

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE CALLIPHORIDÆ
(INSECTA: DÍPTERA) EN UN VALLE INTERANDINO CON DIFERENTES
GRADOS DE ANTROPIZACIÓN
(POPAYÁN-COLOMBIA)**

WILLIAM ANDRÉS MARTÍNEZ DUEÑAS

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES,
EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
LÍNEA DE ÉNFASIS EN ZOOLOGÍA
POPAYÁN**

2003

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE CALLIPHORIDÆ
(INSECTA: DÍPTERA) EN UN VALLE INTERANDINO CON DIFERENTES
GRADOS DE ANTROPIZACIÓN
(POPAYÁN-COLOMBIA)**

WILLIAM ANDRÉS MARTÍNEZ DUEÑAS

Trabajo de grado

**Presentado como requisito parcial para optar al título de
Biólogo**

Director

M. Sc. LUIS GERMÁN GÓMEZ BERNAL

**Profesor línea de énfasis en zoología, Departamento de Biología
Universidad del Cauca**

Asesores

Antropóloga ASTRID LORENA PERAFÁN

Geóloga MARIA PATRICIA TORRES

Ph.D. APOLINAR FIGUEROA

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES,
EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
LÍNEA DE ÉNFASIS EN ZOOLOGÍA
POPAYÁN**

2003

Nota de aceptación

Director

Mg. Sci. Luis German Gómez

Jurado

Ph. D. Cristóbal Gnecco Valencia

Jurado

Mg. Sci. Guillermo León Vásquez

Fecha y lugar de sustentación: Popayán, 15 de octubre de 2003

Los sueños con los que se llevó a cabo esta investigación deseo dedicárselos a mi maestra y compañera Astrid Lorena, quien ha sido mi luz en la oscuridad y a mi hermanito Luis Enrique quien me recuerda que en este mundo aun hay esperanza.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hubiera sido imposible de hacer sin la incansable colaboración de Astrid Lorena Perafán, quien ha sido mi maestra y compañera durante toda mi formación profesional incluyendo la elaboración de esta investigación.

Deseo agradecer a mis Padres, Gerson Enrique Martínez y Carmen Lucy Dueñas Rengifo, quienes han desencadenado gran parte de las contingencias necesarias para que esta investigación llegara a este punto.

Agradezco al Grupo de Investigaciones **ANTROPOS** donde obtuve mi formación profesional a manos de sus integrantes: Astrid Lorena Perafán, Carlos David Rodríguez, Claudia Liliana Astaiza y Ernesto León Rodríguez.

También quiero agradecer a aquellas personas que han generado motivación directa y que han contribuido en mi formación como biólogo y científico: Carl Sagan, Willy Montoya Palomino, Carlos Julián Idrobo, Luis Fernando Molineros, Carlos Prieto, Humberto Maturana, Álvaro Quezada, entre muchos otros que mi ingrata memoria descuida.

Del Departamento de Biología de la Universidad del Cauca, quiero agradecer, a los profesores Guillermo Vásquez, Profesor del Curso de Invertebrados (esto no es un “estimulo” porque es mi jurado) curso que recuerdo como le mejor, Edgar Bonilla, Profesor de los cursos de Botánica y Estadística, quien mostró responsabilidad y compromiso, Wainer Rivera (Departamento de Física), Profesor del curso de Biofísica, quien me dio el primer curso enmarcado en una reflexión científica; Patricia Torres Profesora del curso Biogeografía, quien me dio el segundo curso enmarcado en una reflexión científica y quien me ha dado un importante estimulo

emocional para el desarrollo de esta investigación; Apolinar Figueroa, Profesor de gestión ambiental, quien me ha motivado con sus comentarios sobre el trabajo y a sus “doctos” estudiantes Samir Joaqui y Juan P. Martínez; Luis Germán Gómez quien permitió el libre desarrollo de mis ideas en los cursos de énfasis y el desarrollo de esta investigación; Del departamento de Filosofía deseo agradecer, a la Profesora Mercedes Gómez, quien oriento el curso de epistemología y quien sabe que este no es una costura dentro del programa de biología y al Profesor Silvio Avendaño quien me permitió ver el curso de ética con el y donde aprendí la importante diferencia entre ética y moral.

Deseo agradecer igualmente a los dueños y administradores de las fincas y de las casas donde tome las muestras para esta investigación.

A la profesora de entomología Nancy Carrejo de la Universidad del Valle, quien ha colaborado incondicionalmente en el desarrollo de esta investigación.

También deseo agradecer a todos aquellos que hayan generado una reflexión a partir de este documento y que hacen que el objetivo del mismo se cumpla.

Finalmente y reconociendo que yo no soy mas que el producto de una serie de acontecimientos contingentes e irreversibles que mis creencias llevan hasta el Big-bang, deseo reconocer el papel de todos los elementos de los diferentes sistemas donde me he desarrollado ontogénicamente y originado filogenéticamente, los cuales han permitido que sea lo que soy.

CONTENIDO

	pag.
RESUMEN	
0. INTRODUCCIÓN	1
0.1 ANTECEDENTES PRELIMINARES Y JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN	2
0.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	4
0.3 OBJETIVOS	5
0.4 MARCO CONCEPTUAL Y TEÓRICO	6
0.4.1 Sistemática, biogeografía y ecología: disciplinas interdependientes para describir y entender la diversidad biológica	7
0.4.2 Biodiversidad como concepto integral	10
0.4.3 Antropización	10
0.4.4 Aproximación a las teorías o paradigmas a partir de los cuales se abordará la reflexión sobre la diversidad de Calliphoridae	11
0.5 ENFOQUE METODOLÓGICO	13
1. MÉTODOS	14
1.1 EN QUE LUGAR SE TOMÓ LA INFORMACIÓN PARA EVALUAR LA HIPÓTESIS	14
1.1.2 Aspectos generales de la zona de estudio	14
1.1.2.1 Geología	14
1.1.2.2 Clima	15
1.1.2.3 Vegetación	16

1.1.3 Descripción específica de la zona de estudio	16
1.1.3.1 Clima durante el periodo de muestreo	18
1.2 COMO SE TOMÓ LA INFORMACIÓN PARA DESCRIBIR LA TAXOCENOSIS EN ESTUDIO	18
1.2.1 Método de muestreo	18
1.2.1.1 Trampas	20
1.2.2 Descripción numérica de la taxocenosis de Calliphoridae y insectos necrófagos asociados	20
1.3 QUE INFORMACIÓN AMBIENTAL SE REGISTRO PARA EVALUAR LA HIPÓTESIS DE LA RELACIÓN ENTRE LA ANTROPIZACIÓN Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LA TAXOCENOSIS	22
1.3.1 Estimación del grado relativo de antropización en las unidades de muestreo	22
1.3.1.1. Antecedentes sobre como se ha abordado la antropización en estudios faunísticos y del paisaje	22
1.3.1.2 Método propuesto para medir la antropización (Índice Integrado Relativo de Antropización INRA)	24
1.3.1.2.1 Correspondencia espacial del INRA	26
1.3.1.3 Empleo y validación del INRA en este estudio	26
1.3.1.4 Relación del grado de antropización de la zona de estudio y las abundancias relativas de la taxocenosis estudiada	27
1.3.2 Mapas de abundancia de los taxa focales	27
1.3.3 Posibles causas específicas de la determinación del patrón espacial de Calliphoridae: análisis a nivel de microhábitat	28
2. SOBRE EL TAXÓN EN ESTUDIO Y EL ESTADO DEL ARTE	29
2.1 APROXIMACIÓN PRELIMINAR AL ORDEN DÍPTERA	29
2.1.1 Caracteres usados en la identificación de díptera	30
2.1.1.1 Antenas	30
2.1.1.2 Patas	31

2.1.1.3 Alas	32
2.1.1.4 Chaetotaxia	34
2.1.1.5 Suturas de la cabeza y el tórax	34
2.2 ALGUNOS ASPECTOS BIOLÓGICOS DE LOS CALLIPHORIDAE	36
2.2.1 Huevos	36
2.2.2 Larvas	37
2.2.3 Pupas	38
2.2.4 Adultos	40
2.3 ALGUNOS ASPECTOS SOBRE LA SISTEMÁTICA DE CALLIPHORIDAE	43
2.3.1 Sobre la taxonomía de Calliphoridae	43
2.3.2 Algunos aspectos biosistemáticos de Calliphoridae	47
2.3.2.1 Fósiles asignados a Calliphoridae	47
2.3.3 Sistemática Molecular	48
2.4 ALGUNOS ASPECTOS SOBRE ECOLOGÍA DE CALLIPHORIDAE	51
2.4.1 Introducción del genero <i>Chrysomya</i> al nuevo mundo	52
2.4.2 Distribución original del género <i>Chrysomya</i>	53
2.4.3 Clasificaciones ecológicas de Calliphoridae	54
2.4.3.1 Por su hábito alimenticio	54
2.4.3.2 Por su relación con el Ser Humano: Sinantropía	55
2.5 BIOCENOSIS ASOCIADA A CALLIPHORIDAE	58
2.6 IMPORTANCIA APLICADA DE CALLIPHORIDAE	59
2.7 SOBRE EL ESTUDIO DE LA RELACIÓN ENTRE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE Y EL GRADO DE ANTROPIZACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS	60
2.8 APROXIMACIÓN AL ESTUDIO DE CALLIPHORIDAE EN SURAMÉRICA	62

3. DESCRIPCIÓN PARCIAL DE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE E INSECTOS ASOCIADOS ENCONTRADOS EN EL MUNICIPIO DE POPAYÁN (COLOMBIA)	65
3.1 INTRODUCCIÓN	65
3.2 APROXIMACIÓN PREVIA A LA DIVERSIDAD DE CALLIPHORIDAE CONOCIDA EN SURAMÉRICA Y Colombia	66
3.2.1 Diversidad de Calliphoridae conocida a escala Suramericana	66
3.2.2 Diversidad de Calliphoridae conocida a escala nacional	67
3.3 DESCRIPCIÓN ECOLÓGICA PRELIMINAR DE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE EN POPAYÁN (COLOMBIA)	69
3.3.1 Descripción a nivel de orden de los insectos colectados.	70
3.3.2 Descripción de los individuos de Calliphoridae colectados	71
3.3.3 Descripción de los géneros de Calliphoridae colectados	73
3.3.4. Descripción de dos morfotipos de Hymenoptera voladores colectados	75
3.4 RECOPIACIÓN GENERAL DE LOS GÉNEROS DE CALLIPHORIDAE EN POPAYÁN	76
3.5 CONSIDERACIONES FINALES A ESTE CAPÍTULO	78
4. ANTROPIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	82
4.1 INTRODUCCIÓN	79
4.2 APROXIMACIÓN A LA HISTORIA DE LA ANTROPIZACIÓN EN POPAYÁN	83
4.3 GRADO RELATIVO DE ANTROPIZACIÓN DE LAS UNIDADES DE MUESTREO	86
5. EFECTO DE LA ANTROPIZACIÓN SOBRE LA ABUNDANCIA DE LA TAXOCENOSIS DE INSECTOS NECRÓFAGOS	93
5.1 INTRODUCCIÓN	93
5.2 RELACIÓN DEL GRADO DE ANTROPIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO Y LAS CARACTERÍSTICAS EMERGENTES DE LA TAXOCENOSIS ESTUDIADA	95
5.3 MAPAS DE ABUNDANCIA DE LOS TAXA FOCLES	98

5.4 POSIBLES CAUSAS ESPECÍFICAS: ANÁLISIS A NIVEL DE MICROHÁBITAT	100
5.5 LA SINANTROPÍA Y LA ANTROPIZACIÓN COMO DETERMINANTES EN EL PATRÓN ESPACIAL DE CALLIPHORIDAE	105
5.5.1 Hipótesis inicial	105
5.5.2 Contrastación de la hipótesis	106
6. HACIA EL PLANTEAMIENTO DE HIPÓTESIS INICIALES PARA EL ENTENDIMIENTO DE LA DIVERSIDAD DE CALLIPHORIDAE (INSECTA: DIPTERA) EN LOS VALLES INTERANDINOS TROPICALES: EL CASO DE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE DE POPAYÁN	108
6.1 INTRODUCCIÓN	108
6.2 ÚLTIMO ACONTECIMIENTO: EL SER HUMANO COMO FUERZA DE DISPERSIÓN	111
6.3 SINANTROPÍA, CAMBIO CLIMÁTICO Y COLONIZACIÓN HUMANA DEL NORTE DE SURAMÉRICA COMO PISTAS PARA ENTENDER LA DIVERSIDAD DE CALLIPHORIDAE EN LOS ANDES TROPICALES	112
6.4 SOBRE LOS CALLIPHORIDAE PLEISTOCÉNICOS Y CENOZOICOS	118
7.CONCLUSIONES	121
7.1 APLICACIONES DE ESTE ESTUDIO	125
BIBLIOGRAFÍA	127
ANEXO A. TIEMPOS DE EXPOSICIÓN DE LAS TRAMPAS	137
ANEXO B. VARIABLES DE MICROHÁBITAT MEDIDAS EN ESTE ESTUDIO	140
ANEXO C. NUMERO DE FORMAS DE CRECIMIENTO POR TRAMPA	141

LISTA DE TABLAS

	pag.
Tabla 1. Número de trampas instaladas, numero de muestras colectadas y horas promedio de exposición de las trampas por cuadrante.	19
Tabla 2. Especies y aspectos sinantrópicos de Calliphoridae en algunas ciudades de Argentina. Información tomada de Mariluis (1999).	57
Tabla 3. Especies de Calliphoridae y sinantropía para Argentina y Brasil.	57
Tabla 4. Algunos estudios realizados en sur América donde se trata la taxocenosis de Calliphoridae entre los años 1997 y 2002.	60
Tabla 5. Especies de Calliphoridae Reportadas para Colombia.	65
Tabla 6. Número de individuos de cada orden colectado.	69
Tabla 7. Promedio de individuos por trampa por orden en cada cuadrante de muestreo.	71
Tabla 8. Promedio de individuos de Calliphoridae por trampa para cada cuadrante de muestreo.	72
Tabla 9. Promedio de individuos por trampa de cada género de Calliphoridae en cada cuadrante de muestreo.	73
Tabla 10. Promedio de individuos de dos morfotipos de Hymenoptera por trampa para cada cuadrante de muestreo.	75
Tabla 11. Géneros de Calliphoridae colectados en Popayán (Colombia)	76
Tabla 12. Géneros de Calliphoridae reportados para Colombia.	77
Tabla 13. Valores de antropización y coberturas asignadas a las celdas de 0,01 Km ² en la zona de estudio.	86

Tabla 14. Porcentaje o número de celdas de 0.01km ² ocupadas por cada categoría de antropización identificada en el área de estudio, para cada cuadrante.	88
Tabla 15. Grado de antropización para cada uno de los cuadrantes de muestreo.	90
Tabla 16. Grados de antropización por cuadrante y número promedio de individuos por trampa en cada cuadrante de <i>Phaenicia</i> , <i>Opsodexia</i> , Calliphoridae y de los dos morfotipos de Hymenoptera voladores identificados (Hyme-1 e Hyme-2).	96
Tabla 17. Número promedio de individuos por trampa en cada cuadrante para cada uno de los órdenes identificados y para todos los individuos de Insecta colectados.	96
Tabla 18. Coeficiente de correlación de Spearman para los grupos taxonómicos determinados y el grado de antropización (n=11; p<0.005) .	97
Tabla 19. Coeficientes de correlación de Spearman mayores o iguales a 0.50 para las variables de microhábitat y el número de individuos promedio por trampa de Calliphoridae, <i>Opsodexia</i> e Hyme-1.	101
Tabla 20. Listas de especies de Calliphoridae por país, para algunos estudios realizados en Suramérica.	110
Tabla 21. Especies contenidas en las muestras de los países que se encuentran en el recuadro punteado de la figura 37.	114

LISTA DE FIGURAS

	pag.
Figura 1. Zona de estudio y cuadrantes de muestreo. En rojo se limitan las zonas urbanas y carreteras y en verde las zonas de vegetación arbórea. Fotografía aérea No. 000021, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991, escala: 1:60.000.	17
Figura 2. Temperatura, humedad y precipitación durante la temporada de muestreo, del 30 de octubre de 2002 al 16 de enero de 2003. Fuente de los datos: Estación Meteorológica del IDEAM Aeropuerto Guillermo León Valencia (Machángara) de Popayán (Colombia).	18
Figura 3. Esquema de las trampas tipo Botella (<i>Bottle traps</i>) empleadas para esta investigación; estas pueden considerarse como una adaptación de las trampas cilíndricas (Cadena et al., 1997) y de las McPhail y Dedordy T-93 (Rodríguez et al., 2000).	21
Figura 4. Tipos de antenas de los Díptera. A, Mycetophilidae; B, Bibionidae; C, Stratiomyidae; D, Tabanidae; E, Asilidae; F, Stratiomyidae; G, Calliphoridae; H, Tachinidae Tomado de Borror et al (1989).	31
Figura 5. A. Último segmento tarsal de una extremidad de Díptera. Tomado de Borror et al 1989; B. Extremidad de un Díptera. Ptbr: setas preapicales. Tomado de Smith (1986).	32
Figura 6. Plano del ala de un Díptera	33
Figura 7. Ala de un Calliphoridae (<i>Paralucilia wheeleri</i>). Tomado de McAlpine (1981).	34
Figura 8. <i>Chaeotaxia</i> de un Díptera. Tomado de McAlpine (1981). A. vista dorsal; B. vista lateral.	35
Figura 9. Suturas y partes de la cabeza de un Díptera. Tomado de McAlpine (1981).	33

Figura 10. Huevo de Calliphoridae en el momento de la eclosión, pasando de estado de huevo a larva. Tomado de Smith (1986).	37
Figura 11. Detalles estructurales de las larvas de Calliphoridae. Tomado de Smith (1986).	39
Figura 12. Pupa y <i>puparium</i> de Calliphoridae. Tomado de Smith (1986)	39
Figura 13. Adulto de Calliphoridae (<i>Calliphora vicina</i> ; hembra). Tomado de Shewell (1989).	42
Figura 14. Cladograma para la superfamilia Oestroidea. Nodo 31 Calliphoridae. Tomado de Rognes (1997).	48
Figura 15. Esquema que muestra el efecto de la modificación humana de los ecosistemas sobre las taxocenosis de Calliphoridae.	56
Figura 16. Relaciones tróficas de fauna necrófaga sobre el cadáver de un cánido en USA. Adaptado de Smith 1986.	59
Figura 17. Contribución porcentual de los órdenes de insectos colectados.	69
Figura 18. Promedio de individuos por trampa por orden en cada cuadrante de muestreo	71
Figura 19. A. porcentaje de Diptera Calliphoridae y no Calliphoriade; B. Porcentaje de Insecta Calliphoridae y no Calliphoridae. C, Promedio de individuos de Calliphoridae por trampa en cada cuadrante de muestreo.	72
Figura 20. Promedio de individuos de Calliphoridae por genero por trampa para cada cuadrante de muestreo.	73
Figura 21. Riqueza de géneros observada, estimadores de riqueza, géneros con individuos únicos y duplicados.	74
Figura 22. Numero promedio de individuos por morfotipo de Hymenoptera voladores por trampa para cada cuadrante de muestreo.	75
Figura 23. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R ²) para el tiempo de exposición promedio de las trampas y el numero promedio de Calliphoridae por trampa para cada cuadrante de muestreo.	79
Figura 24. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R ²) para el número promedio de horas de exposición de las trampas por cuadrante y el numero total de Calliphoridae colectados por cuadrante.	79
Figura 25. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R ²) para el número de horas de exposición y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.	80

Figura 26. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R ²) para la temperatura durante los días de muestreo y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.	80
Figura 27. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R ²) para el % de Humedad relativa durante los días de muestreo y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.	81
Figura 28. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R ²) para la precipitación durante los días de muestreo y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.	81
Figura 29. Porcentaje por tipo de antropización (categorías en tabla 13) para cada cuadrante de muestreo.	88
Figura 30. Grados de antropización a una resolución de 0,01 Km ²	89
Figura 31. Porcentaje de antropización para cada cuadrante de muestreo.	90
Figura 32. Grados de antropización para cada uno de los cuadrantes de muestreo.	91
Figura 33. Comparación entre los tipos de análisis de antropización y la fotografía aérea de la zona de estudio.	92
Figura 34. Algunas de las interacciones que se espera establezcan los Calliphoridae con algunos elementos de ecosistema.	95
Figura 35. Mapas de abundancia para Calliphoridae, <i>Phaenicia</i> , <i>Opsodexia</i> , Hyme-1, Hyme-2, Diptera y Hymenoptera.	98
Figura 36. Promedio por cuadrante de la temperatura y la humedad al momento de instalación de las trampas.	102
Figura 37. Análisis de agrupamiento que muestra las afinidades entre las diferentes muestras de Calliphoridae encontradas para Suramérica. Análisis hecho empleando el análisis de cluster de Jaccard y ligamiento simple.	114

LISTA DE ANEXOS

	pag.
Anexo A. Tiempos de exposición de las trampas	137
Anexo B. Variables de microhábitat medidas en este estudio	140
Anexo C. Numero de formas de crecimiento por trampa	141

RESUMEN

Los ecosistemas actuales, presentan una constante dinámica de cambio que se debe básicamente a la intervención del ser humano, este cambio, presenta una tasa que no permite que se generen adaptaciones biológicas en los organismos que allí habitan, obligando a las diversas formas de vida a ubicarse en ambientes donde se encuentran las condiciones necesarias para su desarrollo y sobrevivencia, lo que produce un cambio en su distribución (Lobo, 2000). Desde esta perspectiva, podemos argumentar que sí los cambios son producto de la acción humana, la distribución espacial y la diversidad de los Calliphoridae en una zona con diferentes grados de intervención antrópica, podrá explicarse a partir de variables que midan el grado o el impacto de dicha intervención en los ambientes donde se encuentren y el tipo de sinantropía que exhiben los diferentes especies de esta familia que ahí se encuentren.

El objetivo General de esta investigación es estudiar el patrón de distribución horizontal de moscas Calliphoridae (Insecta: Díptera), con relación al grado de antropización de los ecosistemas en estudio, en un sector de la meseta de Popayán (Cauca – Colombia).

Además de otros grupos taxonómicos importantes para esta investigación, se colectaron dos géneros de Calliphoridae, donde *Opsodexia* presento las mayores abundancias relativas en los cuadrantes donde había presencia de bosque; este género presentó una correlación negativa con el grado de antropización estimado y una correlación positiva con las características del microhábitat que indicaban la presencia de ecosistemas conservados como se espera que lo haga una especie asinantrópica.

De otro lado, las abundancias relativas de *Phaenicia*, no mostraron un patrón espacial determinado y tampoco presentó una asociación con la antropización de la zona de estudio o las variables de microhábitat, lo cual concuerda con un patrón esperado para una especie hemisinantrópica.

Con base en la información que arrojó el análisis de los géneros *Phaenicia* y *Opsodexia* se mostró que la antropización juega un papel fundamental en la determinación del acomodo espacial de Calliphoridae de acuerdo a la sinantropía de las especies o géneros estudiados, avalando la hipótesis propuesta.

En el campo ambiental también es importante mencionar el aporte que hace este estudio en la medición cuantitativa de la antropización al desarrollar y validar de manera práctica el INRA (Índice Integrado Relativo de Antropización), el cual es un índice sencillo de implementar, que no requiere procedimientos tecnológicos complejos ni altos costos económicos.

Los resultados obtenidos en esta investigación tienen una aplicación directa en el campo forense, medico y veterinario, también se hace un aporte inicial para el entendimiento de la diversidad biológica de los andes tropicales, planteado desde una perspectiva integral y sistémica que liga la sistemática biológica, la ecología y la biogeografía histórica, explicando la diversidad biológica desde sus dimensiones funcional e histórica.

0. INTRODUCCIÓN

En algún momento del periodo Terciario apareció un grupo de moscas que explotaban el recurso ofrecido por otros animales... ellas fueron testigo del florecimiento de los mamíferos y entre ellos uno que se autodenominó Ser Humano, con el cual ha entablado una relación milenaria, cuyas consecuencias han generado el desarrollo de esta investigación y muchas otras más. Las moscas zumban en nuestras mentes...

Estas moscas, al igual que muchos otros organismos, se ven particularmente influenciadas por la dinámica antrópica (Lobo, 2000; Lobo y Moron, 1993; Piera, 1997; Cabrera y Willink, 1980), algunas de ellas incluso coexisten y tienen cierto grado de dependencia con el ser humano y el ambiente generado por éste, por tal motivo, se les ha denominado de manera genérica como *sinantrópicas* (James y Harwood, 1969; Mariluis, 1999; Fischer, 2000).

La *Sinantropía*, es clasificada de acuerdo al grado de dependencia o relación que establecen algunos organismos no humanos con los humanos, donde aquellas especies que están estrechamente relacionadas con el ser humano se denominan *Eusinantrópicas*, las que están restringidas a zonas silvestres se denominan *Asinantrópicas* y finalmente las que pueden estar en ambos tipos de ambientes o preferir los sectores rurales se llaman *Hemisinantrópicas* (James y Harwood, 1969; Smith, 1986; Mariluis, 1999; Fischer, 2000).

Los ecosistemas de la meseta de Popayán (donde se encuentra la zona de estudio), han sido modificados por el ser humano desde hace por lo menos 10.000 años A.P., generándose un grupo heterogéneo y discontinuo de ecosistemas antropizados

diferentes a los originales¹ (Gnecco, 1995 y 1998; Gnecco y Mora, 1997). Ante esta modificación es oportuno preguntarse si los distintos grados de antropización que se presentan en la zona a estudiar, están determinando la distribución horizontal y la diversidad de los Calliphoridae que ahí se encuentra; y que relación guarda esto con la sinantropía de dichas moscas.

Para estudiar sistemáticamente el efecto de las actividades humanas sobre las características ecológicas de Calliphoridae, se necesitaba un método que permitiera medir el grado de antropización de manera precisa; al buscar éste en los estudios que indagaban sobre dicho fenómeno no se encontró, por tal motivo, fue necesario desarrollar una medida adecuada para ello. Herramienta que se constituye un aporte original e importante de esta investigación al estudio de la antropización.

0.1 ANTECEDENTES PRELIMINARES Y JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACIÓN

Los estudios sobre las comunidades y específicamente las taxocenosis de dípteros necrófagos son pocos en Colombia, siendo tal vez los únicos existentes, aquellos enfocados hacia la entomología forense²; no obstante, indagar sobre la diversidad de estos grupos puede traer consigo importantes implicaciones tanto en campos aplicados del saber, como en campos básicos de la investigación biológica, lo cual no excluye los actuales requerimientos y necesidades de conservación de la diversidad biótica del planeta.

Algunos estudios sobre las comunidades de dípteros necrófagos, han mostrado la existencia de una relación entre su distribución y su abundancia con el grado de antropización de los hábitats que ocupan y el tipo de sinantropía que exhiben, evidenciando la importancia de explicitar las relaciones que establecen estas

¹ Entiéndase como ecosistemas originales los que existieron antes de la intervención humana.

²Para ver una revisión actualizada sobre los trabajos de Entomología Forense en Colombia remitirse a Barreto et al. (2002).

especies con el ser humano, para proponer planes de control, cuando estos atentan contra la salud pública, o estrategias de uso en ciencias forenses y otros campos del saber (Figueroa-Roa y Linhares, 2002; Fischer, 2000; Wall et al., 2001; Martínez-Sánchez y Marcos-García, 2000; Carvalho et al., 2000; Moura et al., 1997) (...véase el numeral 2.7...).

A pesar de que se ha evidenciado la sinantropía de Calliphoridae de acuerdo a la urbanización o modificación antrópica de los ecosistemas, no se encontró un estudio que evidenciara de manera precisa la relación numérica entre la modificación de los ecosistemas por parte del ser humano y los patrones espaciales y la diversidad de Calliphoridae de acuerdo a la sinantropía que exhiben los diferentes taxa de esta familia. Para llenar este vacío, en esta investigación se diseñó una medida de la antropización, que permitiera establecer de manera cuantitativa la relación entre la antropización y los aspectos faunísticos de la taxocenosis estudiada (...véase el numeral 1.3.1...)

También, se conoce que los Calliphoridae participan en el proceso de retorno de los nutrientes contenidos en los cadáveres de animales muertos en los ecosistemas (Wallman y Donnellan, 2001; Wallman y Adams 1997; González y Carrejo, 1992; Amorin y Ribeiro, 2001) y este taxón, junto con Sarcophagidæ y Muscidæ, son considerados como los insectos descomponedores más importantes (Souza y Lindares, 1997), característica que los ha ubicado como el grupo de insectos más relevante para realizar la estimación de intervalos *post-mortem* (tiempo de muerte) en el campo forense (Oliva, 1997; Smith, 1986; Amorin y Ribeiro, 2001; Fischer et al., 1998; Marchiori et al., 2000; Souza y Linhares, 1997; Pape, 1994; Haskell et al., 1996; Megnin, 1894; Wallman y Adams, 1997; Wells y Sperling, 2001); no obstante, este grupo de moscas también presenta relevancia en áreas del conocimiento como la entomología médica, ya que son consideradas como transmisores mecánicos de enfermedades y productores de miasis primaria y secundaria en el ser humano, en animales domésticos y silvestres (Mariluis, 1999; Soler, 2000; Restrepo, 1944; Smith, 1986; González y Carrejo, 1992; Fischer et al., 1998; Marchiori et al., 2000; James y Harwood, 1969; Pape, 1994; Wallman y Adams, 1997; Wallman y Donnellan, 2001; Amorin y Ribeiro, 2001; Carvalho, 1996; d'Almeida y Pinto de

Mello, 1996; Borror et al. 1989), por lo que se hace relevante comenzar a descubrir los ciclos entomo-epidemiológicos de estos insectos, lo cual también tienen relevancia en el campo de la entomología económica y veterinaria (Mariluis, 1999). Además, el estudio de este taxon, ofrece una panorámica promisoriosa debido a que sus larvas de hábitos necrófagos pueden ser usadas como terapia clínica para la desbridación de tejido necrótico en heridas (Restrepo, 1944; Borror et al., 1989), degradación de materia orgánica, alimento de aves de corral, señuelo para pesca (Smith, 1986), entre otras, aun inexploradas y tal vez más importantes.

En contraste con su importancia, el conocimiento de los Calliphoridae y otra fauna necrófaga en el neotrópico es escasa (Souza y Linhares, 1997), además, no se han encontrado precedentes donde se indague por los patrones de distribución espacial, ni un análisis sistemático de la sinantropía, evidenciándose la necesidad de estudiar este grupo de insectos no solo a nivel local sino neotropical.

Conocer la diversidad de Calliphoridae y entender como son sus patrones de distribución espacial, permitirá en el mediano y largo plazo, generar estrategias en los campos de la entomología forense, al implementarse bancos de datos con información taxonómica y ecológica que permita aplicar este campo del saber en nuestra región; en la entomología médica, al conocer cuales y como son las interacciones de este grupo con el ser humano, lo cual permitirá proponer estrategias de manejo, prevención y control, lo que se extiende al campo veterinario y económico. Finalmente, se constituirá en un aporte al conocimiento de la biota regional y sus consecuentes implicaciones globales.

0.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Los ecosistemas actuales, presentan una constante dinámica de cambio que se debe básicamente a la intervención del ser humano, este cambio, presenta una tasa que no permite que se generen adaptaciones biológicas en los organismos que allí habitan, obligando a las diversas formas de vida a ubicarse en ambientes donde se encuentran las condiciones necesarias para su desarrollo y sobrevivencia, lo que

produce un cambio en su distribución (Lobo, 2000). Desde esta perspectiva, podemos argumentar que sí los cambios son producto de la acción humana, la distribución espacial y la diversidad de los Calliphoridae en una zona con diferentes grados de intervención antrópica, podrá explicarse a partir de variables que midan el grado o el impacto de dicha intervención en los ambientes donde se encuentren.

Teniendo presente los aspectos sinantrópicos de los Calliphoridae, puede esperarse una variación en la abundancia de sus poblaciones, de acuerdo con el grado de sinantropía, presentándose, por ejemplo, mayores abundancias de Calliphoridae eusinantrópicos en las zonas más urbanizadas; también puede esperarse que tanto la composición como la estructura de la taxocenosis de Calliphoridae varíe de acuerdo con el grado de modificación humana de los ecosistemas, presentándose patrones de distribución horizontal determinados por el grado de antropización de los hábitats.

En este contexto, el problema de investigación está enfocado a distinguir y explicar la variación de la diversidad de Calliphoridae de acuerdo con las variables ambientales, que permitan establecer si existe un patrón de distribución espacial horizontal, determinado por la intervención del ser humano en los ecosistemas en estudio, evidenciando la sinantropía de las diferentes especies de Calliphoridae que existen en la zona de estudio.

0.3 OBJETIVOS

El objetivo General de esta investigación es estudiar el patrón de distribución horizontal de moscas Calliphoridae (Insecta: Díptera) con relación al grado de antropización de los ecosistemas en estudio, en un sector de la meseta de Popayán (Cauca – Colombia). A partir de este objetivo general, se desprenden los siguientes específicos:

1. Describir la taxocenosis de insectos necrófagos haciendo énfasis en Calliphoridae (Insecta: Díptera) en cada una de las unidades de análisis.

2. Desarrollar un método para la cuantificación espacial de la antropización de las unidades de análisis.
3. Determinar los grados de antropización de cada una de la unidades de análisis.
4. Determinar los efectos de las variables de macro y microhábitat sobre las características de la taxocenosis estudiada.
5. Evidenciar los patrones espaciales de los taxa focales del estudio.

0.4 MARCO CONCEPTUAL Y TEÓRICO

-Maturana: ¡bienvenido noble caballero! ¿Quién sois?

-Don Quijote: yo soy Don Quijote de la Mancha, declarado caballero según las enseñanzas de la caballería. ¿Y vos quién sois?

-Maturana: Yo soy científico, y mi emoción es la pasión por explicar. Ella me impulsa a buscar respuestas, a resolver los enigmas de aquellos problemas que aquejan a nuestra amada reina, y vos ¿Cuál es vuestra pasión?

-Don Quijote: Mi pasión es el arte de la caballería, el hacer el bien, respetar la justicia y conquistar los territorios para manos de nuestra reina. Es la pasión mas sagrada de todas aquellas a las que hombre alguno esta llamado a entregarse y la más antigua de las que en este mundo se conocen. ¿Y la vuestra, quien la tiene como cierta? ¿Quién la confirma y quien la protege?

-Maturana: Otros como yo, que poseen similares conocimientos y están en condiciones de validar, refutar y poner en cuestión mis afirmaciones y desempeños. Ellos conforman la comunidad a la cual soy deudor de la posibilidad de seguir desarrollando mi pasión y mi lucha.

Felipe Villaroel Muñoz

El Quijote en el castillo de las epistemologías sistémico/constructivistas

Cinta de Moebio No. 4. Diciembre de 1998

Para abordar la diversidad y distribución espacial de Calliphoridae, se debe tener en cuenta como aspectos teóricos y conceptuales, las disciplinas y parte de las teorías generales que permitan aproximarse a la descripción y entendimiento del fenómeno estudiado.

Las disciplinas biológicas que se pueden identificar dentro de los niveles de análisis para esta investigación son: la **sistemática biológica**, la **biogeografía** y la **ecología**, disciplinas concebidas en este estudio como elementos de un sistema conceptual y teórico que permiten abordar la diversidad de un grupo zoológico específico desde las dimensiones funcional e histórica en un tiempo y espacio determinados.

0.4.1 Sistemática, biogeografía y ecología: disciplinas interdependientes para describir y entender la diversidad biológica. Algunos entomólogos han evidenciado la necesidad de *no* desligar la sistemática, la biogeografía y la ecología al momento de describir y explicar la diversidad de un taxón entomológico en un área determinada (Piera, 1997; Lobo, 2000). En los próximos párrafos, se tratará de esbozar, cómo las disciplinas en cuestión, forman un ente conceptual cohesionado e interdependiente, que permite describir y entender³ la diversidad biológica en un tiempo y espacio determinado.

Para hacer explícito lo anterior, se aborda en primer lugar a la **sistemática biológica**, la cual se puede entender como aquella disciplina que ordena sistemáticamente o sistematiza⁴ los elementos o entidades de la diversidad biológica (Queiroz, 1988). Esta disciplina, ha presentado a través de su historia diversos enfoques, siendo el filogenético y/o cladista el que mejor se adapta al objetivo central de esta herramienta conceptual, ya que este enfoque se basa en

³ La palabra entender, en este documento, hace referencia a la generación de hipótesis explicativas sobre un fenómeno descrito.

⁴ Entiéndase sistematizar como el ordenamiento de entidades dentro de sistemas, donde la existencia de las entidades depende de procesos naturales producto de la interacción entre ellos (Queiroz, 1988).

hipótesis filogenéticas que permiten proponer soluciones a la sistematización de la diversidad biológica (Ball, 1994; Janvier, 1984). Según Ball (1994), esta disciplina se puede dividir en dos subdisciplinas funcionales: de un lado, la *biosistemática* que se dedica al estudio de la filogenia y la especiación de los organismos, evidenciando la dimensión histórica y evolutiva; y del otro, la *taxonomía*, que se encarga de crear grupos con base en las historias filogenéticas y de darles un nombre de acuerdo a unas normas universales de nomenclatura.

De esta manera, la sistemática biológica, brinda una aproximación con evidencias, tanto lógicas como empíricas de la historia evolutiva de los organismos biológicos y permite organizar grupos o con base en dicha historia evolutiva, permitiendo separar y/o diferenciar los elementos de la diversidad biológica de acuerdo a un estándar universal, dando pie a realizar comparaciones temporales y espaciales de la diversidad biológica.

Ahora, si ya se conoce algo de la historia evolutiva de la diversidad biológica que se estudia y de cómo se puede diferenciar en niveles jerárquicos de agrupamiento, es posible preguntarse por su ubicación y distribución espacial y por los procesos históricos y funcionales que permiten explicar esta diversidad. Así, aparece la **biogeografía**, disciplina que estudia no solo los patrones espaciales de la biota, sino, que aborda la dinámica física de las diferentes regiones de la tierra para tratar de explicar los diferentes modelos de distribución de la biota (Reynoso, 1994; Llorente et al., 1996).

En este punto, se puede evidenciar la complementariedad entre la sistemática y la biogeografía, pues la primera le brinda a la segunda una clasificación con bases evolutivas de la biota y a su vez la biogeografía ofrece a la sistemática otras evidencias para sustentar sus hipótesis filogenéticas, evidenciando que tanto la biohistoria, como la geohistoria están íntimamente relacionadas (Reynoso, 1994), mostrando la existencia de derivas filogenéticas entre organismos y medio los cuales guardan un acoplamiento estructural que les permite mantener su sinergia como sistema y su existencia individual (Maturana y Varela, 1990)

La biogeografía y la sistemática nos remiten a la dimensión histórica de la diversidad biológica (¿cómo se originaron?, ¿de dónde provienen?, ¿por qué están en un lugar y no en otro?), pero en el momento actual, los elementos constituyentes de la diversidad biológica tienen un constante intercambio de materia y energía con el entorno, interactúan entre ellos, cargando de información a los ecosistemas⁵ y otorgándole cohesión y/o informándolo⁶. Con el fin de abstraer y entender estos aspectos, hay que remitirse a la **ecología**, disciplina o ciencia biológica que aborda el conjunto del ecosistema o sus partes (Odum, 1971), la cual también se basa, tanto en la sistemática, que le permite clasificar los elementos biológicos que se pueden distinguir dentro del ecosistema, como en la biogeografía, que le aporta información espacial importante para entender las relaciones entre el organismo y el medio, a escala espacial y temporal (ecosistema como producto histórico).

Así entendidas, la **sistemática**, la **biogeografía** y la **ecología**, son elementos que integran un sistema conceptual que permite describir y explicar la diversidad biológica; no obstante, estas disciplinas se remiten a aspectos orgánicos de las especies estudiadas (fisiología, morfología, histología, genética, entre otros), que igualmente, conforman ese sistema conceptual, transformándose en una herramienta que permite abordar un estudio sobre una parte de la diversidad de la vida en un tiempo y espacio determinados.

⁵ Este concepto hace referencia a “todo” lo vivo y lo no vivo y lo que emerge de sus interacciones que conforma lo que un observador distingue como una unidad o sistema. Una definición de este tipo, la encontramos en Morin (1983), quien lo define como el “conjunto de las interacciones en el seno de una unidad geofísica determinable que contenga diversas poblaciones vivientes, constituyendo una unidad compleja de carácter organizador o sistema”.

⁶ Entiéndase informar como dar forma (Galindo, 1998), en este sentido se incluye al observador como sujeto activo en la construcción del ecosistema como unidad cargada de información o informada; no obstante, el concepto mismo de información es tomado de la física, igual que otros conceptos referentes a la organización y trasladado o adaptado a la ecología y las ciencias de la vida en general, pero a pesar de ser ampliamente usado en física y en biología, el concepto de información es confuso, confusión, que permite ser aplicado igualmente de muchas maneras (Morin, 1997; Margalef, 1985), como se aplica en este documento, permitiendo generar hipótesis explicativas de lo que el observador reconoce como ecosistema o sistema informado.

0.4.2 Biodiversidad como concepto integral. Como se ha visto, para describir y explicar la diversidad biológica de un área, debemos tener en cuenta tres disciplinas biológicas (sistemática, biogeografía y ecología) y el aspecto organísmico que incluye varias subdisciplinas; pero, ¿cómo podemos definir el concepto de biodiversidad como tal? Para intentarlo, se debe entender que la diversidad de la vida es el producto de una compleja dinámica con miles de millones de años de antigüedad, que esta ligada a procesos contingentes e irreversibles, desplegándose en una gran variedad de tipos o categorías biológicas (de las cuales se hace acto de distinción). De esta manera, se puede entender el concepto de biodiversidad cuando se hace referencia al conjunto de elementos bióticos interactuantes entre ellos y con el medio físico, en un tiempo y espacio determinado, que son un producto histórico único e irrepetible; el cual se puede abordar en dos dimensiones: la histórico-evolutiva y la ecológico-funcional (Piera, 1997; Halffter y Ezcurra, 1992)

0.4.3 Antropización. Un concepto clave en el desarrollo de este documento y la investigación correspondiente, es el de antropización. Al hacer una revisión bibliográfica sobre este, se encuentra que a pesar de que es frecuente encontrar artículos donde se trata de la influencia de factores antropogénicos sobre diversos sistemas biológicos, (Wear et al., 1998; Reynaud y Thioulouse, 2000; Limburg y Schmid, 1990; Blair, 1999; McDonnell y Pickett, 1990; Halffter y Arellanos, 2001; Lobo y Morón 1993) no se menciona una definición clara y precisa para el concepto de antropización, hecho que puede estar relacionado con la ausencia de una medida integrada y cuantitativa de este fenómeno, el cual solo se ha tratado de una manera cualitativa o con base en factores indicadores, más no como la modificación antrópica del paisaje en conjunto.

