coeficiente de aglomeración

	r	k	c_d	c_s	c_a
\hat{d}^{CJ}	1,500	9	0,827	0,487	0,909
\hat{d}^{J1}	1,188	8	0,889	0,217	0,414
\hat{d}^{J2}	1,812	2	0,046	0,276	0,500
\hat{d}^M	1,375	9	0,863	0,472	0,810

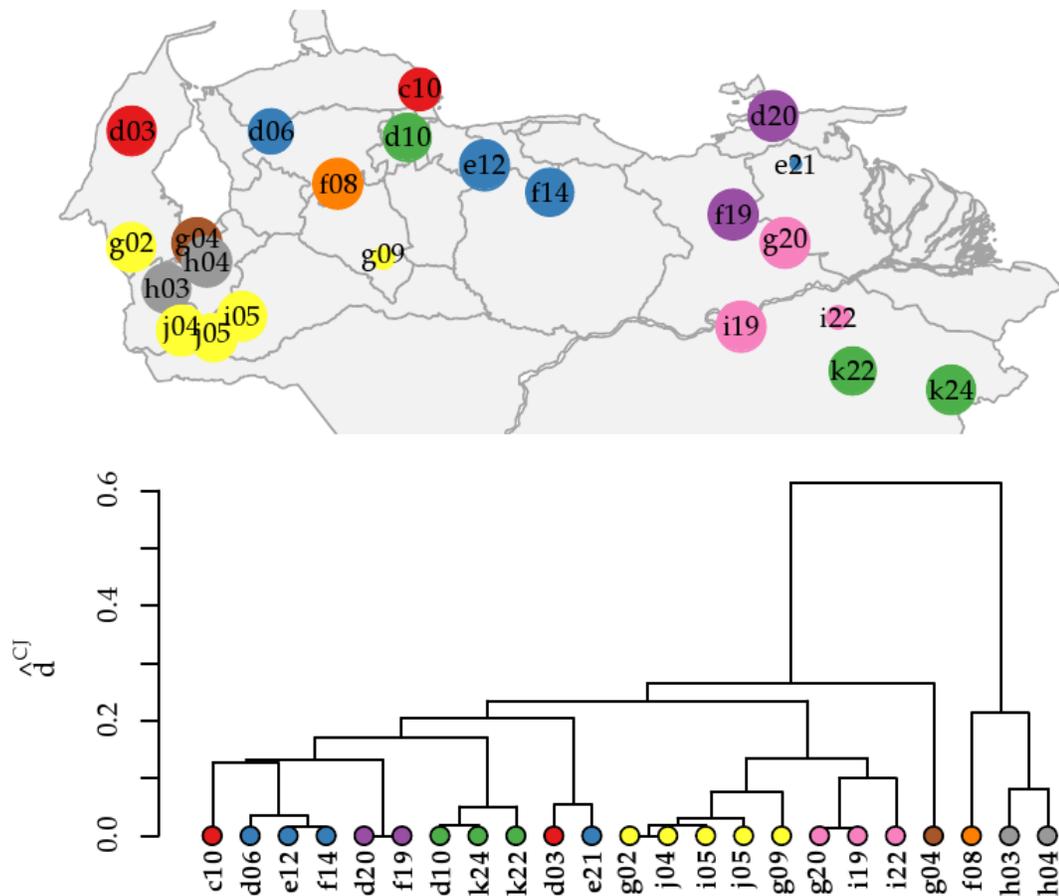


Figura 4.2: Comparación de los resultados de la partición difusa (mapa) y la aglomeración jerárquica (dendrograma) aplicados a la matriz \hat{d}^{CJ} . En ambos gráficos las URAs están identificadas por sus códigos y los colores indican el grupo con el mayor valor de membresía de cada caso. En el gráfico superior el tamaño del círculo es proporcional al máximo valor de membresía.

nado principalmente por variables ambientales con una contribución menor de las variables espaciales (Tab. 4.III). Las mejores combinaciones de variables ambientales y espaciales logran explicar hasta el 65 % de la inercia presente en la matriz \hat{d}^{CJ} . Las combinaciones sugeridas por una selección objetiva tuvieron un mejor desempeño que las variables propuestas por los expertos. Por otro lado existe redundancia entre las variables espaciales y las ambientales, especialmente cuando aumenta la complejidad de las primeras. De hecho en el caso de las variables sugeridas por expertos los valores negativos de I_F indican que la combinación de variables ambientales y espaciales reduce el ajuste obtenido con cada grupo por separado. Pero para los modelos basados en SLC los valores de $I_{A|E}$ e $I_{E|A}$ muestran que no son completamente intercambiables. El análisis de varianza basado en permutaciones sugiere que sólo las variables ambientales propuestas por expertos tienen un ajuste significativo (Tab. 4.IV). Aparentemente las variables ambientales no pueden explicar por sí solas el patrón observado.

Utilicé la mejor combinación de variables (SLC₂) y el modelo $[A|E]$ para separar el efecto de ambos tipos de variables: la inercia explicada por las variables ambientales de de 33,9 % contra 29,2 % explicada por la ubicación geográfica y 36,9 % de inercia residual. Sin embargo estos porcentajes varían para cada URA, por ejemplo, en f08 pesan más las variables ambientales (85, 10 y 5 %, respectivamente), mientras que en k24 pesa la ubicación geográfica (17, 77, y 6 %). Después de remover el efecto de las variables espaciales, los dos primeros componentes ambientales del ACCP resumen 87 % de la inercia explicada por variables ambientales, pero sólo 31 % del total, y excluye al menos 5 URAs (Fig. 4.3). El primer compo-

Tabla 4.III: Descomposición de la inercia según el análisis canónico de coordenadas principales para tres modelos con diferentes combinaciones de variables ambientales y polinomios de coordenadas espaciales. n es el número de variables, I_T es la inercia total de la matriz de disimilitudes, los demás componentes expresan fracciones de la inercia total: inercia total explicada I_{A+E} , componente ambiental explicado I_A , componente espacial explicado I_E , redundancia entre variables ambientales y espaciales $I_A - I_{A|E} = I_E - I_{E|A}$, inercia residual ambiental $I_{A|E}$, inercia residual espacial $I_{E|A}$, y la inercia residual no explicada $I_R = I_T - I_{A+E}$. El subíndice de los modelos indica el grado del polinomio de las variables geográficas, para los modelos EXP usé siempre tres variables ambientales (alt, bi12, arbr), y para los modelos SLC utilicé cinco (prc8, Tq100n, tmx2, prc7, NDVI09), pero en SLC₃ eliminé dos variables redundantes (prc7, NDVI09).

mdl	n	I_T	I_{A+E}	I_A	I_E	$I_{A E}$	$I_{E A}$	$I_A - I_{A E}$	I_R
SLC ₁	7	44,469	0,529	0,432	0,156	0,374	0,098	0,058	0,471
SLC ₂	10	44,469	0,650	0,432	0,292	0,358	0,218	0,074	0,350
SLC ₃	12	44,469	0,636	0,233	0,457	0,179	0,403	0,054	0,364
EXP ₁	5	44,469	0,260	0,100	0,156	0,105	0,161	-0,005	0,740
EXP ₂	8	44,469	0,440	0,100	0,292	0,148	0,340	-0,048	0,560
EXP ₃	12	44,469	0,630	0,100	0,457	0,174	0,531	-0,074	0,370

Tabla 4.IV: Validez estadística del análisis canónico de coordenadas principales basado en permutación de Monte Carlo. $[A]$: modelo con variables ambientales; $[E]$: modelo con variables espaciales; $[A|E]$: modelo con variables ambientales condicionado a las variables espaciales; $[E|A]$: modelo con variables espaciales condicionado a las variables ambientales; $[A + E]$: modelo con todas las variables. El valor de p obtenido por permutación se presenta según el siguiente código: *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,005$; .: $p > 0,05$; n.s.: $p > 0,1$.

	$[A]$	$[E]$	$[A E]$	$[E A]$	$[A + E]$
SLC ₁	**	.	***	n.s.	***
SLC ₂	**	n.s.	**	.	***
SLC ₃	.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
EXP ₁	n.s.	.	n.s.	.	n.s.
EXP ₂	n.s.	n.s.	n.s.	.	n.s.
EXP ₃	n.s.	n.s.	n.s.	.	n.s.

nente está relacionado con la temperatura (Tq_{100n} y tmx_2) y separa las URAs andinas del resto, mientras que el segundo está relacionada con la precipitación (prc_8 y prc_7) y ordena las URAs según la humedad. El índice de vegetación contribuye de manera similar en ambos ejes y señala un gradiente de cobertura vegetal creciente.

Es posible reconstruir parcialmente la distribución de las especies en los ejes principales del ACCP utilizando promedios ponderados de los conteos en las URAs analizadas (Fig. 4.4), sin embargo estos promedios no consideran la probabilidad de detección y por tanto pueden estar sesgados. La mayor parte de las especies se distribuye alrededor del origen del eje de coordenadas, pero 5 géneros están restringidos a valores bajos del primer eje, asociados con las URAs andinas. *Eurema* es el único género con especies que ocupa todo el espectro de valores que puede interpretarse como un gradiente altitudinal.

Los tres índices de diversidad difieren en magnitud pero muestran el mismo patrón general en el ADCP. Hay una gran concentración de diversidad dentro de cada URA y, a pesar de la gran diferencia entre las regiones andinas y el resto, la complementariedad promedio es baja (Tab. 4.V).

Para las URAs h03, h04 y k24 coinciden los altos valores de divergencia taxonómica, Q_t , con los altos valores en los componentes de diversidad estimados anteriormente (Caps. 2 y 3). Para el resto de las URAs existen diferencias notables, por ejemplo h04, j04, y g04 tienen valores similares de la riqueza estimada, pero, los dos últimos tienen menor equidad y menor divergencia taxonómica, mientras que d06 y f19 coinciden en sus valores de riqueza y diversidad pero difieren en la equidad entre especies (Fig. 4.5).

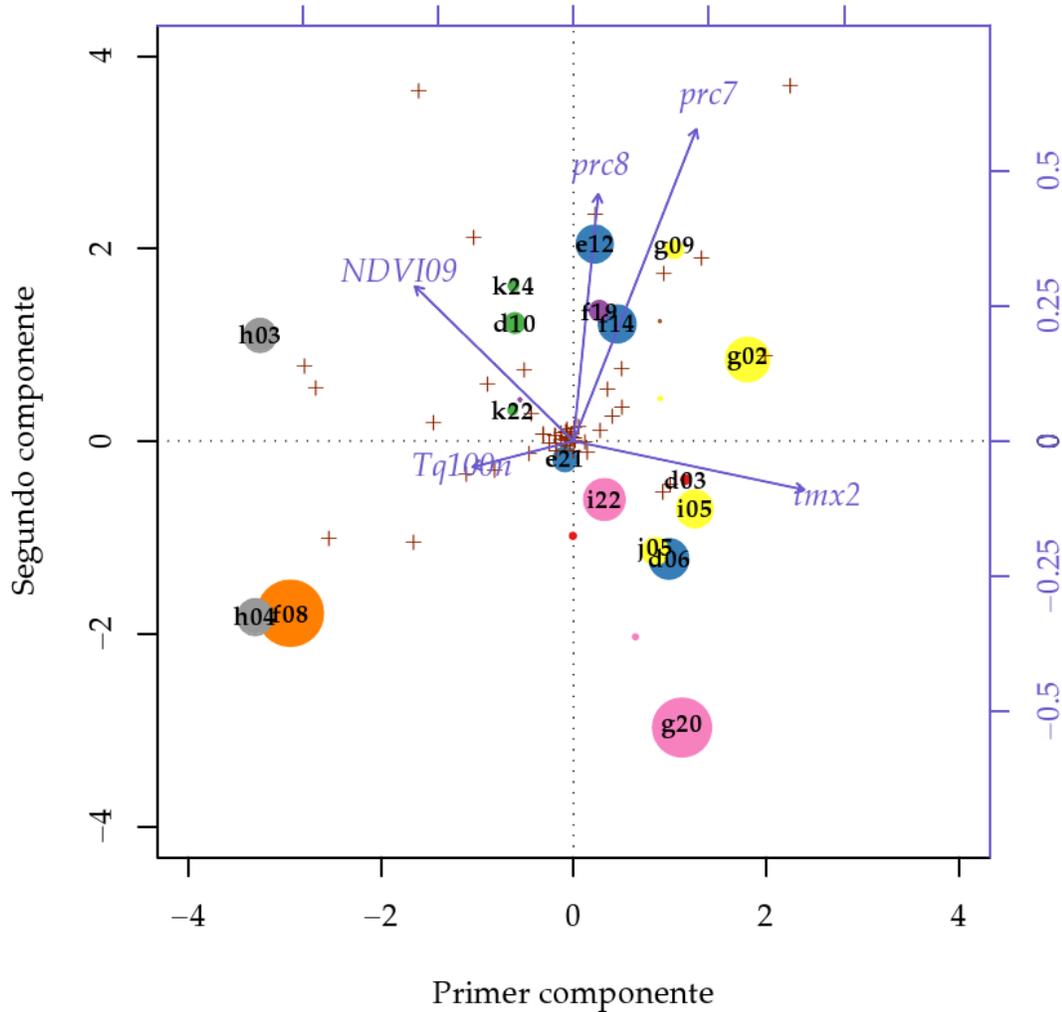


Figura 4.3: Biplot de dos primeros ejes del ACCP con la posición de las URAs, las variables y las especies. La posición de las URAs está indicada por círculos identificados con su código y el color de los grupos obtenidos por partición difusa, y con un tamaño proporcional al porcentaje de inercia explicado en los tres primeros ejes. La influencia de las variables está indicada por vectores de color azul claro. La posición de las especies más importantes en estos dos ejes está indicada por sus nombres, mientras que la posición del resto de las especies aparece indicada por cruces marrones. Se omite el primer eje porque sólo separa a h03, h04 y f08 del resto de las URAs.

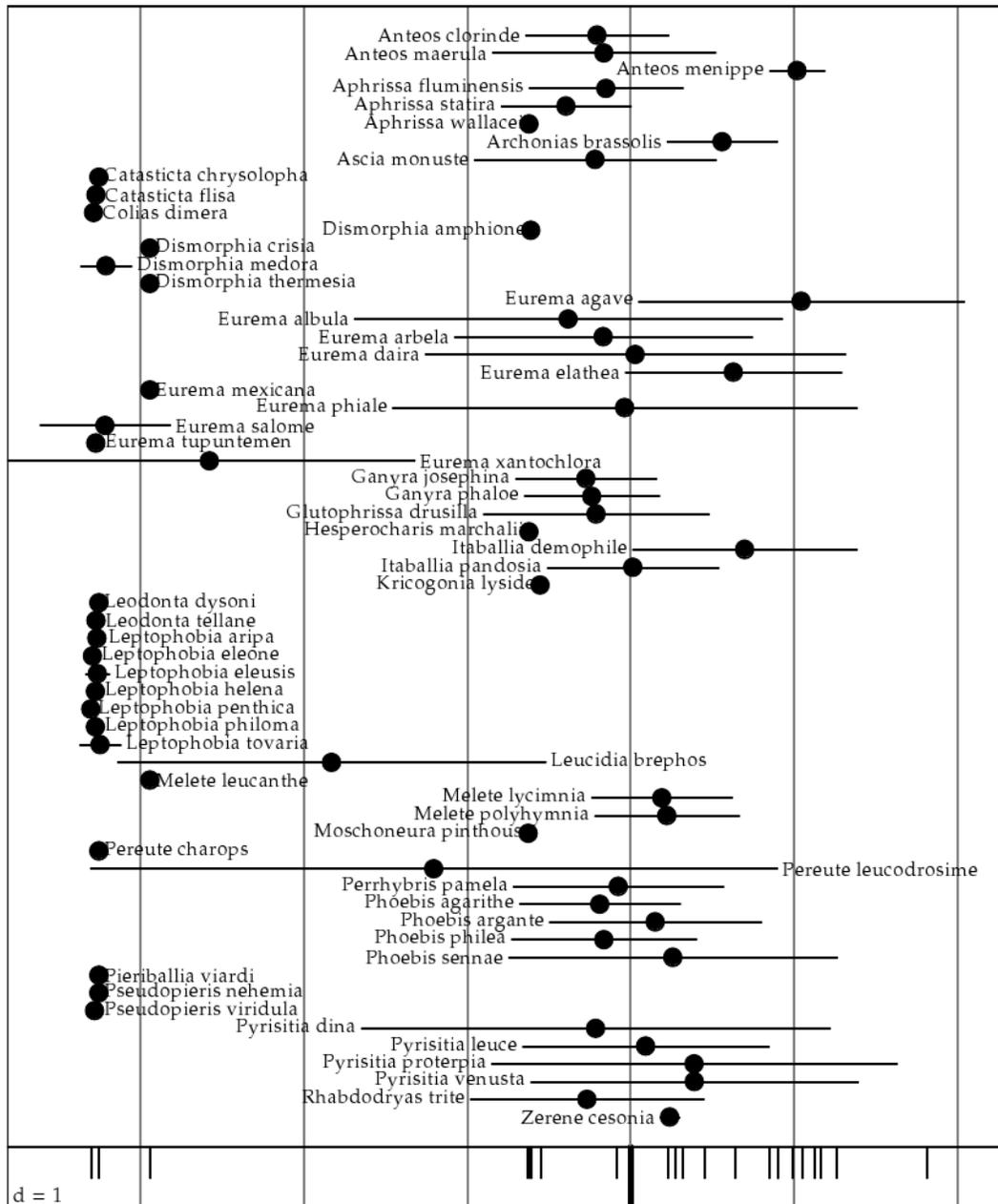


Figura 4.4: Distribución de las especies a lo largo del primer eje ambiental del AC-CP con la mejor combinación de variables. Las especies están en orden alfabético, los puntos representan el promedio de las coordenadas de las URAs donde están presentes ponderado por sus conteos en cada URA, las líneas horizontales muestran la varianza de estos promedios. En la parte baja del gráfico se señala el punto de origen con una barra gruesa, y la ubicación de las URAs con barras delgadas.

Tabla 4.V: Descomposición de la diversidad según el análisis de coordenadas principales dobles.

	S	Q_t	Q_d
Diversidad total	0,822	1,961	1,127
% intra-URA	0,862	0,860	0,850
% inter-URA	0,138	0,140	0,150

Por otro lado estos estimados de riqueza están relacionados parcialmente con la composición de especies. Los grupos sugeridos por el algoritmo de partición difusa generalmente comparte uno o dos de estas características: el grupo de i22 muestra bajos valores de diversidad y equidad, el grupo de g09 muestra valores bajos de diversidad, y el grupo de d06 muestra valores intermedios de riqueza y diversidad (Fig. 4.5).

4.4. Discusión

En la escala escogida para el análisis, las mariposas piérides no forman asociaciones de especies bien definidas. En esta familia existen muchas especies comunes y de amplia distribución que provienen de diferentes géneros, por lo que generalmente cada URA tiene una composición taxonómica bien heterogénea. La débil estructura encontrada puede atribuirse al gran contraste entre las combinaciones extremas de variables (zonas montañosas versus zonas bajas), pero en promedio las regiones muestran una composición muy homogénea. Es posible que en una escala con mayor resolución (dentro de cada transección), o al incrementar la cobertura espacial y ambiental del muestreo, se logre discernir mejor la estructura de las comunidades. Para ello sería necesario enfocar muestreos posteriores en los

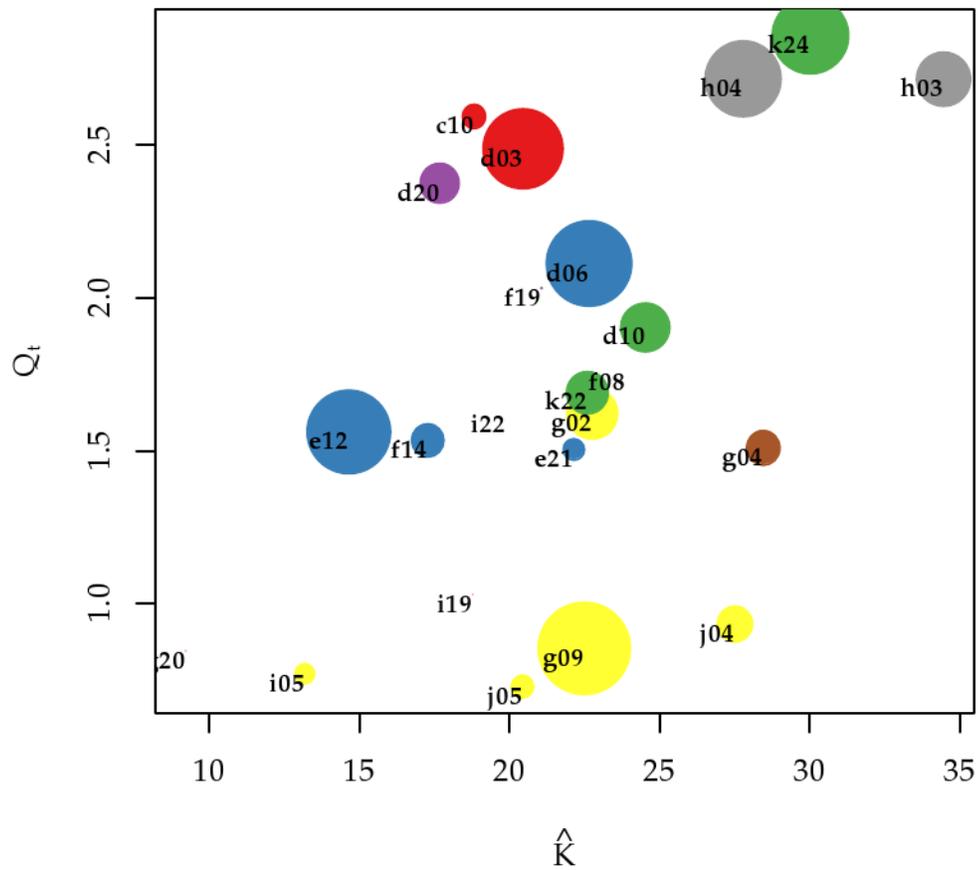


Figura 4.5: Relación entre cuatro componentes de la diversidad de mariposas piéridas en el muestreo sistemático de NeoMapas. Los ejes representan la riqueza estimada con modelos no-lineales (Cap. 2) y la divergencia taxonómica según el Análisis Doble de Coordenadas Principales, el tamaño de los círculos es proporcional a la equidad estimada (Cap. 3) y los colores indican el grupo al que fueron asignados según el algoritmo de partición difusa.

gradientes que están más relacionados con los cambios observados.

La baja detectabilidad puede enmascarar la estructura de la composición de especies, de hecho, en este caso los índices de disimilitud tradicionales tuvieron un desempeño pobre (Tab. 4.II). El índice que utilicé toma en cuenta la detectabilidad imperfecta, pero supone que ésta es similar entre todas las especies y regiones (Chao *et al.*, 2005). Esta suposición es poco probable cuando se trabaja con muchas especies con comportamientos diferentes (Boulinier *et al.*, 1998; Kéry & Plattner, 2007). Existen otros métodos más flexibles para estimar la fracción de especies compartidas tomando en cuenta la detectabilidad (Nichols *et al.*, 1998), pero en general ninguno ha sido aplicado en estudios de estas características y por tanto no me es posible comparar su efectividad.

Sin duda, el principal gradiente está relacionado con la altura. En todos los análisis destaca la región andina por albergar géneros y especies que no están presente en tierras bajas. En estos casos todas las medidas de diversidad coinciden y podrían usarse las medidas más sencillas como sucedáneas de aquellas que requieren de más información para su estimación (Figs. 4.3 y 4.5).

Pero las variables ambientales no explican toda la variación en la composición de las especies. Por ejemplo d20, en la península de Araya, tienen una composición más rica de la esperada. Esta transección recorre un gradiente entre bosque seco y vegetación xerófila, y tiene una mezcla poco común de especies de zonas boscosas y zonas abiertas, entre las que destaca *Kricogonia lyside*, una especie costera que está ausente en las demás URAs. Pero a la vez está ubicada en una región donde ocurren migraciones desde el mar Caribe que pueden cambiar la composición de

especies residentes, al menos momentáneamente. La diversidad taxonómica en esta región es muy alta en comparación con la riqueza esperada y la equidad estimada, y puede ser el efecto de una especie no compartida, de su ubicación geográfica, o una combinación de las dos (Figs. 4.2 y 4.5).

Por otro lado la transección de k22, en el Manteco, estado Bolívar, recorre una zona que ha sufrido una gran deforestación en años recientes, y por ello su composición parece ser menos diversa de lo que se esperaría para sus condiciones ambientales originales. Mientras que k24 (Anacoco, estado Bolívar), proviene de una región boscosa en los márgenes del río Cuyuní, y se diferencia cualitativamente pues contiene muchas especies de géneros poco comunes o ausentes en otras URAs. En estos casos los valores observados están levemente asociados con la cobertura boscosa, pero se explican mejor por su ubicación geográfica. Dentro de este grupo parece cumplirse nuevamente la relación entre riqueza de especies, equidad y diversidad taxonómica (Figs. 4.5).

Otros casos no pueden ser explicados por ninguna variable, y puede tratarse de regiones que no han sido muestreadas con la misma intensidad (por ejemplo j04 y g04), que requieren de un estudio en una escala más detallada, o que representan gradientes de variación en la composición que no están bien representados en la muestra de URAs.

