



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y
TECNOLÓGICA, A.C.**

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**“EFECTO DEL CAMBIO DEL USO DE SUELO SOBRE LA
DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE LOS
LEPIDÓPTEROS DIURNOS A DISTINTAS ESCALAS
ESPACIALES”**

Tesis que presenta

Nallely Martínez Sánchez

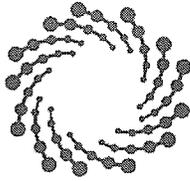
Para obtener el grado de

Doctor(a) en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. Felipe Barragán Torres

San Luis Potosí, S.L.P., 7 de febrero de 2020



IPICYT

Constancia de aprobación de la tesis

La tesis *“Efecto del cambio del uso de suelo sobre la diversidad taxonómica y funcional de los lepidópteros diurnos a distintas escalas espaciales”* presentada para obtener el Grado de Doctora en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Nallely Martínez Sánchez** y aprobada el trece de febrero del dos mil veinte por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Felipe Barragán Torres
Director de la tesis

Dr. Ernesto Iván Badano
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Joel David Flores Rivas
Miembro del Comité Tutorial

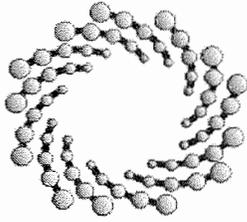
Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
Miembro del Comité Tutorial



Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Felipe Barragán Torres.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 200510 y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 023 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 13 días del mes de febrero del año 2020, se reunió a las 11:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Joel David Flores Rivas	Presidente	IPICYT
Dr. Ernesto Iván Badano	Secretario	IPICYT
Dr. Felipe Barragán Torres	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó la C.

Nallely Martínez Sánchez

sobre la Tesis intitulada:

Efecto del cambio del uso de suelo sobre la diversidad taxonómica y funcional de los lepidópteros diurnos a distintas escalas espaciales.

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Felipe Barragán Torres

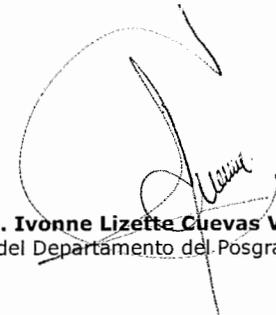
El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLA

Dándose por terminado el acto a las 13:00 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 13 días del mes de febrero de 2020.


Dr. Marcial Bohiña Marín
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado



Dedicatorias

A mis amadas hijas: Taiyari y Yatzil. Pequeñas, este logro es absolutamente suyo. Todos los días me llenaron de las fuerzas y energía necesarias para depositar en esta investigación, pues sabía que es parte de mi legado para ustedes; para que aprendan a amar la naturaleza, respetarla, cuidarla. También para que entiendan cuán importante es el conocimiento para liberarnos de prejuicios y entender mejor lo que nos rodea. Mis niñas, este trabajo es para ustedes. Las amo con todo mi ser.

A Sadoth, porque tú acompañamiento durante este largo proceso fue esencial para poder culminarlo. Gracias por estar durante mis desveladas, crisis y alegrías. Gracias por ayudarme a entender mejor los términos que eran nuevos para ambos y los debates sostenidos. Te amo.

A mi mamá, porque desde el principio me dijiste que podría hacerlo, que no era ni la única ni la última mujer que tendría que pasar por esto. Tú amor y apoyo con las pequeñas fue crucial para lograrlo. A nadie más podría haberle encomendado esa tarea. Gracias también por enseñarme que puedo alcanzar cualquier meta y darme las bases para lograrlo. Tú gran ejemplo, mujer trabajadora, responsable y luchadora, ha sido siempre una guía en mi camino. Te amo.

A mi papá, porque tú ejemplo me ha servido para hacer mi trabajo de manera apasionada y desinteresada. Te quiero.

A mis hermanos Yunuen, Yurini, Tarebth, Pedro, Nadxhinanda, porque de cada uno he aprendido algo y continúo haciéndolo. En especial a Yunuen y Yurini, por siempre estar cuando las necesito y apoyarme a lograr estas locuras. Los amo.

A mi sobrino Tanok (zin), porque de ti he aprendido que de las peores circunstancias puede sobreponerse uno con toda la actitud y alegría del mundo. Gracias mi niño. Te amo.

Agradecimientos

En primera instancia agradezco al IPICYT y el CONACYT, por brindarme la oportunidad y el apoyo económico necesario para realizar este estudio de grado, que no sólo me permitirán crecer profesionalmente, sino también me ayudaron a actualizarme en mi campo laboral.

Agradezco a mi comité tutorial, Dr. Felipe Barragán Torres (director de esta tesis), Dra. Claudia Moreno, Dr. Ernesto Badano y Dr. Joel Flores, cuyas observaciones y sugerencias ayudaron a enriquecer enormemente este trabajo. Asimismo, agradezco infinitamente el apoyo económico recibido por parte de los proyectos SEP-CONACyT CB-2015-01-257738 del Dr. David Douterlungne y CONACyT PDCPN-2015-01-1628, del Dr. Leonardo Chapa, gracias a los cuales se pudo realizar el trabajo de campo para esta investigación. De la misma manera agradezco los apoyos institucionales que da la División de Ciencias Ambientales para acudir a eventos académicos y que me permitieron presentar los avances de la investigación en foros académicos nacionales e internacionales.

De manera especial, agradezco al Dr. Barragán. Doctor, muchas gracias por confiar en mí, y en que lograría sacar adelante este trabajo. Su apoyo fue fundamental para alcanzar esta meta. Créame que me llevo conmigo cada enseñanza, plática sostenida y consejo dado. Gracias por su paciencia y amistad.

Quiero mencionar también a mi compañero, M.C. Antonio Gamboa Mendoza, que tuvo la amabilidad de acompañarme en mis salidas de campo, gracias a lo cual obtuve los datos con los que se hizo este trabajo. Mil gracias Toño.

Gracias también a mis estudiantes Lidia Irene Benítez Valenzuela (verano de la ciencia) y Emmanuel Ortiz Villanueva (servicio social), cuyo apoyo fue fundamental para obtener los datos morfológicos del material biológico colectado. Muchas gracias, espero haber contribuido un poco en su formación y en el amor a la ciencia.

Agradezco a mis amigos y anexos de cubo honorarios: Angelito Estrada, Frank Pérez, Carlitos Gutiérrez, Mine, Alice, Gerry Ham, Dody Morales, Cynthia Pérez ¡Gracias por ser el mejor cubo del mundo! Me llevo conmigo nuestros debates, discusiones, consejos. Gracias por su amistad y confianza que me hizo sentir realmente en familia. Esos días de hamburguesas fueron esenciales para nuestra formación. Los quiero un montón.

Muchas gracias a Milena Gelviz, por cada porra y consejo recibido que me ayudó enormemente durante este proceso. Mil gracias.

Agradezco enormemente el apoyo brindado por la Enf. Mirna Saucedo Bustos, quien me brindó el espacio necesario para poder desarrollarme como madre a la par de mi investigación. Gracias por tus consejos y ayuda.

Finalmente agradezco a nuestra familia potosina, Bris, Gussi, Grush, que de una u otra manera nos han brindado un enorme soporte en esta ciudad y para poder realizar este trabajo. Gracias.

Contenido

EFFECTO DEL CAMBIO DEL USO DE SUELO SOBRE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE LOS LEPIDÓPTEROS DIURNOS A DISTINTAS ESCALAS ESPACIALES

Constancia de aprobación de la tesis	Página
Créditos institucionales	Página
Acta de examen	Página
Dedicatorias	vi
Agradecimientos	vii
Resumen	ix
Abstract	xi
Introducción	1
Objetivos e hipótesis	4
Métodos	5
Capítulo 1. Respuesta de las Mariposas Diurnas a los Cambios de Uso de Suelo en Ecosistemas Tropicales y Templados: Un Meta-Análisis	9
Capítulo 2. Análisis Temporal de la Diversidad de Mariposas en un Gradiente de Sucesión de un Bosque Tropical Fragmentado de México	35
Capítulo 3. Diversidad Funcional de Mariposas en un Bosque Tropical Secundario de la Huasteca, México	64
Discusión General	86
Conclusión General	90
Anexos	96

RESUMEN

La pérdida de la biodiversidad y la consecuente disminución de los servicios ecosistémicos, es una de las mayores preocupaciones del siglo XXI. Entender como la biodiversidad y sus funciones responden a los cambios que se generan por las actividades humanas, es aún fuente de un constante estudio. Las mariposas diurnas son un grupo ideal para estudiar estas afecciones debido a que son abundantes, bien conocidas, susceptibles a cambios en su microambiente y tienen funciones importantes en los ecosistemas como polinizadoras, desfoliadoras e incluso desintegradoras de materia orgánica.

En este trabajo se analizó la variación de la diversidad de mariposas en un contexto espacial mundial (Capítulo I), abordando los bosques tropicales y templados como ecosistemas de estudio, y haciendo una distinción respecto a si el bosque es parcial o totalmente removido producto de las actividades humanas, ya que en la literatura científica se hace referencia a que este puede ser un factor que defina la ocurrencia de las mariposas. Y en un contexto local (Capítulos II y III), se estudió el cambio en la diversidad de mariposas a través de un gradiente de sucesión secundaria en un bosque tropical, ya que se sabe que los bosques secundarios son actualmente tan extensos como los bosques primarios, y se vuelve necesario conocer su papel como reservorios de diversidad biológica, y a su vez se exploró cómo varía la diversidad funcional de las mariposas en el mismo gradiente de sucesión, con base al análisis de grupos funcionales e índices de diversidad funcional que utilizan los rasgos funcionales de cada especie de estudio.

