

**IDONEIDAD DE HÁBITAT PARA TRES ESPECIES DE MARIPOSAS DEL
GÉNERO *PEDALIODES* (NYMPHALIDAE: SATYRINAE: PRONOPHILINA)
EN LA CUENCA ALTA DEL RÍO BOGOTÁ- CARB**

María Alejandra Méndez Zambrano

Trabajo de grado para optar por el título de Bióloga Ambiental

Director:

**Gonzalo Ernesto Fajardo Medina Bio. M.Sc.
Docente Universidad Jorge Tadeo Lozano**

**UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA AMBIENTAL
BOGOTÁ
2023**

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Gonzalo Fajardo por su disposición, acompañamiento y guía durante todo el proceso de creación de este trabajo. A él y a la profesora Valeria Rodríguez por abrirnos las puertas de su casa y por la atención que nos brindaron durante nuestra estadía para los muestreos. Al profesor Cesar Ruíz y a Ricardo Serna Lagunés por su tiempo, paciencia y valiosa ayuda en la ejecución e interpretación de los modelos en MaxEnt.

Muchas gracias a mi familia por el esfuerzo y sacrificios que realizaron durante todo mi proceso educativo, especialmente a las mujeres de mi vida: mi mamá, mi madrina y mi abuela por apoyarme, acompañarme y enseñarme la entereza femenina.

A Juan Diego Sepúlveda por su compañía, apoyo incondicional y motivación, por su escucha y sobre todo por su amor.

A Ibis Estefanía por ser compañía y aliada a lo largo de este viaje.

Finalmente, a ese ser gigante que no sé cómo se llama, pero que siempre ha estado allí, en cada paso y momento de mi vida.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	7
2. JUSTIFICACIÓN	13
3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE	14
3.1 MARCO TEÓRICO	14
3.1.1 Mariposas altoandinas	14
3.1.2 Concepto de hábitat	15
3.1.3 Pérdida y degradación de hábitats	16
3.1.4 Distribución y Modelos de Idoneidad de Hábitat	17
3.2 ESTADO DEL ARTE	19
4. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	22
5. OBJETIVOS	23
5.1 OBJETIVO GENERAL	23
5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
6. HIPÓTESIS	24
7. METODOLOGÍA	24
7.1 ÁREA DE ESTUDIO	24
7.2 TOMA DE DATOS	26
7.2.1 Fase de campo	26
7.2.2 Revisión de literatura y bases de datos de biodiversidad	29
7.3 VARIABLES BIOCLIMÁTICAS	30
7.4 MODELOS DE IDONEIDAD DE HÁBITAT	32
7.5 VALIDACIÓN DE MODELOS	36
7.6 PROCESAMIENTO POSMODELOS	37
8. RESULTADOS	41
8.1 VALIDACIÓN DE MODELOS	41

8.2 CONTRIBUCIÓN DE VARIABLES Y CURVAS DE RESPUESTA.....	41
8.3 MODELOS DE IDONEIDAD DE HÁBITAT RECLASIFICADOS Y OCUPACIÓN DE ÁREA POR CADA CATEGORÍA	45
<i>8.3.1 Pedaliodes phaea</i>	<i>46</i>
<i>8.3.2 Pedaliodes phaeina.....</i>	<i>47</i>
<i>8.3.3 Pedaliodes polla.....</i>	<i>48</i>
<i>8.3.4 Área y porcentajes de ocupación de las diferentes categorías de idoneidad en la CARB.....</i>	<i>49</i>
9. DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....	50
9.1 VALIDACIÓN DE MODELOS	50
9.2 CONTRIBUCIÓN DE VARIABLES.....	52
9.3 MODELOS DE IDONEIDAD DE HÁBITAT	56
<i>9.3.1. Pedaliodes phaea</i>	<i>56</i>
<i>9.3.2. Pedaliodes phaeina.....</i>	<i>59</i>
<i>9.3.3. Pedaliodes polla.....</i>	<i>60</i>
9.4 ANOTACIONES FINALES	61
10. CONCLUSIONES	64
11. RECOMENDACIONES	66
12. BIBLIOGRAFÍA	68
13. ANEXOS.....	85

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Variables WorldClim	31
Tabla 2. Variables seleccionadas con la prueba Jackknife para la corrida de modelos definitivos	35
Tabla 3. Clasificación para evaluar el rendimiento de los modelos	37

Tabla 4. Clasificación de la idoneidad de hábitat dentro del área de estudio	37
Tabla 5. Información geográfica de la CARB	39
Tabla 6. Valores AUC de confiabilidad de predicción	41
Tabla 7. Contribución de las variables sobre el modelo de cada especie	43
Tabla 8. Curvas de respuesta de variables climáticas de mayor contribución para los modelos	44
Tabla 9. Ocupación por categoría de idoneidad dentro de la CARB para cada una de las especies	49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización geográfica del área de estudio	24
Figura 2. Localización 3D y fotografías de los puntos de muestreo	27
Figura 3. Imagen satelital 2D de los sitios de muestreo	28
Figura 4. Localización de los registros de presencia usados para los modelos de este estudio.....	30
Figura 5. Zonificación Ambiental de la CARB por Categoría de Ordenación	39
Figura 6. Zonificación Ambiental de la CARB por Uso y Manejo Ambiental	39
Figura 7. Grado de transformación de la CARB	39
Figura 8. Cobertura y uso de la tierra según la clasificación CLC (Nivel 1)	40
Figura 9. Cobertura y uso de la tierra según la clasificación CLC (Nivel 2)	40
Figura 10. Ecosistemas de la CARB	40
Figura 11. Idoneidad de hábitat de <i>Pedaliodes phaea</i> en la CARB (reclasificado)	46
Figura 12. Idoneidad de hábitat de <i>Pedaliodes phaeina</i> en la CARB (reclasificado)	47
Figura 13. Idoneidad de hábitat de <i>Pedaliodes polla</i> en la CARB (reclasificado)	48

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1. Fotografías de las especies modeladas	85
ANEXO 2. Modelos de idoneidad MaxEnt	87
ANEXO 3. Mapa de variables climáticas WorldClim en la CARB	88

RESUMEN

Las actividades antropogénicas provocan la formación de paisajes heterogéneos en los que los hábitats naturales se ven reducidos a parches y remanentes de bosque aislados. Este escenario limita la movilidad y la provisión de recursos que permiten la supervivencia de las poblaciones animales y puede provocar la pérdida de biodiversidad. Las mariposas altoandinas de la subfamilia Satyrinae no escapan a estos procesos de cambio, por lo que reconocer los hábitats idóneos para su conservación es una tarea urgente. Por ello, el presente estudio tuvo como objetivo realizar modelos predictivos de la idoneidad de hábitat para tres especies de satyrinos: *Pedaliodes polla*, *Pedaliodes phaea* y *Pedaliodes phaeina* (las dos últimas, endémicas nacionales), y así proponer zonas con prioridad de conservación en la Cuenca Alta del Río Bogotá (CARB). Para ello se usó el software MaxEnt, incluyendo datos de ocurrencia georeferenciados, 19 variables climáticas (WorldClim) y una capa de cobertura a una resolución espacial de 30 arc-seg (1 Km). Los modelos obtenidos fueron estadísticamente significativos, con valores AUC (Área Bajo la Curva) de entre 0.86 y 0.97. La contribución de las variables al modelo varió entre especies, siendo *Pedaliodes phaeina* la más atípica. En general, el tipo de cobertura vegetal aportó la mayor contribución a los modelos. Se reconoció que la presencia de coberturas naturales y seminaturales son determinantes para la alta calidad y distribución de las especies. Variables climáticas como la precipitación del trimestre más seco y la temperatura estacional también fueron importantes. Los hábitats idóneos en la CARB son reducidos y restringidos a la parte occidental, por lo que se propone concentrar los esfuerzos de manejo y conservación en esta zona para garantizar la permanencia de los endemismos y demás especies.

ABSTRACT

Anthropogenic activities lead to the formation of heterogeneous landscapes in which natural habitats are reduced to isolated patches and remnants of forest. This scenario limits the mobility and provision of resources that allow animal populations to survive and can lead to biodiversity loss. High Andean butterflies of the subfamily Satyrinae do not escape these processes of change, so recognizing suitable habitats for their conservation is an urgent task. Therefore, the present study aimed to perform predictive models of habitat suitability for three species of Satyrinae: *Pedaliodes polla*, *Pedaliodes phaea* and *Pedaliodes phaeina* (the last two, national endemics), and thus propose areas with conservation priority in the Upper Bogota River Basin (CARB). For this purpose, MaxEnt software was used, including georeferenced occurrence data, 19 climatic variables (WorldClim) and a coverage layer at a spatial resolution of 30 arc-sec (1 km). The models obtained were statistically significant, with AUC (Area Under the Curve) values between 0.86 and 0.97. The contribution of variables to the model varied among species, with *Pedaliodes phaeina* being the most atypical. In general, vegetation cover type made the greatest contribution to the models. It was recognized that the presence of natural and semi-natural covers are determinant for the high quality and distribution of species. Climatic variables such as precipitation in the driest quarter and seasonal temperature were also important. Suitable habitats in the CARB are reduced and restricted to the western part, so it is proposed to concentrate management and conservation efforts in this area to ensure the permanence of endemic species and other species.

1. INTRODUCCIÓN

Las actividades antropogénicas son las mayores responsables de la disminución y extinción actual de las poblaciones de insectos a nivel mundial (Cardoso *et al.*, 2020). Recientes modelos han

sugerido que para el 2050, alrededor del 50% de la vegetación natural intacta será reducida por la presión agroeconómica de la tierra (Habel *et al.*, 2019b). Así mismo, se sabe que el 50% de las especies endémicas de plantas y vertebrados se encuentran restringidas a 36 puntos críticos de biodiversidad que cubren solo el 2,5% de la superficie de la Tierra (Mittermeier *et al.*, 2004), los cuales albergan porcentajes similares de especies endémicas de insectos. Entre las amenazas a la biodiversidad, las más importantes son: la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat (Dirzo *et al.*, 2014; Habel *et al.*, 2019a). La pérdida de hábitats naturales y seminaturales, junto a sus conjuntos de insectos en todo el mundo está impulsada por procesos relacionados con la deforestación, la expansión agrícola y la urbanización, las cuales conducen a la disminución de la conectividad (Brook *et al.*, 2003; Fischer y Lindenmayer, 2007; Fletcher Jr. *et al.*, 2018; Basset y Lamarre, 2019). La importancia de dicha conectividad varía según la movilidad de las especies de insectos y el grado de fragmentación del hábitat: los insectos poco móviles pueden sobrevivir en poblaciones aisladas, como muchos ortópteros no voladores (Poniatowski y Fartmann, 2010) mientras que especies más móviles como las mariposas suelen formar metapoblaciones (Hanski, 1999).

La conectividad del hábitat en la época actual de calentamiento global, se convierte en un aspecto importante para la supervivencia de los insectos, puesto que los cambios del rango de distribución en respuesta al cambio climático suelen verse limitados por una conectividad de hábitat insuficiente en paisajes fragmentados (Platts *et al.*, 2019). La situación descrita no solo provoca la extinción de insectos, también se pierde su abundancia, biomasa e interacciones bióticas. Lo que conduce a la disminución de los servicios ecosistémicos, de los cuales es dependiente la humanidad (Cardoso *et al.*, 2020).

En Colombia, diferentes procesos de perturbación natural y antrópica han provocado una acelerada pérdida de los hábitats naturales (Montero y Ortiz, 2013). Se sabe que los ecosistemas más afectados por la alta densidad poblacional humana, la agricultura (principalmente cultivos de papa), ganadería y procesos industriales de explotación masiva de diferentes recursos (Rangel, 2000), son los bosques altoandinos (Cavelier *et al.*, 2001). Dentro de las consecuencias de dichas actividades antrópicas, se encuentra la fragmentación del hábitat; que origina un mosaico de remanentes de hábitats naturales y sinantrópicos (Cortés y Fagua, 2003), conformados por remanentes de vegetación nativa, inmersa en una matriz de pastizales, zonas de cultivo, vegetación foránea o plantaciones forestales (Velasco-Linares y Vargas, 2008). Dicha situación limita tanto la capacidad de movilización de las especies, como el uso del hábitat; ya que son incapaces de cruzar de un fragmento a otro, dadas las condiciones medioambientales que se generan en cada uno de ellos como lo son la variabilidad de los microhábitats y la exposición a depredadores (Andrade-C, 1998). En consecuencia, puede ocurrir una disminución de la diversidad genética y se pueden generar extinciones locales (Mahecha-Jiménez *et al.*, 2011). Esta situación ha llevado al borde de la extinción a una buena cantidad de especies, dentro de las que se encuentran las mariposas diurnas (Wagner *et al.*, 2021).

Las mariposas diurnas son reconocidas como un grupo valioso de bioindicadores, puesto que presentan alta riqueza y diversidad de especies (además de una taxonomía bien reconocida), fácil manipulación, fidelidad ecológica, sensibilidad frente a perturbaciones y corta temporalidad generacional (Andrade-C, 1998). Además, su presencia y abundancia no depende solo de la vegetación, sino también de variables como: la topografía, el relieve, el paisaje, el tipo de suelo, el clima local, entre otros (Dennis *et al.*, 2003).

Según Garwood *et al.* (2021), la composición de mariposas de Colombia es de las más complejas y diversas del mundo, lo que suscita una responsabilidad de conservación; especialmente de las poblaciones altoandinas, dado el acelerado proceso de degradación en el que se encuentran. En los bosques altoandinos, se han realizado estudios sobre la diversidad de especies de mariposas diurnas (Adams, 1986; Andrade-C y Amat, 1996; Pycrz *et al.*, 2011; Carrero *et al.*, 2013; ÁlvarezHincapié *et al.*, 2017; Henao-Bañol *et al.*, 2018b; Henao-Bañol y Stiles, 2018a; Duran-Prieto y Molina-Fonseca, 2020; Olarte-Quiñonez *et al.*, 2021), que han llevado a la conclusión de que es necesario generar estudios científicos que provean información para fomentar acciones de monitoreo, planificación y conservación, tanto de estas poblaciones, como de su hábitat natural.

Abordar el concepto de hábitat es importante puesto que es el punto clave para el manejo de la fauna silvestre (Delfín *et al.*, 2014). Aunque no existe claridad sobre su definición (Di Bitetti, 2012), se puede precisar qué, se trata de “cualquier lugar donde un organismo cuenta con recursos que le permitan sobrevivir” (Krausman, 1999). El hábitat está compuesto por el conjunto de factores bióticos y abióticos que son recursos necesarios para la supervivencia de las especies (Hall *et al.*, 1997; Delfín *et al.*, 2014). Lo anterior permite inferir que, un área con condiciones apropiadas en donde no se encuentre presente una especie, también puede constituir potencialmente un hábitat para ella, pero por cuestiones históricas demográficas o geográficas, no la ha ocupado (Delfín *et al.*, 2014). Analizar el hábitat de una especie, permite entender aspectos de su distribución, puesto que se ha argumentado que el primer concepto explica el siguiente (Peterson, 2001; Rushton *et al.*, 2004). De manera que, las especies se distribuirán en los hábitats con mayor calidad para su supervivencia y reproducción, puesto que dicha distribución responde a los atributos del hábitat (Obregón *et al.*, 2014).

Evaluar de forma cualitativa y cuantitativa las características del hábitat permite conocer su potencial para sustentar una especie a largo plazo, ya que proporciona información sobre la relación entre las variables ambientales y su distribución, además, permite la gestión y conservación de la fauna silvestre (Delfin *et al.*, 2009); ya que conocer lo que determina la distribución de una especie y su posible área de ocurrencia es esencial para generar esquemas de conservación (Rushton *et al.*, 2004). Para ello, han surgido modelos que permiten caracterizar el hábitat y realizar predicciones. Uno de estos modelos es el de distribución potencial o idoneidad de hábitat, que como su nombre lo indica, permite evaluar la calidad del hábitat de las especies y a partir del mismo predecir áreas de ocurrencia potencial (Gaviria, 2015).

Un gran número de investigaciones de variadas especies han aplicado estos modelos. Es importante destacar que gran parte de ellos se han dirigido a mamíferos, como es el caso de Delfin *et al.* (2009), quienes usaron el índice de idoneidad de hábitat para evaluar el hábitat del venado cola blanca en Veracruz, México, identificando los sitios con media y alta calidad, por tanto, potenciales hábitats que pueden ser gestionadas para el aprovechamiento, conservación y reintroducción de la especie. Por su parte, Link *et al.* (2013), generaron un modelo para predecir el hábitat de *Ateles hybridus* (en peligro de extinción) en Colombia con base en el principio de máxima entropía incorporado en MAXENT, ubicando 8 áreas prioritarias para su conservación. Adicionalmente, Powers y Jetz (2019), usaron una proyección global de uso de la tierra por décadas, hasta 2070, para evaluar la pérdida potencial de hábitats adecuados de especies de anfibios, aves y mamíferos, y analizar cómo esto reduce los rangos geográficos de las especies. En este trabajo se usó un índice de predicción muy similar al de idoneidad de hábitat, llamado rango de hábitat adecuado (HSR), que al igual permite predecir el hábitat “adecuado” de las especies.

En cuanto a modelos de predicción de hábitat idóneo o distribución potencial de lepidópteros, Romo *et al.* (2006) predijeron la distribución potencial de 13 especies de mariposas diurnas amenazadas mediante métodos predictivos, e identificaron que se puede mejorar la investigación de la distribución de las especies en esta zona, e incluso aumentarla, además de que buena parte de los sitios que representan una distribución potencial de la especie no se encuentran protegidas, lo que genera la necesidad de conservación; Romo *et al.* (2013) realizaron un modelo predictivo para estimar la distribución potencial de las especies del género *Boloria* (Lepidoptera: Nymphalidae) en la Península Ibérica y predecir la influencia del cambio climático en la distribución del género a futuro. Por su parte, Pogue *et al.* (2016), con el fin de ayudar con el monitoreo y los esfuerzos de conservación, generaron un modelo de idoneidad de hábitat utilizando el software Maxent con factores ecológicos y geográficos para *Oarisma poweshiek* (Lepidoptera: Hesperidae) en Michigan, con el cuál determinaron que el hábitat idóneo aumenta con el área del pantano de pradera. Adicionalmente, Cokola *et al.* (2020), elaboraron un modelo de distribución de especies Maxent (SDM) para *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), plaga de diferentes cultivos en la República Democrática del Congo, el cual proporcionó información para desarrollar sistemas de monitoreo y estrategias de manejo para controlar la propagación de la especie y su daño a los cultivos.

Teniendo en cuenta la utilidad de los modelos de distribución potencial para la evaluación de la calidad del hábitat y para planificar y conservar la biodiversidad, el presente trabajo tiene como objetivo modelar la idoneidad de hábitat de tres especies de pronopilinos en la Cuenca Alta del Río Bogotá (CARB) y proponer zonas con prioridad de conservación. Además, reconocer las variables climáticas que afectan la distribución de las mariposas evaluadas, aportar al conocimiento

de dichas especies en esta zona y diagnosticar los efectos de la fragmentación en la calidad del hábitat y distribución potencial de las mariposas diurnas.

2. JUSTIFICACIÓN

Los modelos de idoneidad de hábitat o distribución potencial permiten predecir probables áreas de ocurrencia de una especie basándose en variables climáticas, generalmente (Peterson, 2001; Romo *et al.*, 2013). Las variables climáticas presentan un alto valor predictivo de la distribución de una especie, al influir sobre algunas de sus características fisiológicas (Hijmans y Graham, 2006) y sobre su capacidad de adaptación (Locatelli y Kanninen, 2010). Dichos modelos minimizan la inversión de recursos y tiempo en campo, generan información confiable con relativamente pocos datos (Gaviria, 2015) y permiten diagnosticar los efectos de la intervención antropogénica, lo que hace de ellos una herramienta fiable para la predicción de hábitats idóneos (Pearson y Dawson 2003).

Las mariposas son especies bioindicadoras del estado de los hábitats, por lo que son usadas para evaluarlos y planificarlos (Fagua, 1996). La alta tasa de biodiversidad, endemismos, y la degradación de sus hábitats altoandinos, hacen de la subfamilia Satyrinae (Adams, 1985) un grupo con interés de conservación e investigación. Las ventajas para la evaluación, planificación y conservación de hábitats tanto de los satyrinos como de los modelos de predicción de hábitat idóneo, hace que la combinación de ambos obtenga resultados sugerentes para los tomadores de decisiones, sobre todo en áreas como la Cuenca Alta del Río Bogotá, amenazada por la alta perturbación de sus hábitats naturales.

