



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE
CIENCIAS DE LA VIDA Y NATURALEZA
(ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS – ECOLOGÍA Y
BIODIVERSIDAD**

**ECOLOGÍA ALTITUDINAL DE DROSOPHILIDAE (INSECTA -
DIPTERA) EN BOSQUE NUBLADO DEL SANTUARIO HISTÓRICO DE
MACHUPICCHU**

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES

ANGELA ALLCA QUISPE

Foz do Iguaçu

2017

**ECOLOGÍA ALTITUDINAL DE DROSOPHILIDAE (INSECTA -
DIPTERA) EN BOSQUE NUBLADO DEL SANTUARIO HISTÓRICO DE
MACHUPICCHU**

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES

ANGELA ALLCA QUISPE

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latino-Americano de Ciencias de la Vida y la Naturaleza en la Universidad Federal de Integración Latino-Americana, como requisito parcial para la obtención del Título de Licenciada en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad.

Orientador: Prof. Dr. Hermes José Schmitz

Foz do Iguaçu

2017

ANGELA ALLCA QUISPE

**ECOLOGÍA ALTITUDINAL DE DROSOPHILIDAE (INSECTA - DIPTERA) EN
BOSQUE NUBLADO DEL SANTUARIO HISTÓRICO DE MACHUPICCHU**

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latino-Americano de Ciencias de la Vida y la Naturaleza en la Universidad Federal de Integración Latino-Americana, como requisito parcial para la obtención del Título de Licenciada en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad.

Orientador: Prof. Dr. Hermes José Schmitz

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Hermes José Schmitz

UNILA

Prof. Dr. Michel Varajão Garey

UNILA

Prof. Dr. Peter Löwenberg Neto

UNILA

Foz do Iguaçu, 13 de Julio del 2017.

Dedico este trabajo a las mujeres que son parte de mi hermandad femenina: mi mamá pachita, mi mamá Ana, a mis hermanas Elizabeth y Lizbeth, a mis tías Nelly, Sofía, María, y todas mis queridas amigas. Todo lo que soy y lo que seré empezó con ustedes.

AGRADECIMIENTOS

Los agradecimientos van hacia todos los que acompañaron y sobretodo participaron en la construcción de este proyecto, mi tesis para obtener el título de Licenciada en Ciencias Biológicas en la Universidad Federal de Integración Latinoamericana. Este proyecto que aquí redacto, es de todos nosotros.

A mi orientador quién me apoyo en todos los pasos de la investigación, a pesar de las dificultades que aparecieron en el camino y que por momentos hacían pensar de la imposibilidad de este trabajo. Desde la obtención del permiso de investigación hasta la incertidumbre que generó cada mosca extraterrestre que apareció bajo la lupa. Maestro Hermes admiro mucho su forma de ser, su forma de enseñar, de orientar, de tranquilizar, de comprometerse y de motivar a sus orientados. ¡Muchas gracias por aceptar ser mi orientador!

A mi camarada Marcia, gracias por compartir conmigo el sueño de realizar la tesis en Machupicchu. Por compartir conmigo aquellos caminos empinados, aquel pan remojado, el cansancio, aquellas cenas gloriosas, los costos materiales, las risas y la aventura que implicó la ejecución de este proyecto, solo tú Marcia.

Al personal que labora en el SERNANP- Machupicchu, que nos otorgaron el permiso para realizar esta investigación y facilitaron el acceso a las montañas de Machupicchu y Mandor para realizar el muestro. En especial a Jorge Luis Ramos Choque, especialista de la Sernanp - Machupicchu, quién de forma muy solidaria me guío con todos los trámites administrativos.

A la administradora de “Los Jardines de Mandor”, lugar de bellos paisajes y el cual recomiendo visitar, quién de forma muy amable nos facilitó el ingreso a sus tierras los días que fueron necesarios. ¡Gracias estima señora Nelly Alagón!

Al Prof. Erick Yábar encargado del laboratorio de Entomología de la Universidad Nacional San Antonio Abab del Cusco (Perú) y al Prof. Fernando Zanella Director del Departamento de Post-Graduación de la Universidad Federal de Integración Latino Americana (Brasil) que dieron el respaldo necesario a este proyecto.

A la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana por financiar mi tesis de Conclusión de Curso.

Al equipo de Drosofilistas: Patricia, Leila, Hermes, Marcia y Kristhy, por abrirme las puertas del equipo, por compartir conmigo su experiencia, su conocimiento y su tiempo en laboratorio.

A mis camaradas de la aventura de cinco años “UNILA” y que me han dado ánimos para cargar la pesada cruz que representa la tesis. Gracias Kristy, Marcia, Patricio, Adrián, Fares, Beatriz Ramírez, Beatriz Mitidieros, Cecilio, Yansy, Jerson, Pilar, Liceth Fernanda, Alejandro, Sindy, Hermes, Leila, Patricia, Débora, Diana y Shirley, han pisado fuerte en mi vida. A diario ustedes han ampliado mis horizontes, cambiado mi perspectiva y hecho más interesantes mis días.

A los drosofilidos por abrirme las puertas hacia el conocimiento de mi inefable sentir hacia las montañas.

Finalmente, a Brasil, Argentina, Colombia, Bolivia, Ecuador, Uruguay y Perú que con su historia y su gente me han hecho diferente.

“Y es de saber que, en la zona tórrida, en lo que de ella alcanza al Perú, no consiste el calor ni el frío en distancias de regiones, ni en estar más cerca de la equinoccial, sino en estar más alto o más bajo en una misma región, y en muy poca distancia de tierra (...)”

*Comentarios Reales de los Incas (1609)- Inca
Garcilaso de la Vega*

QUISPE, A. A. **ECOLOGÍA ALTITUDINAL DE DROSOPHILIDAE (INSECTA -DIPTERA) EN BOSQUE NUBLADO DEL SANTUARIO HISTÓRICO DE MACHUPICCHU: ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES.** 2017. 75 páginas. Tesis de Conclusión de Curso– Universidad Federal da Integración Latino-Americana, Foz do Iguacu, 2017.

RESUMEN

Este es un trabajo descriptivo de la estructura de las comunidades de la Familia Drosophilidae en la fitofisionomía Bosque Nublado del Santuario Histórico de Machupicchu (SHM). Aborda tres aspectos de la estructura de comunidades: composición, distribución de la diversidad y la relación entre distintos descriptores de las comunidades con los factores relacionados a la altitud (FRA). En este sentido se estableció un procedimiento de colecta estandarizado, con 40 puntos de muestreo distribuidos en 3 montañas diferentes (Machupicchu, Wiñay Wayna y Mandor), aplicando para su análisis distintos métodos estadísticos. Como resultado se capturaron 2471 especímenes de los géneros *Drosophila*, *Zygothrica* y *Zaprionus*, de los cuales se consiguió diferenciar 36 especies descritas y no descritas, 20 nuevos registros para el SHM y 10 nuevos registros para Perú. Por otro lado, la composición de las comunidades a lo largo de los distintos gradientes de altitud en el bosque nublado sigue el patrón Neotropical, dominadas por especímenes de los grupos *willistoni*, *melanogaster* y *saltans* de *Drosophila*, presentando en menor proporción especímenes de los grupos *tripunctata*, *guarani* y *obscura*. En relación a distribución de diversidad, evaluada por índices de diversidad, equitabilidad y dominancia, indican que la mayor diversidad se encuentra en la montaña de Wiñay Wayna y la menor diversidad en la montaña de Machupicchu. En tanto en la montaña de Mandor se encontró el menor porcentaje de especies exóticas y los únicos especímenes del género *Zygothrica* capturados en el muestreo. Paralelamente los índices de diversidad, equitabilidad y dominancia, señalan que la mayor diversidad se encuentra en los pisos altitudinales 2200, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m. Respecto a la relación entre los FRA y los descriptores de la estructura de las comunidades de drosófilidos, se ha encontrado una correlación negativa significativa entre la abundancia total y los FRA; una correlación negativa fuerte entre la abundancia relativa (AR) del grupo *saltans* y los FRA en Machupicchu; una correlación negativa moderada entre la AR del grupo *saltans* y los FRA en Wiñay Wayna, y por último una correlación positiva moderada entre la AR del grupo *tripunctata* y los FRA. Simultáneamente el análisis de agrupamiento de las comunidades evidencia que los FRA no son los principales determinantes en la estructura de las comunidades de drosófilidos, sin embargo evidencio una tendencia al agrupamiento de muestras provenientes de la misma montaña. Por último, este estudio ha encontrado evidencia de que el componente piso altitudinal contribuye el doble (14.44%) de lo que contribuye el componente montaña (7.89%) a la diversidad de drosófilidos en bosque nublado del SHM. Se espera que estos datos ecológicos contribuyan para acciones de monitoreo ambiental y estrategias de conservación en el SHM.

Palabras-clave: Comunidad. Drosófilidos. Factores relacionados a la altitud (FRA). Diversidad.

Quispe, A. A. **ECOLOGIA ALTITUDINAL DROSOPHILIDAE (INSECTA -DIPTERA) NUBLADO NO SANTUÁRIO HISTÓRICO MACHU PICCHU: ESTRUTURA DAS COMUNIDADE.** 2017. 75 páginas. Trabalho de Conclusão de Curso - Universidade Federal da Integração da América Latina, Foz do Iguaçu, 2017.

RESUMO

Este é um estudo descritivo da estrutura de comunidades da Família Drosophilidae em fito-fisionomia Bosque Nublado do Santuário Histórico Machu Picchu (SHM). Discute os aspectos da sua composição, distribuição da diversidade e a relação dos diferentes descritores das comunidades com os fatores relacionados com a altitude (FRA). Para realizar este estudo foi estabelecido um procedimento de amostragem normalizada, com 40 pontos de coleta distribuídas em três diferentes montanhas (Machupicchu, Winay Wayna e Mandor) aplicando para sua análise diferentes métodos estatísticos. Neste sentido foram capturados 2471 espécimes dos gêneros *Drosophila*, *Zygothrica* e *Zaprionus*, dos quais foi possível distinguir 36 espécies descritas e não descritas, 20 novos registros para o SHM e 10 novos registros para o Perú. Por outro lado, a composição das comunidades ao longo de diferentes gradientes de altitude no Bosque Nublado segue o padrão Neotropical, dominadas por espécimes dos grupos *willistoni*, *melanogaster* e *saltans* de *Drosophila*, apresentando em menor proporção espécimes dos grupos *tripunctata*, *guarani* y *obscura*. No que se refere distribuição da diversidade avaliada pelos índices de diversidade, uniformidade e dominância, indicam que a maior diversidade está na montanha Wiñay Wayna e a menor diversidade na montanha Machupicchu. Enquanto na montanha Mandor foi encontrado a menor percentagem de espécies exóticas e as únicas amostras do gênero *Zygothrica*. Em paralelo os mesmos indicadores, índices de diversidade, uniformidade e dominância indicam que a maior diversidade está nos 2200, 2350, 2400 e 2450 m.s.n.m. Enquanto à relação entre as FRAs e os descritores da estrutura das comunidades de drosophilídeos, verificou-se uma correlação negativa significativa entre a abundância total e FRA; uma correlação negativa forte entre a abundância relativa (AR) do grupo *saltans* e FRA em Machupicchu; uma correlação negativa moderada entre a AR do grupo *saltans* e FRA em Wiñay Wayna e finalmente, uma correlação positiva moderada entre a AR do grupo *tripunctata* e os FRA. Por outro lado, a análise de cluster de comunidades evidenciou que os FRA não são os principais determinantes da estrutura de comunidade de drosophilídeos, porém evidenciou que existe uma tendência ao agrupamento entre as amostras da mesma montanha. Finalmente, este estudo encontrou evidências que o componente piso altitudinal contribui duas vezes mais (14,44%) que a componente montanha (7,89%) para a diversidade de drosophilídeos no Bosque Nublado do SHM. Espera-se que esses dados ecológicos contribuam para ações de monitoramento ambiental e estratégias de conservação no SHM.

Palavras-chave: Comunidade. Drosophilídeos Fatores relacionados à altitude (FRA). Diversidade.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.- Relación entre la riqueza de especies y la altitud para: I) las aves reproductoras de Nepalese Himalayas (Hunter & Yonzon, 1992); II) plantas en la Sierra de Manantlán, México (Vázquez & Givnish); III) hormigas en Lee Canyon en las montañas de Nevada, USA (Sanders et al., 2003); y IV) plantas con flores en Nepalese Himalayas. Fuente: Begon et al. 2007 17
- Figura 2.- Agrupamiento de los factores que estructuran las comunidades bióticas en gradientes de altitud. I. Desde un perspectiva de altitud como factor paraguas y II. Comprendiendo que existen factores relacionados y no relacionados a la altitud..... 23
- Figura 3.- Vista Panorámica de bosque nublado en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. 33
- Figura 4.- Mapa de ubicación del Santuario Histórico Machupicchu y de las ecorregiones presentes en él, según la WWF, Cusco, Perú. Los puntos negros en la imagen ubicada en la parte baja izquierda representan los puntos de colecta para este estudio..... 33
- Figura 5.- Montañas Mandor (I), Wiñay Wayna (II) y Machupicchu (III), con sus respectivos puntos de colecta. Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. Fuente: Google Earth. 34
- Figura 6.- Modelo de trampa según Roque et al. (2011). Fuente: Roque et al. (2011). 35
- Figura 7.- Actividades desarrolladas durante el muestreo. A) Instalación de trampas, B) Recojo de trampas y C) Transferencia de los especímenes colectados a etanol al 70%. 37
- Figura 8.- Tratamiento de los datos realizados en este estudio para alcanzar los objetivos propuestos.41
- Figura 9.- Representación gráfica de la abundancia relativa de grupos de la Familia Drosophilidae en las montañas de I. Mandor, II. Machupicchu y III. Wiñaywayna, en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. Los números en negro indican la cantidad de especímenes por grupo. 45
- Figura 10.- Representación gráfica de la abundancia relativa de grupos de la Familia Drosophilidae en los pisos altitudinales: 2100, 2150, 2200 y 2250 m.s.n.m., en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú..... 47
- Figura 11.- Representación gráfica de la abundancia relativa de grupos de la Familia Drosophilidae en los pisos altitudinales: 2300, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m., en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú..... 48
- Figura 12.- Distribución de la abundancia total de drosófilidos en 3 gradientes de altitud en bosque nublado, Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. La abundancia total es el número de especímenes (Esp.) capturados en los diferentes pisos altitudinales. 51

Figura 13.- Distribución de la riqueza de especies de la familia Drosophilidae en 3 gradientes de altitud de bosque nublado, Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. Riqueza (S) es el número de especies capturadas en los diferentes pisos altitudinales.....	51
Figura 14.- Distribución de la Abundancia total de la familia Drosophilidae, en la amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m., Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. Como resultado del tratamiento por piso altitudinal de las colectas.....	52
Figura 15.- Distribución de la riqueza de especies (S) de la familia Drosophilidae en la amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m., Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. Como resultado del tratamiento por piso altitudinal de las colectas.....	53
Figura 16.- Abundancia relativa (y) de cada grupo respecto al total de especímenes capturados de la familia Drosophilidae en los diferentes pisos altitudinales (x), en tres gradientes de altitud de bosque nublado en el Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú.	54
Figura 17.- Dendrograma del análisis de agrupamiento de comunidades de Drosophilidae en diferentes niveles altitudinales en las montañas del Machupicchu (Mac), Mandor (Man) y Wiñaywayna (Wiñ), en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. El índice de correlación cofenético del dendrograma elaborado es 0.8783.	57
Figura 18.- Dendrograma con bootstrap (N = 999) del análisis de agrupamiento de comunidades de Drosophilidae en diferentes niveles altitudinales en las montañas del Machupicchu (Mac), Mandor (Man) y Wiñaywayna (Wiñ), en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.	58

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Describe la ubicación, la amplitud altitudinal, el número de trampas y la fecha de colecta por transepto.	37
Tabla 2.- Lista de especies de la Familia Drosophilidae para el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. Del lado derecho información sobre el número de especímenes capturados en las montañas de Mandor (Man), Machupicchu (Mac) y Wiñay Wayna (Wa).	43
Tabla 3.- Número de especímenes (N° de esp.), abundancia relativa (AR) y número de especies (N° de spp.) dentro de cada grupo, subgénero y género colectados en Mandor (Man), Machupicchu (Mac) y en Wiñay Wayna (Wa).	44
Tabla 4.- Riqueza (S), abundancia total (AT), dominancia (D), índices de diversidad de Simpson (1-D), índice de diversidad de Shannon (H), equitabilidad (J) y abundancia relativa (AR) de especies exóticas por montaña, de la comunidad de Drosophilidae en las montañas de Mandor (Man), Machupicchu (Mac) y Wiñaywayna (Wiñ). En base a muestras colectadas en una amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m. Total 1 hace referencia al total de todas las muestras colectadas en la amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m. y total 2 a todas las muestras colectadas en esta investigación.	46
Tabla 5.- Riqueza (S), abundancia total (AT), dominancia (D), índices de diversidad de Simpson (1-D), índice de diversidad de Shannon (H) y equitabilidad, de la comunidad de Drosophilidae en los pisos altitudinales 2100, 2150, 2200, 2250, 2300, 2350, 2400, 2450 y del total de muestras colectadas en la amplitud 2100 a 2450 m.s.n.m.	49
Tabla 6.- Resultados de los análisis de correlación entre diferentes parámetros de la estructura de la comunidad de drosofilidos y el incremento de la altitud, en el Santuario Histórico Machupicchu-Perú. Se resalta en verde los resultados de análisis donde “p” resultó ser mayor a 0.05, que corresponde a un nivel de confianza del 95%.	56
Tabla 7.- Contribución del componente espacial (montaña y piso altitudinal) para la heterogeneidad, medida por el índice de Shannon (H') de las comunidades de Drosophilidae entre 2100 y 2450 m.s.n.m. Bosque nublado del Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.	59

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	14
I.1 Ecosistemas de Montaña y la Investigación Ecológica.	14
I.2 Distribución de la Riqueza de Especies en Ecosistemas de Montaña	15
I.3 Ecología de Comunidades	18
I.4 Factores que Controlan la Estructura de las Comunidades Bióticas en Gradiente de Altitud.	21
I.5 Familia Drosophilidae	27
I.6 Santuario Histórico de Machupicchu, Bosque Nublado y Drosophilidos	28
I.7 Algunas Consideraciones sobre este Estudio.....	30
II. OBJETIVOS	31
III. METODOLOGÍA	31
IV. RESULTADOS	42
IV.1 Inventario de la Familia Drosophilidae para el SHM	42
IV.2 Descripción y Comparación de la Estructura de las Comunidades de Drosophilidae en Bosque Nublado, SHM.	444
IV.3 Relación entre los Factores Relacionados a la Altitud y la Estructura de las Comunidades de Drosophilidae.....	49
IV.4 Contribución al Índice de Diversidad de Shannon de los componentes Montaña y Piso Altitudinal.	58
V. DISCUSIÓN	59
VI. CONSIDERACIONES FINALES	66
VII. REFERENCIAS	68

**ECOLOGÍA ALTITUDINAL DE DROSOPHILIDAE (INSECTA -
DIPTERA) EN BOSQUE NUBLADO DEL SANTUARIO HISTÓRICO DE
MACHUPICCHU
ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES**

I. INTRODUCCIÓN

I.1 ECOSISTEMAS DE MONTAÑA Y LA INVESTIGACIÓN ECOLÓGICA.

Los ecosistemas de montaña han llamado la atención de diversos investigadores en las ciencias básicas, debido a que poseen una característica particular y es que a distancias relativamente cortas en estos ecosistemas se producen cambios ambientales notables, que suelen ser relacionados a los gradientes de altitud que existen a lo largo de la montaña (KORNER 2007). Esta característica estimuló a uno de los primeros ecólogos de montaña, Alexander Von Humboldt, a describir el patrón altitudinal aún en el siglo XIX (RAHBEK 1995; KORNER 2007; CHESTER et al. 2013), múltiples investigaciones sobre respuestas adaptativas frente al estrés climático y recientemente ingeniosas investigaciones que buscan prever los efectos del cambio climático en las comunidades bióticas (CHESTER et al. 2013). Sin embargo, esta característica particular de los ecosistemas de montaña, también hace de estos ecosistemas uno de los más susceptibles frente al cambio climático (CHESTER et al. 2013). Un fenómeno producido por la intensa actividad antrópica que está actuando como un factor con efecto aditivo y hasta multiplicativo de los efectos de otras amenazas de la biodiversidad¹ de montaña, como son la pérdida de hábitat y fragmentación (CHESTER et al. 2013).

Esta vulnerabilidad de los ecosistemas de montaña frente al cambio climático ha alarmado a personas e instituciones que custodian por la conservación de la biodiversidad del planeta tierra; debido a que los ecosistemas de montaña ocupan aproximadamente el 25% de la superficie de la tierra, albergan gran biodiversidad de especies, endemismos y suplen a casi la mitad de la población humana de agua (MYERS et al. 2000; KORNER

¹ La variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas. Convención de la Diversidad Biológica (CDB), 1993. (Nota: la CDB definió “Diversidad Biológica”, el cual se asume como equivalente a “Biodiversidad”. Disponible en: <<http://www.cbd.int/convention/articles>>

2007; CHESTER et al. 2013). Como consecuencia los ecosistemas de montaña han sido declarados como áreas prioritarias para la conservación, recibiendo el respaldo de instituciones como: CONDESAN (Consortio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina), ACCA (Asociación para la Conservación Amazónica), FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación), UNESCO (Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura), IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), WWF (Fondo Mundial para la Naturaleza) y ONU (Organización de las Naciones Unidas), que han fomentado e incentivado la elaboración de estrategias de conservación “climáticamente inteligente”.