Se encontró que las mariposas tienen cierta flexibilidad para tolerar cambios en sus hábitats. Clasificar al grupo de acuerdo a características como su tipo de alimentación y selección de hábitat fue útil para visualizar la vulnerabilidad del grupo. Las mariposas de bosques templados son las que preocupan más, dado que no exhiben un patrón de respuesta significativo ante el cambio de uso de suelo. En el bosque tropical secundario se encontró que la mayor diversidad de especies no sigue un patrón lineal con los estadíos sucesionales, sino que es la dinámica del paisaje el factor que actúa sobre ella. La mayor riqueza de especies ocurre durante

la estación de lluvias y es mayor en los estadios tempranos que en el resto, pero, si se considera la abundancia, son los estadios más tempranos los que guardan la diversidad más baja. En cuanto a la diversidad funcional se encontró que las mariposas se clasificaron en 12 grupos funcionales y cada estadio exhibe 11 de ellos. En cada estadio se observa un alto recambio de especies al interior de los grupos funcionales que presentan. La mayor diversidad funcional se encontró en los estadios más jóvenes (pastizal y estadio temprano), mientras que la menor se encontró en los estadios de mayor edad. Los valores de FEve y FDis señalan la que existe un uso adecuado de los recursos disponibles y que hay una alta especialización.

Se concluye que: 1) Las mariposas responden de manera diferencial a los cambios en el uso de suelo, por lo que se sugiere ser cuidadosos al elegirlos para evaluar patrones generales de respuestas a perturbaciones del ambiente, 2) Salvaguardar áreas boscosas en buen estado es esencial para mantener el grupo, debido a la protección que estas áreas dan a las mariposas, y 3) En paisajes que han perdido del todo su cubierta original (bosques tropicales primarios), como el paisaje evaluado, los bosques secundarios pueden ser una alternativa para proteger biodiversidad, y dar paso con el tiempo, al establecimiento de bosques maduros.

Palabras clave: mariposas, cambio de uso de suelo, meta-análisis, diversidad alfa y diversidad beta, diversidad funcional.

ABSTRACT

The loss of biodiversity and the consequent decline in ecosystem services is one of the biggest concerns of the 21st century. Understanding how biodiversity and its functions respond to the changes that are generated by human activities, is still a source of constant study. Day butterflies are an ideal group to study these conditions because they are abundant, well known, susceptible to changes in their microenvironment and have important functions in ecosystems such as pollinators, scrubbers and even organic matter disintegrators.

In this work the variation of the diversity of butterflies in a global spatial context (Chapter I) was analyzed, addressing tropical and temperate forests as study ecosystems, and making a distinction as to whether the forest is partially or totally removed as a result of human activities, since in the scientific literature reference is made that this may be a factor that defines the occurrence of butterflies. And in a local context (chapters II and III), the change in the diversity of butterflies was studied through a gradient of secondary succession in a tropical forest, since it is known that secondary forests are currently as extensive as primary forests , and it becomes necessary to know their role as reservoirs of biological diversity, and at the same time it was explored how the functional diversity of butterflies varies in the same succession gradient, based on the analysis of functional groups and functional diversity indices that use the traits functional of each species of study. It is concluded that: 1) Butterflies respond differentially to changes in land use, so it is suggested to be careful when choosing them to evaluate general patterns of responses to environmental disturbances, 2) Safeguarding forested areas in good condition is essential to maintain the group, due to the protection that these areas give to butterflies, and 3) In landscapes that have completely lost their original cover (primary tropical forests), such as the landscape evaluated, secondary forests can be an alternative to protect biodiversity, and give way over time, to the establishment of mature forests.

It was found that butterflies have some flexibility to tolerate changes in their habitats. Classifying the group according to characteristics such as their type of food and habitat selection was useful to visualize the vulnerability of the group. Temperate forest butterflies are the ones that worry the most, since they do not exhibit a pattern of significant response to the change in land use. In the secondary tropical forest, it was found that the greatest diversity of species does not follow a linear pattern with the succession stages, but that it is the dynamics of the landscape that acts on it. The greatest species richness occurs during the rainy season and is higher in the early stages than in the rest, but, if abundance is considered, it is the earliest stages that keep the lowest diversity. Regarding functional diversity, it was found that the butterflies were classified into 12 functional groups and each stage exhibits 11 of them. In each stage there is a high turnover of species within the functional groups they present. The greatest functional diversity was found in the youngest stages (pasture and early stage), while the lowest was found in the older stages. FEve and FDis values indicate that there is an adequate use of available resources and that there is a high specialization.

We can conclude that: 1) Butterflies respond differentially to changes in land use, so it is suggested to be careful when choosing them to evaluate general patterns of responses to environmental disturbances, 2) Safeguarding forested areas in good condition is essential to maintain the group, due to the protection that these areas give to butterflies, and 3) In landscapes that have completely lost their original cover (primary tropical forests), such as the landscape evaluated, secondary forests can be an alternative to protect biodiversity, and give way over time, to the establishment of mature forests.

Key words: butterflies, land use change, metanalyses, alpha diversity, beta diversity, functional diversity.

INTRODUCCIÓN

Diversos estudios en biodiversidad se han enfocado a describir como el aumento de distintas actividades humanas (p. ej. cacería, pérdida del hábitat, industrialización y urbanismo), han acelerado la disminución de dicha diversidad (Maxwell et al. 2016, Ceballos et al. 2017, Sánchez-Bayo et al. 2019). En el último siglo se han comprometido seriamente los recursos naturales para satisfacer las demandas de una población humana cada vez más grande (FAO 2015), provocando altas tasas de deforestación y degradación de los ecosistemas, con una deforestación anual neta de 3.3 millones de hectáreas del 2010 al 2015 (FAO 2015), siendo los bosques tropicales primarios los más amenazados con una pérdida de 3.6 millones de hectáreas durante 2018 (Global Forest Watch, 2019).

En México se calcula que la pérdida y degradación de los ecosistemas tropicales equivale al 82.5% de su cobertura original (Challenger y Dirzo 2009). A pesar de que estas cifras pueden ser alarmantes, es importante señalar que en estos ecosistemas ocurren frecuentemente procesos de regeneración natural de la vegetación (sucesión secundaria), promovidos por la dinámica del manejo y abandono de tierras agrícolas y pecuarias, así como por fenómenos naturales. Todo esto favorece la formación de los bosques secundarios, los cuales se estima representan una cobertura cada vez más importante en el mundo, y en México, donde su porcentaje se acerca a la cobertura de los bosques naturales (19.7% de bosques secundarios contra 13% de bosques naturales, incluidos bosques tropicales y bosques templados; Velázquez et al. 2002).

En este sentido, uno de los grandes retos del estudio en ecología, es evaluar los procesos y mecanismos que operan en la formación de los bosques secundarios, ya que falta mucho por conocer, particularmente sobre la capacidad de albergar biodiversidad y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos, en comparación con los bosques maduros originales, y más aún en paisajes en donde han desaparecido por completo los fragmentos de bosque original. Bajo este contexto, muchas investigaciones se han centrado en tratar de explicar patrones generales de respuesta de la biodiversidad a los cambios en el uso de suelo, en

grupos como aves, murciélagos, escarabajos y mariposas (Blair 1996, Hamer y Hill 2000; Hill y Hamer 2004, Paquet et al. 2006, Barragán et al. 2011, García-García y Santos-Moreno 2014), y las respuestas han sido variadas por lo que es muy difícil establecer estos patrones, aunque sí se puede apreciar que los efectos pueden estar dados en función del tipo y duración de la afectación y la plasticidad de las especies para adaptarse (Gómez-Pompa et al. 1972, Bender et al. 1998, Frazén et al., 2004, Martínez-Ramos et al. 2012, Kallioniemi et al. 2014).

Dado que la problemática del cambio de uso de suelo a nivel mundial no parece disminuir, sino al contrario sigue creciendo, se deben seguir generando evidencias de cómo estas acciones están afectando a la biodiversidad, y por ende a la funcionalidad de los ecosistemas, ya que, del buen estado de estos, dependen los servicios ecosistémicos que necesita el ser humano para su subsistencia. Procesos ecosistémicos como la fotosíntesis, reciclaje de elementos, cadena alimentaria, etc., dependen de las actividades en conjunto que llevan a cabo las especies dentro del ecosistema (Naeem et al. 1999), por ello, las características propias de cada especie como su tamaño, ciclo de vida, estrategia de adquisición de recursos, etc., influyen sobre estos procesos y la calidad de los mismos (Balvanera et al. 2005). La eficiencia de estos procesos son los que originan los servicios ecosistémicos esenciales para la supervivencia humana, como la regulación de los gases efecto invernadero, la captación de agua, el control de la erosión, y la calidad del suelo, así como el acervo genético para las plantas de cultivo, etc., y cada especie contribuye de manera única a ellos. La contribución de las especies puede variar en magnitud y en naturaleza (Naeem et al., 1999). Por eso, la pérdida de especies en los ecosistemas también influye en el buen funcionamiento de los ecosistemas y disminuye la variación genotípica y fenotípica de las comunidades (Naeem et al. 1999), ya que cuanto mayor es la riqueza de especies, la capacidad de proveer servicios ecosistémicos aumentará, así como su magnitud (Balvanera et al. 2006, Cardinale et al. 2011, Quijas et al. 2010).