Una aproximación a lo que intuitivamente entiende el que escribe sobre este concepto es el de hemerobia (*hemeroby*), que hace referencia al impacto de las intervenciones humanas en los ecosistemas (medida de la influencia antrópica) (Steinhardt, et al., 1999); de otro lado, en los estudios de gradientes urbano-rurales, donde es claro que se trata el impacto humano sobre el ecosistema y/o sus componentes, se propone como indicador clave de este impacto a la urbanización, que hace referencia a una medida de la cantidad de habitaciones humanas en un

área, que se presenta a manera de gradiente, es decir, un ordenamiento espacial que va de un valor mayor a uno menor o viceversa (McDonnell y Pickett, 1990),

A partir de la anterior observación y teniendo en cuenta que el concepto de antropización es un elemento fundamental en la reflexión que se presenta en este documento, se entenderá como *el grado de modificación de un ecosistema original por efectos antropogénicos, sumado a la dificultad que esa modificación representa para que el ecosistema se regenere y a la cantidad de elementos antropogénicos que contenga*⁷.

0.4.4 Aproximación a las teorías o paradigmas a partir de los cuales se abordará la reflexión sobre la diversidad de Calliphoridae.

El todo es a la vez más o menos que la suma de las partes, el todo es más y menos que el todo, las partes son más y menos que las partes.

Edgar Morin

El Método II, La vida de la vida.

Ediciones Catedra S.A. 1983 (pg. 36).

En primer lugar, el pensamiento en el cual se enmarcará la reflexión es el sistémico, perspectiva que plantea una teoría y un método para abordar los sistemas (Bertalanffy, 1976) y/o para *crear* sistemas a partir de lo que un observador distingue como elementos. Los sistemas son definidos como conjuntos de elementos interactuantes, a partir de los cuales emergen características inherentes a cada sistema (su organización, la unidad global misma, las novedades que

⁷ Esto último se plantea, debido a que es más parsimonioso pensar en el proceso por el cual un ecosistema modificado por el hombre para efectos agrícolas se regenere, que un ecosistema densamente urbanizado. Además, un sector urbano tiene más elementos antropogénicos (entiéndase antropogénicos no a todos los que el hombre maneja, sino los que aparecieron como novedad evolutiva con él: la tecnología humana). (Morin, 1983; Maya, 2001).

aparecen y que no existen en los elementos constituyentes) que los definen, en su nivel y que ayudan a entenderlos (Bertalanffy, 1976; Maya, 2001⁸; Morin, 1997).

En segundo lugar, la reflexión estará enmarcada en las teorías biológicas, que explican la diversidad biológica a partir de procesos históricos dinámicos y complejos, como la teoría del origen de las especies por medio de la selección natural (Darwin, 1859), donde la explicación de la diversidad biológica se basa en el papel selectivo del ambiente sobre tipos biológicos (que aparecen azarosamente) de acuerdo a su capacidad de adaptación a un medio⁹, y la del origen de las especies por medio de la deriva natural (Maturana y Mpododozis, 1997), donde se da un proceso de cambio constante, conservando ciertos principios fundamentales que definen los tipos biológicos (deriva) en congruencia con el medio físico; Estas teorías fundamentan a la sistemática filogenética y a la biogeografía histórica.

Además, se tendrá en cuenta teorías como la de la termodinámica y la autopoiesis, que permiten, la primera entender el flujo de energía que se presenta entre los elementos bióticos del ecosistema y el medio físico (Margelef, 1985) y la segunda, que explica a los sistemas u organizaciones biológicas como entes autoorganizativos y autónomos (Maturana, 1996), igualmente que la cibernética y la teoría de sistemas misma (Margalef, 1985; Bertalanffy, 1976; Arnold, 1998) , entre otras teorías, que permitan el sustento de reflexiones e hipótesis científicas para explicar la diversidad de la vida.

⁸ Maya (2001) brinda un ejemplo de emergencia: “el hidrógeno unido al oxígeno forma un nuevo compuesto que posee características diferentes a los de sus dos componentes. El hidrógeno, mientras subsista su composición con el oxígeno, no puede optar por comportarse como hidrogeno. Obedece a una nueva estructura que le define sus leyes de comportamiento. Ello mismo sucede con las especies dentro del ecosistema o con los individuos dentro de la sociedad” (105).

⁹ Sagan (1982) en el capítulo II de Cosmos: Una voz en la fuga cósmica, metaforiza a la selección natural con un cedazo, donde se entiende que las leyes de selección de los nuevos elementos biológicos, son los poros del cedazo donde son seleccionados los organismos que quedan en el tamiz, los otros son “experimentos concluidos de la evolución”.

0.5 ENFOQUE METODOLÓGICO

El enfoque metodológico de esta investigación, se asemeja al hipotético deductivo (Popper, 1962), pues a partir de un grupo de *conocimientos previos*, se concretó una *idea inicial* en un *problema o pregunta de investigación*, a partir de lo cual se generó una *hipótesis*, que explicaba el fenómeno y que de manera general podía predecirlo; posteriormente se plantea un *procedimiento*, que permita poner a prueba la hipótesis planteada, por medio de datos de origen empírico; esta hipótesis, puede ser avalada o rechazada por los datos empíricos, si es rechazada, el investigador u observador, puede generar otra hipótesis que explique¹⁰ el fenómeno descubierto.

Esta corta reflexión metodológica no solo se enmarca en el proceso de generar explicaciones (hipótesis) de carácter científico, sino también entiende que esto es la creación de individuos que se desenvuelven en subuniversos (conjunto de creencias de lo real) (Villaroel, 1998) coherentes entre si, en este caso el subuniverso de los científicos. Finalmente, esta reflexión metodológica tiene en cuenta que todo sujeto es único y particular, en el sentido de que es el producto de una serie de acontecimientos contingentes e irreversibles a lo largo de su ontogenia, que lo determinan en su forma de pensar y de actuar (Morin, 1983; Maturana y Varela 1990). Esta determinación, hace que el sujeto sea activo en el proceso de investigación, cargándola de subjetividad, haciendo infinitamente diversas las posibilidades de construcción de conocimiento e igualmente relativas en su certeza e incertidumbre.

¹⁰ Las explicaciones científicas, presentan características metodológicas que las definen. Según Maturana (1997) una explicación científica, es la “proposición de un proceso o mecanismo, que si se deja operar, da origen, en el dominio de experiencias del observador, a la experiencia (fenómeno) que se quiere explicar” (109).

1. MÉTODOS

Si ya se ha planteado un problema de investigación y su consecuente hipótesis, ahora se plantea como se van a obtener los datos de origen empírico para evaluar¹¹ dicha hipótesis.

1.1 EN QUE LUGAR SE TOMÓ LA INFORMACIÓN PARA EVALUAR LA HIPÓTESIS

1.1.2 Aspectos generales de la zona de estudio

1.1.2.1 Geología. Regionalmente, el área esta influenciada por la zona de convergencia de la placa de Nazca y la Placa Suramericana, ejemplo típico de márgenes continentales activas. Asociado a este esquema tectónico, se genera una importante actividad volcánica en la región (Torres, 1997; Llorente et al., 1996). Estos aspectos han contribuido al desarrollo de un mosaico de rocas de afinidad oceánica y continental y por lo tanto una destacada variedad de suelos (Torres, 1997). La dinámica de la región, que se extiende a todos los Andes, ha confluído en una amplia gama de geoformas, creando una gran diversidad, tanto de hábitats, como de ecosistemas (Etter, 1993)

¹¹ Al evaluar la hipótesis, se esta proponiendo un mecanismo similar al de la falsación, no obstante, no se asume en sentido estricto. Para una idea de la falsación téngase en cuenta la siguiente cita: “El hombre inventa teorías, y la observación de la naturaleza, o la experimentación, le dan la posibilidad de descubrir la falsedad de dichas teorías. Una vez descubierta la falsedad de una de ellas, se rechaza inmediatamente y se genera una nueva. La seguridad que da el falsacionismo al investigador no es una seguridad de la verdad de las teorías, sino de exclusión de las que han fracasado.” (Mejia, 1989: 34). No obstante el falsacionismo no debe convertirse en un dogma, solo es un método, entre muchos otros.

La zona de estudio la conforman rocas y depósitos de la Formación Popayán, que constituyen la denominada meseta de Popayán, localizada en el valle interandino del río Cauca, en departamento de Cauca, al suroccidente de Colombia (Suramérica) (3° 08' y 2° 34' N; 76° 48' y 76° 23' W).

La Formación Popayán es una unidad de relleno que reposa discordantemente sobre un basamento de rocas del Paleozoico al terciario; la edad de las rocas de la Formación Popayán se encuentra entre el plioceno y el Holoceno y su composición varía desde alcalina feldespástica-riolítica hasta calcoalcalina andesítica. La base de esta unidad la constituyen depósitos de ignibritas y el techo depósitos de ceniza y epiclastitas (Torres, 1997).

1.1.2.2 Clima. La zona de estudio se ubicó sobre una altura promedio de 1.913 msnm, en el límite inferior de lo que se considera bosque de montaña muy húmedo o bosque subandino (Wille et al, 2001). Los datos climáticos con los que se cuenta para esta zona, son los registrados en la estación meteorológica del aeropuerto Guillermo Valencia (Machángara) de la ciudad de Popayán, que se encuentra aproximadamente a 10 Km del límite suroccidental de la zona de estudio. Un análisis de los registros de 14 años (1982-1995) de la estación meteorológica (Behling et al, 1998), presenta los siguientes valores:

- Precipitación anual: 1.580 - 3.160 mm (promedio 2.142 mm). Los valores más bajos de precipitación, se presentan entre los meses de junio y agosto.
- Temperatura media anual: 18 °C
- Promedio de la temperatura mínima anual: 12,2 - 13,9 °C
- Promedio de la temperatura máxima anual: 23 - 25,1 °C
- Promedio de humedad relativa anual: 67,7 - 75,2%

El mes más seco del año es julio, con un promedio de precipitación de 60 mm y el más húmedo es noviembre, con 340 mm de precipitación.

1.1.2.3 *Vegetación*. Según Wille et al (1998) la vegetación original de Popayán, esta casi completamente remplazada por bosque comercial, plantaciones de café y tierras de pastoreo y actualmente solo quedan pequeños fragmentos de bosque posiblemente en un estado de sucesión secundaria, que se encuentran a lo largo de los ríos.

Siguiendo estos mismos autores, la zona de estudio se encuentra entre dos tipos de bosque:

- **Bosque muy húmedo montano bajo** (1.500-2.000 msnm), con la siguiente composición florística: *Alchornea latifolia*, *Clusia* sp., *Miconia caudata/theaezeans*, *Myrica pubescens*, *Myrsine guianensis*, *Piper aduncum*, *Tabebuia chrysantha*.
- **Bosque muy húmedo montano** (2.000-3.000 msnm): con la siguiente composición florística: *Alchornea bogotensis*, *Bocconia frutescens*, *Clusia* sp., *Hedyosmum bonplandium*, *Hyeronima* sp., *Myrica pubescens*, *Myrsine ferruginea*, *Podocarpus oleifolius*, *Quercus humboldii*, *Vismia baccifera*, *Weinmannia pubescens*.

1.1.3 Descripción específica de la zona de estudio

La zona de estudio corresponde a un área semirectangular de 12 km² (aprox. 5 x 2 Km.), con dirección nororiente (entre los ca. 2°29'09''N; 76°31'45''W y los 2°29'05''; 76°33'56''), ubicada en la meseta de Popayán, en el valle interandino del río Cauca (municipio de Popayán, departamento del Cauca- Colombia).

Para efectos del análisis, la zona de estudio se dividió en 12 celdas o cuadrantes de 1 Km² cada una, que se constituyeron en las unidades de análisis (y/o cuadrantes de muestreo, empleando un método similar al usado por Hendrickx et al (1999) donde cada celda, después del análisis correspondiente, toma una característica

pictórica (a manera de píxel) (color, textura, etc.) de acuerdo con los valores de una variable que se halla medido dentro de ella.

Sobre el área de estudio (Figura 1) se diferencia: al suroccidente, una zona urbanizada con diferentes densidades poblacionales (incluye partes de los cuadrantes 7, 8, 9 y 10), en la parte media se distingue un área donde predominan los lugares de pastoreo de ganado vacuno (los cuadrantes 5, 6, 7 y partes de los cuadrantes 3, 4, 8, 9, 10, 12) y hacia el nor-oriente se encuentra un sistema de parches de bosque (partes de los cuadrantes 1, 2, 3, 4 y 11).

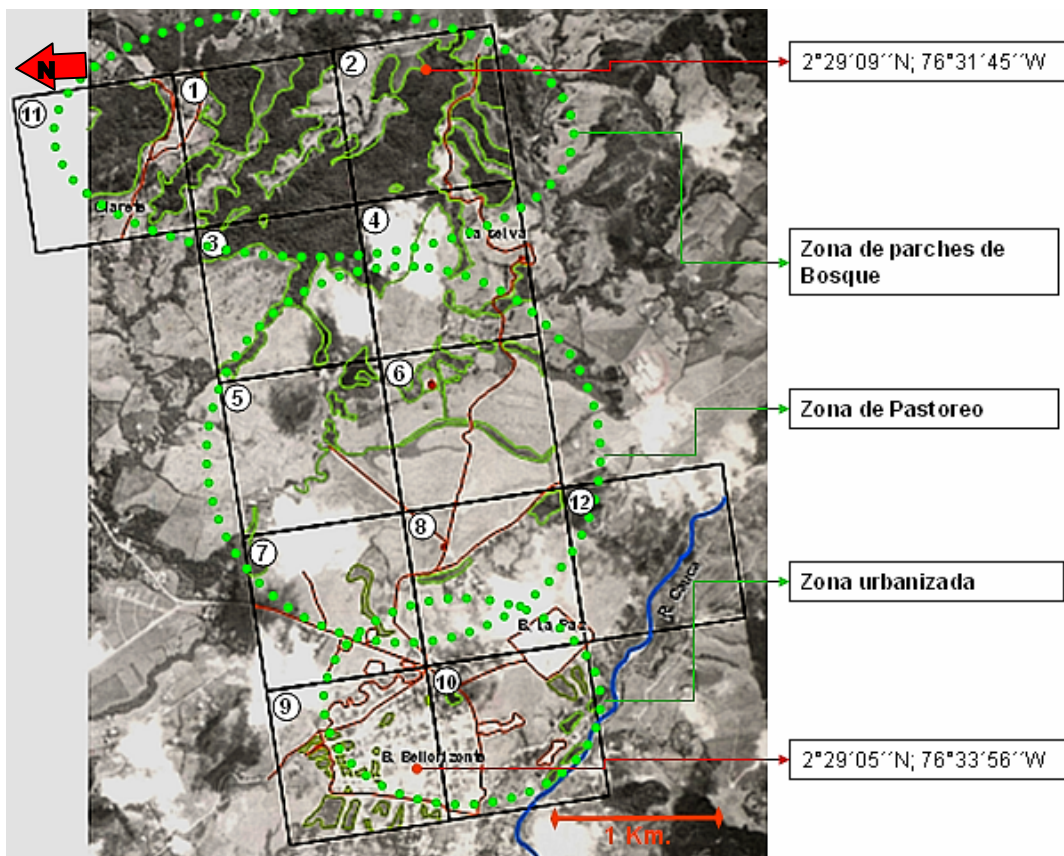


Figura 1. Zona de estudio y cuadrantes de muestreo. En rojo se limitan las zonas urbanas y carreteras y en verde las zonas de vegetación arbórea. Fotografía aérea No. 000021, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991, escala: 1:60.000.

1.1.3.1 *Clima durante el periodo de muestreo.* En la figura 2, se muestra el comportamiento de la temperatura, la humedad y la precipitación diaria durante los días de muestreo. Los valores promedio fueron los siguientes:

- Temperatura: 18.97°C, con un máximo de 22.33°C y un mínimo de 16.20°C (s=1,355)
- Humedad: 79.48%, con un máximo de 92.67% y un mínimo de 56.13% (s=9,064)
- Precipitación: 6.78 mm con un máximo de 48.50 mm y un mínimo de 0.00 mm (s=13,834)

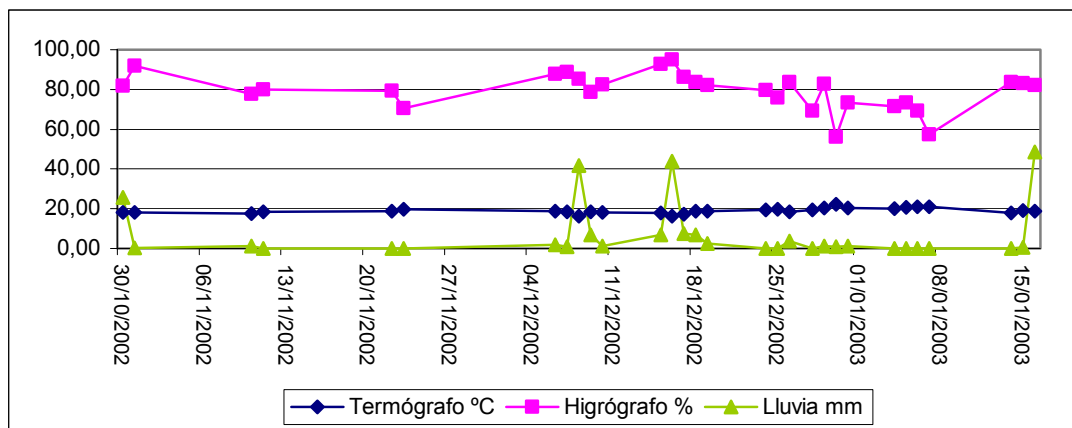


Figura 2. Temperatura, humedad y precipitación durante la temporada de muestreo, del 30 de octubre de 2002 al 16 de enero de 2003. Fuente de los datos: Estación Meteorológica del IDEAM Aeropuerto Guillermo León Valencia (Machángara) de Popayán (Colombia).

1.2 COMO SE TOMÓ LA INFORMACIÓN PARA DESCRIBIR LA TAXOCENOSIS EN ESTUDIO

1.2.1 Método de muestreo. En total se instalaron 116 trampas de botella y se tomaron 129 muestras, lo que representó un esfuerzo de 6.283 horas trampa. Los muestreos fueron realizados entre el 30 de octubre de 2002 y el 16 de enero de

2003. Las trampas fueron instaladas en cada cuadrante teniendo en cuenta de cubrir la mayoría de macrohábitas posibles, para lo cual se usaron fotografías aéreas recientes de la zona (Fotografías aéreas No. 000021 y 000022, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991, escala: 1:60.000; No. 178 IGAC C-2089 de 1983, escala 1:27.000). Por cada cuadrante se instalaron un promedio de 11 trampas (Hendrickx et al., 1999)¹² (tabla 5). Los registros se presentan por cuadrante (numero promedio de individuos de cada categoría taxonómica por trampa en cada cuadrante de muestreo), y por trampa.

Las trampas se instalaron en horas de la mañana (Figuroa-Roa y lindares, 2002), con el fin de aprovechar las horas de máxima actividad de las moscas (10:00h - 16:00h).

Tabla 1. Numero de trampas instaladas, numero de muestras colectadas y horas promedio de exposición de las trampas por cuadrante.

Cuadrante	No. de trampas	No de Muestras	Promedio de Horas de exposición de las trampas por cuadrante
C2	12	12	64,42
C3	13	13	45,31
C4	14	14	30,36
C5	15	28	46,21
C6	12	12	50,25
C7	3	3	54,00
C8	8	8	62,25
C9	13	13	59,08
C10	9	9	62,44
C11	14	14	32,21
C12	3	3	52,67
Promedio para toda el área de estudio	10,55	11,73	48,71
Total	116	129	6283

¹² El método de muestreo se basa en el propuesto por Hendrickx et al., (1999), para determinar el área de distribución y mapas de abundancia de moscas tse-tse; donde se eligen los hábitats a muestrear de acuerdo a imágenes de satélite y observación de campo; ellos instalaron un promedio de 5 trampas por cuadrante las cuales fueron activadas entre 24 y 48 horas.

1.2.1.1 *Trampas*. Las trampas que se emplearon son del tipo trampa de Botella (*Bottle traps*), estas pueden considerarse como una adaptación de las trampas cilíndricas (Cadena et al., 1997) y de las McPhail y Dedordy T-93 (Rodríguez et al., 2000). La trampa se compone de dos cilindros que terminan en la parte superior en forma de cono, insertándose uno dentro del otro, quedando unidos y formando una sola estructura. En la base de la trampa se coloca el cebo atrayente, en este caso hígado de res¹³ con el fin de atraer las moscas, las cuales entrarán en la trampa a través de unos orificios de aproximadamente 20 mm ubicados en la parte inferior de la misma. Una vez las moscas se encuentren al interior de la trampa, estas pasan al cilindro superior donde quedarán atrapadas, y son extraídas a través del orificio que se encuentra en la parte superior de este cilindro (Figura 3). Las trampas fueron ubicadas a aproximadamente un metro del suelo (Martínez-Sánchez y Marcos García, 2000), sobre arbustos, postes de cercos o cualquier otro tipo de soporte encontrado en campo. Los individuos colectados fueron conservados en alcohol al 70% y trasladados al laboratorio para su determinación y conteo.

1.2.2 Descripción numérica de la taxocenosis de Calliphoridae y insectos necrófagos asociados. Se midieron algunas de las propiedades emergentes y/o subyacentes a la taxocenosis, correspondientes a la riqueza (R) de géneros y otras categorías taxonómicas y las abundancias relativas de estos (número de individuos colectados). Para determinar los estados de los inventarios se calcularon y

¹³ De acuerdo con la literatura consultada, el hígado es un sustrato comúnmente usado en las investigaciones con insectos necrófagos, por ejemplo Fischer (2000), usa hígado de cerdo como cebo atrayente para moscas necrófagas; Amorin y Ribeiro (2001), usan hígado crudo para criar moscas Calliphoridae con el fin de obtener pupas y proponer una taxonomía para este estado de desarrollo; Martínez-Sánchez y Marcos-García (2000), con el fin de describir la composición, la abundancia y los patrones de cambio espacial y temporal de especies de moscas coprófagas y necrófagas en ecosistemas dehesa en el mediterráneo, usaron trampas *wind-oriented traps*, cebadas con una mezcla de heces frescas de ganado vacuno (300 g.) e hígado (60 g) con una solución de sulfuro de sodio (*sodium sulphide*) (30 g), las trampas eran colocadas cada dos semanas y activas durante tres días, éstas estaban ubicadas a un metro del suelo; d'Almeida y Pinto de Mello (1996), con el fin de estudiar el comportamiento de dípteros muscoideos frente a sustratos de ovoposición, criaron colonias experimentales con una mezcla de hígado crudo, leche, azúcar y levadura de cerveza; Fischer et al., (1998), con el objetivo de investigar la respuesta de *Lucilia sericata* (Calliphoridae) a cebos de carroña en diferentes estados de descomposición, usaron como cebo hígado de cerdo o cordero impregnado con una solución de sulfuro de sodio (*sodium sulphide*).

graficaron las curvas de acumulación de géneros, estimadores de riqueza (Jack-Knife) y curvas de géneros con individuos únicos y duplicados (Coddington, 2000; Krebs, 1989). Para realizar los análisis se empleó el programa para computadoras BioDiversity Profesional Beta 1 (McAleece, 1997).

Con el fin de estandarizar los datos y que las comparaciones sean más fiables los resultados se expresan en número promedio de individuos por trampa en cada cuadrante.

Para la determinación a nivel de géneros de la familia Calliphoridae, se usaron las claves taxonómicas de Shewell (1987), contrastadas con las de James y Harwood, (1969) y las de Smith (1986) que incluyen a *Chrysomya*.



Figura 3. Esquema de las trampas tipo Botella (*Bottle traps*) empleadas para esta investigación; estas pueden considerarse como una adaptación de las trampas cilindrocónicas (Cadena et al., 1997) y de las McPhail y Dedordy T-93 (Rodríguez et al., 2000).

1.3 QUE INFORMACIÓN AMBIENTAL SE REGISTRO PARA EVALUAR LA HIPÓTESIS DE LA RELACIÓN ENTRE LA ANTROPIZACIÓN Y LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LA TAXOCENOSIS

En cada unidad de muestreo se colectó información ambiental a nivel de macrohábitat (antropización) y microhábitat (características de la vegetación, indicadores climáticos y variables antrópicas), con el objeto de clasificar y correlacionar los diferentes ambientes o ecosistemas a muestrear con las características de la taxocenosis estudiada.

1.3.1 Estimación del grado relativo de antropización en las unidades de análisis. Si se pretende desarrollar una investigación donde se pregunte por el efecto del cambio de los ecosistemas por acción humana, sobre la diversidad y distribución espacial de un grupo biológico, es necesario emplear un método sistemático, comparativo y cuantitativo, que permita establecer dicho efecto, para lo cual es necesario cuantificar la antropización de las unidades de análisis.

Así como no se ha encontrado un concepto preciso para la antropización, tampoco ha sido posible encontrar una medida de la antropización, por tal razón fue necesario desarrollar un método de cuantificación de dicho fenómeno y de esta forma darle un carácter sistemático al estudio de la determinación del efecto de la modificación antropogénica de los ecosistemas sobre el patrón espacial de Calliphoridae.

En esta parte del estudio se propone un método para medir la antropización y se aplica a la resolución de la pregunta de investigación, validando igualmente el modelo propuesto.

1.3.1.1. Antecedentes sobre como se ha abordado la antropización en estudios faunísticos y del paisaje. Una medida aproximada a la que se necesitaba para esta investigación, es el índice de hemerobia (*Hemeroby index*) (Steinhart, et al., 1999), no obstante, este no se adapta a las necesidades del presente estudio, ya que no

propone un diseño metódico del tipo rejilla de celdas como el que se propone, pues esto permite la correlación entre las variables que se miden dentro de cada celda; además, cada celda o unidad de análisis tomará una característica pictórica, como se mencionará mas adelante. Otros autores tratan el efecto de la antropización sobre diversos sistemas biológicos de manera cualitativa o con base en algún factor indicador, pero ninguno lo trata de manera integrada, es decir, teniendo en cuenta los diferentes tipos de coberturas y/o usos del suelo que se identifiquen en el paisaje; por ejemplo, Halffter y Arellano (2001) estudiaron la comunidad de escarabajos estercoleros de un paisaje con diferentes escenarios de cambio antrópico (México), para determinar si existía una respuesta a dicho cambio; estos autores solo asumen la antropización desde un punto de vista cualitativo de acuerdo con la conservación de coberturas vegetales (conservación de la cubierta arbórea, lo cual ellos asumen como un reflejo de la intensidad de la intervención humana) asignando tres valores a la perturbación antrópica (baja, media y alta). De manera mucho más superficial Lobo y Morón (1993), tratan el efecto antrópico sobre las comunidades de coleópteros a lo largo del tiempo en áreas protegidas mexicanas. En los dos anteriores trabajos se menciona la escasez de estudios donde se estudie el efecto de la antropización sobre las comunidades biológicas en el trópico, pero en ninguno de ellos se trata de una manera sistemática una medida cuantitativa de la antropización.

Steenmans y Pinborg (2000), diseñaron un índice para medir el grado de fragmentación antropogénica a partir de rejillas de celdas similar al que se propone en este estudio, no obstante, ellos lo limitan a dos tipos de coberturas, una de conectividad sensitiva y otra de conectividad no sensitiva, el resto del paisaje es tratado de una manera neutral, lo cual era de esperarse, pues tratan específicamente la fragmentación, que es solo una de las consecuencias de la antropización, mas no la antropización del paisaje en conjunto; además, estos autores ponderan las coberturas de una manera que no se adapta a las necesidades requeridas para el estudio presentado en este documento.

Otros trabajos donde se trata el efecto de los fenómenos antropogénicos sobre los ecosistemas, son aquellos donde se estudia el efecto de los gradientes urbano-

rurales sobre diferentes sistemas o elementos biológicos; por ejemplo, Blair (1999) estudia el efecto de un gradiente urbano-rural sobre aves y mariposas, tomando como punto central del gradiente, un sitio urbanizado a partir del cual se muestrea un área circundante con un radio de 3 km (USA); empleando una metodología similar en el neotrópico (*point-count method*), Reynaud y Thiuluose estudiaron el cambio de la diversidad de aves a lo largo de un gradiente urbano-rural en Cayenne (French Guiana). Estos dos trabajos clasifican la modificación antropogénica de acuerdo a variables que incluyen aspectos de vegetación y factores físicos como ruido, densidad urbana, incremento poblacional, entre otros, pero su análisis espacial no presenta una metodología que abarca el área de estudio en su totalidad, sino puntos que los autores consideran estratégicos.

Tampoco se encontró una medida adecuada que no requiriera sistemas tecnológicos costosos y de alta complejidad; esto llevó a desarrollar un sistema de medición cuantitativa de la antropización basado en la percepción remota, que es mensurada de manera sistemática, permitiendo correlacionarla con las variables de la taxocenosis de Calliphoridae; también permite hacer comparaciones entre las unidades de análisis y entender el área de estudio (o cualquier otro fragmento del paisaje) como un mosaico de ecosistemas con diferentes grados de antropización o como un gradiente antrópico. Igualmente se probó su correspondencia con el fenómeno medido y su utilidad.

1.3.1.2 Método propuesto para medir la antropización (Índice Integrado Relativo de Antropización INRA). Para la estimación del grado relativo de antropización se debe partir de fotografías aéreas, imágenes satelitales o de cualquier otro tipo información espacial gráfica que permita identificar las características necesarias para estimar la antropización de un área a estudiar. La escala de trabajo o de resolución puede ser relativa a las necesidades de análisis, al detalle que requiera el investigador o a la compatibilidad con otros análisis.

En primer lugar se deben definir las dimensiones de las unidades análisis (**UA**), es decir, al área a la cual se le va a asignar un valor de antropización. Después de que se han definido las dimensiones de las UA, se debe determinar cuantas de estas

unidades se trabajarán y cual es su ubicación espacial en una fotografía aérea, en una imagen satelital o en cualquier otro tipo información espacial gráfica, como cartografías temáticas sobre usos del suelo o coberturas vegetales.

Ya teniendo ubicada la zona a analizar y sus respectivas unidades de análisis, se procede a dividir cada una de estas en cien partes iguales, las cuales se llamarán subunidades de análisis (**SUA**).

El paso a seguir, se enmarca dentro de los análisis de uso de suelo o cobertura del suelo (*land used/land cover*) (Steinhardt, et al., 1999). Se propone trabajar con tres coberturas de base (coberturas definidas con base en las usadas por Linburg y Schmidt, 1990):

- **Urbanas**, que incluyen áreas residenciales, industriales, estériles y pavimentadas.
- **Agrícolas y/o rurales**, que incluyen cultivos, pastizales y tierras de rancheo (\cong pastoreo).
- **Bosque**, que incluyen bosques, humedales y corrientes de agua¹⁴.

Cuando ya se han definido las coberturas o usos del suelo sobre el área de estudio, se les debe asignar un valor entre cero (0) y uno (1), esto con el fin de darle a cada SUA un valor de antropización parcial, aportando un valor equivalente a la cobertura o uso de suelo a la medida de la antropización de las UA. La determinación de estos valores parciales de antropización es inherente a la zona de estudio, lo que le confiere carácter relativo al INRA.

Después de haber determinado las coberturas y/o usos de suelo y haberles asignado un valor entre cero (0) y uno (1) a cada uno de acuerdo al grado de antropización estimado dentro de ellas, se procede asignarle este valor a cada SUA de acuerdo a la cobertura y/o uso de suelo que dentro de ella se identifique.

¹⁴ Estas categorías son usadas para un estudio del efecto de un gradiente urbano-rural sobre las comunidades de peces en ríos de New York.

Ya identificados los valores de antropización para cada SUA, se procede a estimar el grado relativo de antropización por unidad de análisis con base en la siguiente expresión:

$$INRA = \frac{\sum SUA'}{100}$$

Donde, $\sum SUA'$ = la sumatoria del valor de antropización parcial de todas las SUA.

El hecho de que se empleen todas las categorías de antropización determinadas a partir de la identificación de los usos de suelo o de coberturas, es lo que le otorga la característica de integrado al INRA.

1.3.1.2.1 Correspondencia espacial del INRA. Con el fin de darle correspondencia espacial al INRA, se puede emplear un método sencillo basado en el concepto de unidad pictórica (píxel) (Pope et al., 1994), donde las SUA y las UA, toman la característica de un píxel o unidad pictórica (textura, color, etc) equivalente al valor o categoría de la antropización determinada dentro de ellas.

1.3.1.3 Empleo y validación del INRA en este estudio. Para medir la antropización en la zona a estudiar, se eligió una franja semirectangular de 12 km² (2 x 5 km aprox.), donde se distinguieron diferentes grados de antropización (Figura 1), lo cual permitió probar la funcionalidad del INRA y usarlo para dar respuesta a la pregunta de investigación, para lo cual se interpretaron fotografías áreas de la zona estudio (Fotografías aéreas No. 000021 y 000022, IGAC C-2449 del 20 de Marzo de 1991, escala: 1:60.000; No. 178 IGAC C-2089 de 1983, escala 1:27.000).

Los cuadrantes de 1 km.² (UA, unidades de análisis y/o cuadrantes de muestreo) (Figura 1) se subdividieron en 100 unidades iguales (0,01 Km² cada una), a las cuales se les asignó un valor de antropización de acuerdo con el uso del suelo o cobertura vegetal identificado dentro de ellas (Figura 30), la definición de las coberturas o usos del suelo se basó en parte, en las categorías propuestas por Linburg y Schmidt (1990). A estas categorías se les asignaron valores entre cero

(0.00) para las más conservadas o menos intervenidas por el ser humano y uno (1,00) para las más modificadas (Tabla 13). Posteriormente se hizo una sumatoria de los valores de las cien celdas por unidad de análisis y se dividió entre el total de partes por unidad de análisis (100), empleando la fórmula del INRA obteniendo el grado o porcentaje relativo de antropización por UA.

Los grados de antropización encontrados para cada cuadrante de muestreo fueron diferenciados a escala espacial gráfica, por medio de colores en tonos de verdes y rojos como se muestra en la figura 32. Los tonos corresponden proporcionalmente al grado de antropización¹⁵, con lo cual se muestra la fidelidad y congruencia de este análisis en relación con las fotografías aéreas de la zona de estudio, validando de esta forma la utilidad del INRA.

1.3.1.4 Relación del grado de antropización de la zona de estudio y las abundancias relativas de la taxocenosis estudiada. Para contrastar la hipótesis propuesta, referida a la determinación del patrón de distribución espacial de los Calliphoridae y fauna asociada por el grado de modificación del ecosistema por el ser humano, se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman¹⁶ (Sokal y Rohlf, 1969; McAleece, 1997) de cada uno de los taxa identificados y el grado de antropización determinado para cada cuadrante.

1.3.2 Mapas de abundancia de los taxa focales. Con el fin de analizar gráficamente la distribución horizontal de los taxa focales de este estudio (*Opsodexia*, *Phaenicia*, Calliphoridae, Diptera, Hyme-1, Hyme-2 y Hymenoptera), se construyeron mapas de abundancias, empleando el mismo método que para hacer los mapas de antropización, esto es, que a cada valor de abundancia de los taxa determinados se les asigna un tono de color equivalente al número promedio de

¹⁵ Cada tono es una proporción de rojo y verde, donde el mayor grado de antropización adopta un valor de color rojo RGB de 255 y 0 de verde RGB; estos valores se adoptan como base y en adelante se toma la proporción en rojo de acuerdo con el grado de antropización, la diferencia con el valor máximo (255) se le suma en verde. Este procedimiento se hizo con la ayuda del programa Microsoft PowerPoint.

¹⁶ El coeficiente de correlación de Spearman es un *test* de asociación no paramétrico entre dos variables (Sokal y Rohlf, 1969).

individuos por categoría taxonómica por cada cuadrante; luego cada cuadrante de muestreo fue pintado con ese tono¹⁷.

1.3.3 Posibles causas específicas de la determinación del patrón espacial de Calliphoridae: análisis a nivel de microhábitat. En esta parte del estudio se pretende mostrar las relaciones que se establecen entre las características de la taxocenosis y las variables de microhábitat (ver anexo B). Con este fin se realizó un análisis de correlación por rangos de Spearman (Sokal y Rohlf, 1969; McAleece, 1997) entre las variables de microhábitat colectadas, con las abundancias realitivas de la taxocenosis. Del análisis de correlación general, se extrajeron los valores mayores o iguales a $|0.50|$ ¹⁸.

¹⁷ Hendrickx et al (1999), usa celdas de 0.125° (13.9 Km.) de latitud/longitud, para realizar un análisis de abundancia y distribución de moscas tse-tse en África y establecer su relación con variables climáticas y agroecológicas.

¹⁸ se toma este valor inicial como discriminante de las correlaciones, desde un punto de vista arbitrario, solo sustentado en que esta es una asociación de mínimo el 50% entre dos variables.

2. SOBRE EL TAXÓN EN ESTUDIO Y EL ESTADO DEL ARTE

“Lame aquí, chupa allá, una vecina la incomoda, salta, revoletea, cae otra vez en sitio libre, se hace una cuidadosa cepillada de la cabeza con las patas anteriores, ya contaminadas, y se deleita voluptuosamente alisándose las alas y acariciándose el abdomen con los remos traseros; sorbe y aspira nueva y golosamente hasta henchirse en aquel primer banquete tan succulento para ella como abominable para su presumido o fiero fabricante.” (pg: 204)

Alonso Restrepo
Meditaciones biológicas sobre la muerte
1944

El propósito de este capítulo, es presentar una revisión bibliográfica actualizada sobre algunos estudios entomológicos realizados en Suramérica y el mundo sobre Calliphoridae y/o su gremio.

Los Calliphoridae son dípteros (moscas) robustos de tamaño mediano y de colores usualmente metálicos verdes o azules; sus estadios larvales son de hábitos generalmente sarcosaprófagos. Se conocen más de mil especies en el mundo, y representan, además, de su relevante papel ecológico como descomponedores, importancia en el campo médico, veterinario, económico y forense.

2.1 APROXIMACIÓN PRELIMINAR AL ORDEN DÍPTERA

Antes de abordar la familia de dípteros denominada Calliphoridae, se hará una breve descripción morfológica y de otros aspectos biológicos sobre el plan básico en el cual esta contenida: el orden Díptera.

El orden Díptera es uno de los más diversos de la clase Insecta (Arthropoda) (con más de cien mil especies conocidas por la ciencia), este se encuentra representado a lo largo de todo el mundo y su nombre hace referencia a que poseen un par de alas (*dí*, dos; *ptera*, alas) visibles a simple vista, siendo otro par de alas, reducido a los denominados alteres (esta particularidad es un sobresaliente carácter apomórfico del orden), órganos empleados para mantener el equilibrio en el vuelo, lo cual se constituye en la principal característica que identifica a los dípteros adultos. El término con el que usualmente son conocidos es el de moscas (*flies*) (Borror et al, 1989; Smith, 1986).

2.1.1 Caracteres usados en la identificación de díptera. Dada la necesidad de referirse de manera precisa a las características de la familia Calliphoridae, es importante exponer de manera general algunos caracteres que se usan en la identificación de estos insectos. Según Borror et al. (1989) los principales caracteres utilizados para la identificación de Díptera se encuentran en las antenas, patas, alas y *chaetotaxia* (disposición de las setas, principalmente en la cabeza y el tórax). Ocasionalmente otros caracteres son usados, como los que se encuentran en la cabeza, además del tamaño, la forma y el color del insecto.

Una de las principales dificultades del estudio de los Diptera es la variada terminología usada por diversos autores (McAlpine, 1981), no obstante, en este texto se tratará de usar una sola terminología o de mostrar las variaciones hechas por los autores consultados.

2.1.1.1 Antenas. Las antenas varían de familia a familia y a veces dentro de ellas y en algunas ocasiones permite diferenciar el sexo de algunas especies (Eg: mosquitos *Aedes*) (Borror et al, 1989); este órgano es uno de los caracteres más importantes en la clasificación de los Díptera (McAlpine, 1981; González y Carrejo, 1992).

Básicamente las antenas de las moscas consisten en tres segmentos articulados: escapo (segmento basal, primer segmento), pedicelo (segundo segmento) y *flagellum* (tercer segmento). En Nematóceras, el *flagellum* puede estar subdividido en flagelómeros y en Brachycera puede tener divisiones tenues (Borror et al 1989; Smith 1986; González y Carrejo, 1992); (figura 4).

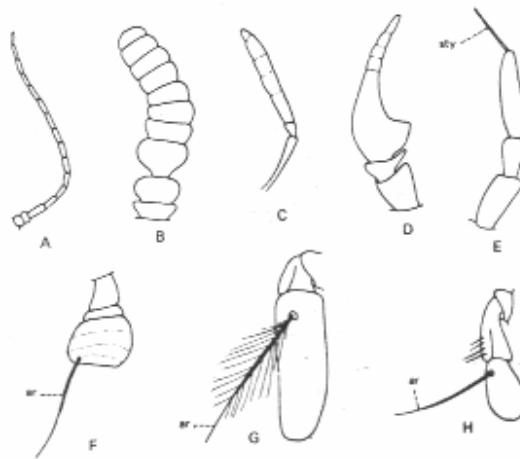


Figura 4. Tipos de antenas de los Díptera. A, Mycetophilidae; B, Bibionidae; C, Stratiomyidae; D, Tabanidae; E, Asilidae; F, Stratiomyidae; **G, Calliphoridae**; H, Tachinidae Tomado de Borror et al (1989).