Sin embargo, a pesar de todos los incentivos para la elaboración de estrategias de conservación climáticamente inteligentes, aún existe falta de conocimiento sobre los ecosistemas de montaña que permitan elaborar estrategias de conservación adecuadas al actual contexto de cambio climático. Así en Perú, por ejemplo, solo se conoce la biodiversidad de los ecosistemas de montaña que están dentro áreas naturales protegidas, dentro de estas áreas protegidas solo se conoce la “biodiversidad visible²”, se desconoce en gran porcentaje la biodiversidad fuera de las áreas naturales protegidas e información sobre cómo se distribuye la biodiversidad en estos ecosistemas y sobre los factores que determinan su distribución es casi inexistente.

En este sentido la investigación ecológica debe buscar llenar los vacíos de conocimiento que existen sobre la biodiversidad en ecosistemas de montaña, investigar cómo se distribuye esta biodiversidad e indagar sobre los factores que determinan esta distribución. Conocimiento ecológico que contribuiría en gran magnitud en la elaboración de estrategias de conservación climáticamente inteligentes para los ecosistemas de montaña.

I.2 DISTRIBUCIÓN DE LA RIQUEZA DE ESPECIES EN ECOSISTEMAS DE MONTAÑA

² Se hace referencia con “biodiversidad visible” a aquella que alberga animales y plantas que debido a su tamaño o colorido es frecuentemente estudiada (árboles, aves, reptiles, mamíferos, anfibios).

A mediados del siglo XIX, Humboldt elaboró una hipótesis acerca de una generalidad en la distribución de la riqueza de especies en un gradiente de altitud, un patrón³ propio de los ecosistemas de montaña, que llamó de “patrón altitudinal”, esta hipótesis describía una “disminución de la riqueza de especies con aumento de la altitud” (RAHBK 1995). La hipótesis del llamado patrón altitudinal direccionó por muchos años en la década de los 90 y en el presente siglo, investigaciones en ecosistemas de montaña (RAHBK 1995; MONTEAGUDO & LEÓN 2002; GONZÁLEZ & MATA 2003; FERNANDEZ 2006, VIVEROS et al. 2010; SERVIA, FLORES & RODRÍGUEZ 2011; ACHUMI et al. 2013; etc), pero los años han pasado y las evidencias apuntan a que el “patrón altitudinal”, descrito por Humboldt, no es una generalidad muy clara. No es clara en el sentido de que encontrar este patrón en la naturaleza parece variar de acuerdo a la amplitud altitudinal estudiada, la latitud, el tipo de uso de suelo, el tamaño del muestreo, la zona geográfica donde se realiza el estudio, el grupo taxonómico estudiado e inclusive puede variar dentro de los diferentes parámetros (o características) de la comunidad evaluados en un mismo muestreo (McCOY 1990; RAHBK 1995; GRYTNES 2003; BOMBARDELLI 2011).

En este sentido con el aumento de la altitud se ha encontrado que la distribución de la riqueza de especies puede variar desde i) un decrecimiento lineal, patrón altitudinal propuesto por Humboldt (Figura 1.I), ii) una distribución horizontal y luego decrecimiento, iii) riqueza más alta en medias altitudes, forma de joroba/domo (Figura 1.III), iv) un incremento lineal en la riqueza (Figura 1.IV), y v) una distribución horizontal sin picos de riqueza (RAHBK 1995). Sin embargo, dentro de esta diversidad de tipos de distribución de la riqueza en gradientes de altitud, existe una tendencia en la región tropical que es encontrar un patrón altitudinal tipo iii), forma de joroba (domo). Independiente de la amplitud altitudinal, de la zona geográfica y del grupo taxonómico estudiado (RAHBK 1995; WOLDA 1987; LOMOLINO 2001). Esta generalidad, es frecuentemente explicada por la presencia de un clima óptimo a elevaciones medias, por el efecto ecotono (COLWELL & LEES 2000). En tanto, esta tendencia debe ser cuidadosamente interpretada, una vez que los patrones de diversidad pueden ser

³ Traducción de la palabra en portugués “padrão”, que se entiende como la repetición de una organización, que no puede ser generada solamente por el azar. Disponible en: <<http://www2.ufersa.edu.br>>

fácilmente modificados por las actividades humanas, como el desarrollo en uso de la tierra, la contaminación y la introducción de especies exóticas, que tienden a influir en la estructura de cualquier comunidad biótica. En ecosistemas de montaña, McCOY (1990) evidenció haciendo uso de comunidades de insectos, como la actividad antrópica en la base de la montaña puede influir en el tipo de patrón altitudinal obtenido.

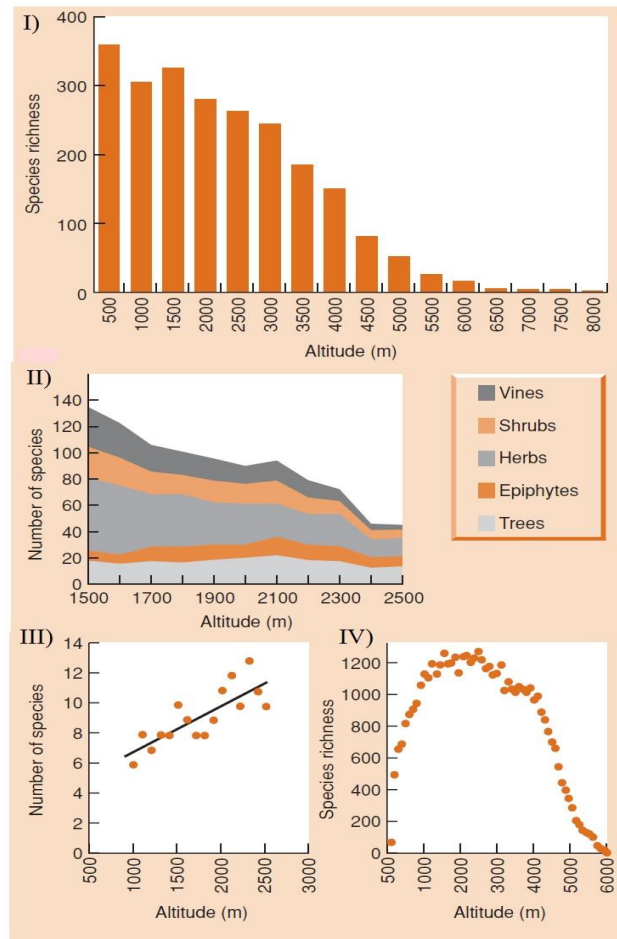


Figura 1.- Relación entre la riqueza de especies y la altitud para: I) las aves reproductoras de Nepalese Himalayas (Hunter & Yonzon, 1992); II) plantas en la Sierra de Manantlán, México (Vázquez & Givnish); III) hormigas en Lee Canyon en las montañas de Nevada, USA (Sanders et al., 2003); y IV) plantas con flores en Nepalese Himalayas. Fuente: Begon et al. 2007

En los últimos años las investigaciones sobre la distribución de la riqueza de especies se han concentrado más en áreas como la biogeografía y macroecología (BEGON et al. 2007), áreas que se caracterizan por realizar estudios a gran escala que han generado importantes aportes para la conservación de la biodiversidad. Sin embargo, la investigación en estas áreas no debe de reemplazar a los estudios a menor escala y menos en los ecosistemas de montaña, siendo que los ecosistemas de montaña poseen elevada heterogeneidad ambiental, que puede genera diversos ambientes únicos de

montaña y que paralelamente podrían generar diversos patrones de distribución de las comunidades bióticas que habitan en ellos (plantas, insectos, pequeños mamíferos, etc.) (HASLET 1997). En este sentido las investigaciones a menor escala sobre la distribución de riqueza de especies, biodiversidad, en ecosistemas de montaña deben de ser incentivadas y apoyadas por las distintas instituciones que fomentan investigación.

I.3 ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

Para responder a las preguntas ¿cómo la biodiversidad se distribuye en los ecosistemas de montaña?, y ¿cómo influyen en esta distribución los factores bióticos y abióticos? Existe una sub-área en la Ecología denominada “Ecología de Comunidades”. Es decir, entender la manera como los agrupamientos de especies son distribuidos en la naturaleza y la forma por la cual tales agrupamientos pueden ser influenciados por factores bióticos y abióticos es uno de los principales asuntos tratados desde Ecología de Comunidades (BEGON et al. 2007). A la fecha esta sub-área dentro de la ecología posee una larga tradición y cuenta con un gran número de métodos analíticos, para realizar un análisis más objetivo de los datos y observaciones (BEGON et al. 2007).

Tal como se puede prever por su nombre, en la sub-área Ecología de Comunidades la unidad de estudio es la “comunidad”⁴, una unidad organizada en la medida que posee características o parámetros referentes a su estructura (diversidad, composición, riqueza de especies, abundancia total, abundancias relativas y equitabilidad) que permiten: definir las, distinguir las y comparar las unas de las otras; sobre todo cuando se presentan variaciones en el hábitat (BEGON et al. 2007, ODUM & BARRET 2007).

Para una mejor comprensión de lo descrito en adelante entiéndase según Begon et al. (2007):

- Composición, como lista de especies que están presentes en una comunidad.
- Riqueza de especies, como el número de especies presentes.

⁴ Cualquier conjunto de poblaciones que viven en un área (o hábitat físico) y tiempo determinado (BEGON et al. 2007)

- Abundancia total, como el número total de especímenes⁵ de una comunidad.
- Abundancia relativa, como la proporción de una especie o grupo respecto a la abundancia total.
- Equitabilidad (J), como la uniformidad en la distribución de los especímenes entre las especies y se cuantifica de 0 a 1.
- Índices de diversidad, como una cifra que combina la combinación de riqueza y equitabilidad. Los índices de diversidad más conocidos son: el índice de diversidad de Shannon (H) y el índice de diversidad de Simpson (1- D). Estos se calculan obteniendo para cada especie, la proporción en relación al total de la muestra. Estos índices para una dada riqueza, aumentan con la equitabilidad, y para una dada equitabilidad aumentan con la riqueza.

Cabe resaltar que las características de las comunidades antes descritas (composición, riqueza, abundancias, equitabilidad e índices de diversidad) son solo abstracciones de la estructura altamente compleja de las comunidades, pero que pueden ser útiles cuando se hace comparaciones (BEGON et al. 2007).

Como se mencionaba antes, la estructura de las comunidades permite compararlas unas con otras, sobre todo cuando se presentan variaciones en el hábitat. Así la continuidad⁶ o discontinuidad en las características de la comunidad puede dar evidencias de la variación o no variación del hábitat de las comunidades (ODUM & BARRET 2007). Es decir, la continuidad en las características de las comunidades da evidencias de escasa variación en los hábitats donde se encuentran las comunidades. En cambio, discontinuidad en las características entre comunidades puede dar evidencia de la variación en sus hábitats. Así, en los ecosistemas de montaña dada su característica particular, de que a distancias relativamente cortas se producen cambios ambientales notables (RAHBK 1995), es de esperarse que exista una considerable variación en los hábitats, que generaría discontinuidad en las características de las comunidades a distancias cortas, que se podrían estudiar desde la sub-área Ecología de Comunidades.

⁶ Se entiende como similaridad y/o semejanza.

Sin embargo, a la fecha de la redacción de este estudio, se han encontrado solo estudios que analizan la comparación de comunidades bióticas en ecosistemas de montaña a grandes amplitudes altitudinales; siendo que para una variación de 100 metros de altitud ya deben de esperarse cambios en las condiciones climáticas. Por ejemplo, Begon et al. (2007) señala que, para un aumento de 100 metros de altitud en aire húmedo, debe de esperarse un descenso de 0.6°C.

Simultáneamente en ecología de comunidades la descripción y comparación de las comunidades en gradientes, ha sido un modo de estudio muy usado para detectar patrones en comunidades (BEGON et al. 2007). El investigador busca siempre alguna característica del ambiente que sea importante para los organismos para después organizar los datos de las especies de interés a largo del gradiente de aquel factor (BEGON et al. 2007). Este hecho ha recibido muchas críticas, debido a que la elección del gradiente es siempre subjetiva. Pues si bien algunas especies de una comunidad pueden ser ordenadas en una secuencia, a lo largo de un gradiente de algún factor ambiental, esto no prueba que ese factor elegido es correlacionado con lo que realmente interesa en la vida de las especies elegidas (BEGON et al. 2007). Además de que los gradientes no necesariamente tienen una realidad física continua en cualquier espacio y tiempo, sin embargo, las investigaciones de gradientes permiten hacer abstracciones útiles para explicar la distribución de los organismos en el espacio y tiempo (AUSTIN 1985 *apud* TER BRAAK & PRENTICE 1988).

Con el intuito de remover la subjetividad en la descripción de comunidades muchas técnicas estadísticas objetivas han sido desarrolladas, técnicas permiten que los datos de los estudios de comunidades se ordenen por ellos mismos, sin que el investigador coloque cualquier idea preconcebida. Una de estas técnicas es “**la clasificación**”, esta técnica comienza con la suposición que las comunidades consisten en relativamente entidades discretas. Este método produce grupos de comunidades relacionadas por un proceso conceptualmente similar a la clasificación taxonómica. En taxonomía, individuos similares son agrupados en especies, especies similares en géneros, etc. En la clasificación las comunidades, comunidades con composiciones de especies similares se agrupan en subconjuntos, y subconjuntos similares en conjuntos (BEGON et al. 2007).

En este sentido el uso de esta técnica, la clasificación, en las comunidades muestreadas a lo largo de un gradiente de altitud permitiría quitar la subjetividad

tradicionalmente aplicada al estudio de las comunidades de montaña, durante la búsqueda de patrones. Se hace referencia a “subjetividad tradicionalmente aplicada” a situaciones donde el agrupamiento de las comunidades se realiza solo en base a su distribución a lo largo de un gradiente de altitud.

I.4 FACTORES QUE CONTROLAN LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES BIÓTICAS EN GRADIENTE DE ALTITUD.

En ecología se han abordado dos enfoques, en la búsqueda por comprender los factores por detrás de la estructura de las comunidades bióticas. Un enfoque que busca formular reglas basadas en factores únicos (DIAMOND 1988) y otro enfoque que analiza la estructura de las comunidades bióticas como el resultado de múltiples factores que contribuyen (BEGON et al. 2007).

Desde el área de ecología de comunidades el segundo enfoque ganó bastante simpatía por los investigadores, una vez que parece estar en mayor sintonía respecto a la naturaleza de las comunidades, reflejada en la frase “*La propia naturaleza es de carácter multifactorial*” (VALENTIN 2012); y que empezó a poseer facilidades para su estudio. Facilidades ganadas debido al avance de los métodos estadísticos, que trajeron una gran variedad de análisis multivariados para datos ecológicos, y facilidades debido al avance computacional que facilitó el uso de estos análisis (BEGON et al. 2007). Mientras que, en el primer enfoque, la búsqueda de un factor único, recaía siempre en excepciones que hacían recordar a los investigadores la naturaleza multifactorial por detrás de la estructura de las comunidades (DIAMOND 1988).

El estudio de los factores detrás de la estructura de las comunidades bióticas en ecosistemas de montaña también puede ser abordado desde estos dos enfoques. Que en este trabajo llamaremos de modelo 1: altitud como variable indirecta y distal (factor único), y modelo 2: altitud descompuesta en variables directas y próximas (multifactorial). El modelo 1 fue usado primero por Humboldt cuando describió el “patrón altitudinal” (RAHBK 1995) y se presume que otros investigadores han usado el modelo 2. Desde este enfoque de modelos la falta de encontrar una generalidad clara en el patrón altitudinal y debido a que los estudios considerando la diversidad de factores por detrás de la estructura de las comunidades, no ha alcanzado conclusiones unificadoras en ecosistemas de montaña, se considera que se debe buscar otro método de estudio de los

factores que estructuran las comunidades, en ecosistemas de montaña, que salga de estos dos modelos.

En la búsqueda de un nuevo enfoque, se ha encontrado el trabajo de Diamond (1988) quién en la búsqueda de un consenso en la forma en que se analizan los factores que estructura las comunidades, propone que los factores detrás de la estructura de las comunidades pueden ser agrupados. Resaltando que el agrupamiento de factores además de conseguir un consenso, conseguiría un análisis más completo y comprensible de los factores. Paralelamente al trabajo de Diamond (1988) se ha encontrado el trabajo de Körner (2007) que analiza al “factor altitud”.

Si bien la altitud es solo la distancia vertical que existe entre cualquier punto en la tierra y el nivel del mar, por muchos años dentro de la ecología el “factor altitud” fue tratado como un factor paraguas, que resumía en un solo valor la variación de factores bióticos y abióticos a medida que aumentaba la distancia vertical (RAHBEK 1995) (Figura 2.I). Así, diversos estudios mediante procedimientos correlativos buscaron entender la relación de este factor con la estructura de las comunidades bióticas, en específico en su riqueza (RAHBEK 1995), como un síndrome respuesta a la acción combinada de todas las variables posibles resumidas en la altitud (Figura 2.I). Sin embargo, estos estudios no han traído resultados conclusivos y Körner (2007) señala que considerar el factor altitud como un factor paraguas es la posible causa detrás de la falta de un patrón general sobre la estructura de las comunidades bióticas en ecosistemas de montaña.

“A clear concept of the meaning of ‘altitude’ in an ecological context is essential – and is advocated here – to advance the altitude-related theory of life” (KÖRNER 2007).

La necesidad de reconocer que la altitud posee diferente asociación con los factores bióticos y abióticos dependiendo del espacio geográfico investigado se ha hecho evidente (KÖRNER 2007; CUESTA 2012). Sin embargo, la propuesta de la altitud como un factor paraguas no necesita ser descartada en su totalidad, solo redefinida, y esto pasa por comprender que si existen factores que tienen una relación directa con la altitud y simultáneamente existen factores independientes de la altitud (Figura 2.II). Körner (2007) consiguió diferenciar respecto a los factores abióticos por ejemplo entre “tendencias

climáticas asociadas con la altitud” y “tendencias climáticas que generalmente no están asociadas con la altitud”.

En este sentido fusionando la propuesta de Diamond (1988) y la propuesta de Körner (2007) en un nuevo enfoque para el estudio de los factores que estructuran las comunidades bióticas en ecosistemas de montaña se propone el agrupamiento de factores en:

- Factores Relacionados con la Altitud (FRA).
- Factores no Relacionados con la Altitud (FNRA).

Esta agrupación se realiza con la intención de plantear una metodología que permita hacer un acercamiento inicial para conocer la influencia de estos factores en la estructura de las comunidades de ecosistemas de montaña.

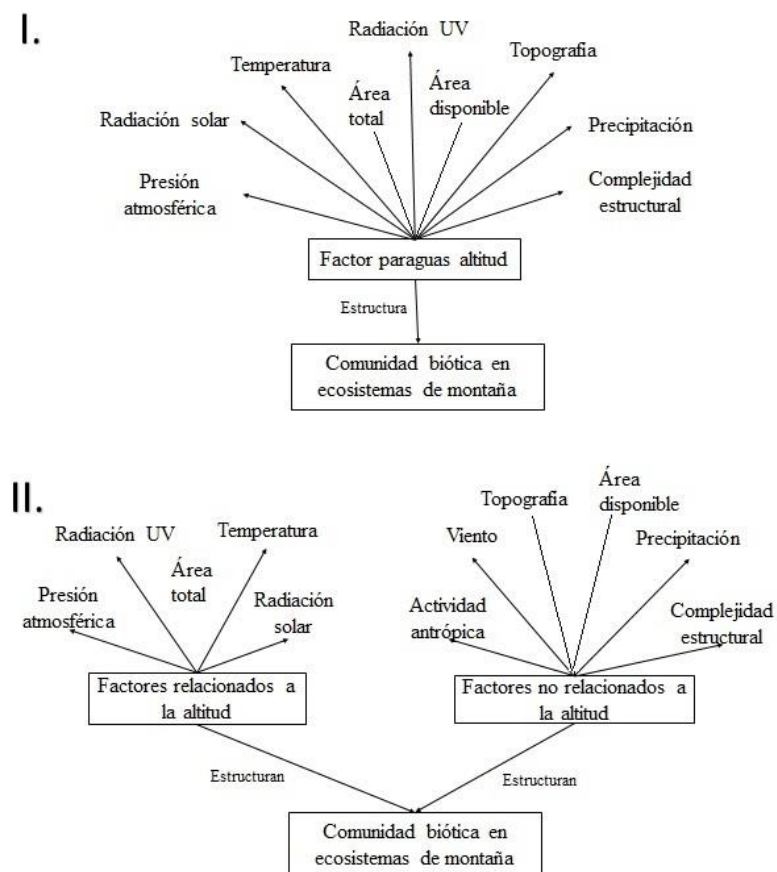


Figura 2.- Agrupamiento de los factores que estructuran las comunidades bióticas en gradientes de altitud. I. Desde una perspectiva de altitud como factor paraguas y II. Comprendiendo que existen factores relacionados y no relacionados a la altitud.