3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

3.1 MARCO TEÓRICO

Son varios los conceptos clave involucrados en el modelo de idoneidad de hábitat propuesto en este estudio. Entre estos están las mariposas altoandinas, hábitat, degradación de hábitat, poblaciones de lepidópteros altoandinos, distribución, modelos de idoneidad de hábitat.

3.1.1 Mariposas altoandinas

La fauna de mariposas diurnas de Colombia es una de las más diversas y complejas del mundo (Garwood *et al.*, 2021). Sin embargo, se ha identificado la disminución progresiva del área ocupada por ciertas especies (Wilson *et al.*, 2007), situación que afecta a sus poblaciones. Se reconoce que las mariposas diurnas pueden ser utilizadas como bioindicadores del estado de conservación o salud de los hábitats, debido a que cumplen los requerimientos necesarios para ser consideradas como tal: presentan una biología, historia natural y taxonomía bien conocida y estable, facilidad de observación en campo, amplitud de ocupación de hábitats y rangos geográficos y patrones biológicos correlacionados con otros taxa (Andrade-C, 1998). Adicionalmente, son sensibles a cambios de la temperatura, radiación solar, humedad, características del suelo y disturbios en sus hábitats (Kremen *et al.*, 1993). Este atributo hace de las mariposas una valiosa herramienta para la conservación y planificación de hábitats (Fagua, 1996) y por lo mismo, analizar los factores que determinan su distribución geográfica también lo es (Thomas, 2005; Van Swaay *et al.*, 2006). La distribución de las mariposas diurnas es dependiente de factores climáticos, ambientales y bióticos (como la competencia y depredación) (Hawkins *et al.*, 2003; Romo *et al.*, 2013); debido a esta complejidad y el impedimento de delimitar áreas de distribución suficientemente precisas, se

recurre a modelos predictivos para la estimación de sus distribuciones potenciales (Rushton *et al.*, 2004).

La subfamilia Satyrinae es una de las más diversas de los ecosistemas altoandinos. Con gran representatividad de la subtribu Pronophilina, cuyo género más diverso es *Pedaliodes* (Adams, 1986; Lamas *et al.*, 2004; Pyrcz, 2004). Se distribuyen en estrechas franjas de altitud (Adams, 1985; Adams, 1986; Lamas *et al.*, 2004) en la Cordillera de los Andes, donde ocurre el 95% de las especies, entre Venezuela y el norte de Argentina (Pyrcz y Rodríguez, 2007). Suelen habitar ecosistemas húmedos templados y fríos, como los bosques nubosos de alta montaña y páramos, donde se distribuyen sus plantas hospederas. Se ha determinado para *Pedaliodes*, que los bambúes del género *Chusquea* son usados por los estados larvales como recurso alimenticio (Adams, 1986; Pyrcz, 2004; Montero y Ortiz, 2013; Henao-Bañol *et al.*, 2018b). El rasgo biogeográfico más destacado de este grupo es su patrón de distribución altitudinal (Adams, 1985; Adams, 1986). Aunque presentan un amplio rango altitudinal (1000-4500 msnm), su mayor diversificación se da entre los 2600 y 2700 msnm (Adams, 1986). Esto puede ser posible gracias a estrategias biológicas propias del grupo: mecanismos de termorregulación, tallas corporales pequeñas y melanismo alar (Clench, 1966). Dichas estrategias representan a este grupo una mayor flexibilidad y respuesta a las limitaciones que trae consigo el aumento de la altitud (Dennis, 1993; Montero y Ortiz, 2013).

3.1.2 Concepto de hábitat

Di Bitteti (2012) afirma que el uso del concepto de hábitat es muy ambiguo, a pesar de ser ampliamente usado y concluye que no se ha dado un consenso entre los profesionales sobre la correcta definición del mismo. Sin embargo, diferentes autores han relacionado el hábitat con la distribución de las especies, argumentando que el primer concepto da explicación al siguiente

(Peterson, 2001; Rushton *et al.*, 2004). Se entiende el hábitat como “cualquier lugar donde un organismo cuenta con recursos que le permitan sobrevivir” (Krausman, 1999), por lo que se puede decir que el hábitat es el área que contiene aquel conjunto de componentes físicos y biológicos específicos que son requeridos (es decir, son recursos) por las especies animales para perpetuar su presencia (Hall *et al.*, 1997; Delfin *et al.*, 2014). Influye en su supervivencia y reproducción (Krausman, 1999), por lo que explica su distribución (Hall *et al.*, 1997; Delfin *et al.*, 2014). La distribución según Zunino y Palestrini (1991), es la fracción del espacio geográfico en el cual se presenta una especie de manera permanente.

Los requisitos específicos del hábitat varían para cada especie (Krausman, 1999), así que afectan la distribución y abundancia de los individuos según su disponibilidad, cantidad y calidad (Gysel y Lyon, 1980). La disponibilidad de hábitat hace referencia a la fracción de hábitat que es o puede ser accesible por una población; mientras que su calidad representa la capacidad del ambiente para brindar condiciones propicias a los individuos (Krausman, 1999). La evaluación de la calidad del hábitat permite conocer su capacidad para sustentar una especie a largo plazo, proporciona información para la gestión de la fauna silvestre y permite identificar áreas con interés de conservación (Hansen *et al.*, 1993; Borosky *et al.*, 1996; Van Deelen *et al.*, 1997). Debido a que la calidad del hábitat de una especie consigue considerarse una variable continua que toma valores altos, medios o bajos (Hall *et al.*, 1997), esta puede evaluarse mediante modelos predictivos, abordados posteriormente.

3.1.3 Pérdida y degradación de hábitats

Durante los últimos años, diferentes procesos de perturbación natural y antrópica en Colombia han dado lugar a una progresiva pérdida de los hábitats naturales. Esto ha impactado gravemente las

poblaciones de fauna y flora de los diferentes ecosistemas del país (Montero y Ortiz, 2013). Los ecosistemas con las tasas más altas de deforestación son los de montaña y alta montaña (Velasco-Linares y Vargas, 2008). Datos obtenidos desde el año 1800 demuestran que el bosque de la Región Andina ha sido transformado del 70 a 93% debido a alta densidad poblacional, agricultura (principalmente cultivos de papa), ganadería y procesos industriales de explotación masiva de diferentes recursos, entre otras (Rangel, 2000). Por esta razón, los bosques altoandinos han sido considerados uno de los ecosistemas con mayor amenaza (Cavelier *et al.*, 2001). La consecuencia de ello es la fragmentación del hábitat, que da lugar a un mosaico de remanentes de hábitats naturales y sinantrópicos (Cortés y Fagua, 2003) conformados por unidades de vegetación natural inmersas en una matriz de pastizales, zonas de cultivo, vegetación foránea o plantaciones forestales (Velasco-Linares y Vargas, 2008). Esta degradación, significa una disminución en la calidad y la disponibilidad del hábitat, lo que afecta la movilización de las especies y limita su uso del hábitat. Los individuos de diferentes especies no pueden atravesar de un fragmento a otro, gracias a las condiciones medioambientales que se generan en cada fragmento, tales como: variabilidad en los microhábitats y exposición a nuevos depredadores (Andrade-C, 1998). Lo anterior, impide mantener estable la biota presente, provoca disminución en la diversidad genética y posibles extinciones locales (Mahecha-Jiménez *et al.*, 2011)

3.1.4 Distribución y Modelos de Idoneidad de Hábitat

La evaluación cualitativa y cuantitativa de las características del hábitat (es decir su calidad) permite conocer su potencial para sustentar una especie a largo plazo y provee información sobre áreas que pueden ser priorizadas, además es una herramienta importante para el manejo de la fauna silvestre (Borosky *et al.*, 1996; Delfín *et al.*, 2014). La distribución de la fauna responde a los atributos del paisaje que los rodea, de modo que la caracterización del hábitat permite comprender

cómo los animales responden a su ambiente. Para evaluar la disponibilidad y calidad de hábitat potencial de las especies en un territorio concreto a escala detallada, que suelen tomar mucho tiempo y esfuerzo de muestreo, han surgido una serie de modelos predictivos (Obregón *et al.*, 2014). Entre estos modelos se encuentra el modelo de distribución potencial o idoneidad del hábitat, que como su nombre lo indica, posibilita una aproximación a la distribución geográfica potencial actual de una especie (Romo *et al.*, 2013). Estos cuantifican la probabilidad de ocurrencia de una especie, basado en las localidades donde se sabe que se encuentra y en función de un conjunto de variables ambientales (Estrada, 2008). Además, predicen el vínculo entre las especies registradas en un los sitios y los atributos ambientales y/o espaciales de estos sitios (Romo *et al.*, 2013).

La veracidad de la predicción de dichos modelos depende en gran medida de una adecuada selección de las variables, que deben ser determinantes para la sobrevivencia de la especie (Delfín *et al.*, 2014). Estos modelos pueden ser construidos mediante el índice de idoneidad de hábitat (Habitat Suitability Index, HSI), utilizados para reconocer la capacidad de determinado hábitat para sustentar una especie de interés mediante la generación de mapas que representan la idoneidad de cada sitio para que una especie pueda estar presente allí (Mateo *et al.*, 2011). Es importante aclarar que estos modelos son solo el primer paso para el estudio ecológico de una especie. Sin embargo, son una herramienta útil para acciones de conservación (Obregón *et al.*, 2014).

Uno de los programas más usados para modelar la distribución potencial de especies dentro de los Sistemas de Información Geográfica es MaxEnt, el cual aplica el principio de máxima entropía (Romo *et al.*, 2013) para analizar estadísticamente distintas variables ambientales predictoras, como pendiente, temperatura, vegetación, altitud, humedad, entre otros, en conjunto con la distribución inicial de la especie que se obtiene mediante observaciones de campo; generando una serie de

gráficas, tablas y mapas que permiten identificar las áreas adecuadas o no para la distribución de la especie (distribución potencial) (Ferrier y Guisan, 2006). El resultado de este modelo expresa la idoneidad del hábitat de manera binaria, concediendo valor 1 a áreas idóneas y 0 a áreas no idóneas, o de manera continua, estableciendo un rango de valores que clasifican el territorio de menor a mayor grado de idoneidad (Benito y Peñas, 2007). En general, pueden establecerse categorías de bueno, medio y bajo, para evaluar la idoneidad (Delfin *et al.*, 2009).

3.2 ESTADO DEL ARTE

Sobre la diversidad de lepidópteros altoandinos y su distribución se han llevado a cabo diversos estudios. Entre ellos, se encuentran autores como Adams (1986), que describe las características biológicas, ecológicas y biogeográficas de mariposas satíridas, en las tres Cordilleras Andinas Colombianas y evidencia que las especies se restringen a condiciones húmedas en altitudes elevadas. Le Crom (1994) llevo a cabo un estudio de la tribu Pronophilini (ahora subtribu Pronophilina) del Departamento de Cundinamarca, en el que propuso que esta tribu cuenta con 24 géneros en Colombia, y evaluó su posible uso como indicador del estado de intervención del bosque de niebla y de páramo. Por su parte, Andrade-C y Amat (1996) realizaron un aporte al conocimiento de las mariposas altoandinas de la Cordillera Oriental de Colombia, específicamente en el ecosistema de alta montaña del Parque Nacional Natural Chingaza, entre los 2600 y los 3800 m. Describió la distribución regional de esta fauna e identificó la relación existente entre la composición de especies y los factores climáticos, como la precipitación, % de humedad y horas de radiación solar diarias. Torres y Le Crom (1997) descubrieron una nueva especie de *Pedaliodes* en la Cordillera Oriental de Colombia y evidenciaron el carácter sedentario y gregario de las especies de este género. Adicionalmente, Andrade-C (1998) realizó un estudio en un rango altitudinal entre los 250 y los 3.000 m de altitud, en el que describió la distribución local de la

comunidad de mariposas en tres tipos de ecosistemas: bosque primario, bosque secundario y zonas perturbadas, teniendo en cuenta parámetros ambientales como la altitud, el clima y la vegetación. Por otra parte, Pycrz *et al.* (2011), realizaron el primer inventario de mariposas Satyrinae de las subtribus Pronophilina y Erebiina del macizo del Ampay en Perú, el cual incluyó análisis sobre su distribución. Notaron una distribución geográfica muy restringida a la franja altitudinal 2.800-3.600 m y basados en estos datos, sugieren la extensión de la zona protegida del Santuario Nacional de Ampay. Montero y Ortiz (2013) realizaron un estudio sobre la diversidad, ecología y biología de las mariposas diurnas del Páramo del Tablazo, en el que identificaron que la tribu Pronophilini (ahora subtribu Pronophilina) de la subfamilia Satyrinae presentó la mayor abundancia y el mayor número de especies durante el muestreo. Adicionalmente aportaron los ciclos de vida de: *Pedaliodes phaea*, *P. phaeinea*, *P. pollusca*, *P. phoenissa* y *P. empusa*. Establecieron la asociación de estas especies con las plantas hospederas. Por otro lado, Álvarez-Hincapié *et al.* (2017) realizaron un estudio en las partes altas de los Andes colombianos (Antioquia) al norte de la Cordillera Central sobre la diversidad de mariposas Pronophilina. En él encontraron 50 especies, incluidas especies únicas y de distribución restringida. Henao-Bañol y Stiles (2018a), documentaron la diversidad de mariposas diurnas (Hesperioidea-Papilionoidea) en dos reservas altoandinas de Tabio, Cundinamarca; capturaron un total de 241 individuos, pertenecientes a 55 especies e identificaron las familias Nymphalidae y Hesperidae, como las más representativas en riqueza y abundancia. Además, Henao-Bañol *et al.* (2018b) realizaron un inventario de la diversidad de mariposas diurnas en la Reserva Forestal Productora Protectora de la Cuenca Alta del Río Bogotá, e identificaron aquellas especies objeto de conservación. En este estudio, se identificaron 169 especies, lo que hace de la reserva un sitio de gran diversidad e interés de conservación; igualmente, reconocieron 10 especies con mayor importancia de conservación, por

ser endémicas regionales y presentar amenazas que las pueden llevar a su extinción local. Concluyeron que, por ser especies de área de distribución restringida, es necesario determinar su área de distribución.

La elaboración de modelos de distribución potencial y de idoneidad del hábitat de la biodiversidad ha tomado fuerza dentro de los estudios biogeográficos, gracias a sus aplicaciones en diferentes ámbitos. Dentro de los estudios que se han enfocado en lepidópteros, se encuentran autores como Romo *et al.* (2006), quienes en respuesta al escaso conocimiento de la distribución de las especies de mariposas diurnas ibéricas y la acelerada modificación ambiental, realizaron modelos predictivos de distribución potencial de especies de mariposas diurnas, raras o amenazadas. Identificaron que el área de distribución se ubica mayormente en sistemas montañosos. Romo *et al.* (2013) mediante modelos predictivos, evaluaron el género *Boloria* (Lepidoptera: Nymphalidae) bajo diferentes escenarios climáticos en la Península Ibérica. En este estudio identificaron que las variables significativas fueron: la precipitación del trimestre más cálido y la temperatura media del trimestre más seco; además, evidenciaron una tendencia general a la reducción del área de distribución en todos los escenarios, para todas las especies, por lo que llegaron a la conclusión de que es necesario hacer seguimiento a las especies para controlar las tendencias.

Dentro de los estudios que han usado MaxEnt para el modelado de distribuciones potenciales de lepidópteros, se encuentran Obregón *et al.* (2014), quienes realizaron un modelo de distribución de *Pseudophilotes abencerragus* (Lepidoptera: Lycaenidae) en Andalucía (sur de España), e identificaron que la altitud, pendiente del biotipo y la presencia de plantas nutricias condicionan la presencia de estas especies en el área seleccionada. Pogue *et al.* (2016) desarrollaron un modelo de idoneidad de hábitat para verificar la calidad del hábitat y distribución de *Oarisma poweshiek* (Lepidoptera: Hesperiiidae) en Estados Unidos, usando factores ecológicos y geográficos, con el

objetivo de monitorear y gestionar los esfuerzos de conservación. Identificaron que, de 138 pantanos de pradera, 26 se encontraban sin documentación de la presencia de la especie. Las variables predictoras más significativas fueron el área del pantano de la pradera y la cobertura natural de la tierra circundante. Cokola *et al.* (2020) desarrollaron un modelo de distribución potencial del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (plaga; Lepidoptera: Noctuidae) en la República Democrática del Congo. Este estudio aportó información sobre la distribución de la especie y las variables que la favorecen. Esta información se usó para desarrollar un sistema de monitoreo y estrategias de manejo efectivas para evitar su propagación y daños a los cultivos. Es importante destacar que en Colombia se han realizado diferentes publicaciones sobre la distribución potencial de las especies de flora y fauna y la idoneidad de su hábitat con el software MaxEnt, pocos modelaron lepidópteros. Se han realizado proyectos de grado (Gaviria, 2015; Gómez, 2018) y se reconoce la existencia de una aplicación web de BioModelos que permite consultar y validar modelos de distribución de especies en Colombia (Humboldt, s.f.), aunque los modelos disponibles para invertebrados son muy pocos.

4. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

La acelerada transformación de los paisajes naturales altoandinos por actividades antropogénicas como la expansión de la frontera agrícola, la ganadería y el urbanismo (Rangel, 2000), generan procesos de fragmentación y pérdida de hábitats naturales. Los cuales tienen consecuencias sobre la biodiversidad, como el aislamiento de las poblaciones (Poniatowski y Fartmann, 2010), la formación de metapoblaciones (Hanski, 1999), exposición a nuevos depredadores (Andrade-C, 1998), disminución de la diversidad genética y posibles extinciones locales (Mahecha-Jiménez *et al.*, 2011). Por lo anterior, es necesario realizar estudios que generen información relevante sobre lugares o zonas que mantengan una adecuada calidad, con el fin de conservar no solo el hábitat

sino las especies que sustenta. Considerando que los modelos de idoneidad de hábitat o distribución potencial de mariposas permiten evaluar el efecto de la fragmentación sobre sus poblaciones e identificar sus hábitats idóneos, el presente trabajo pretende resolver las preguntas: de las variables evaluadas ¿Cuáles son las que influyen mayormente en la calidad del hábitat y distribución de las especies evaluadas? ¿En qué municipios de la Cuenca Alta del Río Bogotá se encuentran las áreas con mayor idoneidad de hábitat? ¿Cuál es el efecto de la intervención antrópica sobre las especies?

5. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

Modelar la idoneidad de hábitat de tres especies de pronopilinos en la Cuenca Alta del Río Bogotá (CARB) y proponer zonas con prioridad de conservación.

5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar las variables bioclimáticas de mayor influencia para la distribución de las mariposas evaluadas.
- Describir las características que hacen que un hábitat sea idóneo para la ocupación de dichas especies.
- Aportar al conocimiento de las mariposas altoandinas de la Cuenca Alta del Río Bogotá y su distribución.
- Diagnosticar los efectos de la transformación en la calidad del hábitat y distribución potencial de las mariposas diurnas.

6. HIPÓTESIS

La variable bioclimática de mayor contribución para las tres especies es la cobertura y la temperatura media. Las áreas de mayor idoneidad son aquellas con menor grado de fragmentación y transformación, en zonas frías y húmedas. *Pedaliodes polla* es la especie con mayor disponibilidad de hábitats idóneos por ser una especie de amplia distribución conocida

7. METODOLOGÍA

7.1 ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio abarca la Cuenca Alta del Río Bogotá (CARB), específicamente los 21 municipios que son ocupados por esta: Cajicá, Chía, Chocontá, Cogua, Cota, Cucunubá, Gachancipá, Guasca, Guatavita, La Calera, Nemocón, Sesquilé, Sopó, Subachoque, Suesca, Tabio, Tausa, Tenjo, Tocancipá, Villapinzón y Zipaquirá (Alcaldía Mayor de Bogotá- Secretaría Distrital de Planeación, 2014; CAR 2019), juntos ocupan un área total de aproximadamente 333.000 km² (CAR, 2019) (Fig. 1).