En el tercer segmento antenal (*flagellum*) de muchos Brachycera se puede presentar un proceso alargado o un apéndice terminal denominado *styli*; cuando este es dorsal y parecido a una seta, se llama arista. La arista puede ser desnuda, pubescente o plumosa. En algunos Muscomorpha el segundo segmento antenal puede presentar una fisura lo cual es un carácter típico de los Calyptrate (McAlpine, 1981; Borror et al, 1989; González y Carrejo, 1992; Smith, 1986).

2.1.1.2 Patas. La diversidad en la estructura de las patas, provee muchos caracteres taxonómicos en diversas familias de Díptera (McAlpine, 1981). Los principales caracteres de las patas usadas para separar grupos de moscas, son la estructura del *empodium* y la ausencia o presencia de espuelas y setas. El *empodium*, es una estructura levantada entre las garras del último segmento tarsal, que puede ser parecido a una seta (Ej: Rober

Fly), que es ausente en muchas moscas. En algunas familias es largo y membranoso y puede tomar la apariencia de un *pulvilli* (Ej: horse fly). El *pulvilli*, es una almohadilla en el ápice del último segmento tarsal, sobre la base de cada garra. Las moscas pueden tener dos almohadillas (dos pulvilli), tres almohadillas (dos pulvilli y un empodium pulviliforme) o no tener almohadillas (pulvilli ausente) en el último segmento tarsal (Figura 5, A) (Borror et al., 1989).

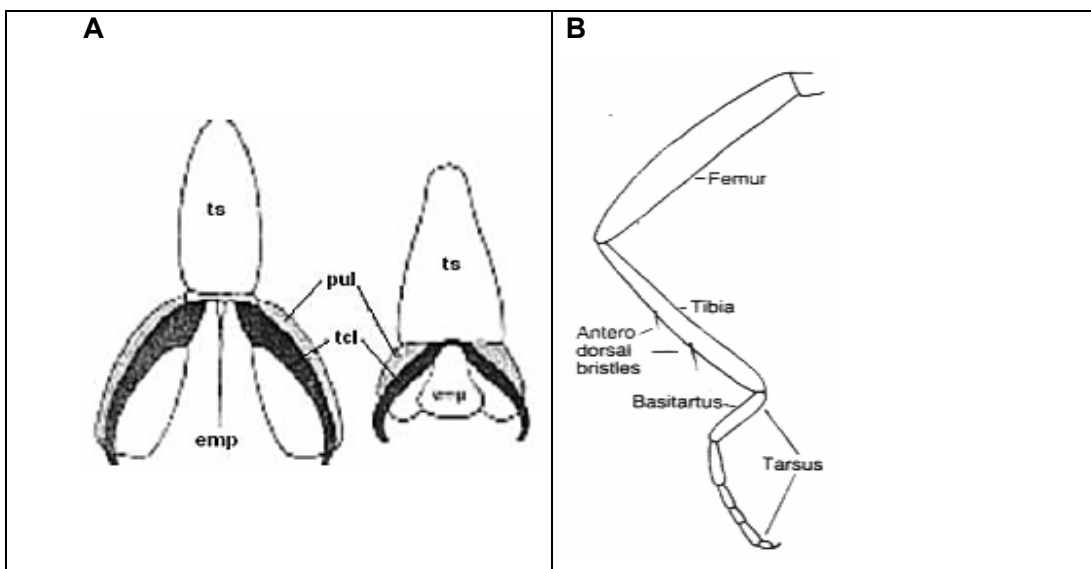


Figura 5. A. Último segmento tarsal de una extremidad de Díptera. Tomado de Borror et al 1989; **B.** Extremidad de un Díptera. Ptbr: setas preapicales. Tomado de Smith (1986).

Las espuelas tibiales son caracteres importantes para la identificación de Díptera. Estas son estructuras parecidas a espinas, usualmente localizadas en la parte distal de la tibia. Las setas preapicales de la tibia se ubican en la superficie exterior o dorsal, próximas al ápice (setas tibiales preapicales) (Scromyzidae) (Borror et al., 1989) (Figura 5a).

2.1.1.3 *Alas.* Los caracteres de las alas, especialmente la venación son considerablemente utilizados para la identificación de los dípteros a nivel de familia y categorías taxonómicas inferiores. La venación en este orden es relativamente

simple¹⁹. Algunas veces, el color y la forma de las alas o los caracteres en los lóbulos sobre la base de las alas, son útiles en la identificación (Borror et al 1989; McAlpine, 1981). En muchas moscas, las alas presentan una incisión en el lado posterior, cerca de la base donde se separa un pequeño lóbulo basal, llamado álula. Del lado distal del álula está el lóbulo anal. En el extremo de la base del ala (lado proximal de álula), se pueden presentar dos lóbulos llamados calypteres (singular *calypter*) (algunos autores le llaman escama). El *calypter* próximo al álula es el superior (escama alar) y el otro, el calypter inferior (escama torácica). Los calypteres pueden variar en tamaño, color y forma para diferentes grupos (Borror et al 1989; Smith, 1986; McAlpine, 1981) (Figura 6, Figura 7).

Existen dos terminologías venacionales comúnmente usadas para este orden, el Comstock - Needhan y el sistema antiguo en el que las principales venas longitudinales son numeradas (Borror et al., 1989). Esencialmente se reconocen seis principales venas: costa (C), subcosta (Sc), *radius* (R), media (M), *cubitus* (Cu), y anal (A) (McAlpine, 1981) (Figura 7).

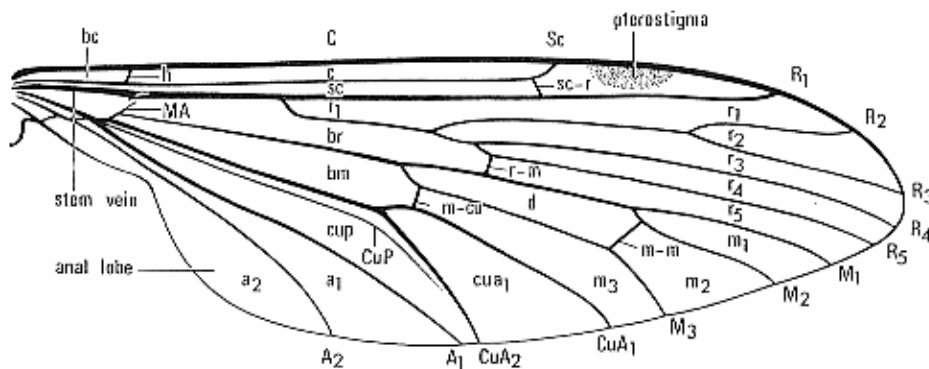


Figura 6. Plano del ala de un Díptera

¹⁹ La venación alar de Díptera constituye una de las más evolucionadas (Carrejo y González, 1997)

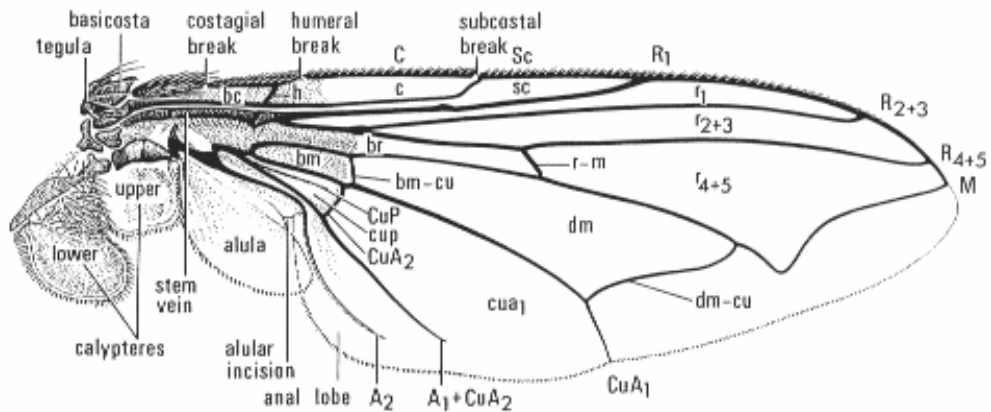


Figura 7. Ala de un Calliphoridae (*Paralucilia wheeleri*). Tomado de McAlpine (1981).

2.1.1.4 Chaetotaxia. En la identificación de algunas moscas, especialmente grupos muscoideos, son bastantes usados el número, el tamaño, la posición y la disposición de las setas largas presentes en la cabeza y en el tórax (Figura 8) (Borror et al, 1989).

2.1.1.5 Suturas de la cabeza y el tórax. La principal sutura usada en la identificación de moscas es la sutura frontal: Esta tiene usualmente forma de U invertida y se extiende desde la base de las antenas, hasta la margen inferior de los ojos compuestos. Entre el ápice de la U y la base de las antenas se presenta una pequeña forma creciente esclerotizada, llamada lúnula frontal; la presencia de la sutura frontal distingue la división Schizóphora (Brachycera) (Figura 9).

Otra sutura taxonómicamente importante es la sutura transversal en la parte anterior del mesonoto, que permite separar la mayoría de los Calyprate de los Acalyprate muscoideos. Los muscoideos Calyprate, tienen suturas en la porción lateroposterior del mesonoto, con la separación del *calli* postalar (Borror et al, 1989).

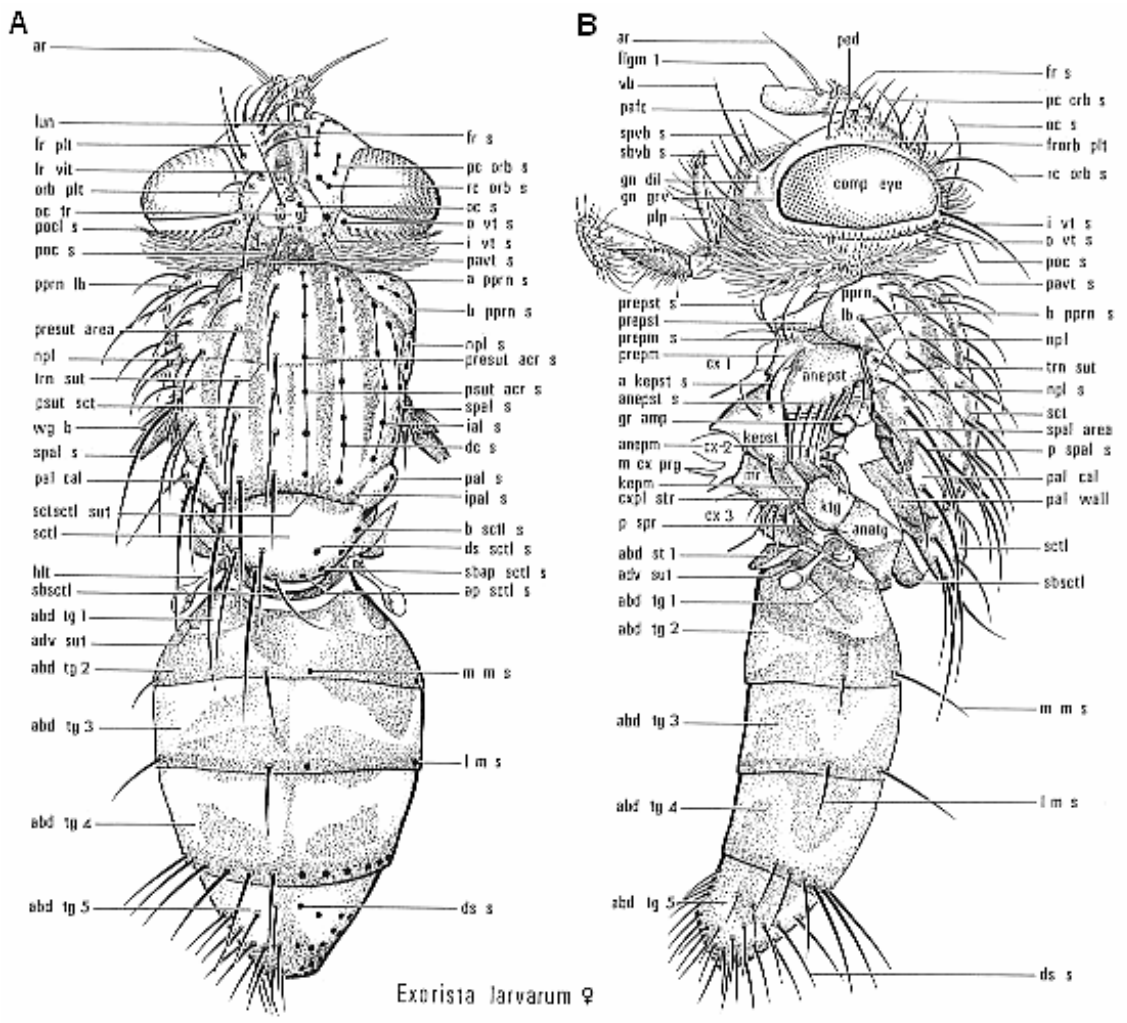


Figura 8. *Chaetotaxia* de un Diptera. Tomado de McAlpine (1981). **A.** vista dorsal; **B.** vista lateral.

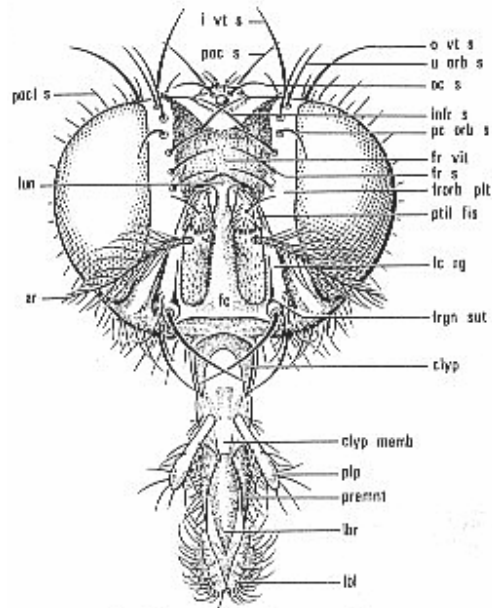


Figura 9. Suturas y partes de la cabeza de un Diptera. Tomado de McAlpine (1981)

2.2 ALGUNOS ASPECTOS BIOLÓGICOS DE LOS CALLIPHORIDAE

Los Calliphoridae al ser insectos holometábolos, presentan diferentes estados y estadios de metamorfosis a lo largo de su ontogenia (huevos, larvas, pupas e imagos o adultos), difiriendo considerablemente en su forma y función. Por este motivo es importante describir cada estado de manera independiente. A continuación se mencionan algunas características de los principales estados de la metamorfosis de los Calliphoridae.

2.2.1 Huevos. Los huevos se caracterizan por tener colores en tonos de blanco y amarillo con forma de “banano” (ovoide elongada); su longitud oscila entre los 0.9 – 1.7 mm. y el ancho entre 0.3 – 0.4 mm; estos presentan una banda central longitudinal. Una hembra puede colocar cientos o miles de huevos a lo largo de su vida (Smith, 1986; Haskell et al, 1996; Shewell, 1981) (Figura 10).



Figura 10. Huevo de Calliphoridae en el momento de la eclosión, pasando de estado de huevo a larva. Tomado de Smith (1986).

2.2.2 Larvas. Las larvas, llamadas así desde que eclosionan hasta su estado prepupal, se caracterizan por ser vermiformes, acéfalas y ápteras; la parte anterior de las larvas de Calliphoridae es más aguda (acuminada) que la posterior (muscidiformes); son de color amarillo crema y presentan una mancha oscura en el área del vientre, conocida como cámara de sangre (buche) (Smith, 1986; Haskell et al., 1996), su tamaño oscila entre los 1mm y 20mm y a lo largo de su cuerpo se pueden reconocer doce segmentos incluyendo el denominado cefálico (McAlpine, 1981; Smith, 1986; Haskell et al., 1996) (Figura 11). Es frecuente encontrar en el mesotórax y abdomen de los estadios larvales, bandas completas de microespinas y las larvas de algunas especies de *Chrysomya*, presentan procesos carnosos que les dan apariencia pilosa (Pape, 1994).

En el segundo segmento (primero torácico), en la parte lateroposterior, las larvas de Calliphoridae, exhiben los denominados espiráculos anteriores, los cuales pueden tener terminaciones entre 6 y 12 dígitos. Al final de la parte posterior de la larva, se encuentran los espiráculos posteriores (caudales), que se pueden constituir en caracteres diagnósticos para la determinación de Calliphoridae (James y Harwood, 1969). Los espiráculos posteriores forman placas circulares y en algunas especies se encuentran dentro de depresiones, siendo rodeados por unos tubérculos en forma de cono (papilas cónicas). Cada espiráculo puede poseer un peritrema completo o casi completo que rodea tres hendiduras (*slits*) longitudinales, convergiendo en un botón ventromesal (las hendiduras son oblicuas y en algunos casos casi horizontales) (Peterson, 1960). El extremo anterior está provisto de un par de papilas fotosensibles (Oliva, 1997) (Figura 11).

El esqueleto cefalo-faríngeo es usado para la identificación, además del esclerito oral accesorio, que esta ubicado en la parte basal de los ganchos bucales. Los ganchos bucales (mandíbulas) aparecen en pares, son muy pigmentados, retráctiles, bastante esclerotizados, no oponibles, se mueven en el plano vertical y aparecen a medida que se desarrolla el esqueleto cefalo-faríngeo (Smith 1986; Oliva, 1997; Shewell, 1987) (Figura 11).

En las larvas de Calliphoridae y otros dípteros muscoideos, es posible identificar tres diferentes estadios denominados instares (Figura 11). La identificación de estos se basa en la presencia de los espiráculos anteriores y la aparición de hendiduras en los espiráculos posteriores (Smith 1986; Oliva, 1997; Shewell, 1987), los instares larvales son los siguientes:

- I Instar: Menor de 2 mm. de largo; una o no obvia apertura espiracular y espiráculos anteriores ausentes.
- II Instar: De 2 – 9 mm. de largo; dos hendiduras en cada espiráculo posterior y espiráculos anteriores presentes.
- III Instar: De 9 – 22 mm. de largo; tres hendiduras en cada espiráculo posterior y espiráculos anteriores presentes.

Las larvas en el estado prepupal dejan de comer, pierden la mancha oscura en su vientre, su longitud se acorta y aparecen en la parte anterior unos rasgos oscuros internos. La prepupa es de color crema opaco (Oliva, 1997; Haskell et al., 1996).

2.2.3 Pupas. El exoesqueleto del tercer instar larval, forma una cáscara dura conocida como puparium (puparia en plural) que guarda el estado pupal. Esta tiene forma de barril con el cuarto segmento estrangulado y un par de cuernos espiraculares muy cortos. Inmediatamente después de la empupación son de color opaco y después de varias horas se endurecen y se tornan de color marrón oscuro (Smith, 1986, Haskell et al., 1996) (Figura 12). Inicialmente se produce una pupa

criptocefálica. Luego de algunas horas, la cabeza se evagina generando una pupa fanerocefálica, (Oliva, 1997; Smith, 1986).

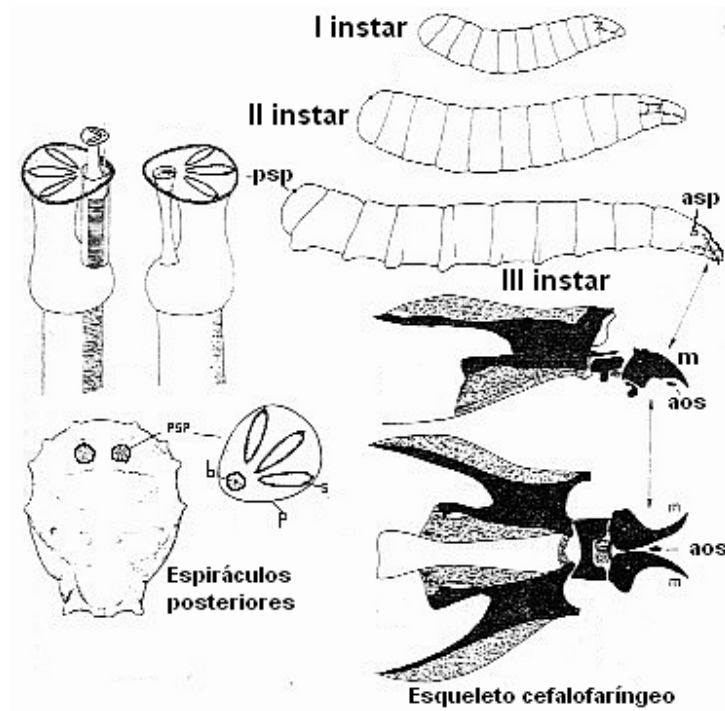


Figura 11. Detalles estructurales de las larvas de Calliphoridae. Tomado de Smith (1986).

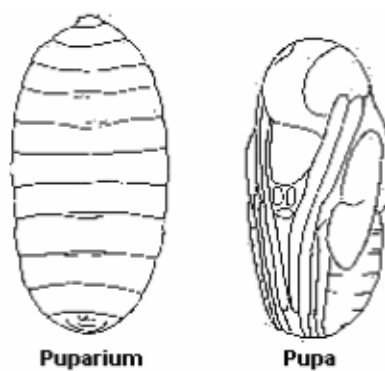


Figura 12. Pupa y puparium de Calliphoridae. Tomado de Smith (1986)

Amorin (2001) basado en la nomenclatura propuesta por Greenberg y Szyska en el año de 1984, realizaron un estudio para evidenciar diferencias interespecíficas de Calliphoridae en estado pupal; las diferencias se basan en el número y ubicación de los tubérculos periespiraculares y la distancia entre los peritremas. Diferencias en forma y volumen de los tubérculos de la puparia en la región posterior se constituyen en caracteres que permiten distinguir entre tres especies de Calliphoridae (*Chrysomya megacephala* C. *putoria*, *Cochliomya macellaria*); igualmente, la distancia entre los peritremas, permite distinguir entre las tres especies.

2.2.4 Adultos. Los Calliphoridae adultos son a menudo de color metálico, generalmente en tonos verdes o azules, pero se conocen varios géneros de colores pardos y oscuros; son bastantes compactos y su tamaño varía de mediano a grande dentro de su orden (4.0 – 16.0 mm.). El arista de la antena es plumosa hasta la punta, tienen dos (raramente tres) setas notopleurales; la hipopleura y propleura presentan setas bien definidas; el scutelum es recto y el abdomen no tiene cerdas; Calliphoridae tiene una hilera de setas bajo el espiráculo torácico posterior (setas merales) y la vena M es encorvada; el scutelo es cóncavo o ligeramente abultado (Carrejo y González, 1992; James y Harwood, 1969; Dear, 1986; Borror et al 1989; Pape, 1994) Estas moscas se pueden reconocer por sobrevolar sobre desechos y animales muertos (Haskell, et al., 1996); según Pape (1994), un carácter distintivo de la mayoría de Calliphoridae es un espiráculo torácico posterior bastante grande (Figura 8).

Sewell (1989) presenta una descripción detallada de la morfología del estado adulto de la familia Calliphoridae. A continuación se presenta parte de esta descripción.

Cabeza: esta es usualmente más ancha que alta, el *frons* es ligeramente inclinado y raramente prominente; el eje antenal es igual o menor que el eje de la *vibrissa*; la lúnula es expuesta (visible), desnuda y lustrosa; la seta frontal, alcanza el pedicelo; la placa fronto-orbital y el margen frontal de la *vitta* usualmente presentan finos y numerosos pelos largos; la parafacial usualmente peluda y la *vibrissa* fuerte; la ranura genal es larga y usualmente desnuda; la cresta facial es peluda en la parte

inferior, pero raramente cetosa; la gena es raramente menor que la cuarta parte del ojo y frecuentemente muy ancha; la *post-gena* generalmente es bien desarrollada; el *post-cranium* es de forma convexa en la parte inferior y poco cóncavo en la parte superior; las setas intrapostoculares (entre el margen del ojo y la línea postocular) usualmente presentes, exhibiéndose algunas veces muy pálidas y sutiles; el escapo antenal es muy corto presentándose al mismo nivel que la lúnula; el pedicelo es corto y el primer flagelómero de dos a seis veces más largo que el pedicelo; el arista es plumosa, casi tan larga como la antena; la proboscis es corta; el *palpus* raramente es masudo (clavate) y muy filiforme, generalmente es de color amarillo (Ibid).

Tórax: la parte media del *propleuron*, *prosternum*, pared postalar y área metasternal usualmente son peludas; presenta pelos infraescamales y fuertes *setae* exhibiéndose series de dos a tres setas en las porciones presuturales y postsuturales del *escutum*; de dos a cinco setas postpronotales; la seta anterior presutural supraalar algunas veces es ausente y cuando esta se presenta se encuentra cerca del margen notopleural; presenta dos setas notopleurales, con la anterior algunas veces distintivamente grande; una de las tres setas laterales escutelares presente, frecuentemente con unas suplementarias débiles; las setas apicales escutelares son usualmente fuertes; las setas proepisternales y proepimerales presentes; exhiben de siete a diez setas anepisternales, las dos superiores cortas e inclinadas; el anepimeron es peludo y ocasionalmente tiene setas débiles por encima; las setas katepisternales usualmente se encuentran ordenadas 2:1, raramente 1:1 o 1:2; los espiráculos son usualmente largos; el subcutelum es pequeño y rara vez desarrollado (Ibid).

La base del ala presenta débiles pelos en el hoyo timpánico y en la parte anterior del borde supraescamal; este borde, algunas veces presenta conspicuos grupos de setas posteriores; los calípteres frecuentemente son peludos en las caras dorsal o ventral; la parte basal de la vena base (R), algunas veces es ciliada dorsalmente; el esclerito subcostal, algunas veces es setoso; la vena R_{4+5} , usualmente presenta pelos o espinas en el nudo y mas allá; la espina costal raramente desarrollada; el

encorvamiento de la vena M es usualmente abrupta, en ángulo recto o agudo y celdas r_{4+5} usualmente se presentan abiertas (Ibid).

Las patas son moderadamente robustas, con patrones de setas definidos en las tibias y los fémures (Ibid).

Abdomen: este presenta cinco segmentos que presiden los tres o cuatro segmentos que comprenden la terminalia; terguitos del 1 al 5 largos y terguitos 1 y 2 combinados; los esternitos son angostos; los espiráculos del 1 al 5 usualmente pequeños, desnudos y raramente muy largos (Ibid).

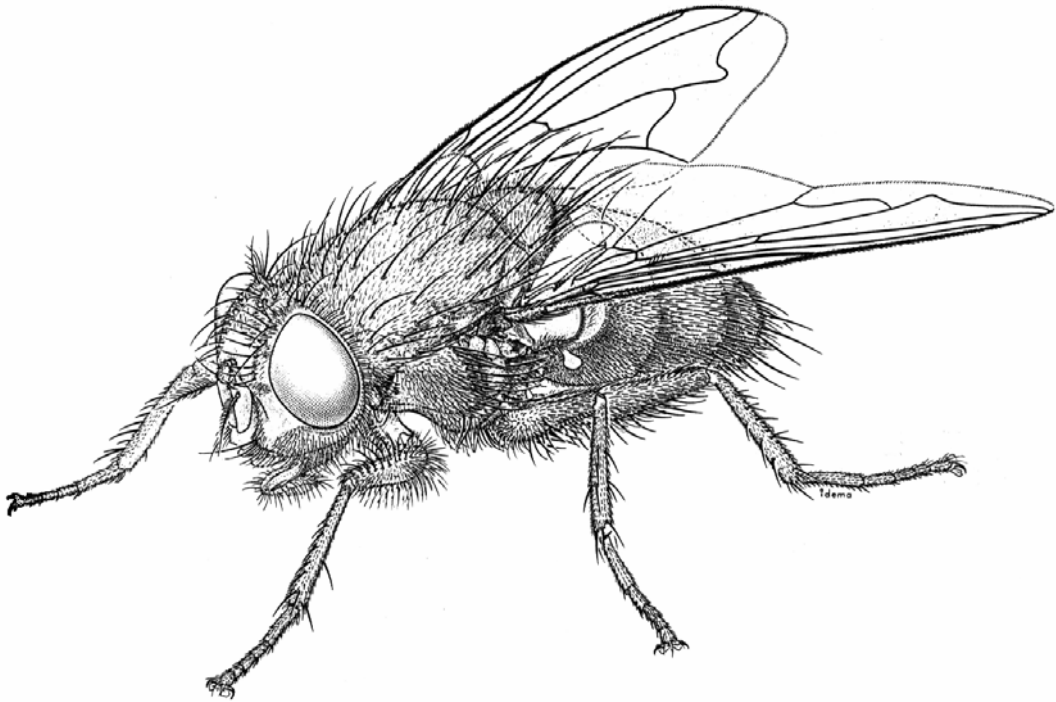


Figura 13. Adulto de Calliphoridae (*Calliphora vicina*; hembra). Tomado de Shewell (1989).

2.3 ALGUNOS ASPECTOS SOBRE LA SISTEMÁTICA DE CALLIPHORIDAE

Desde el punto de vista de la sistemática, los Calliphoridae no escapan a la relatividad de las clasificaciones. Una aproximación a este problema se encuentra en Rognes (1997) (...véase numeral 2.3.1...). Este autor presenta los sistemas de clasificación desarrollados por varios autores adscritos a la escuela cladista y evidencia las inconsistencias de las clasificaciones hechas para Calliphoridae y los giros que estas han dado; además propone una nueva clasificación a nivel de subfamilia para este clado.

A continuación se presentan algunos aspectos de la sistemática de Calliphoridae, abordando inicialmente la dimensión *taxonómica*, donde se tratará a grandes rasgos la nomenclatura y clasificación de este grupo y la dimensión *biosistemática* donde se comentarán específicamente aspectos filogenéticos y paleontológicos. Además, se mencionarán algunos resultados alcanzados en la sistemática de Calliphoridae basados en los métodos y técnicas de la biología molecular.

2.3.1 Sobre la taxonomía de Calliphoridae. En primera instancia se ubica la posición jerárquica de Calliphoridae de acuerdo con algunos autores:

Borror *et al* (1989) (Basado en McAlpine *et al*, 1981 - 1987) presenta la siguiente clasificación:

- Suborden Brachycera (incluyendo en parte a Cyclorrhapha y Orthorrhapha) (moscas cortas y carnudas).
- Infraorden Muscomorpha (Cyclorrhapha) (moscas de hendidura circular)
- Sección Calyptratae (moscas muscoideas calyptradas)
- Superfamilia Oestroidea
- Familia Calliphoridae (Metopiidae en parte) (Blow Flies)

González y Carrejo (1997) basados en Papabero (1967) quien se basa en Hennig (1954-1958) y Stone *et al* (1965) presentan la siguiente clasificación:

- Suborden Cyclorhapha (antenas trisegmentadas y aristadas, vena R con tres ramas, cuerpo robusto y setuloso. Los adultos emergen del puparium a través de una abertura circular (moscas que rompen en círculo) hecha por el *ptilinum*).
- División Schizophora (sutura frontal presente y lúnula distintiva)
- Sección Calyptratae (Calypteres diferenciados, segundo segmento antenal con hendidura evidente)
- Superfamilia Oestroidea
- Familia Calliphoridae

Entre diversos autores no existe un consenso sobre la taxonomía a nivel de subfamilia de Calliphoridae. Según González y Carrejo (1997) cuatro subfamilias se encuentran en el neotrópico: Mesembrinellinae, Toxotarsinae, Chrysomyinae y Calliphorinae.

Pape (1994) menciona que existen cuatro o cinco subfamilias para Costa Rica, entre estas; Calliphorinae, Luciliinae y Chrysomyinae, que generalmente se encuentran sobre carroña y sus larvas se desarrollan en grandes números sobre ésta; Melanomyinae que es una subfamilia con una especie aún no descrita en Costa Rica y Mesembrinellinae que esta restringida al bosque húmedo. Estas últimas son de colores parduzcos y larvíparas (Ibid).

Lehrer (1970 y 1972, en Rognes, 1997) reconoce las siguientes subfamilias de Calliphoridae: Mimodexiinae (ahora sinónimo de Rhinophoridae) (considerada por Rognes como grupo hermano de los Calliphoridae restantes), Calliphorinae, Polleninae, Chrysomyinae, Rhiniinae, Bengaliinae, Mesembrinellinae y Ameniinae. Este autor considera que Ameniinae y Mesembrinellinae, Phormiinae y Chrysomyinae además de Calliphorinae y Polleniinae son pares de grupos hermanos respectivamente, pero, según Rognes, este sistema de clasificación no es filogenético y muchos de los grupos que el llamó monofiléticos son en realidad parafiléticos.

Hennig (1973) (en Rognes, 1997) reconoce seis subfamilias: Mesembrinellinae, Ameniinae, Rhiniinae, Chrysomyinae, Calliphorinae y Polleniinae.

En recientes catálogos se considera que Calliphoridae incluye los siguiente subtaxa: Mesembrinellinae, Ameniinae, Phormiinae (frecuentemente considerado subgrupo de Chrysomyinae), Calliphorinae (donde variablemente se incluyen las tribus: Lucillini, Calliphorini, Phomosiini, Polleniini, Bengaliini), Toxotarsiinae, Polleniinae y Rhiniinae (Rognes, 1997).

Rognes (1986) (en Rognes, 1997) transfiere *Eurychaeta* (= *Helicobosca*) de Sarcophagidae y la asigna en una subfamilia separada de Calliphoridae, Helicobisiinae.

Shewell (1987) reconoce solo dos subfamilias: la Calliphorinae (con las tribus Calliphoriini, Polleniini, Angioneuniini, Lucillini) y Chrysomyinae (con las tribus Chrysomyini, Rhiniini, y Phormiini). Los tropicales toxotarsinos, están incluidos entre los Chrysomyinae pero distribuidos en dos tribus separadas (Rognes, 1997). Shewell basa su clasificación en la ausencia versus presencia de setas en la base de la vena.

Rognes (1991) (en Rognes 1997) argüe la parafilia del grupo Calliphorinae en consenso con muchos otros autores y provee definiciones en términos cladistas de las siguientes subfamilias de Calliphoridae: Calliphorinae, Chrysomyinae, Lucillinae, Melanomyinae, Poleniinae. Además, Rognes reconoce las subfamilias Auchmeromyiinae, Bengaliinae, Mesembrinellinae, Phymosiinae, Rhiniinae y Toxotarsinae, y además sugiere que las *Coodlouse flies* (Rhinophoridae) constituyen una subfamilia de Calliphoridae.

Pape (1992, en Rognes, 1997) incluye un número de subtaxas de Calliphoridae en su análisis de Oestroidea y describe a Helicoboscinae como grupo hermano de los subtaxas restantes. Este autor saca a Bengaliinae como grupo hermano de todos los restantes no Helicoboscinae y Calliphoridae. Los diez grupos no Helicoboscinae

y no Bengalinae forman una irresuelta maraña, excepto los (Chrysomyinae + Rhiniinae + Toxotarsinae) que se constituyen en un ensamblaje monofilético.

Rognes (1993 en Rognes, 1997) provee definiciones revisadas de Helicoboscinae subsecuentemente al descubrimiento de un nuevo género de esta subfamilia en los Himalayas. *Mystacinobia holloway* ha sido asignada variablemente en la familia Mystacinobiidae colocada por Holloway (1976) dentro de Drosophiloidea pero subsecuentemente Griffiths (1982) crea una subfamilia separada dentro de Calliphoridae, mientras que McAlpine (1989) la mantiene en su estatus de familia pero dentro de Oestroidea y coloca como su grupo hermano a los Calliphoridae (Ibid).

Oliva (1997) reconoce para Argentina, las subfamilias: Calliphorinae, Chrysomyinae, Toxotarsinae, basándose en la ausencia vs. presencia de pelos en las caras superior e inferior de la vena basal.

Rognes (1997) basado en un análisis cladista propone como familia Calliphoridae al grupo formado por las subfamilias (Luciliinae + Melanomyinae + Calliphorinae + Toxotarsinae + Chrysomyinae), el cual contiene a todos los Calliphoridae sarcosaprófagos. Este clado, es definido por largos escleritos ovopositorios, *cerci* del ovopositor de un único tipo, sistema de ductos de la espermateca de 2 + 1 y presencia de *lingulae*.

El anterior recuento de las clasificaciones a nivel de subfamilia, muestra el estado de inmadurez de la sistemática de Calliphoridae.

A nivel específico, se estima que hay más de mil especies de Calliphoridae descritas en todo el mundo (Smith, 1986), pero particularmente la fauna de Calliphoridae neotropical es escasa comparada con la del viejo mundo, por ejemplo, en Costa Rica se han registrado cerca de cincuenta especies y se estima que el total podría llegar solo al doble (Pape, 1994; Shewell, 1987).

2.3.2 Algunos aspectos biosistemáticos de Calliphoridae. Rognes (1997), menciona que Calliphoridae es la familia clave para lograr el entendimiento de la evolución y la filogenia de Oestroidea. Basado en un análisis cladista, Rognes menciona que si bien la especie que ocupa la rama más basal del cladograma presentado por este autor (*Mystacinobia zelandica*) es comedora de guano en todos sus estados, las otras ramas basales del cladograma abarcan taxa que están reproductivamente asociados con insectos y otros invertebrados vivos o muertos. La asociación con vertebrados (clado 20 Oestridae), la sarcosaprofagia (clado 31 Calliphoridae) y la macrolarviparí (clado 10 y Helicoboscinae clado 39) son estrategias de vida que parecen haberse originado tardíamente (Figura 14).

A pesar de que se han hecho adelantos en los sistemas de clasificación para este grupo, basados en el método cladista, es poco lo que se encuentra sobre aspectos biosistemáticos de este grupo relacionados con su historia evolutiva, ejemplo de esto son los estudios de sistemática molecular (...véase numeral 2.3.3...), donde se usan análisis filogenéticos, que raramente trascienden de aspectos taxonómicos.

Otros aspectos sobre la biosistemática de este grupo se han desarrollado para explicar la evolución del hábito parasítico (ver clasificaciones ecológicas de Calliphoridae ...numeral 2.4.3...)

2.3.2.1 Fósiles asignados a Calliphoridae. Pierce (1945, en Rognes, 1997) describe *Protochrysomia howardae*, (encontrada en la Brea Pits, Hancuck Park, los Angeles California USA; Pleistoceno), con base en ocho *puparia* fósiles descubiertos entre los fragmentos de una gigante ave fósil *Teratornis merriami*. Los *puparia* presentaban los espiráculos posteriores del mismo tipo que los Calliphoridae actuales, donde los espiráculos presentaban botones externos y peritremas abiertos. Dichos caracteres permitirían argumentar que los *puparia* pertenecían a individuos de la subfamilia Chrysomyinae. Evenhuis (1974 en Rognes 1997) hace sinónimos el nombre anterior con el reciente *Cochliomya macellaria* (Fabricius, 1775) (Rognes, 1997; Evenhuis, 1996; Shewell, 1989).

McAlpine en 1970 (en Rognes, 1997) describe cuatro puparia fósiles de la formación Edmonton en Drumheller (Alberta, Canadá) (encima del Cretácico, alrededor de 70 millones de años antes del presente), asignándoles una nueva especie *Cretaphormia fowleri*, convirtiéndose en el primer registro preterciario de un Oestroidea. *C. fowleri* es posiblemente una especie sarcosaprófaga y McAlpine la ubica dentro de Calliphoridae.

De acuerdo con la evidencia fósil, la edad mínima estimada para la superfamilia Oestroidea esta cerca de los 35 millones de años antes del presente y esta misma edad puede ser asignada para Calliphoridae (Rognes, 1997).

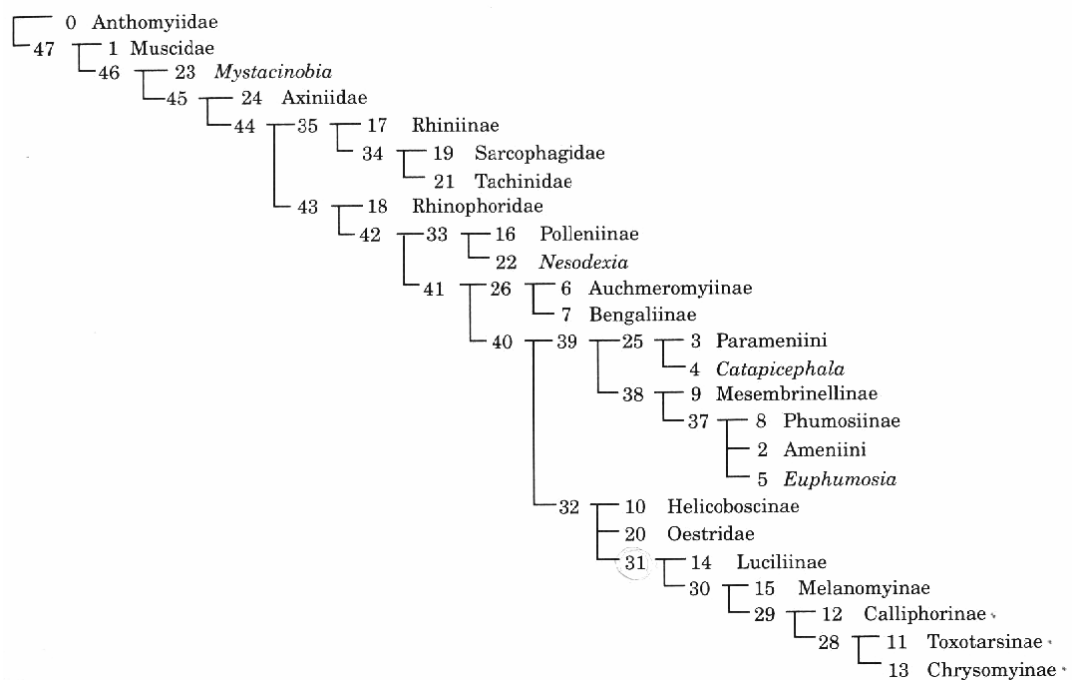


Figura 14. Cladograma para la superfamilia Oestroidea. Nodo 31 Calliphoridae. Tomado de Rognes (1997).

2.3.3 Sistemática Molecular. En la exploración de nuevos caracteres taxonómicos que permitan perfeccionar los sistemas de clasificación de los seres vivos, se han

desarrollado técnicas y métodos que permiten emplear a las moléculas constituyentes de los organismos vivos como caracteres para la realización de clasificaciones taxonómicas y el planteamiento de hipótesis filogenéticas (Nieto y Llorente, 1994)

El desarrollo de la sistemática molecular de Calliphoridae, se fundamenta en la importancia que este grupo representa a nivel médico, forense y económico y la posibilidad que brinda la biología molecular para identificar de manera fiable estados de desarrollo en los cuales la identificación con caracteres morfológicos no es posible o es muy dudosa (Benecke, 1998; Wallman y Adams, 1997, 2001; Wells y Sperling, 2001; Stevens et al., 2002).