En este trabajo se utilizó a las mariposas diurnas como grupo modelo debido a su importancia dentro de los ecosistemas, ya que en su estado larvario pueden

tener un gran impacto en la herbívora dentro de los bosques (Sánchez-Ramos et al. 1999, García-Ríos et al. 2013, De la Cruz y Dirzo 1987); y en su estado adulto se puede encontrar que hay especies polinívoras, nectarívoras, hidrófilas y acimófagas. Las dos primeras con un papel importante para la reproducción de las plantas y la dispersión del material genético, mientras que las dos últimas colaboran en los procesos de reciclaje de nutrientes dentro del ecosistema (Vargas-Fernández et al. 1992). Asimismo, es uno de los grupos de insectos más abundantes y bien identificados del mundo, se encuentran prácticamente en todos los ecosistemas y se ha reportado que tienen respuestas diferentes ante los cambios de uso de suelo (Nordvisqt 2009, Filz 2013). Por ejemplo, mariposas con hábitos altamente especializados, suelen encontrarse en bosques en buen estado de conservación (Veddeler et al. 2005, Barlow et al. 2007, 2008, Barranco-León et al. 2016), mientras que mariposas de hábitos más generalistas, muestran una mayor presencia en hábitats modificados (Hamer et al 1997, Balam-Ballote y León-Cortés 2010, Barranco-León et al.2016, Pérez-García et al. 2018). Con base a lo anterior, en este trabajo se evalúa la respuesta de este grupo de organismos ante distintos escenarios de cambio de uso de suelo y en un gradiente de sucesión secundaria, así como analizar la diversidad funcional del grupo durante la sucesión, esto, ante la falta de patrones generales de respuesta que indiquen cómo están siendo afectadas las mariposas.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Con base en lo anteriormente descrito, en este trabajo se plantearon tres objetivos generales con sus hipótesis adyacentes, los cuales fueron abordados en tres capítulos separados.

Objetivo 1. Analizar el efecto en la diversidad de mariposas diurnas ante la modificación parcial y total de la vegetación original, en dos condiciones climáticas contrastantes (ecosistemas templados y tropicales) a nivel mundial.

Hipótesis 1: La dirección (positiva o negativa) del efecto del cambio de uso de suelo en la diversidad de mariposas, dependerá de la magnitud en la modificación de la vegetación nativa y del tipo de ecosistema. Por lo cual podría ser que una modificación total, presentará una dirección negativa del efecto; mientras que con una modificación parcial esto tenderá a ser más neutral, sobre todo en ecosistemas templados.

Objetivo 2. Determinar cómo cambia el ensamble de las comunidades de lepidópteros diurnos durante la sucesión secundaria del bosque tropical y evaluar el papel de la estacionalidad (lluvias y secas) en estos cambios.

Hipótesis 2: La composición y distribución de las comunidades seguirá un patrón lineal con la edad de abandono del bosque, en el que los estadios de mayor edad, tendrán las condiciones ambientales más propicias para el grupo, y la estacionalidad contribuirá al aumento de las especies presentes.

Objetivo 3. Analizar cómo cambia la diversidad funcional de mariposas diurnas en un gradiente de sucesión secundaria de bosque tropical de la Huasteca de México.

Hipótesis 3: Si se asume que los bosques secundarios de mayor edad de abandono tienden a parecerse a los bosques primarios, entonces la diversidad funcional de mariposas será mayor en los fragmentos de sucesión secundaria avanzada en comparación de los de sucesión inicial.

ÁREA DE ESTUDIO Y TRABAJO DE CAMPO

Para el primer capítulo, se utilizaron los resultados de trabajos publicados a nivel mundial desde 1950 a 2018. Los métodos en estos trabajos debían incluir la comparación de la presencia/ausencia de especies en bosques bien conservados contra bosques parcialmente eliminados y/o bosques totalmente eliminados. Como bosques parcialmente eliminados se incluyó a la silvicultura y los sistemas agroforestales, y en totalmente eliminados a la agricultura, ganadería, y otras actividades que ya no mantuvieran bosques originales. Los estudios se buscaron en bases de datos especializados de sistemas como SCOPUS, Web of Science, JSTOR, REDALyC y SciELO. Un detalle mayor de los métodos se encuentra en el capítulo correspondiente. En el segundo y tercer capítulo se utilizaron datos obtenidos directamente de campo, como a continuación se describe.

Área de estudio

El trabajo se realizó en el municipio de San Felipe Orizatlán, en la Huasteca de Hidalgo, en la porción Oriente de México (21 100 1900 N, 98 360 2300 W). Esta región tiene una temperatura media anual de 24 C y una precipitación media anual de 1705 mm, y se caracteriza por llanuras y montañas, con un rango de elevación de 18 a 200 m.s.n.m. El clima es cálido y húmedo semi cálido. La temporada de lluvias ocurre de junio a octubre con una precipitación anual de 1200 a 3000 mm, y la estación seca de noviembre a abril (Puig 1991). Esta parte de la Huasteca se caracteriza por ser un mosaico complejo con áreas de bosque tropical en diferentes estados de sucesión secundaria, así como extensas áreas ganaderas y agrícolas, esta última principalmente de naranjas y milpas de autoconsumo o pequeña producción. Originalmente, el área estaba cubierta por extensos fragmentos de bosque perenne de elevación media, que en la actualidad ya no se encuentran (Fig. 1).

Sitios de muestreo

- Pastizal
- Estadío temprano
- Estadío intermedio
- Estadío avanzado



Figura 1. Localidades de estudio e imágenes que representan el tipo de vegetación en la región Huasteca del norte de Hidalgo, México.

Selección de los sitios de estudio

Con el objetivo de tener representada la sucesión secundaria en nuestro estudio, se aplica un enfoque de cronosecuencia, en donde los sitios se seleccionaron a través de su edad de abandono, así como con base en la homogeneidad ambiental, topográfica e historia de manejo, siguiendo los criterios que propone el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza A.C. (CATIE 2016), por lo cual se determinaron cuatro estadíos:

1. *Pastizales*, los cuales son potreros activos para ganado bobino principalmente, este tipo de producción es a baja escala y de autoconsumo, por lo que el manejo de los potreros es de baja intensidad, generalmente se pueden ver árboles y arbustos dentro de las parcelas.

2) *Bosques en sucesión temprana (SS temprano)*, sitios con un abandono de sus actividades productivas que va de los 2 a los 8 años, generalmente presentan un dosel regular y pocas áreas abiertas; sin presencia de árboles con tronco grandes.

3). *Bosques en sucesión intermedia (SS intermedio)*, sitios con un abandono de sus actividades productivas entre los 10 y 20 años, los cuales presentan un dosel regular, con algunos claros dentro del bosques y con escasos árboles altos, en algunos sitios se puede observar la presencia de lianas.

4). *Bosques en sucesión avanzada (SS avanzado)*, sitios con más de 30 años el abandono de sus actividades productivas, presentan un dosel a distintas alturas, claros más frecuentes y algunos con la presencia de lianas espinosas.

Cabe destacar que, en esta región de la Huasteca, no hay fragmentos de vegetación nativa motivo por el cual no se consideró ese estadio para estos análisis. Para los estadios con los que sí se trabajó, se buscaron tres repeticiones que representaran a cada uno de ellos. Estos sitios estuvieron separados entre sí en más de 500 metros, tratando de buscar independencia de las comunidades de mariposas.

Diseño para la colecta de mariposas

En cada sitio se trazó un transecto de 100 m (12 transectos en total) para el registro y colecta de los ejemplares de mariposas diurnas, en los cuales se realizó un muestreo combinado, el cual incluyó: A) El uso de cinco trampas tipo Van Someren-Rydon, cebadas con fruta fermentada, colocadas cada 25 m a una altura 1.5 m sobre el suelo. Cada trampa se dejó un periodo de tres días, siendo revisadas cada día de 9 am a 12 pm (Martínez-Sánchez y Vázquez-Mendoza 2010). B) El uso de redes entomológicas, en cada punto donde se ubicó una trampa, se trazó una circunferencia de 5 m y se hizo el muestreo con red entomológica durante 25 minutos (en cada circunferencia), durante los días que duró el muestreo con trampas.

Este tipo de muestreo combinado, maximiza la captura de ejemplares independientemente de sus hábitos alimenticios. Para fines prácticos, cada punto en donde se juntaron estas técnicas de muestro (trampa y red observaciones) lo denominadas “estaciones experimentales”. Los muestreos se realizaron durante la temporada de secas (segunda mitad del mes de abril) y lluvias (segunda mitad del mes de agosto) del 2017, contabilizando al final 30 días efectivos de muestreo y 15 estaciones experimentales por cada etapa de la sucesión (3 días X 5 estaciones).

La mayoría del material colectado se identificó en campo con apoyo de guías especializadas: Pyle (1981), Garwood y Lehman (2005), Sada y Madero-Farías (2011); y en algunos casos se corroboró con apoyo de especialistas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos y del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria.

Caracterización ambiental

En cada sitio se registraron datos de variables ambientales como los rayos solares, el índice de área foliar y el coeficiente de transmisión, esto a través del Sistema de Análisis (CI-110), así mismo se midieron parámetros físico-ambientales como temperatura, humedad y luminosidad, con el uso de sensores tipo HOBO (registradores HOBO U23 Series Pro v2). A nivel del paisaje se obtuvieron datos de porcentaje de tipo de suelo un buffer de 500 m alrededor de cada sitio de muestreo, esto se realizó utilizando el mapa de uso de la tierra y vegetación de la serie 1: 250,000 INEGI (2014), y el sitio web de geo información CONABIO, la ortofoto DigitalGlobe de Google Earth y las coordenadas de puntos de muestreo en proyección UTM. El uso del suelo se mapeó utilizando el software de dibujo vectorial de AutoCAD.