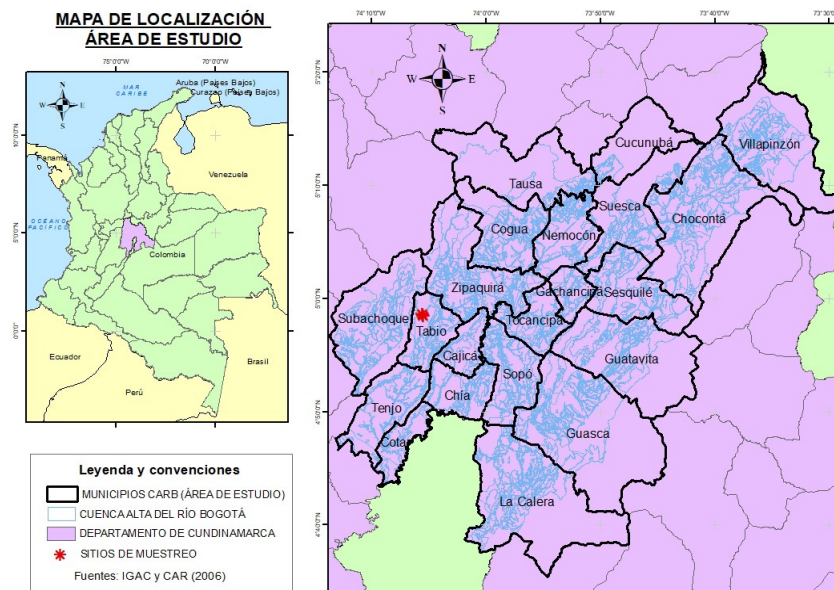


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.

La CARB se encuentra localizada en el Departamento de Cundinamarca, sobre la Cordillera Oriental de los Andes colombianos, entre los 3700 m.s.n.m y los 2550 m.s.n.m (CAR, 2006). Desde su nacimiento en el Municipio de Villapinzón hasta el Puente de la Virgen en Cota, presenta un recorrido de aproximadamente 170 km, cuya riqueza hídrica es importante tanto para sus habitantes como para el ecosistema en general, gracias al conjunto de ríos, quebradas y embalses como el Neusa, Tominé, Sisga y San Rafael. A lo largo de su recorrido atraviesa diferentes poblaciones y áreas antropizadas que se abastecen de su agua, pero asimismo provocan deterioro de su calidad gracias a factores como los vertimientos de aguas residuales de diferente índole (Alcaldía Mayor de Bogotá- Secretaría Distrital de Planeación, 2014). Según la clasificación climática de Caldas-Lang, debido a su ubicación geográfica el clima predominante en la CARB es frío, con precipitaciones medias de 861 mm/año de distribución bimodal y temperatura promedio de 12 °C. El paisaje en general es montañoso, y su relieve varía entre ondulado, quebrado y planos rodeados por cadenas montañosas; la parte sur de la cuenca hace parte del Altiplano Cundiboyacense (CAR, 2006; MinAmbiente, 2013).

Los ecosistemas naturales correspondientes al área de estudio son de bosque primario-altoandino y páramo, principalmente. Estos ecosistemas se encuentran bastante intervenidos, por lo que, en gran parte del área, la vegetación natural ha sido reemplazada por agrosistemas, que incluyen cultivos, potreros y rastrojos-matorrales; además de bosques plantados que han convertido el paisaje natural en uno seminatural, heterogéneo y degradado por diferentes actividades antropogénicas (CAR, 2006). Es importante destacar que dentro del área que compone la CARB se han establecido diferentes áreas para la conservación y protección ambiental bajo diferentes figuras, tal es el caso de la Reserva Forestal Protectora Productora la Cuenca Alta del Río Bogotá (RFPP-CARB) (CAR, 2019).

7.2 TOMA DE DATOS

Constó de dos fases: una toma de datos en campo y una revisión de literatura y bases de datos de biodiversidad, con el fin de adquirir el número de datos suficientes para obtener una buena predicción de los modelos.

7.2.1 Fase de campo

Esta fase permitió elegir las especies a modelar.

Se seleccionaron 2 sitios de muestreo localizados en zonas montañosas del municipio de Tabio, Cundinamarca, entre las veredas de Río Frío y La Pradera. Estos sitios corresponden a remanentes de bosque altoandino inmersos en una matriz de uso antropogénico (urbanizaciones, agrosistemas, potreros, bosques plantados, entre otros), cuyas coberturas vegetales predominantes son los bosques altoandinos y el herbazal denso de acuerdo a la clasificación Corine Land Cover (IDEAM, 2010). El sitio 1 de muestreo se ubicó a lo largo de la quebrada La Calera, perteneciente a la Subcuenca de Río Frío, la cual se rodea de grandes fragmentos de bosque ribereño, en estado intermedio de conservación (Figura 2B y C). Por su parte, el sitio 2 se ubicó al noreste del anterior, en la ladera de una montaña cuya vegetación ha sido reemplazada en gran medida por cultivos de papa, pero aún se mantiene un remanente de cobertura natural que colinda con el cultivo (Figura 2D y E).

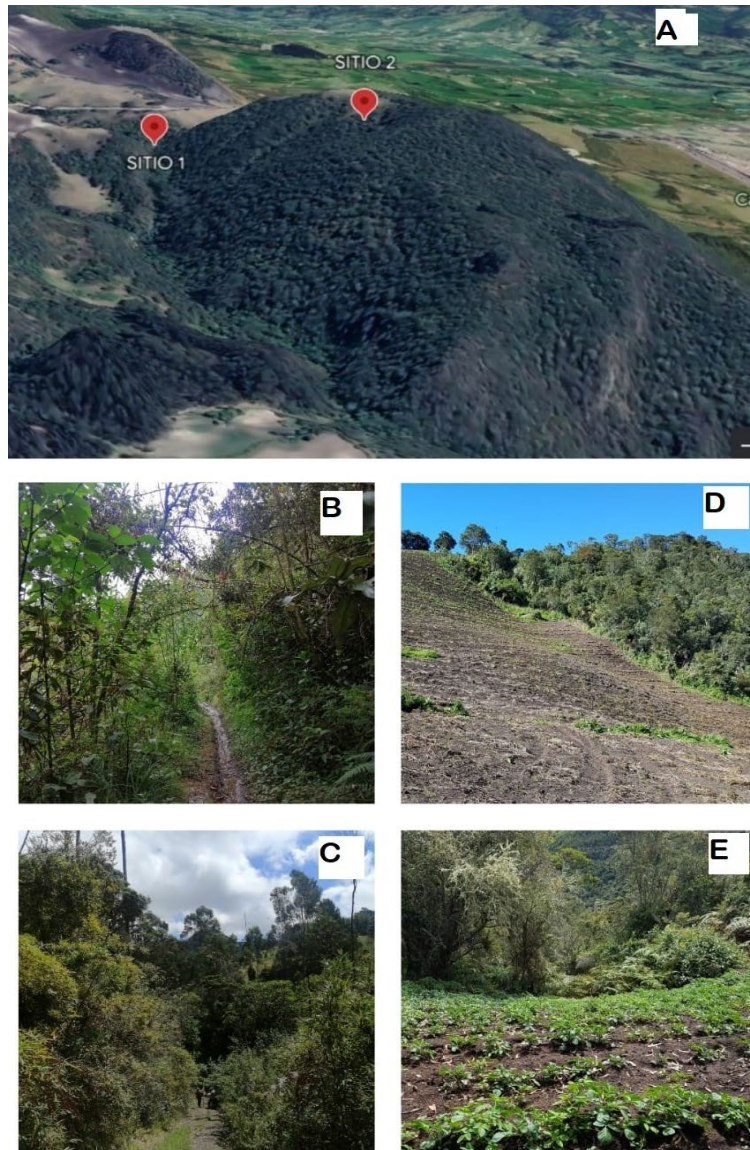


Figura 2. Localización 3D y fotografías de los puntos de muestreo. **A.** Imagen satelital 3D de los sitios de muestreo (Google Earth). **B.** y **C.** Fotografías del sitio de muestreo 1. **D.** y **E.** Fotografías del sitio de muestreo 2.



Figura 3. Imagen satelital 2D de los sitios de muestreo. En azul se puede identificar el transecto de muestreo del sitio 1; en amarillo se identifica el transecto de muestreo del sitio 2. Fuente: Google Earth.

En cada sitio de muestreo se estimó la riqueza y abundancia de lepidópteros, procurando registrar la mayor cantidad de individuos de cada especie, así identificar y seleccionar las de mayor abundancia, facilidad de colecta e interés de investigación y conservación; de esta manera se optimizó el tiempo de muestreo y se garantizó la obtención de registros suficientes.

En cada sitio se empleó una red entomológica de mango graduable, procurando cubrir la extensión de cada fragmento elegido. En el sitio 1, el muestreo se realizó a lo largo de la quebrada, en un transecto lineal de aproximadamente 1 km (Figura 3). En el sitio 2 el muestreo fue en la zona de cultivo y los fragmentos de bosque que colindan con los mismos, buscando cubrir la mayor cantidad de área posible a lo largo de un transecto de 600 m (Figura 3). El esfuerzo de muestreo en cada sitio fue de 7 horas diarias entre las 8:30 am y las 3:30 pm, entre dos o tres veces a la

semana durante aproximadamente dos meses. Estos muestreos se aplicaron tanto en la temporada climática seca como en la lluviosa. Cada individuo se marcó con el mayor cuidado posible para evitar hacerles daño y poder liberarlos nuevamente al medio; de cada uno se registró el sexo, estado alar y su georreferencia (latitud y longitud). En los casos de difícil identificación en campo se procedió a preservarlos en sobres entomológicos con bolas de naftalina para ser identificados posteriormente. También se hicieron identificaciones visuales de las especies que se podían reconocer. Los datos obtenidos se consignaron en una base de datos en Microsoft Excel. Como resultado de este proceso se decidió trabajar con 3 especies de satyrinos del mismo género: *Pedaliodes polla*, *Pedaliodes phaea* y *Pedaliodes phaeina* (ver Anexo 1); las dos últimas, endémicas nacionales. La base de datos ya nombrada se filtró y se realizó una nueva con solo los datos de las especies seleccionadas.

7.2.2 Revisión de literatura y bases de datos de biodiversidad

Debido a que los datos georreferenciados de las especies se encontraban todos localizados en la misma zona, con distancias de menos de 1 km² entre sí, fue necesario hacer una revisión de literatura y bases de datos para obtener registros de las especies en municipios o zonas diferentes a las muestreadas, y de esta manera ampliar la cobertura de los datos. En este sentido, se obtuvieron registros de presencia de los siguientes estudios: Higuera-Díaz (2001), Henao-Bañol *et al.* (2018b), Henao-Bañol y Stiles (2018a), Montero y Ortíz (2013), Duran-Prieto y Molina-Fonseca (2020) y Fajardo *et al.* (1994) (datos sin publicar). Adicionalmente, se revisó la base de datos biológicos GBIF.org (<https://www.gbif.org/es/>), la cual compila datos de colecciones entomológicas, registros ciudadanos y otras bases de datos de biodiversidad.

Se logró completar 28 registros para *P. polla*, 31 registros para *P. phaea* y 26 registros para *P. phaeina*, ilustrados en la Figura 4.

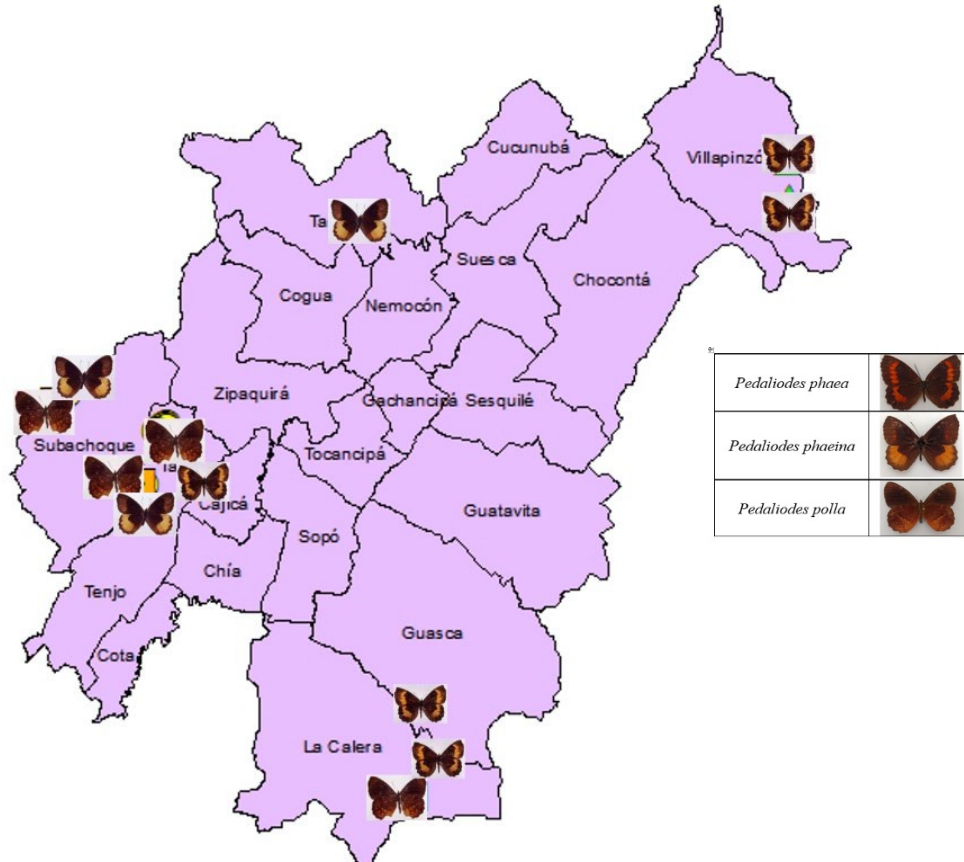


Figura 4. Localización de los registros de presencia usados para los modelos de este estudio.

Una vez se unieron estos datos con los obtenidos en campo, se realizó una matriz en formato .csv que incluyó en diferentes columnas: el nombre de la especie, la longitud y la latitud en las cuales se registraron. Es esta matriz de datos la que se introdujo para el modelado.

7.3 VARIABLES BIOCLIMÁTICAS

Según lo descrito por Hijmans *et al.* (2005), las variables bioclimáticas (BIOCLIM) utilizadas para realizar el modelo predictivo, fueron las dispuestas en la base de datos WorldClim (BIO1-BIO19) (Fick y Hijmans, 2017) presentadas en la Tabla 1, junto a una variable de cobertura proporcionada por el IDEAM (2010). Esta información se descargó en formato raster (.tiff), a una resolución espacial de 1 km² (30 arc-segundos).

Debido a que el archivo de WorldClim contenía información global, fue necesario cortar esta capa por la del borde del área de estudio (.shp), al igual que la capa de cobertura. Esto se consiguió mediante la herramienta *Raster processing* (ubicada en ArcToolbox), opción *Clip* del programa Arcgis 10.8 (ESRI, 2016). El borde del área de estudio fue previamente cortado del Mapa Base del Departamento de Cundinamarca, descargado en formato shape del portal de datos del Laboratorio Urbano de Bogotá (<https://www.ideca.gov.co/>). Por último, las capas resultantes en formato GeoTIFF se convirtieron en archivos. asc con el Software de código libre QGIS.

Tabla 1. Variables WorldClim

VARIABLE	DESCRIPCIÓN
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Rango medio diario (media mensual (T° max.-T° min))
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO4	Temperatura estacional (desviación estándar * 100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango de temperatura anual (B5-B6)
BIO8	Temperatura media del mes más húmedo

BIO9	Temperatura media del mes más seco
BIO10	Temperatura media del trimestre más cálido
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Precipitación estacional (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO17	Precipitación del trimestre más seco
BIO18	Precipitación del trimestre más cálido
BIO19	Precipitación del trimestre más frío

7.4 MODELOS DE IDONEIDAD DE HÁBITAT

El modelado de la idoneidad de hábitat de las tres especies seleccionadas se realizó a través del principio de máxima entropía aplicado por el programa MaxEnt versión 3.4.4 (Phillips *et al*, s.f.). La entropía en este caso es entendida como la cantidad de información que contiene un sistema, por lo que un modelo con máxima entropía es aquel que presenta la mayor cantidad de información.

El algoritmo del programa se enfoca en generar el modelo cuya distribución de probabilidad presente la máxima entropía o la distribución de probabilidad más óptima, es decir que guarde la mayor cantidad de información, cercana a la distribución uniforme. Esto lo lleva a cabo según las restricciones impuestas por el modelador, entendidas como la delimitación del área de estudio, la información de ocurrencia proporcionada y los límites de las condiciones ambientales del estudio. Las variables ambientales son entendidas como características, por lo que el valor esperado de cada característica debería coincidir con su promedio empírico, correspondiente al valor promedio para el conjunto de puntos de muestra ingresados (es este uno de los supuestos más importante de los modelos). El modelo que MaxEnt proporciona se da en píxeles, que componen el área de estudio (polígono), correspondiente al espacio de predicción de la probabilidad de distribución, los registros de ocurrencia de especies proporcionados representan puntos de muestra que, al ocupar píxeles en ese espacio, sobre las capas de las variables climáticas, permiten que el programa recoja la información de estos píxeles y la interpole o extrapole, según se requiera, a la totalidad de píxeles en el área de estudio. Es preciso decir que los resultados anteriormente descritos se presentan en forma de mapa compuestos por dimensiones de pixel específicos (Phillips *et al.*, 2006; Parolo *et al.*, 2008; Merow *et al.*, 2013). El supuesto que maneja el programa es que todas las celdas presentan la misma probabilidad de ocurrencia de un individuo de la especie, pero la ocurrencia de la especie depende de la disponibilidad del hábitat (Merow *et al.*, 2013).

En otras palabras, lo que hace MaxEnt, es que de manera iterativa “analiza” automáticamente la información ambiental (valores de las variables ambientales) correspondiente a los píxeles del espacio de predicción en donde se ubican los registros de ocurrencia de la especie (según la matriz de datos georreferenciados que se proporcionó) y como resultado genera la mejor distribución de probabilidad, en donde se predicen píxeles que corresponden con la información asociada a las

muestras de presencia. Lo esperado es que este modelo generado se comporte mejor que un modelo al azar.

El hecho de que el modelo más óptimo para MaxEnt sea aquel que se acerca al de una distribución uniforme, permite entender los limitantes de este enfoque de investigación que se abordaran más adelante. Como la necesidad de que los datos no se encuentren tan agrupados o restringidos a una sola zona dentro del área de estudio, y que se cuente con una buena cantidad de registros de presencia de la especie en vista de que el modelado depende directamente de estos datos. Además, de la necesidad de una prueba de correlación entre variables para modelar solo con la información necesaria y así hacer que MaxEnt presente el modelo menos parsimonioso, pero con la información que explique de manera más significativa la distribución o predicción de presencia de la especie, por lo que mayor cantidad de datos y menor agrupamiento indican una mayor robustez en el modelo. Una de las ventajas de este software es que la predicción de la distribución de probabilidad exhibe una definición matemática concisa, por lo que es susceptible de análisis.

Para el modelado, se cargó la matriz de las especies (.csv) junto con los archivos .asc de las variables BIOCLIM y cobertura. Se manejaron los parámetros incorporados en el programa por defecto. El formato de salida de los resultados fue Cloglog, debido a su facilidad de interpretación, en donde 0 significa ausencia de la especie y 1 máxima idoneidad de hábitat (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008).

Se realizó un corrido preliminar de prueba con las 19 variables BIOCLIM para identificar aquellas que no contribuían significativamente a la construcción del modelo. Posteriormente, se llevó a cabo el modelado definitivo, excluyendo las variables identificadas anteriormente, como se muestra en la Tabla 2. Esta selección de variables se consiguió mediante los porcentajes de contribución proporcionados por MaxEnt y la gráfica de la prueba Jackknife (gráfica de Jackknife

de ganancia de entrenamiento regularizado) que calcula la contribución de cada variable sobre el modelo en términos de “ganancia” (Phillips *et al.*, 2006). En cada caso se construye un modelo con todas las variables a excepción de una de ellas, de manera que se evalúa como la variable excluida contribuye al modelo (Phillips, 2009). Adicionalmente, se usaron las curvas de respuesta que proporciona MaxEnt para las variables categóricas de mayor contribución. Estas curvas indican como la variación de cada variable afecta la probabilidad de encontrar la especie en el área de estudio. En el eje X se ubican los valores de la variable, en el eje Y se encuentra la probabilidad de presencia de la especie evaluada en el área estudiada (Phillips *et al.*, 2006).

Para realizar un análisis más detallado, en QGIS se hizo una intersección entre la capa del área de estudio en formato shape y el mapa formato ráster (.asc) que genera MaxEnt.