I.4.1 Factores Relacionados con la Altitud –FRA.

Korner (2007) identificó cuatro cambios atmosféricos primarios que están relacionados con el incremento de la altitud, que son:

- El descenso de la presión atmosférica total y de la presión parcial de todos los gases atmosféricos (oxígeno y dióxido de carbono).
- Reducción de la temperatura atmosférica, con implicaciones en la humedad del ambiente.
- Incremento de la radiación solar entrante y saliente debido a la reducción de la turbidez atmosférica.
- Aumento de los rayos UV-B (KORNER 2007).
- El área total es también un factor, en este caso geográfico, que posee una relación directa con el aumento de la altitud.

En este estudio las tendencias climáticas asociadas con la altitud y el factor geográfico área total, serán consideradas dentro del conjunto de factores relacionados con la altitud y asumimos la existencia de algunas tendencias en los factores bióticos que también estarían dentro de este conjunto. Al identificar que las variaciones de estos factores climáticos relacionados con la altitud a lo largo de un gradiente altitudinal no actúan apenas sobre una especie, sino también sobre sus competidores, parásitos o fuentes de alimentos (DIAMOND 1988) y suponiendo una disminución de la diversidad con disminución de área, se espera que los factores relacionados con la altitud posean alguna influencia directa en la estructura en las comunidades bióticas a lo largo de un gradiente de altitud.

I.4.2 Factores no Relacionados con la Altitud – FNRA.

El conjunto de factores que serán aquí listados pueden ejercer un papel determinante en la estructuración de las comunidades bióticas en las montañas, pero debido a su variabilidad independiente de la altitud no pueden ser resumidos en el factor ecológico altitud, pudiendo variar de montaña a montaña.

- **Área disponible.** - relativo para cada taxón según sus requerimientos específicos de condiciones y recursos. Así el área disponible puede

disminuir o aumentar a lo largo de los gradientes de altitud dependiendo del taxón.

- **Complejidad Estructural del Hábitat.** - en este estudio se considera que cada fisionomía de hábitats (bosque o pajonal), posee una complejidad estructural característica, que puede ser comparable y/o evaluada en razón a la diversidad de hábitats que posee (DIAMOND 1988). En los diferentes gradientes de altitud alrededor del mundo la variación en la fisionomía de los hábitats a lo largo de los gradientes, que cambia drásticamente, no es siempre el mismo. Por ejemplo, en los trópicos húmedos, el gradiente de altitud que empieza con la fisionomía de un bosque lluvioso tropical, sigue con la fisionomía de un bosque montano y luego la vegetación graminoide da forma a una fisionomía tipo pajonal. Sin embargo, en zonas como en el Mediterráneo, las formaciones de matorral con fisionomía de chaparral en el nivel del mar, producen fisionomías de bosques en elevaciones más altas antes de ceder finalmente en hábitats alpinos (DIAMOND 1988). Así, en los gradientes de altitud en los trópicos húmedos la complejidad estructural disminuye monótonamente (DIAMOND 1988), no siendo el caso de la variación en la complejidad estructural en gradientes de altitud para el Mediterráneo. Por ello, en este estudio el factor complejidad estructural es un factor independiente de la altitud.
- **Precipitación.** - es un factor que cambia de lugar a lugar (CUESTA 2012) y su importancia radica en que la precipitación junto con la temperatura, la radiación solar y la disponibilidad de nutrientes determinan la productividad de un área (BEGON et al. 2007). La productividad suele tener una influencia directa en la complejidad estructural del área (DIAMOND 1998) y así en la estructura de las comunidades.
- **Viento.** - Es un factor ecológico poco estudiado dentro de la Ecología, pero que ejerce un rol importante en la estructuración de las comunidades vegetales a lo largo de la montaña una vez que ejerce influencia en el establecimiento de plántulas y en su crecimiento (WHITEHEAD 1957 apud ODUM & BARRET 2007; PEARS 1967). El factor viento tiene mayor influencia en sitios de alta montaña donde el fuerte flujo del viento es característico, pero la presencia de este factor a largo de la montaña no debe ser despreciado, especialmente considerando que la posición de una

montaña o de cada cara de una montaña a los vientos predominantes puede influir fuertemente en la frecuencia, calidad e intensidad de este factor (WHITEHEAD 1957 apud ODUM & BARRET 2007; PEARS 1967).

- **Actividad Antrópica.** - En un estudio realizado por Wolda (1987) se evidenció que la perturbación humana moderada, que deja una diversidad relativamente alta de especies arbóreas en la zona, tiene un efecto sorprendentemente pequeño, si es que existe, sobre la riqueza de insectos. Por otro lado, una gran perturbación en el medio ambiente tiene un efecto claro, disminuyendo la riqueza de especies de la fauna de insectos. Sin embargo, actividad antrópica también puede promover cambios que no afectan la riqueza, pero si la composición de las comunidades, como, por ejemplo, favoreciendo la invasión de especies exóticas. En la familia Drosophilidae son numerosos los estudios que muestran la variación en la estructura de las comunidades que produce la actividad antrópica (FERREIRA & TIDON 2005; GARCIA et al. 2008; GARCIA et al. 2012; GOTTSCHALK et al. 2007; PENARIOL 2007; AVONDET et al. 2013; etc).
- **Topografía.** - En referencia a las características de la superficie del suelo, inclinación y dirección de la pendiente. La topografía puede causar una variación local en el clima y variación en las características del suelo dentro de pequeñas áreas. Estos factores varían más en regiones montañosas y generalmente tienen una relación con la distribución de la vegetación (RICKLEFS et al. 2003).
- **Nubes.** - En los bosques nublados, las nubes son un factor fuertemente influyente en la estructura de los bosques. Algunos investigadores resaltan su papel en la precipitación horizontal, al significar esto un insumo de agua adicional, que pueden mitigar los efectos de la estación seca (BUDOWSKI 1966; VOGELMAN 1973; JUVIK & EKERN 1978 apud STADTMÜLLER 1987), y otros resaltan su papel como protectores de radiación que producen tasas reducidas de evaporación, bajas temperaturas y manutención de la humedad (DREWES & DREWES 1957 apud STADTMÜLLER 1987). Señalando por ejemplo que lo bosques nublados en los Andes orientales no se deben en primer lugar a la precipitación excesiva sino a la falta de irradiación (DREWES & DREWES 1957 apud STADTMÜLLER 1987).

En necesario resaltar que no se debe olvidar que las montañas son caracterizadas por su extrema heterogeneidad espacial, donde diferentes factores interactúan sobre un amplio rango de escalas espaciales para crear complejidad, un mosaico de condiciones y hábitats que frecuentemente tienen considerables efectos sobre la distribución espacial de organismos en las montañas, en su morfología, crecimiento, fisiología, ciclo de vida, patrones de comportamiento y en los tipos e intensidades de interacciones entre individuos (HASLET 1997). Así la diversidad de interacciones entre individuos como respuesta a diferentes factores abióticos y bióticos no posee una relación directa con la altitud, pero puede ser determinante en la estructuración de las comunidades bióticas a lo largo de las montañas.

I.5 FAMILIA DROSOPHILIDAE

La familia Drosophilidae contiene más de 4.000 especies descritas dentro de las subfamilias Steganinae y Drosophilinae. Las especies pertenecientes a la familia Drosophilidae son denominadas “drosofilidos” y de forma general son moscas que se reproducen y alimentan de hongos o plantas en estado de descomposición (POWELL 1997). Los drosofilidos existen en gran parte del mundo en regiones templadas, desiertos y regiones tropicales, siendo en las regiones tropicales donde alcanzan su mayor diversidad (POWELL 1997). Son organismos excelentes para estudios genéticos y evolutivos (en especial *Drosophila melanogaster*), pero en los últimos años existe un creciente interés en estudios ecológicos de esta familia, a razón del carácter aplicado que tienen este tipo de estudios para el monitoriamiento de cambio ambiental (MATA et al. 2008,2010; BIZZO 2010). La sensibilidad a pequeñas modificaciones en el ambiente, la rapidez de la respuesta en términos de tamaño poblacional a factores ambientales; su diversidad en diversos ecosistemas, la diferenciación en especies endémicas y exóticas para el Neotrópico⁷ y la estrecha relación entre las especies de *Drosophila* con las características florísticas han respaldado su uso como bioindicador de cambio ambiental (PARSONS 1991; POWELL 1997; BOMBARDELLI 2011).

⁷ De acuerdo a su historia evolutiva son especies endémicas del Neotrópico las que pertenece a los grupos *willistoni*, *saltans*, *tripunctata*, *repleta* y *annulimana*. Mientras que son especies exóticas del Neotrópico las que pertenecen a los grupos *obscura*, *immigrans* y *melanogaster* (POWEL 1997).

Además de su potencial bien documentado como bioindicador de cambio ambiental la familia Drosophilidae posee características biológicas y facilidades metodológicas que facilitan investigaciones ecológicas. Dentro de las características biológicas que esta familia posee está: i) su elevada riqueza, con aproximadamente 4000 especies descritas; ii) su amplia distribución en todo el mundo, desde regiones templadas, desiertos y regiones tropicales; iii) su historia natural relacionada a los trópicos desde hace unos 80 -120 millones de años y iv) la estructura de sus comunidades; que refleja el patrón tropical con numerosas especies raras y pocas especies abundantes (BIZZO & SENE 1982; BRNCIC et al. 1985; POWELL 1997; MARTINS 2001).

Dentro de las facilidades metodológicas en el área de “Ecología de comunidades”, que en resumidas palabras es el estudio de muchas especies en simultáneo en relación con su medio ambiente (JONGMAN, BRAAK & VAN TONGEREN 1995), esta familia permite i) un método de colecta estandarizado, es decir un mismo tamaño de la muestra en términos de área y esfuerzo de muestreo; ii) la obtención de descriptores de la estructura de comunidades; como abundancia poblacional, riqueza, equitabilidad, índices de diversidad, etc., en un tiempo relativamente corto iii) la facilidades de transporte y manipulación, iv) una mayor precisión taxonómica al adecuarse al concepto biológico de especie; y finalmente que v) las especies dentro de la familia Drosophilidae poseen densidades poblacionales altas (ROQUE et al. 2011; POWELL 1997). Sin embargo, debe quedar claro que el uso de la familia Drosophilidae, para estudios ecológicos posee límites en la extrapolación de los resultados hacia otros taxones (SHORROCKS & SEVENSTER 1995). Cabe mencionar que las características aquí descritas pueden ser encontradas en otros taxones, los cuáles también pueden ser usados en estudios ecológicos.

I.6 SANTUARIO HISTÓRICO DE MACHUPICCHU, BOSQUE NUBLADO Y DROSOFÍLIDOS

El Santuario Histórico de Machupicchu (SHM) es un territorio básicamente de montañas que alberga, en un espacio geográfico relativamente pequeño (menor a 38 000 ha) una notable muestra del Patrimonio natural de Perú, por lo que es una de las áreas naturales protegidas de mayor importancia para la conservación de la biodiversidad en Perú (PERÚ 2014). En el SHM se encuentran 2 ecorregiones: las Yungas Peruanas y Punas Húmedas (WWW 2017). Las "Yungas" son un corredor latitudinal para el flujo de especies animales y retiene enormes cantidades de agua, importantes para la

sustentabilidad hídrica (TOBÓN 2009). Sin embargo, el término bosque nublado hace referencia a un tipo de fitofisionomía más amplia, que va más allá de las Yungas. Los bosques nublados se distribuyen en una diversidad de sustratos geológicos, poseen diferentes interacciones con el viento, una neblina con presencia frecuente, con una estacionalidad poco marcada y ausencia de heladas en su interior (ESPINOZA et al. 2012). La fitofisionomía bosque nublado (bosque de nube, bosque nuboso, bosque húmedo, etc.) alberga una alta incidencia de especies endémicas y una elevada diversidad amenazada por el cambio de uso de suelo, fragmentación y por el cambio climático global (POUNDS et al. 1999). En este contexto los bosques nublados son ecosistemas de montaña prioritarios para la investigación ecológica. Una investigación que genere conocimiento, para mejorar las prácticas de conservación y manejo de la biodiversidad en una situación de cambio climáticos (ESPINOZA et al. 2012).

No obstante, toda investigación ecológica en bosque nublado suele tener como primera barrera la falta de conocimiento sobre la diversidad alberga en los diferentes taxones, tal es el caso de la familia Drosophilidae. El SHM y el resto de áreas naturales protegidas del Perú no cuentan con inventarios taxonómicos en la familia Drosophilidae. Los estudios existentes con esta familia fueron desarrollados en su mayoría en el siglo pasado por Violeta Rafael H., María del Pilar Suyo, Luisa V. Pilares G. y Jaime Vásquez E. Pilares & Vásquez (1977); quienes hicieron una recopilación del género *Drosophila* para el Perú, donde muestran el registro de apenas 3 especies (*Drosophila mesophragmatica*, *D. viracochi* y *D. orkuii*) para el SHM y 67 especies registradas para Perú. Otra investigación en gradiente de altitud, propio de ecosistemas de montaña, fue realizada por Pilares, Rafael & Suyo (1981) con el género *Drosophila* en tres provincias del departamento de Ancash, sin embargo, este estudio apenas describe las comunidades en 3 pisos altitudinales, con gran variación altitudinal y fue realizada en un área distinta de bosque nublado. Más adelante un levantamiento del género *Drosophila* realizado por Pilares & Suyo (1982), da evidencia de 69 especies en diferentes departamentos de Perú.

A la fecha para la familia Drosophilidae en la base de datos sobre taxonomía de la familia Drosophilidae llamado “TaxoDros”⁸ se encuentran registradas para Perú un total

⁸ Página TaxoDros – Disponible en: <<https://www.taxodros.uzh.ch/>>

de 134 especies, 122 de la subfamilia Drosophilinae y 12 de la subfamilia Steganinae, esta página muestra además grandes vacíos geográficos de información sobre la familia Drosophilidae, incluyendo departamentos con ningún registro realizado (Ver Anexo 1).

I.7 ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE ESTE ESTUDIO

Este estudio busca contribuir en la construcción de conocimiento sobre los ecosistemas de montaña dada su prioridad para la conservación, el tipo de conocimiento que aporta este estudio es sobre la biodiversidad en la Familia Drosophilidae que alberga el bosque nublado del SHM y conocimiento ecológico, acerca de: cómo se estructuran las comunidades en gradientes de altitud, si existe continuidad o discontinuidad en las características de las comunidades y la relación entre diferentes características de la estructura de las comunidades con los factores relacionados a la altitud. Este trabajo usa para estos fines información sobre las comunidades de la familia Drosophilidae en diferentes gradientes de altitud, a razón de las características biológicas y facilidades metodológicas que permiten estudios ecológicos con esta familia.

Por otro lado, conocer la estructura de las comunidades de la familia Drosophilidae en gradientes de altitud posee el potencial para contribuir en el entendimiento de las respuestas bióticas a la actividad antrópica y al cambio climático. Las comunidades de los ecosistemas de montaña poseen un alto nivel de reemplazo dentro de los gradientes ambientales, con densidades poblacionales bajas y patrones de distribución estrecho, por lo que son bastantes susceptibles a los efectos del cambio climático (RAMÍREZ et al. 2014). Con el cambio climático se suponen cambios probables de la temperatura y cambios regionales y estacionales en las precipitaciones (KNUTTI & SEDLACEK 2013 apud RAMÍREZ et al. 2014), que producirían cambios negativos en la riqueza de especies, en las tasas de rotación de especies y consecuentes tensiones adicionales en los servicios de los ecosistemas (PARSONS 1991; RAMÍREZ et al. 2014). Así, se espera que este estudio sirva de base en la aplicación de una metodología del transepto altitudinal⁹ para el monitoriamiento e investigaciones sobre los efectos del cambio climático en la biodiversidad de bosque nublado.

⁹ Metodología de transepto altitudinal para el monitoreo del cambio climático y su impacto sobre la biodiversidad – Proyecto Biodiversidad y Cambio Climático en el Reserva Comunal “El Sira”. Disponible

II. OBJETIVOS

II.1 OBJETIVO GENERAL

- Conocer y analizar la estructura de las comunidades de drosófilidos en gradientes de altitud de bosque nublado.

II.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Realizar un inventario taxonómico de la Familia Drosophilidae (Insecta–Diptera) en bosque nublado para el Santuario Histórico Machupicchu.
- Describir y comparar la estructura de comunidades de Drosophilidae en gradientes de altitud.
- Evaluar la relación entre la estructura de las comunidades de Drosophilidae y los factores relacionados con la altitud.
- Evaluar la contribución del componente piso altitudinal al índice de diversidad de Shannon.

III. METODOLOGÍA

III.1 ÁREA DE ESTUDIO

El SHM es un conjunto cultural y ecológico ubicado en la provincia de Urubamba, departamento de Cusco que hace parte del complejo de conservación regional Choquequirao. Abarcando una extensión de 32.592 hectáreas, es una zona de transición andino-amazónica que alberga un porcentaje considerable de especies endémicas a nivel regional, con 2.16% de endemismo de anfibios, 11.22% de reptiles, 15.65% de aves, 12.31% de mamíferos y 2.83% de plantas (PERÚ 2014). En tanto, el conocimiento sobre la biodiversidad de invertebrados en el SHM es escaso. El SHM posee 2 ecorregiones: las Yungas y Punas Húmedas (WWF 2017). Las montañas estudiadas se encuentran en la ecorregión de Yungas, dentro de la fito-fisionomía bosque nublado. En el SHM el bosque nublado se caracteriza por poseer una vegetación densa, con estructura vertical

en: < <http://www.unesco.org.uy/mab/fileadmin/ciencias%20naturales/mab/2012/FiMe01-ElsiraGIZ-2011-11-292.pdf> >

organizada en múltiples estratos, presentar suelos pobres y susceptibles a la erosión, con gran diversidad biológica y muchos endemismos (PERÚ 2014) (Figura 3). Las áreas donde se realizó el muestreo en gradiente de altitud de las comunidades de Drosophilidae fueron 3 montañas en las cercanías del poblado Machu Picchu.

Montaña 1 - Mandor. - Se encuentra dentro de la propiedad privada conocida como “Los Jardines de Mandor”. Los Jardines de Mandor después de establecimiento del “Santuario Histórico Machupicchu” en 1981, es un área que busca la preservación de los bosques nativos. Juntando esfuerzos de los propietarios y las autoridades locales para su restauración y conservación. Este territorio es de acceso restringido, sin embargo, en él se realiza agricultura orgánica y agro forestación (MANDOR 2017). En esta montaña se usó un camino ya existente hacia los restos arqueológico de una muralla inca, en el camino se visualizó rastros de plantaciones de té y de tala selectiva (Figura 5.A).

Montaña 2 - Wiñaywayna. - Contiene el camino inca en dirección al monumento arqueológico Wiñay Wayna, el ingreso no es tan recurrente comparado al camino inca hacia Machupicchu. En esta área, alrededor de los 2400 msnm se encuentran zonas de camping y estaciones de control de la SERNANP-Machupicchu, del Ministerio de Cultura y la estación biológica Wiñay Wayna de la UNSAAC (Figura 5.B).

Montaña 3 - Machupicchu. - Contiene el camino inca hacia el Complejo Arqueológico Machupicchu, el camino posee un tránsito recurrente de turistas y es atravesado por la carretera Hiram Bingham, que es sitio de tránsito de buses que realizan la ruta Complejo Arqueológico Machupicchu - Machupicchu pueblo (Figura 5.C). A lo largo del camino se notó la presencia de desechos orgánicos e inorgánicos.

En general, el clima del SHM está caracterizado por la alternancia de una estación seca (abril a agosto) y otra con precipitaciones pluviales incipientes (septiembre a diciembre), finalmente tres meses con mucha lluvia (enero a marzo). En las zonas bajas la precipitación es abundante y se distribuye regularmente a lo largo del año (CARLOTTO; CÁRDENAS & FIDEL 2007). Entre el piso de valle hasta los 2.500 m.s.n.m., el clima es cálido y húmedo, con un promedio de precipitación total anual de 2.000 mm y una temperatura media anual entre 16,5 y 14,5°C. Ya entre los 2.500 y los 4.750 m.s.n.m., el clima varía de húmedo a subhúmedo y templado frío a frío, y frígido, con un promedio de precipitación total anual entre 600 y 1100 mm, y una biotemperatura

media anual entre 18 y 1,5°C (CARLOTTO; CÁRDENAS & FIDEL 2007). Estos datos dan evidencia de la variación de factores climáticos con la altitud. Sin embargo, siendo que este estudio busca evaluar la influencia de los factores relacionados a la altitud, se consideró necesario evaluar de forma empírica la variación de temperatura desde la altitud más baja colectada a la más alta. Para ello se evaluó la temperatura mínima y la temperatura mínima a 1950 m.s.n.m. y a 3050 m.s.n.m. con la instalación de un termómetro de mínimas y máximas durante el período de muestreo.