CAPÍTULO I

RESPUESTA DE LAS MARIPOSAS DIURNAS A LOS CAMBIOS DE USO DE SUELO EN ECOSISTEMAS TROPICALES Y TEMPLADOS

Resumen

El cambio de uso de suelo en ecosistemas naturales incrementa la heterogeneidad del hábitat, lo que se refleja en variaciones en la biodiversidad. En bosques tropicales y templados, la riqueza de mariposas diurnas ha sido utilizada como un indicador del nivel de degradación del bosque, ya que estos organismos responden rápidamente a las condiciones ambientales. Se ha encontrado que hay especies o grupos de especies que pueden sobrevivir a condiciones adversas generadas por las modificaciones a sus hábitats. En este trabajo se realizaron meta-análisis para evaluar como los cambios en el uso de suelo afectan las comunidades de mariposas diurnas, a un nivel local (bosques primarios vs bosques parcial o totalmente eliminados), y regional (bosques tropicales vs bosques templados). Los resultados muestran dos respuestas interesantes, por un lado, el análisis general parece apoyar la idea que las modificaciones al uso de suelo son favorables para la presencia de mariposas. No obstante, el análisis particular por tipo de ecosistema (bosques tropicales o bosques templados), muestra de manera rotunda que hay una menor frecuencia de ocurrencia del grupo en bosques templados debido a las actividades antropogénicas. Adicionalmente, los resultados de este meta-análisis también muestran que la ocurrencia de las mariposas cambia cuando se consideran características como la selección del tipo de hábitat (generalistas o especialistas), o el tipo trófico al que pertenecen (acimófagas, frugívoras, nectarívoras). Con este estudio se contribuye al conocimiento generalizado de mariposas, con el principal objetivo de entender la respuesta de este grupo a los cambios en el ambiente, pero aún hay grandes lagunas en su conocimiento básico acerca de su biología. Especialmente en los bosques tropicales donde ni siquiera hay inventarios completos de las especies.

Palabras clave: cambios de uso de suelo, pérdida de hábitat, alteraciones de hábitat, riqueza mariposas.

INTRODUCCIÓN

Los cambios en el uso de suelo en los ecosistemas naturales, debido a actividades humanas, están causando un declive en la biodiversidad a nivel mundial (Cardinale et al. 2012, Maxwell et al. 2016, Ceballos et al. 2017). En el caso de los animales, esto ocurre por la eliminación y/o degradación de la vegetación nativa, reduciendo con esto hábitats óptimos para las especies silvestres (Brook et al. 2008). Por ejemplo, los bosques tropicales cubren cerca de 17 millones de km² y albergan la mitad de las plantas y animales existentes (Wilson 1988, Hansen et al. 2010), pero el avance de la frontera agrícola remueve al año 154 000 km² de hábitats naturales en estos ecosistemas (Wright y Müller-Landau 2006, Veddeler et al. 2005, Keenan et al. 2015). Por otro lado, los bosques templados han sido sujetos de fuertes presiones en los últimos dos milenios, y más del 80% de su cobertura ha sido substituida por cambios de uso de suelo de origen antropogénico (Kimmins 2004, Hansen et al. 2010).

Varios autores han reportado una disminución importante en la riqueza de anfibios, artrópodos, aves y mamíferos, una vez que las porciones de bosque natural han sido remplazadas por campos agrícolas y de pastoreo (ej., Collen et al. 2009, Gibson et al. Nature 2011, García-Morales et al. 2013, Murphy y Roumanuk 2014, Newbold et al. 2015). Sin embargo, otros estudios encontraron que los cambios de uso de suelo que implican remoción parcial de la vegetación forestal, como los sistemas agroforestales y silvopastoriles pueden, de manera local, aumentar la riqueza de especies (ej., Rodríguez et al. 2001, Paquet et al. 2006, Rittenhouse y Semlitsch 2006, García-Morales et al. 2013, García-García y Santos-Moreno 2014, Barranco-León et al. 2016). Esta evidencia contrastante, permite hipotetizar que la dirección (positiva o negativa), del efecto de los cambios del uso de suelo en la diversidad animal, depende de cuánto se extienda la modificación de los paisajes forestales, pero aún hay pocos estudios que adicione este tema a escala global en sus investigaciones.

En este trabajo, se evaluó esta hipótesis con la respuesta de las mariposas diurnas en bosques tropicales y templados con vegetación total o parcialmente

removida. La investigación se enfocó en mariposas porque es un grupo muy diverso de insectos en paisajes forestales modificados, pero las especies presentan respuestas opuestas a los cambios de uso de suelo (Nordvisqt 2009, Filz 2013). Las mariposas con hábitats de alta especialización, por ejemplo, usualmente se encuentran en bosques bien preservados porque su supervivencia y reproducción dependen de las condiciones y recursos que sólo esos hábitats pueden proveerles (Perfecto et al. 2003, Mas y Dietsch 2004, Veddeler et al. 2005, Barlow et al. 2007, 2008, Barranco-León et al. 2016). Contrariamente, mariposas generalistas a menudo presentan altas abundancias en sitios con cambios de uso de suelo, porque ellas toman ventaja de los nuevos recursos que aparecen en estos sistemas (Hamer et al 1997, Fermon et al. 2005, Balam-Ballote y León-Cortés 2010, Barranco-León et al. 2016, Pérez-García et al., 2018).

Con base a lo anterior, en este estudio se consideran tres preguntas principales: (1) ¿Las mariposas responden de manera diferenciada a los cambios de uso de suelo que implican una remoción parcial o completa de la cobertura forestal?; (2) ¿Estos efectos varían entre especies especialistas y generalistas?; y (3) ¿Son estos efectos consistentes entre bosques tropicales y templados? Para responder estas preguntas, se usó un meta-análisis porque esta técnica estadística permite visualizar patrones generales para un fenómeno dado, usando datos de estudios previos (Gurevitch y Hedges 1999). De esta manera, realizar un meta-análisis que incluye datos de bosques diferentes a nivel mundial puede proveer conocimiento general de cómo las mariposas diurnas responden a los cambios de uso de suelo, y esto puede ayudar a vislumbrar la compatibilidad entre la conservación biológica del grupo y las actividades humanas.

MÉTODOS

Compilación de datos

Para obtener los datos requeridos para los meta-análisis se realizaron búsquedas exhaustivas de publicaciones en bases de datos científicas que abarcan desde 1950 hasta 2018. Estas bases de datos incluyen SCOPUS

(www.scopus.com, © 2018 Elsevier BV), Web of Science (www.webofknowledge.com © 2018 Clarivate Analytics), JSTOR (www.jstor.org, © 2019 Ithaka), REDALyC (www.redalyc.org, © 2018 Universidad Autónoma del Estado de México) y SciELO (www.scielo.org, © 2018 BIREME / OPS / OMS). Nuestras búsquedas también incluyeron depósitos de tesis de universidades porque estos documentos también pueden contener datos de nuestro interés. En todos los casos se buscaron investigaciones que contuvieran combinaciones de las siguientes palabras clave en sus títulos y/o resúmenes: mariposas, deforestación, disturbios, bosques, pérdida de hábitat y cambio en el uso de la tierra. Estas palabras clave se usaron en inglés y español, y se eliminaron los estudios duplicados. Se recopilaron un total de 269 documentos, pero solo se seleccionaron los estudios que cumplían con los siguientes dos criterios: (1) que tomaran muestras de mariposas utilizando transectos de observación y/o trampas dispuestas en transectos, ya que estos métodos son los más precisos para evaluar la diversidad de este grupo de organismos en ecosistemas forestales; y (2) los estudios deben informar la presencia de mariposas dentro de bosques bien conservados y en hábitats perturbados por el ser humano (es decir, sitios en los que el bosque fue eliminado parcial o totalmente). Esto dio como resultado 46 estudios, publicados entre 1993 y 2017 (ver Anexo 1), de los cuales 37 se realizaron en bosques tropicales (cinco en África, 17 en América y 15 en Asia) y nueve en bosques templados (uno en África, seis en América y dos en Europa).

Estos estudios se utilizaron para construir una base de datos en la que cada especie de mariposa de cada localidad se consideraba como un caso de estudio en los meta-análisis (3173 casos en total; Anexo 1). Cada caso de estudio se clasificó de acuerdo con el clima del sitio de estudio, los requisitos de hábitat de la especie y su principal hábito de alimentación. El clima de los sitios se clasificó como tropical o templado utilizando el mapa mundial del clima digital Köppen-Geiger de Kottek et al. (2006). Los requisitos de hábitat y los hábitos de alimentación de las especies se obtuvieron de bases de datos en línea, incluidas Butterflies of America (www.butterfliesofamerica.com), Butterflies y Moths of North America (www.butterfliesandmoths.org), Natural History Museum of London (www.nhm.ac

.uk), Portal de Biodiversidad de India (indiabiodiversity.org), Mariposas de Samui (www.samuibutterflies.com), Círculo de Mariposas (www.butterflycircle.com), Insectos del Mundo (www.insecta.pro), Base de Datos de Mariposas Africanas (www.abdb-africa.org), Catálogo de la vida (www.catalogueoflife.org), Mariposas y polillas de África occidental (www.westafricanlepidoptera.com), Lepidópteros y su ecología (www.pyrgus.de), Mariposas del Reino Unido (www.ukbutterflies.co.uk), Butterflies of France (www.butterfliesoffrance.com), Lepidópteros de África Occidental (www.westafricanlepidoptera.com), y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (www.stri.si.edu).