Tabla 2. Variables seleccionadas con la prueba Jackknife para la corrida de modelos definitivos.

ESPECIE	VARIABLES	
<i>P. phaea</i>	Cobertura	
	BIO17	Precipitación del trimestre más seco
	BIO7	Rango de temperatura anual
	BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
<i>P. phaeina</i>	BIO4	Temperatura estacional
	Cobertura	
	BIO17	Precipitación del trimestre más seco
	BIO19	Precipitación del trimestre más frío

	BIO18	Precipitación del trimestre más cálido
<i>P. polla</i>	BIO4	Temperatura estacional
	BIO17	Precipitación del trimestre más seco
	BIO19	Precipitación del trimestre más frío
	Cobertura	

7.5 VALIDACIÓN DE MODELOS

Para evaluar la bondad de los modelos obtenidos, se tuvo en cuenta la curva operacional ROC (Operating Characteristic Curve) para el modelo de cada especie y sus respectivos valores bajo la curva AUC (Area Under ROC) que son proporcionados por MaxEnt. La capacidad discriminativa de cada modelo a través de las ROC se interpretó teniendo en cuenta que: entre más cercana al borde izquierdo superior del gráfico se encuentre la curva, mayor precisión tendrá el modelo, es decir una muy buena predicción; y, entre más desplazada a la parte derecha inferior del gráfico se encuentre la curva, menor precisión y confiabilidad de predicción tendrá el modelo (Fawcett, 2006; Mateo *et al.*, 2011). Los valores AUC también permitieron identificar el acierto de predicción de los modelos; este estadístico toma valores entre 0.5 y 1.0, donde valores cercanos al primero indican que el rendimiento del modelo no es mejor que al azar y valores más cercanos al segundo indican un rendimiento mejor del modelo. Se tuvo en cuenta la clasificación de la Tabla 3 (Araújo *et al.*, 2005); Phillips *et al.*, 2006) para el análisis de los resultados.

Tabla 3. Clasificación para evaluar el rendimiento de los modelos

VALOR AUC	INTERPRETACIÓN
0.5-0.6	No válida
0.6-0.7	Mala
0.7-0.8	Aceptable
0.8-0.9	Bueno
0.9-1.0	Excepcional

7.6 PROCESAMIENTO POSMODELOS

A través de QGIS, cada archivo ráster (.asc) generado tras el modelado por especie, se reclasificó con cinco categorías de idoneidad (Tabla 4) y se vectorizó (de ráster a vector). Una vez vectorizado, se editó la tabla de atributos para agregar una columna de área (km²) y de esta manera obtener la cantidad de Km² que ocupa cada categoría de idoneidad dentro del área de estudio.

Tabla 4. Clasificación de la idoneidad de hábitat dentro del área de estudio

Categorías de idoneidad de hábitat	Rangos	Grado de idoneidad
1	0.0 – 0.2	Muy bajo
2	0.2 – 0.4	Bajo
3	0.4 – 0.6	Medio
4	0.6 – 0.8	Alto
5	0.8 – 1.0	Muy alto

A fin de analizar las características idóneas del hábitat de las mariposas en cuestión, el shape obtenido se sobrepuso con diferentes capas del Mapa de Ecosistemas del IDEAM (IDEAM, 2017),

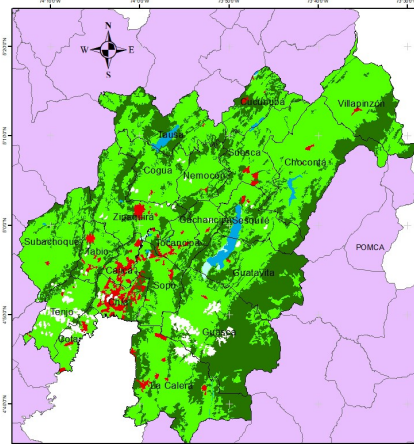
Zonificación Ambiental de la Cuenca Hidrográfica del Río Bogotá (CAR, 2019) y el de la clasificación Corine Land Cover para Colombia (IDEAM, 2010), estos mapas se presentan a continuación, de la Figura 5 a la Figura 10 (Tabla 5). En la Zonificación Ambiental (Figura 5) se ve como gran parte del territorio de la CARB se encuentra designado para el uso de Conservación y Protección Ambiental. Mismas zonas que han sido delimitadas como áreas protegidas de distintas clasificaciones (Figura 6). Es de destacar el alto grado de transformación que se da en la cuenca (Figura 7), donde se puede ver que la mayor parte del territorio se encuentra transformado, y una pequeña parte presenta áreas naturales, contrario a lo que se establece en la Zonificación Ambiental. En la figura 8, se evidencia que gran parte de la transformación en la cuenca se da debido a las actividades agrícolas, predominantes en buena parte del territorio. Los bosques y áreas seminaturales ocupan una mínima parte del territorio, predominantemente en la parte oriental de la cuenca. En la parte occidental y central de la cuenca, existen remanentes de vegetación natural, inmersos en áreas agrícolas heterogéneas (Figura 9).

En cuanto a los ecosistemas naturales, predominan los páramos y aunque la Figura 10 no lo muestra, también existen ecosistemas de bosque altoandino (comprobado en campo).

Tabla 5. Información geográfica de la CARB

No. Figura	Mapa	Convención
5		<p>ZONIFICACIÓN AMBIENTAL CARB CATEGORÍA DE ORDENACIÓN</p> <p>Leyenda y convenciones</p> <ul style="list-style-type: none"> □ MUNICIPIOS CARB (ÁREA DE ESTUDIO) □ DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA * SITIOS DE MUESTREO <p>CATEGORÍA DE ORDENACIÓN</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ CONSERVACIÓN Y PROTECCIÓN AMBIENTAL ■ USO MÚLTIPLE <p>Fuente: POMCA Cuenca Hidrográfica del Río Bogotá (CAR, 2006)</p>
6		<p>ZONIFICACIÓN AMBIENTAL CARB USO Y MANEJO AMBIENTAL</p> <p>Leyenda y convenciones</p> <ul style="list-style-type: none"> □ MUNICIPIOS CARB (ÁREA DE ESTUDIO) □ DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA * SITIOS DE MUESTREO <p>ZONAS DE USO Y MANEJO AMBIENTAL</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ Áreas Protegidas ■ Áreas Urbanas ■ Áreas de Protección ■ Áreas de Restauración ■ Áreas para la producción agrícola, ganadera y de uso sostenible de Recursos Naturales
7		<p>GRADO DE TRANSFORMACIÓN CARB</p> <p>Leyenda y convenciones</p> <ul style="list-style-type: none"> □ MUNICIPIOS CARB (ÁREA DE ESTUDIO) □ DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA * SITIOS DE MUESTREO <p>GRADO DE TRANSFORMACIÓN</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ NATURAL ■ TRANSFORMADO <p>Fuente: Mapa de ecosistemas IDEAM</p>

8



**COBERTURA Y USO DE LA TIERRA
SEGÚN CORINE LAND COVER**

Leyenda y convenciones

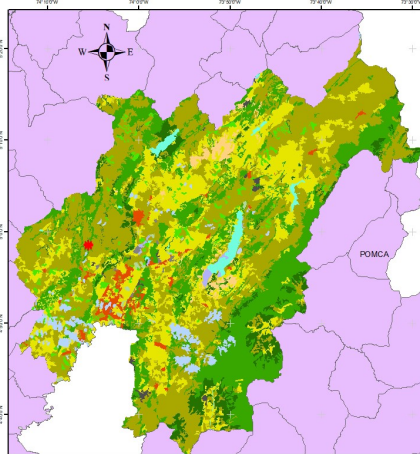
- MUNICIPIOS CARB (ÁREA DE ESTUDIO)
- DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA
- * SITIOS DE MUESTREO

NIVEL 1 SEGÚN CLC

- 1
- 2 Territorios artificializados
- 3 Territorios agrícolas
- 4 Bosques y áreas seminaturales
- 5 Áreas húmedas Superficies de agua

Fuente: Clasificación Corine Land Cover

9



**COBERTURA Y USO DE LA TIERRA
SEGÚN CORINE LAND COVER**

Leyenda y convenciones

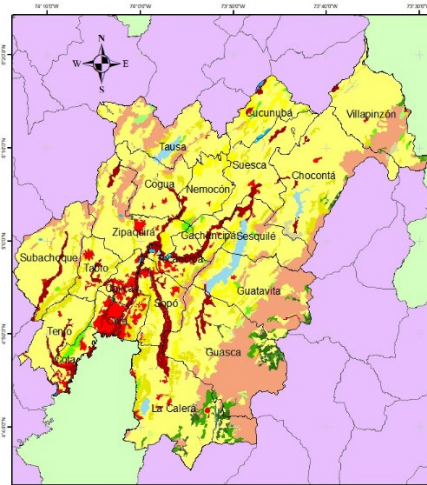
- MUNICIPIOS CARB (ÁREA DE ESTUDIO)
- DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA
- * SITIOS DE MUESTREO

NIVEL 2 SEGÚN CLC

- 1.1 Zonas urbanizadas
- 1.2 Zonas industriales o comerciales y redes
- 1.3 Zonas de extracción minera y escombreras
- 1.4 Zonas verdes artificializadas, no agrícolas
- 2.1 Cultivos anuales o transitorios
- 2.2 Cultivos permanentes
- 2.3 Pastos
- 2.4 Áreas agrícolas heterogéneas
- 3.1 Bosques
- 3.2 Áreas con vegetación herbácea
- 3.3 Áreas abiertas, sin o con poca vegetación
- 4.1 Áreas húmedas continentales
- 5.1 Aguas continentales

Fuente: Clasificación Corine Land Cover

10



ECOSISTEMAS DE LA CARB

Leyenda y convenciones

- MUNICIPIOS CARB (ÁREA DE ESTUDIO)
- CUENCA ALTA DEL RÍO BOGOTÁ
- DEPARTAMENTO DE CUNDINAMARCA
- * SITIOS DE MUESTREO

ECOSISTEMAS CARB

- Agroecosistema
- Arbustal
- Bosque
- Bosque fragmentado
- Complejos rocosos
- Cuerpo de agua artificial
- Herbazal
- Laguna
- Otras áreas
- Paramo
- Río
- Subxerofita
- Territorio artificializado
- Transicional transformado
- Turbera
- Vegetación secundaria
- Zona pantanosa

Fuentes: IDEAM

8. RESULTADOS.

Los modelos de idoneidad de hábitat para las tres especies de satyrinos escogidas dan cuenta del efecto de la degradación y pérdida de hábitats naturales a causa de las actividades antrópicas.

Además, permiten la identificación de las áreas idóneas para la distribución de las mismas.

8.1 VALIDACIÓN DE MODELOS

Los modelos obtenidos presentaron valores AUC (Área Bajo la Curva) alrededor de 0.9 (Tabla 6), lo que implica que todos son estadísticamente significativos y según la Tabla 3, poseen una buena capacidad de predicción.

Tabla 6. Valores AUC de confiabilidad de predicción

Especie	AUC (Área Bajo la Curva)
<i>Pedaliodes phaea</i>	0.86
<i>Pedaliodes phaeina</i>	0.97
<i>Pedaliodes polla</i>	0.90

8.2 CONTRIBUCIÓN DE VARIABLES Y CURVAS DE RESPUESTA

En este estudio las variables no presentaron la misma influencia sobre todas las especies. Sin embargo, para *Pedaliodes phaea* y *Pedaliodes polla*, la variable de mayor contribución fue la cobertura vegetal, con valores superiores al 60%. Esto puede confirmarse con las gráficas del test Jackknife para estas especies (Tabla 7), en las que es más que evidente que la cobertura es la variable de mayor importancia, pues explica por sí sola la mayor parte de los resultados del modelado, además de tener la mayor ganancia cuando se usa aisladamente. Este resultado implica

que la variable determinante para que un hábitat pueda sustentar o no estas especies es su tipo de cobertura; en este mismo sentido, es la cobertura la variable que limita o favorece la distribución de estas especies.

La segunda variable con porcentajes significativos en términos de contribución fueron las variables ambientales. Para *P. phaea*, la segunda variable de mayor contribución fue la precipitación del trimestre más seco (BIO 17) con el 29%, consistente con la gráfica Jackknife. Las variables relacionadas con la temperatura presentaron porcentajes muy bajos, lo que significa que, según estos resultados, los cambios en la temperatura no son determinantes para esta especie en específico. Por su parte, para *P. polla* la segunda variable de mayor contribución, fue la temperatura estacional (BIO4), con un 36%, un valor considerable; a diferencia de la variable relacionada con la precipitación, que presentó valores despreciables.

Tabla 7. Contribución de las variables sobre el modelo de cada especie

ESPECIE	VARIABLE	CONTRIBUCIÓN (%)	GRÁFICA DE JACKKNIFE
<i>Pedaliodes phaea</i>	Cobertura	60.7	<p>Jackknife of regularized training gain for <i>Pedaliodes phaea</i></p> <p>Environmental Variable</p> <p>regularized training gain</p>
	BIO17	28.9	
	BIO7	5.7	
	BIO6	4.8	
<i>Pedaliodes phaeina</i>	BIO4	72	<p>Jackknife of regularized training gain for <i>Pedaliodes phaeina</i></p> <p>Environmental Variable</p> <p>regularized training gain</p>
	Cobertura	19.1	
	BIO17	4.4	
	BIO19	3	

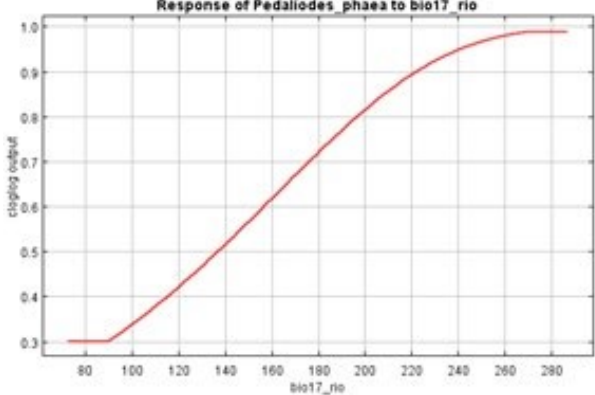
	BIO18	1.5	
<i>Pedaliodes polla</i>	Cobertura	61.9	
	BIO4	36.4	
	BIO17	1.7	
	BIO19	0	

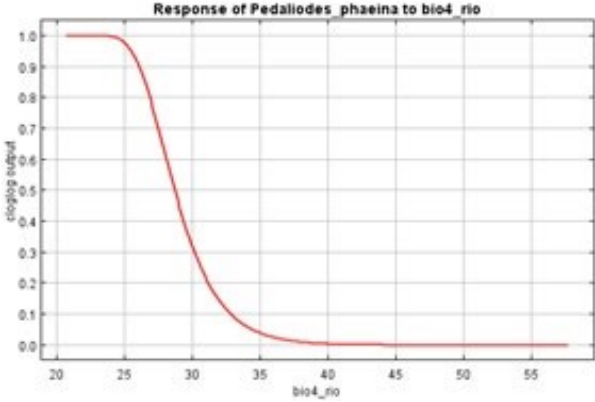
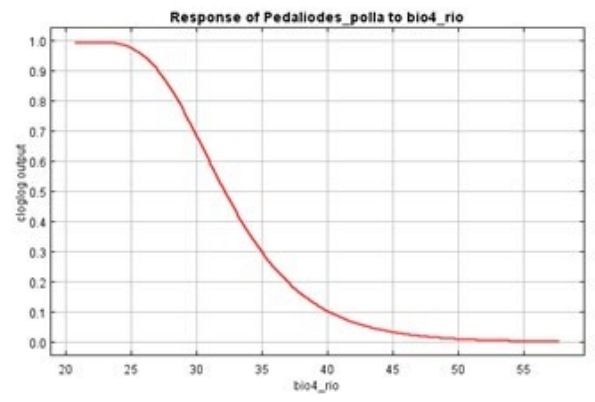
Aunque para *P. phaea* y *P. polla* la variable de mayor contribución fue la cobertura (una variable categórica), las variables que ocupan el segundo puesto en porcentaje de contribución fueron variables climáticas, por lo que es preciso analizar sus curvas de respuesta (Tabla 8) para identificar la probabilidad de presencia de la especie en el área de estudio (eje Y) según la variación de la variable ambiental (eje X). En el caso de *P. phaea* se puede ver cómo a medida que aumenta la precipitación del trimestre más seco, aumenta la probabilidad de presencia de la especie en el área de estudio, siendo más óptima de encontrarlas en el trimestre más seco en zonas con rangos de precipitación de entre 140 y 260 mm, aproximadamente. Por lo que se puede ver, el rango de tolerancia de precipitación en el trimestre más seco, es muy amplio, pues la probabilidad de presencia de la especie se hace nula a precipitaciones muy altas, lo que significa que tolera gran variación de precipitaciones.

Lo que concierne a *P. phaeina* y *P. polla*, las curvas de respuesta de la temperatura estacional (o variaciones periódicas de la temperatura a lo largo de un año), que para el primer caso parece ser determinante, indican que hay mayor probabilidad de presencia de las especies en zonas con menor estacionalidad de la temperatura; a medida que aumenta la temperatura estacional, disminuye rápidamente la probabilidad de encontrarlas. En el caso de *P. phaeina*, la tolerancia de variación de la temperatura a lo largo de un año es menor, pues se identifican mayores probabilidades de

presencia en las estaciones con temperaturas de entre 22 a 28°C aproximadamente, y una probabilidad nula a partir de los 35°C. Este resultado indica los estrechos y específicos requerimientos de hábitat que puede tener la especie; a comparación de *P. polla*, cuya probabilidad de presencia tiene una caída menos abrupta a medida que aumenta la temperatura estacional, cuyos rangos van de 21 a 33°C, aproximadamente. La menor probabilidad de presencia de la especie se da alrededor de estaciones con 40°C. Lo anterior es consistente con los requerimientos de hábitat de la especie, teniendo en cuenta que es una especie especialista, cuya distribución conocida es muy amplia.

Tabla 8. Curvas de respuesta de variables climáticas de mayor contribución para los modelos

ESPECIE	VARIABLE CLIMÁTICA DE MAYOR CONTRIBUCIÓN	CURVAS DE RESPUESTA VARIABLES CLIMÁTICAS
<i>Pedaliodes phaea</i>	BIO17- Precipitación del trimestre más seco (28.9%)	

<p><i>Pedaliodes phaeina</i></p>	<p>BIO4- Temperatura estacional (72%)</p>	
<p><i>Pedaliodes polla</i></p>	<p>BIO4- Temperatura estacional (36.4%)</p>	

8.3 MODELOS DE IDONEIDAD DE HÁBITAT RECLASIFICADOS Y OCUPACIÓN DE ÁREA POR CADA CATEGORÍA.

Los modelos generados por el software MaxEnt (Anexo 2) evidencian como para las tres especies las áreas de mayor idoneidad son muy reducidas y restringidas. Sin embargo, en las figuras 11, 12 y 13, se presentan estos modelos reclasificados en Arcgis, según las categorías presentadas en la Tabla 4, que permiten hacer un análisis más detallado de cada modelo.

8.3.1 *Pedaliodes phaea*

El modelo predictivo de la calidad del hábitat para *Pedaliodes phaea* correspondiente a la Cuenca Alta del Río Bogotá (Figura 11) indicó que los hábitats de mayor idoneidad para la distribución de esta especie se encuentran considerablemente fragmentados, especialmente en la zona occidental de la cuenca, en donde se pueden ver parches de tamaños variables en color naranja y rojo, correspondientes a las categorías de idoneidad alta y muy alta. Son estas categorías las que ocuparon el menor porcentaje de área dentro de la cuenca, con el 25%; enfrentándose a un 75% de ocupación por parte de las categorías restantes (Tabla 9). Las categorías con mayor ocupación dentro de la cuenca son la categoría baja (41%) y media (28%). Este resultado, aunque alarmante, presenta el mejor panorama de los aquí expuestos, pues sumado al hecho de que una cuarta parte del territorio tiene la mejor calidad de hábitat; una cuarta parte adicional presenta una idoneidad media, lo que implica que son zonas que podrían potenciarse para hacerlos más viables a esta especie.