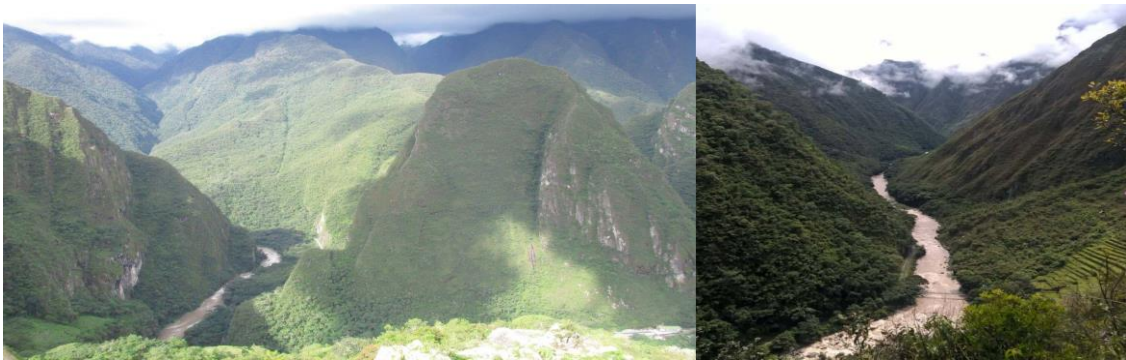


Figura 3.- Vista Panorámica de bosque nublado en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.

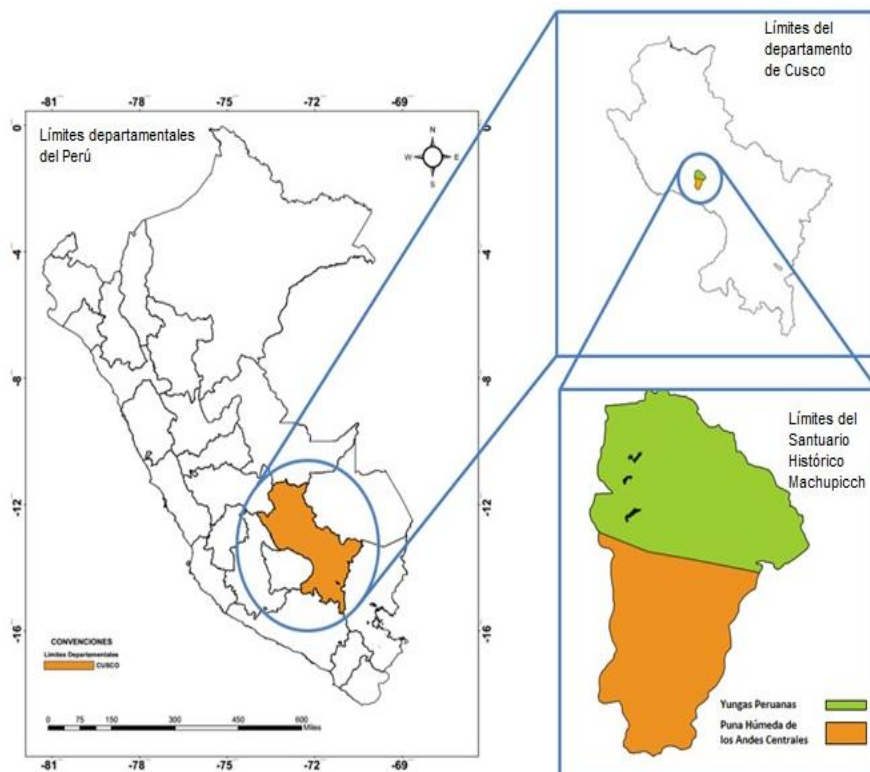


Figura 4.- Mapa de ubicación del Santuario Histórico Machupicchu y de las ecorregiones presentes en él, según la WWF, Cusco, Perú. Los puntos negros en la imagen ubicada en la parte bajan izquierda representan los puntos de colecta para este estudio.

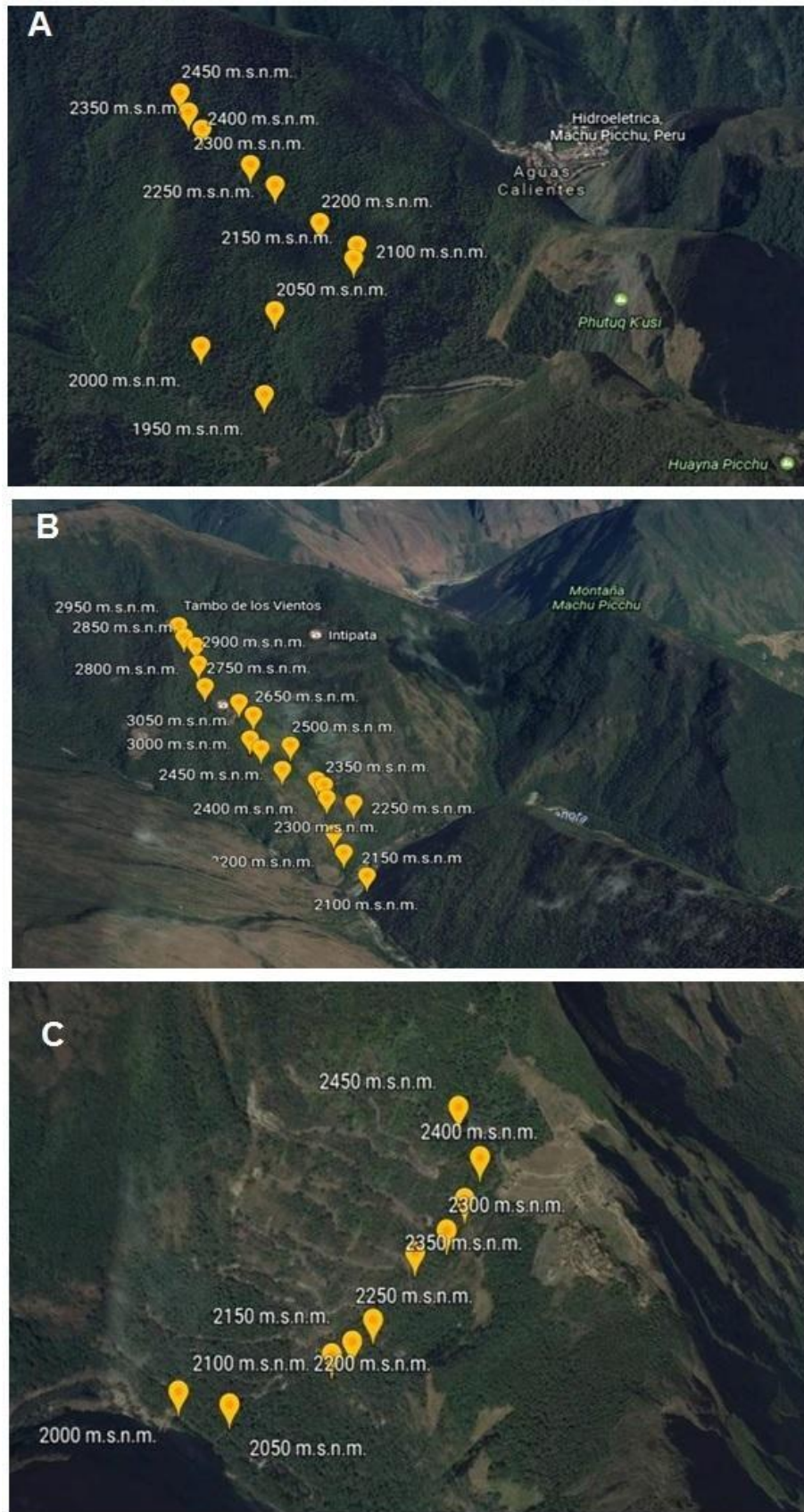


Figura 5.- Montañas Mandor (I), Wiñay Wayna (II) y Machupicchu (III), con sus respectivos puntos de colecta. Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. Fuente: Google Earth.

En el SHM para una altitud cercana a los 1950 m.s.n.m., se midió una temperatura mínima de 17°C y una temperatura máxima de 23°C. Más arriba de la montaña para una altitud de 3050 m.s.n.m., se midió una temperatura mínima de 11°C y una temperatura máxima de 19°C. Estos valores muestran que la temperatura mínima descendió 6°C y la temperatura máxima solo descendió en 4°C, para una amplitud altitudinal de 1100 metros.

III.2 MÉTODO DE MUESTREO

En la mayoría de los casos de muestreo de comunidades es recurrente no conseguir información completa sobre la estructura de la comunidad para cada sitio en particular, y solo queda confiar en algún grado de representación que tiene la muestra tomada de alguna forma, generalmente sesgada, de las comunidades (WOLDA 1987). En este estudio se usó plátano como atrayente, generando un bias para un mayor muestreo de especies más generalistas en el uso de recursos y un menor muestreo de especies que hacen uso de flores u hongos como recursos.

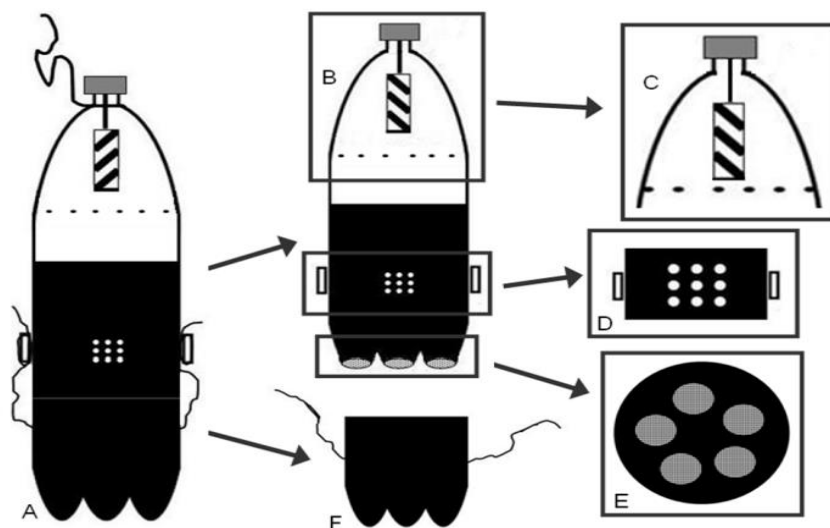


Figura 6.- Modelo de trampa según Roque et al. (2011). Fuente: Roque et al. (2011).

Las trampas usadas seguían la propuesta de Roque et al. (2011) (Figura 6) con algunas modificaciones. Las trampas estaban conformadas por dos botellas PET de dos litros unidas. Donde una botella era el compartimento de retención de las moscas, que entraban por orificios de 0,5 cm de diámetro dispuestos en conjuntos de tres series paralelas en la mitad inferior de esta botella (Figura 6). Estos agujeros se cierran con cinta adhesiva cuando las trampas son retiradas del campo para evitar el escape de especímenes

capturados. La parte inferior de la botella fue además pintada de negro para inducir a los drosófilos a moverse hacia la región translúcida de la botella (Figura 6). En el cuello se colocó una cuerda para colgar las trampas en los sitios de muestreo y dentro de la tapa de la botella otra cuerda con un rollo de algodón envuelto en gasa para ser utilizada por las moscas como un sitio de aterrizaje (Figura 6). En la base del compartimiento de retención, hay cinco orificios de unos 2,0 cm de diámetro, cubiertos por finas mallas de malla y fijados con PVC o pegamento (Figura 6). Estos agujeros permiten el paso del olor del atrayente (plátano), que se aísla en un compartimiento específico y la malla elimina el contacto directo de las moscas con el atrayente. La parte inferior de la trampa es el compartimiento de almacenamiento del plátano, este compartimiento está completamente pintado de negro y es la mitad inferior de otra botella (Figura 6), los dos compartimientos fueron unidos con cinta adhesiva.

Este método de colecta es pasivo, y suele ser bastante informativo en estudios de sobre biodiversidad a lo largo de gradientes ecológicos. Además, al ser este un método que permite la estandarización respecto al tiempo y área de colecta, la información acumulada en colectas realizadas en localidades geográficamente muy dispersas puede ser valiosa para posteriores análisis comparativos y en estudios a gran escala (PYRCZ et al. 2000; GRYTNES 2003; RAHBK 2003).

III.3 DISEÑO DE MUESTREO

Se realizó un muestreo por puntos de colecta a lo largo de transeptos, un transepto por montaña (un transepto en Mandor, un transepto en Wiñaywayna, un transepto en Machupicchu) con una trampa por piso altitudinal. En cada transepto las trampas fueron colocadas a cada 50 metros de elevación y la altitud fue medida usando GPS. Así, por ejemplo, en Mandor el primer piso altitudinal muestreado fue 1950 m.s.n.m, el siguiente piso altitudinal 2000 m.s.n.m. hasta llegar al último piso altitudinal de 2450 m.s.n.m. (Tabla 1). La ubicación de la trampa se definió por la accesibilidad y el tiempo disponible para la colecta.

Tabla 1.- Describe la ubicación, la amplitud altitudinal, el número de trampas y la fecha de colecta por transepto.

Ubicación	Amplitud Altitudinal	Nº de trampas	Fecha de instalación de trampas	Fecha del recojo de trampas
Mandor	De 1950 a 2450 msnm	11	25/01/2017	27/01/2017
Wiñay Wayna	De 2100 a 3050 msnm	20	26/01/2017	28/01/2017
Machupicchu	De 2000 a 2450 msnm	9	29/01/2017	31/01/2017

En total se consiguió un total de 40 muestras de la comunidad de drosófilos en diferentes pisos altitudinales de diferentes montañas. Las trampas fueron instaladas a una distancia aproximada de 1.5 m del piso por dos días, buscando estandarizar el tiempo de muestreo se intentó recoger las trampas en el mismo orden y hora en la que habían sido colocadas pasados un día. Una vez recogidas las trampas los especímenes colectados fueron transferidos a micro tubos con etanol al 70% (Figura 7).



Figura 7.- Actividades desarrolladas durante el muestreo. A) Instalación de trampas, B) Recojo de trampas y C) Transferencia de los especímenes colectados a etanol al 70%.

III.4 IDENTIFICACIÓN

Los especímenes colectados fueron primero separados por la morfología externa formando agrupaciones por similitud en la coloración del tórax, coloración del abdomen, cerdas esternopleurales, cerdas tarsales y cerdas de la antena. Realizando una primera identificación al nivel de grupo y en algunos casos hasta el nivel de especie debido a su morfología bastante característica. Es el caso de *Zaprionus indianus*, *Drosophila simulans* y *Drosophila malerkotliana*.

Para la identificación de los especímenes restantes se analizaron las terminalias¹⁰ en los machos, siendo que los machos de Drosophilidae tienen gran diversidad morfológica en este conjunto de estructuras. Las terminalias inclusive en especies próximas filogenéticamente acostumbran tener diferencias visibles bajo un microscopio en la forma de esta estructura, esta característica posibilita la identificación de especies crípticas o inicialmente desconocidas. Los machos fueron fotografiados, el pós-abdomen fue desarticulado y tratado en Hidróxido de Potasio (KOH) al 10% para la degradación de las partes moles por un día, y posteriormente coloreados con Fucsina ácida por 1 día más siguiendo lo propuesto por Bächli et al. (2004). Al final de este periodo las terminalias fueron diseccionadas, fotografiadas y comparadas con literatura especializada: Vela & Rafael (2001, 2004, 2005), Powell (1997), entre otros.

III.5 TRATAMIENTO DE LOS DATOS

Para el inventario taxonómico. - Con los resultados de la identificación taxonómica se elaboró la lista de especies de la familia Drosophilidae para el Santuario Histórico Machupicchu, con información sobre la abundancia por especie capturada en las tres montañas.

Para describir y comparar la estructura de las comunidades de Drosophilidae en gradientes de bosque nublado. Se realizaron dos tratamientos: un tratamiento por montañas y un segundo tratamiento por pisos altitudinales.

En el tratamiento por montañas (transeptos). - Se calculó las abundancias relativas de los grupos dentro de la familia Drosophilidae para cada montaña (Mandor, Machupicchu y Mandor). Conjuntamente con los parámetros riqueza (S), abundancia total (N), dominancia (D), índices de diversidad de Simpson ($1-D$), índices de diversidad de Shannon (H') y equitabilidad (J). Siendo que cada montaña poseía diferente número de puntos de muestreo para el cálculo de estos parámetros se estandarizó el esfuerzo de muestreo usando solo las muestras colectadas entre la amplitud altitudinal de 2100 a 2450 m.s.n.m., 8 muestras, en las tres montañas.

¹⁰ Plural de terminalia, parte anal-genital del abdomen en la morfología de los insectos.

En el tratamiento por pisos altitudinales. - Se calculó las abundancias relativas de los grupos dentro de la familia Drosophilidae para cada piso altitudinal (2100, 2150, 2200, 2250, 2300, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m.). Conjuntamente con los parámetros riqueza (S) abundancia total (N), dominancia (D), índices de diversidad de Simpson ($1-D$), índices de diversidad de Shannon (H') y equitabilidad; para cada piso altitudinal compartido entre las tres montañas. Siendo que cada montaña poseía diferentes pisos altitudinales muestreados, para el cálculo de los parámetros se usó solo las muestras colectadas entre la amplitud altitudinal de 2100 a 2450 m.s.n.m., 8 muestras, en las tres montañas.

Para el cálculo de los parámetros: riqueza, abundancia total, índices de diversidad y equitabilidad; en los dos tratamientos, se quitaron especímenes, en su gran mayoría hembras, que no fueron identificados, ni diferenciados al nivel de especie (*D. polymorpha*/ *D. neomorpha*; *D. urubamba*/ *D. gr. gurarani* sp. 2; *D. quitensis*/ *D. gr. guarani* sp. 1; *D. sgr. hydei* y *D. gr. tripunctata*). Estos especímenes representaron apenas el 8,2% del total de especímenes colectados.

Para evaluar la relación entre los factores relacionados a la altitud con la estructura de las comunidades de Drosophilidae. Se realizaron análisis de tendencias y agrupamiento.

- El análisis de tendencia se basó en la premisa: “Si los factores relacionados a la altitud tienen una relación directa en la estructuración de las comunidades bióticas, las estructuras de las comunidades seguirían una tendencia relacionada con el aumento de la altitud”. El análisis de tendencia a su vez se dividió en dos tipos de tratamientos: por montaña y piso altitudinal. Así, para este análisis se graficó el comportamiento de los parámetros abundancia total (N), riqueza (S) y abundancia relativa de grupos dentro de la familia Drosophilidae frente a la altitud, para cada montaña. En el tratamiento por montañas, para el análisis de tendencias se usaron las muestras provenientes de las 39 trampas que capturaron drosófilidos. En cambio, para el tratamiento por pisos altitudinales se usaron solo las muestras colectadas entre los 2100 a 2450 m.s.n.m., 18 muestras en total. Simultáneamente se calculó el coeficiente de Correlación de Pearson entre estas y la altitud, para cada tratamiento, usando un nivel de confianza del 95%, $p < 0.05$. El análisis de tendencia de la abundancia relativa de grupos de la familia Drosophilidae se realizó solo para los grupos más abundantes, con más de 14 especímenes capturados.

- El análisis de agrupamiento se basó en la premisa de que. “Si los factores relacionados con la altitud influyen en la estructuración de las comunidades bióticas, comunidades del mismo o piso altitudinal más próximo tenderían a ser más semejantes entre ellas que con comunidades de pisos altitudinales más distantes”. Siendo que comunidades del mismo piso altitudinal estarían bajo las mismas influencias de los factores relacionado con la altitud y una vez que los factores relacionados a la altitud se encuentran en un gradiente, comunidades de pisos altitudinales próximos serían más semejantes.

El análisis de agrupamiento se realizó entre las muestras de comunidades provenientes de los 39 puntos de colecta. Se usó el índice de similaridad de Morisita (IM) que evalúa tanto la composición como la abundancia de especies. El algoritmo de agrupamiento seleccionado fue UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), porque generaba los mayores índices de correlación cofenético. Del análisis se quitaron nuevamente especímenes en su gran mayoría hembras que no fueron identificados, ni diferenciados al nivel de especie (*D. polymorpha*/ *D. neomorpha*; *D. urubamba*/ *D. gr. gurarani* sp. 2; *D. quitensis*/ *D. gr. guarani* sp. 1; *D. sgr. hydei* y *D. gr. tripunctata*). Para verificar la solidez de los agrupamientos se corrió además un Bootstrap con N= 999, por convención aquellos agrupamientos que se mantengan más de 60 veces en el 100% de las aleatorizaciones son considerados agrupamientos sólidos.

El cálculo de los diferentes parámetros dentro de una comunidad, el análisis de agrupamiento fue ejecutado en el software de uso libre Past 3¹¹.

Para evaluar la contribución en el Índice de Diversidad de Shannon de los componentes montaña y piso altitudinal. Se usó la fórmula:

$$H' \text{ between} = H' \text{ total} - (\sum N_j H'_j) / Nt$$

Teniendo como referencia el trabajo de Schmitz et al. (2010), quienes aplicaron la misma fórmula para calcular la contribución de diferentes componentes espaciales y

¹¹ Software de análisis estadístico desarrollado por Øyvind Hammer, Natural History Museum, University of Oslo – Disponible en: < <https://folk.uio.no/ohammer/past>>

temporales al índice de diversidad de Shannon. De esta forma *H' between* es el aporte al índice de diversidad global (*H' total*) de un dado componente. En este sentido se calculó, un *H'between* para el componente montaña y un *H'between* para el componente piso altitudinal. Para esto fue necesario que cada componente a evaluar esté dividido en categorías, así para el componente montaña las categorías fueron: Mandor, Machupicchu y Wiñay Wayna. Mientras que para el componente piso altitudinal las categorías fueron: 2100, 2150, 2200, 2250, 2300, 2400, 2450 m.s.n.m. Para estandarizar en este análisis el esfuerzo de muestreo en cada montaña solo se utilizaron las muestras colectadas entre los 2100 y 2450 m.s.n.m. en las tres montañas.