Las mariposas se clasificaron en dos grupos principales según sus requisitos de hábitat: (1) mariposas especializadas que requieren hábitats forestales para desarrollar sus ciclos de vida, y (2) mariposas generalistas que pueden sobrevivir y reproducirse en hábitats perturbados por humanos. Además, se identificaron tres hábitos de alimentación principales entre las especies incluidas en la base de datos, que comprenden: (1) mariposas que se alimentan de frutas, principalmente de fruta podrida; (2) mariposas que se alimentan de néctar, principalmente del néctar de las flores; y (3) mariposas de charcos de barro, que absorben nutrientes de sustancias húmedas como el barro, la carroña y los excrementos de aves y mamíferos. Finalmente, la presencia/ausencia de especies en bosques bien conservados, parcialmente eliminados y totalmente eliminados se indicó como una respuesta binaria (1/0, respectivamente), porque el interés de estudio era realizar comparaciones por pares entre la situación de control (bosque bien conservado) y la situación del tratamiento (bosque parcialmente eliminado y bosque totalmente eliminado).

Meta-análisis

El primer paso para realizar un meta-análisis es seleccionar una medida del tamaño del efecto que resuma adecuadamente los resultados en los casos de estudio (Borenstein et al. 2009). Dado que el objetivo fue identificar las respuestas de las mariposas frente a la eliminación parcial o total del bosque utilizando variables binarias (presencia/ausencia), los tamaños del efecto se estimaron con la

métrica de diferencia de riesgo, que se calcula como la diferencia entre dos proporciones cuando la variable de respuesta es dicotómica (Bonett y Price 2014). Los meta-análisis descritos a continuación se realizaron en R 3.4 utilizando el paquete METAFOR (Viechtbauer 2010), que proporciona la diferencia de riesgo promedio con su intervalo de confianza del 95% para los casos de estudio bajo análisis. En los meta-análisis, se asume que las mariposas no están asociadas con un tipo de hábitat dado cuando la diferencia de riesgo promedio no difería de cero (es decir, el valor cero se incluye dentro del IC del 95%). Por el contrario, si la diferencia de riesgo promedio fue significativamente mayor o menor que cero, se asume que las mariposas se asociaron con bosques bien conservados o hábitats perturbados por el hombre, respectivamente.

En los meta-análisis, los datos de bosques bien conservados siempre se utilizaron como grupo control, mientras que los datos de bosques eliminados parcial y totalmente se utilizaron por separado como grupo de tratamiento. Nuestra primera ronda de meta-análisis se abordó para identificar si las mariposas muestran patrones de distribución general entre hábitats bien conservados y perturbados por el hombre (bosques eliminados parcial y totalmente), independientemente de sus requisitos de hábitat y hábitos de alimentación. Estos meta-análisis se realizaron primero utilizando todos los casos de estudio y luego se realizaron por separado para sitios tropicales y templados.

Después de esto, se realizó un meta-análisis centrado en identificar los patrones de respuesta de mariposas especializadas y generalistas, así como los patrones de respuesta de especies con diferentes hábitos alimenticios. Sin embargo, debido a que la información sobre la preferencia del hábitat y los hábitos de alimentación no estaba disponible para todas las especies, estos últimos meta-análisis solo incluyeron casos de estudio que se pudieron clasificar de acuerdo con estos criterios.

Se usaron modelos de efectos aleatorios para todos los meta-análisis porque no había razones a priori para suponer que los estudios son idénticos (homogéneos) en sus tamaños de efecto (Borenstein et al. 2009). Para corroborar esta suposición,

se calculó la varianza entre estudios (τ^2) para los estudios incluidos en cada meta-análisis y se realizó una prueba Cochran Q (Cochran 1954). Si esta prueba indica que τ^2 difiere significativamente de cero, entonces se supone que los estudios tienen efectos heterogéneos y, por lo tanto, un modelo de efectos aleatorios es apropiado para evaluar la importancia del tamaño promedio de los efectos (Borenstein et al. 2009). Además, para cada meta-análisis se calculó el estadístico de heterogeneidad I^2 , que oscila entre 0% y 100% e indica cuánta variación en los tamaños del efecto puede atribuirse a τ^2 (Higgins y Thompson 2002). Alternativamente, I^2 puede interpretarse como la fracción de la varianza de la muestra no atribuible al error de muestreo (Nakagawa 2017).

RESULTADOS

Las pruebas de Cochran Q indicaron que había una heterogeneidad sustancial entre los estudios incluidos en cada meta-análisis para respaldar el uso de modelos de efectos aleatorios para calcular los tamaños del efecto promedio (τ^2 difirió significativamente de cero en todos los casos; Cuadro 1). De hecho, el estadístico de heterogeneidad (I^2) fue superior al 70% en todos los casos (Cuadro 1), lo que indica que la mayor parte de la variación en los tamaños del efecto entre los estudios no se debe a un error de muestreo. Por lo tanto, se supone que los resultados de los meta-análisis descritos a continuación son lo suficientemente sólidos como para hacer generalizaciones basadas en sus tamaños de efecto promedio.

El tamaño del efecto general que compara la distribución de las mariposas entre hábitats bien conservados y perturbados por el hombre no difirió de cero cuando se calcularon sin considerar el tipo de clima al que pertenecen los casos de cada estudio, las preferencias de hábitat de las especies o sus hábitos alimenticios (Fig. 1). Sin embargo, surgieron diferentes patrones cuando los tamaños de los efectos se calcularon por separado para cada tipo de clima.

Cuadro 1. Estadísticas de heterogeneidad del meta-análisis. El meta-análisis compara la distribución de mariposas entre combinación de pares de tipos de hábitat (WPF = bosques bien preservados o primarios; PRF = Bosques parcialmente removidos; FRF = Bosques totalmente removidos) y, para cada caso analizado. El cuadro muestra la varianza entre estudios (τ^2), el estadístico de Cochran (Q; un asterisco señala los valores de τ^2 que fueron significativamente diferentes de 0), y la heterogeneidad estadística (I^2).

Tipo de clima	Tipos de hábitat bajo análisis	No aplica criterio de clasificación	τ^2	Q	I^2
Efecto promedio	WPF vs. PRF	-	0.032	258.393*	86.455
Efecto promedio	WPF vs. FRF	-	0.029	220.668*	86.858
Tropical	WPF vs. PRF	-	0.032	29.145*	82.844
Tropical	WPF vs. FRF	-	0.099	786.039*	96.183
Templado	WPF vs. PRF	-	0.083	535.291*	95.703
Templado	WPF vs. FRF	-	0.220	245.949*	97.56
Tipo clima	Tipos de hábitat bajo análisis	No aplica criterio de clasificación	τ^2	Q	I^2
Efecto promedio	WPF vs. PRF	Especialista	0.038	114.521*	76.267
Efecto promedio	WPF vs. PRF	Generalista	0.035	142.676*	76.17
Tropical	WPF vs. PRF	Especialista	0.037	92.941*	76.797
Tropical	WPF vs. PRF	Generalista	0.035	128.942*	78.285
Templado	WPF vs. PRF	Especialista	0.041	116.232*	79.217
Templado	WPF vs. PRF	Generalista	0.011	29.869*	79.335
Efecto promedio	WPF vs. FRF	Especialista	0.110	287.337*	89.559
Efecto promedio	WPF vs. FRF	Generalista	0.138	502.14*	94.026
Tropical	WPF vs. FRF	Especialista	0.078	167.599*	86.277
Tropical	WPF vs. FRF	Generalista	0.137	383.563*	94.004
Templado	WPF vs. FRF	Especialista	0.356	119.487*	94.979
Templado	WPF vs. FRF	Generalista	0.140	92.967*	93.546
Tipo clima	Tipos de hábitat bajo análisis	Tipo de alimentación	τ^2	Q	I^2
Efecto promedio	WPF vs. PRF	Frugívora	0.026	115.782*	71.498
Efecto promedio	WPF vs. PRF	Nectarívora	0.037	82.947*	71.066
Tipo clima	Tipos de hábitat bajo análisis	Tipo de alimentación	τ^2	Q	I^2
Efecto promedio	WPF vs. PRF	Acimófaga	0.018	55.522*	42.366
Tropical	WPF vs. PRF	Frugívora	0.026	107.047*	72.909
Tropical	WPF vs. PRF	Nectarívora	0.028	166.094*	82.54
Tropical	WPF vs. PRF	Acimófaga	0.021	51.915*	76.065
Templado	WPF vs. PRF	Frugívora	0.019	31.268*	72.619
Templado	WPF vs. PRF	Nectarívora	0.032	17.537*	77.192
Templado	WPF vs. PRF	Acimófaga	0.020	48.364*	80.342

Efecto promedio	WPF vs. FRF	Frugívora	0.084	267.34*	89.152
Efecto promedio	WPF vs. FRF	Nectarívora	0.158	375.485*	93.608
Efecto promedio	WPF vs. FRF	Acimófaga	0.057	93.254*	71.047
Tropical	WPF vs. FRF	Frugívora	0.078	227.037*	89.869
Tropical	WPF vs. FRF	Nectarívora	0.144	206.583*	91.771
Tropical	WPF vs. FRF	Acimófaga	0.050	73.350*	70.007
Templado	WPF vs. FRF	Frugívora	0.175	132.601*	95.475
Templado	WPF vs. FRF	Nectarívora	0.198	27.980*	82.130
Templado	WPF vs. FRF	Acimófaga	0.191	17.075*	76.574

En los bosques tropicales, no se encontraron efectos para los cambios en el uso de la tierra que impliquen la eliminación parcial de la vegetación, pero las mariposas se concentraron dentro de los hábitats perturbados por el hombre en aquellos casos en que la vegetación se eliminó por completo y se reemplazó por el uso de la tierra por los humanos (Fig. 1). En climas templados, por otro lado, las mariposas siempre se distribuyen hacia bosques bien conservados, independientemente de si hubo eliminación parcial o total de la vegetación (Fig. 1).