A continuación se presenta una breve aproximación al estado de la sistemática molecular de Calliphoridae a nivel mundial.

Wallman y Adams (1997) emplean la electroforesis de aloenzimas, para evaluar los límites específicos de nueve formas del género *Calliphora* australiano, encontrando que estas son especies separadas y que no hay especies crípticas dentro del género; además se menciona la posible parafilia de este género.

Wallman y Donellan (2001), siguiendo con los estudios moleculares de moscas carroñeras en Australia, realizaron un análisis de las secuencias de mtDNA de estas moscas, con el fin de identificar su valor taxonómico. Ellos exploran la utilidad de las secuencias de DNA de los genes mitocondriales de la citocromo oxidasa, subunidades uno y dos (COI y COII) para la identificación de algunas especies comunes de moscas australianas que se desarrollan en la carroña, haciendo énfasis en especies de *Calliphora*, encontrando que estas secuencias no solo pueden ser útiles para la identificación, sino también para análisis filogenéticos. Bernasconi *et al* (2000) empleando también secuencias de COI y COII, estudiaron las relaciones filogenéticas dentro de Muscoidea, planteando que Calliphoridae, no pertenece a este grupo, sino a Oestroidea.

Wells y Sperling (2001) usaron el análisis filogenético a partir de secuencias de mtDNA, para identificar moscas de la subfamilia Chrysomyinae, concluyendo que la técnica empleada es eficiente para este fin y permite identificar especímenes de Chrysomyinae colectados en cualquier parte de Canadá o USA, a excepción de especies raras que se pueden encontrar en Florida y la frontera entre México y Texas. Además, ellos encuentran que el sistema tradicional de clasificación de Chrysomyinae, no coincide con el cladograma desarrollado por ellos.

Benecke (1998) usó la técnica denominada RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*) para tipificar insectos necrófagos, entre ellos varias especies de Calliphoridae.

Otros autores han abordado problemas como la hibridación entre especies o categorías intraespecíficas de distribución simpátrica por medio de análisis moleculares, por ejemplo, Stevens et al. (2002), evaluaron el estatus genético de las poblaciones de *Lucilia cuprina* en Hawaii, en relación con otras poblaciones colectadas a lo largo del mundo y examinaron la posibilidad de hibridación entre las especies de *Lucilia* que se encuentran en las islas de Hawaii. Estos autores usaron *complementary nuclear-28s subunit ribosomal RNA*, combinada con secuencias de COI y COII, lo cual fue analizado con herramientas filogenéticas, a partir de lo cual obtuvieron evidencias para argumentar la hibridación interespecífica dentro de *Lucilia*, además proponen la existencia de una subespecie híbrida hawaiana: *L. cuprina hawaiiensis*. Es importante mencionar, que estos autores asocian sus explicaciones con eventos históricos, específicamente con el poblamiento de las islas por parte de grupos humanos donde la hibridación de las dos especies de *Lucilia*, se pudo originar por la introducción de una de estas especies durante procesos de migración humana.

En esta misma línea de investigación, Hall et al. (2001) evaluaron las hipótesis relacionadas con la separación de *Chrysomya bezziana* en tres razas biogeográficas (africana, arábiga y sureste-asiática), para este fin, usaron análisis cladísticos de secuencias de mtDNA. De acuerdo con los resultados obtenidos, estos autores pudieron reconocer solo dos razas de *C. bezziana*: una para la región

de África subsahariana y otra para la región del Golfo y Asia; las explicaciones son relacionadas también con los procesos de migración humana.

2.4 ALGUNOS ASPECTOS SOBRE ECOLOGÍA DE CALLIPHORIDAE

Los Calliphoridae cumplen una función esencial en las cadenas tróficas, ya que participan directamente en el proceso de descomposición de la materia orgánica y su reintegro al ecosistema, (Wallman y Donnellan, 2001; Wallman y Adams, 1997; González y Carrejo, 1992; Amorío y Ribeiro, 2001); este taxón, junto con Sarcophagidæ y Muscidæ, son considerados como los insectos descomponedores más importantes (Souza y Lnhares, 1997).

En el viejo mundo, los géneros *Calliphora*, *Lucilia* y *Chrysomya*, se tienen como las especies carroñeras más importantes y en Sur Africa, *Chrysomya albiceps* y *C. marginalis*, son referenciadas como especies determinantes en los procesos de descomposición de carroña (Souza y Lindares, 1997); en el nuevo mundo, *Phormia regina*, *Cochliomya macellaria* y varias especies de *Phaenicia* y *Calliphora* son identificadas como los carroñeros mas importantes (Souza y Lindares, 1997).

Estudios de fauna necrófaga realizados en Brasil sobre cadáveres de cerdo (Marchiori et al 2000; Souza y linhares 1997), encontraron a Calliphoridæ como la familia dominante, concluyendo que la carroña de animales, es el sustrato básico para el desarrollo de estas moscas; en estos estudios, la especie más abundante fue *Chrysomya albiceps* que muestra una estrecha asociación con la carroña y se puede considerar como una de las especies necrófagas mas importantes, Se menciona que otros autores colectan cantidades pequeñas de esta especie, usando diferentes tipos y tamaños de cebos (roedores, vísceras de pollo), lo que deja evidenciar que aparentemente este insecto es atraído a ovopositar en cadáveres de animales grandes; esta especie es seguida en abundancia por *C. putoria* y *C. megacephala*, esta última es considerada como una especie eusintrópica endófila en el nuevo mundo, se encuentra en grandes cantidades en áreas urbanas y puede

explotar sustratos diferentes a la carroña. Es importante mencionar que estas tres especies fueron introducidas recientemente a América (...véase numeral 2.4.1...).

También se destacan como dípteros necrófagos *Cochliomya macellaria*, *Lucilia cuprina*, *L. sericata*, y *Chrysomya megacephala*; *Phaenicia eximia*, especie nativa, fue la menos abundante pero muestra una alta afinidad con la carroña (Marchiori et al 2000a) y *Hemilucilia segmentaria* fue la menos abundante y aparentemente solo usa la carroña para ovopositar; esto se argumenta porque todas las hembras colectadas tenían huevos en estado maduro o habían acabado de ovopositar (Souza y Lnhares, 1997).

2.4.1 Introducción del género *Chrysomya* al nuevo mundo. Desde el año 1975, se ha detectado la presencia de varias especies del género *Chrysomya*²⁰ en América tropical y Subtropical, provenientes del viejo mundo (Mariluis 1999; Amorin y Ribeiro, 2001; Tomberlin et al., 2001; Souza y Linhares, 1997, Godoy et al., 2001, 1996; Smith, 1986; Shewell, 1989). Este hecho, ha despertado el interés de los investigadores debido a las consecuencias ecológicas que puede traer consigo, como el potencial impacto en la estructura y dinámica de las taxocenosis nativas tanto de Calliphoridae como del gremio (Mariluis, 1999)²¹; además de constituirse en nuevos agentes causantes de miasis y transporte de microorganismos patógenos afectando la salud pública, alterando de manera impredecible los ciclos

²⁰Godoy et al. (2001) menciona que son tres: *C. albiceps*, *C. megacephala* y *C. putoria*; Mariluis (1999) menciona a: *C. albiceps*, *C. chloropyga* y *C. megacephala*; Smith (1986) incluye como especies con distribución en el neotrópico a: *C. megacephala*, *C. albiceps*, *C. chloropyga*, *C. rufifacies* y *C. putoria*.

²¹ Mariluis y Schnack (1986, en Mariluis, 1999), comienzan a notar la gran capacidad invasora y competitiva de las especies del género *Chrysomya* introducidas en América; *C. albiceps* en estados larvales tardíos exhibe hábitos predatorios sobre las larvas de otros dípteros necrófagos, (Godoy et al., 2001); algunos experimentos dan a pie a creer que *C. albiceps* prefiere preñar a *Cochliomya macellaria*, en vez de *C. megacephala* y *C. putoria* (Godoy et al., 2001), por ende es posible que hallan causado una reducción brusca en especies nativas y ecológicamente análogas (ej: *Co. macellaria*) a escala local y macrogeográfica (Godoy et al., 2001, 1996). La dominancia de este género se muestra en los trabajos mencionados en el numeral 2.4.

entomoepidemiológicos de las zonas habitadas por el Ser Humano (Mariluis, 1999; Godoy et al., 2001).

2.4.2 Distribución original del género *Chrysomya*. Antes de ser introducidas a América, las especies del género *Chrysomya*, presentaban diferentes rangos de distribución a lo largo del viejo continente, de esta manera, se conoce que ***C. megacephala*** presentaba una distribución original dentro de la región australasiática, incluyendo partes adyacentes al sur del paleártico, el sur de Africa y algunas islas afrotropicales (Godoy et al., 1996; Smith, 1986; Mariluis, 1999); ***C. albiceps*** se distribuía originalmente en el sur del paleártico (norte de Africa y noroccidente de la India) (Smith, 1986; Mariluis, 1999); ***C. chloropyga***, estaba restringida a África tropical (Smith, 1986; Mariluis, 1999); y ***C. putoria*** presentaba un rango de distribución en el viejo mundo de Tanzania al Congo (Godoy et la., 1996) y Smith (1986) la menciona para toda la región Afrotropical.

De manera general, se entiende que había representantes de estas especies en el sur de África y se propone que fueron introducidas en el sur del Brasil en la década de los setentas (siglo XX) debido a transporte inadvertido por parte de refugiados procedentes de Angola (Mariluis, 1999); los primeros registros de estas especies en el Brasil fueron hechos en 1977 en el estado de Paraná por Imbimba y colaboradores y en el estado de Sao Paulo (Brasil) en 1978 por Guimares y colaboradores (Amorin y Ribeiro, 2001).

El género *Chrysomya* se ha dispersado rápidamente por América y actualmente se encuentra desde Argentina hasta el sur de los Estados Unidos (Godoy et al., 1996; Mariluis, 1999; Souza y Linhares, 1997; Tomberlin, et al., 2001; Amorin y Ribeiro, 2001). Especies de este género se encuentran frecuentemente en áreas urbanas, lo que ha permitido realizar un seguimiento de su distribución y del efecto de estas en las poblaciones nativas (Mariluis, 1999).

En Colombia, este género ha sido registrado en los trabajos de entomología forense realizados en los departamentos del Valle del Cauca y de Antioquia (Barreto et al., 2002, Olaya, 1999; Wolf et al., 2001); Según Barreto et al, su registro es aparentemente el primero para Colombia siendo *C. megacephala* y *C. rufifacies* las

especies más abundantes encontradas en cadáveres humanos en la ciudad de Santiago de Cali.

2.4.3 Clasificaciones ecológicas de Calliphoridae

2.4.3.1 *Por su hábito alimenticio.* Según Fisher *et al* (1998), los Calliphoridae y Sarcophagidae, pueden ser divididos en tres grupos funcionales, con base en sus hábitos alimenticios larvales, estos grupos son:

- **Saprófagos:** normalmente viviendo en materia orgánica en descomposición y cadáveres de animales.
- **Ectoparásitos facultativos:** normalmente adoptan hábitos ectoparasíticos, pero ocasionalmente viven como saprófagos.
- **Parásitos primarios y obligados:** alimentándose solo de tejidos de vertebrados vivos, usualmente mamíferos y aves.

Según los autores esta clasificación funcional puede reflejar la evolución del hábito del parasitismo y de la sarcosapofagia, donde a partir de los saprófagos de vida libre pudo haberse originado el hábito parasitario; los sapròfagos dieron origen a ectoparásitos facultativos actuando primero como agentes de miasis en animales heridos (miasis secundaria), moribundos o con otro tipo de predisposición clínica y después, pudieron verse atraídos por la piel sucia de heces, infecciones bacterianas y heridas supurantes. A partir de esta fase intermedia, se pudieron haber originado los parásitos obligados²².

²² Teniendo en cuenta este modelo evolutivo, se espera que el parásito facultativo *L. sericata*, se sienta atraído a ovopositar en cadáveres con estados de descomposición temprana y sobre animales vivos o moribundos (Fisher et al., 1998). Pero en experimentos realizados con *L. sericata* se notó que esta prefirió cebos en estados de descomposición avanzados, lo cual no se ajusta al modelo evolutivo propuesto. A partir de estudios de sistemática molecular, se sugiere que el hábito ectoparasítico pudo originarse de un número independiente de eventos evolutivos; en el caso de *L. sericata* y *L. cuprina* la evolución del hábito ectoparasítico pudo haber ocurrido a la par con la selección de la oveja doméstica por su gruesa capa de lana (Ibid).

2.4.3.2 *Por su relación con el Ser Humano: Sinantropía.* Familias como Calliphoridae, Muscidae y Sarcophagidae, han coexistido con los grupos humanos a lo largo de su historia, adaptándose a las diferentes condiciones del hábitat generado por los seres humanos, pasando a formar parte de la biocenosis Humana (James y Harwood, 1969).

Con el fin de describir y clasificar las relaciones ecológicas de los Calliphoridae y otros organismos con el medio antropizado (y el grado de asociación con el hombre), se creó el concepto de **sinantropismo**, el cual hace referencia a la relación de un organismo con el ser humano y su medio (Mariluis, 1999; James y Harwood, 1969). Dentro de los organismos sinantrópicos se reconocen tres categorías: 1) Eusinantrópicos, habitantes permanentes de asentamientos humanos; 2) hemisinantrópicos, habitantes de lugares con viviendas aisladas; 3) Asinantrópicos, habitantes de áreas sin influencia humana.

James y Harwood (1969) hacen esta clasificación basándose en el grado de dependencia de la especie no humana a los ambientes controlados por el Ser Humano, de esta manera llaman eusinantrópicos a los que presentan alto grado de dependencia y que usualmente son encontrados en domicilios domésticos, plantas procesadoras de alimentos, mataderos, establos, entre otros; y hemisinantrópicos a los que no dependen del hombre pero aprovechan el recurso cuando está disponible (facultativos); este autor agrega otro tipo de asociación, para aquellas especies que entran en contacto con el hombre a través de animales domésticos y sus hábitats: simbovinos.

Entre las especies eusinantrópicas se distinguen dos grupos, las endófilas, que frecuentan el interior de las viviendas humanas y las exófilas que ocupan los espacios exteriores. Una catalogación adicional define a las especies comunicativas, como aquellas que por su demanda biológica tienen contacto con heces fecales preferiblemente humanas y alimentos de consumo humano (Mariluis, 1999).

La modificación antrópica de los ecosistemas influye considerablemente en las características de las taxocenosis de Calliphoridae, en la figura 15 se muestra como la homogenización de los hábitats por la acción humana, reduce la riqueza específica de la taxocenosis y hace que las especies eusinántricas y en menor cantidad las hemisinántricas aumenten su biomasa desplazando las otras especies (Mariluis, 1999). En Suramérica, por ejemplo, las especies invasoras eusinántricas y hemisinántricas como *Chrysomya albiceps*, *C. chloropyga* y *C. megacephala* presentan los mayores índices de abundancia, desplazando las especies nativas, generando ocasionalmente extinciones locales (Godoy et al., 2001, 1996; Mariluis, 1999) (...véase numeral 2.4...).

En las tablas 2 y 3 se presentan aspectos de la sinantropía de algunas especies de Calliphoridae para algunas ciudades de Argentina y Brasil

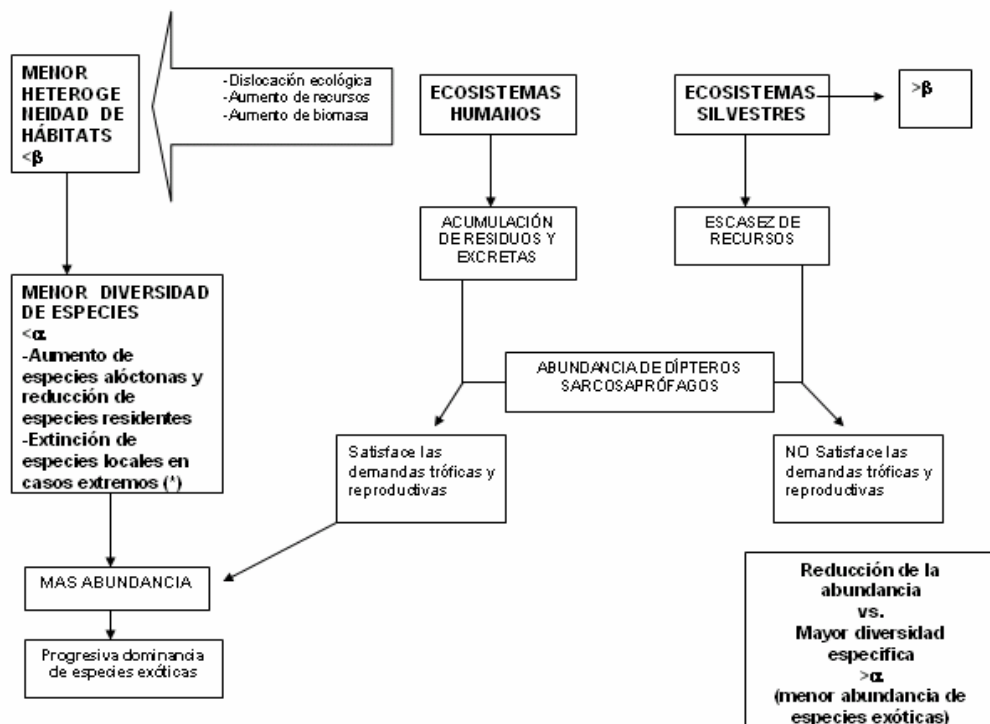


Figura 15. Esquema que muestra el efecto de la modificación humana de los ecosistemas sobre las taxocenosis de Calliphoridae.

Tabla 2. Especies y aspectos sinantrópicos de Calliphoridae en algunas ciudades de Argentina. Información tomada de Mariluis (1999).

Lugar	Especie	Observaciones
Buenos Aires	<i>Phaenicia sericata</i>	Mayor importancia relativa
	<i>Chrysomya albiceps</i>	Se relacionan con la alteración del medio por el hombre en sectores eusinantrópicos y hemisinantrópicos (bajas temperaturas)
Bariloche Provincia de Río Negro	<i>Calliphora vicina</i>	Mayor abundancia en sector Eusinantrópico
	<i>P. sericata</i> <i>Compsomyiops fulvicrura</i>	Hemisinantrópica y asinantrópica
Esquel Provincia de Chubut	<i>P. sericata</i>	Especie dominante eusinantrópica
	<i>Calliphora vicina</i>	Especie dominante eusinantrópica en octubre-diciembre
	<i>Compsomyiops fulvicrura</i> <i>P. sericata</i>	Especies codominantes, hemisinantrópicas, mayor abundancia en enero-febrero

Tabla 3. Especies de Calliphoridae y sinantropía para Argentina y Brasil.

Autor	Pais	Especie	A	H	E
Mariluis (1999)	Argentina	<i>Phaenicia sericata</i>		+	
Mariluis (1999)	Argentina	<i>Chrysomya albiceps</i>			
Mariluis (1999)	Argentina	<i>Calliphora vicina</i>		+	
Mariluis 1999	Argentina	<i>Compsomyiops fulvicrura</i>			
D'Almeida (1996)	Brasil	<i>Chrysomya megacephala</i>			+
D'Almeida (1996)	Brasil	<i>C. putoria</i>			+
D'Almeida (1996)	Brasil	<i>P. cuprina</i>			+

A, asinantrópica; H, hemisinantrópica; E, eusinantrópica; +, sinantropía donde se registran las mayores abundancias de la especie

2.5 BIOCENOSIS ASOCIADA A CALLIPHORIDAE

El comportamiento de las comunidades de Calliphoridae ha sido descrito gracias a investigaciones que han estudiado los procesos de descomposición de vertebrados y la fauna artrópoda asociadas a ellos, lo que ha permitido evidenciar relaciones interespecíficas e intraespecíficas entre la necrofauna (predación, parasitismo, canibalismo, etc.), la sucesión de esta en los cadáveres y como las condiciones ambientales afectan estos aspectos. También se han abordado aspectos relacionados con la ovoposición, fecundidad, alimentación, proporciones de hembras y machos, potenciales bióticos y longevidad. Estas investigaciones clasifican a Calliphoridae como necrófagos primarios en las cadenas tróficas que se desarrollan sobre materia orgánica animal en descomposición, entre la primera (primeros tres meses) y segunda (3-6 meses) oleadas de sucesión de insectos que llegan a descomponer cadáveres (Smith, 1986; Souza y Linhares, 1997; Marchiori et al., 2000a y 2000b; Smith y Wall, 1998; Fisher et al., 1998; Godoy et al., 1996; d'Almeida y Riveiro, 1996; Avancini, 2000; Calvalho, 1996).

Dentro de los estudios de las comunidades de fauna necrófaga, ha sido foco de interés los mecanismos que facilitan que las especies de una comunidad de dípteros necrófagos coexistan; se cree que los rangos de diferenciación en las historias de vida de las especies necrófagas, ovoposiciones tempranas sobre cadáveres (como *Calliphora* y *Lucilia*), la larviparí, la agregación (grado en que los insectos son agrupados en parches), entre otras, han permitido que existan bajos niveles de competencia interespecífica facilitando su coexistencia en la carroña. Dada la relatividad e irregularidad de la distribución de la carroña, la coexistencia de quienes explotan este recurso se ve ayudada por probabilidades estocásticas de colonización (Fisher et al., 1998; Smith, 1986; Ives, 1991).

A nivel de relaciones tróficas, Smith (1986) muestra las desarrolladas sobre el cadáver de un cánido en Tennessee (USA) (Figura 16), donde se identifican un nivel necrófago, otro predador y otro omnívoro.

De otro lado se conoce que *Chrysomya albiceps* juega un papel significativo como predador de larvas de otros dípteros²³ (Marchiori et al., 2000a) y que esta es a su vez parasitada por *Paraganaspis egeria* (Hymenoptera: Eucoilinae²⁴) (Marchiori et al 2000b).

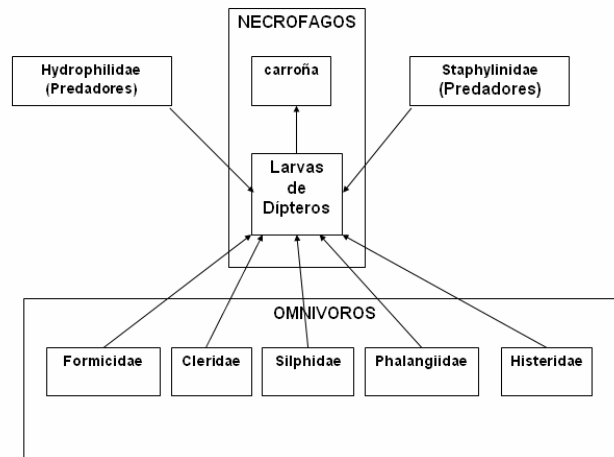


Figura 16. Relaciones tróficas de fauna necrófaga sobre el cadáver de un cánido en USA. Adaptado de Smith 1986.

2.6 IMPORTANCIA APLICADA DE CALLIPHORIDAE

Calliphoridae, junto con Sarcophagidae y Muscidae, son considerados como los insectos descomponedores más importantes (Souza y Linhares, 1997), característica que los ha ubicado como el grupo de insectos más relevante para realizar estimación de intervalos *post-mortem* (tiempo de muerte) (Oliva, 1997;

²³ M. Loe 1978 (en Smith 1986), observó que la larga y espinosa larva de *Chrysomya albiceps* (en la fase migratoria) se convertía en predador de la pequeña y desarmada larva de *C. marginalis*, en el cadáver de un elefante en Kenia.

²⁴ Los Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidae), son endoparásitos que ovopositan en estados larvales de dípteros Cyclorrhapha y surgen como adultos del pupario de su hospedero (Marchiori et al 2000b). De otro lado, el parasitismo de las larvas de Calliphoridae por parte del Braconidae *Alysa mauducatur* puede estimular la pupación temprana (Smith, 1986).

Smith, 1986; Amorin y Ribeiro, 2001; Fischer et al., 1998; Marchiori et al., 2000a; Souza y Linhares, 1997; Pape, 1994; Haskell et al., 1996; Megnin, 1894; Wallman y Adams, 1997; Wells y Sperling, 2001); este grupo de moscas, también presenta relevancia en áreas del conocimiento como la entomología medica, ya que son transmisores mecánicos de enfermedades y productores de miasis primaria y secundaria en el ser humano, en animales domésticos y silvestres (Mariluis, 1999; Soler, 2000; Restrepo, 1944; Smith, 1986; González y Carrejo, 1992; Fischer et al., 1998; Marchiori et al., 2000a; James y Harwood, 1969; Pape, 1994; Wallman y Adams, 1997; Wallman y Donnellan, 2001; Amorin y Ribeiro, 2001; Carvalho, 1996; D'Almeida y Pinto de Mello, 1996; Borror et al. 1989), aspecto por el cual también tienen relevancia en la entomología económica y veterinaria (Mariluis, 1999).

El estudio de este taxón, ofrece una panorámica promisorio debido a que sus larvas de hábitos necrófagos pueden ser usadas como terapia clínica para la desbridación de tejido necrótico en heridas (Restrepo, 1944; Borror et al., 1989), degradación de materia orgánica, alimento de aves de corral, señuelo para pesca (Smith, 1986), entre otras aún inexploradas y tal vez más importantes.

2.7 SOBRE EL ESTUDIO DE LA RELACIÓN ENTRE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE Y EL GRADO DE ANTROPIZACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS

Algunos estudios sobre las comunidades de dípteros necrófagos han demostrado la existencia de una relación entre su distribución y abundancia con el grado de antropización de los hábitats que ocupan. Por ejemplo, Figueroa-Roa y Linhares (2002) realizaron un estudio en Chile sobre la taxocenosis de Calliphoridae, con el objetivo de determinar a través de un muestreo estacional la diversidad y abundancia de las especies de Calliphoridae, en relación con la densidad humana en tres áreas ecológicamente distintas (zona urbana, rural y silvestre), encontrando que en general los Calliphoridae son más frecuentes en localidades urbanas, donde de las cuatro especies que reporta el estudio *Calliphora vicina* y *Lucilia sericata* fueron dominantes; la primera para los meses fríos y la segunda para los meses cálidos, evidenciando una fuerte asociación con la antropobiocenosis. De otro lado,

Comptosyriops fulvicrura, prefirió el ambiente rural y *Sarconesia magellanica* se presenta como una especie asinantrópica.

Fischer (2000) comparó la fauna de *blowflies* (Calliphoridae) de zonas rurales y urbanas en Brno (Republica Checa), encontrando gran abundancia de las diferentes especies en la zona urbana, particularmente en las calles y plazas. En la zona rural, la mayor abundancia estuvo concentrada en el caserío.

Marchiori *et al.* (2000a) en una granja experimental en Itumbara (Brasil), estudiaron la fauna necrófaga encontrada en cadáveres de cerdos; ellos evidenciaron que se presentaba un mayor número de individuos y de especies en el bosque que en los pastizales, sugiriendo que se relacionaba con un mayor grado de humedad en ese hábitat, lo cual según este autor favorece el desarrollo de los artrópodos necrófagos.

Martínez-Sánchez y Marcos-García (2000), describieron la composición y abundancia de moscas coprófagas y necrófagas en un ecosistema de dehesa mediterráneo y su cambio en los patrones espaciales y temporales, encontrando que durante el verano se presenta la mayor abundancia de moscas sobre la zona boscosa estudiada.

Carvalho *et al* (2000), compararon las comunidades de insectos sarcosaprófagos colectados sobre cadáveres de cerdos expuestos en un bosque natural con los de cadáveres de humanos, procedentes del Instituto de Medicina Legal en el área de Campinas Estado de São Paulo (Brasil), evidenciando que la diversidad de insectos fue más alta en las muestras procedentes del bosque estudiado.

Moura *et al* (1997) estudiaron los insectos asociados a cadáveres de ratas en ambientes urbanos y en un bosque en Curitiba (Paraná, Brasil), encontrando fauna diferencial para los sitios boscosos y abiertos.

A pesar de que la sinantropía de Calliphoridae y otros dípteros a sido estudiada a partir de la relación de estos insectos con el grado de modificación antropogénica de los ecosistemas, no se encontró un estudio donde se establezca de manera precisa la

relación entre la antropización y la sinantropía, que permita determinar de una manera sistemática, clara y cuantitativa, como la intervención antrópica de los ecosistemas está determinando aspectos como la abundancia, la diversidad y el acomodo espacial de los dípteros en cuestión.

2.8 APROXIMACIÓN AL ESTUDIO DE CALLIPHORIDAE EN SURAMÉRICA

En la tabla 3, se muestra una lista de especies de Calliphoridae encontradas en diversos estudios entomológicos en Suramérica. Estas especies fueron registradas en estudios realizados básicamente sobre fauna necrófaga, excepto Figueroa-Roa y Linhares (2002), quienes estudiaron exclusivamente a Calliphoridae. De acuerdo con estos estudios, en total se encontraron 21 especies (incluyendo 3 no definidas) para Suramérica, de las cuáles las mas frecuentemente encontradas son *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala* y *Chrysomya albiceps*, citadas en 6 de 12 trabajos revisados. Nótese que con excepción de *C. macellaria*, las dos especies restantes forman parte del género *Chrysomya*, de origen exótico en América, evidenciando un proceso de invasión y dominancia a escala macrogeográfica de las especies invasoras, como lo menciona Godoy et al. (1996). Brasil es el país donde más especies se reportan, con un total de ocho especies (Carvalho et al, 2000), seguido por Argentina con los trabajos de Mariluis (1999) y Oliva (1997)²⁵.

Para Colombia se registran 5 especies, en los trabajos de Wolf et al (2001) y Olaya, (1999) y 4 en el trabajo de Barreto et al (2002), incluyendo a *Chrysomya megacephala*, *C. albiceps*, *C. putoria* y *C. rufifacies*, todas especies exóticas, no obstante la nativa *Cochliomyia macellaria* fue registrada en los tres trabajos.

Mayoritariamente, los estudios realizados en el neotrópico para Calliphoridae, se llevaron a cabo en Brasil y Argentina, enfocados básicamente en describir las

²⁵ Aclárese que estos trabajos son recopilatorios y registran la fauna de varias provincias de la Argentina.

taxocenosis de insectos necrófagos, con el fin de ser aplicados en la solución de problemas sanitarios y forenses.

En el contexto mundial la panorámica es similar, en el sentido que abunda la información referente a temas médicos y forenses, no obstante aspectos de carácter evolutivo y ecológico son abordados con mayor amplitud, de lo que ha sido tratado para los Calliphoridae neotropicales.

En Colombia los estudios sobre las comunidades y específicamente la taxocenosis de dípteros necrófagos son pocos, siendo tal vez los únicos existentes aquellos enfocados hacia la entomología forense²⁶; no obstante, indagar sobre la diversidad de estos grupos traería consigo importantes implicaciones tanto en campos aplicados del saber, como en campos básicos de la investigación biológica, lo cual no excluye los actuales requerimientos y necesidades de conservación de la diversidad biótica del planeta.

²⁶Para ver una revisión actualizada sobre los trabajos de Entomología Forense en Colombia remitirse a Barreto et al (2002).

Tabla 4. Algunos estudios realizados en sur América donde se trata la taxocenosis de Calliphoridae entre los años 1997 y 2002.

Autor	Pais	Año	<i>Cochliomyia macellaria</i>	<i>Chrysomya megacephala</i>	<i>Chrysomya albiceps</i>	<i>Chrysomya putoria</i>	<i>Lucilia sp.</i>	<i>Phaenicia eximia</i>	<i>Calliphora vicina</i>	<i>Sarconesia chlorogaster</i>	<i>Comptosyops fulvicrura</i>	<i>Sarconesia magellanica</i>
1 Barreto et al.	Colombia	2002	1	1			1					
2 Mendes y Linhares	Brasil	2002					1					
3 Figueroa y Linhares	Chile	2002						1			1	1
4 Wolff et al.	Colombia	2001	1		1		1					
5 Machiori et al.	Brasil	2000			1							
6 Avancini y Silveira	Brasil	2000		1		1						
7 Carvalho et al.	Brasil	2000	1	1	1	1						
8 Olaya	Colombia	1999	1	1		1	1					
9 Mariluis	Argentina	1999			1				1	1	1	1
10 Moura et al.	Brasil	1997						1		1		
11 Souza y Linhares	Brasil	1997	1	1	1	1		1				
12 Oliva	Argentina	1997	1	1	1				1	1		
Total			6	6	6	4	3	3	3	3	2	2

Continuación Tabla 4

	<i>Chrysomya rufifacies</i>	<i>Hemilucilia segmentaria</i>	<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	<i>Phaenicia sericata</i>	<i>Cochliomyia sp.</i>	<i>Lucilia sericata</i>	<i>Chrysomya sp.</i>	<i>Mesembrinella bellardiana</i>	<i>Lucilia eximia</i>	<i>Calliphora nigribasis</i>	<i>Phaenicia clubia</i>	Total de especies
1	1											4
2												1
3						1						4
4					1		1					5
5												1
6												2
7		1	1					1	1			8
8	1											5
9				1					1			7
10			1									3
11		1										6
12				1						1		7
	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	

3. DESCRIPCIÓN PARCIAL DE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE E INSECTOS ASOCIADOS ENCONTRADOS EN EL MUNICIPIO DE POPAYÁN (COLOMBIA)

“Los puntos de vista estadísticos son tan conocidos y están tan generalizados – y por otra parte resultan tan útiles – que no puede considerarse como iconoclastia peligrosa el señalar que aceptarlos ciegamente, presenta cierto riesgo, dada la inhomogeneidad esencial de todos los sistemas vivos. Simplemente, **hay que evitar que la estadística sea el opio del ecólogo.**”(316)

“Es vana la pretensión de encerrar toda la Naturaleza en los sistemas de ecuaciones diferenciales tan caras a los ecólogos y, a fin de cuentas, **puede ser mas efectivo sentarse a ver discurrir las aguas de un río y escuchar el susurro de las hojas de los árboles.**” (882)

Ramón Margalef
Ecología
1985

3.1 INTRODUCCIÓN

Así como lo argumenta Hessen (2000) para su teoría del conocimiento, aquí también se puede aplicar la norma de que toda explicación, es precedida por una descripción. Este capítulo ha sido denominado descripción de la taxocenosis de Calliphoridae en Popayán, porque en el se presenta una descripción cuantitativa necesaria para poner en orden toda la información colectada correspondiente a las categorías taxonómicas encontradas, haciendo énfasis en la taxocenosis²⁷ de Calliphoridae. Es aquí donde se ve la regularidad de la información, los errores

²⁷ “la taxocenosis es aquella parte de la comunidad definida por su pertenencia a determinado grupo taxonómico” (Margalef, 1985: 362).

metódicos y la forma de corregirlos, para la posterior discusión y explicación del fenómeno estudiado.

En este capítulo se presenta la información agrupada a nivel de cuadrantes de muestreo, para cada orden de insectos encontrado, para la familia Calliphoridae en general, para los géneros de Calliphoridae encontrados y para dos morfotipos²⁸ de Hymenoptera determinados.

Es importante aclarar que la descripción se hará con énfasis en la diversidad (en sentido descriptivo), entendida como el número de categorías taxonómicas y el número de individuos dentro de ellas²⁹; otros aspectos cuantitativos y descriptivos serán tratados en sus capítulos correspondientes.

3.2 APROXIMACIÓN PREVIA A LA DIVERSIDAD DE CALLIPHORIDÆ CONOCIDA EN SURAMÉRICA Y COLOMBIA

Antes de dar paso a la descripción de la taxocenosis de Calliphoridae, encontrada en Popayán, se presentará una aproximación previa a la diversidad de Calliphoridae, a escala suramericana y nacional. Para esto se retomará la tabla presentada en el capítulo 1 de este documento (...véase numeral 2.8...)

3.2.1 Diversidad de Calliphoridae conocida a escala Suramericana. Para Suramérica, se encontraron 12 trabajos de investigación recientes, donde se registran listados de especies de Calliphoridae (Colombia, Brasil, Chile y Argentina).

²⁸ Entiéndase el concepto de morfotipo en este documento cuando se hace referencia a una categoría taxonómica relativa, de la cual no se especifica su nivel jerárquico y cuya validez es relativa a la necesidad del investigador.

²⁹ Usualmente se habla de biodiversidad en términos de especies, pero en este capítulo, se usará este concepto para los diferentes niveles jerárquicos de agrupamiento que se determinen. En este sentido se trata la riqueza de categorías taxonómicas y la abundancia de individuos por categoría como expresión de la diversidad, así como lo plantea Margalef (1985) para las especies.

En total se reportan 21 especies y 10 géneros de Calliphoridae. En la tabla 3 se puede observar que las especies mas frecuentes encontradas en estos estudios son *Cochliomyia macellaria*, *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya albiceps*, citadas en 6 de 12 trabajos revisados, para Colombia, Brasil y Argentina, convirtiéndose la subfamilia Chrysomyinae, en la mas frecuente en los estudios de fauna necrófaga para Suramérica. De estas tres especies, solo *Cochliomyia macellaria* es nativa, mientras que las *Chrysomya* son de reciente introducción en América (...véase numeral 2.4.1...)

Los países donde se registra mayor riqueza especifica son Brasil, donde en el trabajo realizado por Carvalho et al (2000), se registraron 8 especies, seguido por los trabajos de Mariluis (1999) y Oliva (1997) en Argentina, con 7 especies cada uno.

3.2.2 Diversidad de Calliphoridae conocida a escala nacional. Para Colombia, solo se encontraron tres publicaciones donde se reportan listados de especies de Calliphoridae, en conjunto estos trabajos reportan 8 diferentes especies, incluyendo 3 sin el nombre especifico definido; el registro con mayor riqueza de especies lo presenta Wolf et al. (2001) en la ciudad de Medellín y Olaya (1999) en la ciudad de Cali, con cinco especies cada uno, seguido por Barreto et al (2002) en Cali también, con cuatro especies. Estos estudios registran a *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya albiceps*, *Chrysomya putoria* y *Chrysomya rufifacies*, todas especies exóticas (...véase numeral 2.4.1...), no obstante la nativa *Cochliomyia macellaria* fue registrada en los tres trabajos; igualmente estos tres trabajos reportan especies no identificadas de *Lucilia*, que puede representar mas de una especie (Tabla 5).

Tabla 5. Especies de Calliphoridae Reportadas para Colombia.

Autor	Ciudad	Año	<i>Cochliomyia macellaria</i>	<i>Lucilia</i> sp.	<i>Chrysomya megacephala</i>	<i>Chrysomya rufifacies</i>	<i>Chrysomya albiceps</i>	<i>Chrysomya putoria</i>	<i>Chrysomya</i> sp.	<i>Cochliomyia</i> sp.	Total de especies
Barreto et al.	Cali	2002	1	1	1	1					4
Wolff et al.	Medellín	2001	1	1			1		1	1	5
Olaya	Cali	1999	1	1	1	1		1			5
Total			3	3	2	2	1	1	1	1	

En conclusión, se nota que la diversidad de Calliphoridae registrada hasta al momento para Colombia está constituida principalmente por especies exóticas del género *Chrysomya* y por especies nativas de características sinantrópicas (*Co. macellaria* y *Lucilia* spp.), al comparar los reportes realizados para Colombia, con los realizados para Suramérica, se puede argumentar un desconocimiento, no solo a nivel de especies, sino también a nivel genérico de esta fauna; también es importante recordar que las predicciones hechas para la diversidad de Calliphoridae en el neotrópico están alrededor de las 100 especies (Pape, 1994; Shewell, 1989); estos reportes dejan notar la falta de exploración de ecosistemas poco antropizados (los tres trabajos se han realizado en sectores urbanos) y evidencian la necesidad de explorar mas este taxon.

3.3 DESCRIPCIÓN ECOLÓGICA³⁰ PRELIMINAR DE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE EN POPAYÁN (COLOMBIA)

En total se colectaron 3.046 insectos, pertenecientes a los órdenes Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Blattaria, Heteroptera, Orthoptera y Dermaptera, siendo Díptera el mas abundante con 2.388 individuos colectados, representando el 78% de la muestra colectada, seguido por Hymenoptera con 602 individuos colectados (20% de la muestra colectada) (Tabla 6 y Figura 17).

Tabla 6. Número de individuos de cada orden colectado

Orden	No. De individuos colectados	%
Diptera	2388	78,39
Hymenoptera	602	19,76
Lepidoptera	37	1,21
Coleoptera	8	0,26
Heteroptera	7	0.23
Blattaria	2	0.00
Ortopthera	1	0.00
Dermaptera	1	0.00
Total	3046	99,62

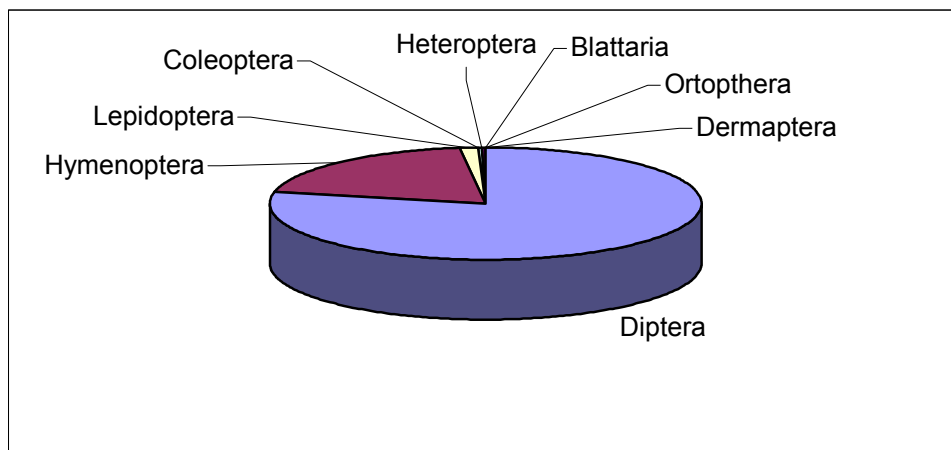


Figura 17. Contribución porcentual de los órdenes de insectos colectados.