Para el uso de la fórmula se entiende: *H' total* como el Índice de diversidad de Shannon considerando todas las muestras juntas; *Nt* como el número total de especímenes en todas las muestras; *Nj* como el número de especímenes en la categoría *j* y *H'j* como el índice de diversidad de Shannon dentro de la categoría *j*.

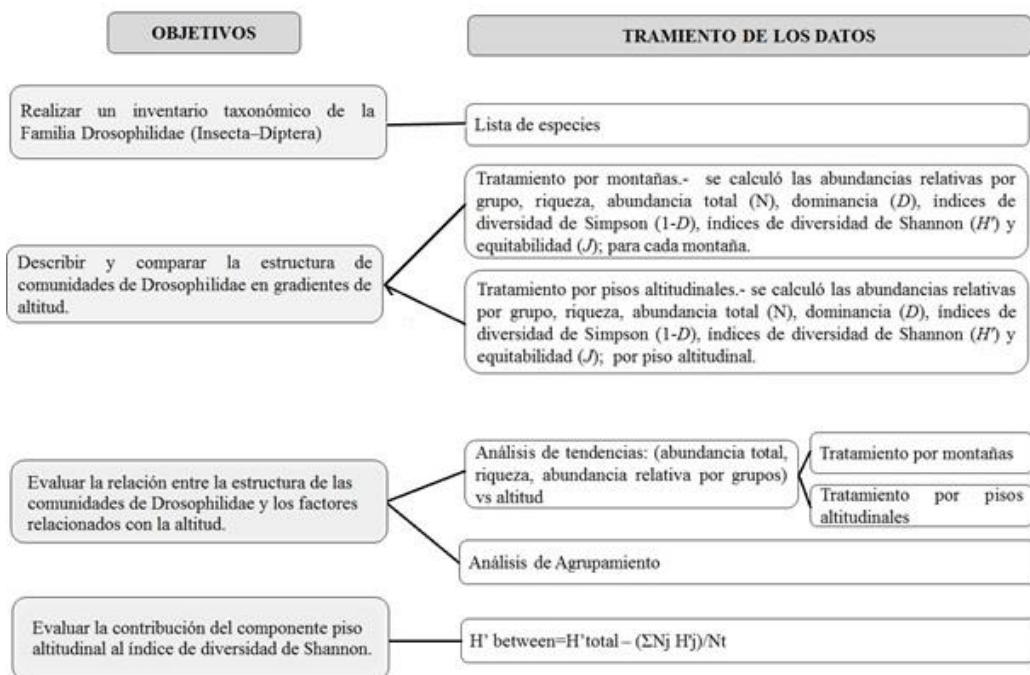


Figura 8.- Tratamiento de los datos realizados en este estudio para alcanzar los objetivos propuestos.

IV. RESULTADOS

IV.1 INVENTARIO DE LA FAMILIA DROSOPHILIDAE PARA EL SHM

Con un total de 2473 especímenes colectados pertenecientes a la familia Drosophilidae, el género *Drosophila* es de lejos el más abundante con 2469 individuos. El género *Zaprionus* fue representado apenas con tres especímenes y el género *Zygothrica* con un espécimen (Tabla 2). Dentro del género *Drosophila*, el subgénero *Sophophora* presentó una abundancia relativa de 83.5% y el subgénero *Drosophila* de 15.97%. En contrapartida, a pesar de que el subgénero *Drosophila* no es el más dominante si es el más diverso, al agrupar especímenes pertenecientes a 18 especies mientras que el subgénero *Sophophora* solo agrupó a 9 especies (Tabla 3). Desde un abordaje de grupos, *willistoni* es el grupo más dominante en abundancia relativa (48.89%) seguido de *saltans* (19.42%) y *melanogaster* (13.6%). En tanto el grupo más diversos es *guarani* con 5 especies, seguidos de los grupos *tripunctata* y *repleta* con 4 especies cada una (Tabla 3). El grupo *willistoni*, *saltans*, *tripunctata* y *repleta* agrupan especies endémicas para el Neotrópico y *melanogaster* agrupa especies exóticas. Otros grupos de especies exóticas encontrado en menor abundancia son el grupo *immigrans*, con la especie *D. immigrans* y el grupo *vittiger*, con la especie *Zaprionus indianus* dentro del género *Zaprionus*.

El análisis taxonómico reconoció un total 36 especies diferenciables con 20 nuevos registros para el SHM. Estas especies son: *D. neomorpha*, *D. polymorpha*, *D. dreyfusi*, *D. urubamba*, *D. quitensis*, *D. immigrans*, *D. hydei*, *D. nigrohydei*, *D. novemariata*, *D. bandeirantorum*, *D. mesostigma*, *D. paschoensis*, *D. urcu*, *D. malerkotliana*, *D. simulans*, *D. emarginata*, *D. sturtevantii*, *D. capricorni*, *D. nebulosa* y *Zaprionus indianus*. Dentro de estas, 10 especies son nuevos registros de la Familia Drosophilidae para Perú: *D. neomorpha*, *D. dreyfusi*, *D. quitensis*, *D. nigrohydei*, *D. bandeirantorum*, *D. mesostigma*, *D. paschoensis*, *D. urcu*, *D. malerkotliana* y *Zaprionus indianus*. Simultáneamente algunos especímenes dentro de los grupos *mesophragmatica* y *willistoni* no fueron identificados al nivel de especie.

Entretanto *D. gr. guarani* sp. 1, *D. gr. gurarani* sp. 2, *D. gr. guarani* sp. 3, *D. gr. repleta*, *D. gr. obscura*, *D. sp. 1*, *D. sp. 2*, *D. sp. 3*, *D. sp. 4*, *D. sp. 5*, *D. sp. 6* y N.I. son especímenes machos con caracteres morfológicos y de terminalia bastante particulares que evidencian su potencial de ser especies aún no descritas.

Tabla 2.- Lista de especies de la Familia Drosophilidae para el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. Del lado derecho información sobre el número de especímenes capturados en las montañas de Mandor (Man), Machupicchu (Mac) y Wiñay Wayna (Wa).

Familia: Drosophilidae				N° de especímenes		
Género: <i>Drosophila</i> Fallén, 1823						
Subgénero	Grupo	Subgrupo		Man	Mac	Wi
<i>Drosophila</i>	<i>cardini</i>	<i>cardini</i>	<i>D. neomorpha</i> Heed & Wheeler, 1957	0	2	0
			<i>D. polymorpha</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	0	8	0
Fallén, 1823			<i>D. polymorpha/D. neomorpha</i>	3	54	0
			<i>D. dreyfusi</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	14	8	8
	<i>guarani</i>	<i>guarani</i>	<i>D. urubamba</i> Vilela & Pereira, 1993	0	14	2
			<i>D. gr. guarani</i> sp.2	0	1	0
			<i>D. urubamba/ D. gr. guarani</i> sp.2	0	26	3
			<i>D. quitensis</i> Vela & Rafael, 2004	1	3	2
			<i>D. gr. guarani</i> sp.1	1	0	0
			<i>D. quitensis/ D. gr. guarani</i> sp.1	2	14	22
			<i>D. gr. guarani</i> sp.3	0	28	12
	<i>immigrans</i>	<i>immigrans</i>	<i>D. immigrans</i> Sturtevant, 1921	3	1	2
	<i>mesophragmatica</i>		<i>D. gr. mesophragmatica</i>	0	2	16
	<i>repleta</i>	<i>hydei</i>	<i>D. hydei</i> Sturtevant, 1921	0	0	1
			<i>D. nigrohydei</i> Patterson & Wheeler, 1942	0	0	1
			<i>D. novemariata</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	0	1	1
			<i>D. sgr. hydei</i>	0	2	3
<i>D. gr. repleta</i>			0	4	0	
<i>tripunctata</i>	III	<i>D. bandeirantium</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	1	0	0	
		<i>D. mesostigma</i> Frota-Pessoa, 1954	0	2	0	
		<i>D. paschoensis</i> Vela & Rafael, 2001	0	2	10	
		<i>D. urcu</i> Vela & Rafael, 2005	32	3	5	
		<i>D. gr. tripunctata</i>	44	16	15	
<i>Sophophora</i>	<i>melanogaster</i>	<i>ananassae</i>	<i>D. malerkotiana</i> Parshad & Paika, 1964	1	31	2
		<i>melanogaster</i>	<i>D. simulans</i> Sturtevant, 1919	5	203	81
Sturtevant, 1939	<i>obscura</i>	<i>pseudoobs.</i>	<i>D. cf. maya</i> Heed & O' Grady, 2000	1	17	27
			<i>D. gr. obscura</i>	0	0	8
	<i>saltans</i>	<i>elliptica</i>	<i>D. emarginata</i> Sturtevant, 1942	272	135	3
			<i>D. sturtevanti</i> Duda, 1927	19	46	5
<i>willistoni</i>	<i>bocainensis</i>	<i>D. capricorni</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	16	34	4	
		<i>D. nebulosa</i> Sturtevant, 1916	0	11	4	
		<i>D. sgr. willistoni</i>	182	868	90	
Otros			<i>D. sp.1</i>	0	1	0
			<i>D. sp.2</i>	0	0	1
			<i>D. sp.3</i>	0	0	1
			<i>D. sp.4</i>	0	0	1
			<i>D. sp.5</i>	0	0	1
			<i>D. sp.6</i>	0	0	3
			N.I.	1	0	0
Género: <i>Zygothrica</i> Wiedemann, 1830						
			<i>Zygothirca</i> sp.	1	0	0
Género: <i>Zaprionus</i> Tsacas, 1990						
	<i>vittiger</i>		<i>Zaprionus indianus</i> Gupta, 1970	0	3	0
				599	1540	334

Tabla 3.- Número de especímenes (N° de esp.), abundancia relativa (AR) y número de especies (N° de spp.) dentro de cada grupo, subgénero y género colectados en Mandor (Man), Machupicchu (Mac) y en Wiñay Wayna (Wa).

Familia	Género	Subgénero	Grupo	N° de esp.	AR	N° de spp.
Drosophilidae				2473	100%	36
	<i>Drosophila</i>			2469	99,84	33
		<i>Drosophila</i>		395	15,97	18
			<i>cardini</i>	67	2,71	2
			<i>dreyfusi</i>	30	1,21	1
			<i>guarani</i>	131	5,3	5
			<i>immigrans</i>	6	0,24	1
			<i>mesoprhagmatica</i>	18	0,73	1
			<i>repleta</i>	13	0,53	4
			<i>tripunctata</i>	130	5,26	4
		<i>Sophophora</i>		2065	83,50	9
			<i>melanogaster</i>	323	13,06	2
			<i>obscura</i>	53	2,14	2
			<i>saltans</i>	480	19,41	2
			<i>willistoni</i>	1209	48,89	3
		Otros		9	0,36	7
	<i>Zaprionus</i>			3	0,12	1
	<i>Zygothrica</i>			1	0,04	1

IV.2 DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE DROSOPHILIDAE EN BOSQUE NUBLADO, SHM.

TRATAMIENTO POR MONTAÑAS (TRANSEPTOS)

Abundancias relativas por montaña.

Las abundancias relativas de los grupos de la familia Drosophilidae en cada montaña se encuentran representadas en la figura 9. Se observó que la montaña de Mandor con 599 especímenes igual al 100%, los grupos más dominantes fueron: *saltans* (48.5% = 291 especímenes), *willistoni* (33% = 198 especímenes) y *tripunctata* (13% = 77 especímenes). Otros grupos solo representaban el 5.5% (33 especímenes) del total. En la montaña de Machupicchu con 1540 especímenes igual al 100%, los grupos más dominantes fueron: *willistoni* (59.2% = 913 especímenes), *melanogaster* (15.2% = 234 especímenes), *saltans* (11.8% = 181 especímenes). El resto de grupos con abundancia relativa menor al 10% representaron el 13.8% (212 especímenes). En la montaña de Wiñaywayna con 334 especímenes igual al 100%, los grupos más dominantes fueron: *willistoni* (29.3% = 98

especímenes), *melanogaster* (24.9% = 83 especímenes), *guarani* (12.3% = 41 especímenes) y *obscura* (10.5% = 35 especímenes). Otros grupos representaban el 23% (77 especímenes).

Así, en las tres montañas el grupo *willistoni* aparece siempre como dominante, mientras que los grupos *melanogaster* y *saltans* aparecen como dominantes en dos montañas y los grupos *tripunctata*, *guarani* y *obscura* aparecen como grupos dominantes (abundancia relativa mayor al 10%) solo en una montaña.

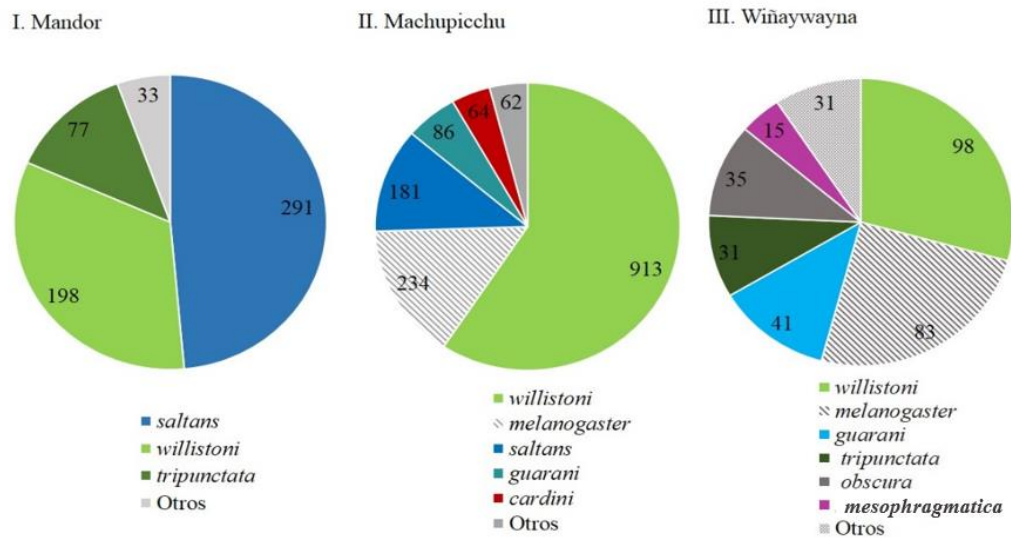


Figura 9.- Representación gráfica de la abundancia relativa de grupos de la Familia Drosophilidae en las montañas de I. Mandor, II. Machupicchu y III. Wiñaywayna, en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. Los números en negro indican la cantidad de especímenes por grupo.

Dominancia, índice de diversidad de Simpson, índice de diversidad de Shannon, equitabilidad y abundancia relativa de exóticas por montaña

El cálculo de estas características de las comunidades por montaña se encuentra en la Tabla 4. Los resultados muestran que la montaña Wiñay Wayna presentó el mayor índice de diversidad de Simpson ($1-D$), el mayor índice de diversidad de Shannon (H'), mayor equitabilidad (J) y menor dominancia (D). Indicadores de elevada diversidad en comparación al resto de montañas. La montaña Mandor presentó el índice de diversidad de Simpson ($1-D$), el índice de diversidad de Shannon (H'), dominancia (D) y equitabilidad (J) intermediarios. Indicando una diversidad intermedia entre las montañas comparadas.

Finalmente, la montaña de la montaña Machupicchu presentó el más bajo índice de diversidad de Simpson (1-D), el más bajo índice de diversidad de Shannon (H'), la menor equitabilidad (J) y mayor dominancia (D). Indicando la menor diversidad entre las montañas. Sin embargo, la montaña de Machupicchu presentó la mayor riqueza y abundancia total.

Por otro lado, referente al porcentaje de especies exóticas la montaña Wiñaywayna que mostraba ser la más diversa es también la que posee la mayor abundancia relativa (29.9%) de especies exóticas. Mientras que la montaña Mandor que mostró niveles intermediarios de diversidad mostró una baja abundancia relativa de especies exóticas (2.2%).

Tabla 4.- Riqueza (S), abundancia total (AT), dominancia (D), índices de diversidad de Simpson (1-D), índice de diversidad de Shannon (H), equitabilidad (J) y abundancia relativa (AR) de especies exóticas por montaña, de la comunidad de Drosophilidae en las montañas de Mandor (Man), Machupicchu (Mac) y Wiñaywayna (Wiñ). En base a muestras colectadas en una amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m. Total 1 hace referencia al total de todas las muestras colectadas en la amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m. y total 2 a todas las muestras colectadas en esta investigación.

	Man	Mac	Wiñ	Total 1	Total 2
S	12	22	19	30	36
AT	177	1103	187	1467	2268
D	0.3019	0.4268	0.2515	0.3967	0.3207
1-D	0.6981	0.5732	0.7485	0.6556	0.7124
H'	1.578	1.433	1.879	1.723	1.808
J	0.6349	0.4637	0.638	0.5089	0.5092
AR de exóticas	2.2%	14.3%	29.9%	-	-

TRATAMIENTO POR PISOS ALTITUDINALES

Abundancias relativas

La abundancia relativa de los grupos de la familia Drosophilidae se encuentran graficadas en la Figura 10 y 11.

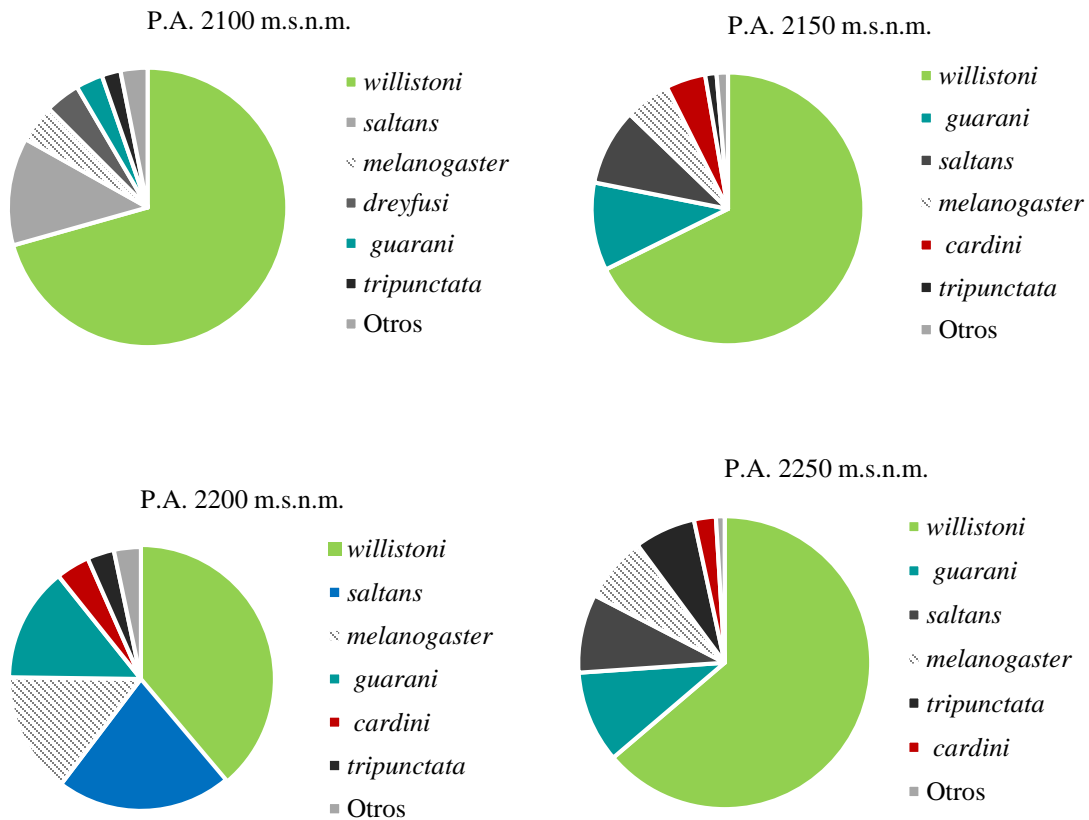


Figura 10.- Representación gráfica de la abundancia relativa de grupos de la Familia Drosophilidae en los pisos altitudinales: 2100, 2150, 2200 y 2250 m.s.n.m., en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.