Cuando las preferencias de hábitat de las especies se consideraron como criterio de clasificación de los casos de estudio, los tamaños del efecto global (es decir, independientemente del tipo de clima) indicaron frecuencias de ocurrencia más altas de mariposas especializadas dentro de bosques bien conservados que en hábitats perturbados por el hombre, tanto donde la vegetación fue parcialmente eliminada (Fig. 2A), como donde la vegetación fue totalmente eliminada (Fig. 2B), mientras que lo contrario se encontró para las especies generalistas. Las mariposas especializadas mantuvieron la preferencia por bosques bien conservados en climas tropicales y templados (Fig. 2).

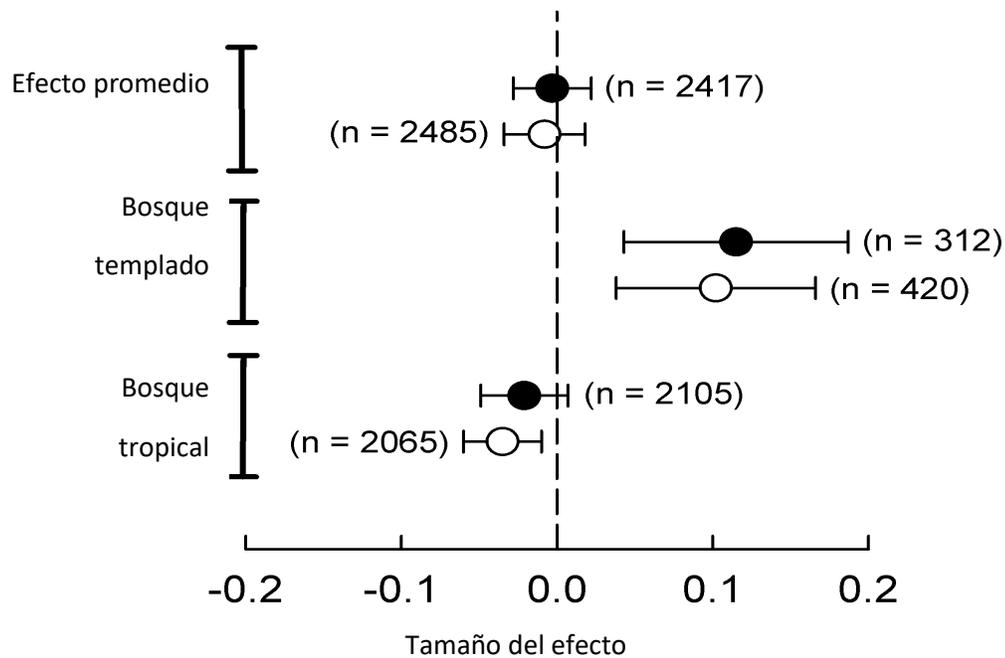


Figura 1. Tamaños de efecto (diferencia de tasa promedio \pm 95% CI) comparando frecuencias de ocurrencia de mariposas entre bosques bien conservados y hábitats donde el bosque fue parcialmente eliminado (símbolos negros) y completamente eliminado (símbolos blancos). Estos análisis se realizaron independientemente de las preferencias del hábitat y los hábitos de alimentación de las especies. Se calcularon los tamaños generales del efecto, incluidos todos los casos de estudio, y luego se calcularon por separado para los bosques tropicales y templados. El número de casos de estudio incluidos en cada meta-análisis se indica entre paréntesis al lado de los símbolos. Los tamaños de efecto positivo indican una mayor incidencia de especies de mariposas en bosques bien conservados, mientras que los valores negativos indican una mayor incidencia en hábitats perturbados por el hombre. Se suponen efectos significativos si el IC del 95% no incluye el valor cero (línea punteada vertical).

Sin embargo, las mariposas generalistas solo mantuvieron su preferencia por los hábitats perturbados por el hombre en los bosques tropicales, mientras que no se encontraron preferencias por ningún tipo de hábitat en climas templados (Fig. 2).

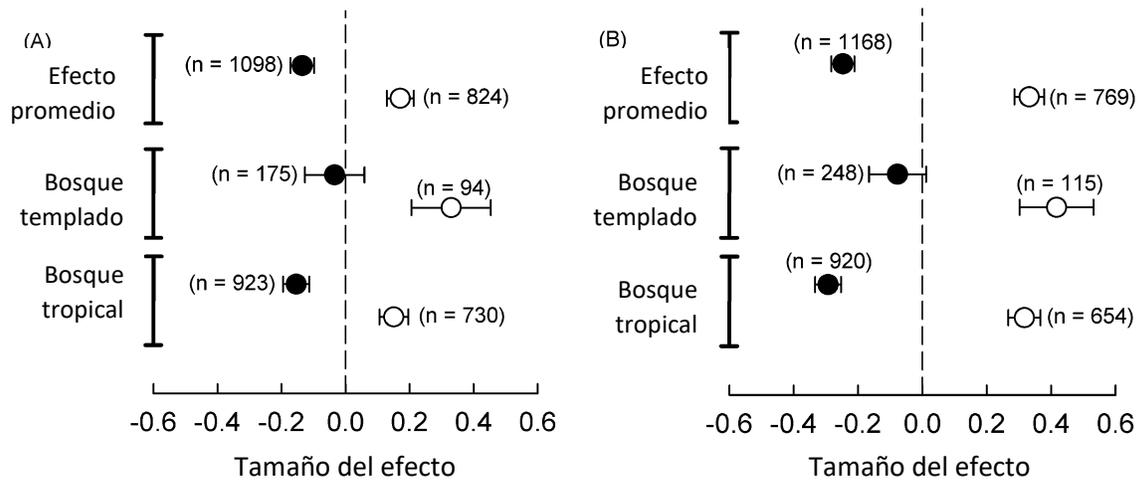


Figura 2. Tamaños de efectos (diferencia de tasa promedio \pm 95% CI) comparando frecuencias de ocurrencia de mariposas generalistas de hábitat (símbolos blancos) y mariposas especializadas de hábitat (símbolos negros) entre bosques bien conservados y hábitats donde el bosque fue parcialmente eliminado (A), así como entre bosques bien conservados y hábitats donde los bosques fueron completamente eliminados (B). Se calcularon los tamaños generales del efecto, incluidos todos los casos de estudio, y luego se calcularon por separado para los bosques tropicales y templados. El número de casos de estudio incluidos en cada meta-análisis se indica entre paréntesis al lado de los símbolos. Los tamaños de efecto positivo indican una mayor incidencia de especies de mariposas en bosques bien conservados, mientras que los valores negativos indican una mayor incidencia en hábitats perturbados por el hombre. Se suponen efectos significativos si el IC del 95% no incluye el valor cero (línea punteada vertical).

Los meta-análisis que incluyeron los hábitos alimenticios de las mariposas como criterio de clasificación de los casos de estudio indicaron diferentes patrones de distribución para cada gremio trófico. Los tamaños del efecto general (es decir, independientemente del tipo de clima) calculados para las mariposas que se alimentan de frutas indicaron que estas especies prefieren bosques bien conservados, tanto donde los hábitats en los que la vegetación se eliminó parcialmente, como donde se eliminó totalmente, y estos patrones de distribución fueron consistentes a través de climas tropicales y templados (Fig. 3). Cuando la vegetación se eliminó parcialmente, el tamaño del efecto general comparando la distribución de mariposas que se alimentan de néctar entre bosques bien conservados y hábitats perturbados por el hombre no fue diferente de cero (Fig. 3A), mientras que donde la vegetación se eliminó por completo, el tamaño del efecto

general indicó que la incidencia de este gremio trófico es mayor en los hábitats perturbados por el hombre (Fig. 3B). Sin embargo, cuando estas comparaciones se realizaron por separado para cada tipo de clima, las mariposas que se alimentan de néctar de los bosques tropicales siempre se asociaron con hábitats perturbados por el hombre, independientemente de si la vegetación se eliminó parcial o totalmente, mientras que no se encontraron preferencias para ningún tipo de hábitat en climas templados (Fig. 3). Los tamaños del efecto general calculados para las mariposas que se alimentan de lodos, indicaron que este gremio trófico prefiere hábitats perturbados por el hombre (ya sea donde se eliminó parcial o totalmente la vegetación) sobre bosques bien conservados, pero este patrón de distribución se mantuvo solo en bosques tropicales y no se prefirió algún tipo de hábitat en climas templados (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que cuando el análisis incluye a todas las mariposas en general (sin considerar ninguna subclasificación), la frecuencia de ocurrencia de las mariposas no se inclina hacia algún tipo de condición de hábitat. Pero cuando este análisis considera alguna subclasificación, los resultados cambian. Por ejemplo, por tipo de ecosistema se puede observar que las especies de bosques templados tienen una mayor frecuencia de ocurrencia en los bosques primarios, mientras que en los bosques tropicales esta frecuencia es mayor en los bosques eliminados total o parcialmente. Posiblemente en los bosques templados, los cambios físico-ambientales derivados de la transformación del bosque son más drásticos, ya que naturalmente presentan variaciones en sus condiciones ambientales durante el año, eventos muy calurosos y secos (primavera-verano) o muy fríos y ventosos (otoño-invierno), por lo que los bosques conservados pueden servir como lugares de refugio para las mariposas.