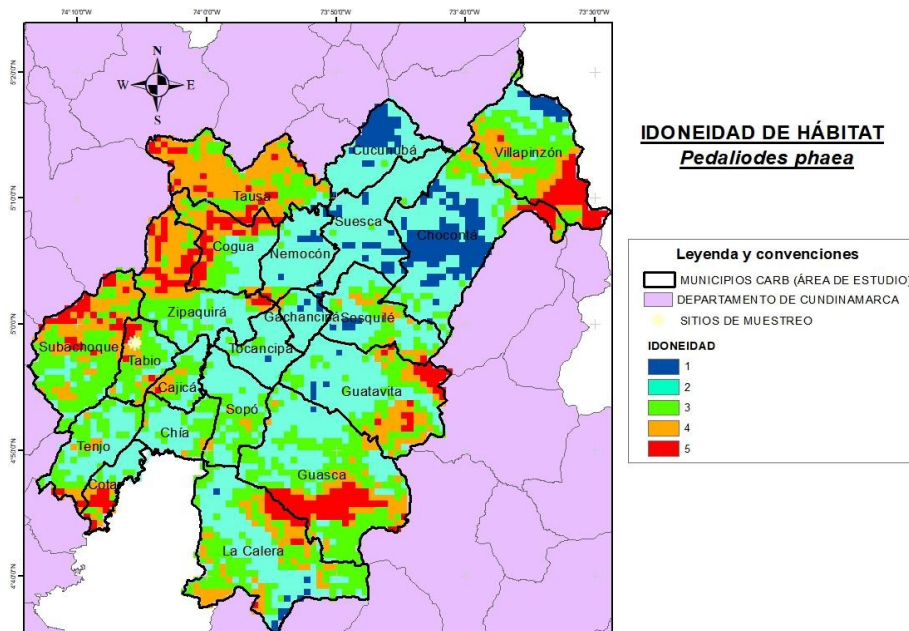


Figura 11. Idoneidad de hábitat de *Pedaliodes phaea* en la CARB (reclasificado).

8.3.2 *Pedaliodes phaeina*

Es evidente como para esta especie (Figura 12) la mayor parte del territorio presenta una muy baja calidad del hábitat. Las áreas de distribución potencial de esta especie son muy reducidas, y se encuentran restringidas a la parte occidental de la cuenca, en los municipios de Subachoque, Tabio, Zipaquirá y un área mínima en el extremo de Tausa. El porcentaje de hábitat idóneo para esta especie es de apenas el 5%, un valor de poca significancia en comparación con el de idoneidad muy baja que representa el 88% del territorio (Tabla 9). Es una señal de alarma por el grado de intervención que tiene el área donde la especie se está distribuyendo (Figura 7), cuyas coberturas naturales han sido transformadas casi en su totalidad, convirtiéndola en territorios agrícolas heterogéneos cuyas coberturas naturales son mínimas, lo que no es congruente con lo que se esperaría de un hábitat que se encuentra declarado como área protegida (Figura 6)

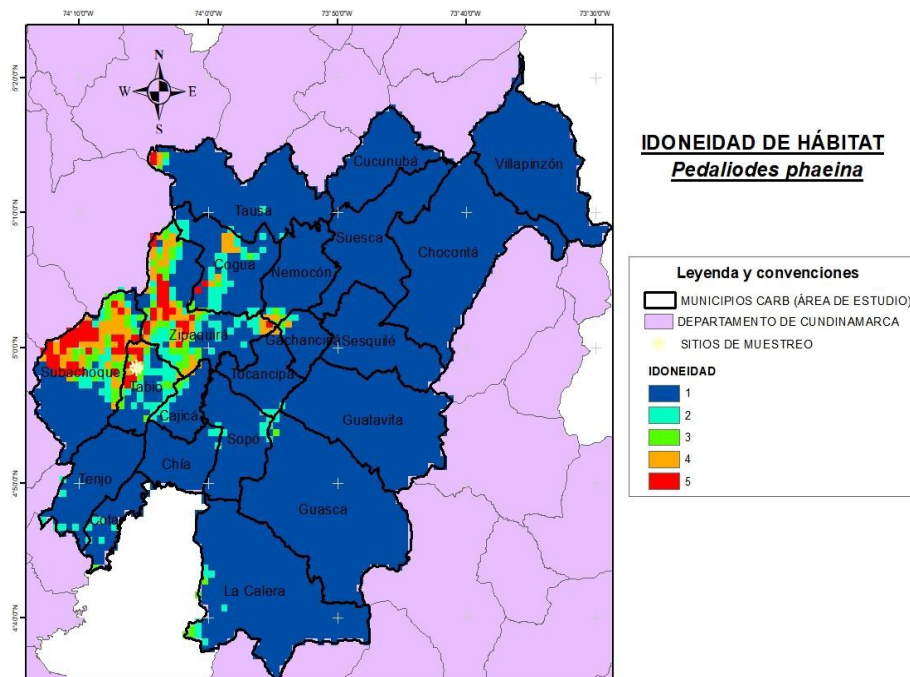


Figura 12. Idoneidad de hábitat de *Pedaliodes phaeina* en la CARB (reclasificado).

8.3.3 *Pedaliodes polla*

Al igual que *P. phaeina*, la distribución potencial de *P. polla* se restringe a la zona occidental de la CARB, en los municipios de Subachoque, Tabio, Zipaquirá, Cogua y parte de Tausa. En este caso el hábitat idóneo (categoría alta y muy alta) ocupó el 17% del total del área, y la categoría de hábitat más desfavorable (categoría baja y muy baja) ocupa un total de 67%, siendo la categoría baja la de mayor contribución con un 42% (Tabla 9). La mayoría de los hábitats predichos se ubican en zonas que naturalmente deberían tener cobertura natural y su uso debería ser de conservación y protección ambiental (Figura 7), pues la mayoría de áreas de esta zona han sido declarada como áreas protegidas de distinto orden y categoría (Figura 6). A pesar de ello, gran parte del territorio se encuentra transformado y fragmentado.

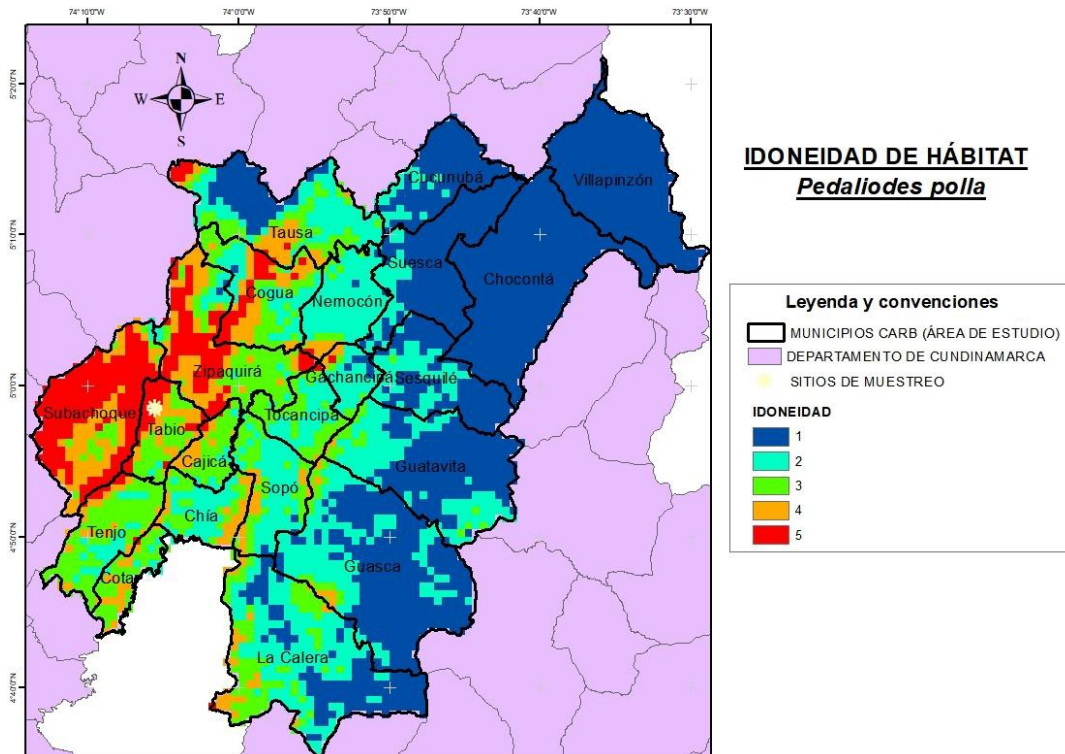


Figura 13. Idoneidad de hábitat de *Pedaliodes polla* en la CARB (reclasificado).

8.3.4 Área y porcentajes de ocupación de las diferentes categorías de idoneidad en la CARB.

Se reconoció que del área total de la CARB (333.000 km²), sólo un mínimo porcentaje es idóneo para la ocupación de las tres especies, siendo *Pedaliodes phaeina* la que presenta los valores más bajos y *Pedaliodes phaea* la de valores más altos. En todos los casos, las categorías de idoneidad baja y muy baja presentaron la mayor ocupación dentro de la CARB. Si se revisa el área total y el área de las categorías de idoneidad, se puede notar como el área con hábitats de calidad (idoneidad alta y muy alta) es muy reducida con respecto a las demás categorías.

Tabla 9. Ocupación por categoría de idoneidad dentro de la CARB para cada una de las especies.

<i>Pedaliodes phaea</i>		
IDONEIDAD DE HÁBITAT	ÁREA (Km ²)	PORCENTAJE (%)
1	19.329	6%
2	136.604	41%
3	93.346	28%
4	55.781	17%
5	27.338	8%
TOTAL	332.398	100%
<i>Pedaliodes phaeina</i>		
1	293.989	88%
2	15.330	5%
3	7.665	2%
4	8.601	3%
5	6.813	2%
TOTAL	332.398	100%

<i>Pedaliodes polla</i>		
1	140.256	42%
2	83.212	25%
3	52.807	16%
4	29.979	9%
5	26.145	8%
TOTAL	332.398	100%

9. DISCUSIÓN DE RESULTADOS.

9.1 VALIDACIÓN DE MODELOS

En el caso de *Pedaliodes phaea* se obtuvo el valor más bajo (0.86) a pesar de haber sido la especie con mayor número de registros de presencia; esto puede deberse a que estos puntos se agrupaban en la zona de muestreo en Tabio, cuyas distancias entre sí eran inferiores a 1 km², esto es considerado como sesgo de muestreo o autocorrelación espacial, que suele mitigarse aplicando un filtrado espacial en el que se eligen aquellos puntos cuya distancia mínima es de 1km², para que de esta manera puedan ser considerados como puntos independientes (Philips *et al.*, 2009; Svancara *et al.*, 2019). En el presente trabajo se probó aplicar dicho filtrado, pero la eliminación de la mayoría de puntos tuvo como consecuencia una disminución considerable de los valores AUC, además de la generación de modelos con predicciones de idoneidad bastantes sesgadas y reducidas, por lo que la decisión fue trabajar con todos los puntos con los que se contaba, lo que implica cierto grado de sesgo, pues parte de los hábitats idóneos predichos en este trabajo se concentran en las zonas donde se encuentra la mayor cantidad de puntos ingresados (comparar figuras 11, 12 y 13 con la figura 4). Además de la limitación por la cercanía de puntos y la falta de

ellos, el presente trabajo pudo haber tenido otros desaciertos que llevaron a que la calidad del hábitat de las especies, y especialmente su distribución se subestimaran. Los posibles desaciertos se analizan a continuación:

El mayor número de registros de presencia manejado en este trabajo fue de 31, que de haberse aplicado el filtrado espacial pudo ser reducido a la mitad o menos. Aunque se ha considerado que para las predicciones de MaxEnt no importa el tamaño de la muestra (Phillips *et al.*, 2006; Wisz *et al.*, 2008; Gaviria, 2015), otros autores han indicado que la matriz de datos debe contar con al menos 40 a 50 registros por especie (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014), por lo que se considera que gran parte de la subestimación de los modelos obtenidos aquí se debe a falta de datos o a que los esfuerzos de muestreo se han concentrado en los mismos municipios, quizás por accesibilidad.

Otro desacierto pudo haber tenido que ver con las variables utilizadas, pues no se aplicó una prueba de correlación entre las 19 variables WorldClim para minimizar la redundancia y el sesgo por ello (Parolo *et al.*, 2008; Mateo *et al.*, 2011). Adicionalmente, es sabido que la distribución de los lepidópteros se ve afectada por factores adicionales como: luminosidad (Brown, 1991) elevación, horas de sol (Kocsis y Hufnagel 2011), presencia antropogénica (Obregón *et al.*, 2014) entre otras variables no utilizadas en el modelado. Para el caso de los pronofilinos la elevación podría ser una variable importante dado su patrón de distribución altitudinal bien definido para cada especie (Adams, 1986; Pyrcz, 2004). Por último, para obtener datos más consistentes y de mejor resolución, sería necesario usar información climática local específica de Colombia, pero esto puede ser un reto por la falta de disponibilidad de información y escala de los datos nacionales.

Cabe destacar que la distribución de las especies depende también de su historia biogeográfica y la del territorio (Lobo y Hortal, 2003), además de interacciones intra e inter específicas, como la

competencia (Mateo *et al.*, 2012), entre otros, por lo que este tipo de modelos naturalmente puede proporcionar información del estado del hábitat, donde podrían distribuirse las especies, pero no reflejan en sí mismos la distribución real de las especies, menos su nicho.

Los modelos obtenidos pueden ser reflejo de los puntos de partida basados en el esfuerzo de muestreo y los datos de literatura manejados, por lo que algunos probablemente sean más fiables que otros, independientemente de sus valores AUC, y por tanto son un acercamiento a la distribución de las especies, y suponen hipótesis que, con las correcciones discutidas, podrían ser mejorados para ser más robustos. Es por ello, que se decidió tomar estos modelos como predictores de la idoneidad del hábitat principalmente, en los que por su calidad podrían o no distribuirse las especies, pues en este sentido los modelos se ven mejor reflejados a la realidad de los hábitats en la Cuenca Alta del Río Bogotá.

9.2 CONTRIBUCIÓN DE VARIABLES

El alto grado de contribución de la cobertura para *Pedaliodes phaea* y *Pedaliodes polla* podría explicarse por la estrecha relación con su planta hospedera, que para algunos lepidópteros se traduce en procesos coevolutivos de la interacción planta-insecto (DeVries, 1987), sobre la cual se ha argumentado que la distribución de las mariposas está moldeada por la distribución y abundancia de dichas plantas (Singer, 1971), cuya disponibilidad es esencial para que en su estado larval puedan alimentarse y completar su ciclo de vida (Pozo *et al.*, 2014), es decir sobrevivir. El vínculo entre las mariposas y sus plantas hospederas puede ser altamente específico (Beccaloni *et al.*, 2008, Silva-Brandão y Freitas 2011), como en el caso de estas especies del género *Pedaliodes*, de las cuales es el chusque (*Chusquea sp.*) es la planta hospedante de sus estados inmaduros (Adams, 1986; Montero y Ortíz, 2013), siendo la presencia de esta planta determinante para la perpetuación de estas especies. Ahora bien, es necesario decir que *P. phaea* y *P. polla* han sido

catalogadas como especies eurioicas (Díaz-Suárez *et al.*, 2022), es decir que presentan alta tolerancia a grandes variaciones del hábitat, por lo que pueden responder a distintos ambientes, incluso pudiendo colonizar áreas en estados de sucesión ecológica (Andrade y Amat, 1996; Montero y Ortiz, 2013). Podría pensarse que para estas especies realmente no es tan importante el tipo de cobertura vegetal que haya, puesto que pueden adaptarse y colonizar cualquiera de ellos. Sin embargo, estas especies pueden colonizar hábitats perturbados siempre y cuando esté su planta hospedera, dada la especificidad antes mencionada, lo que demuestra que la alta contribución de la cobertura vegetal sobre estas especies está relacionada con la presencia de su planta hospedera. Al mismo tiempo, el resultado podría significar que, aunque pueden colonizar hábitats perturbados, con coberturas vegetales altamente modificadas, podrían existir tipos de coberturas vegetales, como el bosque, en mejor grado de conservación que les suponga mejores condiciones para vivir (Adams, 1986), no solo para ocupar los lugares sino perpetuar allí su especie a través del establecimiento de poblaciones viables, pero para confirmar esto se necesitan estudios poblacionales de ambas especies en hábitats con diferentes grados de intervención. Este argumento podría apoyarse en dos temas: el primero, que la mayoría de datos aportados para ambas especies provienen de la zona de muestreo, que presentan coberturas naturales correspondientes a bosque altoandino y herbazal denso; el segundo tema que apoya este argumento se basa en los modelos obtenidos, pues si se comparan las Figuras 11 y 13, correspondientes al mapa de idoneidad de ambas especies, con las figuras 8 y 9 de los tipos de cobertura en la CARB, se puede notar que las áreas más idóneas predichas coinciden en su mayoría con áreas que originalmente deberían estar asociadas a coberturas naturales, como los bosques altoandinos (Figura 5), pero que actualmente se encuentran transformadas en áreas agrícolas heterogéneas que alcanzan a conservar mínimos porcentajes de espacios naturales, como bosques u otras coberturas naturales (IDEAM, 2010), lo

que indica que las coberturas naturales favorecen la distribución de estas especies e indican una alta calidad de los hábitats. Por su parte, se esperaría que para *Pedaliodes phaeina*, la contribución de esta variable fuera mayor, pues sus requerimientos podrían ser más específicos, por ser de las tres especies, la que menores rangos de distribución presenta, según la información proporcionada en Huertas *et al.* (2022) y reflejado en el modelo de idoneidad obtenido (Figura 12); sin embargo, para *P. phaeina* la influencia de esta variable no fue tan alta. Lo anterior podría suponer un sesgo del modelo, quizás por el reducido número de datos incorporados, el cual fue el menor en este trabajo, o por el agrupamiento de los mismos alrededor de la zona de muestreo.

La precipitación en el trimestre más seco representó la segunda variable de mayor contribución para *P. phaea*, un resultado esperado, pues las zonas conocidas donde la especie habita, se caracterizan por su alta precipitación. Esto coincide con el Anexo 3, donde las zonas de mayor precipitación en el trimestre más seco se encuentran en la parte occidental de la cuenca, parte que, a su vez, parece ser la más idónea para *P. phaea* (Figura 11); esto no solo explica el grado de contribución de la precipitación del trimestre más seco, es decir en época de verano, sino también los rangos de precipitación donde se predijo que es más probable encontrar esta especie (Tabla 8). Dichos rangos en los que hay mayor probabilidad de presencia de la especie son muy amplios y variados, lo que podría reforzar la idea de que se trata de una especie generalista (Conell, 1978). Asimismo, la alta tolerancia de la especie a esta variable climática, podría significar una ventaja sobre las otras especies, tal y como se confirmó en estudios como los de Díaz-Suárez *et al.* (2022) y Mahecha *et al.* (2011). Una posible explicación al porcentaje de la variable nombrada, puede relacionarse con la influencia que tiene la sequía sobre las plantas hospederas de las larvas y las plantas que suplen los requerimientos nectarívoros de los adultos, la cual puede generar estrés hídrico (Gómez, 2018) y en consecuencia una disminución de la abundancia y disponibilidad de

alimento para las mariposas, lo que consecuentemente afecta tanto su fisiología como su comportamiento, alterando procesos como la oviposición y emergencia de adultos (GonzálezMontaña, 2010), que según (Odendall, 1990), presentan su pico tras las épocas de lluvias. Se debe considerar que por ser *P. phaea* una especie endémica, los efectos anteriormente expuestos son de alta significancia.

En el caso de *P. polla*, la temperatura estacional, que hace referencia a los cambios periódicos de la temperatura en un año, tuvo el segundo porcentaje de contribución para el modelado, un porcentaje representativo, el cual era predecible, pues los hábitats conocidos de la especie, coinciden por ser bastante fríos. Incluso, si se revisa el Anexo 3, se puede ver como la parte en la que se predijo el hábitat idóneo de la especie en la CARB (figura 13), se sobrelapa completamente con las zonas de menor temperatura estacional, es decir, parece que se distribuyen en zonas cuyas temperaturas se mantienen bajas sin importar el cambio de estación (o época) climática. Una explicación al porcentaje de contribución sobre la distribución y hábitat idóneo de esta especie, además de que están altamente adaptadas a climas fríos, puede ser que la duración del ciclo de vida, la abundancia, el voltinismo, la dispersión, el grado de explotación de la planta huésped y otros aspectos de la biología de la especie pueden ser alterados por los cambios de la temperatura (Kocsis y Hufnagel 2011). A pesar de que la temperatura óptima de la especie se encuentra en hábitats fríos, la especie tolera un poco más el aumento de la temperatura estacional que *P. phaeina* (Tabla 8), lo que da el porqué de su amplia distribución en la Cordillera de los Andes de diferentes países, explicada por su naturaleza generalista (aunque se necesitan más estudios para comprobarlo).