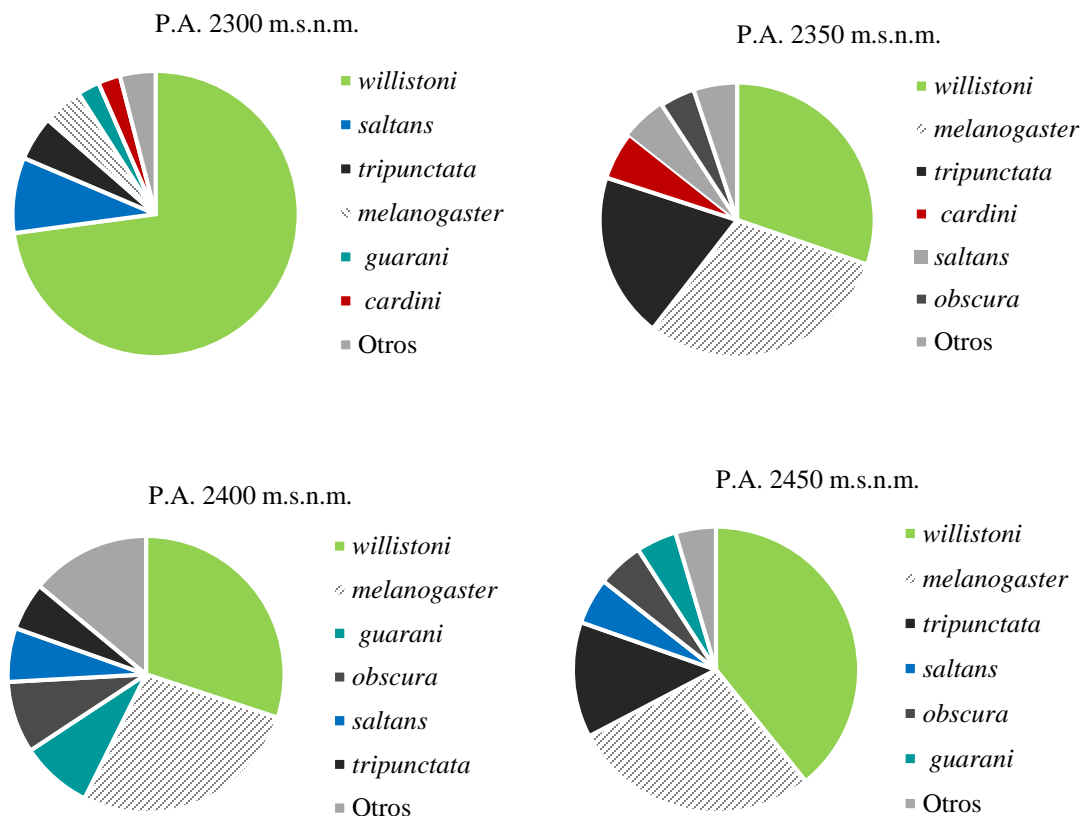


Figura 11.- Representación gráfica de la abundancia relativa de grupos de la Familia Drosophilidae en los pisos altitudinales: 2300, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m., en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.

A razón de que describir las proporciones de cada grupo en cada piso altitudinal resultaría extenso y tedioso, se optó solo a describir el panorama general observado en los gráficos. Los gráficos muestran que el grupo *willistoni* aparece como el más dominante en todos los pisos altitudinales, seguido del grupo *saltans* y *melanogaster*. Mientras que los grupos *guarani* y *tripunctata* aparecen como dominantes solo en algunas comunidades.

Dominancia, índice de diversidad de Simpson, índice de diversidad de Shannon y equitabilidad por montaña piso altitudinal.

El resultado del cálculo de estas características de comunidades por cada piso altitudinal se encuentra en la Tabla 5. En el tratamiento por piso altitudinales se encontró que la menor dominancia (D), el mayor índice de diversidad de Simpson (1-D) y la mayor equitabilidad se encuentran a los 2200 m.s.n.m., en tanto el mayor índice de Shannon (H) a

los 2400 m.s.n.m.. Por otro lado, al realizar un agrupamiento de los pisos altitudinales en relación a las características de las comunidades calculados, las comunidades a 2200, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m. muestran una baja dominancia, los mayores índices de Simpson (1-D), los mayores índices de Shannon (H) y elevada equitabilidad. No evidenciando de forma un patrón de ordenamiento de la diversidad en relación a la altitud, dentro de los pisos altitudinales muestreados.

De la misma forma que en los resultados del tratamiento por montañas, los resultados en el tratamiento por pisos altitudinales la riqueza y la abundancia no van en el mismo sentido con los índices de diversidad, siendo que la mayor riqueza de especies fue encontrada a 2400 m.s.n.m y la mayor abundancia total a los 2100 m.s.n.m.

Tabla 5.- Riqueza (S), abundancia total (AT), dominancia (D), índices de diversidad de Simpson (1-D), índice de diversidad de Shannon (H) y equitabilidad, de la comunidad de Drosophilidae en los pisos altitudinales 2100, 2150, 2200, 2250, 2300, 2350, 2400, 2450 y del total de muestras colectadas en la amplitud 2100 a 2450 m.s.n.m.

	Piso Altitudinal (m.s.n.m.)								Total
	2100	2150	2200	2250	2300	2350	2400	2450	
S	12	14	13	11	14	15	16	14	30
AT	303	265	109	192	183	165	116	134	1467
D	0.5655	0.5023	0.2119	0.4332	0.5873	0.2304	0.2197	0.2919	0.3967
Simpson (1-D)	0.4345	0.4977	0.7881	0.5668	0.4127	0.7696	0.7803	0.7081	0.6556
Shannon (H)	1.041	1.25	1.878	1.339	1.052	1.859	1.95	1.619	1.723
Equitabilidad (J)	0.4189	0.4736	0.7322	0.5583	0.3985	0.6863	0.7032	0.6136	0.5089

IV.3 RELACIÓN ENTRE LOS FACTORES RELACIONADOS A LA ALTITUD Y LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE DROSOPHILIDAE

Tendencias en abundancia total y riqueza en gradientes de altitud por montaña

Tendencias en la abundancia total. - La abundancia total en los tres gradientes de altitud (en Mandor, Machupicchu y Wiñay Wayna) se muestra en la Figura 12, y se observa una pequeña tendencia al decrecimiento de la abundancia total respecto a la altitud en las tres montañas. En tanto, el análisis de correlación de Pearson para la altitud vs abundancia total

en Mandor son: $r = -0.5352$ y $p = 0.089782$, con 9 grados de libertad. En Machupicchu: $r = -0.59978$ y $p = 0.066817$, con 7 grados de libertad; mientras que en Wiñaywayna: $r = -0.3976$ y $p = 0.091842$, con 17 grados de libertad. Es decir, existe una correlación moderada entre la abundancia total y la altitud en las montañas de Mandor y Machupicchu, paralelamente muestra una correlación débil en Wiñaywayna. Sin embargo, el nivel de confianza $p < 0.05$ no fue alcanzado en ninguna de las correlaciones.

Tendencias en la riqueza. - La riqueza de especies en los tres gradientes de altitud se muestra en la figura 13. Se observa una leve tendencia a la reducción de la riqueza de especies solo en la montaña Wiñaywayna. Situación no tan evidente en las montañas de Machupicchu y Mandor. El resultado de los análisis de correlación de Pearson entre la altitud y la riqueza de especies en la montaña de Mandor son: $r = -0.095618$ y $p = 0.77974$, con 9 grados de libertad. En la montaña de Wiñaywayna: $r = -0.37095$ y $p = 0.11792$, con 17 grados de libertad y en la montaña de Machupicchu: $r = 0.4078$ y $p = 0.11792$, con 7 grados de libertad. Es decir, para la montaña de Mandor existe una correlación nula entre la riqueza y la altitud, mientras que en las montañas de Wiñaywayna y Machupicchu una correlación débil. Llama la atención la naturaleza positiva del “r” en la correlación para Machupicchu. Por otro lado, el nivel de confianza $p < 0,05$ no fue alcanzado en ninguno de los análisis.

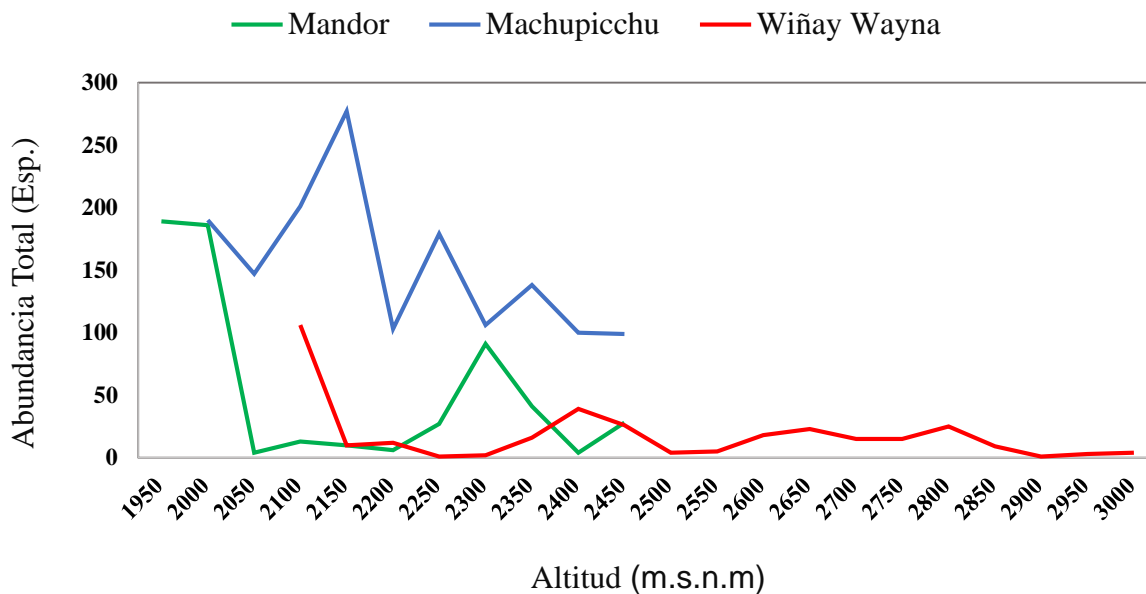


Figura 12.- Distribución de la abundancia total de drosófilidos en 3 gradientes de altitud en bosque nublado, Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. La abundancia total es el número de especímenes (Esp.) capturados en los diferentes pisos altitudinales.

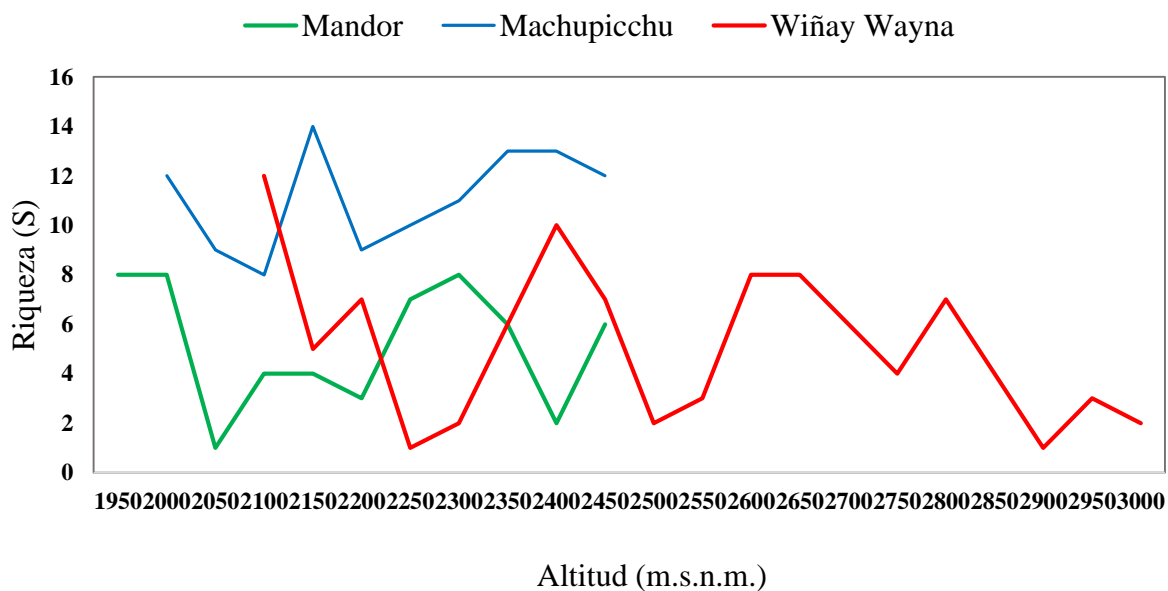


Figura 13.- Distribución de la riqueza de especies de la familia Drosophilidae en 3 gradientes de altitud de bosque nublado, Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. Riqueza (S) es el número de especies capturadas en los diferentes pisos altitudinales.

Tendencias en abundancia total y riqueza en gradientes de altitud por piso altitudinal

Tendencias en la abundancia total. La figura 14 muestra el comportamiento de la abundancia total por piso altitudinal respecto a la altitud. Donde se puede observar una tendencia a la reducción de la abundancia total con la altitud. Los resultados de análisis de correlación de Pearson corroboran esta observación, siendo que: $r = -0.74133$ y $p = 0.035308$, con 6 grados de libertad. Estos valores indican una correlación significativa entre las variables abundancia total y altitud, dentro del nivel de confianza establecido ($p < 0.05$) (Tabla 6).

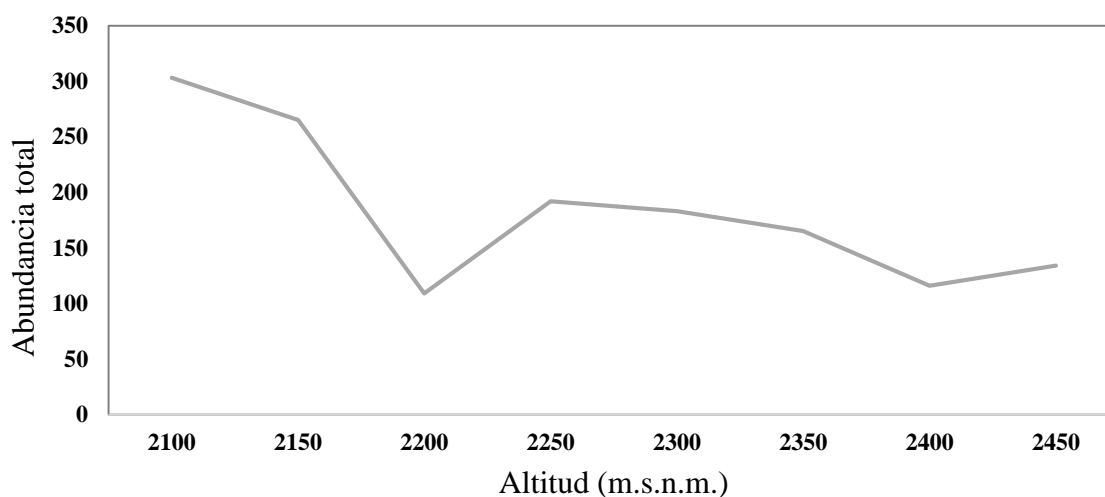


Figura 14.- Distribución de la Abundancia total de la familia Drosophilidae, en la amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m., Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. Como resultado del tratamiento por piso altitudinal de las colectas.

Tendencias en la riqueza. La figura 15 muestra el comportamiento de la riqueza de especies, obtenidas del tratamiento por pisos altitudinales, respecto a la altitud. Donde se puede observar una leve tendencia al aumento de la riqueza con la altitud. De la misma forma los resultados de la correlación de Pearson ($r = 0.60219$ y $p = 0.11416$ con 6 grados de libertad) evidencian una correlación moderada entre estas variables, pero el valor de “p” deja este resultado fuera del nivel de confianza ($p < 0.05$) (Tabla 6).

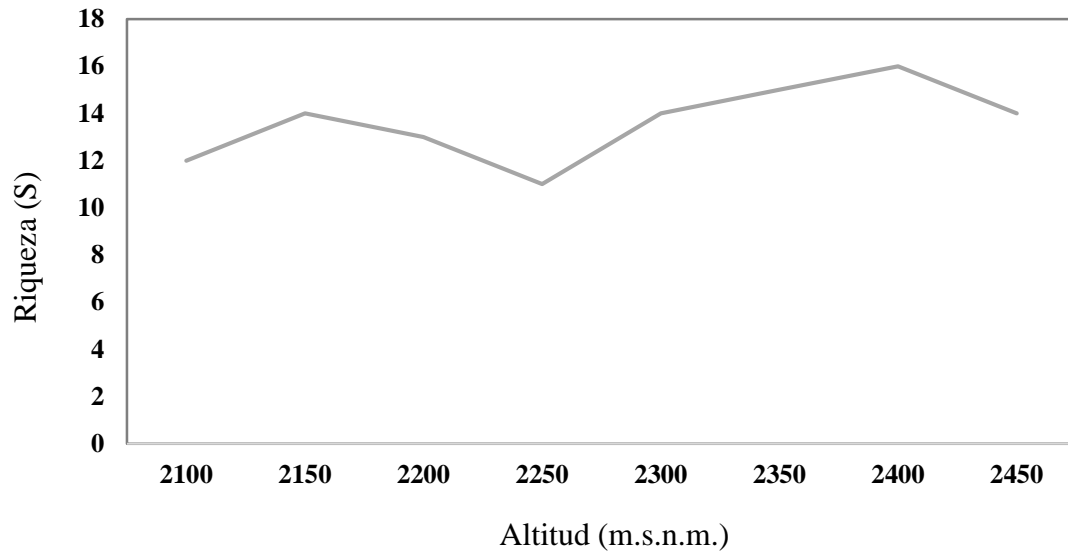


Figura 15.- Distribución de la riqueza de especies (S) de la familia Drosophilidae en la amplitud de 2100 a 2450 m.s.n.m., Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú. Como resultado del tratamiento por piso altitudinal de las colectas.

Tendencias en abundancia relativa por grupos de Drosophilidae en gradientes de altitud por montaña

La figura 16 muestra de forma gráfica el comportamiento de la abundancia relativa de los grupos más abundantes dentro de la familia Drosophilidae (*willistoni*, *saltans*, *tripunctata*, etc.) en los diferentes pisos altitudinales para las montañas de Mandor, Machupicchu y Wiñaywayna. En este sentido se observa que el grupo *saltans* posee una tendencia a disminuir su abundancia relativa con el aumento de la altitud, solo en las montañas de Mandor y Machupicchu (Figura 16.I, II). Paralelamente el grupo *tripunctata* muestra una tendencia a aumentar su abundancia relativa con el aumento de la altitud, en las 3 montañas (Figura 16.I, II, III). Mientras que los grupos *willistoni*, *melanogaster* y *guarani*, que son grupos con abundancia relativa alta, no parecen seguir tendencias frente a la altitud (Figura 16. I, II, III).

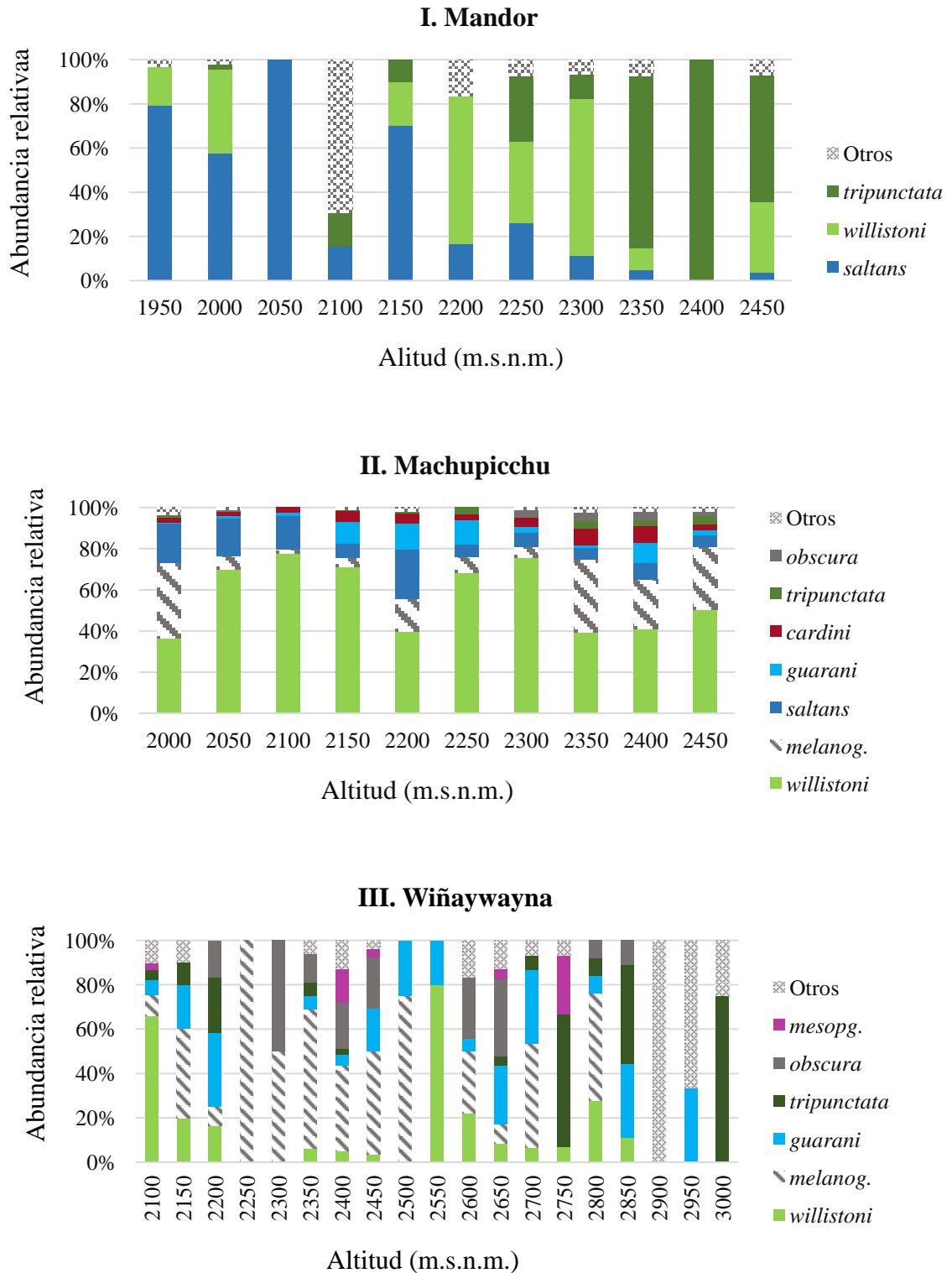


Figura 16.- Abundancia relativa (y) de cada grupo respecto al total de especímenes capturados de la familia Drosophilidae en los diferentes pisos altitudinales (x), en tres gradientes de altitud de bosque nublado en el Santuario Histórico Machupicchu, Cusco, Perú.