³⁰ “El aspecto descriptivo de la ecología se centra básicamente en el reconocimiento y exposición de la importancia numérica de las distintas especies y de cómo se reparten.” (Margalef, 1985:315)

3.3.1 Descripción a nivel de orden de los insectos colectados. Como se mostró atrás, los órdenes mas abundantes fueron Diptera e Hymenoptera. Los otros órdenes presentan valores muy bajos, por tal motivo no se tendrán en cuenta en esta descripción. A nivel de cuadrantes, se puede observar que el cuadrante **C8** presenta el mayor valor promedio de dípteros por trampa (45,63), seguido por el cuadrante **C9**, con un número promedio de 34,31 individuos por trampa. Los valores mas bajos para Diptera se registran en el cuadrante **C12**, con solo dos individuos promedio por trampa (Tabla 7 y Figura 18).

Para Hymenoptera, se observaron los mayores valores promedio en los cuadrantes **C3** (15,50) y **C6** (14,83), lo cual no coincide con los mayores registro de Diptera, el menor número promedio de individuos de Hymenoptera reportado corresponde al cuadrante **C12** (0) al igual que para Diptera, seguido por el cuadrante C9 que reportó un promedio de 0,31 individuos por trampa, contrastando con el segundo reporte mas alto para Diptera (Tabla 7 y Figura18).

En cuanto a la sumatoria de los promedios de individuos de cada orden por cuadrante, tenemos que los valores más altos se encuentran en los cuadrantes **C2** (41,15), **C6** (42,17) y **C8** (48,88), donde el mayor aporte es realizado por Diptera. El cuadrante menos abundante es el **C12** con un valor de 2, coincidiendo que los menores valores a nivel de orden (Tabla 7).

El cuadrante donde mas se reportaron órdenes fue **C9** con siete órdenes, seguido por los cuadrantes C4, C5 y C6 cada uno con cinco ordenes de insectos colectados (Tabla 7).

Tabla 7. Promedio de individuos por trampa por orden en cada cuadrante de muestreo

	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
Diptera	29,00	7,85	9,50	12,11	26,00	21,67	45,63	34,31	4,89	16,29	2,00
Hymenoptera	11,25	15,50	1,62	3,23	14,83	1,67	2,75	0,31	1,33	4,93	0,00
Coleoptera	0,00	0,00	0,07	0,04	0,25	0,00	0,00	0,15	0,00	0,07	0,00
Lepidoptera	0,82	0,38	0,14	0,07	0,92	0,00	0,50	0,23	0,00	0,07	0,00
Orthoptera	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00
Blattaria	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Heteroptera	0,08	0,08	0,00	0,04	0,17	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00
Dermaptera	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00
Total	41,15	23,81	11,40	15,48	42,17	23,33	48,88	35,31	6,22	21,36	2,00
Total Ordenes	4	4	5	5	5	2	3	7	2	4	1

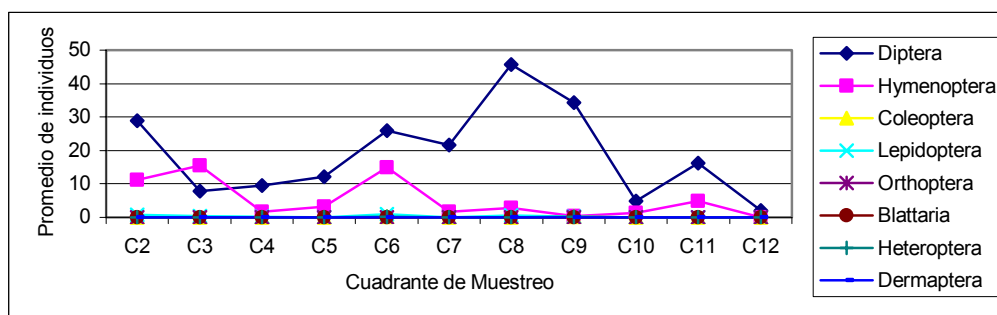


Figura 18. Promedio de individuos por trampa por orden en cada cuadrante de muestreo

3.3.2 Descripción de los individuos de Calliphoridae colectados. En total se colectaron 530 Calliphoridae representando el 22,19% de los Dípteros Colectados y el 17,40 de todos los insectos colectados, con un promedio de 4,05 Calliphoridae por trampa. Al examinar el número de individuos promedio de la familia Calliphoridae por trampa en cada cuadrante de muestreo, se encontró que los mayores valores estaban en los cuadrantes **C2** (9,92), **C6** (9,08), **C7** (8,33), **C9** (7,23) y **C11** (5,43); los demás cuadrantes presentan valores por debajo de los cuatro individuos por trampa. Las mayores cantidades de Calliphoridae se colectaron en los cuadrantes C2, con 119 individuos colectados, C6 con 113 individuos C9 con 94 individuos y C11 con 79 individuos colectados, coincidiendo con los mayores valores promedio por cuadrante, excepto en C7; los demás cuadrantes presentan valores por debajo de los 50 individuos (Tabla 8, Figura 19)

Tabla 8. Promedio de individuos de Calliphoridae por trampa para cada cuadrante de muestreo.

Cuadrante	Total de individuos colectados por cuadrante	Promedio Calliphoridae/trampa
C2	119	9,92
C3	11	0,85
C4	6	0,43
C5	49	1,75
C6	113	9,08
C7	25	8,33
C8	27	3,38
C9	94	7,23
C10	5	0,56
C11	79	5,43
C12	1	0,33
Total de Calliphoridae Colectados		530
Promedio de Calliphoridae Colectados por trampa		4,05

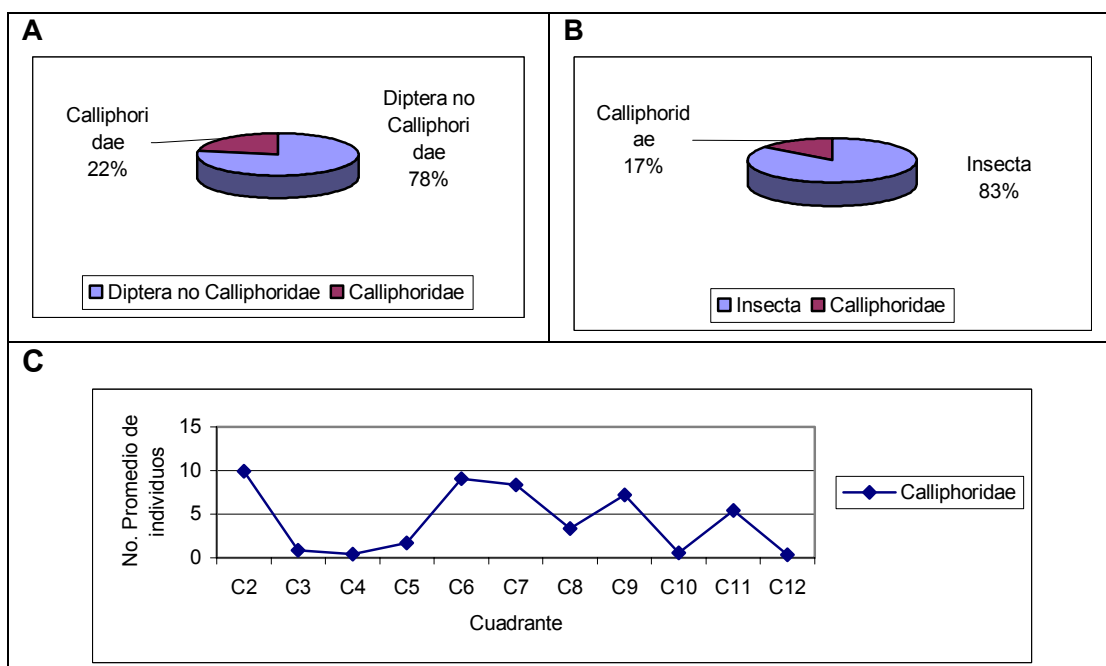


Figura 19. **A.** porcentaje de Diptera Calliphoridae y no Calliphoriade; **B.** Porcentaje de Insecta Calliphoridae y no Calliphoridae. **C.** Promedio de individuos de Calliphoridae por trampa en cada cuadrante de muestreo.

3.3.3 Descripción de los géneros de Calliphoridae colectados. Dentro de los Calliphoridae colectados, fue posible identificar dos géneros, correspondientes a *Phaenicia* (Robineau-Desvoidy) con 445 individuos colectados (84% de los Calliphoridae) y *Opsodexia* (Townsend), con 78 individuos colectados (15% de los Calliphoridae), a siete individuos no fue posible determinarles el genero; *Phaenicia*, estuvo presente en todos los cuadrantes de muestreo, presentando los mayores valores promedios en C2 (8,75), C6 (8,67) C7 (8,33) y C9 (7,23), los demás cuadrantes presentan valores por debajo de cuatro individuos por trampa(Tabla 9, Figura 20).

Opsodexia solo estuvo presente en cinco cuadrantes, mostrando el mayor valor promedio en C11 (4,14); en los demás cuadrantes donde se colectó se presento en valores por debajo de los dos individuos promedio (Tabla 9, Figura 20)

Tabla 9. Promedio de individuos por trampa de cada género de Calliphoridae en cada cuadrante de muestreo.

	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
<i>Phaenicia</i>	8,75	0,62	0,36	1,75	8,67	8,33	3,38	7,23	0,56	1,57	0,33
<i>Opsodexia</i>	1,17	0,23	0,14	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	4,14	0,00

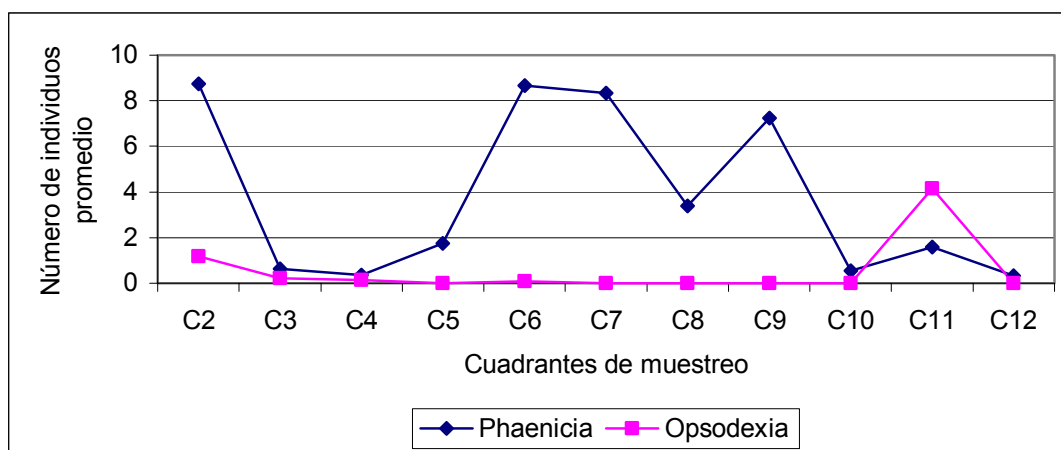


Figura 20. Promedio de individuos de Calliphoridae por genero por trampa para cada cuadrante de muestreo.

Para mostrar estadísticamente el estado del inventario, se realizó una curva de acumulación de géneros por trampa. Los datos observados fueron comparados con estimadores de riqueza (Jack-Knife 1 y 2, géneros con individuos únicos y duplicados) (McAleece, 1997), mostrando que con la metodología empleada se colectaron todos los géneros posibles, ya que la distancia entre las curvas de los estimadores y el observado es casi nula, tanto los estimadores como el observado presentan un comportamiento asintótico y los únicos y los duplicados descienden a cero (Coddington, 2001) (Figura 21).

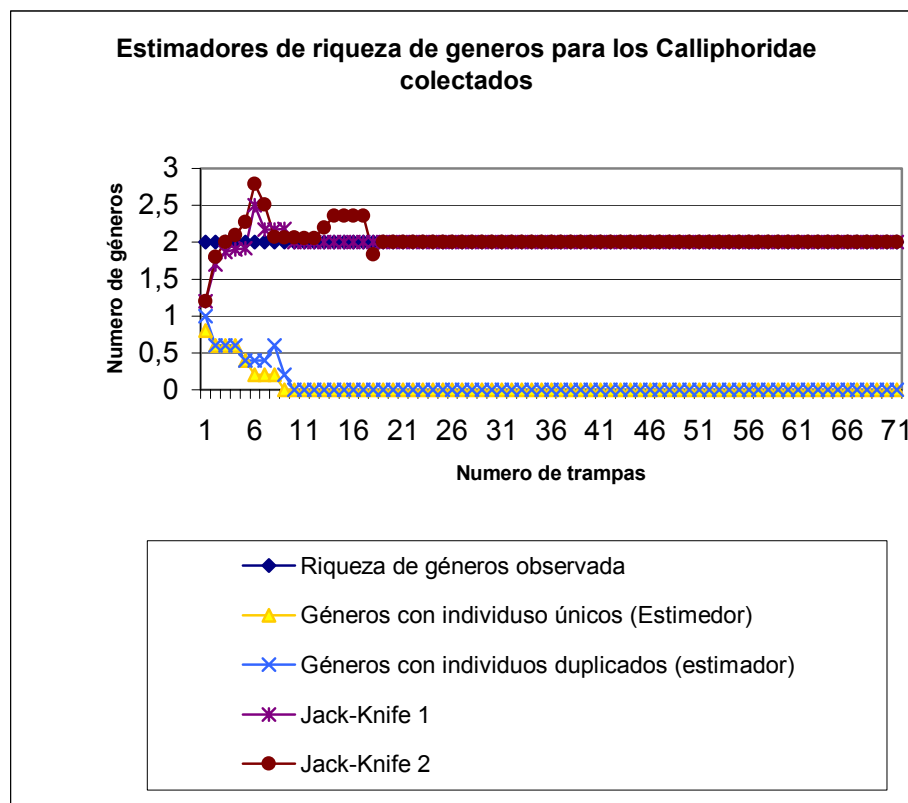


Figura 21. Riqueza de géneros observada, estimadores de riqueza, géneros con individuos únicos y duplicados.

3.3.4. Descripción de dos morfotipos de Hymenoptera voladores colectados.

Por observaciones de campo se presume que dos morfotipos de Hymenoptera voladores pueden aportar información muy valiosa para esta investigación, por consiguiente se pasa a describir los valores de estos dos morfotipos por cuadrante.

El morfotipo 1 (Hyme-1) solo se presentó en cuatro cuadrantes, mostrando el mayor valor promedio por trampa por cuadrante en C2 (6,25), seguido por C11 (3,93), los otros dos cuadrantes donde se colectó presentó valores promedio por debajo de uno; el morfotipo 2 (Hyme-2) se presentó en todos los cuadrantes excepto el C12, siendo el valor promedio mas alto el reportado en C6 (5.92), seguido por C2 (3,92) y C5 (2,68), los demás cuadrantes presentan valores promedio por debajo de dos (Tabla 10, Figura 22)

Tabla 10. Promedio de individuos de dos morfotipos de Hymenoptera por trampa para cada cuadrante de muestreo.

	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
Hyme-1	6,25	0,31	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,93	0,00
Hyme-2	3,92	1,75	0,79	2,68	5,92	1,00	1,00	0,08	0,22	0,71	0,00

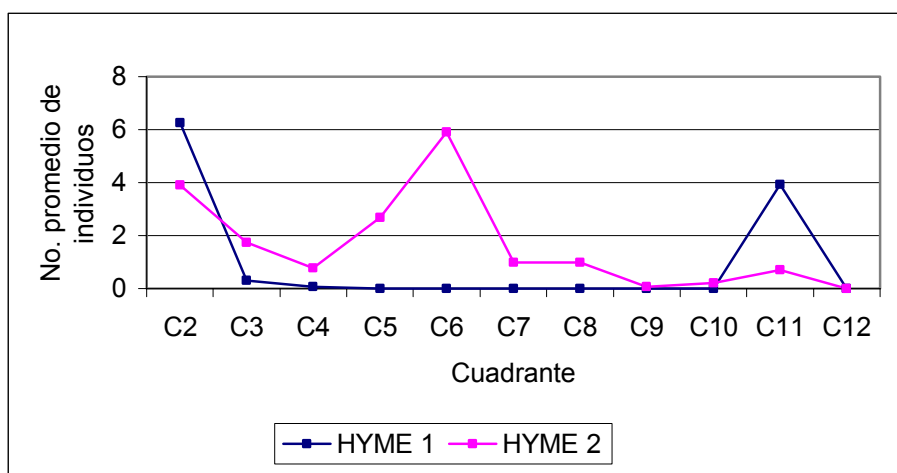


Figura 22. Numero promedio de individuos por morfotipo de Hymenoptera voladores por trampa para cada cuadrante de muestreo.

3.4 RECOPIACIÓN GENERAL DE LOS GÉNEROS DE CALLIPHORIDAE EN POPAYÁN

Con el fin de contribuir al conocimiento de la diversidad de los Calliphoridae de Popayán, a continuación se presenta una recopilación de los géneros encontrados en diferentes muestreos (Tabla 11).

Tabla 11. Géneros de Calliphoridae colectados en Popayán (Colombia)

Genero	Lugar y fecha de Colección	Materia sobre la cual se colectó y estado de desarrollo
<i>Opsodexia</i>	Vereda Clarete (Popayán-Colombia) – 31oct2002 Hda. Río Blanco (Popayán-Colombia) – 19dic2002	50g hígado de res. Adulto.
<i>Chrysomya</i>	Museo de Historia Natural (Popayán-Colombia) – 30ago2000	Cadáver fresco sin piel de <i>Didelphys</i> sp. Adulto.
	Vereda Clarete (Popayán-Colombia) – 25ago2000	Cadáver de varios días de un canido silvestre. Pupa
<i>Cochliomyia</i>	Museo de historia Natural (Popayán-Colombia) – 30ago2000	Cadáver fresco sin piel de <i>Didelphys</i> sp. Adulto.
	Vereda Clarete (Popayán-Colombia) – 25ago2000	Cadáver de varios días de un canido silvestre. Pupa.
<i>Phaenicia</i>	En todos los cuadrantes de muestreo del presente estudio.	50g hígado de res. Adulto.
	Museo de Historia Natural (Popayán-Colombia) – 30ago2000	Cadáver fresco sin piel de <i>Didelphys</i> sp. Adulto.
	Vereda Clarete (Popayán-Colombia) – 25ago2000	Cadáver de pocos días de un canido silvestre. Pupa.

Como se puede observar en la tabla 11 para Popayán se han encontrado cuatro géneros: *Phaenicia*, *Cochliomyia*, *Chrysomya* y *Opsodexia*, tres de los cuales son citados en los trabajos para Suramérica, excepto *Opsodexia*, en los otros trabajos realizados en Colombia se citan dos de los cuatro géneros presentados en este estudio, *Chrysomya* y *Cochliomyia*, *Phaenicia* no es citada, lo cual puede estar relacionado, con la supuesta sinonimia de este género con *Lucilia* (Smith, 1986).

Según los datos reportados en la tabla 11, se puede argumentar que los géneros, *Cochliomyia* y *Chrysomya*, están asociados a cebos grandes, mientras que *Phaenicia* y *Opsodexia*, a cebos pequeños y *Opsodexia* presenta afinidad con sitios poco intervenidos por el ser humano; no obstante, el muestreo sobre cadáveres completos o cebos grandes puede ser mas eficiente, ya que sobre los cadáveres del Canidae y del *Didelphys* sp. se colectaron tres de los cuatro géneros reportados.

Tabla 12. Géneros de Calliphoridae reportados para Colombia.

Autor	País	Año	<i>Cochliomyia</i>	<i>Lucilia</i>	<i>Chrysomya</i>	<i>Phaenicia</i>	<i>Opsodexia</i>	Total de géneros
Barreto et al.	Colombia	2002	1	1	1			3
Wolff et al.	Colombia	2001	1	1	1			3
Olaya	Colombia	1999	1	1	1			3
Presente estudio	Colombia	2003	1		1	1	1	4
Total			4	3	4	1	1	

Como se muestra en la tabla 12, los géneros mas frecuentes en los estudios donde se colecta Calliphoridae son *Cochliomyia*, *Lucilia* (que puede ser sinónimo de *Phaenicia*) y *Chrysomya*. *Opsodexia* es un género que no es citado en ninguno de los trabajos consultados para Suramérica, y el presente podría ser el primer reporte para la región.

3.5 CONSIDERACIONES FINALES A ESTE CAPÍTULO

En primer lugar, es notoria la dominancia del orden Díptera lo cual concuerda con los resultados obtenidos por diversos autores (Oliva, 1997; Souza y Linhares, 1997; Barreto et al, 2002; Marchiori et al, 2000; Wolff et al, 2001; Calvalho et al, 2000), mientras que Coleoptera, que es un orden frecuente sobre la carroña estuvo casi ausente; esto puede estar relacionado con el tipo de muestreo (trampas sin contacto con el suelo). Por otra parte, el segundo orden mas abundante fue Hymenoptera, el cual tiene hábitos omnívoros y puede explotar tanto la fauna necrófaga, como a la carroña misma (Smith, 1986). Además, casi el total de los Hymenoptera colectados fueron voladores, lo que les permitió acceder más fácil al recurso ofrecido en las trampas.

La familia Calliphoridae estuvo presente en todos los cuadrantes de muestreo, pero presentó mayor afinidad por los sectores rurales y boscosos que por los muy urbanizados, aspecto que será discutido más a fondo en lo próximos capítulos.

El genero *Phaenicia* fue el mas abundante, presentándose en casi todos los cuadrantes de muestreo, prefiriendo los sectores menos urbanizados, mientras que *Opsodexia* presentó preferencia casi estricta por los cuadrantes donde se presentan parches de bosque. Estos aspectos también serán discutidos más en detalle en los próximos párrafos.

Hyme-2, presentó una distribución generalizada, mostrando preferencia por los sectores menos urbanizados, igual que *Phaenicia*, mientras que Hyme-1, estuvo restringido a los sectores boscosos, al igual que *Opsodexia*.

Como se expresó en los métodos, los cuadrantes de muestreo tuvieron tiempos promedio de exposición de las trampas variados; para determinar si esta variación presentaba alguna alteración significativa sobre la abundancia de los insectos colectados, se obtuvieron índices de correlación y gráficas de regresión para las abundancias y los tiempos de exposición (Figuras 23, 24 y 25), mostrando que no existe una correlación significativa y que la variación en los tiempos de exposición

de las trampas no causa un efecto sustancial sobre el análisis comparativo; además en cada cuadrante se presentaron tiempos de exposición diferenciales, lo cual ayudó a homogeneizar la muestra (ver anexo A). También se examinó el efecto del clima por medio de un análisis de correlación, mostrando que no hubo una influencia significativa de las condiciones climáticas sobre la abundancia de los taxa analizados (Figuras 26, 27 y 28).

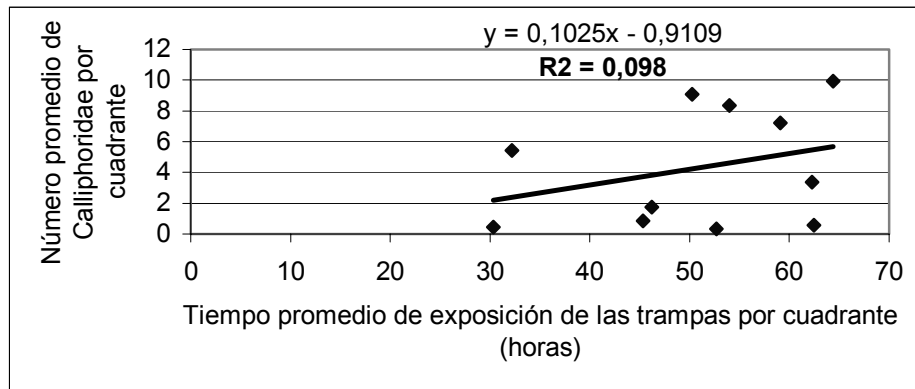


Figura 23. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R2) para el tiempo de exposición promedio de las trampas y el número promedio de Calliphoridae por trampa para cada cuadrante de muestreo.

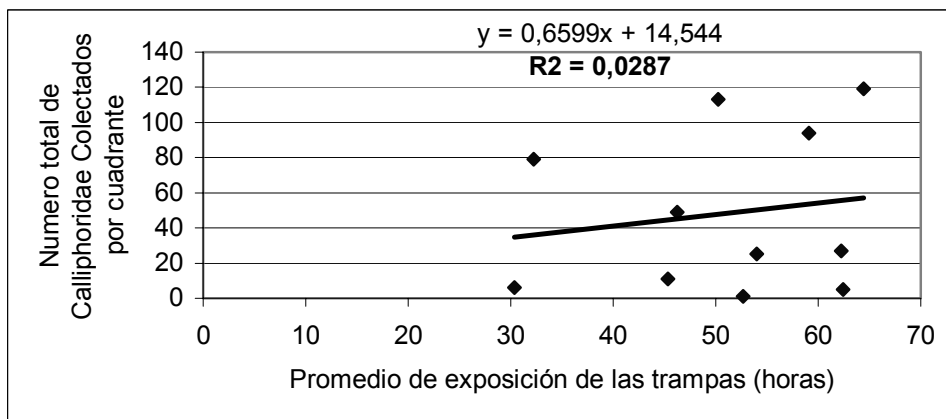


Figura 24. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R2) para el número promedio de horas de exposición de las trampas por cuadrante y el número total de Calliphoridae colectados por cuadrante.

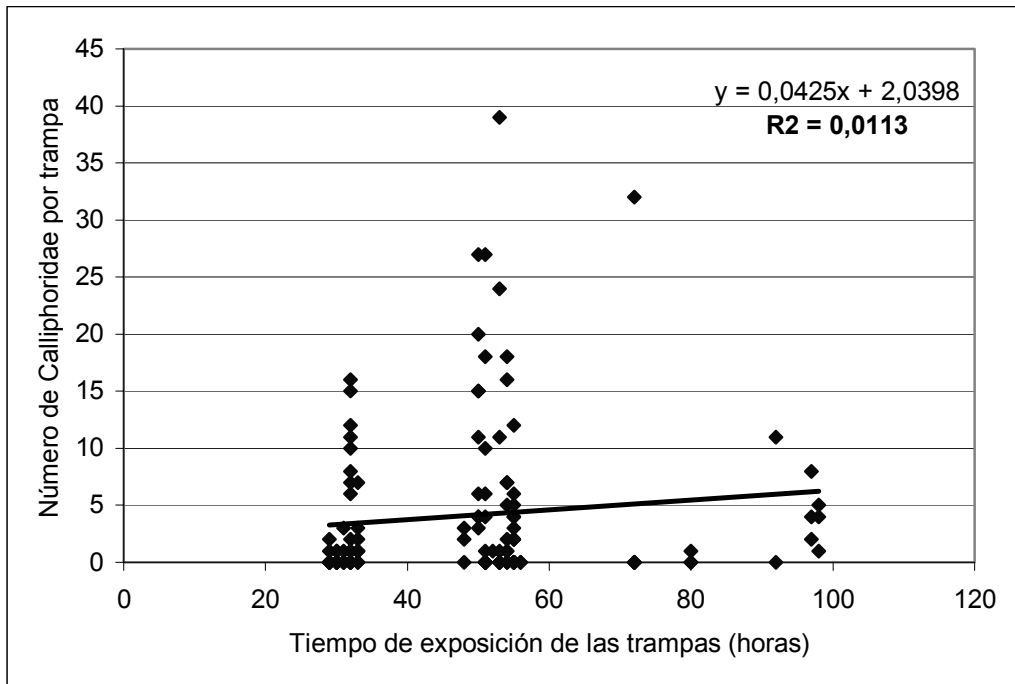


Figura 25. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R2) para el número de horas de exposición y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.

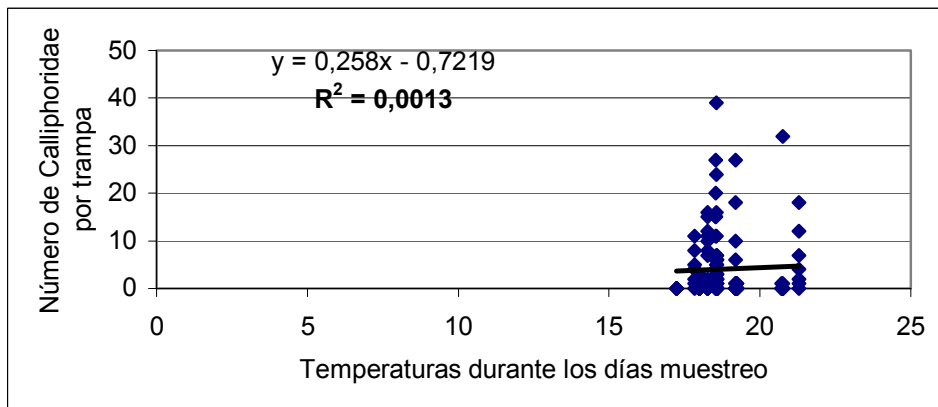


Figura 26. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R2) para la temperatura durante los días de muestreo y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.

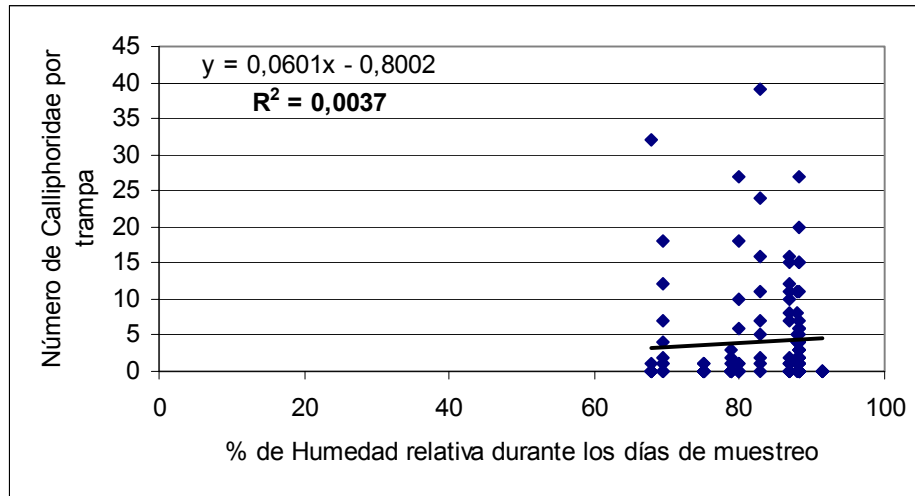


Figura 27. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R2) para el % de Humedad relativa durante los días de muestreo y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.

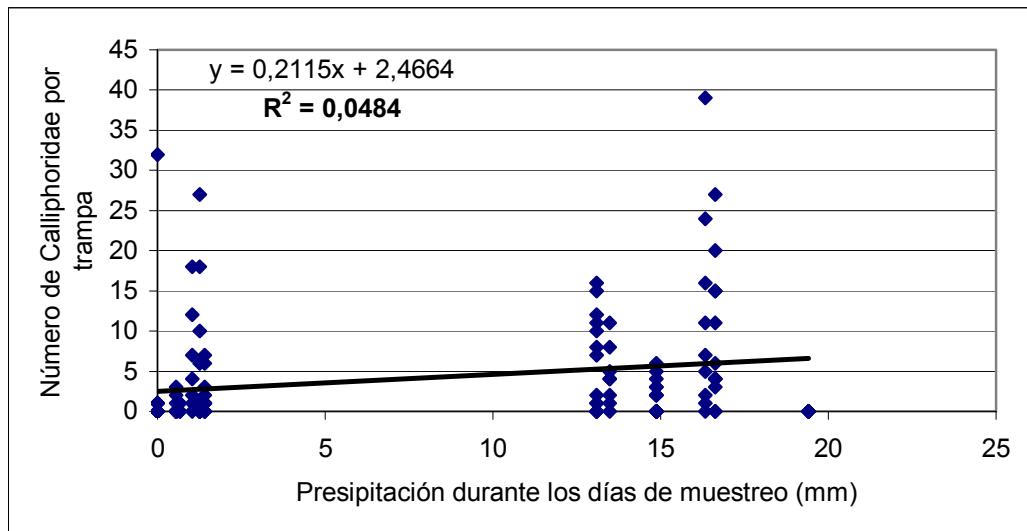


Figura 28. Gráfica de correlación y coeficiente de determinación (R2) para la precipitación durante los días de muestreo y el número de individuos de Calliphoridae por trampa.

4. ANTROPIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

4.1 INTRODUCCIÓN

El ser humano, es un animal de aparición reciente en la tierra y junto con su capacidad para crear esta la capacidad de modificar, que sumado a ese carácter impalpable que lo identifica, la cultura, lo hace capaz de modificar el ambiente donde habita, casi de la misma manera como lo hacen las fuerzas geológicas³¹.

En este capítulo se presenta de manera breve, una aproximación a lo que pudo haber sido la historia del ser humano en el área de estudio. Igualmente, se muestra la zona de estudio entendida como un mosaico de hábitats y/o ecosistemas con diferentes grados de modificación por el ser humano, información que se correlacionará, con los valores de la taxocenosis de Calliphoridae y poder dar respuesta a la pregunta de investigación planteada.

El índice (INRA) que se implementó para medir la antropización del área de estudio, se ajusto eficientemente a las necesidades de esta investigación, al permitir establecer una medida cuantitativa fiable de la variación espacial de la antropización. Este índice, es un método novedoso y original, cuyo procedimiento es sencillo, de fácil aplicación y que no necesita tecnologías informáticas para su

³¹ "En 1945, Vernadski presentó el concepto del noosfera, la emergente fase histórica de la tierra dónde el hombre se ha desarrollado como la fuerza geológica dominante, el principal factor forjador del paisaje, así como la vida se había tornado en una nueva e importante fuerza geológica que formó la cara de la tierra en el Precámbrico tardío" (Brandt, 2000,: 184)."

"In 1945, Vernadski presented the concept of the noosphere, the emerging historical phase of the earth, where man developed as the dominating geological force, the main landscape forming factor, just as life had developed as a new and important geological force forming the face of the earth from the late Precambrian (Brandt, 2000: 184)".

implementación, puede constituirse en una herramienta importante para el estudio del impacto antrópico sobre los ecosistemas.

4.2 APROXIMACIÓN A LA HISTORIA DE LA ANTROPIZACIÓN EN POPAYÁN

Los ecosistemas de la meseta de Popayán y mas específicamente los del valle del río Cauca, en lo que hoy se conoce como el municipio de Popayán, han sido modificados por acción del ser humano desde hace ca de 10.000 años AP. Probablemente, seres humanos nómadas, habituados a la caza y la recolección de sus alimentos, que provenían de Norteamérica, aprovecharon el cambio climático acontecido en la frontera temporal pleistoceno/holoceno, para traspasar obstáculos naturales y acceder al norte de Suramérica (Gnecco, 1991, 1995, 1998; Gnecco y Mora, 1997).

Se argumenta que los factores climáticos que permitieron el paso del ser humano a Suramérica fueron las etapas tardías de la ultima era glacial de nuestro planeta, donde el periodo frío mas tardío aconteció hace 11.000 a 9.500 años (Gnecco, 1990). Este periodo concuerda con los registros arqueológicos más tardíos para el valle de Popayán (Gnecco, 1991, 1995, 1998; Gnecco y Mora, 1997).

El enfriamiento de la tierra, generó el descenso del nivel de los océanos, creándose praderas en tierras antes inundadas. Este fenómeno pudo ocurrir igualmente en el istmo de Panamá (puente que une norte y centro América con Suramérica), donde tierras que actualmente se encuentran cubiertas de agua y densa selva tropical (como probablemente en otros periodos de tiempo del Cuaternario), en ese entonces pudieron haber estado tapizadas por praderas que permitieran el tránsito de seres humanos, hacia el norte de Suramérica. Estas hipótesis, son expuestas mas en detalle en el trabajo de Gnecco de 1990, denominado el Paradigma paleoindio en Suramérica, pero para la investigación que se presenta en este documento solo es necesario por el momento, precisar desde hace cuanto tiempo el ser humano ha intervenido los ecosistemas donde se ubico la zona de estudio, con

el fin de tener una aproximación histórica a la dinámica de modificación de los ecosistemas de la zona de estudio por el ser humano.

El registro mas temprano de intervención antropogénica en Popayán, es de tipo arqueológico. Este indica que la modificación de los ecosistemas por parte del ser humano, en el valle de Popayán, ocurre desde hace por lo menos 10.000 años; este registro se basa en la datación con C-14 de carbón encontrado en un deposito arqueológico de tipo precerámico monocomponente, donde pudo haber existido un taller que grupos de cazadores-recolectores usaban para fabricar artefactos líticos y realizar otras actividades de su cotidianidad (Gnecco, 1998).

Este registro arqueológico es complementado con información palinológica, encontrando una mixtura de vegetación de tipo secundaria junto con plantas colonizadoras de espacios abiertos, lo cual da pie a pensar en la existencia de un espacio abierto en medio de vegetación boscosa, generado por actividades antrópicas (Gnecco, 1998, 1995).

Si bien existe evidencia cultural y en parte biológica de la existencia del ser humano en Popayán desde la frontera Pleistoceno/Holoceno, otras evidencias palinológicas acortan este periodo hasta menos de 5.000 años AP³², fecha a partir de la cual aparece en el registro palinológico la presencia de maíz (*Zea mays*), se incrementa la presencia de polen de hierbas y disminuye el polen de plantas del bosque nativo, lo que puede indicar actividades humanas como deforestación y agricultura (Wille, et al, 2001). Esta cronología concuerda con la propuesta para la aparición de la agricultura y vida aldeana para varios sitios de América, no obstante, esta actividad pudo estar precedida por el manejo de especies silvestres (Gnecco, 1998; Bray, 1991). En Popayán, se ubica en esta época, un grupo humano de tipo

³² Wille et al. (2001), presentan dos registros palinológicos del suroccidente colombiano, cerca a Popayán. En estos se muestra la presencia de *Zea mays*, planta que es considerada como indicadora de impacto humano en los ecosistemas; estos sitios son: Lusitania (1500msnm, 3°49'N, 76°34'W) 5.000 años AP; Pitalito (1300m 1°52'N, 76°02'W) 4.300 años AP, con base en estos registros, se propone que la primer fase agrícola en Popayán, pudo ocurrir alrededor de estas fechas.

semisedentario, que se encontraban en etapa de transición entre un modo de vida de cazadores-recolectores a horticultores (Rodríguez, 1994).

Específicamente para Popayán, las evidencias palinológicas de intervención antrópica de los ecosistemas, no sobrepasan los 2.300 años AP³³. Este impacto humano, presenta una reducción en el último milenio, evidenciado en la disminución y/o ausencia de polen de maíz y el aumento del polen de plantas de bosque nativo (Wille et al, 2001; Behling et al, 1998)³⁴.

Desde las investigaciones arqueológicas se argumenta, que entre los 3.100 y 2.600 años AP, se ubica en el altiplano de Popayán, una cultura de tipo cacical temprana de hábitos sedentarios; se plantea que su base económica pudo estar basada en la agricultura, principalmente del maíz. Después de este período, se originó “un alto nivel de desarrollo sociocultural” de las culturas prehispánicas, incluyendo aquí los períodos cacicales, caracterizados por el desarrollo de la agricultura, la alfarería, la metalurgia, “las formas de pensamiento chamánico”, aumento demográfico, entre otros, período que se extiende hasta hace 400 o 500 años (antes de la conquista de los españoles) (Rodríguez, 1994).

Posteriormente, viene la época de la conquista y colonización española, lo que trae consigo modificaciones de los ecosistemas mas drásticas y/o iguales a las acontecidas en épocas prehispánicas. Finalmente basta ver como lo que algún día

³³ Behling et al. (1998), realizaron un estudio paleoecológico en la ciudad de Popayán, encontrando (después de un “bache” en el registro palinológico entre los aproximadamente 5000 a 2300 A.P., probablemente generado por actividad volcánica) indicios de actividad antrópica (deforestación y agricultura), evidenciada por el aumento de polen hierbas, entre ellas maíz (*Zea mays*) y la disminución del polen de la vegetación de bosque nativo. Estos registros son similares a los encontrados en Timbio y Piagua (Wille et al, 2001), localidades muy cercanas a Popayán.

³⁴ Hacia los 670 años AP, la presencia de plantas cultivadas disminuye en el registro palinológico de Piagua, sitio cercano a Popayán (1700msnm, 2°30'N, 76°30'W), aumentando el polen de plantas de bosque secundario, mostrando una posible reducción de la actividad humana. En Timbio (1750msnm, 2°24'N, 76°36'W) la actividad antrópica disminuye cerca de los 900 años AP (Wille, et al, 2001). En Genagra (Popayán, 1750m 2°28'N, 76°37'W) los pasados 780 años antes del presente, presentan una recuperación de los bosques cercanos, indicando una disminución en los procesos de impacto humano. Bray (1991), señala que se presento una regeneración de los ecosistemas donde desapareció la población indígena después de la conquista.

fue vegetación, ahora es un complejo sistema antroposocial, sobre concreto y agroecosistemas, denominado municipio de Popayán.

4.3 GRADO RELATIVO DE ANTROPIZACIÓN DE LAS UNIDADES DE MUESTREO

En las fotografías aéreas de la zona de estudio, fue posible diferenciar cinco diferentes usos de suelo, a los cuales se les asignó valores entre 0.00 y 1.00 de acuerdo con el grado de modificación que se distinguió y/o a la cobertura determinada (Tabla 13).

Tabla 13. Valores de antropización parciales y coberturas correspondientes, asignadas a las celdas de 0,01 Km² (SUA) en la zona de estudio que sirvieron de insumo para la cuantificación del INRA.

Categoría	Valor de antropización	Tipo de cobertura identificada
A	0.00	Bosque ¹
B	0.25	Vegetación arbórea sobre drenajes alejados del bosque, y ocasionalmente, vegetación arbórea en huertas caseras ²
C	0.50	Zonas de pastoreo de ganado vacuno
D	0.75	Zona urbana menos densa (menor reflectancia de luz que en la categoría siguiente y presencia de parches de vegetación)
E	1.00	Zona urbana muy densa (zona con mayor reflectancia de luz en la zona de estudio y vegetación no diferenciable)

¹ Parches de bosque probablemente en sucesión secundaria (Wille et al, 2001), con dominancia del dosel por roble (*Quercus* sp.)