P. phaeina presentó los resultados más atípicos de contribución entre las especies evaluadas (Tabla 7), donde la temperatura estacional presentó el mayor porcentaje de contribución (72%), seguido

por la cobertura (19%), cuyo valor no fue tan significativo como se esperaba. El hecho de que para esta especie la variable de mayor contribución sea la climática puede explicarse porque es una especie endémica de distribución muy estrecha, de hecho, la más restringida de las tres especies evaluadas (Huertas *et al.*, 2022), cuyos requerimientos son más específicos y por lo mismo puede ser más frágil frente a las alteraciones que se presentan estacionalmente en la temperatura a lo largo del año, como se ve en la Tabla 8. Es por ello mismo, que se esperaba que la cobertura tuviera una mayor contribución, debido a lo ya explicado sobre esta variable en las especies anteriores, que tiene que ver con la estrecha relación coevolutiva entre las mariposas de este género y su planta hospedera (DeVries, 1987; Montero y Ortíz, 2013). Considerando que *P. phaeina* podría ser una posible especie especialista (se necesitan más estudios), se puede pensar que la distribución de esta especie y su hábitat propicio se ve condicionado por coberturas en buen estado de conservación, puesto que los altamente perturbados no proporcionan los requerimientos de hábitat particulares de la especie, que además de recurso alimenticio, le provee refugio y percha, fundamentales para su supervivencia (González, 2019).

9.3 MODELOS DE IDONEIDAD DE HÁBITAT

9.3.1 Pedaliodes phaea

Gran parte de los hábitats de calidad media se encuentran en los municipios de Villapinzón, Guasca y La Calera, en el extremo más oriental del mapa (Figura 11), donde también se pueden ver grandes parches color rojo y naranja correspondientes a áreas extensas de hábitats idóneos bien conectados (a diferencia de los de la zona occidental). Por lo anterior, se propone que parte de los planes de manejo y conservación anteriormente propuestos deberían llevarse a cabo en estos municipios, específicamente en sus límites orientales, que en conjunto conforman un extenso complejo de ecosistemas de páramo (como se puede ver en la Figura 10), los cuales en su mayoría se declararon

en la zonificación ambiental de la cuenca (CAR, 2019) como de conservación y protección ambiental bajo la figura de áreas protegidas (Figura 6), en donde aún predominan extensas coberturas naturales de bosque y áreas con vegetación herbácea (Figura 9). El hecho de que en esta parte de la cuenca se encuentren grandes parches de hábitat idóneo para esta especie junto a extensos hábitats de calidad media, puede significar que por lo menos en esta zona, el papel de las áreas protegidas está funcionando.

En la figura 7 se observa el alto grado de transformación en el que se encuentra la cuenca en general, donde la cobertura predominante son los territorios agrícolas (Figura 8) conformados principalmente por pastos y áreas agrícolas heterogéneas, que albergan mínimos remanentes de coberturas naturales. Que *P. phaea* sea la especie con mayor porcentaje de hábitats idóneos, y que la mayoría de estos se ubiquen en la parte occidental de la cuenca, donde la fragmentación e intervención es muy marcada, podría explicarse en lo propuesto por Díaz-Suárez *et al.* (2022) quienes catalogan a esta especie como sinantrópica, debido a su tolerancia a ambientes altamente perturbados (Díaz-Suárez *et al.*, 2022); propuesta que se apoya en otros estudios realizados en la sabana de Bogotá, en áreas pertenecientes a la CARB (Mahecha-Jiménez *et al.*, 2011; Henao-Bañol *et al.*, 2018b), donde se registró su dominancia en localidades con alto grado de perturbación antrópica y poco abundantes en localidades de bajo grado de perturbación: Lo anterior permite pensar que la preferencia de hábitat de la especie, moldeada por la intervención antrópica, pueden ser bordes de bosque (Adams, 1986; González-Montaña, 2010), en hábitats intervenidos y heterogéneos que le proveen, entre otras cosas, variada oferta de recursos alimenticios que puede aprovechar por ser una especie generalista (Connell, 1978). Sin embargo, esto no significa que para que un hábitat sea idóneo para la especie debe estar fragmentado o perturbado, porque las especies se están distribuyendo en lugares que históricamente han sido ocupados por ella y cuya vegetación

debería ser predominantemente natural (Figura 5) (Adams, 1986). Tal vez los cambios en la configuración del paisaje favorecieron a sus poblaciones en localidades perturbadas por tener una mayor capacidad de dispersión dada su naturaleza especialista, pero los bosques y demás coberturas naturales siguen siendo fundamentales para su distribución debido a que su presencia se relaciona estrechamente con plantas de porte leñoso como arbustos, árboles y enredaderas que se encuentran en los bosques (Adams, 1986; González, 2019), los cuales les proveen recursos sin los cuales no podrán sobrevivir, como su planta hospedera.

En este estudio se propone que más que potenciar los hábitats para *P. phaea*, que muestra preferencias por hábitats intervenidos, lo que se debería hacer es aplicar planes de manejo y conservación para que los hábitats no sean tan viables para esta especie generalista (a pesar de ser una especie endémica) y se evite así el desplazamiento de especies raras o especialistas (Brown, 1989), pudiendo provocar extinciones locales. Es importante trabajar con *P. phaea* como bioindicadora de hábitats perturbados para evaluar el estado de los hábitats en la CARB. Aplicando planes de restauración en la parte occidental de la cuenca se aumentaría el hábitat para especies más frágiles, manteniendo el equilibrio con las poblaciones de esta especie.

Es necesario optimizar los muestreos en municipios del centro y oriente de la cuenca, con el fin de poder obtener resultados más realistas sobre la distribución y hábitat de la especie, aquí probablemente subestimada por la falta de datos, especialmente en municipios como Villapinzón, La Calera y Guasca, puesto que allí se han registrado poblaciones de la especie. Claramente este modelo debe ser tomado como una aproximación a la distribución potencial de esta especie, pues subestima lo que realmente sucede y por eso la mayor parte del estudio se enfoca en la evaluación del hábitat.

9.3.2 *Pedaliodes phaeina*

Es importante aclarar que para este modelo se contó con el menor número de registros de presencia, de los cuales provenían mayormente de la zona de muestreo. Aunque los resultados aquí predichos concuerdan con la realidad (distribución en la parte oriental de la CARB), es necesario incluir datos de otras localidades, cuyas distancias sean de mínimo 1 km² para evitar la autocorrelación espacial. Sin embargo, la predicción realizada para esta especie, e incluso para *P. phaea* es confiable, pues las especies endémicas pueden modelarse con mayor precisión a causa de su distribución que tiende a ser restringida (McPherson y Jetz, 2007).

La restricción de hábitat idóneo aquí identificada y su alto grado de fragmentación, permite inferir que se trata de una especie sedentaria, con nichos ecológicos estrechos, como afirmó Adams (1986), lo que concuerda con su naturaleza endémica e implica una limitación de moverse de un hábitat a otro cuando estos se encuentran deteriorados. Las características anteriormente descritas exponen la vulnerabilidad de esta especie a extinciones locales (Díaz-Suárez *et al.*, 2022), y por lo tanto la relevancia de conservación de esta especie, los remanentes de bosque altoandino y coberturas naturales que albergan su planta hospedera y las plantas que suplen sus requerimientos nectarívoros, entre otras necesidades (Montero *et al.*, 2009). Aunque parte de los hábitats idóneos para esta especie se encuentran protegidas desde el punto de vista legal por las áreas protegidas (figura tal), es claro que dicha protección no ha sido efectiva. La autoridad ambiental correspondiente, debe hacerse cargo del cumplimiento de la zonificación ambiental establecida por el POMCA (CAR, 2006) y velar por el respeto de la legislación que engloba las áreas protegidas, porque por los resultados obtenidos, parece no estar ejerciendo su responsabilidad en el territorio. De las especies aquí evaluadas, *Pedaliodes phaeina* es la que presenta un mayor riesgo, por lo que los planes de manejo son fundamentales, teniendo en cuenta que se trata de una especie endémica y especialista.

9.3.3 Pedaliodes polla

A pesar del buen ajuste de este modelo (Tabla 6), es preciso aclarar que la falta de datos y su autocorrelación espacial afectó la veracidad del modelo y generó una subestimación de los hábitats idóneos, presentándose un sesgo por los puntos de partida con los que se modeló. Lo que MaxEnt predijo en la Figura 13 no coincide con la distribución de esta especie que se sabe, tiene de las tres especies la distribución más amplia: en las tres cordilleras de los Andes en Colombia y en países como Venezuela y Ecuador (Adams, 1986). En este caso, más que en los otros, es preciso decir que el modelo refleja el esfuerzo de muestreo, más no el estado del hábitat y la potencial distribución de la especie, por lo que el modelo obtenido realmente no es fiable. Debido a que la mayoría de puntos de partida se agrupaban en la parte suroccidental de la cuenca, es sobre esta zona de la que se va discutir, pues es en esta zona en donde se encuentran los resultados más confiables.

Un resultado muy interesante para esta especie, se divisa al comparar el modelo (Figura 13) con la zonificación ambiental de la CARB (Figura 5). Lo que se puede notar es que la mancha de mayor idoneidad (color rojo y naranja, Figura 13) que se ubica en la parte noroccidental de Subachoque y se extiende en los límites de este municipio con Tenjo y Tabio, hasta llegar a la parte occidental de Zipaquirá, Cogua y parte de Tausa; coincide casi en su totalidad, con lo que la zonificación ambiental estableció para ser usado como conservación y protección ambiental debido a su vocación de uso, (el cual se encuentra actualmente muy transformado) (Figura 5). De la misma manera, coincide con las manchas (o remanentes) de coberturas de bosque y áreas seminaturales que aún se conservan en la zona nombrada, incluso parte de los hábitats de calidad media coinciden con remanentes de bosque de la Figura 8, como los límites entre Cajicá y Tabio, entre Tocancipá y Guatavita, Sopó y Guasca, Tenjo, Cota y Chía, entre otros. Lo que indica que a pesar de que

autores como Díaz-Suárez *et al.* (2022), gracias a su muestreo en una localidad de La Calera concluyeron que la especie es eurioica, capaz de colonizar hábitats en estados de sucesión ecológica y González-Montaña (2010), afirma que se encuentra al interior del bosque con eventos de disturbio, esta especie está muy relacionada con las coberturas naturales en buen estado de conservación, lo que es congruente con el resultado de la contribución de variables, que arrojó que la variable más determinante para esta especie es la cobertura.

A pesar del sesgo, el que para esta especie se haya modelado la distribución más uniforme, es decir idoneidad alta y media sin puntos repartidos, sino manchas de gran tamaño bien conectadas, pese al nivel de intervención del hábitat, da cuenta de la capacidad de distribución y dispersión de la especie, cuyos requerimientos corresponden a los de una especie generalista y por lo mismo, abundante (Montero y Ortiz, 2013; Díaz-Suárez *et al.*, 2022).

9.4 ANOTACIONES FINALES

El que *P. phaea* y *P. polla* presenten mejores hábitats idóneos predichos puede explicarse por sus estrategias biológicas antidepredadoras, como melanismo alar o coloraciones opacas (*P. polla* es la menos vistosa de las evaluadas), tallas corporales pequeñas, posibles mecanismos complejos de termorregulación (Clench, 1966) y sus características eurioicas (Díaz-Suárez *et al.*, 2022) que les proporcionan mayor flexibilidad y respuesta adaptativa frente a variaciones ambientales (Montero y Ortiz, 2013). El que las características de los hábitats, como la heterogeneidad favorezcan más a este tipo de especies representa un riesgo para las especies especialistas como *P. phaeina*, que evidentemente presentaba hábitats predichos poco viables y por lo mismo, distribuciones potenciales restringidas que las hacen más vulnerables a pérdida de diversidad genética y extinciones locales. Debido a este riesgo, es preciso priorizar los planes de manejo y restauración de los remanentes de coberturas naturales presentes en la CARB, especialmente en la zona

occidental de la cuenca, pues es allí donde se encuentra la mayor cantidad de zonas idóneas para la distribución de las tres especies, estas coberturas son determinantes pues además de albergar las especies vegetales, fuente de alimentación (en los diferentes estados de desarrollo) que moldean su distribución (Singer, 1971), provee recursos como refugio y percha, necesarios para su supervivencia y reproducción (Acevedo *et al.*, 2018; González, 2019).

Los hábitats idóneos de las tres especies son muy reducidos. Aunque varían en cantidad de área, se asemejan entre sí: en su mayoría coinciden en áreas montañosas, de bajas temperaturas medias y estacionales, y altos niveles de precipitación anual (Anexo 3) de los municipios de Subachoque, Tabio, Zipaquirá, Cogua y Tausa, cuyas características climáticas de temperatura y precipitación no varían mucho. Estas zonas presentan coberturas considerablemente transformadas en territorios agrícolas heterogéneos, donde las coberturas naturales se encuentran bastante disminuidas, lo que implica una necesidad de restauración y conservación, por lo que se propone que los remanentes de bosques, matorrales, herbazales y otras coberturas naturales y seminaturales que prevalecen, son zonas con prioridad de conservación en la Cuenca Alta del Río Bogotá sobre las cuales debe enfocarse el esfuerzo de conservación. Así mismo, es necesario potenciar los hábitats que fueron catalogados con una idoneidad media, pues representan una oportunidad para la supervivencia de las especies.

Por la importancia ecológica que representan los ecosistemas de páramos y bosques, varias leyes se han encargado de reglamentarlos para su conservación. Tal es el caso de la Ley 1930 del 2018, que define a los páramos como ecosistemas estratégicos y prohíbe las actividades agropecuarias, no sostenibles ambientalmente, así como otras actividades antrópicas que afecten la integridad de estos ecosistemas. Asimismo, la Ley 99 de 1993 (reafirmada en el Decreto Único 1076 de 2015) establece que dichos ecosistemas, los subpáramos, los nacimientos de agua, entre otros, serán

objeto de protección especial por parte de las autoridades ambientales que deben encargarse de generar acciones para su conservación y manejo y entre otros. Sin embargo, el grado de transformación de estos ecosistemas en la CARB no reflejan el cumplimiento de esta legislación, pues gran parte de los ecosistemas de páramo de la parte occidental de la cuenca se encuentran en un estado crítico de perturbación y fragmentación, lo que claramente está afectando la integridad de la biodiversidad, y se demuestra en los resultados de este estudio, cuyos hábitats idóneos de las especies evaluadas, se encuentran en alto grado de fragmentación y degradación. Cabe traer a colación también legislación relacionada con áreas protegidas, puesto que gran parte del territorio intervenido de la cuenca se encuentra bajo diferentes categorías de protección, entre tantos, se encuentra el Decreto 2372 de 2010 (reafirmada en el Decreto Único 1076 de 2015), que reglamenta las áreas protegidas y las define como “Áreas definidas geográficamente, designadas, reguladas y administradas a fin de alcanzar objetivos específicos de conservación”, cuyo artículo 35 define dentro de sus usos y actividades permitidas, actividades de producción (agrícolas, ganaderas, mineras, forestales, etc) siempre y cuando sean mediante aprovechamientos sostenibles “con restricciones en la densidad de ocupación y construcción siempre y cuando no alteren los atributos de la biodiversidad previstos para cada categoría”, y también reglamenta las reservas forestales protectoras, tal y como la Reserva Forestal Protectora Productora Cuenca Alta Del Río Bogotá. Lo anterior demuestra que la autoridad ambiental no está cumpliendo su responsabilidad establecida en la ley, y demuestra que, en general, las áreas establecidos no han sido instrumentos funcionales en el territorio, por lo que la biodiversidad enfrenta problemas, como la disminución de la calidad del hábitat para especies con roles ecológicos tan importantes para los ecosistemas, como lo son las mariposas (Brown, 1991).

Finalmente, teniendo en cuenta que la herramienta usada permite la evaluación de hábitats, se verifica su prioridad para la toma de decisiones en torno a temas de conservación y manejo de poblaciones. Una muestra de ello es el trabajo de Delfín *et al* (2009) en donde se propuso la ampliación del plan de manejo y conservación del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) a partir de modelos de idoneidad de hábitat mediante una metodología similar a la de este trabajo. En dicho estudio se logró hacer una zonificación ambiental para la especie a partir de la definición de áreas potenciales para reintroducción, conservación y aprovechamiento sustentable en Veracruz. Es preciso resaltar que se espera que el presente estudio sea tenido en cuenta por algún tomador de decisiones, puesto que se reconoce su implicación sobre temas de conservación y planificación: en el área de estudio se presentan especies endémicas, como es el caso de *P. phaea* y *P. phaeina*, además de una gran diversidad de especies de mariposas (Montero y Ortíz, 2013; Henao-Bañol y Stiles, 2018a; Henao-Bañol, 2018b), por lo que amerita conservar las zonas aquí identificadas por la calidad y disponibilidad de hábitats que albergan. Por el carácter bioindicador de las mariposas, se reconoce que los modelos aquí presentados sirven para tomar decisiones de conservación sobre estas especies y sobre otros grupos que interactúan con estas. Se pueden aplicar planes de manejo, realizar zonificaciones ambientales responsables y actualizadas para delimitar zonas de intervención y zonas que requieren ser protegidas realmente. En épocas de cambio climático y pérdida de hábitats, este trabajo puede ser muy útil para generar estrategias de conservación de la diversidad de los bosques altoandinos en la CARB.

10. CONCLUSIONES.

La evaluación del hábitat de las tres especies de mariposas reveló que son muy restringidas las áreas en la Cuenca Alta del Río Bogotá que presentan una calidad adecuada para su distribución, siendo *Pedaliodes phaeina* la de menor disponibilidad de hábitats idóneos, lo que supone un gran

riesgo, por ser esta una especie endémica de requerimientos muy estrechos. Los modelos demostraron que las coberturas naturales son determinantes para la idoneidad de hábitat de las especies, y por tanto para su distribución. El hecho de que *Pedaliodes phaea*, una especie considerada eurioica sea la que mayor idoneidad de hábitat presenta, demuestra el alto grado de perturbación de los hábitats de la Cuenca Alta del Río Bogotá y supone un máximo esfuerzo de conservación para las especies cuyos requerimientos son más exigentes.

El tipo de cobertura vegetal tiene una fuerte influencia sobre la calidad del hábitat y la distribución de las especies. Es la presencia de coberturas naturales y seminaturales la que determina que un hábitat sea idóneo para sustentar las especies, pues es allí donde se encuentra, entre otros recursos, la planta hospedera, fundamental para las etapas tempranas del desarrollo. Es por ello que el alto grado de transformación y fragmentación por actividades agrícolas supone un gran riesgo para la biodiversidad de pronopilinos en la cuenca. Este trabajo demuestra cómo las actividades antropogénicas están moldeando la distribución de las especies y revela el gran valor que tienen las mariposas en la evaluación de los hábitats dado su carácter bioindicador.

Finalmente, aunque se requieren más datos, este trabajo demuestra que los esfuerzos de conservación deben concentrarse en los remanentes de bosque altoandino y demás coberturas naturales que prevalecen en la parte occidental de la cuenca, en municipios como Subachoque, Tabio, Zipaquirá, Cogua y Tausa. Es fundamental que la autoridad ambiental se haga cargo del cumplimiento de la Zonificación Ambiental, especialmente de la gestión de las áreas protegidas declaradas en la zona.

11. RECOMENDACIONES.

Para superar las limitaciones que tuvo el presente trabajo y obtener resultados robustos en futuras evaluaciones de hábitat mediante el software MaxEnt, se presentan las siguientes recomendaciones:

- 1) Es necesario corregir el sesgo de muestreo o autocorrelación espacial, que se da por el agrupamiento de varios registros de presencia (georreferenciados) en una zona del área de estudio. En primer lugar, se debe asegurar una cantidad suficiente de registros (los inventarios de diversidad son fundamentales), ya sea revisando colecciones públicas y privadas, bases de datos biológicas, muestreos o datos de otros investigadores. En caso de muestreo, es recomendable que el esfuerzo se reparta en diferentes sitios distantes dentro del área de estudio (por lo menos tres). Una vez se hayan compilado todos los datos en la matriz, es necesario aplicar un filtrado espacial en el que se elijan solo los puntos que puedan considerarse como independientes, es decir que presenten una distancia mínima de 1 km² entre sí. Considerando que el modelo está estructurado por los registros de presencia disponibles para la especie modelada, en la medida en que se cuenten con más registros el modelo será más robusto y confiable. Para asegurar dicha robustez, tras el filtrado sería idóneo tener al menos 40 a 50 registros por especie. La cantidad de datos y su gran agrupación, fue quizás la mayor limitación que encontró el presente trabajo.
- 2) En este estudio, se consideró que las especies podrían tener un rango de distribución más amplio del predicho, sobre todo en la parte oriental del área de estudio. Sin embargo, la predicción de MaxEnt subestimó la distribución potencial de las especies en esta área de la cuenca por la ausencia de datos en esa zona. Se recomienda que, en investigaciones similares,

se asegure que los datos manejados sean uniformes en el área de estudio (en caso de que así se corresponda en la realidad).