Al estudiar los resultados obtenidos en el contexto de las hipótesis sobre composición de meta-comunidades vemos que el modelo de fuente-sumidero reciben mayor apoyo al combinar toda la evidencia disponible. El porcentaje de inercia explicada por el ACCP es mayor que la obtenida en estudios similares, por lo que

podemos considerar que los resultados son robustos (Cottenie, 2005). Los modelos significativos del ACCP sugieren que la mejor hipótesis es SE (Tab. 4.IV), pero las medidas de estructura de la clasificación indican una estructura débil a intermedia (Tab. 4.II). Por otro lado la contribución de las variables espaciales, aunque no es significativa, parece cumplir con un rol importante en determinar los gradientes de composición de las comunidades. Esta evidencia favorece un modelo que combina la dispersión y la adaptación a condiciones ambientales locales. El balance entre ambos factores no es uniforme, en las URAs andinas la diversidad está determinada principalmente por especies exclusivas, mientras que en el resto de las regiones no hay muchos elementos distintivos y la complementariedad es baja (Tab. 4.V, Fig. 4.4).

Es poco lo que se sabe sobre los factores que afectan la composición de comunidades de mariposas tropicales, y por ello es muy prematuro para generalizar a partir de este caso de estudio. En una revisión reciente el modelo de SE resultó ser el más común entre grupos taxonómicos y escalas geográficas, y en casi un tercio de los casos se observa en combinación con el modelo FS (Cottenie, 2005). Sin embargo de los 158 casos analizados, sólo 3 estaban relacionados con lepidópteros, y todos eran de zonas templadas y se basaban en áreas geográficas de menor extensión. Uno de ellos muestra precisamente la combinación SE+FS, pero los métodos no son comparables con los que apliqué a las piéridas de Venezuela: ellos utilizaron datos de presencias y ausencias en una escala equivalente a una URA (Fleishman *et al.*, 2002). Los pocos ejemplos de estudios de comunidades de mariposas tropicales están enfocados en escalas menores y orientados a bus-

car especies indicadoras de diversidad o calidad ambiental (Brown, 1997; Brown & Freitas, 2000; Kremen, 1994; Kremen *et al.*, 2003; Schulze *et al.*, 2004). Algunos estudios en México cuentan con datos detallados de conteos de especies por localidades de muestreo, pero se limitaron a comparar la riqueza y la fenología de algunas especies y no estudiaron los cambios en su composición (Llorente-Bousquet *et al.*, 2004; Llorente-Bousquets *et al.*, 1995; Luna Reyes & Llorente Bousquets, 2004; Vargas-Fernández *et al.*, 1992). Por otro lado queda pendiente el análisis de los datos de otras familias de mariposas dentro del muestreo sistemático de NeoMapas.

La combinación de los tres pasos sugeridos en este capítulo permite una caracterización comprensiva del conjunto de comunidades estudiadas. Los múltiples enfoques metodológicos permiten discernir entre diferentes propiedades del conjunto de especies. Igualmente he insistido en incorporar estimados que tomen en cuenta la incertidumbre en la clasificación y el efecto de la baja detectabilidad. Estos son elementos clave para examinar la compleja relación entre los componentes de la diversidad de organismos (Fig. 4.5, Caps. 2 y 3). Las hipótesis macroecológicas forman un contexto coherente para interpretar los resultados, sin embargo la tipología de comunidades no es una ciencia exacta y los casos reales son generalmente una mezcla de los modelos idealizados. Un examen profundo requiere de la comparación simultánea de varios patrones con las predicciones de estos modelos.

Capítulo 5

Discusión: Patrones macroecológicos en las mariposas Pieridae de Venezuela

La macroecología es una disciplina que identifica y explica patrones emergentes en la ecología como una consecuencia de la interacción compleja entre individuos o especies, y que se manifiestan a través de diferentes escalas geográficas y temporales (Brown, 1995; Brown *et al.*, 1993; Brown & Maurer, 1989; Ricklefs, 2004). El supuesto primordial de la macroecología es que existen mecanismos generales que pueden explicar las regularidades observadas sin necesidad de detallar las singularidades de la comunidad (Marquet, 2002). El estudio macroecológico se basa, por tanto, en el contraste de los patrones observados con diferentes modelos que postulan mecanismos responsables de generar y mantener la diversidad de un área determinada. Estas teorías nos ayudan a interpretar mejor los patrones de biodiversidad y guiar los esfuerzos de conservación de la misma (Godfray & Lawton, 2001).

El reto de este trabajo ha sido combinar el inventario de diversidad de las mariposas píeridas con el estudio macroecológico de patrones de distribución y abundancia. Existen varios ejemplos de inventarios detallados y de gran extensión (Beccaloni & Gaston, 1995; Conabio, 2008; Gibbons, 1994; Gibbons *et al.*, 1994;

Grelle, 2002; Howard *et al.*, 1998; INBio, 2003; van Jaarsveld *et al.*, 1998; Krupnick & Kress, 2003; Lawton *et al.*, 1998; Llorente-Bousquets *et al.*, 1997; Sauer *et al.*, 2003; ter Steege *et al.*, 2003), pero muy pocos han sido realmente útiles para estudiar patrones macroecológicos (Cottenie, 2005; Elith *et al.*, 2006; McGill *et al.*, 2007). Esto se debe, en parte, a las limitaciones logísticas o prácticas de los inventarios, pero también a limitaciones en la formulación de los objetivos: por ejemplo, sólo se concentran en una variable, se basan exclusivamente en inventarios informales sin generar datos nuevos, o están dirigidos a ciertas zonas de interés sin establecer punto de comparación (Olsen *et al.*, 1999; Yoccoz *et al.*, 2001).

Aunque cada grupo taxonómico impone restricciones particulares en los métodos de captura y análisis, hay tres recomendaciones que se desprenden de este trabajo y son aplicables a todos los inventarios de diversidad de organismos: integrar todas las fuentes de información disponibles, tomar en cuenta la heterogeneidad en la probabilidad de detección y englobar el estudio de los patrones de diversidad en un marco conceptual que permita comparar diferentes teorías.

5.1. Inventarios y estudios macroecológicos

El diseño del inventario de la familia Pieridae en Venezuela está explícitamente orientado a responder preguntas sobre distribución y abundancia de las especies y de esta forma ofrece una imagen más detallada de la diversidad de este grupo. Las fortalezas de este inventario están en la conjugación de diferentes fuentes de datos, incluyendo un inventario sistemático jerárquico, y en la aplicación de medidas que buscan mitigar los errores y sesgos asociados a los métodos utilizados.

La combinación de variables bioclimáticas, el registro histórico disponible en museos y colecciones, la opinión de expertos y los muestreos sistemáticos me permitió realizar predicciones de distribución y riqueza de las mariposas píerides de Venezuela (Caps. 1 y 2). Cada una de estas fuentes de información tiene sus fortalezas y sus fallas y por ello es necesario combinarlas adecuadamente (Elith *et al.*, 2006; Hortal & Lobo, 2005, 2006; Hortal *et al.*, 2007; Kaschner *et al.*, 2007; Loiselle *et al.*, 2008). En un primer paso exploratorio, utilicé los patrones en las variables bioclimáticas y la distribución de registros históricos para identificar áreas prioritarias para muestreos sistemáticos. Luego utilicé los datos obtenidos en estos muestreos, combinados con los registros históricos y variables bioclimáticas para realizar extrapolaciones de la distribución y riqueza de especies hacia regiones que no han sido exploradas aún. La evaluación de los mapas muestra que las fuentes de información son complementarias y que, al menos para el grado de conocimiento actual, es necesario combinar métodos subjetivos y objetivos para obtener resultados realistas y adecuados.

5.2. El rol de la detectabilidad

Aún los inventarios exhaustivos pueden presentar vacíos de información debido a la subestimación de la presencia o abundancia de una especie o por la limitación geográfica de los datos. Para grupos muy diversos, como lo son las mariposas, no es posible conocer con certeza el número de especies presentes en una localidad o una región debido al alto porcentaje de especies con bajos niveles de abundancia o que son difíciles de detectar con los métodos de recolección em-

pleados (Gotelli & Colwell, 2001). En estos casos las técnicas de estimación y extrapolación deben tomar en cuenta las diferencias en la probabilidad de detección (Boulinier *et al.*, 1998; Dorazio *et al.*, 2006; Kéry & Plattner, 2007; Kéry & Schmid, 2004; Martin *et al.*, 2005).

No existe una única fórmula que permita resolver todos los problemas asociados con la baja probabilidad de detección. La combinación de dos estrategias diferentes me permitió explorar la riqueza de especies, aun cuando todas las fuentes de datos presentan sesgos geográficos (Fig. 2.5 , pag. 66). En el caso de la abundancia, no hay una respuesta sencilla. La diferencia entre dos estimados con diferentes supuestos sobre la probabilidad de detección puede ser de varios órdenes de magnitud e influir en la forma y los parámetros de los modelos de distribución de abundancias (Tab. 3.III , pag. 104; y 3.IV , pag. 106). Este caso es probablemente una de las primeras evidencias concretas del efecto de la detectabilidad en la estimación de estos modelos (McGill *et al.*, 2007).

Estos problemas se extienden al estudio de la composición de especies. Para lograr estimados de abundancia precisos es necesario acumular gran cantidad de historias de captura por especie, por lo que más de tres cuartas partes de las especies quedarían excluidas de estos análisis. Por otro lado, los estimados de distancia biótica que suponen una detectabilidad perfecta sobre-estiman las diferencias entre regiones y resultan en una estructura muy débil que no sirve para clasificar adecuadamente la composición de especies (Tab. 4.II , pag. 129). Una medida de disimilitud alternativa, que estima la fracción de especies no detectadas, logró mejorar sustancialmente los resultados, e incluso tuvo un desempeño superior a

los estudios convencionales basados en matrices de conteos (Cottenie, 2005).

5.3. El marco teórico

El concepto de diversidad es complejo y no puede resumirse en una o dos medidas separadas. Las cuatro medidas utilizadas (riqueza, equidad, divergencia taxonómica y composición) revelaron gradientes de diversidad complementarios que resaltan diferentes características de las regiones de estudio. A lo largo del presente trabajo he mencionado diferentes modelos macroecológicos que pretenden explicar los patrones relacionados con estas variables. Pero el problema detrás de cada uno de estos patrones es el mismo, y por tanto cualquier mecanismo que afecte a uno de estos patrones debe afectar a los otros por igual. Por ello un cuerpo teórico o modelo que ofrezca una misma explicación a varios fenómenos relacionados es mucho más robusto que aquellos que explican patrones aislados (McGill & Collins, 2003).

La postura tradicional de la ecología de comunidades y la macroecología está fuertemente influenciada por el concepto de nicho, el cual sigue siendo la base de la mayoría de los modelos de distribución de especies (Brown, 1984; Soberón & Peterson, 2005). Pero el concepto de nicho es relativamente estático, mientras las poblaciones y comunidades suelen ser dinámicas. De hecho los conceptos de metapoblaciones, dispersión e interacciones interespecíficas pueden influir marcadamente en los patrones observados en comunidades y metacomunidades (Hanski & Gyllenberg, 1997; Holt *et al.*, 1997; Pulliam, 2000; Wilson *et al.*, 2003).

Tabla 5.I: Evidencia de hipótesis macroecológicas para el caso de las mariposas piérides de Venezuela.

Patrón		Resultados		Interpretación de la evidencia
Distribución de las especies	Cada especie responde a diferentes variables, pero éstas están relacionadas con tres gradientes principales. Las coordenadas geográficas tuvieron un peso importante para algunas de las especies.	Tabs. 2.II, y 2.III	Los modelos de distribución se basan en el concepto de nicho, pero la importancia de las variables espaciales le da soporte parcial a las otras hipótesis	(Koenig, 1999; Soberón & Peterson, 2005)
Riqueza de especies	Siete variables pueden explicar muy bien el gradiente de riqueza observado, sin embargo no pueden predecir la variabilidad espacial en regiones montañosas.	Tab. 2.IV	Similar al anterior, pero no se realizó una prueba específica que pueda descartar alguna de las hipótesis	
Relación especies área (REA)	La relación observada es casi exponencial en varios ordenes de magnitud, pero es probable que éste sea un artefacto de la baja detectabilidad.	Fig. 2.6	Una relación exponencial daría soporte a la hipótesis fractal, pero en este caso no hay certeza de ello.	(Ostling & Harte, 2003)
Patrón intraspecifico de abundancias	En la escala de las unidades elementales de muestreo (UEM) la evidencia favorece a modelos fractales. En la escala de las URAs no hay un predominio claro entre los fractales y la distribución log-normal.	Tab. 3.III	Mayor soporte a la hipótesis fractal.	(Frontier, 1985)
Patrón interspecifico de abundancias	Los modelos fractales predominan en casi todos los casos, aunque la distribución log-normal y el modelo de precedencia de nicho son importantes en un tercio de los casos.	Tabs. 3.IV y 3.V	Mayor soporte a la hipótesis fractal, seguido por modelos de nicho, mientras se rechaza explícitamente el modelo neutral.	(Frontier, 1985; McGill <i>et al.</i> , 2006; Tokeshi, 1993; Wilson <i>et al.</i> , 1996)
Relación distribución-abundancia (RDA)	La relación entre conteos y frecuencia de detección es exponencial y positiva. La relación entre abundancia y distribución es negativa, pero se basa en un reducido subconjunto de especies.	Figs. 3.2 y 3.5	Una relación exponencial positiva daría soporte a la hipótesis fractal. Puede haber una conexión teórica entre el exponente de la RDA y el de la REA, pero en ese caso no habría una relación estrictamente exponencial en ambos patrones.	(Harte <i>et al.</i> , 2001; Ostling & Harte, 2003)
Relación riqueza-equidad	Los parámetros del modelo fractal están correlacionados con las diferencias en riqueza entre las URAs.	Fig. 3.6	Apoya la hipótesis fractal de forma indirecta, aunque los parámetros simplemente están describiendo los valores observados.	(Frontier, 1985; Tokeshi, 1993)
Estructura de las comunidades	La estructura es intermedia entre gradientes continuos y asociaciones de especies	Tab. 4.II	Apoya mecanismos dinámicos tipo fuente-sumidero, pero no rechaza otras hipótesis.	(Cottenie, 2005; Pulliam, 1988)
Gradientes de composición de especies	La composición está relacionada con variables ambientales y espaciales, pero las primeras son más importantes.	Tabs. 4.IV y 4.III	Apoya una combinación de modelos de nicho y modelos dinámicos, rechaza la hipótesis neutral.	(Cottenie, 2005; Pulliam, 2000)
Repartición de la diversidad	Existe una importante divergencia taxonómica entre algunas regiones, pero en promedio la complementariedad es baja o intermedia.	Tab. 4.V, Fig. 4.4	Rechaza la hipótesis neutral y favorece parcialmente la de nicho.	(Pavoine <i>et al.</i> , 2004; Ricotta, 2005)

Actualmente, un creciente número de modelos e hipótesis se fundamentan en mecanismos neutrales que afectan a todas las especies en forma similar y son independientes de las condiciones ambientales (Bell, 2002; Hubbell, 1997, 2001). El hecho de que estos modelos puedan reproducir patrones observados en la naturaleza ha revitalizado el debate sobre competencia, escalas y equivalencia ecológica de las especies (Borda de Água *et al.*, 2002; McGill *et al.*, 2006; Volkov *et al.*, 2005).

Precisamente la escala es un elemento central de los estudios de distribución y abundancia. Muchos patrones complejos tienen una relación particular con la escala que puede ser descrita por medio de geometría fractal (Borda de Água *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2002; Gautestad & Mysterud, 1994; Ostling & Harte, 2003; Sugihara & May, 1990). Entre las diferentes propiedades fractales, la auto-similitud y las relaciones exponenciales tienen un rol muy importante, pues describen regularidades que pueden ser observadas a través de múltiples escalas u órdenes de magnitud (Harte *et al.*, 1999). Sin embargo las teorías macroecológicas basadas en geometría fractal son fundamentalmente empíricas, y no están relacionadas con mecanismos concretos.

Los análisis parciales pueden encontrar evidencias para diferentes teorías, pero una comparación detallada de los resultados permite distinguir los resultados más robustos (Tab. 5.I). El estudio de la distribución y riqueza de las mariposas píerides de Venezuela fue poco informativo pues no se realizó una comparación de hipótesis macroecológicas. En el estudio de los patrones de abundancia se realizó una comparación de hipótesis, pero los resultados fueron sensibles a la baja detectabil-

idad y la escala de análisis. Aparentemente el estudio de la composición de especie es el que aporta la evidencia más concreta y confiable en este caso.

La diversidad de la familia Pieridae en Venezuela está relacionada principalmente con la separación de nichos y las dinámicas poblacionales. La mayor parte de la evidencia rechaza la hipótesis neutral, y el apoyo a modelos fractales es indirecto y circunstancial. Sería interesante explorar la relación de modelos fractales con los diferentes mecanismos postulados por otras teorías para poder integrarlo más coherentemente en los análisis de riqueza y composición.

Las diferentes teorías macroecológicas son reducciones artificiales de la verdadera complejidad de los ecosistemas. Probablemente la diversidad de la mayoría de los sistemas naturales es regulada por una combinación de mecanismos cuya importancia relativa varía en diferentes escalas de observación. Los resultados obtenidos apuntan en esta dirección. Los Andes y el sur del Orinoco resultan las regiones de mayor diversidad de piérides, gracias a una composición rica y balanceada con varias especies características. Sin embargo en los Andes estos valores están relacionados claramente con las variables ambientales, mientras que al sur del Orinoco influyen por igual la ubicación geográfica y las variables ambientales (Figs. 4.3 y 4.4). En el resto del país la composición es más uniforme, aunque se observan sutiles diferencias en otros componentes de la diversidad (Fig. 4.5).

Los estudios futuros en esta familia deben dirigirse a aumentar el muestreo sistemático en estas regiones y llenar los vacíos de información detectados en el delta del Orinoco, el estado Amazonas y parte de los Llanos; pero a la vez hace falta iniciar estudios similares con otras familias de mariposas para evaluar la generalidad

de las conclusiones alcanzadas.

Bibliografía

- ACKERY, P. R., 1975. *A new pierine genus and species with notes on the genus Tatochila (Lepidoptera: Pieridae)*. Bulletin of the Allyn Museum, 30:1–9.
- ADAMS, M. J., 1985. *Speciation in the pronophiline butterflies (Satyridae) of the northern Andes*. Journal of Research on the Lepidoptera, Supl. 1:33–49.
- ADAMS, M. J. & BERNARD, G. I., 1979. *Pronophiline butterflies (Satyridae) of the Serranía de Valledupar, Colombia-Venezuela border*. Systematic Entomology, 4:95–118.
- ADAMS, M. J. & BERNARD, G. I., 1981. *Pronophiline butterflies (Satyridae) of the Cordillera de Mérida, Venezuela*. Zoological Journal of the Linnean Society, 71:343–372.
- ALLDREDGE, M. W., POLLOCK, K. H., SIMONS, T. R. & SHRINER, S. A., 2007. *Multiple-species analysis of point count data: a more parsimonious modelling framework*. Journal of Applied Ecology, 44:281–290.
- ALLEN, R. G., PEREIRA, L. S., RAES, D. & SMITH, M., 1998. *Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements*. 56. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- ALROY, J., 2002. *How many named species are valid?*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 99:3706–3711.
- ANDERSON, M. J. & WILLIS, T. J., 2003. *Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology*. Ecology, 84:511–525.
- ARAUJO, M. B. & NEW, M., 2006. *Ensemble forecasting of species distributions*. Trends in Ecology and Evolution, 22:42–47.
- ARIAS, Q., 2006. *Catálogos faunísticos: Pieridae (Lepidoptera) de Venezuela*. publicación electrónica en [www](http://www.miza-fpolar.info.ve/catalogos/producto_inicio.php?id_catalogo=6). URL http://www.miza-fpolar.info.ve/catalogos/producto_inicio.php?id_catalogo=6. Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yepes. base de datos electrónica consultada en línea en enero 2006.
- ASHER, J., WARREN, M., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G. & JEFFCOATE, S., 2001. *The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland*. Oxford University Press. 433 pp.
- BALMFORD, A. & BOND, W., 2005. *Trends in the state of nature and their implications for human well-being*. Ecology Letters, 8:1218–1234.
- BALRAM, S., DRAGICEVIC, S. & MEREDITH, T., 2004. *A collaborative GIS method for integrating local and technical knowledge in establishing biodiversity conservation priorities*. Biodiversity and Conservation, 13:1195–1208.
- BECCALONI, G. & GASTON, K., 1995. *Predicting species richness of Neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators*. Biological Conservation, 71:77–86.

- BECCALONI, G. W., VILORIA, A. L., HALL, S. R. & ROBINSON, G. S., 2008. *Catalogue of the host-plants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. RIBES-CYTED / Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 536 pp.
- BEEBE, W., 1950. *Migration of Pieridae (butterflies) through Portachuelo Pass, Rancho Grande, north-central Venezuela*. *Zoologica*, 35:189–196, 1 pl.
- BEEVER, E. A., 2006. *Monitoring biological diversity: Strategies, tools, limitations, and challenges*. *North-western Naturalist*, 87:66–79.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1996. *Ecology*. Blackwell Science, 3ra edición.
- BELBIN, L., 1995. *A multivariate approach to the selection of biological reserves*. *Biodiversity and Conservation*, 4:951–963.
- BELL, G., 2000. *The distribution of abundance in neutral communities*. *The American Naturalist*, 155:606–617.
- BELL, G., 2002. *The neutral theory of community*. *Science*, 295:1836–1837.
- BELWARD, A. S., ESTES, J. E. & KLINE, K. D., 1999. *The IGBP-DIS global 1-km land-cover data set DISCover: A project overview*. *Photogrametric Engineering and Remote Sensing*, 65:1013–1020.
- BENITO GARZÓN, M., BLAZEK, R., NETELER, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R., SAINZ OLLERO, H. & FURLANELLO, C., 2006. *Predicting habitat suitability with machine learning models: The potential area of Pinus sylvestris L. in the Iberian Peninsula*. *Ecological modelling*, 197:383–393.
- BINI, L. M., DINIZ-FILHO, J. A. F., RANGEL, T. F. L. V. B., BASTOS, R. P. & PINTO, M. P., 2006. *Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot*. *Diversity and Distributions*, 12:475–482.
- BLISS, N. & OLSEN, L., 1996. *Development of a 30-arc-second digital elevation model of South America*. En *Pecora Thirteen, Human Interactions with the Environment - Perspectives from Space*. Sioux Falls, South Dakota.
- BOLLINO, M. & COSTA, M., 2007. *An illustrated annotated check-list of the species of Catasticta (s.l.) Butler (Lepidoptera: Pieridae) of Venezuela*. *Zootaxa*, 1469:1–42.
- BORDA DE ÁGUA, L., HUBBELL, S. P. & MCALLISTER, M., 2002. *Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis*. *The American Naturalist*, 159:138–155.
- BOULINIER, T., NICHOLS, J. D., SAUER, J. R., HINES, J. E. & POLLOCK, K. H., 1998. *Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability*. *Ecology*, 79:1018–1028.
- BOWMAN, A. W. & AZZALINI, A., 1997. *Applied Smoothing Techniques for Data Analysis*. Clarendon Press, Oxford.
- BOWMAN, J., CAPPUCCINO, N. & FAHRIG, L., 2002. *Patch size and population density: the effect of immigration behavior*. *Conservation Ecology*, 6:9. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art9>.
- BOX, H. E., 1930. *Observations on a migration of butterflies in Venezuela*. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 78:51–57.

- BRABY, M. F., 1995. *Seasonal changes in relative abundance and spatial distribution of Australian lowland Tropical satyrine butterflies*. Australian Journal of Zoology, 43:209–229.
- BRABY, M. F., 2005. *Provisional checklist of genera of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea)*. Zootaxa, 832:1–16.
- BRABY, M. F., PIERCE, N. E. & VILA, R., 2007. *Phylogeny and historical biogeography of the subtribe Aporiina (Lepidoptera: Pieridae): implications for the origin of Australian butterflies*. Biological Journal of the Linnean Society, 90:413–440.
- BRABY, M. F. & TRUEMAN, J. W. H., 2006. *Evolution of larval host plant associations and adaptive radiation in pierid butterflies*. Journal of Evolutionary Biology, 19:1677–1690.
- BREIMAN, L., 2001. *Random forests*. Machine Learning, 45:5–32.
- BROWN, F. M., 1931. *A revision of the genus Aprhissa*. American Museum Novitates, págs. 1–14.
- BROWN, F. M., 1932. *Pieridae from the regions of Mt. Duida and Mt. Roraima*. American Museum Novitates, 572:1–7.
- BROWN, J., KEITH S., 1972. *Maximizing daily butterfly counts*. Journal of the Lepidopterists' Society, 26:183 – 196.
- BROWN, J. H., 1984. *On the relationship between abundance and distribution of species*. The American Naturalist, 124:255–279.
- BROWN, J. H., 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, J. H., GUPTA, V. K., LI, B.-L., MILNE, B. T., RESTREPO, C. & WEST, G. B., 2002. *The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, 357:619–626.
- BROWN, J. H., MARQUET, P. A. & TAPER, M. L., 1993. *Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness*. The American Naturalist, 142:573–584.
- BROWN, J. H. & MAURER, B. A., 1989. *Macroecology: the division of food and space among species on continents*. Science, 243:1145–1150.
- BROWN, J. H., MEHLMAN, D. W. & STEVENS, G. C., 1995. *Spatial variation in abundance*. Ecology, 76:2028–2043.
- BROWN, K. S., JR, 1997. *Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring*. Journal of Insect Conservation, 1:25–42.
- BROWN, K. S., JR. & FERNÁNDEZ YEPEZ, F., 1984. *Los Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) de Venezuela*. Boletín de Entomología Venezolana, 3:29–73.
- BROWN, K. S., JR & FREITAS, A. V. L., 2000. *Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation*. Biotropica, 32:934–956.
- BROWN, K. S., JR & HUTCHINGS-H., R. W., 1997. *Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies*. En LAURANCE, W. & JR, R. B., eds., *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, pág. 91–110.

- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R., 2002. *Model selection and multinomial Inference. A practical information-theoretic approach*. Springer, New York, 2 edición.
- BUSBY, J. R., 1986. *A biogeoclimatic analysis of Nothofagus cunninghamii (Hook.) Oerst. in southeastern Australia*. *Austral Ecology*, 11:1–7.
- CALDAS, A. & ROBBINS, R. K., 2003. *Modified Pollard transects for assessing Tropical butterfly abundance and diversity*. *Biological Conservation*, 110:211–219.
- CALLICOTT, J., CROWDER, L. & MUMFORD, K., 1999. *Current normative concepts in conservation*. *Conservation Biology*, 13:22–35.
- CHAO, A., CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K. & SHEN, T.-J., 2005. *A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data*. *Ecology Letters*, 8:148–159.
- CHAVE, J., ALONSO, D. & ETIENNE, R. S., 2006. *Comparing models of species abundance*. *Nature*, 441:E1.
- CHESSEL, D., DUFOUR, A.-B. & THIOULOUSE, J., 2004. *The ade4 package-I- One-table methods*. *R News*, 4:5–10.
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A., 1994. *Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345:101–118.
- COLWELL, R. K. & FUTUYMA, D. J., 1971. *On the measurement of niche breadth and overlap*. *Ecology*, 52:567–576.
- CONABIO, 1998. *La diversidad biológica de México: estudio de país, 1998*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- CONABIO, 2008. *Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad*. Página web. URL <http://www.conabio.gob.mx>. Revisada en Febrero del 2008.
- CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY, 1992. consultado en línea el 18 de octubre de 2007. URL <http://www.cbd.int/convention/>.
- CONVEY, P., 1990. *Butterflies of the Paria Peninsula, NE Venezuela*. *British Journal of Entomology and Natural History*, 3:167–171.
- COSTANZA, R., D' ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R. V., PARUELO, J., RASKIN, R. G., SUTTON, P. & VAN DEN BELT, M., 1997. *The value of the world's ecosystem services and natural capital*. *Nature*, 387:253–260.
- COTTENIE, K., 2005. *Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics*. *Ecology Letters*, 8:1175–1182.
- DANIELSEN, F., BALETE, D. S., POULSEN, M. K., ENGHOFF, M., NOZAWA, C. M. & JENSEN, A. E., 2000. *A simple system for monitoring biodiversity in protected areas of a developing country*. *Biodiversity and Conservation*, 9:1671–1705.
- DANIELSEN, F., MENDOZA, M. M., ALVIOLA, P., BALETE, D. S., ENGHOFF, M., POULSEN, M. K. & JENSEN, A. E., 2003a. *Biodiversity monitoring in developing countries: what are we trying to achieve?*. *Oryx*, 37:407–409.

- DANIELSEN, F., MENDOZA, M. M., TAGTAG, A., ALVIOLA, P., BALETE, D. S., ENGHOFF, M., POULSEN, M. K. & JENSEN, A. E., 2003b. *On participatory biodiversity monitoring and its applicability – a reply to Yoccoz et al. and Rodríguez*. *Oryx*, 37.
- DE ASCENÇÃO, A. A., MANRIQUE, R. & ORELLANA, A., 1994. *Los lepidopteros diurnos (Rhopalocera: Papilionoidea) de la selva nublada de Monte Zerpa, Mérida*. *Acta Científica Venezolana*, (supl.1):345. (resumen).
- DE MARMELS, J., CLAVIJO, J. A. & CHACÍN, M. E., 2003. *Two new subspecies of Pereute lindemanna and one of Pseudopieris viridula from Pantepui, Venezuela (Pieridae)*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 57:86–91.
- DE VRIES, P. J. & WALLA, T. R., 2001. *Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74:1–15.
- DEVRIES, P. J., 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press, Princeton. 327 pp.
- DOBSON, A. P. & RODRÍGUEZ, J. P., 2001. *Discipline of conservation biology*. En *Encyclopedia of Biodiversity*, tomo 1. Academic Press.
- DOBSON, J. E., BRIGHT, E. A., COLEMAN, P. R., DURFEE, R. & WORLEY, B. A., 2000. *Landscan: A global population database for estimating populations at risk*. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 66:849–857.
- DORAZIO, R. M., ROYLE, J. A., SÖDERSTRÖM, B. & GLIMSKÄR, A., 2006. *Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability*. *Ecology*, 87:842–854.
- DORMANN, C. F., 2007. *Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data*. *Global Ecology and Biogeography*, 16:129–138.
- DÍAZ-FRANCÉS, E. & SOBERÓN, J., 2005. *Statistical estimation and model selection of species-accumulation functions*. *Conservation Biology*, 19:569–573.
- EDWARDS, J. L., LANE, M. A. & NIELSEN, E. S., 2000. *Interoperability of biodiversity databases: Biodiversity information on every desktop*. *Science*, 289:2312–2314.
- EITSCHBERGER, U. & RACHELI, T., 1998. *Catasticta studies (Lepidoptera: Pieridae)*. *Neue Entomologische Nachrichten*, 41:5–94.
- ELITH, J., GRAHAM, C. H., ANDERSON, R. P., DUDÍK, M., FERRIER, S., GUISAN, A., HIJMANS, R. J., HUETTMANN, F., LEATHWICK, J. R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L. G., LOISELLE, B. A., MANION, G., MORITZ, C. & N, 2006. *Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data*. *Ecography*, 29:129–151.
- ELITH, J. & LEATHWICK, J., 2007. *Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines*. *Diversity & Distributions*, 13:265–275.
- ETIENNE, R. S. & OLFF, H., 2005. *Confronting different models of community structure to species-abundance data: a Bayesian model comparison*. *Ecology Letters*, 8:493–504.

- EVA, H. D., DE MIRANDA, E. E., DI BELLA, C. M., GOND, V., HUBER, O., SGRENZAROLI, M., S. JONES, A. COUTINHO, A. DORADO, M. GUIMARÃES, C. ELVIDGE, F. ACHARD, A. S. BELWARD, E. BARTHOLOMÉ, A. BARALDI, GRANDI, G. & AND, P., 2002. *A vegetation map of South America*. Informe Técnico EUR 20159 EN, European commission. Joint Research Centre.
- FAITH, D. P. & WALKER, P. A., 1996. *Environmental diversity: on the best-possible use of surrogate data for assessing the relative biodiversity of sets of areas*. *Biodiversity and Conservation*, 5:399–415.
- FAO/UNESCO, 1974. *Soil map of the world, 1:5,000,000: 10 volumes*. UNESCO, Paris. URL http://www.ngdc.noaa.gov/seg/cdroms/ged_iiia/datasets/a16/fao.htm.
- FAO/UNESCO, 1992. *Unep gridded fao/unesco soil units. digital raster data on a 2-minute cartesian orthonormal geodetic (lat/long) 10800x5400 grid*. En *Global Ecosystems Database Version 2.0.*. NOAA National Geophysical Data Center., Boulder, CO. 1 single-attribute spatial layer. 58.343.747 bytes in 6 files. [first published in 1984].
- FARNSWORTH, G. L., POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., SIMONS, T. R., HINES, J. E. & SAUER, J. R., 2002. *A removal model for estimating detection probabilities from point-count surveys*. *The Auk*, 119:414–425.
- FERMON, H., WALTERT, M., LARSEN, T. B., ASTA, U. D. & MÜHLENBERG, M., 2000. *Effects of forest management on diversity and abundance of fruit-feeding nymphalid butterflies in south-eastern Côte d'Ivoire*. *Journal of Insect Conservation*, 4:173–189.
- FERRIER, S., 2002. *Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: Where to from here?*. *Systematic Biology*, 51:331 – 363.
- FERRIER, S. & GUISAN, A., 2006. *Spatial modelling of biodiversity at the community level*. *Journal of Applied Ecology*, 43:393–404.
- FLEISHMAN, E., BETRUS, C. J., BLAIR, R. B., NALLY, R. M. & MURPHY, D. D., 2002. *Nestedness analysis and conservation planning: the importance of place, environment, and life history across taxonomic groups*. *Oecologia*, 133:78–89.
- FRANCO-GAONA, A., LLORENTE-BOUSQUETS, J. & SHAPIRO, A., 1989. *Abundancia relativa de tres especies de pierinos: Artogeia rapae, Pontia protodice y Leptophobia aripa elodia, evaluada mediante el método de Moore modificado por Pollard en Xochimilco, Distrito Federal, México*. *Folia Entomológica Mexicana*, 77:107–128.
- FREITAS, A. V. L., 1996. *Population biology of Heterosais edessa (Nymphalidae) and its associated atlantic forest Ithomiinae community*. *Journal of the Lepidopterists Society*, 50:273 – 289.
- FRIEDL, M., MCIVER, D. K., HODGES, J. C. F., ZHANG, X. Y., MUCHONEY, D., STRAHLER, A. H., WOODCOCK, C. E., GOPAL, S., SCHNEIDER, A., COOPER, A., BACCINI, A., GAO, F. & SCHAAF, C., 2002. *Global land cover mapping from modis: algorithms and early results*. *Remote Sensing of Environment*, 83:287–302.
- FRONTIER, S., 1985. *Diversity and structure in aquatic ecosystems*. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 23:253–312.
- FUNK, V. A. & RICHARDSON, K. S., 2002. *Systematic data in biodiversity studies: Use it or lose it*. *Systematic Biology*, 51:303–316.

- GAIDET, N., FRITZ, H. & NYAHUMA, C., 2003. *A participatory counting method to monitor populations of large mammals in non-protected areas: a case study of bicycle counts in the Zambezi Valley, Zimbabwe*. *Biodiversity and Conservation*, 12:1571–1585.
- GARCÍA ROMÁN, L. B., ed., 2000. *Primer informe de Venezuela sobre diversidad biológica*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales. Oficina Nacional de Diversidad Biológica., Caracas, Venezuela.
- GASTON, K. J., 1996. *The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship*. *Oikos*, 76:211–220.
- GASTON, K. J., BLACKBURN, T. M. & LAWTON, J. H., 1997. *Interspecific abundance-range size relationships: An appraisal of mechanisms*. *Journal of Animal Ecology*, 66:579–601.
- GASTON, K. J. & MAY, R. M., 1992. *Taxonomy of taxonomists*. *Nature*, 356:281–282.
- GAUBERT, P., PAPES, M. & PETERSON, A., 2006. *Natural history collections and the conservation of poorly known taxa: Ecological niche modeling in central African rainforest genets (Genetta spp.)*. *Biological Conservation*, 130:106–117.
- GAUTESTAD, A. O. & MYSTERUD, I., 1994. *Fractal analysis of population ranges: methodological problems and challenges*. *Oikos*, 69:154–157.
- GIBBONS, D. W., 1994. *Bias and the key squares survey*. En *Gibbons et al. (1994)*, págs. 448–461. 520 pp.
- GIBBONS, D. W., REID, J. B. & CHAPMAN, R. A., eds., 1994. *The new atlas of breeding birds in Britain and Ireland: 1988-1991*. T & AD Polyser, London, 2nd printing edición. 520 pp.
- GILLER, P. S., 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, London. 176 pp.
- GITAY, H., SUÁREZ, A., WATSON, R. T. & DOKKEN, D. J., 2002. *Climate change and biodiversity*. IPCC Technical Paper V, Intergovernmental Panel on Climate Change.
- GODFRAY, H. C. J. & LAWTON, J. H., 2001. *Scale and species numbers*. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:400–404.
- GODINEZ-DOMINGUEZ, E. & FREIRE, J., 2003. *Information-theoretic approach for selection of spatial and temporal models of community organization*. *Marine Ecology Progress Series*, 253:17–24.
- GOLDSTEIN, P. Z., 1997. *How many things are there? A reply to Oliver and Beattie, Beattie and Oliver, Oliver and Beattie, and Oliver and Beattie*. *Conservation Biology*, 11:571–574.
- GOLICHER, D. J., O'HARA, R. B., RUÍZ-MONTOYA, L. & CAYUELA, L., 2006. *Lifting a veil on diversity: A Bayesian approach to fitting relative-abundance models*. *Ecological Applications*, 16:1842–1853.
- GONZÁLEZ, J. M., 2005. *Los insectos en Venezuela*. Fundación Bigott, Caracas. 149 pp.
- GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K., 2001. *Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness*. *Ecology Letters*, 4:379–391.

- GRAHAM, C. H., FERRIER, S., HUETTMAN, F., MORITZ, C. & PETERSON, A. T., 2004. *New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis*. Trends in Ecology and Evolution, 19.
- GRASS DEVELOPMENT TEAM, 2006. *Geographic Resources Analysis Support System (GRASS GIS) Software*. ITC-irst, Trento, Italy.
- GREEN, J. L. & PLOTKIN, J. B., 2007. *A statistical theory for sampling species abundances*. Ecology Letters, 10:1037–1045. Doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01101.x.
- GRELLE, C. E. V., 2002. *Is higher-taxon analysis an useful surrogate of species richness in studies of Neotropical mammal diversity?*. Biological Conservation, 108:101–106.
- GROVES, C. R., JENSEN, D. B., VALUTIS, L. L., REDFORD, K. H., L. SHAFFER, M., SCOTT, J. M., BAUMGARTNER, J. V., HIGGINS, J. V., BECK, M. W. & ANDERSON, M. G., 2002. *Planning for biodiversity conservation: Putting conservation science into practice*. BioScience, 52:499–512.
- GUISAN, A., LEHMANN, A., FERRIER, S., AUSTIN, M., OVERTON, J. M. C., ASPINALL, R. & HASTIE, T., 2006. *Making better biogeographical predictions of species' distributions*. Journal of Applied Ecology, 43:386–392.
- GUISAN, A. & THUILLER, W., 2005. *Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models*. Ecology Letters, 8:993–1009.
- HALL, J. P. W. & WILLMOTT, K. R., 1996. *The genus Theope: Four new species and a new subspecies (Lepidoptera: Riodinidae)*. Tropical Lepidoptera, 7:63–67.
- HAMMOND, P., 1994. *Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 345:119–136.
- HANSEN, M., DEFRIES, R., TOWNSHEND, J., CARROLL, M., DIMICELI, C. & SOHLBERG, R., 2003. *Global percent tree cover at a spatial resolution of 500 meters: first results of the modis vegetation continuous fields algorithm*. Earth Interactions, 7:1–15.
- HANSEN, M. C., DEFRIES, R. S., TOWNSHEND, J. R. G. & SOHLBERG, R., 2000. *Global land cover classification at the 1km spatial resolution using a classification tree approach*. International Journal of Remote Sensing, 21:1331–1364.
- HANSKI, I. & GILPIN, M., eds., 1997. *Metapopulation biology - ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego.
- HANSKI, I. & GYLLENBERG, M., 1997. *Uniting two general patterns in the distribution of species*. Science, 275:397–400.
- HARTE, J., BLACKBURN, T. & OSTLING, A., 2001. *Self-similarity and the relationship between abundance and range size*. The American Naturalist, 157:374–386.
- HARTE, J., KINZIG, A. & GREEN, J., 1999. *Self-similarity in the distribution and abundance of species*. Science, 284:334–336.
- HAWKSWORTH, D. L. & KALIN-ARROYO, M. T., 1995. *Magnitude and distribution of biodiversity*. En Heywood (1995).
- HAWKSWORTH, D. L., 1995. *The resource base for biodiversity assessments*. En Heywood (1995).

- HAY, S. I. & LENNON, J. J., 1999. *Deriving meteorological variables across Africa for the study and control of vector-borne disease: A comparison of remote sensing and spatial interpolation of climate*. *Tropical Medicine and International Health*, 4:58–71.
- HELLMANN, J. J. & FOWLER, G. W., 1999. *Bias, precision and accuracy of four measures of species richness*. *Ecological Applications*, 9:824–834.
- HEPPNER, J., 1991. *Faunal regions and the diversity of Lepidoptera*. *Tropical Lepidoptera*, 2:1–85.
- HERRERA, J. & FIELD, W. D., 1959. *A revision of the butterfly genera Theochila and Tatochila (Lepidoptera: Pieridae)*. *Proceedings of the United States Museum*, 108:467–514, 93 figs.
- HEYWOOD, V. H., ed., 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Published for the United Nations Environmental Programme, Cambridge University Press, UK.
- HIJMANS, R., CAMERON, S., PARRA, J., JONES, P. & JARVIS, A., 2005. *Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas*. *International Journal of Climatology*, 25:1965–1978.
- HILL, J. K., HAMER, K. C., LACE, L. A. & BANHAM, W. M. T., 1995. *Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia*. *The Journal of Applied Ecology*, 32:154–160.
- HIRZEL, A. & GUISAN, A., 2002. *Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling*. *Ecological Modelling*, 157:331–341.
- HIRZEL, A. H., HAUSSER, J., CHESSEL, D. & PERRIN, N., 2002. *Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data?*. *Ecology*, 83:2027–2036.
- HOLT, R., LAWTON, J., GASTON, K. & BLACKBURN, T., 1997. *On the relationship between range size and local abundance: Back to the basics*. *Oikos*, 78:183–190.
- HORNER-DEVINE, M. C., DAILY, G. C., EHRLICH, P. R. & BOGGS, C. L., 2003. *Countryside biogeography of Tropical butterflies*. *Conservation Biology*, 17:168–177.
- HORTAL, J. & LOBO, J. M., 2005. *An ED-based protocol for optimal sampling of biodiversity*. *Biodiversity and Conservation*, 14:2913–2947.
- HORTAL, J. & LOBO, J. M., 2006. *Towards a synecological framework for systematic conservation planning*. *Biodiversity Informatics*, 3, 2006, pp 16–45, 3:16–45.
- HORTAL, J., LOBO, J. M. & JIMENEZ-VALVERDE, A., 2007. *Limitations of biodiversity databases: Case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands*. *Conservation Biology*, 21:853–863. E-print DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00686.x.
- HOSKING, J. & WALLIS, J., 1987. *Parameter and quantile estimation for the generalized Pareto distribution*. *Technometrics*, 29:339–349.
- HOWARD, P. C., VISKANIC, P., DAVENPORT, T. R. B., KINGENYI, F. W., BALTZER, M., DICKINSON, C. J., LWANGA, J. S., MATTHEWS, R. A. & BALMFORD, A., 1998. *Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda*. *Nature*, 394:472–475.
- HUBBELL, S., 1997. *A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs*. *Coral Reefs*, 16:S9–S21.

- HUBBELL, S. P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. 32. Princeton University Press, Princeton. 375 pp.
- HUBER, H., 1973. *Die Walder in den Anden von Merida (Venezuela) und ihre Tagfalter*. *Mitteilungen der Pollochchia*, 20:164–201.
- HUGGINS, R. M., 1989. *On the statistical analysis of capture experiments*. *Biometrika*, 76:133–140.
- HUGGINS, R. M., 1991. *Some practical aspects of a conditional likelihood approach to capture experiments*. *Biometrics*, 47:725–732.
- HUTCHINSON, G. E., 1957. *Concluding remarks*. En *Population Studies: Animal Ecology and Demography*. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, pags. 415–427.
- INBIO, 2003. *Inventario nacional de biodiversidad*. on-line. URL <http://www.inbio.ac.cr/>. Revisada en Octubre del 2003.
- ISERHARD, C. A. & ROMANOSKI, H. P., 2004. *Butterfly species list (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea) in a region at valley of Maquine river, Rio Grande do Sul State, Brazil*. *Rev Bras Zool*, 21:649–662. Consultado en linea en Enero 2006 documento electronico (PDF).
- VAN JAARVELD, A. S., FREITAG, S., CHOWN, S. L., MULLER, C., KOCH, S., HULL, H., BELLAMY, C. & KR, M., 1998. *Biodiversity assessment and conservation strategies*. *Science*, 279:2106–2108.
- JANZEN, D. H., 2004. *Setting up Tropical biodiversity for conservation through non-damaging use: Participation by parataxonomists*. *Journal of Applied Ecology*, 41:181–187.
- JIMENEZ-VALVERDE, A., JIMENEZ MENDOZA, S., CANO, J. M. & MUNGUIRA, M. L., 2006. *Comparing relative model fit of several species-accumulation functions to local Papilionoidea and Hesperioidea butterfly inventories of Mediterranean habitats*. *Biodiversity and Conservation*, 15:177–190.
- JOHNSON, C. J. & GILLINGHAM, M. P., 2005. *An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning*. *Environmental Conservation*, 32:117–128.
- JONGMAN, R. H. G., TER BRAAK, C. J. F. & VAN TONGEREN, O. F. R., eds., 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press.
- KASCHNER, K., READY, J. S., AGBAYANI, E., RIUS, J., KESNER-REYES, K., EASTWOOD, P. D., SOUTH, A. B., KULLANDER, S. O., REES, T., CLOSE, C. H., WATSON, R., PAULY, D. & FROESE, R., 2007. *Aquamaps: Predicted range maps for aquatic species*. World wide web electronic publication. URL www.aquamaps.org. Version 12/2007.
- KERR, J. T., 2001. *Butterfly species richness patterns in Canada: energy, heterogeneity, and the potential consequences of climate change*. *Conservation Ecology*, 5:10. Publicado en-linea: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art10/>.
- KOENIG, W. D., 1999. *Spatial autocorrelation of ecological phenomena*. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:22–26.
- KREBS, C. J., 1978. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, New York, 2 edicion.
- KREMEN, C., 1994. *Biological inventory using target taxa: A case study of the butterflies of Madagascar*. *Ecological Applications*, 4:407–422.

- KREMEN, C., LEES, D. C. & FAY, J. P., 2003. *Butterflies and conservation planning in Madagascar: From pattern to practice*. En BOGGS, C. L., WATT, W. B. & EHRLICH, P. R., eds., *Butterflies. Ecology and evolution taking flight*, págs. 517–540. The University of Chicago Press, Chicago.
- KREMEN, C., MERENLENDER, A. & MURPHY, D., 1994. *Ecological monitoring — a vital need for integrated conservation and development programs in the tropics*. *Conservation Biology*, 8:388–397.
- KRISHTALKA, L. & HUMPHREY, P. S., 2000. *Can natural history museums capture the future?*. *Bio-Science*, 50:611–617.
- KRUPNICK, G. A. & KRESS, W. J., 2003. *Hotspots and ecoregions: a test of conservation priorities using taxonomic data*. *Biodiversity and Conservation*, 12:2237–2253.
- KUNIN, W. E. & GASTON, K. J., 1993. *The biology of rarity: patterns, causes and consequences*. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:298–301.
- KÉRY, M. & PLATTNER, M., 2007. *Species richness estimation and determinants of species detectability in butterfly monitoring programmes*. *Ecological Entomology*, 32:53–61.
- KÉRY, M. & SCHMID, H., 2004. *Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability*. *Basic and Applied Ecology*, 5:65–73.
- LAAKE, J., 2007. *RMark: R Code for MARK Analysis*. R package version 1.6.6.
- LAMAS, G., 1979. *Additions and corrections to the check-list of Western Peru butterflies (Lepidoptera)*. *Revista de Ciencias UNMSM*, 71:54–61.
- LAMAS, G., 2000. *Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical*. En *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000*.
- LAMAS, G., ed., 2004. *Atlas of Neotropical Lepidoptera. CheckList: Part 4A Hesperioidea-Papilionoidea*. Scientific Publishers.
- LAMAS, G., MS. *Lista de Pieridae que ocurren o pueden ocurrir en Venezuela*. Lista no publicada, año 1992.
- LAMAS, G. & GRADOS, J., 1997. *Mariposas de la Cordillera del Sira, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea)*. *Revista Peruana de Entomología*, 39:55–61.
- LAMAS, G., ROBBINS, R. G. & FIELD, W. D., 1995. *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. En HEPPNER, J., ed., *Volume 124: Bibliography of butterflies*. Scientific Publishers.
- LAMAS, G., ROBBINS, R. K. & HARVEY, D. J., 1991. *A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú, with an estimate of its species richness*. *Publicaciones del Museo de Historia Natural UNMSM*, págs. 1–19.
- LAMAS, G., ROBBINS, R. K. & HARVEY, D. J., 1996. *Mariposas del alto Río Napo, Loreto, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea)*. *Revista Peruana de Entomología*, 39:63–74.
- LARSEN, T. H., WILLIAMS, N. M. & KREMEN, C., 2005. *Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning*. *Ecology Letters*, 8:538–547.
- LAWTON, J. H., 1994. *What do species do in ecosystems?*. *Oikos*, 71:367–374.