² Esta vegetación arbórea sobre los drenajes presentan extensiones en apariencia largas, pero muy angostas, donde no es posible diferenciar un interior de la vegetación de un borde, por esto se diferencia esta cobertura de la denominada bosque, donde si es posible diferenciar un interior de un borde. Las huertas caseras son policultivos de pancojer en pequeñas extensiones de tierra contiguas a lugares de habitación, donde se presentan parches de vegetación arbórea.

Estas categorías se registraron a una resolución de 0,01 Km², encontrando los valores para cada cuadrante de cada una de las categorías (Tabla 14). La categoría mas frecuente fue C (0,50), que corresponde a las zonas de pastoreo, ocupando el 65% del total del área de estudio. Este tipo de uso de suelo o cobertura se puede considerar como la matriz de los otros tipos de coberturas identificados; esta, alcanza sus mayores valores en los cuadrantes C5, C6, C7 y C12, ocupando mas del 80% del total de cada cuadrante (Tabla 14, Figura 29, Figura 30).

La siguiente cobertura más extensa es A (0,00), esta ocupa el 24% del total del área de estudio. Esta cobertura, alcanza sus mayores valores en los cuadrantes C1, C2 y C11, cuadrantes donde se encuentran partes de los fragmentos de bosque, ocupando en cada uno mas del 50% del total de cada cuadrante (Tabla 14, Figura 29, Figura 30).

Para la zona urbana se diferenciaron dos tipos de categorías, que diferirían de acuerdo con la densidad que se podía apreciar en las fotografías aéreas y a la presencia de pequeños parches de vegetación. Entre estas categorías, la mas frecuente fue la identificada con el valor de antropización de 0.75 (D), es decir la menos densa, que ocupó el 8% del total de la zona de estudio y presentó el mayor valor en el cuadrante C9, ocupando el 51% del área del cuadrante. La categoría E (1.00) o mas densamente urbanizada solo ocupó el 1% de la zona de estudio, presentando el mayor valor en el cuadrante C8, en el cual ocupó el 9% (Tabla 14, Figura 29, Figura 30).

La vegetación arbórea sobre drenajes y la vegetación arbórea de huertas caseras (categoría B), ocupó el 3% del área de estudio presentando el mayor valor en el cuadrante C9, donde esta categoría estuvo representada principalmente por vegetación de huertas caseras (Tabla 14, Figura 29, Figura 30).

Tabla 14. Porcentaje o número de celdas de 0.01km² (SUA) ocupadas por cada categoría de antropización identificada en el área de estudio, para cada cuadrante, con los cuales se calculo el I.N.R.A. de las unidades de análisis.

Cuadrante	A (0,00)	B (0,25)	C (0,50)	D (0,75)	E (1,00)
C1	65	0	35	0	0
C2	61	0	39	0	0
C3	43	0	57	0	0
C4	35	0	65	0	0
C5	7	0	93	0	0
C6	18	0	82	0	0
C7	3	3	83	11	0
C8	0	6	81	4	9
C9	0	13	36	51	0
C10	0	8	61	25	6
C11	51	0	49	0	0
C12	0	6	93	1	0
Total	283	36	774	92	15
%	0,24	0,03	0,65	0,08	0,01

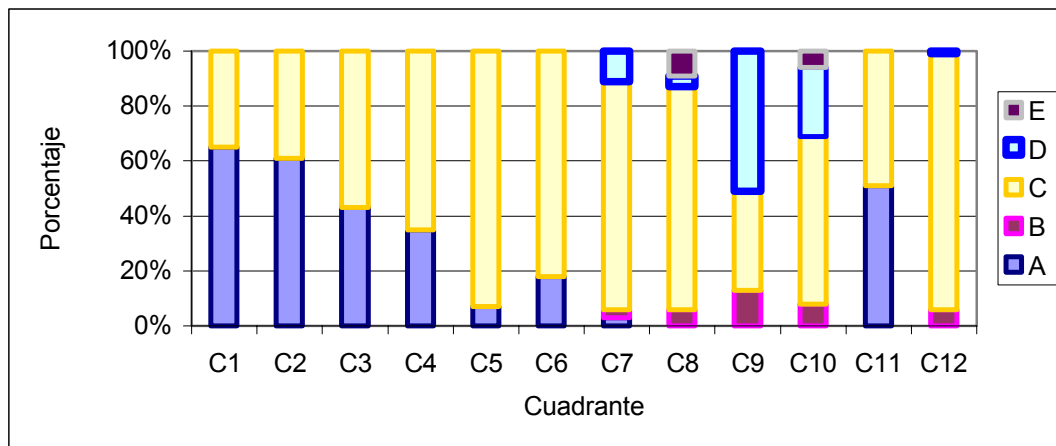


Figura 29. Porcentaje por tipo de antropización (categorías en tabla 13) para cada cuadrante de muestreo.

La información para cada celda de 0,01 Km² (SUA) se presenta en la figura 30, donde se ha asignado un color específico para cada categoría de antropización y de esta manera poder observar la correspondencia espacial de esta información y dar

paso al cálculo del grado de antropización (INRA) de los cuadrantes de muestreo de 1 Km².

La figura 30, se puede comparar con la figura 1 (ver también figura 33), para verificar la congruencia de la información presentada en colores a una resolución de 0,01 Km² con las fotografías aéreas de aspecto real.

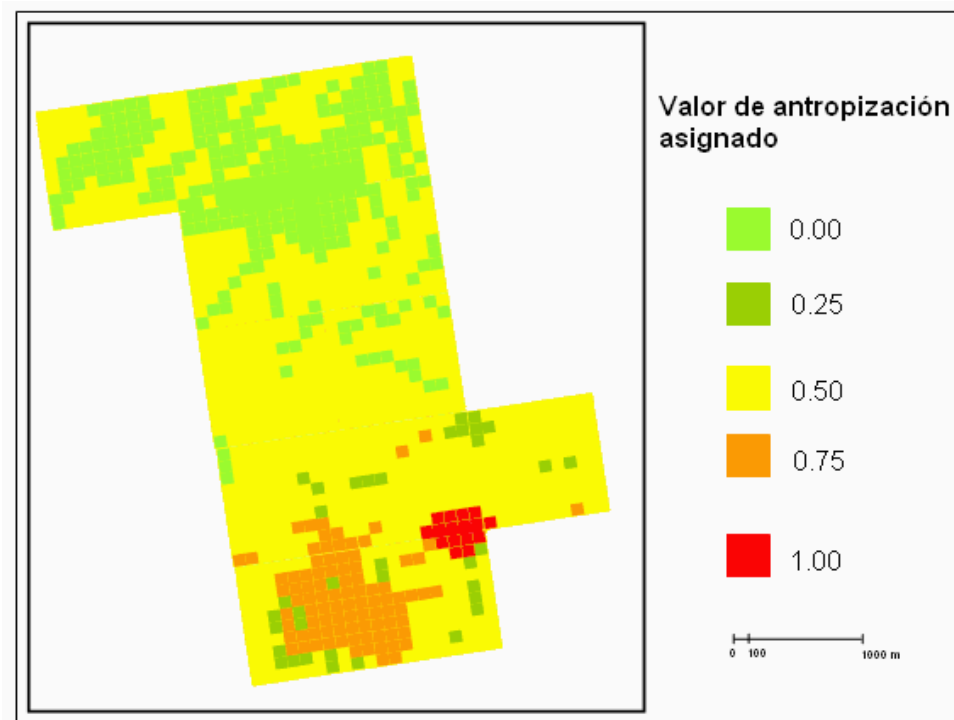


Figura 30. Grados de antropización parciales a una resolución de 0,01 Km² (SUA).

Con base en los valores de antropización parciales para las celdas de 0,01 Km² se calculó el INRA para cada cuadrante de 1 Km² (UA) (Tabla 15, Figura 31, Figura 32). Los valores más altos de antropización se encuentran en los cuadrantes C9 (59,50), C10 (57,25), C8 (54,00), C7 (50,50) (Tabla 15, Figura 31, Figura 32), que corresponden a los cuadrantes donde se encuentran las zonas urbanas, el cuadrante C9 presenta el mayor valor, debido a que el 51% de este cuadrante está constituido por zona urbana (Figura 25).

Los valores mas bajos de antropización, se encuentran en los cuadrantes C1 (17.50) C2 (19.50), C11 (24,50), C3 (28,50) y C4 (32,50), donde se encuentra el fragmento de bosque estudiado (Tabla 15, Figura 31, Figura 32). El menor valor de antropización corresponde al cuadrante C1, el cual esta constituido en un 65% por bosque (Figura 29, Figura 30).

Los cuadrantes C5, C6 y C12, presentan valores de antropización entre 40 y 50 (Tabla 15, Figura 31, Figura 32), representando el área donde predominan las zonas de pastoreo (mas del 80% en cada cuadrante) (Figura 29, Figura 30).

Tabla 15. Grados de antropización (INRA) para cada uno de los cuadrantes de muestreo (UA).

Cuadrante UA	Grado de antropización (INRA)
C1	17,50
C2	19,50
C3	28,50
C4	32,50
C5	46,50
C6	41,00
C7	50,50
C8	54,00
C9	59,50
C10	57,25
C11	24,50
C12	48,75

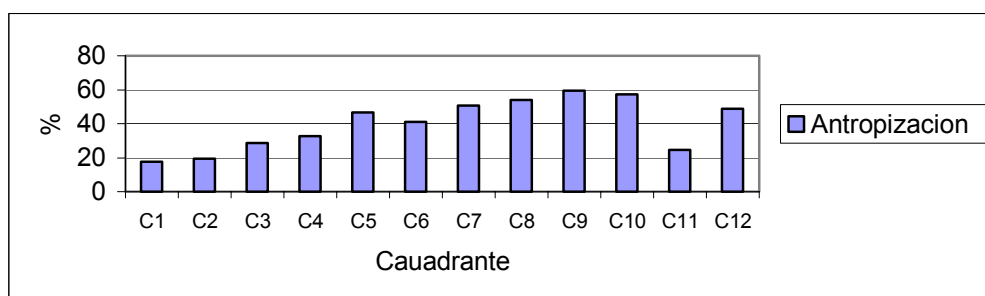


Figura 31. Grado de antropización (INRA) para cada cuadrante de muestreo.

Los grados de antropización encontrados para cada cuadrante de muestreo fueron diferenciados a escala espacial por medio de colores en tonos de verdes y rojos, como se muestra en la figura 32. Los tonos corresponden proporcionalmente al grado de antropización.

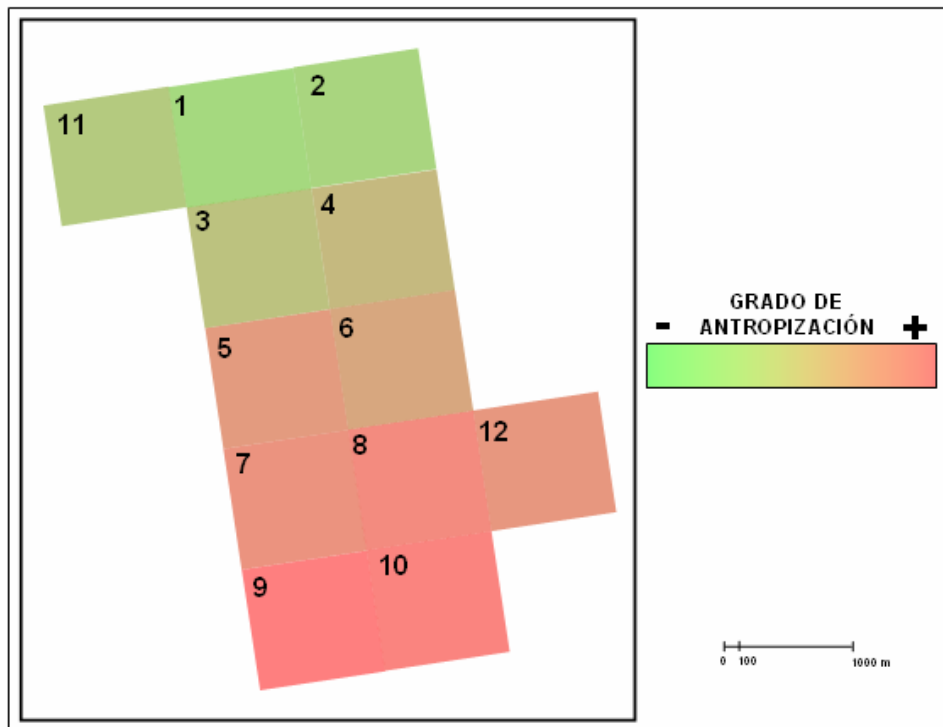


Figura 32. Grados de antropización para cada uno de los cuadrantes de muestreo (UA).

Finalmente en la figura 33, se muestran los mapas de antropización obtenidos y se compara con la fotografía aérea de la zona, con el fin de mostrar la congruencia del análisis gráfico de la antropización con las fotografías de aspecto real, evidenciando que el procedimiento empleado para medir la antropización (INRA) de las unidades de muestreo es útil y eficiente.

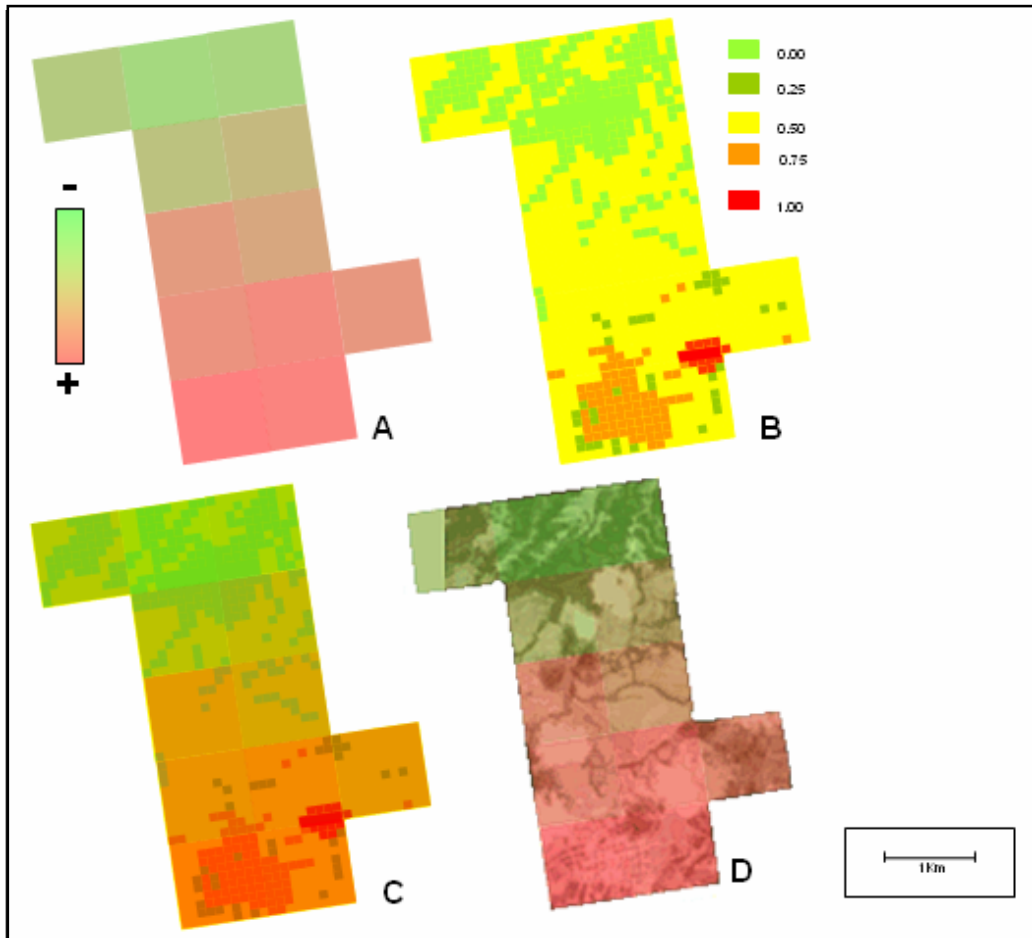


Figura 33. Comparación entre los tipos de análisis de antropización y la fotografía aérea de la zona de estudio.

5. EFECTO DE LA ANTROPIZACIÓN SOBRE LA ABUNDANCIA DE LA TAXOCENOSIS DE INSECTOS NECRÓFAGOS

5.1 INTRODUCCIÓN

En el capítulo tres de este documento, se mostraron los aspectos numéricos de la taxocenosis estudiada y en el capítulo cuatro se determinó la antropización de la zona de estudio, esto con el fin de tener la información base para dar respuesta a la pregunta de investigación planteada.

Recordemos la pregunta de investigación: se tiene que los ecosistemas del valle de Popayán, donde se encuentra la zona de estudio han sido intervenidos por el ser humano desde hace por lo menos 10.000 años, alterando los procesos normales de estos ecosistemas. Teniendo presente esto, se pregunta: ¿cómo los procesos antrópicos han modificado los patrones naturales de la biota en el valle de Popayán? y específicamente, ¿cómo el grado de modificación del ecosistema por parte del ser humano en el valle de Popayán han determinado la distribución horizontal de los Calliphoridae y la fauna asociada a este grupo y a la materia animal en descomposición?.

En este capítulo se intentará dar respuesta a esta pregunta, asociando la información correspondiente a las abundancias relativas de la taxocenosis estudiada y los grados de antropización encontrados en la zona de estudio, analizando inicialmente la información a escala del macrohábitat³⁵, con base en el análisis de

³⁵ Básicamente la variable de macrohábitat estudiada, es la antropización. Para efectos de estandarización de conceptos de los que conocerán esta investigación, se definirá como variables de macrohábitat, a todas aquellas que se hallan medido a partir de la percepción remota, en este caso fotografías aéreas. Como se muestra en este documento el estudio se desarrolla en dos niveles jerárquicos: la escala macro, estudiada como se dijo a partir de la

percepción remota (fotointerpretación) y posteriormente se tratará de explicar, buscando la causación de los patrones encontrados, con base en las características de microhábitat³⁶ registradas (ver variables de microhábitat mensuradas en el anexo B).

Con el fin de proponer hipótesis de causalidad a nivel de microhábitat, se plantea el modelo de flujo de energía presentado en la figura 34, donde se presentan a grandes rasgos las posibles interacciones que puede establecer los Calliphoridae con algunos elementos del ecosistema. Este esquema se retomará en la discusión de los análisis de correlación.

percepción remota y la escala micro estudiada a través de trabajo de campo, donde el investigador percibió directamente las variables medidas. Para Saab (1999), la escala del microhábitat hace referencia a las características de la vegetación local; y la escala del macrohábitat a las características de los parches de bosque como el tamaño, la longitud y el ancho; este autor incluye una categoría más, que es la del paisaje, donde se incluye la composición y la estructura de la vegetación y los usos de suelo alrededor del parche de bosque estudiado, lo que se conoce como matriz (matrix habitats). En el caso de el estudio presentado en estas páginas, como escala de macrohábitat se fusiona las que Saab llama macrohábitat y paisaje, pues se toman algunos valores numéricos de los usos del suelo, incluyendo ahí las áreas que ocupan los parches de bosque dentro de las unidades de muestreo (ver capítulo tres). Para Anderson y Guztwiller, et al, (1994), se pueden considerar dos clases de variables de hábitat, de acuerdo a su forma de colección: las macrocaracterísticas de hábitat como el tamaño de un área estudiada, la distancia a un cuerpo de agua o a una carretera, la cobertura vegetal, etc. las cuales se pueden medir sin estar en el sitio; y las microcaracterísticas de hábitat, que incluyen la composición de especies de plantas, química del agua, densidad arbórea, entre otras; estas variables requieren trabajo de campo.

De acuerdo con lo anterior este estudio se desarrolla dentro de lo que se denomina un análisis jerárquico (hierarchical approach) (Pope, et al., 1994; Saab, 1999), donde un nivel de variables de hábitat está contenido en un nivel superior, pero cada nivel tiene características inherentes a él, que pueden ayudar a explicar parte del fenómeno estudiado (Wiens, 1989)

³⁶ Ver pie de página anterior.

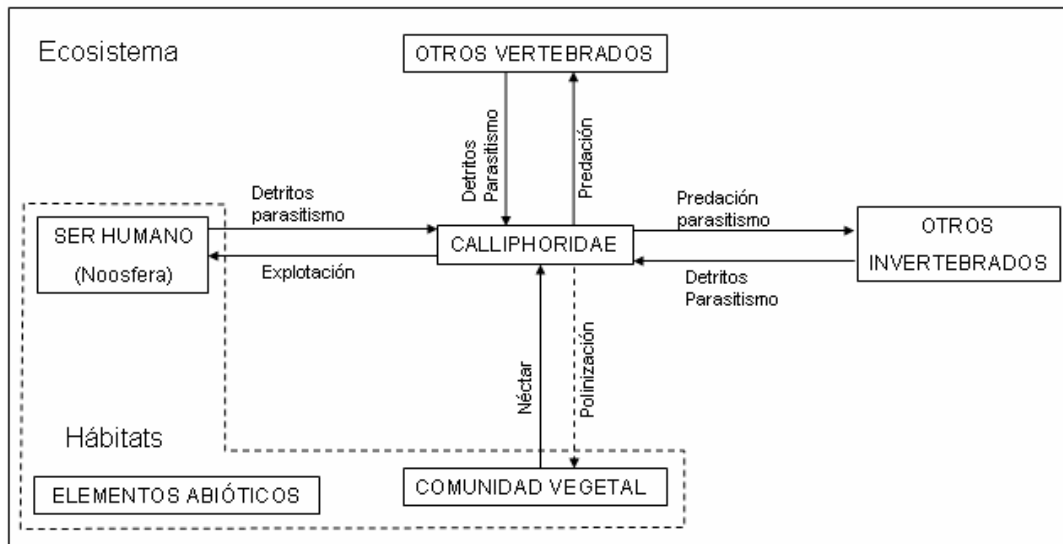


Figura 34. Algunas de las interacciones que se espera establezcan los Calliphoridae con algunos elementos de ecosistema. Basado en el modelo de flujo de energía: disipación de calor e ingreso de energía a través de la luz solar que capturan los organismos autótrofos, procesos necesarios para mantener la organización de la biosfera y cada uno de los ecosistemas de los que se hace acto de distinción desde la teoría ecológica (Margalef, 1985; Morin, 1983). Este modelo se constituye en un sistema de tipo verbal, basado en la teoría de sistemas (Bertalanffy, 1976; Walters, 1971). La dirección de las flechas indica el sentido en el que fluye la energía entre los elementos del sistema.

5.2 RELACIÓN DEL GRADO DE ANTROPIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO Y LAS ABUNDANCIAS RELATIVAS DE LA TAXOCENOSIS ESTUDIADA

Para contrastar la hipótesis propuesta, referida a la determinación del patrón de distribución espacial de los Calliphoridae y fauna asociada por el grado de modificación del ecosistema por el ser humano, se estimó el grado de antropización para cada uno de los cuadrantes de muestreo (ver capítulo 4), esta información se

correlacionó con los datos obtenidos a partir de la descripción numérica de la taxocenosis (ver capítulo 3). Esta información se resume en la tabla 16 y 17.

Tabla 16. Grados de antropización por cuadrante y número promedio de individuos por trampa en cada cuadrante de *Phaenicia*, *Opsodexia*, Calliphoridae y de los dos morfotipos de Hymenoptera voladores identificados (Hyme-1 e Hyme-2).

Cuadrante	Antropización	<i>Phaenicia</i>	<i>Opsodexia</i>	Calliphoridae	Hyme 1	Hyme 2
C2	19,50	8,75	1,17	9,92	6,25	3,92
C3	28,50	0,62	0,23	0,85	0,31	1,75
C4	32,50	0,36	0,14	0,43	0,07	0,79
C5	46,50	1,75	0,00	1,75	0,00	2,68
C6	41,00	8,67	0,08	9,08	0,00	5,92
C7	50,50	8,33	0,00	8,33	0,00	1,00
C8	54,00	3,38	0,00	3,38	0,00	1,00
C9	59,50	7,23	0,00	7,23	0,00	0,08
C10	57,25	0,56	0,00	0,56	0,00	0,22
C11	24,50	1,57	4,14	5,43	3,93	0,71
C12	48,75	0,33	0,00	0,33	0,00	0,00

Tabla 17. Número promedio de individuos por trampa en cada cuadrante para cada uno de los órdenes identificados y para todos los individuos de Insecta colectados.

	Diptera	Hymenoptera	Coleoptera	Lepidoptera	Orthoptera	Blattaria	Heteroptera	Dermaptera	Prom. Individuos /trampa
C2	29,00	11,25	0,00	0,82	0,00	0,00	0,08	0,00	41,17
C3	7,85	15,50	0,00	0,38	0,00	0,00	0,08	0,00	15,46
C4	9,50	1,62	0,07	0,14	0,00	0,07	0,00	0,00	11,50
C5	12,11	3,23	0,04	0,07	0,00	0,00	0,04	0,00	15,32
C6	26,00	14,83	0,25	0,92	0,00	0,00	0,17	0,00	41,92
C7	21,67	1,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	23,33
C8	45,63	2,75	0,00	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	47,50
C9	34,31	0,31	0,15	0,23	0,08	0,00	0,15	0,08	35,46
C10	4,89	1,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,56
C11	16,29	4,93	0,07	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	21,36
C12	2,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,00

Con base en la información presentada en las tablas 16 y 17, se realizó un análisis de correlación de cada uno de los taxa identificados y el grado de antropización

determinado para cada cuadrante, obteniendo los resultados contenidos en la tabla 18.

Tabla 18. Coeficiente de correlación de Spearman para los grupos taxonómicos determinados y el grado de antropización (n=11; p<0.005).

Coeficiente de correlación de Spearman, de los grupos taxonómicos determinados y el grado de antropización	
<i>Phaenicia</i>	-0,0818
<i>Opsodexia</i>	-0,7523
Calliphoridae	-0,1818
Hyme 1	-0,6182
Hyme 2	-0,5023
Diptera	0,1091
Hymenoptera	-0,7000
Coleoptera	0,0364
Lepidoptera	-0,3432
Promedio de individuos por trampa en cada cuadrante	-0,0364

A partir de las correlaciones se puede determinar que: el género *Opsodexia*, los dos morfotipos de Hymenoptera determinados (Hyme-1 y Hyme-2) y el orden Hymenoptera en general, presentan asociaciones negativas con el grado de antropización determinado (Tabla 18), sugiriendo la determinación del los efectos antrópicos sobre la abundancia de los grupos taxonómicos estudiados, avalando en parte la hipótesis planteada.

De otro lado, se puede observar que el género *Phaenicia*, la familia Calliphoridae en general y el orden Diptera en general, **no** presentan asociaciones con el grado de antropización.

5.3 MAPAS DE ABUNDANCIA DE LOS TAXA FOCALES

Con el fin de analizar gráficamente la distribución horizontal de los taxa focales de este estudio (*Opsodexia*, *Phaenicia*, Calliphoridae, Diptera, Hyme-1, Hyme-2 y Hymenoptera), se construyeron mapas de abundancias, empleando el mismo método que para hacer los mapas de antropización, esto es, que a cada valor de abundancia de los taxa determinados se les asigna un tono de color equivalente al número promedio de individuos por categoría taxonómica por cada cuadrante; luego cada cuadrante de muestreo fue pintado con ese tono. El producto de este análisis se presenta en la figura 30.

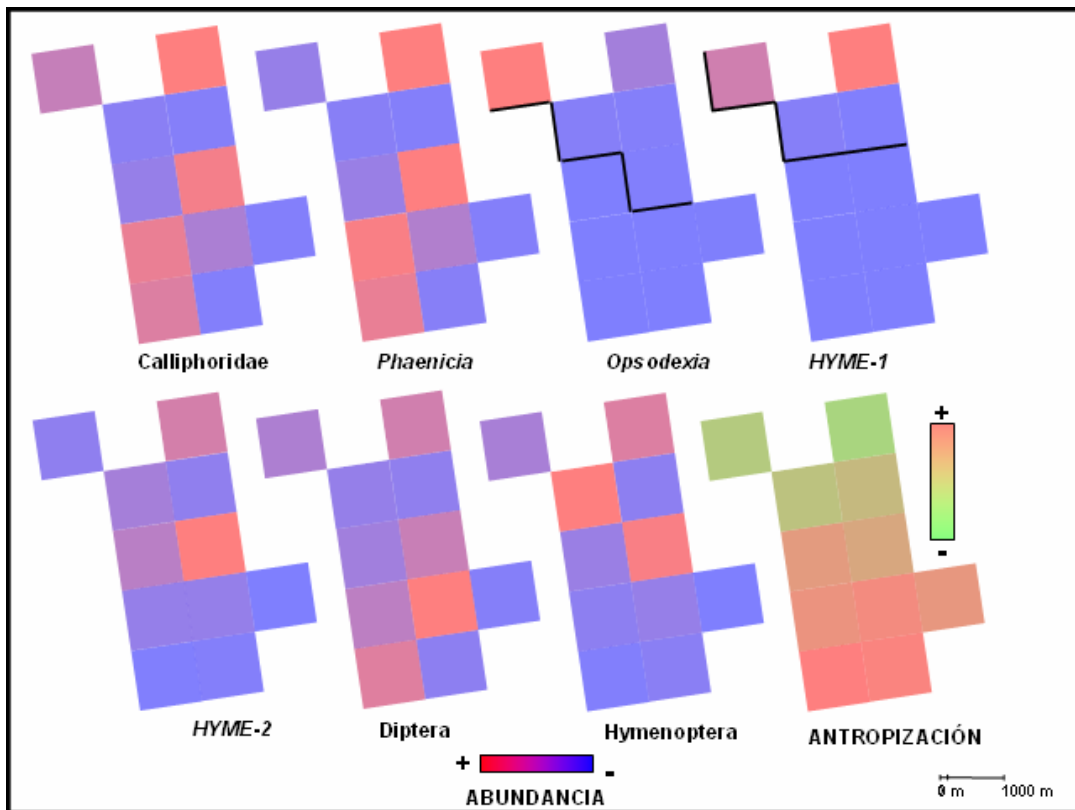


Figura 35. Mapas de abundancia para Calliphoridae, *Phaenicia*, *Opsodexia*, Hyme-1, Hyme-2, Diptera y Hymenoptera. También se presenta el mapa de antropización, con el fin de determinar visualmente la existencia de una relación entre la antropización y los mapas de abundancia. Para *Opsodexia* y Hyme-1, se limitan con

una línea negra los cuadrantes donde se encontró el taxon, esto con el fin de hacer notar los cuadrantes donde apareció el taxon, pero que por su baja abundancia no permite un tono que se diferencie conspicuamente de los demás. Para ver los valores, remitirse las tablas 16 y 17.

De acuerdo con los mapas de abundancia (Figura 35) se puede determinar que, solo *Opsodexia* e Hyme-1, presentan un patrón espacial conspicuo, estos dos grupos, solo fueron colectados en la parte superior de la zona de estudio, donde *Opsodexia* únicamente se colectó en los cuadrantes C2, C3, C4, C5 y C11 e Hyme-1 únicamente se colectó en los cuadrantes C2, C3, C4 y C11, coincidiendo con los cuadrantes menos antropizados. Las mayores abundancias se presentaron en los cuadrantes C2 y C11, para los dos casos, mostrando una fuerte relación con los cuadrantes con menor grado de antropización (Tabla 15), éste análisis se puede comparar con el coeficiente de correlación que obtuvieron estos dos grupos (Tabla 18), donde *Opsodexia*, presentó una correlación de -0,7523, con el grado de antropización e Hyme-1, presento una correlación de -0,6182 con el grado de antropización.

El orden Hymenoptera en general, a pesar de que presentó una de las mayores correlaciones negativas con el grado de antropización (-0.7), no presenta un mapa de abundancia con un patrón de distribución tan marcado como *Opsodexia* e Hyme-1, pero sus menores abundancias se encuentran hacia la parte inferior de la zona de estudio (Figura 35), esto puede indicar una preferencia por los sectores rurales, en este caso con grados de antropización medios.

Como se esperaba a partir de las correlaciones, Calliphoridae y *Phaenicia*, no presentaron un patrón de distribución horizontal específico; esto se puede argumentar, mostrando que en los mapas de abundancia de estos dos grupos se presentan abundancias similares, tanto en sitios muy antropizados como en poco antropizados. La similitud de los mapas de abundancia de estos dos grupos puede estar asociada en que el mayor porcentaje de individuos de Calliphoridae (84%) correspondieron al genero *Phaenicia*. Esta distribución, se extiende a todo el orden

Diptera, mostrando que a este nivel no existe una asociación clara entre la antropización y la abundancia.

5.4 POSIBLES CAUSAS ESPECÍFICAS QUE DETERMINAN EL PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE CALLIPHORIDAE: ANÁLISIS A NIVEL DE MICROHÁBITAT

Como lo argumenta Wiens (1989), cuando se desarrolla un estudio ecológico a diferentes escalas espaciales, la explicación causal de un fenómeno estudiado varía de acuerdo con la escala estudiada, esto es, si se busca la explicación de un fenómeno a escala del macrohábitat o del paisaje, se tiene un estudio grueso, es decir, se identifica el efecto de las propiedades emergentes a esa escala de análisis, y si por otro lado se busca la misma explicación a una escala espacial inferior, en este caso la escala del microhábitat, las relaciones de causalidad entre variables y fenómeno estudiado pueden variar. Cuando se contrasta la información procedente de las dos escalas de análisis se puede determinar como las propiedades emergentes o inherentes a cada nivel de análisis permiten explicar o no, el fenómeno o si este permite una explicación causal, solo a un nivel de análisis. La utilidad de este análisis radica en determinar si el estudio realizado a escala mayor es congruente con el análisis a escala menor y de esta manera hacer que el estudio grueso tenga una mayor validez interpretativa. Este tipo de estudios se han denominado jerárquicos y permiten la integración entre los estudios realizados a través de la percepción remota y el estudio ecológico de campo (Pope, et al, 1994; Saab, 1999).

Si bien se ha mostrado que existe una relación estadística de las características de la taxocenosis estudiada con el grado de antropización a nivel de macrohábitat, en esta parte del estudio se pretende mostrar las relaciones que se establecen entre las características de la taxocenosis y las variables de microhábitat (ver anexo B). Con este fin se correlacionaron las variables de microhábitat colectadas, con las características de la taxocenosis.

Del análisis de correlación general, se extrajeron los valores mayores o iguales a |0.50|, estos se presentan en la tabla 19. Para este análisis se empleó el coeficiente de correlación de Spearman (McAleece, 1997; Sokal y Rohlf, 1969).

Tabla 19. Coeficientes de correlación de Spearman mayores o iguales a |0.50| para las variables de microhábitat y el número de individuos promedio por trampa de Calliphoridae, *Opsodexia* e Hyme-1 (n=129; p<0.005).

Coeficientes de correlación de Spearman										
	%H° al momento de instalación de trampas	No. de formas de crecimiento	No. de estratos verticales	Hojarasca sobre el suelo	Densidad del dosel	Continuidad	CAP promedio	No. de CAP muestreados	CAP max	CAP min
No. de individuos por trampa		0,5								
Calliphoridae		0,5	0,5		0,51					
<i>Opsodexia</i>	0,57	0,62	0,62	0,69	0,74	0,75	0,73	0,78	0,75	0,72
Hyme-1	0,54	0,62	0,6	0,72		0,7	0,73	0,75	0,74	0,74

De acuerdo con el análisis de correlación (tabla 19), solo el número promedio de individuos por trampa del total de insectos colectados, de Calliphoridae, de *Opsodexia* e Hyme-1, presentaron correlaciones mayores o iguales a |0.50|.

Para hacer la discusión de estos resultados de una manera mas ordenada, se tomará variable por variable.

El porcentaje de humedad relativa en el momento de instalación de las trampas (%H° al momento de instalación de trampas), presentó correlaciones por encima de |0.50| con *Opsodexia* e Hyme-1. Esta variable se puede tomar como un indicador de la humedad relativa en general del hábitat y fue registrada en horas similares para todas las muestras. Esto muestra que tanto *Opsodexia* como Hyme-1, prefieren hábitats húmedos como los ofrecidos por las zonas de bosque, donde se presentaron parte de los mayores registros promedios de temperatura y

humedad en el momento de instalación de las trampas (figura 36). Esta información concuerda con la presentada en los mapas de abundancia (figura 35), pues estos dos grupos presentan distribuciones similares específicamente en los cuadrantes donde hay bosque o vegetación arbórea y presentaron una correlación negativa con el grado de antropización (Tabla 18). Esta relación entre la humedad y las zonas de bosque con la abundancia de insectos necrófagos, a sido igualmente documentada por Marchiori et al (2000a), Martínez-Sánchez y Marcos-García (2000) y Carvalho et al (2000) (...véase numeral 2.7...)

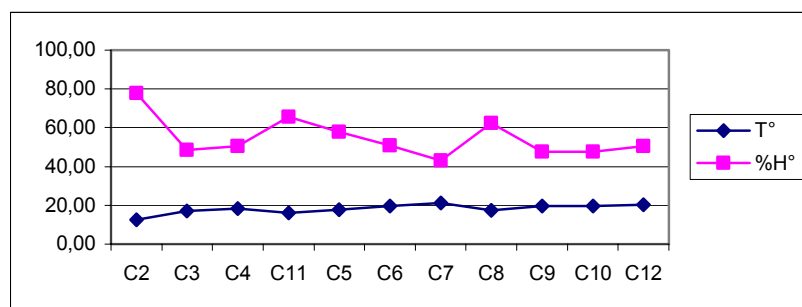


Figura 36. Promedio por cuadrante de la temperatura y la humedad al momento de instalación de las trampas.

El **Número de formas de crecimiento** (No. de formas de Crecimiento) indica la presencia de árboles, trepadoras, arbustos, epifitas, hierbas y talofitas (Krebs, 1985). Esta variable se correlacionó con el número total de individuos por trampa, el número de individuos de Calliphoridae, el número de individuos de *Opsodexia* y el número de individuos de Hyme-1. Esto indica que estos grupos taxonómicos tienen afinidad con los ecosistemas con mayor complejidad, lo cual puede esperarse de grupos de hábitos necrófagos como los Calliphoridae que explotan el recurso ofrecido por otra fauna, como la carroña y las heces y también Hymenoptera que en este caso tiene hábitos omnívoros (...véase numeral 2.5...) (Figura 34). Aparte de estas relaciones, es importante mencionar, que esta variable puede indicar el buen estado de conservación de un ecosistema y en su defecto puede indicar ecosistemas con grados de intervención antrópica bajos. En este sentido los grupos que se correlacionan con esta variable, pueden presentar afinidad por los hábitats poco intervenidos o conservados, esto se puede confirmar con *Opsodexia* e Hyme-1, debido a que su distribución está restringida a los parches de bosque de la zona

de estudio (parte superior de los mapas, figura 35); en el caso de Calliphoridae, la distribución no presenta un patrón definido, no obstante en algunas partes de la zona Urbana se encontraban un buen número de formas de crecimiento en lo que se determinó como huertas caseras y esto puede estar determinando, que a pesar de que Calliphoridae tiene una relación positiva con esta variable, no tenga un patrón de distribución específico. Además esta variable se correlacionó con el número total de individuos por trampa, esto puede indicar que la complejidad del hábitat que indica esta variable, no solo incrementa la abundancia de los taxa, sino también la diversidad (August, 1983). Si se recuerda la figura 15, donde se mencionaba que a mayor diversidad beta (habitats), se genera una mayor diversidad alpha (especies), podemos observar empíricamente esto en los resultados a nivel de géneros de Calliphoridae, pues fue en los cuadrantes donde había bosque en los únicos donde se registraron los dos únicos géneros de Calliphoridae encontrados en este estudio, y si se miran los datos del número de formas de crecimiento (Anexo C), se puede observar que la mayor cantidad de formas de crecimiento se registran en las zonas de bosque y ocasionalmente en las huertas caseras y en la vegetación alrededor de las quebradas o ríos.

El **número de estratos verticales** (No. de estratos verticales) se correlacionó positivamente con Calliphoridae, *Opsodexia* e Hyme-1. Esta variable indica la presencia de dosel, sotobosque, arbustos y la vegetación que cubre el suelo (Krebs, 1985), indicando, igual que la variable anterior, el grado de complejidad del hábitat (August, 1983). Esta variable de microhábitat muestra claramente la preferencia de *Opsodexia* e Hyme-1 por los hábitats menos antropizados o en estados de regeneración avanzados. Donde hay bosque, hay mayor número de estratos y es ahí donde se registran las mayores riquezas de géneros de Calliphoridae.

La hojarasca **sobre el suelo** es principalmente el producto de la defoliación natural de los árboles de roble (*Quercus* sp.) de las zonas de bosque donde se muestreó, por tal motivo esta variable nos indica la presencia de bosque o en su defecto del número de robles que están aportando a esa cantidad de hojarasca sobre el suelo. Esta variable se correlacionó positivamente con *Opsodexia* e Hyme-1, mostrando

nuevamente la afinidad de estos dos grupos a las zonas boscosas, con menor grado de antropización.

La **densidad del dosel**, indica inicialmente la presencia de árboles que constituyen ese dosel. Esta variable es también usada por August (1983) como medida de la complejidad del hábitat y se interpretará en este estudio como indicador de la presencia de bosque y del grado de conservación de este. Esta variable se correlacionó positivamente con el género *Opsodexia* ($r_s=0.74$) y con la familia Calliphoridae en general, esto sigue mostrando la preferencia de *Opsodexia* por las zonas menos antropizadas. Calliphoridae se correlacionó positivamente con esta variable, lo que muestra una tendencia parcial de esta familia a las condiciones que ofrece el sotobosque, lo cual puede estar relacionado con la oferta de alimento y el mayor grado de humedad que se presenta en estos hábitats, como se mencionó anteriormente.

La **continuidad de la vegetación arborescente** (continuidad) es una variable que indica la presencia de rutas arbóreas entre las trampas (August, 1983); indica en este estudio la presencia de zonas de bosque amplias o reducidas en el lugar donde fueron ubicadas un grupo de trampas o también la presencia o ausencia de claros en el bosque, mostrando el estado de conservación del bosque donde se tomaron las muestras. En este sentido, un mayor valor de esta variable indica que entre los sitios de muestreo se presentó un bosque sin interrupciones de carreteras, claros, etc, lo que se puede constituir en un indicador de intervención antrópica o estado de conservación del hábitat. Esta variable se correlacionó positivamente con *Opsodexia* e Hyme-1, mostrando también la afinidad de estos dos morfotipos a los hábitats menos antropizados.