- 3) Se necesita indagar sobre los requerimientos que tiene la especie para manejar las variables adecuadas, de mayor influencia sobre su distribución. Usar variables extraídas de bases de datos nacionales puede ser una gran opción para obtener datos más reales del área de estudio. Sin embargo, se debe tener en cuenta que los datos deben estar a una escala de 1:100000 y que los tamaños de celda, pixel, el número de bandas deben ser correspondientes entre las diferentes capas. Esta conversión puede realizarse mediante el software QGIS, aunque en algunos casos puede ser un proceso engorroso. Entre las variables manejadas se debe hacer una prueba de correlación para asegurarse de trabajar solo con aquellas variables significativas, de manera que se facilite la interpretación y mitigue el sobreajuste de los modelos, como pudo haber sucedido en el presente trabajo.
- 4) El manejo de MaxEnt en principio puede ser dificultoso, por lo que leer a detalle su manual y entender un poco su funcionamiento antes de usarlo podría ahorrar mucho tiempo al momento del modelado. Entender las funciones y combinaciones que permite MaxEnt (muy variadas) puede llevar a darle mayor complejidad a la investigación. En principio trabajar con las funciones por defecto representa una buena opción para evaluar el hábitat y delimitar áreas de manejo y conservación.
- 5) Para el caso de la Cuenca Alta del Río Bogotá para satyrinos, se sugiere el muestreo en los municipios de la parte oriental de la cuenca, pues los esfuerzos actuales se han enfocado en el área occidental. Sería valioso realizar estudios sobre las especies generalistas y especialistas del género *Pedaliodes*, para identificar las especies más amenazadas por la pérdida de hábitats, además de estudios poblacionales. Para efectos de conservación, se recomienda aplicar análisis

de correlación entre la idoneidad de hábitat de distintas especies, incluso diferentes a lepidópteros.

Es necesario dejar entredicho que los modelos obtenidos con MaxEnt representan hipótesis que deben ser corroborados en campo u otro tipo de información secundaria. Por lo que se sabe y se ha consultado con investigadores, los hábitats predichos por MaxEnt en el presente trabajo contrastan con la realidad (por lo menos en la zona occidental de la cuenca y las pocas predichas en la parte oriental), por lo que se hace un llamado a las autoridades ambientales competentes para que tengan en cuenta el presente trabajo como apoyo para la delimitación de zonas de protección ambiental (reales). Dos de las especies aquí manejadas son endémicas, además se presentaron casos de especies bioindicadoras de hábitats perturbados y una especie de requerimientos exigentes que pueden estar en consonancia con otras especies, por lo que se recomienda que los modelos aquí presentados se tengan en cuenta para la toma de decisiones en torno a la conservación de las especies del estudio y otras posibles. Tanto este trabajo, como otros similares son de gran valor para la planificación responsable del territorio y para la identificación de puntos críticos que requieren el enfoque de los esfuerzos de conservación.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo AA, Armesto O, Olarte-Quiñónez CA, Solano L, Albornoz-Espinel MM, Cabrera JA, Carrero-Sarmiento DA. 2018. Potential species richness of frogs and diurnal butterflies in three biogeographical units from Northeastern Colombia: conservation implications. *Acta Biol. Colombiana*, 23(2):151-162. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v23n2.65300>
- Adams MJ. 1985. Speciation in the pronophiline butterflies (Satyridae) of the Northern Andes. *Journal of Research on the Lepidoptera*, (suppl 1): 33-49.

Adams MJ. 1986. Pronophilina butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 87 (3): 235–320. DOI: 10.1111/j.1096-3642.1986.tb01338.x

Alcaldía Mayor de Bogotá- Secretaría Distrital de Planeación. 2014. Aproximación a las implicaciones del Fallo del Consejo de Estado sobre el Río Bogotá en el ordenamiento territorial regional. Acceso vía web: https://www.sdp.gov.co/sites/default/files/aproximacion_a_las_implicaciones_del_fallo_del_consejo_de_estado_sobre_el_rio_bogota.pdf

Álvarez-Hincapié CF, Clavijo A, Rojas H, Uribe S, Pyrcz TW y Marín MA. 2017. Aporte del área de influencia del páramo de Belmira (Santa Inés) a la diversidad regional de Pronophilina (Lepidoptera: Satyrinae) del norte de los Andes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2). DOI: 10.22201/ib.20078706e.2017.2

Andrade-C MG. 1998. Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 22: 407-421.

Andrade-C MG y Amat G. 1996. Estudio regional de las mariposas altoandinas en la Cordillera Oriental de Colombia. 149-180. Capítulo VII. En: Andrade-C MG, Amat G y Fernández, F. (eds). *Insectos de Colombia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá.

Araújo MB, Pearson RG, Thuiller W y Erhard M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Glob. Change. Biol.*, 11(9): 1504-1513. DOI: 10.1111/j.13652486.2005.01000.x.

Arteaga, G. 2019. Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) y su relación con la transformación de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de Páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca). Trabajo de grado.

Basset Y y Lamarre GPA. 2019. Toward a world that values insects. *Science*, 364(6447). DOI: 10.1126/science.aaw7071

Beccaloni GW, Vilorio AL, Hall SA y Robinson GS. 2008. Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. *m3m Monografías Tercer Milenio*. Zaragoza, España. 536 pp.

Benito B y Peñas J. 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus. Revista Internacional De Ciencia Y Tecnología De La Información Geográfica*, (7), 100–119.

Borosky BB, Barret RH, Timossi IC y Kie JG. 1996. Modelling habitat suitability for black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) in heterogeneous landscape. *Forest Ecology and Management* ,88:157-165. 10.1016/S0378-1127(96)03821-2

Brook BW, Sodhi NS y Ng PKL. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*. DOI: 10.1038/nature01795.

Brown JH. 1989. Patterns, modes and extent of invasions by vertebrates. En Drake JA, Mooney HA, Di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M y Williamson M (ed.). *Biological invasions: A global perspective*. 85-109 pp.

Brown JR KS. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. 349-404 p. En: COLLINS NM y Thomas JA (eds.). *The conservation of insects and their habitats*. Royal Entomological Society Symposium XV. Academic Press. London, England. 433 pp.

CAR. 2006. Elaboración del Diagnóstico, Prospectiva y Formulación de la Cuenca Hidrográfica del Río Bogotá. Acceso vía web: https://www.alcaldiabogota.gov.co/sisjur/adminverblobawa?tabla=T_NORMA_ARCHIVO&p_NORMFIL_ID=305&f_NORMFIL_FILE=X&inputfileext=NORMFIL_FILENAME (Consultado 20 de Mayo de 2022).

CAR. 2019. Zonificación Ambiental del Plan de Ordenación y Manejo de la Cuenca - POMCA del Río Bogotá, según Decreto 1640 de 2012 adoptada mediante Resolución CAR 957 del 02-abr2019. Acceso vía web: <https://www.car.gov.co/vercontenido/41> categoria: Ambiente y Desarrollo Sostenible|cobertura: Departamental

Cardoso P, PS Barton, Birkhofer K, Chichorro F, Deacon C, Fartmann T, Caroline SF, Gaigher R, Habel JC, Caspar AH, Matthew JH, Hochkirch A, Kwak ML, Mammola S, Noriega, JA, Orfinger, AB, Pedraza F, Pryke JS, Roque FO, Settele J, Simaika JP, Stork NE, Suhling F, Vorster C y Samways MJ. 2020. Scientists' warning to humanity on insect extinctions. *Biological Conservation*, 242. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108426

Carrero SD, Sánchez-Montaña LR y Tobar LDE. 2013. Diversidad y distribución de mariposas diurnas en un gradiente altitudinal en la región nororiental andina de Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos*, 17(1): 168-188.

Cavelier J, Lízcaíno D & Pulido MT. 2001. El Caribe y los países del continente americano: Colombia. 442-496 p. En: Kappelle M y Brown AD. (eds.). *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.

Clench HK. 1966. Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology*, 47(6): 1021-1034. DOI: 10.2307/1935649

Cokola MC, Mugumaarhahama Y, Noël G, Bisimwa EB, Bugeme DM, Chuma GB, Ndeko AB y Francis F. 2020. Bioclimatic zonation and potential distribution of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in South Kivu Province, DR Congo. *BMC Ecol*, 20(66): 1-13. DOI: 10.1186/s12898-020-00335-1

Connell ML. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310. DOI: 10.1126/science.199.4335.1302

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

Delfín C, Gallina S y López C. 2009. Evaluación del hábitat del venado cola blanca utilizando modelos espaciales y sus implicaciones para el manejo en el centro de Veracruz, México. *Tropical Conservation Science*, 2(2): 215-228. DOI: 10.1177/194008290900200208

Delfín C, Gallina S y López C. 2014. Modelos de idoneidad del hábitat (HSI) para el venado cola blanca. 121-131 p. En: Gallina S, Mandujano y Villarreal O. (eds.). Monitoreo y manejo del venado cola blanca: conceptos y métodos. México: Instituto de Ecología: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootécnica. 220 pp.

Díaz-Suárez V, Mahecha-J O, Andrade-C MG y Pyrcz TW. 2022. Anthropoc disturbance affecting the patterns of diversity in the Mountain Satyrinae Pronophilina Reuter, 1896 in an upper Andean Forest in Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista De lepidopterología*, 50(200): 709–728. DOI: 10.57065/shilap

Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB y Collen B. 2014. *Defaunation in the Anthropocene*. *Science*, 345(6195). DOI: 10.1126/ science.1251817

Dennis RLH. 1993. Butterflies and climate change. Manchester University press. 276pp.

Dennis RLH, Shreeve TG, Van Dyck H. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: A butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102(2): 417–426.

DeVries P. 1987. The Butterflies of Costa Rica and their natural history, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press. 327 pp.

Di Bitetti M. 2012. ¿Qué es el hábitat? Ambigüedad en el uso de jerga técnica. *Ecología austral*, 22(2): 137-143.

Duran- Prieto J y Molina-Fonseca AG. 2020. Colores urbanos: Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) de Bogotá Región (Colombia). *Biota Colombiana*, 21(2): 21–39. DOI:

10.21068/c2020.v21n02a02

Estrada A. 2008. Evaluación de las redes de espacios naturales protegidos en Andalucía mediante el uso de modelos espaciales de distribución de vertebrados. *Ecosistemas*, 17(3): 149-454.

ESRI. 2016. ArcGIS, versión 10.4.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.

Fagua G. 1996. Comunidad de mariposas y artropofauna asociada con el suelo de tres tipos de vegetación de la Serranía de Taraira (Vaupés, Colombia). Una prueba del uso de mariposas como bioindicadores. *Revista Colombiana de Entomología*, 22(3), 143-151. DOI:

10.25100/socolen.v22i3.9941

Fajardo G *et al.* 1994. Pronophilini del departamento de Cundinamarca (Lepidoptera:Nymphalidae:Satyrinae). Universidad Pedagógica Nacional.

Fawcett T. 2006. An introduction to ROC analysis. *Pattern recognition letters*, 27(8). 861-874.

DOI: 10.1016/j.patrec.2005.10.010

Ferrier S y A Guisan. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43: 393-404. DOI: <https://DOI.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x>

Fick SE y Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12): 4302-4315. DOI: 10.1002/joc.5086

Fischer J y Lindenmayer DB. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16(3). DOI: 10.1111/j.1466- 8238.2007.00287.x

Fletcher Jr. RJ, Didham RK, Banks-Leite C, Barlow J, Ewers RM, Rosindell J, Holt RD, Gonzalez A, Pardini R, Damschen EI, Melo FPL, Ries L, Prevedello JA, Tscharntke T, Laurence WF, Lovejoy T y Haddad NM. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.*, 226. DOI: 10.1016/j.biocon.2018.07.022.

Garwood K, Huertas B, Ríos-Málaver IC y Jaramillo JG. (2021). Mariposas de Colombia Lista de chequeo. BioButterfly Database. Acceso vía web: <http://www.butterflycatalogs.com> (Consultado 07/03/2022).

Gaviria, F. 2015. Distribución potencial de especies del género *Sodalia* (Lepidoptera: Hesperioidea: Hesperinae). Trabajo de grado. Facultad de Ciencias e Ingeniería. Universidad de Manizales. Manizales. 67 pp.

Gómez L. 2018. Distribución potencial de lepidópteros (Lepidoptera: Nymphalidae), bajo tres escenarios de cambio climático y un modelo de perturbación antropogénico en Colombia. Trabajo

de grado. Facultad de Ciencias y Educación. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá. 62 pp.

González, S. 2019. Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) y su relación con la transformación de un ecosistema de alta montaña en la zona suroccidental del complejo de Páramos de Guerrero (Subachoque, Cundinamarca). Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad de Pamplona. 153 pp.

González-Montaña LA. 2010. Las mariposas Satyrinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Nymphalidae) en dos sectores de la cordillera oriental de Colombia con anotaciones ecológicas. *Revista Nicaraguense de Entomología*, 70: 1-20.

Gysel LW y Lyon LJ. 1980. Análisis y evaluación de hábitat. 321-344 p. En: Rodríguez TR (ed.). Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. Wildlife Society. Maryland, Estados Unidos.

Habel JC, Samways MJ, Schmitt T. 2019a. Mitigating the precipitous decline of terrestrial European insects: requirements for a new strategy. *Biodivers. Conserv.* 28(1799). DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01741-8>

Habel JC, Rasche L, Schneider UA, Engler JO, Schmid E, Rödder D, Meyer ST, Trapp N, del Diego RS, Eggermont H, Lens L y Stork NE. 2019b. Final countdown for biodiversity hotspots. *Conservation Letters*, 12(6). DOI: [10.1111/conl.12668](https://doi.org/10.1111/conl.12668). in press

Hall LS, Krausman PR y Morrison ML. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1):173-182.

Hanski I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford University Press Inc. New York. 313 pp.

Hansen AJ, Garman SL, Marks B y Urban DL. 1993. An approach for managing vertebrate diversity across multiple-use landscapes. *Ecological Applications*, 3(3):481-496. DOI:

10.2307/1941917

Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'brien EM, Porter EE y Turner JRG. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12): 3105-3117. DOI: 10.1890/03-8006

Henao-Bañol ER y Stiles FG. 2018a. Un inventario de las mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea-papilionoidea) de dos reservas altoandinas de la Cordillera Oriental de Colombia.

Revista de la Facultad de Ciencias, 7(1). DOI: 10.15446/rev.fac.cienc.v7n1.67837

Henao-Bañol ER, Páez A y Rodríguez-M JV. 2018b. Inventario De Mariposas Diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea-Papilionoidea) De La Reserva Forestal Productora Protectora De La Cuenca Alta Del Río Bogotá (RFPP-CARB). *Bol.cient.mus.hist.nat.*, 22 (2): 144-171. DOI: 10.17151/bccm.2018.22.2.11.

Higuera-Díaz M. 2001. Diferenciación morfológica de especies del grupo *Pedaliodes* Butler, 1867 (Lepidoptera:Nymphalidae: Satyrinae) en páramos de la sabana de Bogotá y su implicación en procesos de aislamiento y diversificación. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 146 pp.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15): 1965-1978.

DOI: 10.1002/joc.1276

Hijmans RJ y Graham CH. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12(12): 2272-2281. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01256.x

Huertas B, Le Crom JF y Correa-Carmona Y. 2022. Mariposas endémicas de Colombia: Guía para la identificación de las especies únicas del país / Endemic Butterflies of Colombia: An identification guide for the country's unique species. Natural History Museum, London, UK. & ProColombia. Puntoaparte Editores, Bogotá Colombia. 240 pp.

Humboldt. (s.f.). BioModelos. Acceso vía web: <http://biomodelos.humboldt.org.co/>

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). 2010. Leyenda nacional de coberturas de la tierra. Metodología Corine Land Cover adaptada para Colombia Escala 1: 100.000. Bogotá: IDEAM.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). 2017. Mapa de Ecosistemas Continentales, Costeros y Marinos de Colombia. Acceso vía web: <http://www.ideam.gov.co/web/siac/catalogo-de-mapas>

Kocsis M y Hufnagel L. 2011. Impacts of climate change on Lepidoptera species and communities. *App. Ecol. Env. Res.* 9(1): 43-72. DOI:10.15666/aer/0901_043072

Krausman P. 1999. Some basic principles of habitat use. Pp. 85-90, en Launchbaugh, K. L., K. D. Sanders, J. C. Mosley. (eds.). Proceedings of grazing behavior of livestock and wildlife symposium. Idaho Forest, Wildlife & Range Experiment Sta. Bull #70, University of Idaho.

Kremen C, Colwell RK, Erwin TL, Murphy DD, Noss RF y Sanjayan MA. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7(4): 796–808.

DOI:10.1046/j.1523-1739.1993.740796.x

Lamas G, Vilorio AL y Pyrcz TW. 2004. Subtribu Pronophilina. En Lamas G (ed.). *Atlas of Neotropical Lepidoptera, Checklist: Part 4A, Hesperioidea-Papilionoidea*. Association for Tropical Lepidoptera. 206-215 pp.

Le Crom JF. 1994. Pronophilini del Departamento de Cundinamarca su diversidad y su posible uso como indicador del estado de degeneración del ecosistema de bosque de niebla y de páramo. En: Memorias curso internacional aspectos educativos alrededor de la conservación de la biodiversidad en el neotrópico. Universidad Pedagógica Nacional, OEA, Icetex, Icfes.

Link A, de Luna G y Burbano-Girón J. 2013. Estado de conservación en Colombia de uno de los primates más amenazados con la extinción: el mono araña café (*Ateles hybridus*). En: Defler TR, Stevenson PR, Bueno ML y Guzmán-Caro DC. (eds.). *Primates Colombianos en Peligro de Extinción*. Asociación Primatológica Colombiana. Bogotá D. C. 325 pp.

Lobo JM y Hortal J. 2003. Modelos predictivos: un atajo para describir la distribución de diversidad biológica. *Revista Ecosistemas*, 12(1): 1-8.

Locatelli B y Kanninen M. 2010. Servicios ecosistémicos y adaptación al cambio climático. 11-20 pp. En: Martínez-Alonso C, Locatelli B, Vignola R, Imbach P. (eds.). *Adaptación al cambio climático y servicios ecosistémicos en América Latina: libro de actas del Seminario Internacional sobre Adaptación al Cambio Climático: el rol de los servicios ecosistémicos (SIAASE 2008)*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Costa Rica. 145 pp.

Mahecha-Jiménez OJ, Dumar-Rodríguez JC y Pyrcz T. 2011. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre las comunidades de Lepidoptera de la tribu Pronophilini a lo largo de un gradiente altitudinal en un bosque andino en Bogotá (Colombia) (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 39(153): 117-126.

Mateo RG, Felicísimo A.M y Muñoz J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2): 217-240. DOI: <http://dx.DOI.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>

Mateo RG, Felicísimo ÁM y Muñoz J. 2012. Modelos de distribución de especies y su potencialidad como recurso educativo interdisciplinar. *Reduca (Biología)*, 5(1): 137-153.

McPherson J y Jetz W. 2007. Effects of species' ecology on the accuracy of distribution models. *Ecography*, 30(1): 135-151. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2007.04823.x

Merow C, Smith MJ y Silander JA. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10). DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x

MinAmbiente. 2013. Propuesta de realinderación y recategorización de la reserva forestal protectora productora la Cuenca Alta Del Río Bogotá declarada mediante el Artículo 2° del acuerdo 30 de 1976 aprobado por el Ministerio de Agricultura mediante la Resolución 76 de 1977. Acceso vía web: <https://www.car.gov.co/uploads/files/5acb7e105d102.pdf>

Mittermeier RA, Gil PR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J y da Fonseca GAB. 2004. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. CEMEX, Mexico City.