- LAWTON, J. H., BIGNELL, D. E., BOLTON, B., BLOEMERS, G. F., EGGLETON, P., HAMMOND, P. M., HODDA, M., HOLT, R. D., LARSENK, T. B., MAWDSLEY, N. A., STORK, N. E., SRIVASTAVA, D. S. & WATT, A. D., 1998. *Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in Tropical forest*. *Nature*, 391:72–76.
- LE CROM, J. F., LLORENTE BOUSQUETS, J., CONSTANTINO, L. M. & SALAZAR, J. A., 2004. *Mariposas de Colombia*, tomo 2: Pieridae. J. F. Le Crom.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, 2da edición.
- LEIBOLD, M., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J., HOOPES, M., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A., 2004. *The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology*. *Ecology Letters*, 7:601–613.
- LIAW, A. & WIENER, M., 2002. *Classification and regression by randomforest*. *R News*, 2:18–22.
- LICHY, R., 1976. *Documentos para el estudio de los lepidópteros de Venezuela. 10a nota. una especie nueva de Eurema Hübner (Pieridae): E. tupuntenem y su relación con E. limoneus C. & R. Felder*. *Revista Facultad de Agronomía*, IX:23–36.
- LIU, C., BERRY, P. M., DAWSON, T. P. & PEARSON, R. G., 2005. *Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions*. *Ecography*, 28:385–393.
- LLORENTE, J. E., 1986. *Las razas geográficas de Pereute charops (Boisduval, 1836) con la descripción de una nueva subespecie (Lepidoptera: Pieridae)*. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 56:245–258.
- LLORENTE-BOUSQUET, J., ARMANDO, L. M., VARGAS F., I. & WARREN, A. D., 2004. *Butterflies of the state of Nayarit, México*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 58:203–222.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., LUIS-MARTÍNEZ, A., FERNÁNDEZ, I. V. & WARREN, A. D., 1995. *Lista de las mariposas del Estado de Jalisco, México*. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 46:35–48.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., LUIS-MARTÍNEZ, A., VARGAS-FERNÁNDEZ, I. & SOBERÓN-MAINERO, J., 1993. *Biodiversidad de las mariposas: Su conocimiento y conservación en México*. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44:313–324.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J. E., OÑATE-OCAÑA, L., LUIS-MARTÍNEZ, A. & VARGAS-FERNÁNDEZ, I., 1997. *Papilionidae and Pieridae de México: Distribución geográfica e ilustración*. CONABIO, Facultad de Ciencias de la UNAM, México. 228 pp.
- LOISELLE, B. A., JØRGENSEN, P. M., CONSIGLIO, T., JIMÉNEZ, I., BLAKE, J. G., LOHMANN, L. G. & MONTIEL, O. M., 2008. *Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes?*. *Journal of Biogeography*, 35.
- LOREAU, M., 2000. *Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances*. *Oikos*, 91:3–17.
- LUNA REYES, M. & LLORENTE BOUSQUETS, J., 2004. *Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra Nevada, México*. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 20:79–102.
- MACARTHUR, R., 1957. *On the relative abundance of bird species*. *PNAS*, 43:293–295. Cited on Giller (1984).

- MACKENZIE, D. I. & KENDALL, W. L., 2002. *How should detection probability be incorporated into estimates of relative abundance?*. *Ecology*, 83:2387–2393.
- MACKENZIE, D. I., NICHOLS, J. D., ROYLE, J. A., POLLOCK, K. H., BAILEY, L. L. & HINES, J. E., 2006. *Occupancy Estimation and Modeling*. Academic Press, Amsterdam.
- MACNALLY, R., 2000. *Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models*. *Biodiversity and Conservation*, 9:655–671.
- MAECHLER, M., ROUSSEEUW, P., STRUYF, A. & HUBERT, M., 2005. *Cluster analysis basics and extensions*. Rousseeuw et al provided the S original which has been ported to R by Kurt Hornik and has since been enhanced by Martin Maechler: speed improvements, silhouette() functionality, bug fixes, etc. See the ‘Changelog’ file (in the package source).
- MAES, D. & DYCK, H. V., 2001. *Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe’s worst case scenario?*. *Biological Conservation*, 99:263–276.
- MAGURRAN, A. E., 2005. *Species abundance distributions: pattern or process?*. *Functional Ecology*, 19:177–181.
- MANDELBROT, B. B., 1982. *The Fractal Geometry of Nature*. W. H. Freeman and Company, New York. 468 pp.
- MARGULES, C. & PRESSEY, R., 2000. *Systematic conservation planning*. *Nature*, 405:243–253.
- MARQUET, P. A., 2002. *The search for general principles in ecology*. *Nature*, 418:723.
- MARTIN, T. G., WINTLE, B. A., RHODES, J. R., KUHNERT, P. M., FIELD, S. A., LOW-CHOY, S. J., TYRE, A. J. & POSSINGHAM, H. P., 2005. *Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations*. *Ecology Letters*, 8:1235–1246.
- MATTER, S. F. & ROLAND, J., 2004. *Relationships among population estimation techniques: an examination for Parnassius smintheus Doubleday (Papilionidae)*. *Journal of the Lepidopterists’ Society*, 58:189–195.
- MCGEOCH, M. A., 1998. *The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators*. *Biological Reviews*, 73:181–201.
- MCGILL, B. J., 2003a. *Strong and weak tests of macroecological theory*. *Oikos*, 102:679–685.
- MCGILL, B. J., 2003b. *A test of the unified neutral theory of biodiversity*. *Nature*, 422:881–885.
- MCGILL, B. J. & COLLINS, C., 2003. *A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance*. *Evolutionary Ecology Research*, 5:469–492.
- MCGILL, B. J., ETIENNE, R. S., GRAY, J. S., ALONSO, D., ANDERSON, M. J., BENECHA, H. K., DORNELAS, M., ENQUIST, B. J., GREEN, J. L., HE, F., HURLBERT, A. H., MAGURRAN, A. E., MARQUET, P. A., MAURER, B. A., OSTLING, A., SOYKAN, C. U., UGLAND, K. I. & WHITE, E. P., 2007. *Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework*. *Ecology Letters*, 10:995–1015. Doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x.
- MCGILL, B. J., MAURER, B. A. & WEISER, M. D., 2006. *Empirical evaluation of neutral theory*. *Ecology*, 87:1411–1423.

- MCPHERSON, J. M., JETZ, W. & ROGERS, D. J., 2006. *Using coarse-grained occurrence data to predict species distributions at finer spatial resolutions—possibilities and limitations*. *Ecological Modelling*, 192:499–522.
- MEIER, R. & DIKOW, T., 2004. *Significance of specimen databases from taxonomic revisions for estimating and mapping the global species diversity of invertebrates and repatriating reliable specimen data*. *Conservation Biology*, 18:478–488.
- MEYNARD, C. & QUINN, J. F., 2007. *Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species*. *Journal of Biogeography*, 34:1455–1469.
- MILLER, J. Y., DEBROT, A. O. & MILLER, L. D., 2003. *A survey of butterflies from Aruba and Bonaire and new records for Curaçao*. *Caribbean Journal of Science*, 39:170–175.
- MITZENMACHER, M., 2001. *A brief history of generative models for power law and log-normal distributions*. En *Proceedings of the Thirty-Ninth Annual Allerton Conference on Communication, Control, and Computing*, págs. 182–191.
- MOORE, J. E., SCHEIMAN, D. & SWIHART, R., 2004. *Field comparison of removal and modified double-observer modeling for estimating detectability and abundance of birds*. *The Auk*, 121:865–876.
- MORENO, C., PINEDA, E., ESCOBAR, F. & SÁNCHEZ-ROJAS, G., 2007. *Shortcuts for biodiversity evaluation: a review of terminology and recommendations about the use of target groups, bioindicators and surrogates*. *International Journal of Environment and Health*, 1:71–86.
- MOUILLOT, D. & LEPRETRE, A., 2000. *Introduction of relative abundance distribution (rad) indices, estimated from the rank-frequency diagrams (rfd), to assess changes in community diversity*. *Environmental Monitoring and Assessment*, 63:279–295.
- MOUQUET, N. & LOREAU, M., 2002. *Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis*. *The American Naturalist*, 159:420–426.
- MURRAY, D. L., 1996. *A survey of the butterfly fauna of Jatun Sacha, Ecuador (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea)*. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 35:42–60.
- MYNENI, R., NEMANI, R. & RUNNING, S., 1997. *Estimation of global leaf area index and absorbed par using radiative transfer model*. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 35:1380–1393.
- NEILD, A., 1996. *The butterflies of Venezuela. Part I: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae)*. Meridian Publications, London.
- NEW, M., LISTER, D., HULME, M. & MAKIN, I., 2002. *A high-resolution data set of surface climate over global land areas*. *Climate Research*, 21:1–25.
- NEW, T., 1997. *Are Lepidoptera an effective 'umbrella group' for biodiversity conservation?*. *Journal of Insect Conservation*, 1:5–12.
- NICHOLS, J., 1992. *Capture-recapture models*. *BioScience*, 42:94–102.
- NICHOLS, J., HINES, J., SAUER, J., FALLON, F., FALLON, J. & HEGLUND, P., 2000. *A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts*. *Auk*, 117:393–408.

- NICHOLS, J. D., BOULINIER, T., HINES, J. E., POLLOCK, K. H. & SAUER, J. R., 1998. *Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected*. *Conservation Biology*, 12:1390–1398.
- NIELSEN, V., HURTADO, P., JANZEN, D. H., TAMAYO, G. & SITTENFELD, A., 2004. *Recolecta de artrópodos para prospección de la biodiversidad en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica*. *Revista de Biología Tropical*, 52:119–132.
- NIELSEN, V. & MONGE-NÁJERA, J., 1991. *A comparison of four methods to evaluate butterfly abundance using a Tropical community*. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 45:241–243.
- NOSS, R. F., 1990. *Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach*. *Conservation Biology*, 4:355–364.
- OKSANEN, J., KINDT, R., LEGENDRE, P. & O'HARA, R. B., 2007. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.8-6.
- OLIVER, I. & BEATTIE, A. J., 1996. *Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity*. *Ecological Applications*, 6:594–607.
- OLIVER, I. & BEATTIE, A. J., 1997. *Future taxonomic partnerships: reply to Goldstein*. *Conservation Biology*, 11:575–576.
- OLIVER, I., JONES, H. & SCHMOLDT, D. L., 2007. *Expert panel assessment of attributes for natural variability benchmarks for biodiversity*. *Austral Ecology*, 32:453–475.
- OLSEN, A. R., SEDRANSK, J., EDWARDS, D., GOTWAY, C. A., LIGGETT, W., RATHBUN, S., RECKHOW, K. H. & YOUNG, L. J., 1999. *Statistical issues for monitoring ecological and natural resources in the United States*. *Environmental Monitoring and Assessment*, 54:1–45.
- OLSON, D. M., DINERSTEIN, E., WIKRAMANAYAKE, E. D., BURGESS, N. D., POWELL, G. V.Ñ., UNDERWOOD, E. C., DÁMICO, J. A., ITOUA, I., STRAND, H. E., MORRISON, J. C., LOUCKS, C. J., ALLNUTT, T. F., RICKETTS, T. H., KURA, Y., LAMOREUX, J. F., WETTENGEL, W. W., HEDAO, P. & KASSEM, K. R., 2001. *Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth*. *BioScience*, 51:933–938.
- ORELLANA B., A. M., 2004. *Mariposas de los páramos de la Sierra Nevada y Sierra de La Culata (Cordillera de Mérida, Venezuela)*. En ANDRESSE, R. . M. M., ed., *Memorias del IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable de Los Andes, la estrategia andina para el siglo XXI*, págs. 57–71. ICAE - ULA.
- ORELLANA-B., A. M. & ERAZO, M. C., 1999. *Lepidópteros diurnos (Castnioidea, Papilionoidea, Hesperioidea) del enclave semiárido de Caparú, Lagunillas, Estado Mérida, Venezuela*. *Memorias de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 59:121–132. Biblioteca Ferrer Paris (copia) Artículo arbitrado.
- OSTLING, A. & HARTE, J., 2003. *A community-level fractal property produces power-law species-area relationships*. *Oikos*, 103:218–224.
- OTERO, L. D., 1990. *Estudio de algunos caracteres para su uso en la clasificación de los Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae)*. *Boletín de Entomología Venezolana*, n s, 5:123–138.

- OTTKE, C., KRISTENSEN, P., MADDOX, D. & RODENBURG, E., 2000. *Monitoring for impact: Lessons on natural resources monitoring from 13 ngos. volume ii: Case studies*. Informe Técnico, Conservation Internacional.
- PARMESAN, C., 1996. *Climate and species' range*. *Nature*, 382:765–766.
- PAVOINE, S., DUFOUR, A.-B. & CHESSEL, D., 2004. *From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis*. *Journal of Theoretical Biology*, 228:523–537.
- PEARCE, J. L. & BOYCE, M. S., 2006. *Modelling distribution and abundance with presence-only data*. *Journal of Applied Ecology*, 43:405–412.
- PEET, R. K., 1974. *The measurement of species diversity*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:285–307.
- PETERSON, A. T., MARTÍNEZ-MEYER, E., GONZÁLEZ-SALAZAR, C., & HALL, P. W., 2004. *Modeled climate change effects on distributions of Canadian butterfly species*. *Canadian Journal of Zoology*, 82:851–858. Doi:10.1139/z04-064.
- PETERSON, A. T., ORTEGA-HUERTA, M. A., BARTLEY, J., SÁNCHEZ-CORDERO, V., SOBERÓN, J., BUDDEMEIER, R. H. & STOCKWELL, D. R. B., 2002. *Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios*. *Nature*, 416:626–629.
- PHILLIPS, S. J., DUDÍK, M. & SCHAPIRE, R. E., 2004. *A maximum entropy approach to species distribution modeling*. En *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, págs. pages 655–662. Banff, Canada.
- PIMM, S. I. & RAVEN, P., 2000. *Extinction by numbers*. *Nature*, 403:843–845.
- PINHEIRO, J. C. & BATES, D. M., 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*. Springer. 528 pp.
- PIÑEIRO, R., AGUILAR, J. F., MUNT, D. D. & FELINER, G.Ñ., 2007. *Ecology matters: Atlantic-mediterranean disjunction in the sand-dune shrub *Armeria pungens* (Plumbaginaceae)*. *Molecular Ecology*, 16:2155–2171.
- POLLARD, E., 1977. *A method for assesing changes in the abundance of butterflies*. *Biological Conservation*, 12:115–134.
- POLLARD, E., 1984. *Fluctuations in the abundance of butterflies, 1976-1984*. *Ecological Entomology*, 9:179–188.
- POLLARD, E. & YATES, T., 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation. The British Butterfly Monitoring Scheme*, capítulo 5: Local distribution of butterflies, págs. 43–59. Chapman & Hall, London.
- PONDER, W. F., CARTER, G. A., FLEMONS, P. & CHAPMAN, R. R., 2001. *Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment*. *Conservation Biology*, 15:648–657.
- POWLEDGE, F., 2002. *A look back at the international biodiversity observation year*. *BioScience*, 52:1070–1079.
- PRENDERGAST, J. R. & EVERS HAM, B. C., 1995. *Butterfly diversity in southern Britain: Hotspot losses since 1930*. *Biological Conservation*, 72:109–114.

- PRESTON, F. W., 1948. *The commonness, and rarity, of species*. Ecology, 29:254–283.
- PRESTON, F. W., 1962. *The canonical distribution of commonness and rarity*. Ecology, 43:185–215, 410–431.
- PRINCE, S. D. & GOWARD, S. J., 1995. *Global primary production: a remote sensing approach*. Journal of Biogeography, 22:316–336.
- PULLIAM, H., 2000. *On the relationship between niche and distribution*. Ecology Letters, 3:349–361.
- PULLIAM, H. R., 1988. *Sources, sinks and population regulation*. American Naturalist, 132:652–661.
- PURVIS, A. & HECTOR, A., 2000. *Getting the measure of biodiversity*. Nature, 405.
- PYRCZ, T. W. & WOJTUSIAK, J., 2002. *The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) along an elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution*. Global Ecology & Biogeography, 11:211–221.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2007. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- RABINOWITZ, D., CAIRNS, S. & DILLON, T., 1986. *Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British isles*. págs. 182–204. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. (USA). ISBN 08-789-37943.
- RACHELI, T., 1995a. *An annotated check-list of Venezuelan Papilionidae (Lepidoptera)*. Lambillionea, 95:70–80.
- RACHELI, T., 1995b. *An annotated check-list of Venezuelan Papilionidae (Lepidoptera)*. 2. Lambillionea, 95:261–268.
- RANDIN, C. F., DIRNBOCK, T., DULLINGER, S., ZIMMERMANN, N. E., ZAPPA, M. & GUIBAN, A., 2006. *Are niche-based species distribution models transferable in space?*. Journal of Biogeography, 33:1689–1703.
- REID, W. V. & MACE, G. M., 2003. *Taking conservation biology to new levels in environmental decision-making*. Conservation Biology, 17:943–945.
- REY, F., 1999. *Distribución geográfica de Pieridae (insecta: Lepidoptera) del estado Táchira*. publicado en línea, última visita en Agosto 2007. URL <http://www.unet.edu.ve/~frey/varios/entomologia/mariposas/mar/>.
- REY, F. & PYRCZ, T. W., 1996. *A perfect mimicry of two cloud forest pierids: Leptophobia eleone and Catasticta revancha new sp. (Lepidoptera: Pieridae)*. Genus, 7:497–502.
- RICKLEFS, R. E., 2004. *A comprehensive framework for global patterns in biodiversity*. Ecology Letters, 7:1–15.
- RICOTTA, C., 2005. *Additive partitioning of Rao's quadratic diversity: a hierarchical approach*. Ecological Modelling, 183:365–371.
- RICOTTA, C., 2007. *A semantic taxonomy for diversity measures*. Acta Biotheoretica, 55:23–33.

- RINCÓN, A. D., R., 1998. *Lepidópteros ropalóceros de la Isla de Toas, Venezuela*. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas, 32:125–138.
- ROBBINS, C. S., BYSTRAK, D. & GEISSLER, P. H., 1986. *The breeding bird survey: its first fifteen years, 1965-1979*. Informe Técnico Resource Publication 157, Fish and Wildlife Service, Washington, D. C.
- ROBBINS, R. K., LAMAS, G., MIELKE, O. H. H., HARVEY, D. J. & CASAGRANDE, M. M., 1996. *Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú*. En WILSON, D. E. & SANDOVAL, A., eds., *The biodiversity of Pakitza, Manu National Park, Perú*, págs. 201–236. Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- RODRÍGUEZ, J. P., 2003. *Challenges and opportunities for surveying and monitoring Tropical biodiversity - a response to danielsen et al*. Oryx, 37:411.
- RODRÍGUEZ, J. P., BALCH, J. K. & RODRÍGUEZ-CLARK, K. M., 2007a. *Assessing extinction risk in the absence of species-level data: quantitative criteria for terrestrial ecosystems*. Biodiversity and Conservation, 16:183–209.
- RODRÍGUEZ, J. P., BROTONS, L., BUSTAMANTE, J. & SEOANE, J., 2007b. *The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation*. Diversity and Distributions, 13:243–251.
- RODRÍGUEZ, J. P. & SHARPE, C. J., 2002. *Neomaps: The Neotropical Biodiversity Mapping Initiative*. Cotinga, 17:13–14.
- RONDININI, C., WILSON, K. A., BOITANI, L., GRANTHAM, H. & POSSINGHAM, H. P., 2006. *Trade-offs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning*. Ecology Letters, 9:1136–1145.
- RUNNING, S. W., LOVELAND, T. R. & PIERCE, L. L., 1994. *A vegetation classification logic based on remote sensing for use in global scale biogeochemical models*. Ambio, 23:77–81.
- RUSZCZYK, A. & DE ARAUJO, A. M., 1992. *Gradients in butterfly species diversity in an urban area in Brazil*. Journal of the Lepidopterists' Society, 46:255 – 264.
- SALA, O. E., CHAPIN III, S. F., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. M., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., POFF, N. L., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M. & WALL, D. H., 2000. *Global biodiversity scenarios for the year 2100*. Science, 287:1770–1774.
- SAMWAYS, M. J., 2005. *Insect diversity conservation*. Cambridge University Press. 342 pp.
- SAUER, J. R., HINES, J. E. & FALLON, J., 2003. *The North American Breeding Bird Survey, results and analysis 1966 - 2002*. on-line. URL <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/>. Version 2003.1. USGS Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD.
- SCEPAN, J., 1999. *Thematic validation of high-resolution global land-cover data set*. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 65:1051–1060.
- SCHAPPERT, P. J. & SHORE, J. S., 1998. *Ecology, population biology and mortality of Euptoieta hegesia Cramer (Nymphalidae) on Jamaica*. Journal of the Lepidopterists' Society, 52:9 – 39.
- SCHULMAN, L., TOIVONEN, T. & RUOKOLAINEN, K., 2007. *Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation*. Journal of Biogeography, 34:1388–1399.

- SCHULZE, C. H., WALTERT, M., KESSLER, P. J. A., PITOPANG, R., SHAHABUDDIN, VEDDELER, D., MÜHLENBERG, M., GRADSTEIN, S. R., LEUSCHNER, C., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T., 2004. *Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: Comparing plants, birds, and insects*. 1321, 14:1321–1333.
- SEGURADO, P., ARAÚJO, M. B. & KUNIN, W. E., 2006. *Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models*. *Journal of Applied Ecology*, 43.
- SHAHABUDDIN, G. & TERBORGH, J. W., 1999. *Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation*. *Journal of Tropical Ecology*, 15:703–722.
- SHAPIRO, A. M., VANBUSKIRK, R., KAREOFELAS, G. & PATTERSON, W. D., 2003. *Phenofaunistics: Seasonality as a property of butterfly faunas*. En BOGGS, C. L., WATT, W. B. & EHRLICH, P. R., eds., *Butterflies. Ecology and evolution taking flight*, págs. 111–147. The University of Chicago Press, Chicago.
- SHEIL, D., 2001. *Conservation and biodiversity monitoring in the tropics: Realities, priorities, and distractions*. *Conservation Biology*, 15:1179–1182.
- SITTENFELD, A., TAMAYO, G., NIELSEN, V., JIMÉNEZ, A., HURTADO, P., CHINCHILLA, M., GUERRERO, O., MORA, M., ROJAS, M., BLANCO, R., ALVARADO, E., GUTTIÉRREZ, J. & JANZEN, D., 1999. *Costa Rican international cooperative biodiversity group: Using insects and other arthropods in biodiversity prospecting*. *Pharmaceutical Biology*, 37, Supplement 1:55–68.
- SOBERÓN, J. & PETERSON, A. T., 2005. *Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas*. *Biodiversity Informatics*, 2:1–10.
- SOBERÓN, J. M., LLORENTE, J. B. & OÑATE, L., 2000. *The use of specimen-label databases for conservation purposes: an example using Mexican papilionid and pierid butterflies*. *Biodiversity and Conservation*, 9:1441–1466.
- SOBERÓN M., J. & LLORENTE B., J., 1993. *The use of species accumulation functions for the prediction of species richness*. *Conservation Biology*, 7:480–488.
- SOULÉ, M. E., 1991. *Conservation: tactics for a constant crisis*. *Science*, 253:744–750.
- SPARROW, H. R., SISK, T. D., EHRLICH, P. R. & MURPHY, D. D., 1994. *Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies*. *Conservation Biology*, 8:800–809.
- TER STEEGE, H., PITMAN, N., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., HOUT, P. V. D., DALY, D. C., SILVEIRA, M., PHILLIPS, O., VASQUEZ, R., ANDEL, T. V., DUIVENVOORDEN, J. & DE OLI, 2003. *A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon*. *Biodiversity and Conservation*, 12:2255–2277.
- STOCKWELL, D., 2007. *Niche Modelling*. Chapman & Hall. 201 pp.
- STOCKWELL, D. R., 2006. *Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models*. *Ecological Modelling*, 192:188–196.
- STRUYF, A., HUBERT, M. & ROUSSEEUW, P., 1996. *Clustering in an object-oriented environment*. *Journal of Statistical Software*, 1:1–30.
- SUGIHARA, G. & MAY, R. M., 1990. *Applications of fractals in ecology*. *Trends in Ecology and Evolution*, 5:79–86.

- TEDER, T., MOORA, M., ROOSALUSTE, E., ZOBEL, K., PÄRTEL, M., KÖLJALG, U. & ZOBEL, M., 2007. *Monitoring of biological diversity: a common-ground approach*. *Conservation Biology*, 21:313–317. Doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00575.x.
- THOMAS, J. A., 2005. *Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360:339–357.
- THORNE, J. H., O' BRIEN, J., FORISTER, M. L. & SHAPIRO, A. M., 2006. *Building phenological models from presence/absence data for a butterfly fauna*. *Ecological Applications*, 16:1842–1853.
- THUILLER, W., MIDGLEY, G. F., ROUGET, M. & COWLING, R. M., 2006. *Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa*. *ECOGRAPHY*, 29.
- TILMAN, D., 1994. *Competition and biodiversity in spatially structured habitats*. *Ecology*, 75:2–16.
- TOBLER, M., HONORIO, E., JANOVEC, J. & REYNEL, C., 2007. *Implications of collection patterns of botanical specimens on their usefulness for conservation planning: an example of two Neotropical plant families (Moraceae and Myristicaceae) in Peru*. *Biodiversity and Conservation*, 16:659–677.
- TOKESHI, M., 1990. *Niche apportionment or random assortment: species abundances patterns revisited*. *JAE*, 59:1129–1146. *Buscar*.
- TOKESHI, M., 1993. *Species abundance patterns and community structure*. *Advances in ecological research*, 24:111–186.
- TUCKER, C., PINZON, J., BROWN, M., SLAYBACK, D., PAK, E., MAHONEY, R., VERMOTE, E. & EL SALEOUS, N., 2005. *An extended avhrr 8km ndvi dataset compatible with modis and spot vegetation ndvi data*. *International Journal of Remote Sensing*, 26:4485–4498.
- TYLER, H. A., BROWN, K. S., JR & WILSON, K. H., 1994. *Swallowtail Butterflies of the Americas: A Study in Biological Dynamics, Ecological Diversity, Biosystematics and Conservation*. Scientific Publishers, Gainesville. 376 pp.
- TYRE, A. J., TENHUMBERG, B., FIELD, S. A., NIEJALKE, D., PARRIS, K. & POSSINGHAM, H. P., 2003. *Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates*. *Ecological Applications*, 13:1790–1801.
- VARGAS-FERNÁNDEZ, I., LLORENTE-BOUSQUETS, J. & LUIS-MARTÍNEZ, A., 1992. *Listado lepidopterofaunístico de la Sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: Notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea)*. *Folia Entomologica Mexicana*, 86:41–178.
- VAUGHAN, I. P. & ORMEROD, S. J., 2003. *Improving the quality of distribution models for conservation by addressing shortcomings in the field collection of training data*. *Conservation Biology*, 17:1601–1611.
- VENABLES, W. & RIPLEY, B., 1999. *Modern Applied Statistics with S-Plus*. Springer, third edición.
- VENIER, L. A. & FAHRIG, L., 1996. *Habitat availability causes the species distribution-abundance relationship*. *Oikos*, 76:564–570.
- VERDIN, K. & GREENLEE, S., 1996. *Development of continental scale digital elevation models and extraction of hydrographic features*. En *Proceedings, Third International Conference/Workshop on Integrating GIS and Environmental Modeling*. National Center for Geographic Information and Analysis, Santa Barbara, California, Santa Fe, New Mexico.