Las cinturas a la altura del pecho (CAP promedio, CAP mínimo, CAP máximo, No. de CAP's muestreados) (August, 1983; Rangel, 1997), indican la presencia de árboles y arbustos de tamaño superior a los 1.40 m de altura, el grosor de estos árboles y la densidad en que se presentan. Estas variables se correlacionaron positivamente con valores mayores a r_s 0.70, con *Opsodexia* e Hyme-1, esto quiere decir que estos grupos presentaron afinidad estadística con los lugares donde

habían árboles mas gruesos; no obstante, también se correlacionó con CAP mínimo, lo cual está relacionado con que el bosque estudiado se encuentra en un estado de sucesión temprana donde se alterna vegetación antigua con vegetación reciente; sin embargo, es vegetación con una altura que no es común en zonas urbanas. Estas evidencias finales siguen mostrando la preferencia de *Opsodexia* e Hyme-1 por los sectores menos antropizados.

Finalmente, si se compara la información obtenida a partir de las variables de microhábitat con las encontradas en el análisis de macrohábitat (antropización de la zona de estudio), se puede ver una congruencia entre los dos análisis, mostrando a nivel macro una asociación negativa de *Opsodexia* e Hyme-1, con el grado de antropización y a nivel micro una asociación positiva de estos dos grupos con las variables de microhábitat que nos indican un buen estado de conservación del hábitat original o de menor intervención antrópica. En este punto es importante mencionar, que el contrastar estos dos tipos de análisis, no solo permite darle mayor valor interpretativo al análisis macro, si no que también permite falsear las hipótesis propuestas en cada nivel de análisis y de esta manera sustentarlas mas robustamente.

5.5 LA SINANTROPIA Y LA ANTROPIZACIÓN COMO DETERMINANTES DEL PATRÓN ESPACIAL DE CALLIPHORIDAE

5.5.1 Hipótesis inicial. Con base en los antecedentes bibliográficos que se recolectaron para esta investigación se construyó una hipótesis que explicaba y predecía un posible patrón espacial de Calliphoridae para el Valle de Popayán, con base en el grado de modificación antrópica de los ecosistemas y la sinantropía de Calliphoridae; esta hipótesis es la siguiente³⁷:

³⁷ Hipótesis consignada en el anteproyecto de esta investigación, el cual fue presentado ante la facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación de la universidad del Cauca en el mes de Febrero de 2003.

Los ecosistemas actuales, presentan una constante dinámica de cambio que se debe básicamente a la intervención del ser humano en estos; este cambio, presenta una tasa que no permite que se generen adaptaciones biológicas en los organismos que allí habitan, obligando a las diversas formas de vida a ubicarse o restringirse en ambientes donde se encuentran las condiciones necesarias para su desarrollo y sobrevivencia, lo que produce un cambio en su distribución (Lobo, 2000). Desde esta perspectiva, se puede argumentar que si los cambios son producto de la acción humana, la distribución espacial y la diversidad de los Calliphoridae en una zona con diferentes grados de intervención antrópica, podrá explicarse a partir de variables que midan el grado o el impacto de dicha intervención en los ambientes donde se encuentre.

Teniendo presente los aspectos sinantrópicos de los Calliphoridae, puede esperarse una variación en la abundancia de sus poblaciones, de acuerdo al grado de sinantropía, presentándose, por ejemplo, mayores abundancias de Calliphoridae eusinantrópicos en las zonas más urbanizadas; también es muy probable que tanto la composición como la estructura de la taxocenosis de Calliphoridae, varíe de acuerdo con la antropización del ecosistema, presentándose patrones de distribución horizontal determinados por el grado de modificación humana de los ecosistemas.

5.5.2 Contrastación de la Hipótesis. Inicialmente, reacuérdese que solo se colectaron dos géneros de Calliphoridae: *Opsodexia* y *Phaenicia*. El género *Phaenicia* es un género con varias especies de hábitos eusinantrópicos y hemisinantrópicos (Tabla 2, Tabla 3). Si se tiene en cuenta que *Phaenicia* presenta sinonimia con *Lucilia*, se puede argumentar que este género ha sido muy estudiado tanto en el nuevo como en el viejo mundo, debido a su importancia por ser productor de miasis en animales domésticos y el ser humano (Hayes, et al. 1998; Soler, 2000; Smith y Wall, 1998; Figueroa-Roa y Lindares, 2000; Wall y Ashworth, 1998)³⁸. De

³⁸ Es importante aclarar, que en estas referencias se menciona al Género *Lucilia*, no obstante debe recordarse que este género presenta sinonimia con *Phaenicia* (Smith, 1986), además en los estudios donde se registra un género, no se registra el otro, evidenciando esta sinonimia. Si nos remitimos a las claves taxonómicas ofrecidas por Shewell (1989),

otro lado, *Opsodexia*, es un género que no se encontró en la revisión bibliográfica hecha para este estudio; esto sumado a que solo se encontró en la zona de bosque nativo, permite argumentar que es una especie de características asinántrópicas, además recuérdese que la mayoría de estudios realizados sobre Calliphoridae y fauna necrófaga para el neotrópico han sido enfocados hacia la entomología forense y han sido llevados a cabo en zonas urbanas o rurales (no se encontró ninguna realizada en zonas silvestres). Desde esta perspectiva, tenemos un género con características eusinántrópicas y hemisinántrópicas⁶ y otro de características asinántrópicas.

Desde el punto de vista numérico, las mayores abundancias de *Opsodexia* estuvieron restringidas a los cuadrantes donde había presencia de bosque (Figura 35) y esta especie presentó una correlación negativa con el grado de antropización estimado (Tabla 18) y se correlacionó positivamente con las características del microhábitat que indicaban la presencia de ecosistemas conservados (Tabla 19).

Phenicia, no presentó un patrón determinado de distribución espacial (Figura 35) y tampoco presentó una asociación con la antropización de la zona de estudio (Tabla 18) o las variables de microhábitat (Tabla 19), lo cual concuerda con un patrón esperado para una especie hemisinántrópica³⁹.

Lo anterior, constituye las evidencias empíricas que muestran que la antropización juega un papel fundamental en la determinación del acomodo espacial de Calliphoridae de acuerdo a la sinantropía de las especies o géneros estudiados.

vemos como este autor separa los dos géneros, basándose en la presencia de pelos negros en el esclerito subcostal, no obstante y según este mismo autor, estos dos géneros pertenecen a la misma tribu: Luciliini, lo que indica una relación filogenética muy cercana, permitiendo argumentar que los dos géneros comparten hábitos similares, entre ellos el tipo de sinantropía. Oliva (1997) y James (1970) mencionan a *Phaenicia sericata* como especie eusinantropica.

³⁹ Si comparamos el concepto de hemisinantropía, con el de facultativo y el de generalista, se puede ver como estos tres son en cierto sentido isomórficos, así entendidos, una especie hemisinántrópica no va a presentar una agregación espacial determinada por el tipo de hábitat, pues, puede explotar independientemente varios.

6. HACIA EL PLANTEAMIENTO DE HIPÓTESIS INICIALES PARA EL ENTENDIMIENTO DE LA DIVERSIDAD DE CALLIPHORIDAE (INSECTA: DIPTERA) EN LOS VALLES INTERANDINOS TROPICALES: EL CASO DE LA TAXOCENOSIS DE CALLIPHORIDAE DE POPAYÁN

“Cada cultura tiene su mito de la creación, a través del cual se intenta comprender de donde procede el universo y todo lo que contiene. Estos mitos pocas veces son algo más que cuentos concebidos por fabulistas. En nuestra época contamos también con un mito de la creación. Ahora bien, éste está basado en pruebas científicas, y reza mas o menos así...

Vivimos en un universo en expansión, cuya vastedad y antigüedad están más allá de la comprensión humana ordinaria. Las galaxias que alberga se alejan precipitadamente unas de otras; son remanentes de una inmensa explosión, el Big Bang.” (63)

Carl Sagan
Cinco. Cuatro preguntas cósmicas
Miles de Millones
1998

6.1 INTRODUCCIÓN

El entendimiento de la diversidad de un grupo de organismos vivos, puede basarse en una serie de procesos complejos en dos dimensiones esenciales: la histórica y la ecológica (Piera 1997; Piera y Sanmartin 1999), donde el origen y existencia actual de los organismos están íntimamente ligados con la dinámica de cambio del ambiente físico (Piera y Sanmartin, 1999; Reynoso, 1994; Maturana y Varela, 1991).

La disciplina biológica que ha tratado de buscar evidencias sobre esta relación o que estudia esta relación es la emergente Biogeografía histórica (Piera y Sanmartin 1999, Reynoso 1994), que toma actualmente como base la teoría de la vicarianza⁴⁰

A partir de esta perspectiva, se puede tratar de explicar la diversidad de Calliphoridae en los Andes tropicales y el altiplano de Popayán, a partir de tres grandes fuerzas o factores determinantes:

1. **Geológicos**, que han forjado la actual configuración de los continentes y su relieve (Llorente et al, 1996; Cox, 2000),
2. **Climáticos**, que modifican periódicamente el maquillaje edáfico y biótico de los continentes (van der Hammen, 1992; Cox, 2000; Bray, 1991⁴¹) y
3. **Humanos**, que casi como fuerza geológica (Odum, 1971), han modificado de manera importante el paisaje y los ecosistemas (Brandt, 2000; Lobo, 2000; Lobo, y Moron 1993; Cabrera y Willink, 1980; Etter, 1993; Maya, 2001; Bray, 1991; Morin, 1983).

Estas tres fuerzas, actúan en dinámicas temporales que van de lo muy lento e imperceptible para el hombre a lo muy rápido y no soportable por el ecosistema y la dinámica de cambio y adaptación de los organismos⁴².

⁴⁰ “El postulado fundamental de la biogeografía por vicarianza es que tierra y vida evolucionan juntas” (Llorente et al, 1996:89). “La vicarianza es la teoría central de la biología, una ciencia que engloba todas sus ramas, desde la morfología hasta la ecología. Es una síntesis revolucionaria, la mayor revolución surgida en la milenaria historia de la biología. Sobre ella se apoya el análisis de las relaciones históricas de sus distintas entidades. La elegancia suprema de la teoría de la vicarianza es que la historia de la tierra se encuentra escrita en los cromosomas de los seres vivos.” (115)

⁴¹ Bray (1991) define a los cambios del clima global como “oscilaciones de temperatura y humedad en todo el globo” (43)

⁴² Lobo (2000) menciona que la modificación de los ecosistemas por el ser humano se produce a una tasa de cambio que no permite la generación de adaptaciones de los organismos a los nuevos ambientes, generando una modificación en los patrones espaciales, donde los organismos tienen que ir en busca de ambientes adecuados para su desarrollo y perpetuación.

A pesar de poderse basar en evidencias empíricas, muchas de las explicaciones presentadas en este documento, están sujetas a hipótesis *ad hoc*, que generan inconvenientes epistemológicos que pueden ser comunes en biogeografía (Piera y Sanmartín, 1999), que escapan a la reflexión que aquí se presenta, pero sin embargo deberán tenerse en cuenta para que la teoría biogeográfica evolucione de acuerdo con los requerimientos de los establecimientos científicos de las próximas épocas; no obstante se propone considerar este documento, como un intento profano de biopoesía, en una frontera difusa entre la ciencia y la ficción.

Antes de comenzar a plantear las hipótesis explicativas sobre la diversidad de los Calliphoridae de los andes tropicales y Popayán, se debe tomar como base lo que se conoce de este grupo en la región estudiada; para esto podemos basarnos en la lista de especies conocidas que se presenta al final del segundo capítulo de esta investigación (Tabla 4) y en la tabla 20 de este capítulo.

Tabla 20. Listas de especies de Calliphoridae por país, para algunos estudios realizados en Suramérica.

	Colombia 1	Brasil 1	Chile 1	Colombia 2	Brasil 2	Brasil 3	Brasil 4	Colombia 3	Argentina 1	Brasil 5	Brasil 6	Argentina 2
1. <i>Cochliomyia macellaria</i>	1			1			1	1			1	1
2. <i>Chrysomya megacephala</i>	1					1	1	1			1	1
3. <i>Chrysomya albiceps</i>				1	1		1		1		1	1
4. <i>Chrysomya putoria</i>						1	1	1			1	
5. <i>Phaenicia eximia</i>		1								1	1	
6. <i>Calliphora vicina</i>			1						1			1
7. <i>Sarconesia chlorogaster</i>									1	1		1
8. <i>Comptosomyiops fulvicrura</i>			1						1			
9. <i>Sarconesia magellanica</i>			1						1			
10. <i>Chrysomya rufifacies</i>	1							1				
11. <i>Hemilucilia segmentaria</i>							1				1	
12. <i>Hemilucilia semidiaphana</i>							1			1		
13. <i>Phaenicia sericata</i>									1			1
14. <i>Lucilia sericata</i>			1									
15. <i>Mesembrinella bellardiana</i>							1					
16. <i>Lucilia eximia</i>							1					
17. <i>Calliphora nigribasis</i>									1			

Ahora, si ya se sabe cual es la diversidad de Calliphoridae conocida hasta el momento en Suramérica, se puede comenzar a plantear las hipótesis para entender porque estas especies se encuentran ahí.

6.2 ÚLTIMO ACONTECIMIENTO: EL SER HUMANO COMO FUERZA DE DISPERSIÓN

El evento mas temprano que explica parte de la diversidad actual de Calliphoridae en América, es la introducción de cuatro especies del género *Chrysomya* por medio de introducción inadvertida⁴³ de inmigrantes africanos que arribaron al sur del Brasil en los años 70's (siglo XX)

Específicamente, desde el año 1977, se ha detectado la presencia de varias especies del género *Chrysomya*⁴⁴ en América tropical y Subtropical, provenientes del viejo mundo (Mariluis, 1999; Amorin y Ribeiro 2001; Tomberlin et al, 2001; Souza y Linhares, 1997; Godoy et al., 2001, 1996; Smith, 1986; Shewell, 1989). Estas especies, antes de ser introducidas a América, presentaban diferentes rangos de distribución a lo largo del viejo continente, donde ***C. megacephala*** presentaba una distribución original dentro de la región Australasiática, incluyendo partes adyacentes al sur del Paleártico, el sur de África y algunas islas afrotropicales (Godoy et al, 1996; Smith, 1986; Mariluis, 1999); ***C. albiceps*** se distribuía originalmente en el sur del paleártico (norte de Africa y noroccidente de la India) (Smith, 1986; Mariluis, 1999); ***C. chloropyga***, estaba restringida a África tropical (Smith, 1986; Mariluis, 1999); y ***C. putoria*** presentaba un rango de distribución en

⁴³ Transporte inadvertido, hace referencia a las especies que han sido vehiculizadas por el hombre o sistemas humanos de transporte de manera no intencional, para dispersarse y establecerse fuera de su área de distribución (Ojasti, 2001).

⁴⁴Godoy et al. (2001) menciona que son tres: *C. albiceps*, *C. megacephala* y *C. putoria*; Mariluis (1999) menciona a: *C. albiceps*, *C. chloropyga* y *C. megacephala*; Smith (1986) incluye como especies con distribución en el neotrópico a: *C. megacephala*, *C. albiceps*, *C. chloropyga*, *C. rufifacies* y *C. putoria*.

el viejo mundo de Tanzania al Congo (Godoy et al., 1996) y Smith (1986) la menciona para toda la región Afrotropical.

De manera general, se entiende que había representantes de estas especies en el sur de África y se propone que fueron introducidas en el sur del Brasil en la década de los setentas (siglo XX) debido a transporte inadvertido por parte de refugiados procedentes de Angola (Mariluis, 1999); los primeros registros de estas especies en el Brasil fueron hechos en 1977 en el estado de Paraná por Imbimba y colaboradores y en el estado de Sao Paulo (Brasil) en 1978 por Guimares y colaboradores (Amorin y Ribeiro, 2001).

El género *Chrysomya* se ha dispersado rápidamente por América y actualmente se encuentra desde Argentina hasta el sur de los Estados Unidos (Godoy et al., 1996; Mariluis, 1999; Souza y Linhares, 1997; Tomberlin, 2001; Amorin y Ribeiro, 2001).

6.3 SINANTROPÍA, CAMBIO CLIMÁTICO Y COLONIZACIÓN HUMANA DEL NORTE DE SURAMÉRICA COMO PISTAS PARA ENTENDER LA DIVERSIDAD DE CALLIPHORIDAE EN LOS ANDES TROPICALES

Si bien se tiene cierto grado de certeza sobre el último evento de dispersión de Calliphoridae, que explica parte de su diversidad en América, poco se podrá saber con certeza de su origen en general en los Andes tropicales, no obstante, con la ayuda de la biogeografía histórica se pueden plantear hipótesis falseables para entender o explicar la diversidad de esta familia en dicha región.

Si se comparan las faunas de Calliphoridae de los diferentes países, se encuentra que se forman dos grupos (figura 37): uno con las muestras de Brasil y Colombia, mostrando afinidad entre las muestras del norte de Suramérica y otro grupo con las muestras de Chile y Argentina, que corresponden al sur de Suramérica. Este patrón, se puede relacionar con la hipótesis del origen compuesto de la fauna suramericana (Crisci et al, 1991), esta hipótesis sustenta, a partir de análisis cladísticos, que la fauna de Suramérica no forma un solo complejo, sino que esta constituida por dos

áreas, una Austral, donde el sur de Suramérica esta ligado biogeográficamente con Australia, Tasmania, Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda, lo cual puede reflejar una ancestral biota austral; y otra área que se podría llamar Tropical, donde el norte de Suramérica, está faunísticamente relacionado con Norteamérica, esta hipótesis se ha denominado *el origen híbrido o compuesto de la biota suramericana* (Ibid).

Teniendo en cuenta esto y si se esta enfocando el estudio hacia los Andes tropicales, se puede direccionar las hipótesis hacia procesos de dispersión norte-sur, para explicar la existencia de las especies de Calliphoridae diferentes a las *Chrysomya*, en los Andes tropicales.

El grupo de muestras enmarcado en el recuadro punteado en la figura 37, aporta un total de 10 especies (tabla 21), donde las cuatro primeras especies son las *Chrysomya*, de las cuales ya se mencionó su origen; enseguida está *Cochliomyia macellaria*, que es una especie nativa del nuevo mundo (neártico y neotrópico), la cual es un parásito facultativo, pero suele explotar mas a menudo la carroña; esta especie es comúnmente encontrada en los mercados a la intemperie y en los mataderos (Smith, 1986). Según Byrd (1998), esta especie tiene un rango de distribución que abarca todos los Estados Unidos y el trópico americano; este autor menciona que se puede encontrar en el sur de Canadá en los meses de verano, mostrando que es una especie que requiere de temperaturas que van de las calidas a las templadas y que no soporta las temperaturas invernales ni los climas de las altas latitudes; a partir de esto se puede argumentar que las regiones frías de las latitudes boreales y australes se constituyen en barreras biogeográficas para esta especie, quedando aislada en la franja tropical y subtropical de América, esto conlleva a que probablemente esta especie se originó en las regiones cálidas y templadas de América. Esto puede ser el caso de *Phaenicia eximia* que es una especie que tiene un rango de distribución desde el sur de los Estados Unidos, hasta el Argentina (Rossi, et al, 2002; James, 1970) *Hemilucilia segmentaria* y *Mesembrinella bellardiana*, igualmente presenta un rango de distribución neotropical (James, 1970)

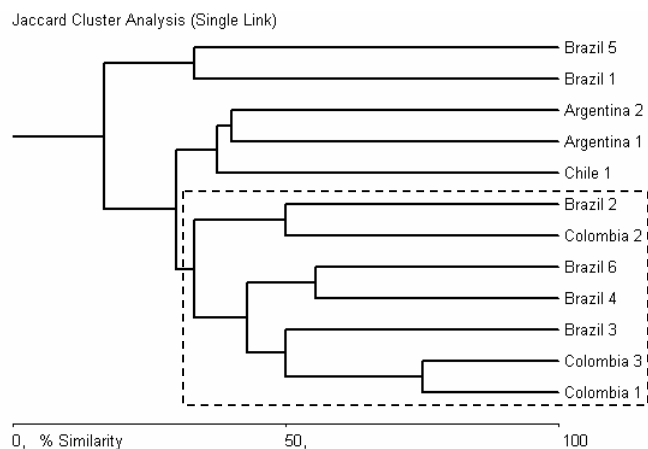


Figura 37. Análisis de agrupamiento que muestra las afinidades entre las diferentes muestras de Calliphoridae encontradas para Suramérica. Análisis hecho empleando el análisis de cluster de Jaccard y ligamiento simple.

Tabla 21. Especies contenidas en las muestras de los países que se encuentran en le recuadro punteado de la figura 37.

	Colombia 1	Brasil 1	Colombia 2	Brasil 2	Brasil 3	Brasil 4	Colombia 3	Brasil 5	Brasil 6
1. <i>Chrysomya megacephala</i>	1				1	1	1		1
2. <i>Chrysomya albiceps</i>			1	1		1			1
3. <i>Chrysomya putoria</i>					1	1	1		1
4. <i>Chrysomya rufifacies</i>	1						1		
5. <i>Cochliomyia macellaria</i>	1		1			1	1		1
6. <i>Phaenicia eximia</i>		1						1	1
7. <i>Lucilia eximia</i>						1			
8. <i>Hemilucilia segmentaria</i>						1			1
9. <i>Hemilucilia semidiaphana</i>						1		1	
10. <i>Mesembrinella bellardiana</i>						1			

Si bien se tienen evidencias que demuestran que el ser humano juega un papel fundamental en la dispersión de animales y plantas (Cabrera y Willink, 1980), como en el caso de la introducción del género *Chrysomya* en América⁴⁵, la pregunta

⁴⁵ Para ver otras referencias donde se habla de la dispersión de Calliphoridae por parte del Ser Humano, remitirse al numeral 2.3.3.

siguiente es: ¿Cómo llegó la fauna de Calliphoridae diferente a las especies de *Chrysomya* a los Andes tropicales?

La región del Valle interandino del río Cauca en el municipio de Popayán⁴⁶ comenzó a poblarse por el ser humano en la frontera pleistoceno/holoceno (ca. 10.000 años A.P.) (Gnecco, 1995, 1998; Gnecco y Mora, 1997). A partir de esto se pueden plantear dos preguntas más, cómo inicio para las posibles vías hipotéticas: 1) ¿pudieron los primeros habitantes de Suramérica y Popayán introducir especies de Calliphoridae provenientes de norte y Centroamérica? y 2) ¿en caso de que no fueran introducidas por el ser humano u otros mamíferos, de donde provenía o cual es el origen de los Calliphoridae de los Andes tropicales?⁴⁷

Para dar respuesta a la primer pregunta, se puede tener en cuenta dos aspectos: 1) las rutas de colonización del norte de Suramérica por parte del ser humano y la relación que algunas especies de Calliphoridae sostienen con el ser humano y el ambiente generado por éste (sinantropía).

Sobre las rutas de colonización, algunas hipótesis sugieren una “tendencia” de colonización norte-sur a finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno, donde posiblemente los primeros pobladores aprovecharon la generación de espacios abiertos producidos por los cambios climáticos, como corredores que les permitían cruzar barreras de tipo biológico como las densas selvas de Centroamérica (Gnecco, 1990).

A partir de estos acontecimientos, se puede sugerir la posibilidad de que se pudieron introducir especies de Calliphoridae provenientes del neártico, no obstante,

⁴⁶ La posición geográfica de Popayán y de Colombia, lo constituyen en un paso muy probable para acceder a Suramérica, pues se encuentra ubicado en el extremo noroccidental de Suramérica, donde esta se une con Centroamérica, de esta manera cuando hablamos de los primeros habitantes de Popayán, es probable, que estemos hablando de los primeros también de gran parte del norte de Suramérica (Gnecco, 2000)

⁴⁷ Estas preguntas parten de la idea implícita de que Calliphoridae es un grupo nuevo en el neotrópico, mas adelante se mencionan algunos argumentos para sustentar esta idea.

el hecho de existir las rutas de dispersión, no implica que esta se de sin restricciones, de esta manera, se debe tener en cuenta aspectos como las historias de vida de las especies candidatas que pudieron haber usado esta vía de dispersión. De primera mano, un factor a tener en cuenta es la sinantropía de algunas especies de Calliphoridae, este factor, sumado a las probables actividades de cacería de los primeros pobladores (Gnecco, 1990), permite argumentar que especies hemisinantrópicas, explotaron el recurso antropogénico como excrementos, espacios calidos, restos de alimentos, entre otros y así ser vehiculizadas hacia Suramérica por medio del ser humano. Además, es posible que especies eusinantrópicas hayan sido vehiculizadas por el hombre, al igual que ocurrió a finales de 1900 con el genero *Chrysomya*, entre otros casos de dispersión por el ser humano de representantes de la familia Calliphoridae. Esta idea la podemos ver como una metáfora, donde el ser humano, al ir dispersándose por nuevas tierras, va dejando consigo una huella antrópica, que funciona como corredor para aquellas especies que explotan el recurso ofrecido por esta y así ir tras la huella humana.

Ahora, si existían especies de Calliphoridae antes de la llegada del Ser Humano a Suramérica y Popayán, lo cual es muy probable, pues además de especies eusinantrópicas y hemisinantrópicas también las hay de características asinantrópicas, como los representantes del genero *Opsodexia* que se determinaron en este estudio, el cual solo se encontró en las zonas de bosque⁴⁸ (ver capítulo 4); a partir de esto se puede plantear, teniendo en cuenta el cambio climático global y específicamente los acontecimientos de glaciación, que la antigüedad de Calliphoridae, en los valles interandinos tropicales y en su defecto en Popayán, oscila entre los 13.000 y los 21.000 años antes del presente, (Pleniglacial superior Würm-Winsconsin), cuando el clima era frío y seco para estas regiones del globo (van der Hammen, 1992), generándose condiciones adversas, no solo para el desarrollo de los Calliphoridae, sino también por la disminución o ausencia de recursos.

⁴⁸ Algunas Calliphoridae también pudieron haber sido vehiculizadas por otros mamíferos, mas adelante se menciona una hipótesis al respecto.

Hablando específicamente de los Calliphoridae que se asentaron en el sector del valle interandino del río Cauca, donde se encuentra el municipio de Popayán y teniendo en cuenta que este sector está a una altura que oscila entre los 1700-1900 msnm y el cambio climático en las últimas decenas de miles de años se puede argumentar cual puede ser la antigüedad de Calliphoridae en esta pequeña región. Como ya se mencionó, la temperatura al final del Pleistoceno fue muy baja y el clima muy seco. Datos paleoclimáticos para la Cordillera Oriental a la altura de Popayán, indican que a esta altura las condiciones pudieron ser de páramo y si bien los patrones climáticos cambian de cordillera a cordillera, las diferencias no son muy grandes, permitiendo plantear que en Popayán, el clima fue muy frío. Si este clima no fue lo suficientemente adverso como para generar la extinción local de gran parte de la fauna pleistocénica de Popayán, se puede retroceder un poco en el tiempo hasta los 60.000 y 23.000 años antes del presente, (pleniglacial medio) donde las reconstrucciones paleoclimáticas indican que se presentaron las mayores extensiones de los glaciares y se piensa que estos hicieron contacto con las franjas de bosque (van der Hammen, 1992). Este cambio drástico del clima en el pleistoceno, pudo haber generado un cambio importante en la distribución de la biota de los valles intercordilleranos, obligándola a cambiar su patrón espacial altitudinalmente, haciéndola bajar a zonas donde el clima y la biota eran adecuadas para su desarrollo y posiblemente regiones, como donde se encuentra el municipio de Popayán, tuvieron una biota considerablemente diferente a la que conocemos actualmente (Wille et al, 2001).

Ahora bien, si ya existían Calliphoridae en Suramérica y los valles interandinos tropicales, ¿a dónde se fueron mientras acontecían los drásticos cambios climáticos del pleistoceno? o ¿de dónde emergieron después de esos cambios climáticos?

Sobre el tema del cambio climático del pleistoceno y su efecto en la distribución de la biota en Suramérica, se ha planteado que mientras el clima oscilaba entre temporadas secas y frías y calidas y húmedas, los bosque se fragmentaban y se reducían a parches en los lugares donde las condiciones ambientales les favorecían y entre estos parches, se generaban una matriz de espacios abiertos. A estos bosques relictuales intermitentes se les ha denominado reservorios pleistocénicos:

lugares donde a pesar de los importantes cambios climáticos se conservaban los hábitats de muchas especies de organismos vivos, que además al quedar aislados por periodos largos de tiempo, se veían sometidos a procesos de especiación (Haffer, 1969). Estos lugares pudieron convertirse en los hábitats temporales para los Calliphoridae de los Andes tropicales y puede explicar la aparición de especies endémicas de América como la ya mencionada *Cochliomyia macellaria* y otras que están restringidas a los bosques húmedos (Pape, 1994) como el género *Opsodexia* que se identificó en esta investigación. Finalmente, se cree que a partir de esos reservorios ecosistémicos, se volvió a radiar la fauna tropical cuando las condiciones ambientales en otras altitudes volvieron a ser más benévolas, esto fue en el Holoceno (ca. 10.000 años A.P.) (Cox, 2000).

Esto se puede contrastar con las hipótesis biogeográficas hechas para el género *Simulium* (Diptera: Simuliidae) en el neotrópico (Miranda-Esquivel, 2001). Donde se propone como área ancestral para los Simuliidae Guayanos-Brasileños a las montañas del suroriente del Brasil, lo cual puede coincidir con el refugio pleistocénico propuesto por Haffer (1969) denominado *Belém*.

6.4 SOBRE LOS CALLIPHORIDAE PLEISTOCÉNICOS Y CENOZOICOS

Finalmente, cabe preguntarse: ¿de dónde salieron estas especies de Calliphoridae pleistocénicas de los Andes tropicales?

Para esto se debe tener en cuenta que la edad mínima estimada para Calliphoridae (su antigüedad) es de 35 millones de años (Rognes, 1997). Ahora, la evidencia fósil indica que los Brachycera⁴⁹ (Insecta: Diptera) se originaron en el Jurásico temprano y que sus infraordenes se pudieron haber originado relativamente rápido, esto ocurrió cuando los continentes formaban la Pangea y el clima era caluroso y húmedo (Yates, 2002). Los fósiles más antiguos atribuidos a Brachycera son Laurásicos, pero su origen en los antiguos supercontinentes no es claro (*Ibid*), lo

⁴⁹ Según Borrór et al (1989), el suborden Brachycera incluye a todas las moscas cortas y carnudas (robustas), entre ellas a Calliphoridae. Ver numeral 2.3.1.

cual no ayuda a sustentar una hipótesis panbiogeográfica para el origen y radiación de Calliphoridae. Sumado a esto esta la disparidad entre la diversidad de Calliphoridae neotropical y el resto de las regiones biogeográficas de la tierra, pues mientras se conocen mas de 1000 especies de Calliphoridae para el mundo (Smith, 1986), para el neotrópico solo se conocen 50 y se estima que el total no sobrepasa el doble de la cifra conocida (Pape, 1994), aspecto que permite inferir que los Calliphoridae se originaron en una región diferente al neotrópico y que llegaron recientemente a éste, lo cual explicaría en parte la poca diversidad de este grupo en el trópico americano y la consecuente y aparente poca existencia de especies endémicas.

A pesar de que los Brachycera se originaron en el Jurásico, la edad mínima estimada para Calliphoridae, ubica su origen en algún momento del período Terciario, donde los continentes ya se encontraban separados (Cox, 2000; Llorente et al., 1996). Además, esta fecha de aparición de Calliphoridae concuerda con eventos biológicamente importantes como la diversificación de los mamíferos, aves angiospermas e insectos polinizadores (Llorente et al, 1996), lo cual se puede relacionar con aspectos biológicos de Calliphoridae como el habito parasítico, que explotan la energía ofrecida por la flores (Smith, 1986) y la sarcosaprofagia, es decir, las novedades evolutivas del Terciario trajeron consigo la aparición de nichos que Calliphoridae ocupó; en este sentido se puede tomar como ejemplo, los diferentes tipos de parasitismo de Calliphoridae, la coprofagia, la necrofagia, lo cual tiene aparentemente relación con aspectos evolutivos de las especies explotadas y que según Rognes (1997) son hábitos de aparición temprana en el linaje de estas moscas (...ver numeral 2.3.2...).

Sobre el origen de Calliphoridae, se ha sugerido, que este pudo haber sido en los trópicos del viejo mundo (Wells y Sperling, 1999), de donde se dispersaron y especiaron por todos los continentes. Esto también permite crear una asociación con la disparidad de la diversidad de Calliphoridae neotropical y el resto del mundo, pues si se originaron en el hemisferio oriental, después de que los continentes se separaran, estuvieron restringidos por mucho tiempo no solo a la masa continental oriental, sino a ambientes calidos, similares al clima donde se originó el grupo, esto

permitió que en el viejo continente se generaran procesos de especiación durante millones de años generando la gran diversidad en este, posteriormente y posiblemente favorecidos por el clima y la dispersión de mamíferos hacia América, los Calliphoridae pudieron haber comenzado a poblar América.

Aquí es importante mencionar que la dispersión de Calliphoridae, no solo pudo haber sido favorecida por el hombre, sino también por otros mamíferos de los cuales también puede explotar su recurso, ya sea excrementos, carroña o parasitándolos. Teniendo en cuenta esto, podemos plantear que las rutas de colonización de los Calliphoridae, pudieron ser las mismas que emplearon los mamíferos. En este caso Calliphoridae siguió la huella mamífera, que probablemente les permitió pasar barreras biogeográficas como los fríos climas de los puentes intercontinentales como Beringia. Sobre el tema de la dispersión, Cox en el 2000 presenta un artículo donde se condensa este tema.

Una interrogante importante que se debe hacer antes de cerrar este capítulo es sobre la fauna de Calliphoridae del sur de Suramérica: ¿será que esta es originaria de otras regiones del hemisferio sur? Si es así, ¿Cómo se dieron los procesos de dispersión? o estas especies son el producto de procesos de especiación de especies del norte. Las preguntas están abiertas y hay pistas para seguir en este camino hipotético. Es posible que los análisis filogenéticos, los estudios paleoclimáticos, geológicos y paleontológicos arrojen mas pistas para entender la diversidad de los ecosistemas neotropicales.

7. CONCLUSIONES

A lo largo de este documento, se ha mostrado la relación que han establecido algunos organismos no humanos, con el ser humano y el ambiente generado por éste. Inicialmente, se presentó una revisión bibliográfica, donde se mostraban algunos estudios que trataban la sinantropía de Calliphoridae, en los cuales se evidenciaba que este taxon, establece ciertos grados de dependencia con el ser humano.

Tomando como pistas iniciales la relación ser humano-mosca (sinantropía), se planteó que, de acuerdo con el grado de modificación antrópica de los ecosistemas, los aspectos numéricos de la taxocenosis de Calliphoridae podrían variar.

Inicialmente se encontró una dominancia del orden Díptera seguido por Hymenoptera (generalmente voladores). La familia Calliphoridae estuvo presente en todos los cuadrantes de muestreo, pero presentó mayor afinidad por los sectores rurales y boscosos. Dentro de esta familia fue posible identificar dos géneros, donde *Phaenicia* fue el más abundante, presentándose en casi todos los cuadrantes de muestreo, prefiriendo los sectores menos urbanizados, tomando las características de una especie hemisinantrópica. *Opsodexia* que fue el otro género de Calliphoridae identificado, fue menos abundante y presentó preferencia casi estricta por los cuadrantes donde había parches de bosque, adoptando el perfil de una especie asiantrópica. Dentro de Hymenoptera se analizaron dos morfotipos, encontrando que Hyme-2, presentó una distribución generalizada, mostrando preferencia por los sectores menos urbanizados, al igual que *Phaenicia*, mientras que Hyme-1, estuvo restringido a los sectores boscosos, al igual que *Opsodexia*.

Cada unidad de muestreo presentó valores de antropización diferentes, estando los valores más bajos en los cuadrantes nororientales, donde se encontraban los

fragmentos de bosque y los valores más altos en los cuadrantes suroccidentales donde se encuentran los sectores urbanos de la zona de muestreo. Al correlacionar esto con las abundancias relativas de las categorías estudiadas, se encontró, que el género *Opsodexia*, los dos morfotipos de Hymenoptera determinados (Hyme-1 e Hyme-2) y el orden Hymenoptera en general, presentan asociaciones negativas con el grado de antropización, mostrando la determinación de los efectos antrópicos sobre la abundancia de los grupos taxonómicos estudiados.

De otro lado se pudo determinar que el género *Phaenicia*, la familia Calliphoridae en general y el orden Diptera en general, **no** presentan asociaciones con el grado de antropización.

En éste momento de la investigación se confirmó la influencia de la antropización sobre la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos estudiados; conociendo esto, el paso a seguir fue hacerlo espacialmente explícito, para cual se realizaron mapas de abundancia de los grupos focales, donde se pudo establecer que solo *Opsodexia* e Hyme-1, presentaron un patrón espacial conspicuo. Estos dos grupos, solo fueron colectados en la parte superior de la zona de estudio (cuadrantes nororientales), coincidiendo con los cuadrantes menos antropizados; este análisis se puede comparar con el coeficiente de correlación que obtuvieron estos dos grupos, donde *Opsodexia*, presentó una correlación de -0,7523, con el grado de antropización e Hyme -1, presentó una correlación de -0,6182 con el grado de antropización.

El orden Hymenoptera en general, a pesar de que presentó una de las mayores correlaciones negativas con el grado de antropización (-0.7), no presenta un mapa de abundancia con un patrón de distribución tan marcado como *Opsodexia* e Hyme-1, pero sus menores abundancias se encuentran hacia la parte inferior de la zona de estudio (cuadrantes suroccidentales), esto puede indicar una preferencia por los sectores rurales, en este caso con grados de antropización medios.

Calliphoridae en general y *Phaenicia*, no presentaron un patrón de distribución horizontal específico, mostrando abundancias similares tanto en sitios muy

antropizados como en poco antropizados. La similitud de los mapas de abundancia de estos dos grupos puede estar asociada en que el mayor porcentaje de individuos de Calliphoridae (84%) correspondieron al género *Phaenicia*. Esta distribución, se extiende a todo el orden Diptera, mostrando que a este nivel no existe una asociación clara entre la antropización y la abundancia relativa.

La asociación positiva de *Opsodexia* e Hyme-1 con las variables de microhábitat, que indican un buen estado de conservación del hábitat original o de menor intervención antrópica, concuerdan con la asociación negativa de estos grupos con el grado de antropización.

De esta manera, tenemos que las mayores abundancias de *Opsodexia* estuvieron restringidas a los cuadrantes donde había presencia de bosque, además, este género presentó una correlación negativa con el grado de antropización estimado y una correlación positiva con las características del microhábitat que indicaban la presencia de ecosistemas conservados como se espera que lo haga una especie asinantrópica.

De otro lado, las abundancias relativas de *Phaenicia*, no mostraron un patrón espacial determinado y tampoco presentó una asociación con la antropización de la zona de estudio o las variables de microhábitat, lo cual concuerda con un patrón esperado para una especie hemisinantrópica.

Con base en la información que arrojó el análisis de los géneros *Phaenicia* y *Opsodexia* se mostró que la antropización juega un papel fundamental en la determinación del acomodo espacial de Calliphoridae de acuerdo a la sinantropía de las especies o géneros estudiados, avalando la hipótesis propuesta.

La reflexión sobre la diversidad de Calliphoridae en la zona de estudio, se enmarcó en un contexto histórico (dinámico), donde la diversidad de Calliphoridae es el producto de una serie de acontecimientos contingentes, únicos e irrepetibles, que no solo explican la aparición del grupo, sino también, su distribución espacial, a escala global y las diferentes escalas locales.

A escala global es particularmente curioso la disparidad de la diversidad de este grupo entre el Neotrópico y el resto de las regiones biogeográficas de la tierra, lo cual permite plantear un origen reciente en América tropical de este grupo. A escala neotropical la diversidad de Calliphoridae, se liga con procesos de dispersión ayudados por la migración de mamíferos (entre ellos el ser humano) de Norteamérica a Suramérica en confabulación con aspectos de la dinámica del clima global. A escala local, la diversidad de Calliphoridae, también se relaciona con los procesos de dispersión de mamíferos, especialmente el ser humano y eventos climáticos; pero los patrones espaciales actuales de este grupo se explican a partir de la modificación de los ecosistemas por parte del ser humano y del grado de sinantropía.

Como parte de una conclusión a este estudio se puede decir que se mostró de una manera formal y sistemática, como el ser humano modifica la distribución espacial de la biota a una escala pequeña, no obstante también se muestra como algunos organismos se han adaptado a las condiciones ambientales generadas por el ser humano. Esto permite argumentar que la visión destructiva con que se ve la actividad humana, puede ser solo un punto de vista, pues esa “destrucción” de un hábitat anterior también puede ser vista como la construcción de uno nuevo, donde la dinámica de cambio de la vida puede generar formas que llenen esa antropósfera o noosfera. La evolución o la deriva filogenética originaron al ser humano y junto con él su capacidad de modificar drásticamente el ambiente; esa modificación permite la aparición, al igual que cualquier otro proceso en la naturaleza, de nichos que pueden ser llenados por impensables formas de vida, como las moscas sinantrópicas.

Finalmente, en este trabajo se intentó mostrar cómo la biogeografía (patrones espaciales, dispersión, vicariata), la sistemática (genealogía, sistematización) y la ecología (función, estructura, flujo de energía, organización), forman un ente u organización teórica y conceptual que, ligado a las dimensiones históricas y funcionales de la vida, permiten entender la diversidad biológica.

7.1 APLICACIONES DE ESTE ESTUDIO

Dada la sobrevivencia de la hipótesis planteada y reflexionando sobre el valor “aplicado” de mostrar sistemáticamente como los seres humanos estamos cambiando los patrones espaciales de los diferentes niveles de organización biológica, se puede volver a la justificación con la que se le dio inicio a esta investigación.

Primero que todo es evidente la utilidad de esta información en los programas de conservación a nivel local, al evidenciar la existencia de ecosistemas con grados de conservación altos, que albergan grupos biológicos como *Opsodexia*, que están restringidos a esos hábitats, que si desaparecen, lo hacen junto con este tipo de organismos, aun desconocidos.