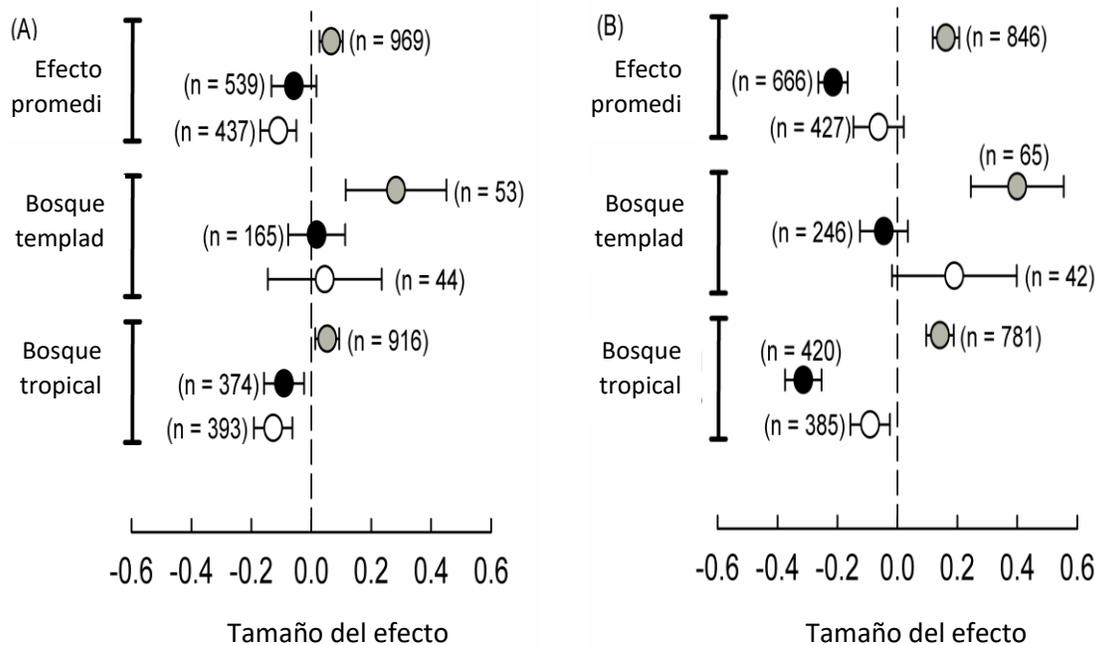


Figura 3. Tamaños de efecto (diferencia de tasa promedio \pm 95% CI) comparando las frecuencias de ocurrencia de mariposas que se alimentan de frutas (símbolos grises), mariposas que se alimentan de néctar (símbolos negros) y mariposas comedoras de lodo (símbolos blancos) entre bosques y hábitats bien conservados donde se eliminó parcialmente el bosque (A), así como entre bosques bien conservados y hábitats donde los bosques se eliminaron por completo (B). Se calcularon los tamaños generales del efecto, incluidos todos los casos de estudio, y luego se calcularon por separado para los bosques tropicales y templados. El número de casos de estudio incluidos en cada meta-análisis se indica entre paréntesis al lado de los símbolos. Los tamaños de efecto positivo indican una mayor incidencia de especies de mariposas en bosques bien conservados, mientras que los valores negativos indican una mayor incidencia en hábitats perturbados por el hombre. Se suponen efectos significativos si el IC del 95% no incluye el valor cero (línea punteada vertical).

Algunos estudios en bosques templados demuestran cómo los factores ambientales como la temperatura y la humedad cambian significativamente cuando se elimina la cubierta arbórea, y esto influye en diferentes aspectos de los organismos (Badano et al. 2018).

Por otro lado, los meta-análisis en los bosques tropicales no presentaron una frecuencia de ocurrencia alta de las mariposas hacia los bosques parcialmente eliminados, pero sí la presentaron cuando el bosque se elimina por completo. Esto ciertamente requiere ser analizado cuidadosamente, para que no pueda dar lugar a conclusiones erróneas con respecto a la conservación del grupo, por eso es necesario considerar todos los factores que pueden originar este resultado. A diferencia de los bosques templados, los bosques tropicales tienen una mayor capacidad de recuperación, lo que les permite regenerarse rápidamente si las condiciones adecuadas están presentes (Calderón-Aguilera et al. 2012), es decir, las mariposas todavía tienen refugio y alimentos suficientes para su supervivencia y aún más si el bosque solo se elimina parcialmente.

Otro factor importante en estos hábitats modificados es la presencia de néctar. Cuando se abren claros en los bosques, los procesos de sucesión generan un crecimiento de plantas herbáceas que pueden servir como alimento tanto para adultos como para larvas de mariposas. En este sentido, se puede suponer que las larvas y las mariposas tendrían una mayor variedad de especies de plantas para alimentarse en los bosques tropicales que en los bosques templados, ya que las primeras albergan una mayor cantidad de especies y los procesos de sucesión secundaria son más rápidos (Norden 2014). Se sabe, además, que las larvas de mariposas en los bosques tropicales se especializan en alimentarse de familias de plantas y no de una especie en particular (mariposas de América); por lo tanto, incluso cuando la transformación del bosque elimina varias especies de plantas, aún pueden encontrar plantas de la misma familia para alimentarse. En contraste, se puede suponer que las larvas de los bosques templados son más específicas de sus plantas hospedadoras, debido a la menor diversidad taxonómica de las plantas que existe (Norden 2014); Esto sugiere que la probabilidad de perder opciones alimenticias es mayor y, por lo tanto, las mariposas no pueden enfrentar la pérdida de estos recursos.

Por su parte, dado que las especies especializadas requieren condiciones ambientales más estrictas para su supervivencia (Maliakal 2003), no es

sorprendente que en todos los análisis se haya encontrado una frecuencia de incidencia alta en los bosques conservados, tanto en bosques templados como en bosques tropicales. Por el contrario, con las especies generalistas no se encontró esta tendencia hacia los bosques que involucraban la eliminación parcial o total de la vegetación, excepto en el caso de los bosques templados, donde hubo una alta frecuencia de incidencia hacia alguna condición. En general, esto sugiere que las especies generalistas no discriminan entre estos bosques, como lo mencionan Bubová et al (2015), donde argumentan que la apertura de algunos claros dentro del sotobosque puede crear condiciones adecuadas para el establecimiento de más especies de mariposas.

Otro meta-análisis mostró que las especies de mariposas que se alimentan de frutas siempre estuvieron relacionadas con los bosques conservados, independientemente de si son bosques templados o tropicales, posiblemente relacionados con la madurez de los árboles o arbustos que permiten la producción de frutas y su descomposición como resultado de las condiciones climáticas; y características biológicas de estos sitios. Si bien los alimentadores de néctar (polinizador) y las especies comedoras de lodo no presentaron una frecuencia de incidencia significativa hacia los bosques parcialmente eliminados o totalmente eliminados, lo que tiene sentido si se tiene en cuenta que los claros generados en estos bosques abren la posibilidad de un rápido crecimiento de las plantas con flores (Bubová et al 2015), y deja a su vez espacios que permiten la formación de bancos de tierra o barro que otorgan otros recursos adicionales para el grupo. Sin embargo, muchas mariposas no viven completamente en este tipo de hábitat y aún requieren áreas boscosas en las que puedan protegerse de factores ambientales como el sol, la sequía e incluso depredadores.

En este trabajo, se considera que la clasificación de los hábitats con respecto a la eliminación de vegetación fue adecuada, porque a este nivel se pudo detectar la magnitud de la respuesta general de los patrones de preferencia de las mariposas hacia estos cambios. Esto muestra un panorama más amplio de la posible respuesta de las mariposas a los cambios en la cubierta forestal. Asimismo, se puede señalar

que esta respuesta depende en gran medida del tipo de bosque (tropical o templado), que posiblemente se deba a las condiciones micro climáticas que necesitan estos organismos para sobrevivir. También se pudieron identificar dos aspectos que podrían ser relevantes en las estrategias de conservación, por un lado, las especies nectarívoras no parecen verse afectadas por los cambios forestales debido a su alta frecuencia de incidencia hacia los bosques eliminados parcial y totalmente; y, por otro lado, están las especies frugívoras, que parecen estar amenazadas por los cambios en el bosque. Sin embargo, este es un tema de análisis particular, ya que se sabe que muchas especies de mariposas pueden presentar más de un tipo de preferencia alimentaria (Molleman et al. 2005, Legal et al. 2017), es decir, pueden ser nectarívoras como, así como detritófagas y frugívoras, e incluso presentar los tres tipos de preferencia alimenticia.