- VILORIA, A., ADAMS, M., PYRCZ, T. & ROMERO, F., 2001. *Noticias históricas sobre satíridos venezolanos coleccionados por Karl Moritz (1797-1866) y discusión de la identidad taxonómica y la distribución de Pedaliodes pisonia (Hewitson, 1862).* (Lepidoptera, Nymphalidae, Satirinae). *Shilap Revista de Lepidopterología*, 29:31–42.
- VILORIA, A. L., 1990. *Taxonomía y distribución de los Satyridae (Lepidoptera: Rhopalocera) en la Sierra de Perijá, frontera colombo-venezolana.* Tesis de Grado, La Universidad del Zulia. Xxxviii + 296 pp.
- VILORIA, A. L., 1993. *Lista preliminar y comentarios sobre los Rhopalocera (Lepidoptera) de la zona protectora y área metropolitana de la ciudad de Maracaibo, Estado Zulia, Venezuela.* *Anartia*, 2:1–19.
- VILORIA, A. L., 1998. *Studies on the systematics and biogeography of some montane satyrid butterflies (Lepidoptera).* Tesis Doctoral, King's College London and The Natural History Museum, London.
- VILORIA, A. L., 2000. *Estado actual del conocimiento taxonómico de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Venezuela.* En PIERA, F. M., MORRONE, J. & MELIC, A., eds., *PRIBES 2000*, tomo 1, págs. 261–274.
- VOLKOV, I., BANAVAR, J. R., HE, F., HUBBELL, S. P. & MARITAN, A., 2005. *Density dependence explains tree species abundance and diversity in Tropical forests.* *Nature*, 438:658–661.
- VOLKOV, I., BANAVAR, J. R., HUBBELL, S. P. & MARITAN, A., 2003. *Neutral theory and relative species abundance in ecology.* *Nature*, 424:1035–1037.
- VÖRÖSMARTY, C. J., GREEN, P., SALISBURY, J. & LAMMERS, R. B., 2000. *Global water resources: vulnerability from climate change and population growth.* *Science*, 289:284–288.
- WALKER, T. J., 1978. *Migration and re-migration of butterflies through north peninsular Florida: quantification with Malaise traps.* *Journal of the Lepidopterists' Society*, 32:178 – 190.
- WALTHER, B. A. & MORAND, S., 1998. *Comparative performance of species richness estimation methods.* *Parasitology*, 116:395–405.
- WAN, Z., ZHANG, Y., ZHANG, Q. & LI, Z.-L., 2002. *Validation of the land-surface temperature products retrieved from terra moderate resolution imaging spectroradiometer data.* *Remote Sensing and Environment*, 83.
- WARREN, M., POLLARD, E. & BIBBY, T., 1986. *Annual and long-term changes in a population of the wood white butterfly Leptidea sinapis.* *Journal of Animal Ecology*, 55:707–719.
- WATT, W. B. & BOGGS, C. L., 2003. *Butterflies as model systems in ecology and evolution—present and future.* En BOGGS, C. L., WATT, W. B. & EHRLICH, P. R., eds., *Butterflies. Ecology and evolution taking flight*, págs. 603–613. The University of Chicago Press, Chicago.
- WEBB, R. S., ROSENZWEIG, C. E. & LEVINE, E. R., 1991. *A global data set of soil particle size properties.* Technical Memorandum 4286, NASA.
- WEMMER, C., RUDRAN, R., DALLMEIER, F. & WILSON, D. E., 1993. *Training developing-country nationals is the critical ingredient to conserving global biodiversity.* *Bioscience*, 43:762–767.
- WESSELS, K. J., VAN JAARSVELD, A. S., GRIMBEEK, J. D. & VAN DER LINDE, M. J., 1998. *An evaluation of the gradsect biological survey method.* *Biodiversity and Conservation*, 7:1093–1121.

- WHEELER, Q. D., RAVEN, P. H. & WILSON, E. O., 2004. *Taxonomy: Impediment or expedient?*. *Science*, 303:285.
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P., 1999. *Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals*. *Bird Study*, 46 Supplement:S120–138.
- WHITTAKER, R. J., WILLIS, K. J. & FIELD, R., 2001. *Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity*. *Journal of Biogeography*, 28:453–470.
- WILLIAMS, P. H., MARGULES, C. R. & HILBERT, D. W., 2002. *Data requirements and data sources for biodiversity priority area selection*. *Journal of Bioscience*, (Suppl. 2) 27:327–338.
- WILLMOTT, K. R., 2003. *The genus Adelpha: its systematics, biology and biogeography (Lepidoptera: Nymphalidae: Limenitidini)*. Scientific Publishers, Gainesville. 322 pp.
- WILSON, J. B., 1991. *Methods for fitting dominance/diversity curves*. *Journal of Vegetation Science*, 2:35–46.
- WILSON, J. B., GITAY, H., STEEL, J. B. & KING, W. M., 1998. *Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale*. *Journal of Vegetation Science*, 9:213–220.
- WILSON, J. B., WELLS, T. C., TRUEMAN, I. C., JONES, G., ATKINSON, M. D., J. CRAWLEY, M., DODDS, M. E. & SILVERTOWN, J., 1996. *Are there assembly rules for plant species abundance? an investigation in relation to soil resources and successional trends*. *Journal of Ecology*, 84:527–538.
- WILSON, R. J., GUTIÉRREZ, D., GUTIÉRREZ, J., MARTÍNEZ, D., AGUDO, R. & MONSERRAT, V. J., 2005. *Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change*. *Ecology Letters*, 8:1138–1146.
- WILSON, W. G., LUNDBERG, P. & V, D. P., 2003. *Biodiversity and species interactions: extending Lotka-Volterra community theory*. *Ecology Letters*, 6:944–952.
- WOJTUSIAK, J. & REY, F., 1999. *Forest-paramo ecotone butterflies of the genus Catasticta in the Tama range, Venezuela-Colombia border: C. uricoecheae inopa new subsp. and C. tricolor tomasi new subsp. (Lepidoptera: Pieridae)*. *Lambillionea*, XCIX:87–89.
- WOLDA, H., 1981. *Similarity indices, sample size and diversity*. *Oecologia*, 50:296–302.
- WOOD, B. & GILLMAN, M., 1998. *The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad*. *Biodiversity and Conservation*, 7:597–616.
- WOOD, S. & AUGUSTIN, N. H., 2002. *GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling*. *Ecological Modelling*, 157:157–177.
- WUERTZ, D., 2006. *fExtremes: Rmetrics - Extreme Financial Market Data*. R package version 240.10068.
- YESSON, C., BREWER, P. W., SUTTON, T., CAITHNESS, N., PAHWA, J. S., BURGESS, M., GRAY, W. A., WHITE, R. J., JONES, A. C., BISBY, F. A. & CULHAM, A., 2007. *How global is the global biodiversity information facility?*. *PLoS ONE*, 2:e1124.
- YOCCOZ, N. G., NICHOLS, J. D. & BOULINIER, T., 2001. *Monitoring of biological diversity in space and time*. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:446–453.
- YOCCOZ, N. G., NICHOLS, J. D. & BOULINIER, T., 2003. *Monitoring of biological diversity – a response to Danielsen et al.*. *Oryx*, 37:410.

Apéndice A

Lista de especies de Pieridae en Venezuela

FAMILIA Pieridae

- SUBFAMILIA Dismorphiinae
 - Género *Pseudopieris*
 - *Pseudopieris nehemia* (Boisduval, 1836)
 - *Pseudopieris viridula* (C Felder y R Felder, 1861)
 - Género *Dismorphia*
 - *Dismorphia altis* Fassl, 1910
 - *Dismorphia amphione* (Cramer, 1779)
 - *Dismorphia arcadia* (C Felder y R Felder, 1862)
 - *Dismorphia crisia* (Drury, 1782)
 - *Dismorphia hyposticta* (C Felder y R Felder, 1861)
 - *Dismorphia laja* (Cramer, 1779)
 - *Dismorphia lelex* (Hewitson, 1869)
 - *Dismorphia lewyi* (Lucas, 1852)
 - *Dismorphia lua* (Hewitson, 1869)
 - *Dismorphia medora* (Doubleday, 1844)
 - *Dismorphia thermesia* (Godart, 1819)
 - *Dismorphia theucharila* (Doubleday, 1848)
 - *Dismorphia zathoe* (Hewitson, [1858])
 - Género *Enantia*
 - *Enantia citrinella* (C Felder y R Felder, 1861)
 - *Enantia lina* (Herbst, 1792)
 - *Enantia melite* (Linnaeus, 1763)
 - Género *Lieinix*
 - *Lieinix christa* (Reissinger, 1970)
 - *Lieinix nemesis* (Latreille, [1813])
 - *Lieinix viridifascia* (Butler, 1872)
 - (Género *Patia*)¹
 - Género *Moschoneura*
 - *Moschoneura pinthous* (Linnaeus, 1758)

¹Lamas (MS) sugiere que *Patia orise* (Boisduval, 1836) y/o *Patia rhetes* (Hewitson, [1857]) podrían encontrarse en Venezuela, sin embargo no han sido reportadas hasta la fecha.

- SUBFAMILIA Coliadinae
 - Género *Colias*
 - *Colias dimera* Doubleday, 1847
 - Género *Zerene*
 - *Zerene cesonia* (Stoll, 1790)
 - Género *Anteos*
 - *Anteos clorinde* (Godart, [1824])
 - *Anteos maerula* (Fabricius, 1775)
 - *Anteos menippe* (Hübner, [1818])
 - Género *Phoebis*
 - *Phoebis agarithe* (Boisduval, 1836)
 - *Phoebis argante* (Fabricius, 1775)
 - *Phoebis neocypris* (Hübner, [1823])
 - *Phoebis philea* (Linnaeus, 1763)
 - *Phoebis sennae* (Linnaeus, 1758)
 - Género *Rhabdodryas*
 - *Rhabdodryas trite* (Linnaeus, 1758)
 - Género *Aphrissa*
 - *Aphrissa boisduvalii* (C Felder y R Felder, 1861)
 - *Aphrissa fluminensis* (d' Almeida, 1921)
 - *Aphrissa statira* (Cramer, 1777)
 - *Aphrissa wallacei* (C Felder y R Felder, 1862)
 - Género *Pyrisitia*
 - *Pyrisitia dina* (Poey, 1832)
 - *Pyrisitia leuce* (Boisduval, 1836)
 - *Pyrisitia nise* (Cramer, 1775)
 - *Pyrisitia proterpia* (Fabricius, 1775)
 - *Pyrisitia venusta* (Boisduval, 1836)
 - Género *Eurema*
 - *Eurema agave* (Cramer, 1775)
 - *Eurema albula* (Cramer, 1775)
 - *Eurema arbela* Geyer, 1832
 - *Eurema दौरa* (Godart, 1819)
 - *Eurema elathea* (Cramer, 1777)
 - *Eurema fabiola* (C Felder y R Felder, 1861)
 - *Eurema mexicana* (Boisduval, 1836)
 - *Eurema paulina* (HW Bates, 1861)
 - *Eurema phiale* (Cramer, 1775)
 - *Eurema salome* (C Felder y R Felder, 1861)
 - *Eurema tupuntenem* Lichy, 1976
 - *Eurema xantochlora* (Kollar, 1850)
 - Género *Nathalis*
 - *Nathalis iole* Boisduval, 1836²

²*Nathalis iole* no ha sido registrada en el país, pero ha sido colectada en una localidad próxima a la frontera Venezolana en la Sierra de Perijá, por lo que decidí incluirla en la lista de especies venezolanas.

- Género *Kricogonia*
 - *Kricogonia lyside* (Godart, 1819)
- Género *Leucidia*
 - *Leucidia brephos* (Hübner, [1809])
- SUBFAMILIA Pierinae
 - Tribu Anthocharidini
 - Género *Hesperocharis*
 - ◊ *Hesperocharis crocea* HW Bates, 1866
 - ◊ *Hesperocharis marchalii* (Guérin-Méneville, [1844])
 - ◊ *Hesperocharis nera* (Hewitson, 1852)
 - Género *Cunizza*
 - ◊ *Cunizza hirlanda* (Stoll, 1790)
 - Tribu Pierini
 - Género *Archonias*
 - ◊ *Archonias brassolis* (Fabricius, 1776)
 - Género *Charonias*
 - ◊ *Charonias eurytele* (Hewitson, [1853])
 - Género *Leodonta*
 - ◊ *Leodonta dysoni* (Doubleday, 1847)
 - ◊ *Leodonta tellane* (Hewitson, 1860)
 - ◊ *Leodonta zenobia* (C Felder y R Felder, 1865)
 - Género *Catasticta*³
 - ◊ *Catasticta apaturina* Butler, 1901
 - ◊ *Catasticta chrysolopha* (Kollar, 1850)
 - ◊ *Catasticta cinerea* Butler, 1897
 - ◊ *Catasticta ctemene* (Hewitson, 1869)
 - ◊ *Catasticta duida* FM Brown, 1932
 - ◊ *Catasticta flisa* (Herrich-Schäffer, [1858])
 - ◊ *Catasticta gelba* Brown & Gabriel, 1939
 - ◊ *Catasticta hebra* (Lucas, 1852)
 - ◊ *Catasticta notha* (Doubleday, 1847)
 - ◊ *Catasticta philais* (C Felder y R Felder, 1865)
 - ◊ *Catasticta philone* (C Felder y R Felder, 1865)
 - ◊ *Catasticta philoscia* (C Felder y R Felder, 1861)
 - ◊ *Catasticta prioneris* (Hopffer, 1874)
 - ◊ *Catasticta revancha* Rey y Pýrcz, 1996
 - ◊ *Catasticta rochereaui* Le Cerf, 1924
 - ◊ *Catasticta seitzii* Lathy y Rosenberg, 1912
 - ◊ *Catasticta semiramis* (Lucas, 1852)
 - ◊ *Catasticta sisamnus* (Fabricius, 1793)
 - ◊ *Catasticta tomyris* (C Felder y R Felder, 1865)
 - ◊ *Catasticta tricolor* Butler, 1897

³*Catasticta truncata* Lathy y Rosenberg, 1912 y *Catasticta radiata* (Kollar, 1850) fueron descritas utilizando material supuestamente proveniente de Venezuela, pero Bollino & Costa (2007) consideraban que estas localidades son erróneas y que estas especies no están presentes en el país.

- ◊ *Catasticta troezene* (C Felder y R Felder, 1865)
- ◊ *Catasticta uricocheae* (C Felder y R Felder, 1861)
- **Género Pereute**
 - ◊ *Pereute callinice* (C Felder y R Felder, 1861)
 - ◊ *Pereute callinira* Staudinger, 1884
 - ◊ *Pereute charops* (Boisduval, 1836)
 - ◊ *Pereute leucodrosime* (Kollar, 1850)
 - ◊ *Pereute lindemanna*e Reissinger, 1970
 - ◊ *Pereute telthusa* (Hewitson, 1860)
- **Género Melete**
 - ◊ *Melete leucadia* (C Felder y R Felder, 1862)
 - ◊ *Melete leucanthe* (C Felder y R Felder, 1861)
 - ◊ *Melete lycimnia* (Cramer, 1777)
 - ◊ *Melete polyhymnia* (C Felder y R Felder, 1865)
- **Género Glutophrissa**
 - ◊ *Glutophrissa drusilla* (Cramer, 1777)
- **Género Leptophobia⁴**
 - ◊ *Leptophobia aripa* (Boisduval, 1836)
 - ◊ *Leptophobia caesia* (Lucas, 1852)
 - ◊ *Leptophobia eleone* (Doubleday, 1847)
 - ◊ *Leptophobia eleusis* (Lucas, 1852)
 - ◊ *Leptophobia gonzaga* Fruhstorfer, 1908
 - ◊ *Leptophobia olympia* (C Felder y R Felder, 1861)
 - ◊ *Leptophobia penthica* (Kollar, 1850)
 - ◊ *Leptophobia pinara* (C Felder y R Felder, 1865)
 - ◊ *Leptophobia tovaria* (C Felder y R Felder, 1861)
- **Género Tatochila**
 - ◊ *Tatochila xanthodice* (Lucas, 1852)
- **Género Itaballia**
 - ◊ *Itaballia demophile* (Linnaeus, 1763)
 - ◊ *Itaballia pandosia* (Hewitson, 1853)
- **Género Pieriballia**
 - ◊ *Pieriballia viardi* (Boisduval, 1836)
- **Género Perrhybris**
 - ◊ *Perrhybris pamela* (Stoll, 1780)
- **Género Ascia**
 - ◊ *Ascia monuste* (Linnaeus, 1764)
- **Género Ganyra**
 - ◊ *Ganyra josephina* (Godart, 1819)
 - ◊ *Ganyra phaloe* (Godart, 1819)

Total de especies en Venezuela = 116

⁴Existe probablemente una nueva especie del género *Leptophobia* pendiente por su descripción, pero decidí no incluirla en esta lista (Lamas, 2004).

Apéndice B

Fuentes de capas temáticas para representar las variables ambientales

Tabla B.1: Capas temáticas para describir la diversidad ambiental en Venezuela

Proyecto	Fuente	Referencia	Resolución	Extensión	Descripción	Código de las variables
GTOPO	USGS ¹	Bliss & Olsen (1996)	30 min (ca. 1 km)	global	Altura sobre el nivel del mar	alt
Hydro1k	USGS ²	Verdin & Greenlee (1996)	1 km	global	coseno del ángulo de orientación seno del ángulo de orientación pendiente	orc ors pndn
Vegetation Continuous Fields	GLCF ³	Hansen <i>et al.</i> (2003)	500 m	global	Índice de humedad (Compound Topographic Index ⁴)	CTI
TREE	GLCF ⁴	Hansen <i>et al.</i> (2000)	1 km	global	cuenas hidrográficas. nivel 1 cuenas hidrográficas. nivel 2 cuenas hidrográficas. nivel 3	cnc1 cnc2 cnc3
GIMMS - Global Inventory Modeling and Mapping Studies	GLCF ⁵	Tucker <i>et al.</i> (2005)	8 km	global	porcentaje de cobertura herbácea porcentaje de cobertura arborea	hrbc arbr
GloPEM - Global Production Efficiency Model	GLCF ⁶	Prince & Goward (1995)	8 km	global	Porcentaje de cobertura boscosa siempreverde	evrg dcds
WorldClim	WorldClim ⁷	Hijmans <i>et al.</i> (2005)	2,5 min (ca. 4,16 km)	global	Porcentaje de cobertura boscosa decidua promedios mensuales del índice de vegetación derivados de una serie de tiempo de imágenes AVHRR	NDVI01, NDVI02, NDVI03, NDVI04, NDVI05, NDVI06, NDVI07, NDVI08, NDVI09, NDVI10, NDVI11, NDVI12
				global	Promedio anual de la producción primaria neta	NPP
				global	Temperatura media anual	bio1
				global	intervalo diurno medio isotermalidad	bio2 bio3
				global	estacionalidad de la temperatura	bio4
				global	temperatura máxima del mes más cálido	bio5
				global	temperatura mínima del mes más frío	bio6
				global	intervalo de temperatura anual	bio7
				global	temperatura media del cuatrimestre más húmedo	bio8
				global	temperatura media del cuatrimestre más seco	bio9
				global	temperatura media del cuatrimestre más cálido	bio10
				global	temperatura media del cuatrot más frío	bio11
				global	precipitación anual total	bio12

continúa en la siguiente página

¹<http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/gtopo30.html>

²<http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html>

³<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/modis/vcf/>

⁴<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/treecover/>

⁵<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/gimms/>

⁶<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/glopem/index.shtml>

⁷<http://www.worldclim.org/>

Proyecto	Fuente	Referencia	Resolución	Extensión	Descripción	Código de las variables
Global map of monthly reference evapotranspiration	FAO ⁸	Allen <i>et al.</i> (1998)	10 min (ca. 16,66 km)	global	precipitación del mes más húmedo precipitación del mes más seco estacionalidad de la precipitación precipitación del trimestre más húmedo precipitación del trimestre más seco precipitación del trimestre más cálido precipitación del trimestre más frío Temperatura media mensual	bil3 bil4 bil5 bil6 bil7 bil8 bil9 tmen1, tmen2, tmen3, tmen4, tmen5, tmen6, tmen7, tmen8, tmen9, tmen10, tmen11, tmen12
MODIS Land Surface Temperature and Emissivity products	EROS ⁹	Wan <i>et al.</i> (2002)	0,5 km	global	Temperatura mínima mensual Precipitación mensual Temperatura máxima mensual	tmin1, tmin2, tmin3, tmin4, tmin5, tmin6, tmin7, tmin8, tmin9, tmin10, tmin11, tmin12 prc1, prc2, prc3, prc4, prc5, prc6, prc7, prc8, prc9, pr10, pr11, pr12 tmx1, tmx2, tmx3, tmx4, tmx5, tmx6, tmx7, tmx8, tmx9, tmx10, tmx11, tmx12 etyr
MODIS Land Cover and Land Cover Dynamics Products	EROS ¹⁰	Belward <i>et al.</i> (1999); Scepan (1999) Myneni <i>et al.</i> (1997)	1 km	global	Promedio anual de la evapotranspiración potencial relación temperatura diurna/nocturna temperatura media diurna medida por emisividad temperatura media nocturna medida por emisividad temperatura mínima diurna medida por emisividad temperatura mínima nocturna medida por emisividad temperatura máxima diurna medida por emisividad temperatura máxima nocturna medida por emisividad temperatura mediana diurna medida por emisividad temperatura mediana nocturna medida por emisividad	Tdn Tmd Tmn Tq0d Tq0n Tq100d Tq100n Tq50d Tq50n
					Clasificación supervisada de la vegetación según el esquema de International Geosphere-Biosphere Programme Clasificación supervisada de la vegetación según el esquema MODIS LAI/FPAR	igbp laifpar

continúa en la siguiente página

⁸<http://www.fao.org/geonetwork/srv/en/metadata.show?id=7416&currTab=simple>

⁹<http://LPDAAC.usgs.gov>

¹⁰<http://LPDAAC.usgs.gov>

Proyecto	Fuente	Referencia	Resolución	Extensión	Descripción	Código de las variables
		Friedl <i>et al.</i> (2002)			Clasificación supervisada de la vegetación según el esquema Plant Functional Types	pft
		Hansen <i>et al.</i> (2000)			Clasificación supervisada de la vegetación según el esquema de la Universidad de Maryland	umd
		Running <i>et al.</i> (1994)			Clasificación supervisada de la vegetación según el esquema MODIS Net Primary Production	bgc
LandScan	LBA-HydroNET ¹¹	Dobson <i>et al.</i> (2000)	30 seg	Sur América	Densidad de población	LndS
UNHIP	LBA-HydroNET ¹²	Vörösmarty <i>et al.</i> (2000)	1,8 seg	Sur América	Población de centros poblados	UNHP
Global Land Cover 2000	GLC 2000 ¹³	Eva <i>et al.</i> (2002)	1 km	Sur América	Tipo de cobertura de la tierra	cbrtr
Global 200 Ecoregions	WWF ¹⁴	Olson <i>et al.</i> (2001)		global	Ecoregiones del mundo	ecrgn
Soil Map of the World	Global Ecosystems Database ¹⁵	FAO/UNESCO (1974, 1992)	2 min	global	Biomás del mundo	biom
Global Soil Particle Size Properties	Global Ecosystems Database ¹⁶	Webb <i>et al.</i> (1991)	1 grado	global	Tipos de suelo	fasl
International Water Management Institute World Water and Climate Atlas	CRU ¹⁷	New <i>et al.</i> (2002)	10 min (ca. 16,66 km)	global	modelo de agua en el suelo II	wrmd
					retención potencial de agua	wrpr
					retención potencial de agua a nivel de raíz	wrrt
					espesor del perfil del suelo	wrsl
					retención de agua potencial según textura	wrtx
					intervalo promedio de temperaturas	dtr1, dtr2, dtr3, dtr4, dtr5, dtr6, dtr7, dtr8, dtr9, dt10, dt11, dt12
					no. de días al mes con más de 0.1 mm de lluvia	rd01, rd02, rd03, rd04, rd05, rd06, rd07, rd08, rd09, r010, r011, r012
					humedad relativa	reh1, reh2, reh3, reh4, reh5, reh6, reh7, reh8, reh9, rh10, rh11, rh12
					horas diarias con sol	snp1, snp2, snp3, snp4, snp5, snp6, snp7, snp8, snp9, sn10, sn11, sn12

continúa en la siguiente página

¹¹<http://www.lba-hydronet.sr.unh.edu/>

¹²<http://www.lba-hydronet.sr.unh.edu/>

¹³<http://www-gem.jrc.it/glc2000>

¹⁴<http://worldwildlife.org/science/ecoregions/terrestrial.cfm>

¹⁵http://www.ngdc.noaa.gov/seg/cdrms/ged_ib/html/database.htm

¹⁶http://www.ngdc.noaa.gov/seg/cdrms/ged_ib/html/database.htm

¹⁷http://www.cru.uea.ac.uk/~timm/grid/CRU_CL_2_0.html

Proyecto	Fuente	Referencia	Resolución	Extensión	Descripción	Código de las variables
					<p>temperatura de rocío</p> <p>coeficiente de variación de precipitación</p> <p>precipitación en mm al mes</p> <p>temperatura media</p> <p>presión de vapor</p> <p>velocidad del viento a 10 m (m/s)</p>	<p>td1, td2, td3, td4, td5, td6, td7, td8, td9, td10, td11, td12 pcv1, pcv2, pcv3, pcv4, pcv5, pcv6, pcv7, pcv8, pcv9, pcv10, pcv11, pcv12 ptt1, ptt2, ptt3, ptt4, ptt5, ptt6, ptt7, ptt8, ptt9, ptt10, ptt11, ptt12 tmp1, tmp2, tmp3, tmp4, tmp5, tmp6, tmp7, tmp8, tmp9, tm10, tm11, tm12 vp1, vp2, vp3, vp4, vp5, vp6, vp7, vp8, vp9, vp10, vp11, vp12 wnd1, wnd2, wnd3, wnd4, wnd5, wnd6, wnd7, wnd8, wnd9, wnd10, wnd11, wnd12</p>

Apéndice C

Datos de distribución y abundancia

Datos de distribución por especie

Intervalos de tolerancia interpretados a partir de la opinión de expertos y coordenadas geográficas de las localidades donde la especie ha sido detectada hasta la fecha. Los códigos en los intervalos de tolerancia se refiere a los códigos de las variables en la Tabla B.I. Los códigos en la lista de coordenadas se refieren a la fuente del registro: las colectas de NeoMapas entre 2003 y 2005 (NMM1) y en 2006 (NMM2) y los ejemplares de las colecciones del Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA) y el Museo de Artrópodos de la Facultad de Agronomía de La Universidad del Zulia (MALUZ). Las coordenadas están en grados decimales sin proyectar (Datum WGS84).