Montero AF, Moreno PM y Gutiérrez MLC. 2009. Mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) asociadas a fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Bol.Cient. Mus.Hist.Nat*, 13(2): 157-173.

Montero AF y Ortiz PM. 2013. Aporte al conocimiento para la conservación de las mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) en el Páramo del Tablazo, Cundinamarca (Colombia). *Bol.Cient. Mus.Hist.Nat*, 17(2): 197-226.

Obregón R, Arenas-Castro S, Gil-T F, Jordano D y Fernández-Haeger J. 2014. Biología, ecología y modelo de distribución de las especies del género *Pseudophilotes Beuret*, 1958 en Andalucía (Sur de España) (Lepidoptera: Lycaenidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 42(168): 501516.

Odendall F. 1990. The dry season influences reproductive parameters in female butterflies. *Biotropica*, 22(1): 100-102. DOI: [10.2307/2388724](https://doi.org/10.2307/2388724)

Olarte-Quiñonez CA, Carrero-Sarmiento D, Vilorio AL y Ríos-Málaver IC. 2021. Patrones de diversidad de las mariposas de la subtribu Pronophilina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) en un gradiente altitudinal del Cerro de Tierra Negra, Cordillera Oriental, Norte de Santander,

Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas*, 25(2): 197-218. DOI: [10.17151/bccm.2021.25.2.12](https://doi.org/10.17151/bccm.2021.25.2.12)

Palma-Ordaz S y Delgadillo-Rodríguez J. 2014. Distribución potencial de ocho especies exóticas de carácter invasor en el estado de Baja California, México. *Botanical Sciences*, 92(4): 587-597. DOI:10.17129/botsci.135

Parolo G, Rossi G, Ferrarini A. 2008. Toward improved species niche modelling: *Arnica montana* in the Alps as a case study. *Journal of Applied Ecology*, 45(5): 1410-18, 2008. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2008.01516.x

Pearson RG y Dawson TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5): 361-371. DOI: 10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x

Peterson AT. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103(3): 599-605. DOI: 10.1093/condor/103.3.599

Phillips SJ, Anderson RP, y Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Phillips SJ y Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2): 161-75. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x

Phillips SJ, Dudík M y Schapire RE. s.f. [Internet] Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.4). Acceso vía web: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. (Consultado 4 Marzo de 2022).

Phillips SJ, Richardson KS, Scachetti Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS y Zimmermann NE. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2): 129-151. DOI:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x

Phillips SJ, Dudík M, Elith, J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J y Ferrier S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudoabsence data. *Ecol. Appl.* 19: 181–197. DOI: 10.1890/07-2153.1

Platts PJ, Mason SC, Palmer G, Hill JK, Oliver TH, Powney GD, Fox R y Thomas CD. 2019. Habitat availability explains variation in climate-driven range shifts across multiple taxonomic groups. *Scientific Reports*, 9(15039). DOI: 10.1038/s41598-019- 51582-2.

Pogue CD, Monfils MJ y Cuthrell DL. 2016. Habitat suitability modeling of the federally endangered Poweshiek skipperling (*Oarisma poweshiek*) in Michigan. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 7(2): 359–368. DOI: 10.3996/052015-JFWM-049

Poniatowski D y Fartmann T. 2010. What determines the distribution of a flightless bush-cricket (*Metrioptera brachyptera*) in a fragmented landscape? *Journal of Insect Conservation*, 14(6). DOI: 10.1007/s10841-010-9293-3

Powers R y Jetz W. 2019. Global habitat loss and extinction risk of terrestrial vertebrates under future land-use-change scenarios. *Nat. Clim. Chang.*, 9: 323–329. Doi: 10.1038/s41558-019-0406z.

Pozo C, Martínez A-L, Salas-Suárez N, Trujano-ortega M y Llorente-Bousquets J. 2014. Mariposas diurnas: Bioindicadoras de eventos actuales e históricos. En: González Zuarth C, Vallarino A, Pérez- Jiménez JC y Low-Pfeng AM (eds.). Bioindicadores Guardianes de nuestro futuro ambiental. El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur). Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC). 779 pp.

Pyrz TW. 2004. Pronophilina butterflies of the highlands of Chachapoyas in northern Peru: faunal survey, diversity and distribution patterns (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Genus*, 15(4): 455-622.

Pyrz TW, Vilorio AL, Lamas G y Boyer P. 2011. La fauna de mariposas de la subfamilia

Satyrinae del macizo del Ampay (Perú): diversidad, endemismo y conservación (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 39(154).

Pyrcz TW y Rodríguez G. 2007. Mariposas de la tribu Pronophilini en la cordillera occidental de los andes de Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 35(140): 455-489.

Rangel-Ch JO. 2000. La región paramuna de Colombia y franjas aledañas. En: Diversidad Biótica III. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional.

Romo H, García-Barros E y Munguira M. 2006. Distribución potencial de trece especies de mariposas diurnas amenazadas o raras en el área ibero-balear (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 30(3-4): 25-49.

Romo H, Sanabria P y García-Barros E. 2013. Predicción de los impactos del cambio climático en la distribución sobre las especies de Lepidoptera. El caso del género *Boloria* Moore, 1900 en la Península Ibérica (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP*, 41(62). 267-286.

Rushton SP, Ormerod SJ y Kerby G. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41(2): 193-200. DOI: 10.1111/j.0021-8901.2004.00903.x

Silva-Brandão KL y Freitas AVL. 2011. Capítulo 8. Interacciones entre mariposas y plantas. En: Del-Claro, K. y TorezanSilingardi H.M. (eds). *Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma abordagem ecológico-evolutiva*. Technical Books Editora. Rio de Janeiro.

Singer MC. 1971. Evolution of food – plant preferences in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, 25(2): 383-389. DOI:10.1111/j.1558-5646.1971.tb01892.x.

- Svancara LK, Abatzoglou JT, y Waterbury B. 2019. Modeling Current and Future Potential Distributions of Milkweeds and the Monarch Butterfly in Idaho. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 1-21. DOI: 10.3389/fevo.2019.00168
- Torres R y Le Crom JF. 1997. Una nueva especie de *Pedaliodes* Butler, 1867 de la Cordillera Oriental de Colombia. (Lepidóptera: Nymphalidae, Satyrinae, Pronophilini). *Shilap Rvta. Lepid.*, 25(100): 213-218.
- Thomas JA. 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 360(1454): 339-357. DOI: 10.1098/rstb.2004.1585
- Van Deelen TR, McKinney LB, Joselyn MG y Buhnerkempe JE. 1997. Can we restore elk to southern Illinois?. The use of existing digital land-cover data to evaluate potential habitat. *Wildlife Society Bulletin*, 25:888-894. DOI: 10.2307/3783739
- Van Swaay CAM, Warren MS. y Lois G. 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insects Conservation*, 10: 189-209. DOI: 10.1007/s10841-006-8361-1
- Velasco-Linares P y Vargas O. 2008. Problemática de los Bosque Altoandinos. 41-56 pp. En: Vargas, O. (ed). Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 376 pp.
- Wagner DL, Grames EM, Forister ML, Berenbaum MR y Stopak D. 2021. Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 118(2). DOI: 10.1073/pnas.2023989118

Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J y Monserrat VJ. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13(9): 1873- 1887. DOI: :10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x


Wisn MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and distributions*, 14(5):763-773.



Zunino M y Palestini C. 1991. El concepto de la especie y la biogeografía. *Anales de Biología*, 17(6): 85-88.

13. ANEXOS

En el anexo 1 se presentan fotografías de las especies modeladas en este estudio. A la izquierda se muestra la cara dorsal de cada individuo, mientras que la imagen de la derecha muestra su cara ventral

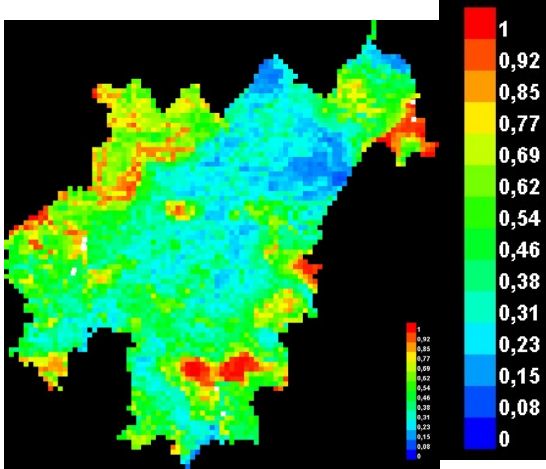
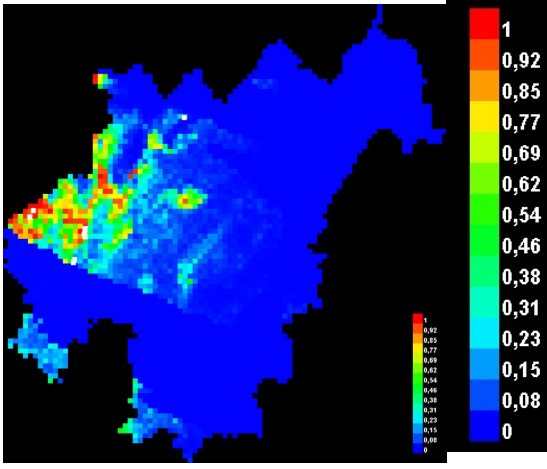
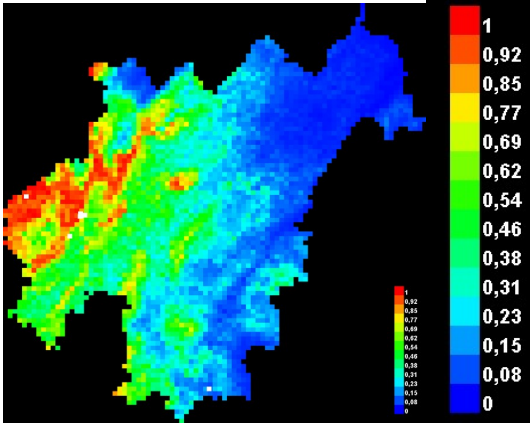
ANEXO 1. Fotografías de las especies modeladas

ESPECIE	FOTOGRAFÍAS
<i>Pedaliodes phaea</i>	

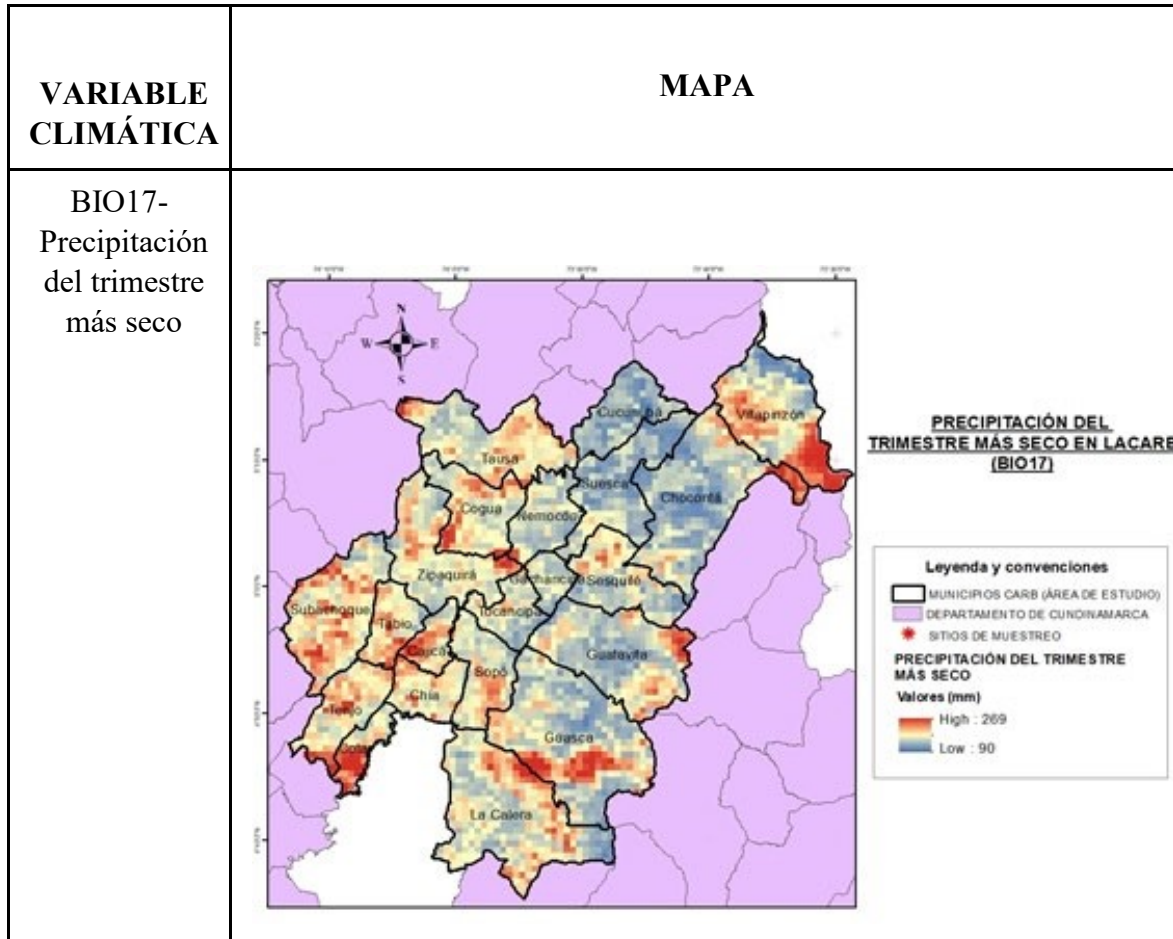
<p><i>Pedaliodes phaeina</i></p>	
<p><i>Pedaliodes polla</i></p>	

Fuente: Las fotografías de la cara dorsal fueron proporcionadas de manera personal por Mahecha -J (2023). Las fotografías de la cara ventral fueron tomadas a individuos obtenidos en el presente estudio.

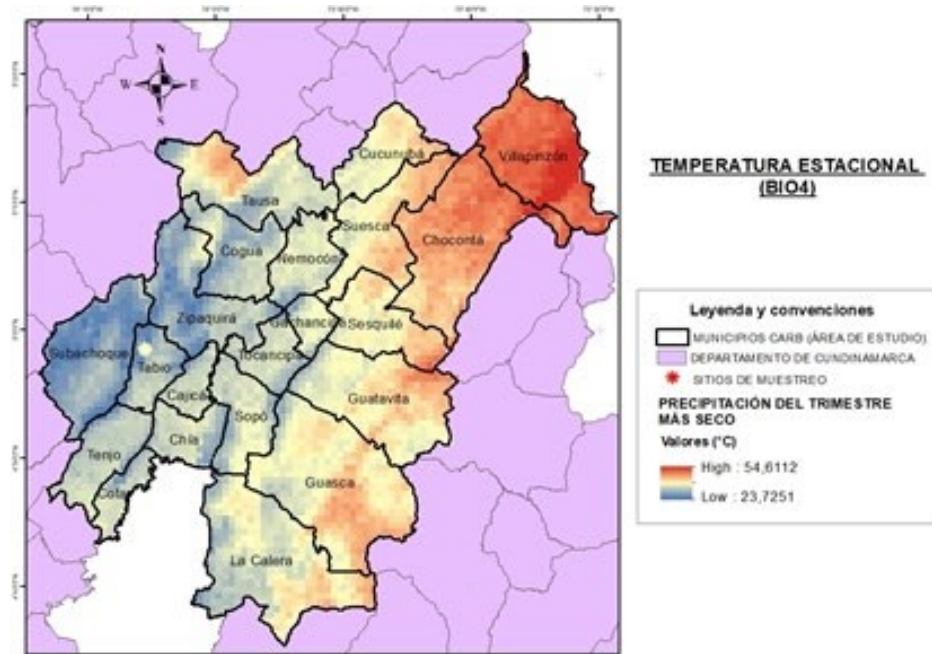
ANEXO 2. Modelos de idoneidad MaxEnt

ESPECIE	MODELO MAXENT
<i>Pedaliodes p haea</i>	
<i>Pedaliodes phaeina</i>	
<i>Pedaliodes polla</i>	

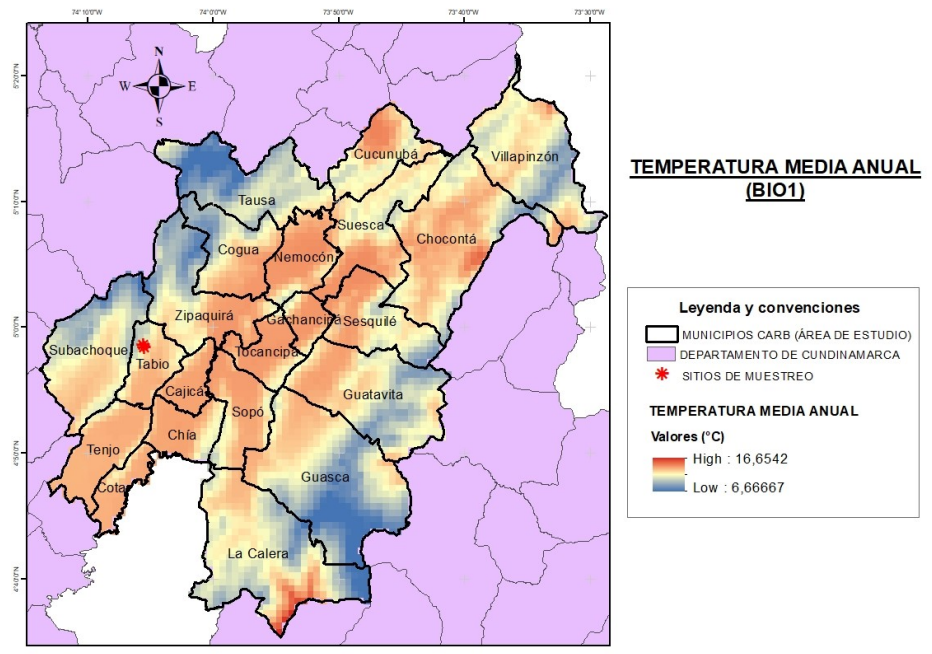
ANEXO 3. Mapa de variables climáticas WorldClim en la CARB.



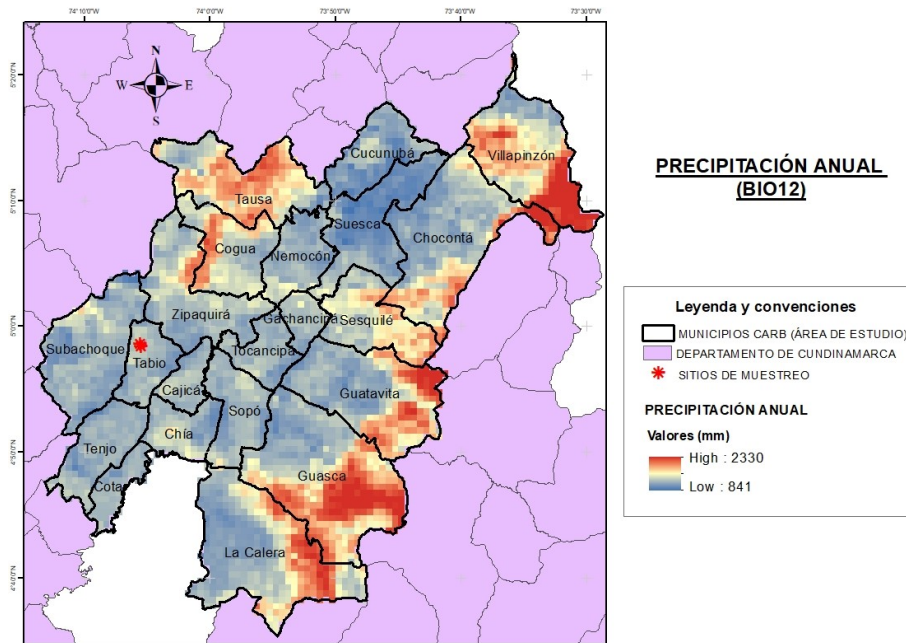
BIO4-
Temperatura
estacional



BIO1-
Temperatura
media anual



Bio12-
Precipitación
anual



Las figuras presentadas en este anexo muestran un degradé, donde los valores más bajos se presentan en tonalidades azul oscuro y los valores más altos se representan en colores rojo oscuro. En cuanto a la precipitación, se evidencian dos zonas bien diferenciadas en la CARB: la occidental, donde se presentan las menores precipitaciones y la oriental, donde se presentan las mayores precipitaciones.