Los resultados de la correlación de Pearson muestran una correlación lineal negativa fuerte, entre la abundancia relativa de especímenes del grupo *saltans* con el aumento de altitud, para la montaña de Machupicchu ($r = -0.92446$ y $p = 0.00012992$, con grados de libertad) y una correlación lineal negativa moderada en la montaña de Wiñay Wayna ($r = -0.6815$ y $p = 0.020925$, con 17 grados de libertad). En paralelo se encontró una correlación lineal positiva moderada entre la abundancia relativa del grupo *tripunctata* con la altitud, para la montaña de Mandor ($r = 0.6182$ y $p = 0.042636$, con 9 grados de libertad), con un nivel de confianza $p < 0.05$. Para el grupo *melanogaster* la variación de abundancia relativa con la altitud muestra una correlación nula en Machupicchu ($r = -0.043355$ y $p = 0.90534$, con 7 grados de libertad), y una correlación débil en Wiñay Wayna ($r = -0.38477$ y $p = 0.10381$, con 17 grados de libertad). Es necesario resaltar que el nivel de confianza $p < 0.05$ no fue alcanzado, en los resultados de la correlación entre la abundancia relativa de grupo *melanogaster* con la altitud (Tabla 6).

En resumen, del total de análisis de correlación realizados entre los diferentes parámetros de la estructura de las comunidades de drosófilos con la altitud (13 en total), se ha encontrado 01 correlación fuerte, 01 correlación significativa, 05, correlaciones moderadas, 04 correlaciones débiles y 02 correlaciones nulas. En tanto, en las 04 correlaciones donde el valor de “p” fue significativo ($p < 0,05$), se encontró 01 correlación fuerte, 01 correlación significativa y 02 correlaciones moderadas (Tabla 6).

Tabla 6.- Resultados de los análisis de correlación entre diferentes parámetros de la estructura de la comunidad de drosófilidos y el incremento de la altitud, en el Santuario Histórico Machupicchu-Perú. Se resalta en gris los resultados de análisis donde “p” resultó ser menor a 0.05, que corresponde a un nivel de confianza del 95%.

Variables		r	p	Grados de libertad	Interpretación de r ¹²
<i>Tratamiento por montañas</i>					
Abundancia total vs Altitud	Mandor	-0.5352	0.089782	9	Moderada
	Machupicchu	-0.59978	0.066817	7	Moderada
	Wiñay wayna	-0.3976	0.091842	17	Débil
Riqueza vs Altitud	Mandor	-0.09562	0.77974	9	Nula
	Machupicchu	0.4078	0.11792	7	Débil
	Wiñay wayna	-0.37095	0.11792	17	Débil
<i>Tratamiento por piso altitudinal</i>					
Abundancia total vs Altitud		-0,74133	0,035308	6	Significativa
Riqueza vs Altitud		0,60219	0,11416	6	Moderada
<i>Para la abundancia relativa de los grupos de la familia Drosophilidae</i>					
<i>saltans</i> (en Machupicchu)		-0.92446	0.000129	7	Fuerte
<i>saltans</i> (en Wiñay Wayna)		-0.6815	0.020925	17	Moderada
<i>tripunctata</i> (en Mandor)		0.6182	0.042636	9	Moderada
<i>melanogaster</i> (en Machupicchu)		0.043355	0.90534	7	Nula
<i>melanogaster</i> (en Wiñaywayna)		-0.38477	0.10381	17	Débil

Resultado del análisis de agrupamiento

El dendrograma resultante del análisis de agrupamiento se muestra en la figura 17 y 18. La premisa: “Si los factores relacionados con la altitud influyen en la estructuración de las comunidades bióticas, comunidades del mismo o piso altitudinal más próximo tenderían a ser más semejantes entre ellas que con comunidades de pisos altitudinales más distantes” no se cumplió, es decir no se observó la mayor similaridad entre muestras de comunidades

¹² El índice de correlación varía en el intervalo [-1,1], indicando el signo el sentido de la relación: la interpretación se hizo en base a que si $|r| = 1$, es una correlación perfecta; si $0.9 < |r| < 0.99$ es una correlación fuerte, si $0.7 < |r| < 0.89$ es una correlación significativa, si $0.4 < |r| < 0.60$ es una correlación moderada, si $0.2 < |r| < 0.39$ es una correlación débil y si $|r| < 0.19$ es una correlación nula.

del mismo piso altitudinal o de pisos altitudinales próximos, la mayor similitud ocurrió entre muestras de comunidades provenientes de la misma montaña, tal como se muestra en la Figura 17.

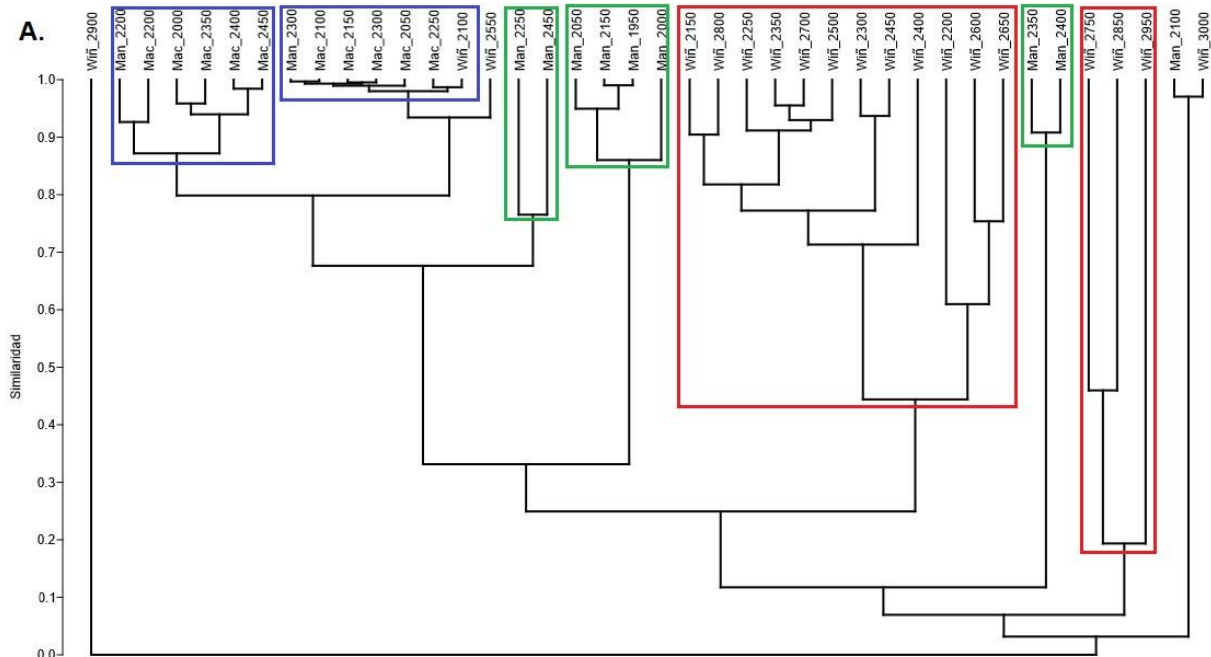


Figura 17.- Dendrograma del análisis de agrupamiento de comunidades de Drosophilidae en diferentes niveles altitudinales en las montañas del Machupicchu (Mac), Mandor (Man) y Wiñaywayna (Wiñ), en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú. El índice de correlación cofenético del dendrograma elaborado es 0.8783. En esta figura se agruparon en azul las muestras de comunidades provenientes de Machupicchu, en verde las muestras de comunidades provenientes de Mandor y en rojo las muestras de comunidades provenientes de Wiñay Wayna.

La figura 18 muestra los valores de solidez obtenidos por el Bootstrap realizado, se observa que ninguno de los agrupamientos formados alcanzo una solidez mayor o igual a 60. En tanto, los mayores valores de solidez de agrupamiento se encuentran en los grupos que poseen valores de similitud mayores a 0.9.

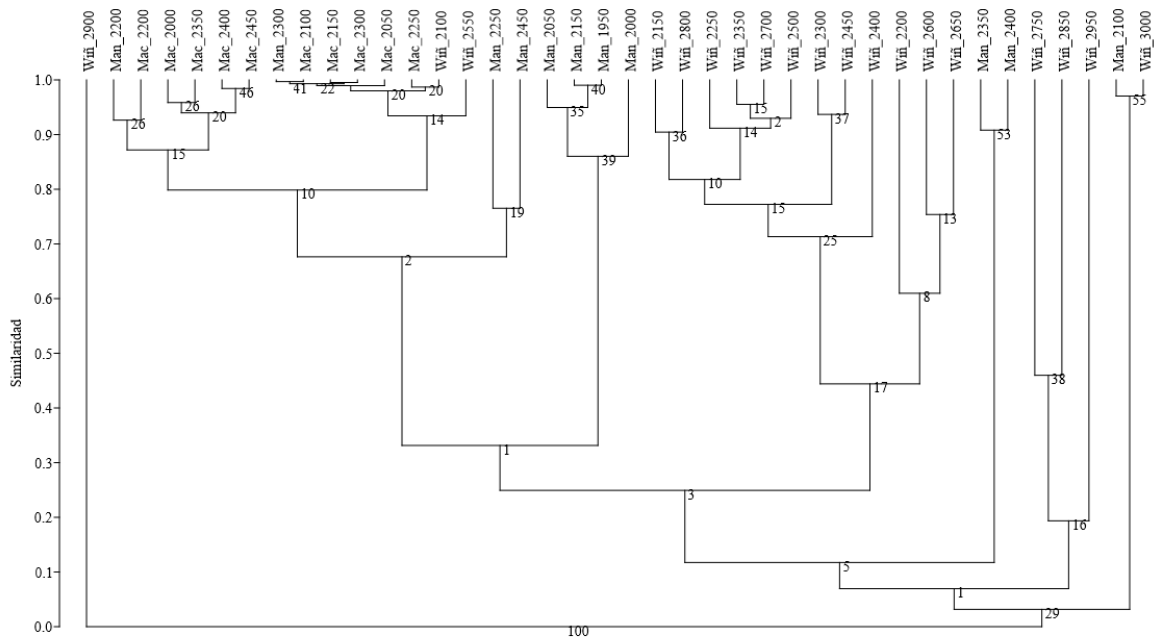


Figura 18.- Dendrograma con bootstrap (N = 999) del análisis de agrupamiento de comunidades de Drosophilidae en diferentes niveles altitudinales en las montañas del Machupicchu (Mac), Mandor (Man) y Wiñaywayna (Wiñ), en el Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.

IV.4 CONTRIBUCIÓN AL ÍNDICE DE DIVERSIDAD DE SHANNON DE LOS COMPONENTES MONTAÑA Y PISO ALTITUDINAL.

Los resultados de los análisis de contribución de los componentes montaña y piso altitudinal en la diversidad de bosque nublado (Tabla 5) muestra que la contribución del componente espacial piso altitudinal es mayor (14,55%) que la contribución del componente montaña (7,89%) en la diversidad, medida por el índice de Shannon (H'). Mientras que el 77,56% del índice de Shannon no es explicado por los componentes montaña y piso altitudinal.

Tabla 7.- Contribución del componente espacial (montaña y piso altitudinal) para la heterogeneidad, medida por el índice de Shannon (H') de las comunidades de Drosophilidae entre 2100 y 2450 m.s.n.m. Bosque nublado del Santuario Histórico de Machupicchu, Cusco, Perú.

Componente	Contribución a la diversidad	
	H'	% total
Montaña	0,129	7,89
Piso altitudinal	0,238	14,55
No explicado	1,269	77,56
Total	1,636	100

V. DISCUSIÓN

- Respecto al inventario de la familia Drosophilidae para el SHM.

En el total de individuos colectados en este estudio (2473 especímenes) se observó gran predominancia del género *Drosophila* (2469 especímenes), resultado posiblemente generado por el uso de plátano como atrayente en las colectas, siendo que los drosófilidos usan diferentes tipos de sustrato, por ejemplo, especies del género *Zygothrica* utilizan generalmente flores y hongos como sitios de alimentación (VAL et al. 1981). Paralelamente dentro del género *Drosophila* se ha observado la mayor abundancia del subgénero *Sophophora* y la mayor diversidad del subgénero *Drosophila* (Tabla 3).

Por otro lado, al nivel de grupo, como se esperaba para ecosistemas del Neotrópico, la mayoría de especies capturadas e identificadas en el SHM pertenecen a los grupos *willistoni*, *saltans* y *tripunctata*, que agrupan especies endémicas para el Neotrópico y los especímenes exóticos encontrados, pertenecen al grupo *melanogaster*, al grupo *immigrans* y al grupo *vittiger*, en abundancia muy pequeña. Entre las especies exóticas registradas en este estudio (*D. simulans*, *Zaprionus indianus*, *D. immigrans* y *D. malerkotliana*), *D. simulans* es la más abundante y posiblemente sea la que mejor se adaptó a las condiciones antropizadas en el bosque nublado. Estudios anteriores han señalado ya su flexibilidad adaptativa a las condiciones de la región Neotropical (MARTINS 1989). *Zaprionus indianus* es una especie exótica que merece especial atención, debido a que fue recientemente introducida a las Américas (VILELA 1999) y tuvo una rápida dispersión. Su hábito generalista, al utilizar una

variedad de frutas endémicas e introducidas como sitios de apareamiento y ovoposición (SCHMITZ et al. 2007) le da a esta especie el potencial de ser plaga para cultivos de fruta, con varios reportes para cultivos de higo (STEIN et al. 2003). *Drosophila malerkotliana* es un miembro de subgrupo de especies *ananassae*, que posee amplia distribución y al igual que *Zaprionus indianus* es una potencial nueva plaga de cultivos de frutos (SANTOS et al. 2003, RAFAEL 2017). *Drosophila immigrans* es una especie doméstica, tolerante a altas temperaturas y susceptible al frío, con alta capacidad de vuelo y que muestra distribución mundial (KIMURA & BEPPU 1993).

Por otro lado, siendo que este trabajo aporta 20 nuevos registros para el SHM y 10 nuevos registros de la familia Drosophilidae para Perú existiendo a la fecha 134 especies de la familia Drosophilidae registradas para todo el Perú, este estudio contribuye considerablemente al conocimiento de la biodiversidad de la Familia Drosophilidae en Perú y para el SHM. Evidenciando los grandes vacíos en conocimiento sobre la biodiversidad que albergan los ecosistemas de montaña, al hacer semejante aporte con una semana de muestreo. Se considera que el aporte pudo ser mayor, sin embargo, para muchos especímenes capturados no fue encontrada bibliografía que ayude en su identificación, dando evidencia de la existencia de una gran biodiversidad de la Familia Drosophilidae en Perú aún no descrita. Es el caso de *D. gr. guarani* sp. 1, *D. gr. gurarani* sp. 2, *D. gr. guarani* sp. 3, *D. gr. repleta*, *D. gr. obscura*, *D. sp. 1*, *D. sp. 2*, *D. sp. 3*, *D. sp. 4*, *D. sp. 5*, *D. sp. 6* y N.I. que son especímenes machos que poseen caracteres morfológicos y de terminalia bastante particulares (Tabla 2). En tanto estos hallazgos eran previstos, una vez que levantamientos pioneros en la familia Drosophilidae generalmente acaban en la descripción de numerosas especies nuevas y estudios anteriores realizados en bosque nublado han señalado que posiblemente las características climáticas y geográficas del bosque nublado, hayan favorecido la diversificación del género *Drosophila* y explicarían el recurrente necesidad por nuevas descripciones de especies en este ecosistema (VELA & RAFAEL 2001, 2004, 2005).

Por otro extremo, si bien la morfología externa y el análisis de terminalia ayudaron en la identificación de un gran número de especies y evidenciar potenciales especies nuevas, existieron casos donde la variación en la morfología y la terminalia no fue bastante evidente.

Hecho que dificultó, retardo y en ocasiones imposibilitó la identificación al nivel de especie, esto ocurrió con especímenes dentro del grupo *mesophragmatica* y del grupo *willistoni*, por lo que algunos especímenes dentro de estos grupos no fueron identificados al nivel de especie. El grupo *mesophragmatica* conglomeró un conjunto de especies endémicas del Neotropicales que parecen ser fundamentalmente andinas (MOTA et al. 2008). Mientras que el grupo *willistoni* conglomeró a *D. willistoni* y sus cinco especies hermanas: *D. equinoxialis*, *D. insularis*, *D. paulistorum*, *D. pavlovskiana* y *D. tropicalis*, en diferentes niveles taxonómicos, que eleva su complejidad taxonómica. Así, *D. equinoxialis*, *D. tropicalis* y *D. willistoni* presentan diferenciación a nivel subespecífico, mientras que *D. paulistorum* representa una super-especie, formada por seis semi-especies (ROBE et al. 2010).

- Respecto a la estructura de las comunidades en los gradientes de altitud. -

Para dar inicio a la discusión sobre variación de la estructura de las comunidades de Drosophilidae en gradientes de altitud, es necesario mencionar que para la amplitud altitudinal estudiada existe variación climática, evidenciada por la mensuración de las temperaturas máximas y mínimas a los 1950 m.s.n.m. y a 3050 m.s.n.m. en el SHM. La variación de la temperatura mínima, de los 1950 m.s.n.m. a los 3050 m.s.n.m., se acerca bastante a lo descrito por Begon et al. (2007), que señala un descenso de 0.6°C por cada incremento de 100 m de altitud en aire húmedo. Así, para una variación de 1100 m de altitud según Begon et al. (2007) se tendría un descenso de 6.6°C y lo encontrado (6°C) estuvo muy cerca de lo esperado. Sin embargo, en el caso de la variación de los 1950 m.s.n.m. a los 3050 m.s.n.m. de la temperatura máxima, se alejó un poco de lo esperado, encontrándose que solo descendió 4°C para un incremento de 1100 m de altitud. Paralelamente, se observa que la amplitud de variación en la temperatura (diferencia de temperatura entre la máxima y la mínima) es mayor a los 3050 m.s.n.m., con una amplitud de variación de 8°C de temperatura. En tanto a los 1950 m.s.n.m. la amplitud de variación fue solo de 6°C.

En los dos tratamientos realizados con las muestras de comunidades (por montañas y por pisos altitudinales), con el fin de describir y comparar la estructura de las comunidades en gradientes de altitud se consiguió evidenciar que la composición y dominancia en las comunidades son semejantes. Las comunidades de drosofilidos en el SHM son compuestas

y dominadas por especímenes de los grupos *willistoni*, *melanogaster* y *saltans*, presentando en menor proporción especímenes del género *tripunctata*, *guarani* y *obscura* (Figura 9, 10 y 11).

En tanto, al comparar las comunidades haciendo uso de indicadores de diversidad, equitabilidad y dominancia en el tratamiento por montañas evidencian a la montaña Wiñay Wayna como la más diversa y a la montaña Machupicchu como la menos diversa (Tabla 4). Estos resultados reflejan el hecho de que, a pesar del bajo número de especímenes capturados en Wiñaywayna, se consiguió identificar un buen número de especies (19 spp.), mientras que en la montaña de Machupicchu, con cerca de seis veces más especímenes capturados, se encontraron solo 3 especies más que en Wiñay Wayna. Por otro lado, el área con el menor porcentaje de especímenes exóticos y el único espécimen del género *Zygothrica* encontrado en el muestreo es la montaña de Mandor, evidenciando el buen estado de conservación y restauración en esta montaña. En otros muestreos realizados en la misma área para estudios paralelos se ha capturado un buen número de especímenes del Género *Zygothrica*.

En el tratamiento por pisos altitudinales los índices de diversidad, dominancia y equitabilidad conciertan que la mayor diversidad está a los 2200, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m. entre los 8 pisos altitudinales muestreados (Tabla 5). Siendo que los 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m. son los pisos altitudinales más elevados, excepto por el piso altitudinal 2200 m.s.n.m. Este resultado puede ser información pasible de ser usada en estrategias de conservación y de mitigación frente al cambio climático. Este estudio no considero en la interpretación de los resultados los valores de abundancia total y riqueza bruta para evaluar la distribución de la diversidad, una vez que abundancia total no es un indicador de diversidad y que riqueza bruta es un indicador que depende de la abundancia total.

- Respecto a la Relación entre los factores relacionados a la altitud (FRA) y la estructura de las comunidades de Drosophilidae.

Análisis de tendencias.

Dado los resultados observados en los análisis de correlación, en referencia a la premisa “Si los FRA influyen en la estructura de las comunidades bióticas, sus descriptores seguirían

una tendencia relacionada con el aumento de la altitud”, se concluye que los FRA influyen en la estructura de las comunidades de drosófilidos en el SHM, al encontrarse evidencia de 11 correlaciones no nulas de las 13 correlaciones analizadas. Dentro de las 11 correlaciones no nulas encontradas, cuatro estaban dentro del nivel de confianza del 95% ($p < 0,05$) esto fue en los descriptores “abundancia total, abundancia relativa del grupo *saltans* y en la abundancia relativa del grupo *tripunctata*”, grupos del género *Drosophila* dominantes de las comunidades de drosófilidos.