Anteos clorinde: Intervalos de tolerancia: alt 0–1800 m, arbr 20–60 %, bi12 600–1600 mm Lista de coordenadas: NMM1 -66,42432 9,98919 | -66,423 9,97521 | -71,69544 10,41961 | -61,58066 6,60325 | -61,2956 6,93302 | -61,4498 7,2091 | -62,92027 7,85623 | -62,79438 8,02086 | -62,75684 8,12186 | -68,81965 10,32835 NMM2 -62,60135 7,2192 | -62,58798 7,24721 | -62,6076 6,9786 | -62,58515 7,2537 | -62,71087 7,08677 | -62,56726 7,29111 | -62,58531 7,26012 | -61,12809 6,74043 | -62,79551 7,90291 | -64,11785 9,32988 | -64,11596 9,29421 | -67,52789 9,95445 | -63,28002 9,96746 | -63,40301 9,97539 MIZA -61,80144 7,64826 | -66,9583 9,89165 | -66,9083 10,45 | -67,40502 10,16655 | -67,55836 10,27543 | -67,5472 10,0705

Anteos menippe: Intervalos de tolerancia: alt 0–1200 m, arbr 40–80 %, bi12 1300–2000 mm, cnc3 >199 Lista de coordenadas: NMM1 -71,15974 7,86056 NMM2 -71,68947 7,68451 MALUZ -71,6166 10,6666 | -71,75 9,35 | -72,5152 8,7486 | -72,84727 9,8384 MIZA -66,9583 9,89165 | -63,82366 6,87833 | -67,5958 10,2469 | -71,8166 7,55 | -71,13275 9,96885

Anteos maerula: Intervalos de tolerancia: alt 0–1000 m, arbr 0–60 %, bi12 0–1000 mm Lista de coordenadas: NMM1 -72,12816 8,3733 | -66,98102 10 | -61,58066 6,60325 | -63,66049 10,57871 | -63,73648 10,64743 | -63,6421 10,53642 | -63,6591 10,63885 | -63,6602 10,63912 | -63,64818 10,5433 | -63,66015 10,5647 | -63,6284 10,51895 | -63,64713 10,61368 | -63,65257 10,54623 | -63,65038 10,5959 | -63,00176 10,42244 | -70,57274 8,50097 | -62,79028 8,05887 | -63,58647 8,90943 | -63,66075 8,91492 NMM2 -64,12981 7,85102 | -64,11382 7,8658 | -64,10796 7,73467 | -62,95128 7,84161 | -62,83665 7,88057 | -64,19238 9,33983 | -64,11596 9,29421 | -64,14746 9,35414 | -64,1181 9,31597 | -64,30704 9,26755 | -64,25082 9,25979 | -64,19882 9,33801 | -63,65665 10,56313 MALUZ -69,6519 9,7513 | -67,768 10,4533 | -71,6166 10,6666 MIZA -63,1998 9,94305 | -67,5472 10,0705 | -67,3333 10,2333 | -67,5847 10,0988

Aphrissa boisduvalii: Intervalos de tolerancia: alt 0–700 m, arbr 60–100 %, bi12 900–2500 mm Lista de coordenadas: MALUZ -72,84727 9,8384 | -71,6166 10,6666 MIZA -72,8376 9,84095 | -67,5472 10,0705 | -72,45 9,4166

Aphrissa fluminensis: Intervalos de tolerancia: alt 0–700 m, arbr 70–100 %, bi12 1800–5500 mm, cnc3 >199 Lista de coordenadas: NMM2 -61,29628 6,9374 | -62,97137 7,81372

Aphrissa statira: Intervalos de tolerancia: alt 0–700 m, arbr 30–90 %, bi12 600–3000 mm Lista de coordenadas: NMM1 -66,45814 10,05399 | -68,41653 11,0557 | -68,8121 11,18932 | -68,85138 11,18735 | -68,83757 11,12738 | -71,74671 10,5666 | -70,75331 10,82563 | -61,58066 6,60325 | -61,2956 6,93302 | -61,28647 6,9333 | -61,4498 7,2091 | -63,70426 10,65137 | -63,67729 10,64023 | -63,64066 10,62506 | -63,66049 10,57871 | -63,61764 10,50958 | -63,65108 10,59994 | -63,75382 10,65992 | -63,8178 10,6789 | -63,73648 10,64743 | -63,62292 10,51419 | -63,6421 10,53642 | -63,65943 10,58618 | -63,65077 10,61032 | -63,63898 10,63267 | -63,6591 10,63885 | -63,7105 10,65582 | -63,63928 10,63545 | -63,66015 10,5647 | -63,6284 10,51895 | -63,64713 10,61368 | -63,68972 10,64232 | -63,65257 10,54623 | -63,66048 10,57238 | -63,65038 10,5959 | -63,67283 10,63945 | -63,64942 10,63705 | -63,69802 10,64692 | -63,72178 10,65027 | -63,00176 10,42244 | -62,58221 10,42027 | -71,66277 7,76919 | -62,9695 7,80888 | -62,92027 7,85623 | -62,8031 7,89747 | -62,79438 8,02086 | -62,77607 8,00322 | -62,74865 8,17469 | -62,75684 8,12186 | -63,67685 8,9182 | -69,03735 11,41462 NMM2 -64,10796 7,73467 | -62,61997 7,03545 | -62,6076 6,9786 | -62,62779 7,0158 | -62,59522 6,95158 | -62,5973 6,95867 | -62,71087 7,08677 | -62,61243 7,14078 | -61,12809 6,74043 | -61,22785 6,92161 | -61,24458 6,87835 | -61,22553 6,85158 | -61,21528 6,84208 | -64,19882 9,33801 | -63,63834 10,63957 | -66,84297 9,56512 | -68,84844 8,72092 | -70,95268 8,00984 | -70,48995 10,36072 | -70,50083 10,40183 MALUZ -71,6166 10,6666 | -72,7508 9,9525 | -72,84727 9,8384 | -61,6333 6,7333 | -72,5152 8,7486 | -70,1516 7,6522 | -72,45 10,5666 | -72,5138 9,728 | -70,76595 9,3194 MIZA -63,47495 10,19165 | -72,61634 10,12687 | -67,5472 10,0705 | -71,303 7,1326 | -67,5958 10,2469 | -67,1191 6,4944 | -67,5497 10,0461 | -61,44165 4,47495

Aphrissa wallacei: Intervalos de tolerancia: alt 0–700 m, arbr 70–100 %, bi12 1800–5500 mm, cnc3 >199 Lista de coordenadas: NMM2 -61,12809 6,74043

Archonias brassolis: Intervalos de tolerancia: alt 500–1200 m, arbr 60–90 %, bi12 2000–4000 mm Lista de coordenadas: NMM2 -71,45998 8,78488 | -61,38035 5,96562 | -67,54922 9,96026 | -67,52129 9,95266 MALUZ -70,78879 9,27364 | -61,6333 6,7333 | -72,84727 9,8384 | -72,545 10,0644 | -72,5725 10,0655 MIZA -65,21504 7,41603 | -61,8333 6,0833 | -61,1333 4,6166 | -71,94955 8,42025 | -67,603 10,37025 | -67,5497 10,0461 | -70,4666 8,8 | -67,5472 10,0705

Ascia monuste: Intervalos de tolerancia: alt 0–1200 m, arbr 0–50 %, bi12 0–1600 mm Lista de coordenadas: NMM1 -68,76578 10,90342 | -68,4416 11,17305 | -68,42003 10,7626 | -68,44625 10,72242 | -68,6398 11,04303 | -68,41653 11,0557 | -68,41615 11,0554 | -68,8121 11,18932 | -68,85138 11,18735 | -68,83757 11,12738 | -72,29968 10,50275 | -68,57527 10,16115 | -71,7024 10,60505 | -71,82074 10,28697 | -72,09847 10,45674 | -71,11325 10,09722 | -71,11527 10,09849 | -71,71988 10,61182 | -71,74671 10,5666 | -71,69544 10,41961 | -70,75331 10,82563 | -70,79917 10,9727 | -68,9984 11,3359 | -68,26161 10,86563 | -70,5032 11,24454 | -61,2956 6,93302 | -61,4498 7,2091 | -61,43402 7,14484 | -63,70426 10,65137 | -63,64066 10,62506 | -63,66049 10,57871 | -63,6591 10,63885 | -63,7105 10,65582 | -63,63928 10,63545 | -63,6602 10,63912 | -63,64713 10,61368 | -63,65257 10,54623 | -63,65038 10,5959 | -63,67283 10,63945 | -63,69802 10,64692 | -63,72178 10,65027 | -63,00176 10,42244 | -62,58221 10,42027 | -71,13168 7,80913 | -70,89223 7,94892 | -62,80747 7,89227 | -62,9695 7,80888 | -62,92027 7,85623 | -62,78953 8,0729 | -70,03211 12,13794 | -69,03735 11,41462 | -63,41043 10,00323 | -63,2564 9,9696 | -68,69938 10,33753 NMM2 -71,8568 8,34993 | -71,88607 8,32222 | -71,85916 8,34881 | -72,35248 8,82252 | -72,41984 10,43378 | -72,43772 10,48727 | -72,34201 8,72897 | -72,33999 8,73432 | -72,34405 8,81483 | -72,37391 10,34206 | -72,33871 8,74471 | -72,42237 10,47156 | -68,55809 10,60281 | -70,02999 11,97488 | -62,60031 7,22468 | -62,60135 7,21792 | -64,09312 7,70919 | -64,13242 7,83447 | -61,12809 6,74043 | -62,95128 7,84161 | -62,78869 7,90627 | -62,72876 7,92738 | -64,26481 9,25985 | -64,22581 9,28584 | -64,18533 9,341 | -64,24411 9,25761 | -64,30704 9,26755 | -64,22584 9,2789 | -64,30304 9,26618 | -64,14087 9,33355 | -64,19882 9,33801 | -63,63524 10,5322 | -63,61632 10,51305 | -64,25748 9,25977 | -63,65768 10,58942 | -63,65665 10,56313 | -63,64487 10,61739 | -63,63834 10,63957 | -63,67114 10,64255 | -63,72908 10,64971 | -63,7349 10,65054 | -63,74573 10,65708 | -63,6756 10,6433 | -63,63758 10,63472 | -63,64063 10,62213 | -63,65886 10,58273 | -63,65837 10,56772 | -63,63162 10,52719 | -63,62149 10,51746 | -63,64025 10,53926 | -63,65652 10,59406 | -63,64843 10,64041 | -66,84297 9,56512 | -71,73132 7,62415 | -66,65995 9,70841 | -66,66184 9,68062 | -66,65923 9,64847 | -66,66904 9,62317 | -67,78587 7,85908 | -67,73211 7,88866 | -67,74647 7,88691 | -67,71888 7,88831 | -67,75168 10,0272 |

-67,70083 10,00427 | -67,7702 7,8714 | -67,60646 9,96394 | -66,85593 9,56725 | -70,51458 10,40645 | -70,50083 10,40183 | -70,83544 7,89324 | -70,58104 10,45405 | -70,49177 10,37203 **MALUZ** -72,05522 8,03423 | -71,6166 10,6666 | -67,5958 10,2469 | -72,2054 10,95455 | -71,84165 11,14165 | -72,8666 9,8333 | -70,6716 9,3022 | -69,6202 9,9288 | -69,6088 11,15 **MIZA** -69,3322 10,0652 | -66,9583 9,89165 | -66,9083 10,45 | -67,5958 10,2469 | -67,5472 10,0705

Charonias eurytele: Intervalos de tolerancia: alt 200–1200 m, arbr 70–100 m, bi12 3000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -67,27128 10,04444 | -67,5497 10,0461 | -67,5472 10,0705 | -72,8376 9,84095 | -72,21309 7,77556 | -72,23298 7,91821 | -72,13497 7,8107

Colias dímera: Intervalos de tolerancia: alt 2000–4000 m, arbr 0–40 m, bi12 1000–3000 mm, **ecrgn** 703,365,1919 Lista de coordenadas: **NMM1** -71,93572 8,22614 | -71,94362 8,23762 | -71,93292 8,23297 | -71,90252 8,29588 | -71,35878 8,61874 | -71,35264 8,60644 | -71,39924 8,65603 | -71,39471 8,6432 | -71,36773 8,62821 **NMM2** -71,39985 8,66876 | -70,78614 8,90445 | -71,35592 8,63031 | -70,79253 8,89418 | -70,78925 8,90874 | -70,80534 8,87849 | -71,91239 8,2505 | -71,39946 8,6473 | -70,79647 8,90183 | -71,37583 8,64185 | -71,358 8,6211 | -71,36526 8,63263 | -70,80052 8,81591 | -71,89287 8,26392 | -71,92531 8,24904 | -71,87196 8,23912 | -71,92762 8,24275 **MALUZ** -72,28748 8,29047 | -70,805 8,7627 | -72,24073 7,77867 | -72,09599 7,9233 | -72,11939 7,80205 | -72,11015 7,94073 | -72,06647 7,9468 | -72,05522 8,03423 | -71,8544 8,0344 **MIZA** -70,8447 8,8061 | -72,4222 7,4544 | -72,42191 7,60947 | -70,9213 8,7544 | -71,10146 8,6289

Canizza hirlanda: Intervalos de tolerancia: alt 0–800 m, arbr 70–100 m, bi12 2000–5500 mm, **cn3** >199 Lista de coordenadas: **MIZA** -68,5666 11,1666 | -66,5666 10,6166 | -66,15115 9,64489 | -67,7461 10,3888 | -67,62923 5,35398 | -61,44165 4,47495

Catacticta flisa: Intervalos de tolerancia: alt 1000–2200 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 1961,1952,682,691,1951,316,2230,1919,703,1956 Lista de coordenadas: **NMM1** -71,91248 8,26384 | -71,94756 8,23546 | -66,98102 10 | -66,96738 10,40351 **NMM2** -71,33929 8,59235 **MALUZ** -71,26441 8,31679 | -72,18165 7,84635 | -70,7044 9,0502 | -70,78879 9,27364 | -67,20872 9,9789 **MIZA** -67,603 10,37025 | -67,50125 10,28719 | -66,5889 10,25461

Catacticta hebra: Intervalos de tolerancia: alt 1200–2200 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 1961,1952,682,691,1951,2230,1919,703 Lista de coordenadas: **NMM1** -66,98102 10 | -69,70462 11,18301 **MALUZ** -67,20872 9,9789 | -69,6519 9,7513 **MIZA** -69,2775 9,953 | -67,5472 10,0705

Catacticta chrysolopha: Intervalos de tolerancia: alt 2800–3300 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 2230,1919 Lista de coordenadas: **NMM1** -71,88428 8,26064 | -71,88897 8,25623 | -71,94756 8,23546 **MALUZ** -69,52365 9,98616 | -70,95958 8,58967 **MIZA** -72,20068 7,86608 | -71,0647 8,6216 | -71,07095 8,62715

Catacticta ctemene: Intervalos de tolerancia: arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** NA Lista de coordenadas: **MALUZ** -70,8166 9,2 **MIZA** -72,20068 7,86608 | -72,3383 8,0502

Catacticta philoscia: Intervalos de tolerancia: alt 1900–2400 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 703 Lista de coordenadas: **MIZA** -72,20068 7,86608 | -67,0833 10,4666

Catacticta prioneris: Intervalos de tolerancia: alt 1400–2200 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 1961,1952,682,691,1951,2230,1919,703 Lista de coordenadas: **MALUZ** -67,20872 9,9789 **MIZA** -67,5472 10,0705 | -72,42191 7,60947 | -72,4463 7,5683 | -72,20068 7,86608

Catacticta sisamunus: Intervalos de tolerancia: alt 900–2000 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 703, **cn3** >199 Lista de coordenadas: **MALUZ** -70,78879 9,27364 **MIZA** -72,26168 7,68458 | -69,2775 9,953

Catacticta seitzii: Intervalos de tolerancia: alt 1800–2100 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 1961,1952,682,691,1951 Lista de coordenadas: **MIZA** -66,8666 10,55

Catacticta tomyris: Intervalos de tolerancia: alt 1800–2500 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 2230,1919,703 Lista de coordenadas: **MIZA** -71,32533 8,57623 | -71,145 8,5983

Catacticta troezene: Intervalos de tolerancia: alt 1700–2400 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 2230,1919 Lista de coordenadas: **MIZA** -72,3383 8,0502 | -71,28976 8,57508

Catacticta uricocheae: Intervalos de tolerancia: alt 2800–3100 m, arbr 0–100 m, bi12 0–5500 mm, **ecrgn** 2230,1919 Lista de coordenadas: **MALUZ** -72,4527 7,74

Dismorphia lua: Intervalos de tolerancia: arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -72,4463 7,5683 | -72,14595 7,8815

Dismorphia amphione: Intervalos de tolerancia: alt 500–1600 m, arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **NMM1** -68,66312 10,27567 | -68,69938 10,33753 **MIZA** -64,9833 7,1333 | -61,6333 6,7333 | -65,2333 2,8 | -70,43692 9,52966 | -67,3166 10,2 | -72,5 9,8333 | -67,55836 10,27543 | -72,14927 7,94043 | -68,0077 10,4327

Dismorphia crisis: Intervalos de tolerancia: arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **NMM1** -66,98102 10 **NMM2** -69,53002 9,70022 | -61,4326 5,90964 **MALUZ** -72,18165 7,84635 | -72,5725 10,0655 | -67,20872 9,9789 | -70,1516 7,6522 | -68,7372 10,3405 | -69,6519 9,7513 **MIZA** -67,2722 10,2111 | -67,0833 10,3 | -66,5 10,0833 | -67,40502 10,16655 | -67,5472 10,0705 | -69,2775 9,953 | -61,8333 6,0833

Dismorphia hyposticta: Intervalos de tolerancia: arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -67,5497 10,0461 | -66,9333 10,3666

Dismorphia medora: Intervalos de tolerancia: alt 1600–2400 m, arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **NMM1** -69,5724 9,70294 | -66,98102 10 | -66,98773 10,39535 | -71,35412 8,62219 | -71,39924 8,65603 **NMM2** -71,4126 8,67646 | -71,41449 8,6784 | -71,40864 8,67393 | -71,40518 8,67625 | -71,35203 8,62467 | -71,89079 8,31251 | -69,59076 9,70614 | -69,57401 9,70483 **MALUZ** -71,2988 8,0788 | -67,20872 9,9789 | -69,6519 9,7513 | -70,8166 9,2 | -71,34355 8,5701

Dismorphia laja: Intervalos de tolerancia: arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -60,7333 7,5666 | -61,6333 6,7333 | -61,44165 4,47495

Dismorphia lewyi: Intervalos de tolerancia: arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -67,57738 10,3475 | -67,5472 10,0705

Dismorphia theucharila: Intervalos de tolerancia: arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -71,303 7,1326 | -66,6466 10,15791 | -72,13497 7,8107 | -72,19149 8,06398 | -72,5 9,8333 | -72,2338 8,133 | -65,2333 2,8 | -69,86665 9,2083 | -68,09225 10,20529 | -67,86484 10,07672 | -68,73451 10,48283 | -68,0077 10,4327 | -72,8376 9,84095

Dismorphia thermesia: Intervalos de tolerancia: alt 500–1300 m, arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **NMM2** -69,54718 9,69414

Dismorphia zathoe: Intervalos de tolerancia: alt 1000–1500 m, arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -69,2775 9,953 | -72,06823 7,90748 | -72,5 9,8333 | -61,8333 6,0833

Enantia lina: Intervalos de tolerancia: alt 400–1500 m, arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -63,47495 10,19165 | -66,9583 9,89165 | -68 10 | -68,1283 10,08875

Enantia melite: Intervalos de tolerancia: alt 0–600 m, arbr 40–100 m, bi12 1000–5500 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -72,13497 7,8107 | -61,0423 8,58013 | -71,145 8,5983 | -67,5497 10,0461 | -67,5472 10,0705 | -61,6333 6,7333 | -61,8333 6,0833 | -61,44165 4,47495

Eurema agave: Intervalos de tolerancia: alt 0–800 m, arbr 30–70 m, bi12 1800–3000 mm Lista de coordenadas: **NMM1** -72,24862 8,06808 | -72,26945 8,21278 **NMM2** -71,5156 8,91338 | -71,49679 8,87189 | -71,54117 8,96789 | -71,52934 8,94103 | -71,51605 8,92099 | -71,49918 8,8749 | -71,86739 8,34096 | -72,34752 8,77357 | -72,35987 8,82377 | -72,35248 8,82252 | -72,41172 8,81359 | -72,33999 8,73432 | -72,36699 8,92144 | -72,34751 8,76538 | -72,33871 8,74471 | -68,61632 10,57467 | -70,90203 7,95863 | -71,29362 7,62976 | -68,93385 8,68624 | -68,96162 8,69258 | -69,11242 8,72951 | -69,09326 8,70617 | -71,6834 7,1275 | -68,87831 8,70006 | -68,91895 8,6895 | -66,72762 9,61369 | -69,0943 8,72002 | -71,68489 7,71733 | -67,69447 7,89765 | -71,22502 7,52953 | -71,24846 7,59957 | -71,27185 7,61743 | -66,82088 9,55984 | -71,22601 7,54205 | -71,23982 7,58078 | -71,30676 7,64444 | -70,80084 7,86655 | -70,93283 7,98966 | -70,79581 7,86042 | -70,89164 7,94842 **MIZA** -67,3666 10,1833 | -67,67729 10,11576 | -67,5419 10,1738 | -67,5472 10,0705