En el campo ambiental también es importante mencionar el aporte que hace este estudio en la medición cuantitativa de la antropización al desarrollar y validar de manera práctica el INRA (Índice Integrado Relativo de Antropización), el cual es un índice sencillo de implementar, que no requiere procedimientos tecnológicos complejos ni altos costos económicos.

También permite establecer el grado de impacto antrópico en los ecosistemas a escala espacial y temporal, dando pie a reflexiones ambientales, que pueden trascender al campo ético, convirtiéndose en herramientas políticas que permitan mantener o construir un ambiente sostenible para la biota en general.

Esta investigación también permite plantear cómo al identificar el grado de sinantropía de una especie, ésta se puede tornar en grupo indicador del grado de antropización de una zona. Específicamente, a partir de este estudio se puede proponer a *Opsodexia* e Hyme-1 como indicadores de ambientes conservados y a *Phaenicia* e Hyme-2 como indicadores de ambientes con grados de antropización de medios a altos. Desde esta perspectiva, estos grupos se pueden emplear como evaluadores del grado de modificación antrópica de un ecosistema. También se puede emplear la relación del índice de antropización con la abundancia y

diversidad de los taxa, para generar modelos predictivos de estimación de la diversidad biológica.

A nivel médico y veterinario, se muestra la marcada dominancia del género *Phaenicia*, que es un género con especies sarcosaprófagas que pueden ser , las cuales pueden generar miasis en animales domésticos, silvestres e inclusive el ser humano. Aparte de esto, estas especies pueden eventualmente ser transmisores mecánicos de patógenos intestinales en el ser humano. Al identificar la presencia de este grupo, se abren las puertas para realizar investigaciones entomo-epidemiológicas que permitan controlar o prevenir problemas de salud pública relacionados con estos insectos.

En el campo forense *Phaenicia* juega un papel fundamental, pues es considerada como necrófaga primaria, es decir que inclusive en los instantes de agonía se la puede observar sobre los individuos (Oliva, 1997), permitiendo establecer intervalos *postmortem*, cortos. Otra aplicación en el campo forense de los géneros de Calliphoridae identificados, esta en la posibilidad de establecer la procedencia original de un cadáver que fue movido. Esto es: se tiene un género asinantrópico, *Opsodexia*, este solo se encuentra en el bosque. Ahora, si se encuentra un cadáver en una zona de pastoreo o en una zona urbana y este presenta huevos, larvas o pupas de *Opsodexia*, ¿qué se puede concluir?... que el cadáver inicialmente y durante x intervalo de tiempo, se encontró en una zona boscosa y luego fue trasladado al lugar donde fue encontrado. Esto puede ser muy útil en una investigación forense.

En general, el conocer aspectos sistemáticos, microbiogeográficos y ecológicos de la fauna necrofagia, se abren las puertas para la utilización de la entomología forense en la meseta de Popayán.

BIBLIOGRAFÍA

- AMORIN, J.A. and RIBEIRO, O.B. 2001. *Distinction among the puparia of three blowflies species (Diptera: Calliphoridae) frequently found on unburied corpses*. Mem. Inst Oswaldu Cruz, Río de Janeiro. Vol. 96: 1-4.
- ANDERSON, S. H. and GUTZWILLER, K. J. 1994. Habitat evaluation methods. En: *Research and management techniques for wildlife and habitats*. BOOKHOUT, T. A. (ed). 5th edition. The Wildlife Society. Bethesda, M.D. pp. 592-606.
- AUGUST, P.V. 1983. *The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities*. Ecology. Vol. 64, No 6, 1495-1507.
- ARNOLD, M. y OSORIO, F. 1998. *Introducción a los conceptos básicos de la teoría general de sistemas*. Cinta de Moebio, No. 3, Abr.
- AVANCINI, R.M.P. and SILVEIRA, G.A.R. 2000. *Age structure and abundance in populations of muscoid flies from a poultry facility in southeast Brasil*. Mem. Inst Oswaldu Cruz, Río de Janeiro. Vol. 95(2): 259-264, mar/apr.
- BALL, G. 1994. *Nociones actuales acerca de la sistemática y la clasificación de los insectos*. En: Bousquets, J. y Luna, I. (Eds.) *Taxonomía biológica*. México: UNAM-Fondo de Cultura económica. 626p.
- BARRETO, M. BURBANO, M.E y BARRETO, P. 2002. *Flies (Calliphoridae, Muscidae) and Beetles (Silphidae) from Human Cadavers in Cali, Colombia*. Mem. Inst. Oswaldu Cruz, Río de Janeiro, Vol. 97(1): 137-138, January.
- BEHLING, H. NEGRET, A. J. and HOOGHIEMSTRA. 1998. *Late Quaternary vegetational and climatic change in the Popayán region, southern Colombian Andes*. Journal of Quaternary Science (1998) 13(1): 43-53.
- BENECKE, M. 1998. *Random amplified polymorphic DNA (RAPD) typing of necrophagous insects (Diptera, Coleoptera) in criminal forensic studies: validation and use in practice*. Forensic Science International 98 (1998) 157-168.
- BERNASCONI, M.V. et al. 2000. *Phylogenetic relationships among Muscoidea (Diptera: Caliptratae) based on mitochondrial DNA sequences*. Insec Molecular Biology (2000) 9(1): 67-74.

- BERTALANFFY, I. 1976. Teoría general de los sistemas. Primera edición en inglés 1968, Segunda Reimpresión 2000 Fondo de Cultura Económica. Colombia. 311p.
- BLAIR, R. B. 1999. *Birds and butterflies along an urban gradient: surrogate taxa for assessing biodiversity?*. Ecological Applications, 9(1): 164-170.
- BORROR, DONALD J., NORMAN F. JOHNSON y TRIPLEHORN, C.A. 1989. An Introduction to the Study of Insects. Philadelphia: Saunders College Publishing. 6th ed.
- BRANDT, J. 2000. *The landscape of landscape ecologists*. Landscape Ecology 15: 181–185.
- BRAY, W. 1991. *¿a donde han ido los bosques? El hombre y el medio ambiente en la Colombia prehispanica*. Boletín del Museo del Oro. Bogota – Colombia. No.30
- BYRD, J. H. 1998. Feature creatures. University of florida. Institute of food and agrucultural science. Florida Department of agriculture and consumer services. http://creatures.ifas.ufl.edu/livestock/secondary_screwworm.htm.
- CABRERA, A.L y WILLINK, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Segunda edición corregida. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, DC. 122 p.
- CADENA, W.D. PELAEZ, J.D. Y VERGARA, R. 1997. *Evaluación del Manejo integrado de moscas comunes en explotaciones pecuarias en Antioquia*. Revista Colombiana de Entomología. Vol. 23, Nos 3-4, p. 143-155.
- CARVALHO, M.M. 1996. *Temperature requirements of Chrysomya albiceps (Wiedeman, 1819) (Diptera, Calliphoridae) under laboratory conditions*. Mem. Inst. Oswaldu Cruz, Río de Janeiro. Vol. 91(6): 785-788, nov./dec.
- CARVALHO, L.M.L. THYSSEN, P.J. LINHARES, A.X y PLHARES, F.A.B. 2000. *A checklist of arthropods associated with pig carrion and human corpses in southeastern Brazil*. Mem. Inst Oswaldu Cruz, Río de Janeiro, Vol. 95(1): 135-138, jan./feb.
- CODDINGTON, J. 2001. *Estimación de la Biodiversidad desde la escala local a la filogenético*. Memorias Primer Congreso Colombiano de Zoología Año 2000. Pg: 61-70. Muños de Hoyos Editor. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- COX, C.B. 2000. *Plate tectonics, seaways and climate in the Historical Biogeography of Mammals*. Mem. Inst Oswaldu Cruz, Río de Janeiro, Vol. 95(4): 509-516, jul/aug.
- CRISCI, J. V. et al. 1991. *A comparative review of cladistic approaches to Historical Biogeography of southern South America*. Aust. Syst. Bot., 4, 117-126. sep.

- D'ALMEIDA, J.M. y PINTO DE MELLO, R. 1996. *Comportamento de Dípteros Muscóides Frente a substratos de oviposição, em laboratório, no Ríó de Janeiro, RJ, Brasil*. Mem. Inst Oswaldu Cruz, Ríó de Janeiro. Vol. 91(1): 131-136, Jan./Feb.
- D'ALMEIDA, J. M. y BARBOSA, R. J. 1996. *Feeding preference of the larvae of Chrysomya megacephala (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae) and Ravinia belforti (Prado e Fonseca) (Diptera: Sacophagidae) concerning different diets*. Mem. Inst Oswaldu Cruz, Ríó de Janeiro. Vol. 91(1): 137-138, jan/feb. .
- DARWIN, C. 1983. *El Origen de las Especies*. Sarpe. España.
- DEAR, J.P. 1986. Calliphoridae. (Insecta: Diptera). *Fauna of New Zealand* 8. 88p.
- ETTER, A. 1993. *Diversidad ecosistémica en Colombia hoy*. En: nuestra diversidad biológica. Cárdenas S. y Correa H. D. editores. Fundación Alejandro Angel escobar. CEREC: Serie ecología No 5. Bogota. pp 44-61.
- EVENHUIS, N. L. 1996. Family Calliphoridae. En: web version of the Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). <http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/>.
- FIGUEROA-ROA, L. E LINHARES, A. X. 2002. *Siantropia de los Calliphoridae (Diptera) de Valdivia, Chile*. *Neotropical Entomology* 31(2): 233-239.
- FISCHER, O.A. 2000. *Blowflies of the genera Calliphora, Lucilia and Protophormia (Diptera, Calliphoridae) in South-Moravian urban and rural areas with respect to Lucilia bufonivora Moniez, 1876*. *Acta Vet. Brno* 69:225-231.
- FISHER, P. WALL, R y ASHWORTH, J.R. 1998. *Attraction of the sheep blowfly, Lucilia sericata (Diptera: Calliphoridae) to carrion bait in the field*. *Bulletin of Entomological Research* 88, 611-616.
- GALINDO, L. J. 1998. *La lucha de la luz y la sombra*. En: *Tecnocas de investigación en sociedad, cultura y comunicación*. GALINDO, J. (coordinador). Pearson Education; Prentice may; Addison Wesley. Mexico. pp. 9-31.
- GNECCO, C. 2000. *Ocupación temprana de bosques tropicales de montaña*. Editorial Universidad del Cauca. Serie estudios sociales. Popayán. 174p.
- _____. 1998. *Paisajes Antropogénicos en el pleistoceno final y holoceno temprano en Colombia*. *Revista de Antropología y Arqueología* 10(1): 45 - 61.
- _____. 1995. *Paleoambientes, modelos individualistas y modelos colectivos en el norte de Sudamérica*. *Gaceta de arqueología Andina*. No 24, julio Pgs. 5 -11.
- _____. 1991. *Los habitantes más antiguos del Valle de Popayán*. *Novedades Colombianas, Nueva Epoca* No. 3, 47-53. dic.
- _____. 1990. *El paradigma paleoindio en Suramérica*. *Revista de Antropología y Arqueología* 6: 37-78.

- GNECCO, C. y MORA, S. 1997. *Late pleistocene/early Holocene tropical forest occupations at san Isidro and Peña Roja Colombia*. American Antiquity 71: 683 - 690.
- GODOY, W.A.C. VON ZUBEN, C.J. DOS REIS, S.F. y VON ZUBEN, F.J. 1996. *Dynamics of experimental populations of native and introduced blowflies (Diptera: Calliphoridae): mathematical modeling and the transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations*. Mem Inst Oswaldu Cruz, Río de Janeiro. Vol. 91(5): 641-648, sep./oct.
- GODOY, W.A.C. VON ZUBEN, C.J. y DOS REIS, S.F. 2001. *Spatio-temporal dynamics and transition from asymptotic equilibrium to bounded oscillations in Chrysomya albiceps (Diptera, Calliphoridae)* Mem. Inst. Oswaldu Cruz, Río de Janeiro. Vol. 96(5): 627-634, July.
- GONZÁLEZ, R y CARREJO, N.S. 1992. *Introducción al Estudio de los Díptera*. Centro Editorial Universidad del Valle. Santiago De Cali. Colombia.
- HAFFER, J. 1969. *Speciation in Amazonian forest birds*. SCIENCE, 165(3889):131-167. jul.
- HALFFTER, G. Y ARELLANOS, L. 2001. *Variación de la diversidad en especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical*. En: *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Navarrete-Heredia, J. L. Fierros-López, H. E. y Burgos-Osorio, A. (Eds). Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Guadalajara, México.
- HALFFTER, G. Y EZCURRA, E. 1992. *¿Que es la biodiversidad?*. La diversidad biológica de Iberoamérica. Halffter. Ed. CYTED-D. Pgs. 3 - 24.
- HALL. et al. 2001. *Old world screwworm fly, Chrysomya bezziana, occur in two geographical races*. Medical and Veterinary Entomology 15, 393-402.
- HASKELL, N.H. HALL, R.D. CERVENCA, V.J y CLARK, M.A. 1996. *On the Body: Insects' Life Stage, Presence and their Postmortem Artifacts*. Forensic Taphonomy the Postmortem fate of Human Remains. Haglund, W.D. y Sorg, M.H. CRC Press, Inc. pp. 415-448.
- HAYES, E. J. WALL, R. AND SMITH, K.E. 1998. *Measurement of age and populations age structure in the blowfly, Lucilia sericata (Meigen) (Diptera: Calliphoridae)*. Journal of Insect Physiology 44, 895-901.
- HENDRICKX, G. NAPALA, A. DAO, B. BATAWUI, D. DE DEKEN, R. VERMEILEN, A. y SLINGENBERGH, J.H.W. 1999. *A systematic approach to area-wide tsetse distribution and abundance maps*. Bulletin of Entomological Research 89, 231-244.
- HESSON, J. 2000. *Teoría del Conocimiento*. Editorial Unión Ltda. Santa Fé de Bogotá. 132 p.

IVES, A. R. 1991. *Aggregation and coexistence in a carrion fly community*. *Ecological Monographs* 61(1):75-94.

JAMES, M. 1970. 102 Family Calliphoridae. En: A catalog of the Diptera of the Americas South of the United States. Ed: Nelson Papavero. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

JAMES, M.T. y HARWOOD, R. F. 1969. *Herms's Medical Entomology*. 6th ed. Macmillan.

JANVIER, P. 1984. "Cladistics: theory, purpose and evolutionary implications". En Pollard, J.W. (comp.). *Evolutionary theory: Paths into the future*. Pp39-76. John Wiley and Sons, Nueva York.

KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York. 654.p.

_____ 1985. *Ecología, Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Harla, S.A. de C.V. México. 753 p.

LIMBURG, K. y SCHMIDT, R. 1990. *Patterns of fish spawning in Hudson River tributaries: response to an urban gradient?*. *Ecology*, 71(4): 1238-1245.

LLORENTE, J. PAPAVERO, N. y SIMOES, M.G. 1996. *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra*. Fondo de cultura económica. México. 121p.

LOBO, J.M. 2000. *¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales?*. <http://entomologia.rediris.es/pribes/index2.htm>. En *PrIBES 2000*, Martín-Piera, F. Morrone, J.J. Melic, A. (Eds). <http://entomologia.rediris.es/pribes/index2.htm>.

LOBO, J.M. Y MORÓN, M.A. 1993. *La modificación de las comunidades de Coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios fáusticos*. *G. it. Ent.*, 6: 391-406.

MARCHIORI, C.H. SILVA, C.G. CALDAS, E.R. VIERA, C.I.S. DIAZ, K.G.S. TEIXEIRA, F.F. y LINHARES, A.X. 2000a. *Artrópodos asociados com carcaça de suíno em Itumbara Sul de Goiás*. *Arq. Inst. Biol. São Paulo*, v.67, n.2, p. 167-170, jul./dez.

MARCHIORI, C.H. SILVA, C.G. CALDAS, E.R. VIERA, C.I.S. DIAZ, K.G.S. TEIXEIRA, F.F. y LINHARES, A.X. 2000b. *Paraganaspis egeria Díaz y Gallardo (Hymenoptera. Eucolpinae) parasitando pupas de Chrysomya albiceps (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) em carcaça de suíno no Brasil; primeiro relato*. *Arq. Inst. Biol. São Paulo*, v.67, n.2, p. 263-264-170, jul./dez.

MARGALEF, R. 1985. *Ecología*. Planeta. Barcelona.

- MARILUIS, J.C. 1999. *Notas sobre moscas mtalizadas, su importancia sanitaria y ecología (Diptera: Calliphoridae)*. Rev. Soc. Entomol. Argent. 58 (1-2).
- MARTINEZ-SANCHEZ, A. y MARCOS-GARCIA, A. 2000. *Annual and spatial activity of dung flies and carrion in a Mediterranean holm-oak pasture ecosystem*. Medical and Veterinary Entomology 14, 56-63.
- MATURANA, H. y MPODOZIS, M. 1997. Origen de las especies por medio de la deriva natural o la diversificación de los linajes a través de la conservación y cambio de los fenotipos ontogénicos. En: la realidad: ¿objetiva o construida? Fundamentos biológicos de la realidad. Universidad iberoamericana (México). Editorial Anthropos.
- MATURANA, H. 1996. La organización de lo Viviente: una teoría de la organización de lo vivo. En: la realidad: ¿objetiva o construida?. En: fundamentos biológicos del conocimiento. H Maturana y Jorge Mpodosis. Universidad iberoamericana (México). Editorial Anthropos. 286p isbn 89-7658-482-2.
- MATURANA, H. y VARELA, F. 1990. El Árbol del conocimiento: las bases biológicas del conocimiento humano. Debate. España. 219p.
- MAYA, A. A. 2001. El retorno de Ícaro. Muerte y vida de la filosofía. Una propuesta ambiental. La razon de la vida VI. Corporación Universitaria Autónoma de Occidente. Cali. 294p.
- MCALEECE, N. 1997. BioDiversity Professional Beta 1. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science.
- McALPINE, J. F. 1981. 2 Morphology and terminology – adults. En : Manual of Nearctic Diptera. Ed: J. F. McAlpine. Research Branch, Agriculture Canada. pp. 9-63.1
- McDONNELL, M. J. and PICKETT, S. T. A. 1990. *Ecosystem structure and function along urban-rural gradient: an unexploited opportunity for ecology*. Ecology, 71(4) 1232-1237.
- MEGNIN, P. 1894. La Faune des Cadavres. Encyclopédie Scientifique Des Aide-Mémoire. Masson, Gautier-Villars Et Fils, Paris.
- MEJIA, J. A. 1989. De la ameba a Einstein. Un estudio sobre K. Popper. ATRAPARTE. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín. Febrero. 224 p.
- MIRANDA-EZQUIVEL, D.R. 2001. *Efectos de la dispersión sobre la reconstrucción por árboles reconciliados y el patrón de distribución de los subgéneros neotropicales de Simulium (Diptera: Simuliidae)*. Caldasia 23(1): 3-20.
- MORIN, E. 1997. El Método I. La naturaleza de la naturaleza. Ediciones Cátedra. Madrid. 448p.
- _____. 1983. El Método II. La vida de la Vida. Ediciones Cátedra. Madrid. 543p.

MOURA, M.O. CARVALHO, C.J.B. y MONTEIRO-FILHO, E.L.A. 1997. *A preliminary analysis of insects of medico-legal importance in Curitiba, State de Paraná*. Mem. Inst. Oswaldu Cruz, Río de Janeiro. Vol. 92 (2): 269-274, mar./apr.

NIETO, A. Y LLORENTE, J. 1994. Caracteres moleculares en los métodos de la sistemática moderna. En: Bousquets, J. y Luna, I. (Eds.) *Taxonomía biológica*. México: UNAM-Fondo de Cultura económica. 626p.

ODUM, E. 1971. *Ecología*. Interamericana. México

OJASTI, J. 2001. Especies exóticas invasoras. En: *Estrategia regional de biodiversidad para las especies del trópico andino*. Convenio de cooperación técnica no reembolsable. Venezuela. Dic. www.comunidadandina.org. 64pp.

OLAYA, L. A. 1999. Estudio de la fauna sicesional en le cadáver de dos canidos en condiciones de campo. Trabajo de grado. Universidad del Valle.

OLIVA, A. 1997. *Insectos de Interés Forense de Buenos Aires (Argentina). Primera Lista Ilustrada y Datos Binómicos*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardo Rivadavia" Instituto Nacional De Investigaciones De La Ciencia; Tomo VII N°2. Buenos Aires.

PAPE, T. 1994. *Familia Calliphoridae*. Las familias de insectos de Costa Rica Ángel Solís, Editor. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/insectoscr/Texto374.html>.

PETERSON, A. 1960. *Larvae of Insects Part II. An introduction to nearctic species*. Columbus. Ohio.

PIERA, F. 1997. *Apuntes sobre diversidad y conservación de insectos: Dilemas, Ficciones y ¿soluciones?*. Bol. SEA, No 20, 25-55, monográfico "Los Artrópodos y el Hombre". Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza (España).

PIERA, F. M. Y SANMARTÍN, I. 1999. *Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos*. Bol. S.E.A. No. 26, 535-560.

POPE, et al. 1994. *Remote sensing of tropical wetlands for malaria control in chiapas, Mexico*. Ecological Applications, 4(1): 81-90

POPPER, K. 1962. *La lógica de la investigación científica*. Tecnos. Madrid.

QUEIROZ, K. 1988. Systematics and the Darwinian revolution. *Philosophy of science*, 55: 238-259.

RANGEL, J.O y VELÁSQUEZ, A. 1997. *Métodos de estudio de la vegetación*. Colombia diversidad biótica II. Tipos de vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

RESTREPO, A. 1944. *Meditaciones Biológicas sobre la muerte*. Copyright por Dr Alonso Restrepo.

REYNAUD, P. A. and THIOLOUSE, J. 2000. *Identification of birds as biological markers along a neotropical urban-rural gradient (Cayenne, French Guiana), using co-inertia analysis*. *Journal of Environmental Management* 59, 121-140.

REYNOSO, V.H. 1994. *Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la tierra*. 537-566. En: Bousquets, J. y Luna, I. (Eds.) *Taxonomía biológica*. México: UNAM-Fondo de Cultura económica. 626p.

RODRÍGUEZ, C. A. 1994. *Tiempo y espacio como fundamento de la diversidad sociocultural prehispanica en el alto y medio Cauca durante el milenio precedente a la conquista española*. *CESPEDESIA*, 20(64-65) ene 1993-dic1994.

RODRÍGUEZ, G. DELVALLE, M.P. SILVA-ACUÑA, R. GONZÁLEZ y. MILANO, E. 2000. *Evaluación de trampas y formulaciones atrayentes para la captura de la mosca de la guayaba, Anastrepha striata Schiner (Diptera: Tephritidae) en Santa Bárbara, Monagas, Venezuela*. *Bol. Entomol Venez* 15(1):49-60. Julio.

ROGNES, K. 1997. *The Calliphoridae (Blowflies) (Diptera: Oestroidea) are not a monophyletic group*. *Cladistics* 13, 27-66.

ROSSI, G. C. et al. 2002. *Dípteros vectores (Culicidae y Calliphoridae) de la Provincia de Buenos Aires*. *COBIOBO* No. 4. *PROBIOTA* No. 3.

SAAB, V. 1999. *Importance of spatial scale to habitat use by breeding birds in riparian forest: a hierarchical analysis*. *Ecological Applications*, 9(1): 135-151.

SAGAN, C. 1998. *Miles de millones. Pensamientos de vida y muerte en la antesala del milenio*. Ediciones B, S.A. España. 318 p.

_____ 1982. *COSMOS. Una evolución cósmica de quince mil millones de años que ha transformado la material en vida y conciencia*. Editorial Planeta. España. 242 p.

SHEWELL, G. E. 1987. 106 CALLIPHORIDAE. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Ed: J. F. McAlpine. Research Branch, Agriculture Canada. Monograph 28. Gpp. 1133-1145

SMITH, K. G. V. 1986. *A Manual of Forensic Entomology*. The Trustees of The British Museum (Natural History). Comstock Publishing Associates. Cornell University Press, Ithaca, New York. Oxford. 205 p.

SMITH, K. E. and WALL, R. 1998. *Estimates of population density and dispersal in the blowfly Lucilia sericata (Diptera: Calliphoridae)*. *Bulletin of Entomological Research* 88, 65-73.

- SOKAL, R.R y ROHLF F.J. 1969. Biometría, principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume, Madrid. 832 p.
- SOLER, M. D. 2000. *El estudio de las miasis en España durante los últimos cien años*. Ars Pharmaceutica, 41:1; 19-26.
- SOUSA, A.M y LINHARES, A.X. 1997. *Diptera and Coleoptera of potential forensic importance in southeastern Brasil: relative abundance and seasonality*. Medical and veterinary Entomology (1997) 11, 8-12.
- Steenmans, C. and Pinborg, U. 2000. 5. Anthropogenic fragmentation of potential semi-natural and natural areas. en: from land cover to landscape diversity in the european union. European Commission - DG AGRI, EUROSTAT and the Joint Research Centre (Ispra) - and the European Environmental Agency. <http://europa.eu.int/comm/agriculture/publi/landscape/ch5.htm>.
- STEINHARDT, F. et al. 1999. Hemeroby index for landscape monitoring and evaluation. En: PYKH, Y.A. HYATT, D. E. AND LENZ, R. J. (eds): *Environmental Indices – System Analysis Approach*. Oxford, EOLSS Publ., pp. 237-254.
- STEVENS, J. R. WALL, R. and WELLS, J. D. 2002. *Paraphyly in Hawaiian hybrid blowfly populations and the evolutionary history of anthropophilic species*. Insec Molecular Biology, 11(2):141-148.
- TOMBERLIN, J.K., REEVES, W.K. y SHEPPARD, D.C. 2001. *First record of Chrysomya megacephala (Diptera: Calliphoridae) in Georgia, U.S.A.* Florida Entomologist 84: 300-301.
- TORRES, M. P. 1997. *Aporte al conocimiento de la geología y la estratigrafía de la Formación Popayán departamento del Cauca*. Novedades Colombianas, Nueva Epoca, No. 7, 4-28. ene.
- VAN DER HAMMEN. 1992. *Historia, Ecología y Vegetación. Araracuara*. Bogota.
- VILLAROEL, F. 1998. *El Quijote en el castillo de las epistemologías sistémico/constructivistas*. Cinta de Moebio No. 4. Dic.
- WALL, R. HOWARD, J.J. y BINDU, J. 2001. *The seasonal abundance of blowflies infesting drying fish in southwest India*. Journal of Applied Ecology 38, 339-348.
- WALLMAN, J. F. 2001. *A key to the adults of species of blowflies in southern Australia known or suspected to breed in carrion*. Medical and Veterinary Entomology 15, 433-437.
- WALLMAN, J.F. y ADAMS, M. 1997. *Molecular systematics of Australian carrion-breeding blowflies of genus Calliphora (Diptera: Calliphoridae)*. Australian Journal of Zoology. 45, 337-356.

- WALLMAN, J. F. y DONNELLAN, S.C. 2001. *The utility of mitochondria DNA sequences for the identification of forensically important blowflies (Diptera: Calliphoridae) in southeastern Australia*. Forensic Science International 120. 60-67.
- WALTERS, C. J. 1971. Ecología de sistemas: el método de los sistemas y los modelos matemáticos en ecología. En: Ecología. ODUM, E. P. Interamericana. pp 306-324.
- WEAR, D.N. TURNER, M. G. NAIMAN, R. J. 1998. *Land cover along an urban-rural gradient: implications for water quality*. Ecological Application, 8(3): 619-630.
- WELLS, J.D. y SPERLING, F.A.H. 2001. *DNA based identification of forensically important Chrysomyinae (Diptera: Calliphoridae)*. Forensic Science International, 120 (2001) 110-115.
- WELLS, J.D. y SPERLING, F.A.H. 1999. *Molecular phylogeny of Chrysomya albiceps and C. rufifacies (Diptera: Calliphoridae)*. Journal of Medical Entomology 36(3):222-226.
- WIENS, J. A. 1989. *Spatial scaling in ecology*. Functional Ecology, 3, 385-397.
- WILLE, M; HOOGHIEMSTRA, H; BEHLING, H; VAN DER BORG, K y NEGRET, A.J. 2001. *Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50Kyr*. Veget Hist Archeobot (2001) 10:61-77.
- WOLFF, M. et al. 2001. *A preliminary study of forensic entomology in Medellin Colombia*. Forensic sciences international 120 (2001): 53-59.
- YEATES, D. K. 2002. *Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters*. Zoologica Scripta, 31(1): 105-121.

ANEXO A. TIEMPOS DE EXPOSICIÓN DE LAS TRAMPAS

Código	tiempo de exposición aprox. (h)	Código	tiempo de exposición aprox. (h)
C11; B; T1; 31/10/2002	32	C5; R; T11; 07/12/2002	31
C11; B; T2; 31/10/2002	32	C5; R; T12; 07/12/2002	31
C11; B; T3; 31/10/2002	32	C5; R; T13; 08/12/2002	48
C11; B; T4; 31/10/2002	32	C5; R; T14; 07/12/2002	48
C11; B; T5; 31/10/2002	32	C5; R; T15; 08/12/2002	48
C11; B; T6; 31/10/2002	32	C5; R; T1; 08/12/2002	55
C11; B; T7; 31/10/2002	33	C5; R; T2; 08/12/2002	55
C11; B; T8; 31/10/2002	33	C5; R; T3; 08/12/2002	55
C11; B; T9; 31/10/2002	33	C5; R; T4; 08/12/2002	55
C11; R; T10; 31/10/2002	32	C5; R; T5; 08/12/2002	55
C11; R; T11; 31/10/2002	32	C5; R; T6; 08/12/2002	55
C11; R; T12; 31/10/2002	32	C5; R; T7; 08/12/2002	55
C11; R; T13; 31/10/2002	32	C5; R; T8; 08/12/2002	55
C11; R; T14; 31/10/2002	32	C5; R; T9; 08/12/2002	55
C4; B; T1; 11/11/2002	29	C5; R; T10; 08/12/2002	55
C4; B; T2; 11/11/2002	29	C5; R; T13; 08/12/2002	55
C4; B; T3; 11/11/2002	30	C5; R; T14; 08/12/2002	55
C4; R; T4; 11/11/2002	31	C5; R; T15; 08/12/2002	55
C4; R; T5; 11/11/2002	31	C6; R; T1; 10/12/2002	50
C4; R; T6; 11/11/2002	31	C6; R; T2; 10/12/2002	50
C4; R; T7; 11/11/2002	32	C6; R; T3; 10/12/2002	50
C4; R; T8; 11/11/2002	32	C6; R; T4; 10/12/2002	51
C4; R; T9; 11/11/2002	32	C6; R; T5; 10/12/2002	51
C4; R; T10; 11/11/2002	30	C6; R; T6; 10/12/2002	51
C4; R; T11; 11/11/2002	30	C6; R; T7; 10/12/2002	50
C4; R; T12; 11/11/2002	30	C6; R; T8; 10/12/2002	50
C4; B; T1; 23/11/2002	29	C6; R; T9; 10/12/2002	50
C4; B; T2; 23/11/2002	29	C6; R; T10; 10/12/2002	50
C3; B; T3; 23/11/2002	29	C6; R; T11; 10/12/2002	50
C3; R; T4; 23/11/2002	29	C6; R; T12; 10/12/2002	50
C3; R; T5; 23/11/2002	30	C2; B; T1; 19/12/2002	97
C3; R; T6; 23/11/2002	30	C2; B; T2; 19/12/2002	97
C3; R; T7; 23/11/2002	29	C2; B; T3; 19/12/2002	97
C3; R; T8; 23/11/2002	29	C3; B; T4; 19/12/2002	98
C3; R; T9; 23/11/2002	29	C3; B; T5; 19/12/2002	98
C3; R; T10; 23/11/2002	30	C3; B; T6; 19/12/2002	98

C3; R; T11; 23/11/2002	30	C8; R; T7; 17/12/2002	51
C3; R; T12; 23/11/2002	30	C8; R; T8; 17/12/2002	51
C5; R; T1; 07/12/2002	33	C8; R; T9; 17/12/2002	51
C5; R; T2; 07/12/2002	33	C8; R; T10; 17/12/2002	51
C5; R; T3; 07/12/2002	33	C8; R; T11; 19/12/2002	92
C5; R; T4; 07/12/2002	33	C8; R; T12; 19/12/2002	92
C5; R; T5; 08/12/2002	56	C10; T1; U; 26/12/2002	53
C5; R; T6; 07/12/2002	33	C10; T2; U; 26/12/2002	53
C5; R; T7; 07/12/2002	32	C10; T3; U; 26/12/2002	53
C5; R; T8; 07/12/2002	32	C9; U; T4; 26/12/2002	51
C5; R; T9; 08/12/2002	56	C9; U; T5; 26/12/2002	51
C5; R; T10; 07/12/2002	32	C9; U; T6; 26/12/2002	51
C9; U; T7; 26/12/2002	51		
C9; U; T8; 26/12/2002	51		
C9; U; T9; 26/12/2002	51		
C9; U; T10; 26/12/2002	51		
C9; U; T11; 26/12/2002	51		
C12; U; T1; 30/12/2002	53		
C12; U; T2; 30/12/2002	53		
C12; U; T3; 30/12/2002	52		
C8; U; T1; 31/12/2002	55		
C8; U; T2; 31/12/2002	55		
C10; U; T4; 31/12/2002	54		
C10; U; T5; 31/12/2002	54		
C10; U; T6; 31/12/2002	55		
C7; R; T7; 31/12/2002	54		
C7; R; T8; 31/12/2002	54		
C7; R; T9; 31/12/2002	54		
C9; U; T1; 07/01/2003	72		
C9; U; T2; 07/01/2003	72		
C9; U; T3; 07/01/2003	72		
C9; U; T5; 07/01/2003	72		
C9; U; T6; 07/01/2003	72		
C10; U; T7; 07/01/2003	80		
C10; U; T8; 07/01/2003	80		
C10; U; T9; 07/01/2003	80		
C2; B; T1; 16/01/2003	54		
C2; B; T2; 16/01/2003	54		
C2; B; T3; 16/01/2003	54		
C2; B; T4; 16/01/2003	54		
C2; B; T5; 16/01/2003	54		
C2; B; T6; 16/01/2003	53		
C2; B; T7; 16/01/2003	53		
C2; B; T8; 16/01/2003	53		
C2; B; T9; 16/01/2003	53		



ANEXO B. VARIABLES DE MICROHÁBITAT MEDIDAS EN ESTE ESTUDIO

1. T° (Temperatura a la altura de la trampa) (Smith, 1986)
2. %H° (% de la humedad relativa a la altura de la trampa) (Smith, 1986)
3. Número de formas de crecimiento donde se encuentra la trampa (Árboles, trepadoras, arbustos, epifitas, hiervas y talofitas) (Krebs, 1985).
4. Número de estratos verticales vegetales/estructura vertical (Dosel, sotobosque, arbustos, vegetación que cubre el suelo) (Krebs, 1985).
5. Número de plantas florecidas en un radio de 2 metros alrededor de la trampa
6. Obras de Infraestructura humana. Toma valores entre 0 - 3 (0= No observación de infraestructuras cerca de la trampa, 3= la trampa esta dentro de una obra de infraestructura humana)
7. Hojarasca sobre suelo (0-3) (0= suelo sin hojarasca, 3= suelo totalmente cubierto por hojarasca.)
8. % estimado de vegetación viva que cubre el suelo en un radio de 2 metros alrededor de la trampa
9. Número de excrementos observados cerca de la trampa
10. Abundancia relativa de basura de origen humano observada (0-3) (0= sin basura observada, 3= abundante basura)
11. Diámetro a la altura del pecho promedio DAP Prom. (Rangel y Velásquez, 1997; August, 1983)
12. Diámetro a la altura del pecho máximo DAP max. (Rangel y Velásquez, 1997; August,1983)
13. **Diámetro a la altura del pecho mínimo DAP min. (Rangel y Velásquez, 1997; August,1983)**
14. Número de diámetros a la altura del pecho DAP muestreados (Rangel y Velásquez, 1997; August,1983)
15. Estimación subjetiva de la densidad del dosel (August, 1983)
16. Continuidad de la vegetación arborescente (August,1983)

ANEXO C. NÚMERO DE FORMAS DE CRECIMIENTO POR TRAMPA

Código	No. de formas de Crecimiento	Código	No. de formas de Crecimiento
C11; B; T1; 31/10/2002	6	C5; R; T15; 08/12/2002	2
C11; B; T2; 31/10/2002	6	C5; R; T1; 08/12/2002	2
C11; B; T3; 31/10/2002	6	C5; R; T2; 08/12/2002	0
C11; B; T4; 31/10/2002	6	C5; R; T3; 08/12/2002	1
C11; B; T5; 31/10/2002	6	C5; R; T4; 08/12/2002	2
C11; B; T6; 31/10/2002	6	C5; R; T5; 08/12/2002	1
C11; B; T7; 31/10/2002	3	C5; R; T6; 08/12/2002	5
C11; B; T8; 31/10/2002	3	C5; R; T7; 08/12/2002	5
C11; B; T9; 31/10/2002	3	C5; R; T8; 08/12/2002	5
C11; R; T10; 31/10/2002	3	C5; R; T9; 08/12/2002	5
C11; R; T11; 31/10/2002	3	C5; R; T10; 08/12/2002	5
C11; R; T12; 31/10/2002	3	C5; R; T13; 08/12/2002	1
C11; R; T13; 31/10/2002	3	C5; R; T14; 08/12/2002	2
C11; R; T14; 31/10/2002	3	C5; R; T15; 08/12/2002	2
C4; B; T1; 11/11/2002	5	C6; R; T1; 10/12/2002	5
C4; B; T2; 11/11/2002	5	C6; R; T2; 10/12/2002	5
C4; B; T3; 11/11/2002	5	C6; R; T3; 10/12/2002	5
C4; R; T4; 11/11/2002	4	C6; R; T4; 10/12/2002	5
C4; R; T5; 11/11/2002	4	C6; R; T5; 10/12/2002	2
C4; R; T6; 11/11/2002	4	C6; R; T6; 10/12/2002	1
C4; R; T7; 11/11/2002	1	C6; R; T7; 10/12/2002	5
C4; R; T8; 11/11/2002	1	C6; R; T8; 10/12/2002	6
C4; R; T9; 11/11/2002	1	C6; R; T9; 10/12/2002	5
C4; R; T10; 11/11/2002	1	C6; R; T10; 10/12/2002	3
C4; R; T11; 11/11/2002	3	C6; R; T11; 10/12/2002	2
C4; R; T12; 11/11/2002	4	C6; R; T12; 10/12/2002	2
C4; B; T1; 23/11/2002	6	C2; B; T1; 19/12/2002	6
C4; B; T2; 23/11/2002	6	C2; B; T2; 19/12/2002	6
C3; B; T3; 23/11/2002	6	C2; B; T3; 19/12/2002	6
C3; R; T4; 23/11/2002	6	C3; B; T4; 19/12/2002	6
C3; R; T5; 23/11/2002	6	C3; B; T5; 19/12/2002	5
C3; R; T6; 23/11/2002	6	C3; B; T6; 19/12/2002	6
C3; R; T7; 23/11/2002	5	C8; R; T7; 17/12/2002	1
C3; R; T8; 23/11/2002	2	C8; R; T8; 17/12/2002	1
C3; R; T9; 23/11/2002	1	C8; R; T9; 17/12/2002	5
C3; R; T10; 23/11/2002	1	C8; R; T10; 17/12/2002	0
C3; R; T11; 23/11/2002	1	C8; R; T11; 19/12/2002	5

C3; R; T12; 23/11/2002	2	C8; R; T12; 19/12/2002	0
C5; R; T1; 07/12/2002	2	C10; T1; U; 26/12/2002	2
C5; R; T2; 07/12/2002	0	C10; T2; U; 26/12/2002	1
C5; R; T3; 07/12/2002	1	C10; T3; U; 26/12/2002	0
C5; R; T4; 07/12/2002	2	C9; U; T4; 26/12/2002	2
C5; R; T5; 08/12/2002	1	C9; U; T5; 26/12/2002	2
C5; R; T6; 07/12/2002	5	C9; U; T6; 26/12/2002	0
C5; R; T7; 07/12/2002	5	C9; U; T7; 26/12/2002	3
C5; R; T8; 07/12/2002	5	C9; U; T8; 26/12/2002	0
C5; R; T9; 08/12/2002	5	C9; U; T9; 26/12/2002	0
C5; R; T10; 07/12/2002	5	C9; U; T10; 26/12/2002	2
C5; R; T11; 07/12/2002	1	C9; U; T11; 26/12/2002	2
C5; R; T12; 07/12/2002	1	C12; U; T1; 30/12/2002	0
C5; R; T13; 08/12/2002	1	C12; U; T2; 30/12/2002	0
C5; R; T14; 07/12/2002	2	C12; U; T3; 30/12/2002	0
C8; U; T1; 31/12/2002	5		
C8; U; T2; 31/12/2002	2		
C10; U; T4; 31/12/2002	4		
C10; U; T5; 31/12/2002	4		
C10; U; T6; 31/12/2002	2		
C7; R; T7; 31/12/2002	3		
C7; R; T8; 31/12/2002	2		
C7; R; T9; 31/12/2002	2		
C9; U; T1; 07/01/2003	0		
C9; U; T2; 07/01/2003	0		
C9; U; T3; 07/01/2003	0		
C9; U; T5; 07/01/2003	1		
C9; U; T6; 07/01/2003	0		
C10; U; T7; 07/01/2003	0		
C10; U; T8; 07/01/2003	0		
C10; U; T9; 07/01/2003	0		
C2; B; T1; 16/01/2003	6		
C2; B; T2; 16/01/2003	6		
C2; B; T3; 16/01/2003	6		
C2; B; T4; 16/01/2003	6		
C2; B; T5; 16/01/2003	6		
C2; B; T6; 16/01/2003	4		
C2; B; T7; 16/01/2003	6		
C2; B; T8; 16/01/2003	6		
C2; B; T9; 16/01/2003	6		

Húmero del Cuadrante	Húmero de trampa
Zona: B: Bosque R: Rural U: Urbano	Fecha de muestreo
Clave del código	