Estas correlaciones, al ser lineales y positivas o negativas pueden entenderse como tendencias, así del resultado en la abundancia total se entiende que los FRA producen una tendencia negativa (reducción) en la abundancia total, este resultado también fue encontrado por Guruprasada et al. (2010) y Bächli & Burla (1992). Del resultado en la abundancia relativa del grupo *saltans* se entiende que los FRA producen una tendencia negativa (reducción) en la abundancia relativa del grupo *saltans* en las montañas de Machupicchu y Mandor. Las especies del grupo *saltans* parecen preferir ambientes húmedos (BIZZO et al. 2010) y ser sensibles a variaciones de temperatura, lo que explicaría su tendencia a disminuir con la altitud. Y del resultado en la abundancia relativa del grupo *tripunctata* se entiende que los FRA producen una tendencia positiva (aumento) en la abundancia relativa del grupo *tripunctata*, en la montaña Machupicchu. Las especies dentro del grupo *tripunctata* suelen ser abundantes en florestas principalmente en estaciones (variación temporal o espacial) frías y lluviosas (SENE et al. 1980), que explicaría su tendencia a aumentar con la altitud.

Los grupos *saltans* y *tripunctata*, al presentar una correlación fuerte y moderada con los FRA, pueden ser útiles para monitorear la influencia del cambio climático en los FRA y en las comunidades bióticas del SHM. Sin embargo, debe considerarse que el monitoreo del grupo *saltans* se recomienda a realizarse en las montañas de Machupicchu y Wiñay Wayna, y del grupo *tripunctata* en la montaña de Mandor, lugares donde este estudio ha encontrado correlaciones dentro del nivel de confianza ($p < 0,05$). En Santiago de Compostela, en el monte O’Pedroso (España), se tiene registro ya del uso de una especie dentro del grupo *obscura* (*D. subobscura*) para el estudio de los efectos del cambio climático. En este estudio por ejemplo se evaluó de los cambios en las frecuencias de inversiones cromosómicas en *D. subobscura* en un contexto de cambio climático, los resultados mostraron la pérdida de

variabilidad cromosómica en esta especie como respuesta al cambio climático (TRELLES & RODRIGUEZ 1988). En este sentido monitorear a las especies dentro de los grupos *saltans* y *tripunctata* pueden ser una buena estrategia frente al cambio climático en el SHM. El grupo *saltans* y *tripunctata* conglomeran especies endémicas para la región Neotropical.

Referente al grupo *melanogaster*, los resultados muestran evidencia de una correlación nula con los FRA en la montaña Machupicchu y débil en la montaña de Wiñay Wayna, información útil para el monitoreo de la actividad antrópica en el SHM haciendo uso de la familia Drosophilidae. Sin embargo, es necesario mencionar que en estos análisis no se alcanzó un nivel de confianza del 95% ($p < 0.05$).

Por otro lado, se ha observado que en las montañas de Mandor y Wiñay Wayna hay un pico en la abundancia total en el piso de valle (Figura 12), que posiblemente se deba a que en el piso de valle del SHM se encuentran las temperaturas más elevadas y la precipitación más constante reportadas (CARLOTTO, CÁRDENAS & FIDEL 2007). Lo cual generaría condiciones ideales para una mayor sobrevivencia y tamaños poblacionales de drosófilidos grandes de drosófilidos. Sin embargo, en la montaña de Machupicchu el pico de abundancia total no se encuentra en el piso de valle, lo cual puede ser causa de la actividad antrópica evidente en esta montaña, siendo que la actividad antrópica puede alterar la estructura de las comunidades de drosófilidos, al ser estos especímenes demasiado sensibles a los pequeños cambios ambientales. Se observa por ejemplo un incremento en los distintos pisos altitudinales de especímenes de los grupos *willistoni* y *melanogaster* en la montaña Machupicchu, comparado al resto de montañas (Figura 16).

Análisis de agrupamiento.

Si bien los resultados de los análisis de correlación y el análisis de descomposición del Índice de diversidad de Shannon muestran que los FRA influyen en estructura de las comunidades de drosófilidos, los resultados del análisis de agrupamiento muestran que estos (FRA) no son factores determinantes de la estructura de las comunidades. A razón de que comunidades del mismo piso altitudinal (o de pisos altitudinales próximos) no son más semejantes entre ellos, dando evidencia de que los FNRA también influyen y pueden influir en mayor proporción que los FRA sobre la estructura de las comunidades.

El resultado del análisis de agrupamiento muestra además que comunidades de una misma montaña son más semejantes entre ellas que con comunidades de otras montañas (Figura 17). En especial en la montaña de Machupicchu, donde la mayoría de índices de similitud entre las comunidades son mayores a 0.9, evidenciando comunidades homogéneas en la montaña Machupicchu (Figura 17), posiblemente debido a la actividad antrópica que suele homogenizar comunidades. Esta tendencia al agrupamiento entre muestras de comunidades de la misma montaña podría indicar, que los FNRA son diferentes para cada montaña y similares en los distintos pisos altitudinales dentro de cada montaña. En tanto, esta afirmación puede ser reforzada por estudios con un mayor esfuerzo de muestreo que produzca grupos más sólidos, una vez que ninguno de los grupos alcanzó una solidez de agrupamiento mayor a 60 (Figura 18), o por estudios que muestren y analicen los FNRA para cada montaña.

- Respecto a la contribución al Índice de Diversidad de Shannon de los componentes Montaña y Piso Altitudinal

Los resultados del análisis de como el componente montaña y el componente piso altitudinal contribuyen a la diversidad de drosófilos en el SHM, evidencian que el componente montaña contribuyen apenas un 7.89% a la diversidad, mientras que el componente piso altitudinal contribuye un 14.44% a la diversidad. Estos resultados no deben ser confundidos con los obtenidos por el análisis de agrupamiento, dado que este análisis muestra que la estructura de las comunidades no es determinada por los FRA y no analiza el aporte de los FRA a la diversidad.

En tanto, un asunto que llama bastante la atención respecto a la contribución al índice de diversidad es que hay un gran porcentaje (77.56%) de la diversidad que no pudo ser explicado por estos componentes analizados (montaña y piso altitudinal). En el trabajo de Schmitz et al. (2010) el porcentaje no explicado fue menor (53.23%), siendo que los componentes analizados fueron sitios, año, estación y muestreos ocasionales. En un posterior trabajo se pueden incluir estos componentes para ver como contribuyen en la diversidad de drosófilos en bosque nublado del SHM.

VI. CONSIDERACIONES FINALES

- ✓ El levantamiento taxonómico realizado como parte de este trabajo, es un gran aporte al conocimiento de la diversidad de la Familia Drosophilidae en el Santuario Histórico de Machupicchu y para Perú en el ecosistema Bosque Nublado. Con este levantamiento la familia Drosophilidae puede ser usada como indicador de cambio ambiental, para el monitoreo del impacto ambiental de las diferentes actividades (turismo y la actividad agropecuaria) que se desarrollan en el SHM, para el monitoreo de cambio climático y para el monitoreo de especies invasoras, en especial el de *Zaprionus indianus*.
- ✓ Las comunidades de drosófilidos en los diferentes gradientes de altitud del bosque nublado en el SHM siguen el patrón Neotropical, con pocas especies abundantes y muchas especies raras. Las especies abundantes están dentro de los grupos *willistoni*, *saltans* y *melanogaster*; mientras que las especies raras están dentro de los grupos *tripunctata*, *guarani* y *obscura*.
- ✓ El índice de diversidad de Simpson, el índice de diversidad de Shannon, el índice de equitabilidad y dominancia muestran que entre las montañas de Wiñay Wayna, Machupicchu y Mandor, la montaña de Wiñay Wayna es la más diversa y la montaña de Machupicchu la menos diversa. Mientras que en la montaña de Mandor se encontró el menor número de especies exóticas y se capturó el mayor número de especímenes del género *Zygothrica*, indicadores de un buen estado de conservación.
- ✓ El índice de diversidad de Simpson, el índice de diversidad de Shannon, el índice de equitabilidad y dominancia muestran que la mayor diversidad se encuentra a los 2200, 2350, 2400 y 2450 m.s.n.m.
- ✓ Se ha encontrado una correlación negativa significativa entre la abundancia total y los FRA, que implica que los FRA generan una tendencia a la reducción en la abundancia total conforme aumenta la altitud.

- ✓ Se ha encontrado una correlación negativa fuerte y moderada entre la abundancia relativa del grupo *saltans* y los FRA, en las montañas de Machupicchu y Wiñay Wayna. Esto implica que los FRA generan una tendencia a la reducción en la abundancia relativa del grupo *saltans* conforme aumenta la altitud.

- ✓ Se ha encontrado una correlación positiva moderada entre la abundancia relativa del grupo *tripunctata* y los FRA, en la montaña de Mandor. Esto implica que los FRA generan una tendencia al aumento en la abundancia relativa del grupo *tripunctata* conforme aumenta la altitud.

- ✓ Siendo que las comunidades de drosófilos del mismo piso altitudinal o de piso altitudinal próximo no tienden a agruparse, se afirma que los FRA nos son factores que determinen la estructura de las comunidades de drosófilos en el bosque nublado de SHM.

- ✓ Muestras de comunidades de drosófilos de la misma montaña son más semejantes entre ellas que con muestras de comunidades de otras montañas. Por otro lado, en la montaña de Machupicchu la actividad antrópica ha generado una tendencia en la homogenización de las comunidades de drosófilos.

- ✓ Entre los componentes piso altitudinal y montaña, el componente piso altitudinal contribuye el doble (14.44%) de lo que contribuye el componente montaña (7.89%) a la diversidad de drosófilos en el bosque nublado del SHM. En tanto, el 77.56% del índice de diversidad no consiguió ser explicado por los componentes montaña y piso altitudinal.

VII. REFERENCIAS

ACHUMI, B.; HEGDE, S. N.; LAL, P.; YENISETTI, S. C. Altitudinal and Seasonal Variation in *Drosophila* Species on Mount Japfu of Nagaland, a Sub-Himalayan Hilly State of India. *Journal of Insect Science*. v. 13, p. 117, 2013.

AVONDET, J. L.; BLAIR, R. B.; BERG, D. J.; EBBERT, M. A. *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) response to changes in ecological parameters across an urban gradient. *Environmental Entomology*, v. 32, p. 347-358, 2003.

BÄCHLI, G.; BURLA, H. Altitudinal effects in assemblages of Drosophilidae Diptera in the Ticino, Switzerland. *Bulletin de la Société entomologique suisse*. v.65, p 177-185,1992.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. *Ecología De Individuos y Ecosistemas*. Blackwell. Oxford, 2007. 740p.

BIZZO, L.; GOTTSCHALK, M. S.; TONI, D.C.; HOFMANN, P.R. Seasonal dynamics of a drosophilid (Diptera) assemblage and its potencial as bioindicator in open environments. *Iheringia Série Zoolgia*, v.100. p.185-191, 2010.

BIZZO, N. M. V.; SENE F. M. Studies on the natural populations of *Drosophila* from Peruíbe (SP), Brazil (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Biologia*, v. 42, p. 539-544, 1982.

BOMBARDELLI, F. Estudo da influência da altitude na estrutura de uma assembléia de drosofilídeos (Insecta; Diptera) no Morro do Cambirela, Palhoça-SC, Brasil. 2012. 34f. Trabalho de Conclusão de Curo (Graduação), Universidade Federal de Santa Catarina. Centro de Ciências Biológicas, Florianópolis, 2012.

BRNCIC, D.; BUDNIK, M.; GUIÑEZ, R. An analysis of a Drosophilidae community in Central Chile during a three years period. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. v.23, p.90-100, 1985.

CARLOTTO, V.; CÁRDENAS, J.; FIDEL, L. La Geología, evolución geomorfológica y geodinámica externa de la ciudad inca de Machupicchu, Cusco-Perú. Rev. Asoc. Geol. Argent. v. 65, n°4, 2009.

CHESTER C.C.; HITLY J.A.; HAMILTON L.S. Mountain gloom and mountain glory revisited: A survey of conservation, connectivity, and climate change in mountain regions. Journal of Mountain Ecology. v.9, p.1-34, 2013.

CUESTA, F. P. et al. Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. Red Gloria-Andes. v.180, p.16-28, 2012.

DIAMOND, J. Factors Controlling Species Diversity: Overview and Synthesis. Annals of the Missouri Botanical Garden. v.75, n. 1, p. 117-129, 1988.

FERREIRA, L.; TIDON, R. Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in environments with different grades of urbanization. Biodiversity and Conservation. V. 14, p. 1809-1821, 2005.

GARCIA, A. C. L. et al. Two decades of colonization of the urban environment of Porto Alegre, southern Brazil, by *Drosophila paulistorum* (Diptera, Drosophilidae). Iheringia, Série Zoologia, v. 98, p. 329-338, 2008.

GARCIA, C. et al. Drosophilid Assemblages at Urbanization Levels in the City of Porto Alegre, State of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. Neotropical Entomology, v.41, p. 32-41. (2012)

GOTTSCALK, M.S. et al. Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) Assemblages Across an Urbanisation Gradient. Neotropical Entomology. v. 36, p.848-862, 2007.

GRYTNES, J. A. Species-Richness Patterns of Vascular Plants Along Seven Altitudinal Transects In Norway. Pattern and process in ecology. v. 26, p. 291-300, 2003.

GURUPRASAD, B.R.; HEGDE S.N.; KRISHNA, M.S. Seasonal and altitudinal changes in population density of 20 species of *Drosophila* in Chamundi hill. *Journal of Insect Science*. p. 0:123, 2010.

JONGMAN, R. H. G.; BRAAK, C. J. F.; VAN TONGEREN, O. F. R. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, 1995.

KORNER, C. The use of “altitude” in ecological research. *TRENDS in Ecology and Evolution*. v. 22(11), p. 569-574, 2007.

LOMOLINO, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecol. Biogeogr.* v. 10, p. 3–13, 2001.

MARTINS, M. B. Invasão de fragmentos florestais por especies oportunistas de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Acta Amazônica*, v.19, p. 265-271,1989.

MATA, R. A.; MCGEOCH, M.; TIDON, R. Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodiversity Conservation*, v. 17, n. 12, p. 2899-2916, 2008.

MATA, R. A.; MCGEOCH, M.; TIDON, R. Drosophilids (Insecta, Diptera) as Tools for Conservation Biology. *Natureza & Conservação*. v. 8, n.1, p. 60-65, 2010.

McCOY, E. D. The distribution of insect along Elevational Gradients. *Oikos*, v. 58, n. 3, p. 313 -322, 1990.

MOTA, N.R. et al. Phylogeny of the *Drosophila mesophragmatica* group (Diptera, Drosophilidae): an example of Andean evolution. *Zoological Science*, v. 25, p. 526 -532, 2008.

MYERS, N. et. al. Biodiversity hotpots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, p. 853-858, 2000.

ODUM, P.E; BARRET W.G. Fundamentos en Ecología. Tompson. 3ed, p. 632, 2007.

PARSONS, P.A. Biodiversity Conservation Under Global Climatic Change: The Insect *Drosophila* as a Biological Indicator? *Global Ecology and Biogeography Letters*. V. 1, n. 3, p. 77-83, 1991.

PEARS, N. V. Wind as a factor in mountain ecology: Some data from the Cairngorm Mountains. *Scottish Geographical Magazine*. v. 83, n. 2, 118-124, 1967.

PERÚ. Ministerio del Ambiente, Ministerio. Plan Maestro del Santuario Histórico Machu Picchu 2014 -2018. Cusco: Biblioteca Nacional del Perú, 1.ed, 2014. 346p.

PILARES, G. L. V.; RAFAEL, V. H.; SUYO, M. P.T.; VÁSQUEZ, E.J. Distribución del género *Drosophila* en tres provincias del departamento de Ancash (Perú). *Revista peruana de entomología*. v. 24, n. 1, p. 161-164, 1981.

PILARES, G. L.; SUYO, M. P. Distribution of different species of *Drosophila* from Perú (South America). *Research Notes*. v. 58, p.122- 124, 1982.

PILARES, G. L.; VASQUEZ, E. J. Especies del género *Drosophila* (Diptera) registradas para el Perú. *Revista Peruana de Entomología*. V. 20, n. 1, p. 103-106, 1977.

POUNDS, A. J.; FOGDEN P. L.; CAMPBELL J.H. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*. v. 398, p. 611-615, 1999.

POWELL, J. R. Progress And Prospects In Evolutionary Biology: the *Drosophila* Model. New York: Oxford University Press, 1997. 562 p.

PYRCZ, T.W.; WOJTUSIAK, J.; GARLACZ, R. Diversity and distribution pattern of Pronophilina Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) along an Altitudinal Transect in North- Western Ecuador. *Neotropical Entomology*. v. 38, n.6, p. 716-726, 2009.

RAHBEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? Copenhagen: *Ecography*. v.18, n. 2, p. 200-205, 1995.

RAMIREZ, J. V. et al. Using species distributions models for designing conservation strategies of Tropical Andean biodiversity under climate change. *Journal for Nature Conservation*. v. 22, n. 5, p. 391- 404, 2014.

RICKLEFS, R. E. A Economia da Natureza. Guanabara Kooogan. 5ed, p. 369-383, 2003.

ROBE, L. J. et al. Taxonomic boundaries, phylogenetic relationships and biogeography of the *Drosophila willistoni* subgroup (Diptera: Drosophilidae). *Genetica*, v. 138, n. 6, p. 601-617, 2010.

ROQUE, F.; OLIVEIRA, S. C. F.; TIDON, R. Technical adaptations of retention traps used to catch drosophilids. *Drosophila Information Service*. v. 94, p. 140-141, 2011.

SAAVEDRA, S. M.; CALLEGARI-JACQUES, M. N.; VALENTE, V. L. S. A descriptive and analytical study of four neotropical drosophilid communities. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 33, p. 62- 74, 1995.

SCHMITZ, H. J.; HOFMANN, P.R. P.; VALENTE, V. L. S. Assemblages of drosophilids (Diptera, Drosophilidae) in mangrove forests: community ecology and species diversity. *Iheringia, Série Zoologia*, v. 100, n. 2, p. 133-140, 2010.

SHORROCKS, B.; SEVENSTER, J. G. Explaining local species diversity. *Proceedings. Biological Sciences*, v. 260, n. 1359, p. 305-309, 1995.

STADTMÜLLER, T. Bosques Nublados en el Trópico Húmedo: Una revisión bibliográfica. Costa Rica: Universidad de las Naciones Unidas. Centro Agronómico Tropical de Investigación y enseñanza, 1987.

STEIN, C. P.; TEIXEIRA, E.P.; NOVO, J. P. S. Aspectos biológicos da mosca do figo, *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae). *Entomotropica*, v. 18, p. 219-221, 2003.

TOBÓN, C. Los bosques andinos y el agua. Serie investigación y sistematización #4. Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION, CONDESAN. Quito, 2009.

TRELLES, R. F.; RODRÍGUEZ, M. A. Rapid micro-evolution and loss of chromosomal diversity in *Drosophila* in response to climate warming. *Evolutionary Ecology*, v. 12, p. 829-838, 1998.

VAL, F. C., VILELA, C. R.; MARQUES, M. D. *Drosophilidae* from Nearctic region. In: ASHBURNER, H. L. CARSON, J. N. THOMPSON. *The Genetics and Biology of Drosophila*, v. 3a. p. 123-168, Academic Press, 1981.

VALENTIN, J. L. *Ecologia numérica – Uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos*. Editora Interciência. 2ed, p. 153, 2012.

VELA, D.; RAFAEL, V. Catorce nuevas especies del género *Drosophila* (Díptera, *Drosophilidae*) en el bosque húmedo montano del Volcán Pasochoa, Pichincha, Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas*, v. 27, p. 27-41, 2005.

VELA, D.; RAFAEL, V. Dos nuevas especies del grupo *flavopilosa*, género *Drosophila* (Diptera, *Drosophilidae*) en el Bosque Pasochoa. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas*, v. 26, p. 33-39, 2004.

VELA, D.; RAFAEL, V. Ocho nuevas especies del grupo *tripunctata*, género *Drosophila* (Diptera, *Drosophilidae*), y el registro de *Drosophila paraguayensis* en el Bosque Protector Pasochoa, Pichincha-Ecuador: *Revista de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador*, v. 66, p. 92-120, 2001.

VILELA, C. R. Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Díptera, *Drosophilidae*) currently colonizing the Neotropical region? *Drosophila Information Service*, v. 82, p. 37-39, 1999.

WAKAHAMA, K. L. Studies on the seasonal variation of population structure in *Drosophila*, I. Seasonal activity of *Drosophilid* flies observed on Mt. Dakesan. *Annotationes Zoologicae Japonenses*. v. 35, p. 234–242, 1962.

WOLDA, H. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society*. v. 30, p. 313-323, 1987.

ANEXO 1

Número de registros de especies de la Familia Drosophilidae por departamento, Perú.



Fuente: Hermes J. Schmitz – Docente de la Universidad Federal de Integración Latino – Americana.