Eurema albula: Intervalos de tolerancia: alt 0–1500 m, arbr 30–70 m, bi12 1200–2500 mm Lista de coordenadas: **NMM1** -66,50429 10,15806 | -68,69173 10,94167 | -68,623 11,19955 | -68,58755 11,15377 | -72,29968 10,50275 | -68,59475 10,14387 | -66,98773 10,39535 | -69,54304 9,69441 | -69,69924 9,71782 | -71,85202 8,37887 | -72,04832 8,22058 | -72,04972 8,26119 | -72,04628 8,25907 | -72,05389 8,25432 | -72,24862 8,06808 | -72,24862 8,06808 | -61,58066 6,60325 | -68,29176 10,86771 | -68,50098 10,87959 | -69,69087 11,14935 | -66,98102 10 | -71,35776 8,5724 | -68,77587 10,91742 | -68,7075 11,13697 | -70,565 8,47606 | -71,25246 7,50893 | -62,80747 7,89227 | -62,7547 7,91168 | -62,78652 8,0084 | -62,78953 8,0729 | -62,63893 7,96648 | -62,69801 7,95421 | -68,65515 10,29722 | -68,65987 10,29428 | -68,66368 10,2734 | -68,66212 10,28902 | -68,6554 10,2976 | -68,66662 10,29955 | -68,67192 10,29878 | -68,66228 10,27887 | -63,93497 10,29272 | -64,33813 10,34248 | -68,64802 10,22768 | -68,65855 10,26958 | -68,70007 10,3425 | -68,61945 10,22513 | -68,63487 10,21801 | -68,63692 10,20948 | -68,69938 10,33753 **NMM2** -71,44502 8,72727 | -71,46651 8,83443 | -71,50613 8,88015 | -71,36267 8,57372 | -71,53866 9,6371 | -71,5156 9,1338 | -71,44777 8,74981 | -71,45998 8,78488 | -71,51343 8,88974 | -71,51285 8,90747 | -71,8568 8,34993 | -71,53657 8,9481 | -71,52934 8,94103 | -71,51605 8,92099 | -71,47377 8,84016 | -71,85916 8,34881 | -71,86598 8,34284 | -71,86739 8,34096 | -72,35987 8,82377 | -72,44513 10,48482 | -72,43772 10,48727 | -72,34048 8,82122 | -72,34841 8,78606 | -72,43528 10,47941 | -72,44285 10,48479 | -69,53087 9,69444 | -68,65375 10,49816 | -69,54718 9,69414 | -69,53002 9,70022 | -68,6375 10,54189 | -68,59579 10,59873 | -68,4982 10,57921 | -69,54 9,69556 | -69,52921 9,69891 | -68,65499 10,46408 | -62,60031 7,22468 | -62,60135 7,21792 | -62,59666 7,23123 | -62,56165 7,30284 | -62,61617 7,05736 | -62,61716 7,05033 | -62,6181 7,04319 | -62,61997 7,03545 | -62,6076 6,9786 | -62,62779 7,0158 | -62,55371 7,32158 | -62,60932 7,19966 | -62,58515 7,2537 | -62,71087 7,08677 | -62,59077 7,23419 | -62,60982 7,11604 | -62,5953 7,23188 | -62,6108 7,08315 | -62,61045 7,06921 | -62,43069 7,07826 | -61,22797 6,85764 | -61,39675 6,09115 | -61,23173 6,86261 | -61,15665 6,78951 | -61,21038 6,83604 | -61,24904 6,88553 | -61,34349 6,96084 | -61,23601 6,86801 | -61,24458 6,87835 | -61,36071 6,96942 | -61,30125 6,93995 | -61,36863 6,97339 | -62,97137 7,81372 | -62,72876 7,92738 | -62,73673 7,92357 | -62,73919 7,92227 | -64,11596 9,29421 | -63,65886 10,58273 | -63,65837 10,56772 | -63,65652 10,59406 | -63,65003 10,60434 | -71,6834 7,71275 | -68,84844 8,72092 | -71,7105 7,66203 | -71,66298 7,77381 | -66,6184 9,68662 | -66,72762

Eurema paulina: Intervalos de tolerancia: alt 1000–1500 mm, arbr 40–60%, bi12 1800–2600 mm, cnc3 >199 [Lista de coordenadas:](#) MIZA -61,44165 4,47495 | -61,5 4,6333

Eurema salome: Intervalos de tolerancia: alt 1300–2500 mm, arbr 20–70%, bi12 1400–2400 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -66,98102 10 | -68,82662 10,36245 NMM2 -71,39985 8,66876 | -71,35592 8,63031 | -71,36267 8,57372 | -71,3578 8,54783 | -71,36021 8,55372 | -71,90334 8,28972 | -71,91239 8,2505 | -71,86836 8,25949 | -71,37583 8,64185 | -71,34489 8,59032 | -71,34893 8,59771 | -71,36906 8,56238 | -71,36205 8,55869 | -71,87046 8,33571 | -71,9274 8,24476 | -71,91096 8,27568 | -71,89208 8,3097 | -71,89079 8,31251 | -71,92762 8,24275 MALUZ -67,20872 9,9789 | -70,57073 9,42593 | -69,6722 11,1752 | -71,23507 8,4906 MIZA -67,603 10,37025 | -69,5822 9,7894 | -68,68152 10,08132 | -68,20782 10,24794 | -67,50125 10,28719 | -67,35 10,2166 | -67,5472 10,0705

Eurema tupuntenem: Intervalos de tolerancia: alt 1000–2200 mm, arbr 30–60%, bi12 1200–2200 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,88897 8,25623 | -71,93292 8,23297 | -71,91248 8,26384 | -71,9025 8,2875 | -71,9165 8,2805 | -71,90252 8,29588 | -72,04832 8,22058 | -66,98102 10 | -71,21288 8,38315 | -69,70626 11,17491 | -70,40728 9,09768 | -71,35982 8,54456 | -71,35776 8,5724 | -71,35264 8,60644 NMM2 -71,41704 8,68733 | -71,42633 8,6887 | -71,36267 8,57372 | -71,3578 8,54783 | -71,36021 8,55372 | -70,79253 8,89418 | -71,90334 8,28972 | -71,89208 8,3097 | -71,89079 8,31251

Eurema tupuntenem: Intervalos de tolerancia: alt 1000–2200 mm, arbr 30–60%, bi12 1200–2200 mm [Lista de coordenadas:](#) MALUZ -70,7044 9,0502 | -70,57073 9,42593 MIZA -70,43828 9,24071 | -69,5822 9,7894 | -66,9083 10,45 | -67,35 10,2166 | -69,40775 9,76825 | -69,2775 9,953

Eurema xantochlora: Intervalos de tolerancia: alt 1000–2000 mm, arbr 30–80%, bi12 1200–2200 mm, ecrng 703,365,1919 [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,85942 8,37925 | -72,03889 8,22468 | -69,70626 11,17491 | -69,69087 11,14935 | -66,98102 10 | -63,83985 10,16573 NMM2 -71,44296 8,72144 | -71,44502 8,72727 | -71,3578 8,54783 | -71,8568 8,34993 | -71,88607 8,32222 | -71,36205 8,55869 | -71,85916 8,34881 | -71,86598 8,34284 | -69,53088 9,69632 | -69,53087 9,69444 | -69,59076 9,70614 | -69,55438 9,70505 | -69,53002 9,70022 | -69,56305 9,70799 | -69,57401 9,70483 | -69,55042 9,69495 | -69,54 9,69556 | -69,55083 9,70749 | -69,55678 9,70851 | -69,54752 9,69652 | -69,54458 9,69354 MALUZ -72,18165 7,84635 | -69,6722 11,1752 | -67,20872 9,9789 | -66,9166 10,5 | -69,6519 9,7513 MIZA -70,58447 9,42703 | -68,2986 10,175 | -66,9083 10,45 | -67,97405 10,46439 | -67,40502 10,16655 | -67,5472 10,0705 | -69,2775 9,953

Glutophoba drusilla: Intervalos de tolerancia: alt 0–1100 mm, arbr 20–80%, bi12 1000–3800 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -68,73537 11,13647 | -68,41653 11,0557 | -72,29968 10,50275 | -72,09847 10,45674 | -61,58066 6,60325 | -61,2956 6,93302 | -63,6421 10,53642 | -63,68972 10,64232 | -68,66368 10,2734 NMM2 -71,53657 9,9481 | -72,44513 10,48482 | -72,43772 10,48727 | -72,41948 10,46293 | -72,42237 10,47156 | -62,60135 7,21792 | -62,59666 7,23123 | -62,59522 6,95158 | -62,61045 7,06921 | -61,39675 6,09115 | -61,12809 6,74043 | -61,24458 6,87835 | -61,27285 6,92161 | -61,25299 6,89134 | -61,30125 6,93995 | -61,22553 6,85158 | -61,3382 6,95759 | -61,29628 6,9374 | -61,36863 6,97339 | -64,30304 9,26618 | -63,65768 10,58942 | -63,25983 9,97489 MALUZ -72,8666 9,8333 | -72,4333 10,6166 | -70,1516 7,6522 | -71,6166 10,6666 MIZA -70,0833 10,1833 | -67,7011 10,4763 | -70,79072 9,42557 | -66,9083 10,45 | -67,0833 10,4666 | -67,40502 10,16655 | -67,5472 10,0705

Ganyna josephina: Intervalos de tolerancia: alt 0–500 mm, arbr 20–70%, bi12 0–1000 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,70785 10,58812 | -71,76973 10,65342 | -63,6284 10,51895 | -63,77272 10,66413 | -62,69608 7,95692 | -62,77607 8,00322 | -62,79261 8,05098 | -70,03211 12,13794 | -70,01479 12,11207 | -69,1262 11,35575 | -69,03735 11,41462 | -64,19975 11,06328 | -64,2104 11,04547 | -64,24629 10,94029 | -63,7138 10,16298 NMM2 -70,04537 12,0141 | -70,05849 12,05944 | -64,22581 9,28584 | -64,20836 9,32749 | -64,24411 9,25761 | -64,22584 9,2789 | -64,23642 9,25534 | -63,61632 10,51305 | -63,65768 10,58942 | -63,64487 10,61739 | -63,63834 10,63957 | -63,67114 10,64676 | -63,77164 10,66766 | -63,78892 10,66287 | -63,79941 10,6529 | -63,6756 10,6433 | -63,69034 10,64635 | -63,64063 10,62213 | -63,63758 10,63472 | -63,63162 10,52719 | -63,65601 10,64189 | -66,65995 9,70841 | -66,7075 9,60604 | -66,65196 9,72791 | -70,54449 10,43149 MALUZ -71,6166 10,6666 | -69,6202 9,9288 MIZA -67,7011 10,4763 | -67,5472 10,0705

Ganyna phaloe: Intervalos de tolerancia: alt 0–800 mm, arbr 40–80%, bi12 600–2500 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -68,38817 10,85697 NMM2 -61,36071 6,96942 | -61,30125 6,93995 | -66,66184 9,68062 MALUZ -71,6166 10,6666 MIZA -67,5472 10,0705 | -70,79001 7,70259 | -68,6652 10,6027 | -66,333 6,8333 | -61,3833 5,67495 | -62,57385 8,06875 | -68,0872 10,3077

Hesperocharis crocea: [Lista de coordenadas:](#) MIZA -66,9583 9,89165

Hesperocharis marchalii: Intervalos de tolerancia: alt 1000–2400 mm, arbr 50–100%, bi12 2000–5500 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -69,70462 11,18301 | -61,2956 6,93302 MIZA -67,5497 10,0461 | -67,5472 10,0705

Hesperocharis nera: [Lista de coordenadas:](#) MIZA -64,29167 2,25 | -63,8333 2,125 | -65,21504 7,41603

Itaballia demophile: Intervalos de tolerancia: alt 0–500 mm, arbr 30–70%, bi12 1000–2000 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -66,423 9,97521 | -68,38817 10,85697 | -68,62193 11,1995 | -68,623 11,19955 | -68,58755 11,15377 | -72,29968 10,50275 | -72,26726 10,42055 | -72,26786 10,41795 | -71,11286 10,09561 | -70,75331 10,82563 | -61,58066 6,60325 | -61,2956 6,93302 | -68,77587 10,91742 | -68,7646 10,90522 | -71,04213 10,17958 | -62,80747 7,89227 | -62,78652 8,0084 | -62,68282 8,25798 | -68,65632 10,31623 | -68,70007 10,3425 | -68,69938 10,33753 NMM2 -72,43772 10,48727 | -72,4193 10,4479 | -72,42898 10,47521 | -72,42237 10,47156 | -61,28492 6,93507 | -61,25683 6,94974 | -61,27116 6,94598 | -61,29628 6,9374 | -70,588 10,45417 | -70,61027 10,47653 | -70,58104 10,45405 | -63,24956 9,97174 MALUZ -72,5138 9,728 | -72,45 10,2666 | -72,20414 9,90676 | -72,84727 9,8384 | -70,1516 7,6522 | -72,03861 8,98677 | -71,6166 10,6666 | -69,6519 9,7513 | -71,04165 10,2083 MIZA -66,3822 9,8597 | -63,5166 9,75 | -71,303 7,1326 | -72,018 7,6669 | -67,40502 10,16655 | -67,2516 10,11543 | -67,55836 10,27543 | -67,35 10,2166 | -67,5472 10,0705 | -70,0833 10,1833 | -64,25 2,25 | -64,625 2,3333 | -64,29167 2,25 | -61,1333 6,0833 | -61,7333 7,3833 | -64,50803 7,07253 | -65,55 6,3833

Itaballia pandosia: Intervalos de tolerancia: alt 0–500 mm, arbr 30–70%, bi12 600–1600 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -68,38817 10,85697 | -68,65252 10,29987 | -68,6554 10,2976 | -68,69938 10,33753 NMM2 -72,44513 10,48482 | -63,24956 9,97174 MALUZ -70,1516 7,6522 | -69,184 8,25532 | -71,04165 10,2083 MIZA -68,363 10,4611 | -71,303 7,1326 | -67,5472 10,0705 | -70,6666 8 | -67,20872 9,9789

Kricogonia lyside: Intervalos de tolerancia: alt 0–500 mm, arbr 0–40%, bi12 0–1000 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,70443 10,57065 | -71,76973 10,65342 | -63,64066 10,62506 | -63,73073 10,64657 | -63,65943 10,58618 | -63,64818 10,5433 | -63,64942 10,63705 | -69,99473 12,08864 | -64,19975 11,06328 NMM2 -69,99768 12,09638 | -70,02778 12,18636 | -63,65768 10,58942 | -63,65665 10,56313 | -63,64487 10,61739 | -63,63834 10,63957 | -63,69839 10,65137 | -63,67114 10,64255 | -63,72908 10,64971 | -63,79941 10,6529 | -63,78892 10,66287 | -63,7349 10,65054 | -63,6756 10,6433 | -63,63758 10,63472 | -63,64063 10,62213 | -63,65886 10,58723 | -63,65837 10,56772 | -63,63162 10,52719 | -63,64025 10,53926 | -63,65652 10,59406 MALUZ -71,6166 10,6666 MIZA -67,7011 10,4763 | -66,9583 9,89165 | -67,5958 10,2469 | -67,5472 10,0705

Leucidia brephos: [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -72,04628 8,25907 | -72,05389 8,25432 | -61,47052 6,15157 | -68,66588 10,26478 | -68,66312 10,27567 NMM2 -62,60135 7,21792 | -62,6181 7,04319 | -62,59077 7,23419 | -62,5953 7,23188 | -61,23601 6,86801 | -61,24458 6,87835 | -61,25299 6,89134 | -61,40168 6,05422 | -61,38035 5,96562 MALUZ -70,76595 9,3194 | -72,84727 9,8384 | -71,0688 8,9919 MIZA -72,26234 7,94291 | -72,13497 7,8107 | -68,0077 10,4327 | -63,47495 10,19165 | -66,9583 9,89165 | -69,7622 8,8022 | -70,6036 9,3177 | -67,58107 10,25861 | -67,1191 6,4944 | -67,5472 10,0705 | -67,3333 10,2333

Leodonta dysoni: Intervalos de tolerancia: alt 1200–2800 mm, arbr 60–90%, bi12 2000–4000 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -66,98773 10,39535 | -71,88897 8,25623 | -66,98102 10 | -66,97044 10,38886 MALUZ -71,6166 10,6666 | -69,6519 9,7513 | -70,2677 9,2466 MIZA -67,603 10,37025 | -67,5497 10,0461 | -69,2775 9,953

Leodonta tellane: Intervalos de tolerancia: alt 1500–2700 mm, arbr 60–90%, bi12 2000–4000 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,88897 8,25623 NMM2 -71,41616 8,68071 MIZA -72,225 7,6669

Leodonta zenobia: Intervalos de tolerancia: alt 2000–2800 mm, arbr 60–90%, bi12 2000–4000 mm [Lista de coordenadas:](#) MIZA -71,20076 8,54863 | -70,2677 9,2466 | -71,32533 8,57623

Lieinix christa: [Lista de coordenadas:](#) MIZA -66,23795 4,04095

Lieinix nemesis: Intervalos de tolerancia: alt 800–2300 mm, arbr 40–100% [Lista de coordenadas:](#) MALUZ -67,20872 9,9789 | -70,8166 9,2 | -70,45652 9,45118 MIZA -67,603 10,37025 | -67,5472 10,0705 | -71,20844 8,51553 | -71,145 8,5983 | -71,22125 8,51703 | -69,40775 9,76825 | -63,47495 10,19165

Lieinix viridifascia: [Lista de coordenadas:](#) MIZA -61,3833 5,67495 | -61,8333 6,0833

Leptophobia aripa: Intervalos de tolerancia: alt 1100–3400 mm, arbr 20–60%, bi12 1800–3000 mm [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,93572 8,22614 | -71,91248 8,26384 | -71,9025 8,2875 | -71,90252 8,29588 | -71,85202 8,37887 | -72,04832 8,22058 | -71,19967 8,38134 | -66,98102 10 | -71,35982 8,54456 | -71,37504 8,63288 | -71,39471 8,6432 | -63,83985 10,16573 NMM2 -71,39985 8,66876 | -71,40406 8,65534 | -71,35592 8,63031 | -71,36267 8,57372 | -71,3578 8,54783 | -71,8568 8,34993 | -71,90334 8,28972 | -71,37583 8,64185 | -71,358 6,2111 | -71,33929 8,59235 | -71,32987 8,58797 | -71,34489 8,59032 | -71,33401 8,57754 | -71,36906 8,56238 | -71,87046 8,33571 | -71,89511 8,30747 | -71,9274 8,24476 | -71,92531 8,24904 | -71,91096 8,27568 | -71,89208 8,3097 | -71,89079 8,31251 | -71,86598 8,34284 | -71,85916 8,34881 | -71,86739 8,34096 | -71,86739 8,3389 | -71,88151 8,32446 | -69,55438 9,70505 MALUZ -70,4768 9,30753 | -70,7383 8,9875 | -71,145 8,5983 | -71,90779 10,08944 | -72,84727 9,8384 | -69,6519 9,7513 | -71,8 6,6666 | -70,7044 9,0502 | -70,57073 9,42593 MIZA -71,32896 8,85691 | -66,85231 10,53615 | -67,277 10,40404 | -67,0833 10,4666 | -66,8333 10,5 | -67,5472 10,0705 | -67,05394 10,46181 | -71,7561 8,3302 | -71,36195 8,54686

Leptophobia caesia: Intervalos de tolerancia: alt 600–1900 mm, arbr 60–90%, bi12 2300–4000 mm [Lista de coordenadas:](#) MIZA -71,12684 8,59736

Leptophobia helena: [Lista de coordenadas:](#) NMM2 -71,41449 8,6784 | -71,35203 8,62467 | -71,89079 8,31251 | -71,88918 8,26425

Leptophobia olympia: [Lista de coordenadas:](#) MIZA -67,5472 10,0705

Leptophobia eleone: Intervalos de tolerancia: alt 2500–3300 mm, arbr 40–70% [Lista de coordenadas:](#) NMM1 -71,94362 8,23762 | -70,40728 9,09768 NMM2 -71,40406 8,65534 | -71,35203 8,62467 MALUZ -69,52365 9,98616 | -70,57073 9,42593 | -71,30551 8,49415 | -71,0428 8,615 | -72,24746 7,77914 | -63,97495 10,1166 | -69 10 MIZA -70,15 9,3166 | -70,43828 9,24071 | -71,20844 8,51553 | -67,27495 10,39995 | -71,20886 8,52105 |

-66,80534 10,5582 | -71,37717 8,53894 | -72,09792 7,91026

Leptophobia eleusis: Intervalos de tolerancia: **alt** 1700-3800 mm, **arbr** 30-70%, **bi2** 2500-3300 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -71,94362 8,23762 | -71,93292 8,23297 **NMM2** -71,39985 8,66876 | -71,35592 8,63031 | -71,8568 8,34993 | -71,91239 8,2505 | -71,40518 8,67625 | -71,358 8,6211 | -71,33929 8,59235 | -71,87046 8,33571 | -71,89511 8,30747 | -71,91096 8,27568 | -71,89079 8,31251 | -71,89208 8,3097 | -71,86598 8,34284 | -71,85916 8,34881 | -69,54 9,69556 **MALUZ** -71,0428 8,615 | -69,6519 9,7513 | -70,57073 9,42593 **MIZA** -70,43828 9,24071 | -70,21298 8,29782 | -71,19436 8,5277 | -71,36195 8,54686 | -72,09389 9,71501 | -67,5472 10,0705

Leptophobia philoma: Lista de coordenadas: **NMMI** -71,93572 8,22614 | -71,91248 8,26384 | -71,42645 8,68261

Leptophobia pinara: Intervalos de tolerancia: **alt** 1700-2400 mm Lista de coordenadas: **MIZA** -71,1302 8,668 | -71,24239 8,49754 | -71,26349 8,5944 | -71,0647 8,6216 | -71,07095 8,62715

Leptophobia penthica: Intervalos de tolerancia: **alt** 1500-2100 mm, **arbr** 70-100%, **bi2** 2300-4000 mm Lista de coordenadas: **NMM2** -71,39985 8,66876 | -71,4126 8,67646 | -71,41449 8,6784 | -71,40864 8,67393 | -71,91096 8,27568 **MALUZ** -69,6519 9,7513 | -71,0428 8,615 | -71,30551 8,49415 | -70,72635 9,09955 **MIZA** -67,50125 10,28719 | -67,5472 10,0705 | -66,80534 10,5582 | -71,32533 8,57623 | -71,07095 8,62715 | -72,22301 7,71995

Leptophobia tovaria: Intervalos de tolerancia: **alt** 600-1500 mm, **arbr** 60-90%, **bi2** 2500-4000 mm Lista de coordenadas: **NMM2** -71,41704 8,68733 | -71,4126 8,67646 | -71,41449 8,6784 | -71,40518 8,67625 | -71,89079 8,31251 | -69,57401 9,70483 **MALUZ** -72,84727 9,8384 | -69,6519 9,7513 **MIZA** -70,15 9,3166 | -71,21582 8,51596 | -71,9786 8,138 | -69,2775 9,953 | -67,5472 10,0705

Melete leucanthi: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-1200 mm, **arbr** 40-80%, **bi2** 1400-2400 mm Lista de coordenadas: **NMM2** -69,55438 9,70505 **MALUZ** -71,9333 7,5333

Melete lycimnia: Intervalos de tolerancia: **alt** 100-1200 mm, **arbr** 40-80%, **bi2** 1600-2800 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -68,35945 9,92447 | -64,29008 10,37318 **NMM2** -72,42898 10,47521 | -67,58621 9,95995 | -71,39025 7,67274 | -62,36337 9,9798 | -63,2525 9,96817 **MALUZ** -69,4763 11,4208 | -72,7508 9,9525 | -72,8666 9,8333 | -71,6166 10,6666 | -71,22747 10,3293 **MIZA** -66,9583 8,98165 | -70,4111 8,7622 | -72,7508 9,9525 | -67,5472 10,0705 | -70,6666 8 | -67,15 10,1333 | -61,3833 5,67495 | -65,21504 7,41603 | -65,01556 7,24342 | -65,55 6,3833 | -64,25 2,25 | -67,62923 5,35398 | -70,2677 9,2466 | -72,14546 7,72 | -71,36195 8,54686

Melete polyhymnia: Intervalos de tolerancia: **alt** 500-1200 mm, **arbr** 40-80%, **bi2** 1400-2400 mm Lista de coordenadas: **NMM2** -71,39025 7,67274 | -63,3637 9,9798 | -63,2525 9,96817

Moschoneura pinthous: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-700 mm, **arbr** 60-100%, **bi2** 1500-5500 mm, **cn3** >199 Lista de coordenadas: **NMM2** -62,59077 7,23419 | -61,15665 6,78951 | -61,39164 6,02496 | -61,40168 6,05422 **MIZA** -60,7333 7,5666 | -62,5333 5,6833 | -61,3833 5,67495 | -65,2333 2,8

Nathalis iole: Intervalos de tolerancia: **alt** 2800-3200 mm, **arbr** 0-40%, **bi2** 0-3000 mm, **ecern** 1919 Lista de coordenadas: **MALUZ** -72,85 10,3666

Phoebis neocypris: Intervalos de tolerancia: **alt** 1000-2000 mm, **arbr** 50-80%, **bi2** 900-2400 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -69,69087 11,14935 **MALUZ** -72,84727 9,8384 | -71,91727 10,62025 **MIZA** -67,603 10,37025 | -69,95682 8,29319 | -67,5497 10,0461 | -67,55836 10,27543 | -67,5472 10,0705

Phoebis philea: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-1500 mm, **arbr** 30-80%, **bi2** 1000-2500 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -72,26699 10,41873 | -61,58066 6,60325 | -69,70462 11,18301 | -63,70426 10,65137 | -63,73648 10,64743 | -62,80747 7,89227 | -62,9695 7,80888 | -62,69801 7,95421 | -62,77607 8,00322 | -62,79438 8,02086 | -62,63782 8,28574 | -68,6554 10,2976 **NMM2** -71,50613 8,88015 | -71,48087 8,84353 | -64,10943 7,93667 | -62,60031 7,22468 | -62,60135 7,21792 | -62,59666 7,23123 | -62,58798 7,24721 | -62,61997 7,03545 | -62,6076 6,9786 | -62,59522 6,95158 | -62,57162 7,27637 | -62,60932 7,19966 | -61,27116 6,94598 | -61,30125 6,93995 | -62,97137 7,81372 | -62,85921 7,8006 | -62,85287 7,87051 | -63,39535 9,97438 **MALUZ** -71,6166 10,6666 | -72,7508 9,9525 | -72,84727 9,8384 **MIZA** -63,47495 10,19165 | -68,61635 9,81565 | -66,9583 9,89165 | -63,38946 7,51759 | -72,5 9,8333 | -67,5472 10,0705 | -68,0077 10,4327

Phoebis semnae: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-1500 mm, **arbr** 0-60%, **bi2** 300-3000 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -66,42432 9,98919 | -66,423 9,97521 | -68,76578 10,90342 | -68,69173 10,94167 | -68,73537 11,13647 | -68,43628 11,17008 | -68,4416 11,17305 | -68,42003 10,7626 | -68,44625 10,7242 | -68,51502 10,98828 | -68,46398 11,04303 | -68,41633 11,0557 | -68,62193 11,1995 | -68,58755 11,15377 | -68,67563 11,16975 | -68,8121 11,18932 | -68,83757 11,12738 | -72,29968 10,50275 | -68,3881 8,9045 | -68,59475 10,14387 | -68,79895 10,14927 | -71,76973 10,65342 | -71,81277 10,36344 | -72,26726 10,42055 | -72,26699 10,41873 | -72,08783 10,45595 | -72,09847 10,45674 | -71,14837 10,06639 | -71,11325 10,09722 | -71,11527 10,09849 | -71,11286 10,09561 | -71,145 10,06511 | -69,69924 9,71782 | -70,69323 10,7129 | -68,69843 11,08024 | -71,92713 8,43972 | -72,12816 8,3733 | -72,15977 8,43506 | -72,15107 8,47297 | -72,26945 8,21278 | -61,58066 6,60325 | -68,40979 10,87963 | -68,50098 10,87959 | -68,69327 10,94054 | -63,70426 10,65137 | -63,64066 10,62506 | -63,66049 10,57871 | -63,61764 10,50958 | -63,65495 10,55497 | -63,8014 10,64945 | -63,78697 10,66215 | -63,62292 10,51419 | -63,73648 10,64743 | -63,6421 10,53642 | -63,65943 10,58618 | -63,65077 10,61032 | -63,6591 10,63885 | -63,76234 10,65807 | -63,64818 10,5433 | -63,66015 10,56447 | -63,6284 10,51895 | -63,64713 10,61368 | -63,74563 10,6536 | -63,81212 10,64585 | -63,6334 10,5242 | -63,65038 10,5959 | -63,67283 10,63945 | -63,00819 10,40223 | -62,58211 10,40227 | -62,92283 10,60999 | -70,59123 8,5076 | -70,565 8,47606 | -70,75225 8,50113 | -71,73132 7,62293 | -71,73389 7,59738 | -71,03802 7,7584 | -70,94913 7,7477 | -70,84126 7,75242 | -71,30967 7,65109 | -71,28358 7,61895 | -71,26207 7,61443 | -71,24833 7,5985 | -71,23946 7,57947 | -71,2256 7,53981 | -71,23238 7,52295 | -71,25679 7,50472 | -71,23748 7,52337 | -70,74346 7,83555 | -70,7763 7,85927 | -70,79615 7,86096 | -70,82926 7,88734 | -70,84252 7,9028 | -70,87685 7,93378 | -70,82747 7,89227 | -72,7327 7,98552 | -62,76459 8,0042 | -62,77607 8,00322 | -62,79438 8,02086 | -62,74865 8,17469 | -62,75684 8,12186 | -63,67685 8,9182 | -63,65515 10,29772 | -68,66588 10,26478 | -68,66368 10,2734 | -68,66567 10,26978 | -68,65633 10,29633 | -68,6554 10,2976 | -68,66662 10,29955 | -68,66505 10,32242 | -70,0371 12,18608 | -69,17262 11,35575 | -64,2059 11,05587 | -68,6631 10,27582 **NMM2** -71,51149 8,90068 | -71,50613 8,88015 | -71,54159 8,95042 | -71,55239 8,99884 | -71,36267 8,57372 | -71,53866 8,96371 | -71,36021 8,55372 | -71,48087 8,84353 | -71,48926 8,85484 | -71,53919 8,99708 | -71,5378 8,98419 | -71,51605 8,92099 | -71,49918 8,8749 | -71,46105 8,8053 | -71,35188 8,57591 | -71,86739 8,3389 | -72,33411 8,72489 | -72,34752 8,77357 | -72,35987 8,82377 | -72,35248 8,82522 | -72,4747 8,819 | -72,41632 10,42727 | -72,34646 8,80794 | -72,34567 8,74526 | -72,43772 10,48727 | -72,34589 7,93992 | -72,38357 10,38157 | -72,37973 10,37678 | -72,34841 8,78606 | -72,34405 8,81483 | -72,43105 10,31113 | -72,43814 10,31064 | -72,41964 10,45584 | -72,4193 10,44779 | -72,40135 10,39522 | -72,39588 10,39053 | -72,38893 8,81113 | -72,37865 8,81756 | -72,40279 10,30683 | -72,33871 8,74471 | -72,47038 10,31035 | -72,45137 10,31367 | -72,39146 10,38686 | -72,41948 10,46293 | -72,3768 10,36325 | -72,4638 10,30876 | -72,42347 10,30823 | -72,44285 10,48479 | -72,44564 10,31071 | -72,42237 10,47156 | -69,69612 10,27133 | -69,57889 9,70499 | -68,6375 10,54189 | -68,60981 10,57816 | -69,52921 9,6989 | -68,60316 10,57965 | -68,61632 10,57467 | -70,06252 12,05325 | -70,04485 12,00547 | -68,50383 10,58163 | -70,02999 11,97488 | -68,45823 10,56167 | -68,46516 10,56465 | -64,08897 7,71489 | -64,09282 7,72081 | -64,12588 7,74727 | -62,60135 7,21792 | -62,58798 7,24721 | -62,58667 7,24004 | -62,56165 7,30284 | -64,13242 7,83447 | -62,61997 7,03545 | -62,6076 6,9786 | -62,5973 6,95867 | -62,59522 6,95158 | -62,62217 7,00923 | -62,55371 7,32158 | -62,57162 7,27637 | -62,61869 7,17319 | -62,71087 7,08677 | -62,61243 7,14078 | -62,60982 7,11604 | -62,61045 7,06921 | -62,43069 7,07826 | -62,58531 7,26012 | -62,61401 7,14752 | -62,61458 7,18629 | -61,30125 6,93995 | -62,95128 7,84161 | -62,71293 7,95629 | -62,83297 7,88993 | -62,8101 7,89169 | -62,84637 7,84517 | -62,97204 7,82451 | -62,78869 7,90627 | -62,87371 7,86497 | -64,27697 9,26021 | -64,26481 9,25985 | -63,67795 9,92345 | -64,20836 9,32749 | -64,22581 9,28584 | -64,20588 9,32622 | -64,11785 9,32988 | -64,11596 9,29421 | -64,14746 9,35414 | -64,12726 9,35218 | -63,34911 8,91667 | -64,1181 9,31597 | -64,1169 9,30134 | -64,12239 9,34932 | -64,33612 9,27713 | -64,22591 9,30011 | -64,22584 9,27891 | -63,54189 8,91198 | -64,11302 9,32301 | -64,31364 9,26991 | -64,14087 9,33555 | -64,32098 9,27256 | -64,19882 9,33801 | -63,68524 10,3232 | -63,61632 10,51305 | -64,25748 9,25977 | -63,65665 10,56313 | -63,65768 10,58942 | -63,64487 10,61739 | -63,67114 10,64255 | -63,7827 10,66741 | -63,75927 10,661 | -63,79941 10,6259 | -63,78892 10,66287 | -63,7349 10,65054 | -63,74573 10,65708 | -63,6756 10,6433 | -63,63758 10,63472 | -63,64063 10,62213 | -63,65837 10,56772 | -63,64025 10,53926 | -66,84297 9,56512 | -68,93385 8,68624 | -66,7965 9,57041 | -66,78333 9,57648 | -66,74049 9,60263 | -66,68589 9,61022 | -66,64715 9,73302 | -66,65557 9,72166 | -66,66499 9,67448 | -69,00827 8,68826 | -69,00158 8,69174 | -66,64254 9,73806 | -66,65995 9,70841 | -66,66184 9,68062 | -66,65923 9,64847 | -66,66904 9,62317 | -66,70018 9,60602 | -66,72762 9,61369 | -71,7235 7,63791 | -66,86176 9,5659 | -67,7041 7,88987 | -71,69027 7,81143 | -63,3365 9,98494 | -71,22502 7,52953 | -71,23489 7,56166 | -71,24846 7,59957 | -66,85593 9,56725 | -71,26242 7,6147 | -66,71346 9,60825 | -71,3465 7,67507 | -67,58621 9,95995 | -71,24461 7,50985 | -71,30676 7,64444 | -70,90778 7,96432 | -70,85516 7,91257 | -70,51458 10,40645 | -70,80084 7,86565 | -70,54449 10,43149 | -70,56173 10,45569 | -70,49165 10,28895 | -70,48682 10,34432 | -70,88124 7,93802 | -70,50083 10,40183 | -70,83544 7,89324 | -70,57514 10,75735 | -70,54363 10,42621 | -70,85133 7,90871 | -70,48805 10,35318 | -70,48356 10,32074 | -70,86093 7,91804 | -70,49177 10,37203 | -70,49054 10,37931 | -63,39535 9,97438 | -63,28002 9,96746 | -63,2696 9,97355 | -63,3719 9,97338 | -63,25983 9,97489 | -63,2979 9,9756 | -63,32948 9,9838 **MALUZ** -71,6166 10,6666 | -72,84727 9,8384 | -72,03861 9,89677 | -67,20872 9,9789 | -72,5152 8,7486 | -71,6333 10,55 | -72,7508 9,9525 | -69,6202 9,9288 | -70,1516 7,6522 | -72,45 10,5666 | -70,7316 9,3786 | -72,2166 10,55 | -67,5958 10,2469 | -71,75 9,35 | -70,7044 9,0502

Phoebis agarithe: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-1000 mm, **arbr** 20-70%, **bi2** 300-1800 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -66,423 9,97521 | -68,42003 10,7626 | -68,41633 11,0557 | -68,62193 11,1995 | -68,83757 11,12738 | -71,70443 10,57065 | -71,70785 10,58812 | -71,76973 10,65342 | -71,70471 10,50652 | -71,74335 10,51184 | -68,31428 10,86856 | -61,53055 7,37 | -63,66049 10,57871 | -63,61764 10,50958 | -63,70373 10,64657 | -63,78697 10,66215 | -63,73648 10,64743 | -63,6421 10,53642 | -63,6284 10,51895 | -63,64713 10,61368 | -63,81212 10,64585 | -63,65257 10,54623 | -63,66048 10,57238 | -63,65038 10,5959 | -63,72178 10,5027 | -62,80747 7,89227 | -62,79438 8,02086 | -62,77607 8,00322 | -63,66075 8,91492 | -70,0371 12,18608 | -69,99473 12,08864 | -70,00565 12,06724 | -69,03735 11,41462 | -64,19975 11,06328 | -64,2059 11,05587 | -64,2144 11,04547 **NMM2** -70,02459 11,97635 | -64,12726 9,35218 | -64,14087 9,33555 | -63,65768 10,58942 | -63,64487 10,61739 | -63,63834 10,63957 | -63,72908 10,64971 | -63,71398 10,65638 | -63,69034 10,64635 | -63,64063 10,62213 | -63,65886 10,58273 | -68,93385 8,68624 | -67,59788 8,33891 9,98422 | -70,48356 10,32074 **MALUZ** -72,7508 9,9525 | -71,6166 10,6666 | -72,84727 9,8384 **MIZA** -66,9583 9,89165 | -67,5472 10,0705 | -67,9488 10,2623

Phoebis argante: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-1000 mm, **arbr** 20-70%, **bi2** 600-2200 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -61,58066 6,60325 | -62,92283 10,60999 | -71,25679 7,50472 | -62,80747 7,89227 | -62,77607 8,00322 **NMM2** -71,51343 8,88974 | -72,42237 10,47156 | -62,62779 7,0158 | -62,61243 7,14078 | -62,60982 7,11604 | -62,61045 7,06921 | -62,72876 7,92738 | -62,85287 7,87051 **MALUZ** -71,6166 10,6666 | -72,7508 9,9525 | -69,6519 9,7513 | -70,1516 7,6522 | -72,5138 9,728 | -72,84727 9,8384 | -61,8833 7,9666 | -72,5152 8,7486 | -70,78879 9,27364 **MIZA** -68,98413 9,186 | -68,61635 9,81565 | -68,2541 10,44774 | -66,9583 9,89165 | -67,5472 10,0705 | -72,13497 7,8107 | -67,4167 2,9167

Pieriballia viardi: Intervalos de tolerancia: **alt** 0-1200 mm, **arbr** 40-80%, **bi2** 1000-3000 mm Lista de coordenadas: **NMMI** -71,85202 8,37887 **MALUZ** -67,20872 9,9789 | -69,6097 11,2633 **MIZA** -67,40502 10,16655 | -67,5497 10,0461 | -67,35 10,2166 | -67,5472 10,0705 | -72,13497 7,8107 | -68,0077 10,4327

Perrhybris pamela: Intervalos de tolerancia: <

Rhabdodryas trite: Intervalos de tolerancia: alt 0–1000 m, arbr 60–100 %, bi12 900–2800 mm Lista de coordenadas: NMM1 -61,58066 6,60325 NMM2 -72,43772 10,48727 | -62,62779 7,0158 | -61,22553 6,85158 | -61,21528 6,84208 MALUZ -72,84727 9,8384 | -70,1516 7,6522 | -70,78879 9,27364 | -72,225 7,7669 MIZA -65,54 3,0833 | -63,8333 2,125 | -67,5472 10,0705 | -61,44165 4,47495 | -72,8376 9,84095 | -67,4167 2,9167

Tatochila xanthodice: Intervalos de tolerancia: alt 2500–4500 m, arbr 0–40 %, bi12 0–3000 mm, ecrpn 703,365,1919 Lista de coordenadas: NMM2 -70,80534 8,87849 MALUZ -70,95958 8,58967 MIZA -72,4222 7,4544 | -70,91835 8,93952 | -72,36273 7,51531 | -71,0247 8,5586

Zerene cesonia: Intervalos de tolerancia: alt 450–1800 m, arbr 0–50 %, bi12 600–1600 mm Lista de coordenadas: NMM1 -68,44688 9,84317 | -68,3881 9,8045 NMM2 -66,67411 9,61819 | -67,60646 9,96394 | -67,59771 9,96274 | -67,54369 9,9584 | -67,52789 9,95445 | -67,52129 9,95266 MIZA -66,9083 10,45 | -67,55836 10,27543 | -67,5472 10,0705

Conteos de especie por Unidad Regional de Análisis

Para cada especie de la familia Pieridae se presenta el número de ejemplares capturados en cada una de las Unidades Regionales de Análisis (URA) del muestreo de NeoMapas. Para los códigos de las URAs ver la Fig. 1.2 y la Tab. 1.I.

	:d20:h03:d03:h04:c10:d10:k24:e13:g04:f08:e10:b08:d06:d04:g06:d05:d13:m24:b06:d08:
<i>Anteos clorinde</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Anteos maerula</i>	: 25 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Anteos menippe</i>	: 0 :
<i>Aphrissa fluminensis</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Aphrissa statira</i>	:109: 0 : 0 : 0 : 7 : 0 : 8 : 1 : 0 : 0 : 0 : 3 : 2 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 :
<i>Aphrissa wallacei</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Archonias brassolis</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 :
<i>Ascia monuste</i>	:111: 5 : 9 : 0 : 37 : 4 : 35 : 0 : 0 : 0 : 1 : 48 : 8 : 10 : 0 : 3 : 0 : 0 : 4 : 0 :
<i>Catasticta chrysolopha</i>	: 0 : 7 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Catasticta flisa</i>	: 0 : 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Catasticta hebra</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 6 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Colias dimera</i>	: 0 : 30 : 0 : 49 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 37 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia amphione</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia crisia</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia medora</i>	: 0 : 1 : 0 : 8 : 0 : 0 : 14 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia thermesia</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema agave</i>	: 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 7 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema albula</i>	: 7 : 28 : 23 : 4 : 9 : 26 : 26 : 7 : 16 : 7 : 35 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 1 : 2 : 0 : 0 :
<i>Eurema arbela</i>	: 99 : 6 : 7 : 2 : 2 : 6 : 2 : 6 : 8 : 3 : 5 : 2 : 7 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 :
<i>Eurema daira</i>	: 1 : 22 : 9 : 24 : 25 : 30 : 1 : 27 : 19 : 1 : 24 : 0 : 3 : 5 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema elathea</i>	: 19 : 5 : 24 : 6 : 12 : 7 : 2 : 4 : 9 : 1 : 1 : 0 : 1 : 9 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema mexicana</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 19 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema phiale</i>	: 0 : 17 : 0 : 12 : 0 : 1 : 0 : 7 : 0 : 3 : 0 : 0 : 4 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema salome</i>	: 0 : 24 : 0 : 19 : 0 : 1 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema tupuntemen</i>	: 0 : 29 : 0 : 16 : 0 : 0 : 0 : 8 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema xantochlora</i>	: 0 : 6 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 1 : 4 : 23 : 0 : 5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Ganyra josephina</i>	: 38 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 1 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Ganyra phaloe</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Glutophrissa drusilla</i>	: 3 : 0 : 7 : 0 : 2 : 1 : 21 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Hesperocharis marchalii</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Itaballia demophile</i>	: 0 : 0 : 57 : 0 : 9 : 5 : 8 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 1 : 0 :
<i>Itaballia pandosia</i>	: 0 : 0 : 2 : 0 : 6 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Kricogonia lyside</i>	: 90 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leodonta dysoni</i>	: 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 18 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 10 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leodonta tellane</i>	: 0 : 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia aripa</i>	: 0 : 78 : 0 : 32 : 0 : 0 : 0 : 9 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia eleone</i>	: 0 : 1 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia eleusis</i>	: 0 : 12 : 0 : 10 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia helena</i>	: 0 : 3 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia penthica</i>	: 0 : 1 : 0 : 17 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia philoma</i>	: 0 : 3 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia tovaria</i>	: 0 : 1 : 0 : 5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leucidia brephos</i>	: 0 : 11 : 0 : 0 : 0 : 2 : 4 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 4 : 0 : 0 : 0 :
<i>Melete leucanthe</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Melete lycimnia</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Melete polyhymnia</i>	: 0 :
<i>Moschoneura pinthous</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pereute charops</i>	: 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pereute leucodrosime</i>	: 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Perrhybris pamela</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 1 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis agarithe</i>	: 24 : 0 : 0 : 0 : 6 : 0 : 1 : 1 : 0 : 0 : 0 : 13 : 1 : 9 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis argante</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis philea</i>	: 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 1 : 3 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis sennae</i>	: 81 : 19 : 91 : 4 : 46 : 31 : 3 : 3 : 22 : 5 : 3 : 2 : 25 : 2 : 0 : 22 : 0 : 0 : 1 :
<i>Pieriballia viardi</i>	: 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pseudopieris nehemia</i>	: 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pseudopieris viridula</i>	: 0 : 1 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia dina</i>	: 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia leuce</i>	: 6 : 0 : 3 : 0 : 0 : 3 : 3 : 0 : 0 : 0 : 7 : 0 : 1 : 2 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia proterpia</i>	: 1 : 4 : 37 : 3 : 2 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 1 : 1 : 0 : 5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia venusta</i>	: 262 : 40 : 46 : 41 : 50 : 61 : 48 : 12 : 21 : 30 : 21 : 7 : 28 : 31 : 0 : 8 : 0 : 2 : 0 : 0 :
<i>Rhabdodryas trite</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Tatochila xanthodice</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Zerene cesonia</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :

	:d20:h03:d03:h04:c10:d10:k24:e13:g04:f08:e10:b08:d06:d04:g06:d05:d13:m24:b06:d08:
<i>Anteos clorinde</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Anteos maerula</i>	: 25 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Anteos menippe</i>	: 0 :
<i>Aphrissa fluminensis</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Aphrissa statira</i>	:109: 0 : 0 : 0 : 7 : 0 : 8 : 1 : 0 : 0 : 0 : 3 : 2 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 :
<i>Aphrissa wallacei</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Archonias brassolis</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 :
<i>Ascia monuste</i>	:111: 5 : 9 : 0 : 37 : 4 : 35 : 0 : 0 : 0 : 1 : 48 : 8 : 10 : 0 : 3 : 0 : 0 : 4 : 0 :
<i>Catasticta chrysolopha</i>	: 0 : 7 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Catasticta flisa</i>	: 0 : 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Catasticta hebra</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 6 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Colias dimera</i>	: 0 : 30 : 0 : 49 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 37 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia amphione</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia crisia</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia medora</i>	: 0 : 1 : 0 : 8 : 0 : 0 : 14 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Dismorphia thermesia</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema agave</i>	: 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 7 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema albula</i>	: 7 : 28 : 23 : 4 : 9 : 26 : 26 : 7 : 16 : 7 : 35 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 1 : 2 : 0 : 0 :
<i>Eurema arbela</i>	: 99 : 6 : 7 : 2 : 2 : 6 : 2 : 6 : 8 : 3 : 5 : 2 : 7 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 :
<i>Eurema daira</i>	: 1 : 22 : 9 : 24 : 25 : 30 : 1 : 27 : 19 : 1 : 24 : 0 : 3 : 5 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema elathea</i>	: 19 : 5 : 24 : 6 : 12 : 7 : 2 : 4 : 9 : 1 : 1 : 0 : 1 : 9 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema mexicana</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 19 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema phiale</i>	: 0 : 17 : 0 : 12 : 0 : 1 : 0 : 7 : 0 : 3 : 0 : 0 : 4 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema salome</i>	: 0 : 24 : 0 : 19 : 0 : 1 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema tupuntemen</i>	: 0 : 29 : 0 : 16 : 0 : 0 : 0 : 8 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Eurema xantochlora</i>	: 0 : 6 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 1 : 4 : 23 : 0 : 5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Ganyra josephina</i>	: 38 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 1 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Ganyra phaloe</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Glutophrissa drusilla</i>	: 3 : 0 : 7 : 0 : 2 : 1 : 21 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 :
<i>Hesperocharis marchalii</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Itaballia demophile</i>	: 0 : 0 : 57 : 0 : 9 : 5 : 8 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 1 : 0 :
<i>Itaballia pandosia</i>	: 0 : 0 : 2 : 0 : 6 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Kricogonia lyside</i>	: 90 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leodonta dysoni</i>	: 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 18 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 10 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leodonta tellane</i>	: 0 : 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia aripa</i>	: 0 : 78 : 0 : 32 : 0 : 0 : 0 : 9 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia eleone</i>	: 0 : 1 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia eleusis</i>	: 0 : 12 : 0 : 10 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia helena</i>	: 0 : 3 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia penthica</i>	: 0 : 1 : 0 : 17 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia philoma</i>	: 0 : 3 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leptophobia tovaria</i>	: 0 : 1 : 0 : 5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Leucidia brephos</i>	: 0 : 11 : 0 : 0 : 0 : 2 : 4 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 4 : 0 : 0 : 0 :
<i>Melete leucanthe</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Melete lycimnia</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Melete polyhymnia</i>	: 0 :
<i>Moschoneura pinthous</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pereute charops</i>	: 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pereute leucodrosime</i>	: 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Perrhybris pamela</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 1 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis agarithe</i>	: 24 : 0 : 0 : 0 : 6 : 0 : 1 : 1 : 0 : 0 : 0 : 13 : 1 : 9 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis argante</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis philea</i>	: 2 : 0 : 1 : 0 : 0 : 1 : 3 : 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Phoebis sennae</i>	: 81 : 19 : 91 : 4 : 46 : 31 : 3 : 3 : 22 : 5 : 3 : 2 : 25 : 2 : 0 : 22 : 0 : 0 : 0 : 1 :
<i>Pieriballia viardi</i>	: 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pseudopieris nehemia</i>	: 0 : 2 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pseudopieris viridula</i>	: 0 : 1 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia dina</i>	: 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia leuce</i>	: 6 : 0 : 3 : 0 : 0 : 3 : 3 : 0 : 0 : 0 : 7 : 0 : 1 : 2 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia proterpia</i>	: 1 : 4 : 37 : 3 : 2 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 1 : 1 : 0 : 5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Pyrisitia venusta</i>	: 262 : 40 : 46 : 41 : 50 : 61 : 48 : 12 : 21 : 30 : 21 : 7 : 28 : 31 : 0 : 8 : 0 : 2 : 0 : 0 :
<i>Rhabdodryas trite</i>	: 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Tatochila xanthodice</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 1 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :
<i>Zerene cesonia</i>	: 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 3 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0 :

Curriculum Vitae

DATOS PERSONALES

Nombre: José Rafael Ferrer Paris

Lugar y Fecha de Nacimiento: Maracaibo, 4 de febrero de 1977

Nacionalidad: Venezolano

ESTUDIOS REALIZADOS

Colegio Claret, Bachiller en Ciencias

Studienkolleg Frankfurt, "Allgemeine Hochschulreife"

Universität Bayreuth, "Diplom Biologe"

CARGOS DESEMPEÑADOS

Septiembre 2001 - septiembre 2008: Estudiante Graduado del I.V.I.C.

Septiembre 2007 - presente: Coordinador Bioinformática Unidad para el estudio de la Biodiversidad en Venezuela.

CAMPO EN QUE HA TRABAJADO Y/O PUBLICADO

Investigación en Ecología

HONORES Y DISTINCIONES

Becario de la Fundación Gran Mariscal de Ayacucho de noviembre 1993 a marzo 2001

Becario Fonacit de septiembre 2001 a septiembre 2004

Becario I.V.I.C. de septiembre 2005 a septiembre 2006

Orden José Félix Ribas, 2da Clase, categoría Ciencia e Investigación, Ministerio de Salud y Desarrollo Social