CONCLUSIONES

A pesar de que probablemente los lepidópteros sean uno de los grupos biológicos más estudiados en todo el mundo (incluyendo estudios sobre ecología, fenología, lista de especies, movimiento, patrones, etc.), este grupo al ser muy diverso, sigue representando un gran desafío en ecología, sobre todo cuando se pretende buscar patrones generalizados, ya que tal como se demostró en este estudio, estos patrones solo se presentan bajo condiciones particulares, como por ejemplo la regionalización, el tipo de preferencia de hábitat o al tipo de alimentación. Por otro lado, también hay una gran brecha en el conocimiento básico sobre su biología, especialmente en los bosques tropicales donde ni siquiera se conoce completamente el inventario de especies. Por lo tanto, con los resultados de este trabajo se puede contribuir al conocimiento generalizado de las mariposas, con el objetivo de agregar a la búsqueda de patrones que ayuden a comprender la respuesta de este grupo a los cambios en el entorno.

LITERATURA CITADA

- Badano, E.I., Guerra-Coss, F.A., Gelviz-Gelves, S.M., Flores, J., Delgado-Sánchez, P., 2018. Functional responses of recently emerged seedlings of an endemic Mexican oak (*Quercus eduardii*) under climate change conditions. *Botanical Sciences* 96(4): 582-597.
- Balam-Ballote, Y., León-Cortés, J.L., 2010. Forest management and biodiversity: A study of an indicator insect group in Southern México. *Interciencia* 35(7): 526-533.
- Barlow, J., Overal, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A., Peres, C.A., 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology* 44: 1001-1012.
- Barlow, J., Araujo, I, S. Overal, W.L., Gardner, T.A., Da Silva, F., Lake, I.R., Peres, C.A., 2008. Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical Eucalyptus plantations. *Biodiversity Conservation* 17: 1089-1104.
- Barranco-León, M., Luna-Castellanos, F., Vergara, C.H., Badano, E.I., 2016. Butterfly conservation within cities: a landscape scale approach integrating natural habitats and abandoned fields in central Mexico. *Tropical Conservation Science* 9(2): 607-628.
- Bonett, D.G., Price, R.M., 2014. Meta-analysis methods for risk differences. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* 67: 371-387.
- Borenstein, M., 2009. Effect Sizes for Continuous Data. In Cooper H, Hedges LV, Valentine JC (eds) *The Handbook of Research Synthesis and Meta-Analysis*, 2nd edition. Russell Sage Foundation, New York, pp. 221-235.
- Brodsky, A.K., 1991. Vortex formation in the tethered flight of the peacock butterfly *Inachis io* L. (Lepidoptera, Nymphalidae) and some aspects of insect flight evolution. *Journal of Experimental Biology* 161: 77-95.
- Brook, B.E., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A., 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23(89): 453-460.
- Bubová, T., Vrabec, V., Kulma, M., Nowicki, P., 2015. Land management impacts on European butterflies of conservation concern: a review. *Journal Insect Conservation* 19: 805-821.
- Calderon-Aguilera, L.E., Rivera-Monroy, V.E., Porter-Bolland, L., Martínez-Yrizar, A., Ladah, L.B., Martínez-Ramos, M., Alcocer, J., Santiago-Pérez, A.L., Hernandez-Arana, H., Reyes-Gómez, V.M., Pérez-Salicrup, D.R., Díaz-Nuñez, V., Sosa-Ramírez, J., Herrera-Silveira, J., Búrquez, A., 2012. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity Conservation* 21: 589-617.

- Cardinale, B., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C.H., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardlw, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreaua, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem ,S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Cochran, W.G., 1954. The combination of estimates from different experiments. *Biometrics* 10(1): 101-29.
- Collen, B., Loh, J., Whitmee, S., McRae, L., Amin, R., Baillie, J, 2009. Monitoring change in vertebrate abundance: the licong planet index. *Conservation Biology* 23(2): 317-327.
- Fermon, H., Waltert, M., Vane-Wright, R.I., Mühlenberg, M., 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: Impacts for Conservation. *Biodiversity and Conservation*: 14: 333-350.
- Filz, K.J., Engler, J.O., Stoffels, J., Weitzel, M., Schmitt, T., 2013. Missing the target? A critical view on butterfly conservation efforts on calcareous grasslands in south-western Germany. *Biodiversity Conservation* 22: 2223-2241.
- García-García, J.L., Santos-Moreno, A., 2014. Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 62(1): 217-239.
- García-Morales, R., Badano, E., Moreno, C., 2013. Response of neotropical bat assemblages to human land use. *Conservation Biology* 24(5): 1096-1106.
- Gibson, L., Ming Lee, T., Pin Koh, L., Brookk, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C., Laurance, W., Lovejoy, T., Sodhi, N., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478: 378-381.
- Gurevitch, J., Hedges, L., 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* 80(4): 1142-1149.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., Lace, L.A., Langan, A.M., 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography* 24: 67-75.
- Hansen, J., Ruedy, R., Sato, M., Lo, K., 2010. Global surface temperature change. *Reviews of Geophysics* 48 (4): 1-29.
- Higgins, J.P.T., Thompson, S.F., 2002. Quantifying heterogeneity in a meta-analysis. *Statistics in Medicine* 21: 1539-1558.
- Keenan, R.J., Reams, G.A., Achard, F., De Freitas, J.V., Grainger, A., Lindquist, E., 2015. Dynamics of global forest area: results from the FAO global forest resources assessment. *Forest Ecology and Management* 352: 9-20.

- Kimmins, J.P., 2004. *Forest Ecology*, 3rd edition. Prentice Hall, New Jersey. 611 pp.
- Kottek, M., Jürgen, G., Christoph, B., Bruno, R., Franz, R., 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3): 259-263.
- Legal, L., Dorado, O., Albre, J., Bermudez, K., López, K., 2017. *Mariposas diurnas. Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Estado de Morelos, México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos y Trópico Seco Ediciones. México*
- Maliakal, S.K., 2003. Demografía y preferencias microambientales de dos especies endémicas de Florida en comparación con dos congéneres de amplia distribución. *Ecosistemas* 12(2): 1-5.
- Mas, A.H., Dietsch, T.V., 2004. Linking shade coffee certification to biodiversity conservation: butterflies and birds in Chiapas, Mexico. *Ecological Applications* 14(3): 642-654.
- Molleman, F., Krenn, H.W., Van Alphen, M.E., Brakefield, P.M., Devries, P.J., Zwaan, B.J., 2005. Food intake of fruit-feeding butterflies: evidence for adaptive variation in proboscis morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 86(86): 333-343.
- Murphy, G.E.P., Romanuk, T.N., 2014. A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4(1): 91–103.
- Nakagawa, S., Noble, D.W.A., Senior, A.M., Lagisz, M., 2017. Meta-evaluation of meta-analysis: ten appraisal questions for biologists. *BMC Biology* 15(18): 1-14.
- Newbold, T., Scharlemann, J.P.W., Butchart, S.H.M., Sekercioglu, C.H., Alkemade, R., Booth, H., Purves, D.W., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520: 45-50.
- Norden, N., 2014. Del por qué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal* 7(2): 247-261.
- Nordqvist, E., 2009. *Butterflies as indicators of forest quality in miombo woodlands, Tanzania. Master Thesis. Uppsala Universitet-Sweden*
- Paquet, J.Y., Vandevyvre, X., Delahaye, L., Rondeux, J., 2006. Bird assemblages in a mixed woodland-farmland landscape: the conservation value of silviculture-dependant open areas in plantation forest. *Forest Ecology and Management* 227(1-2): 59-70.

- Pérez-García, O., Benjamín, T.J., Tobar López, D., 2018. Los agroecosistemas cafetaleros modernos y su relación con la conservación de mariposas en paisajes fragmentados. *Revista de Biología Tropical* 66(1): 394-402.
- Perfecto, I., Mas, A., Dietsch, T., Vandermeer, J., 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 12(6): 1239-1252.
- Rittenhouse, T.A., Semlitsch, R.D., 2006. Grasslands as movement barriers for a forest-associated salamander: Migration behavior of adult and juvenile salamanders at a distinct habitat edge. *Biological Conservation* 131(1): 14-22.
- Rodríguez, A., Andrén, H., Jansson, G., 2001. Habitat-mediated predation risk and decision making of small birds at forest edges. *OIKOS* 95: 383-396.
- Rusterholz, H.P., Erhardt, A., 1997. Preferences for nectar sugars in the peacock butterfly, *Inachis io*. *Ecological Entomology* 22: 220-224.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Biodiversity—global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Veddeler, D., Schulze, C.H., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D., Tschardtke, T., 2005. The contribution of tropical secondary forest fragments to the conservation of fruit-feeding butterflies: effects of isolation and age. *Biodiversity & Conservation* 14 (14): 3577-3592.
- Viechtbauer, W., 2010. Conducting meta-analysis in R with the Metafor Package. *Journal of Statistical Software* 36(3): 1-48.
- Wilson, E.O., 1988. The current state of biological diversity. In: *Biodiversity*. National Academy Press, pp 3-18.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38(3): 287-301.

Anexo 1. Lista de trabajos incluidos en el meta-análisis, por año, país donde el estudio fue conducido, y el número de especies que fueron registradas en las dos condiciones de hábitat que fueron analizados: Parcialmente removidos (PRF), totalmente removidos (WPF).

Literatura	País	Ambiente	PRF	WPF
Addo-Fordjour et al. (2015)	Ghana	Tropical	66	66
Balam et al. (2010)	México	Tropical	16	41
Barbosa et al. (2017)	Brasil	Tropical	43	81
Barlow et al. (2007)	Brasil	Tropical	107	99
Barranco et al. (2016)	México	Tropical	58	90
Basset et al. (2017)	Panamá	Tropical	88	199
Berg et al. (2011)	Suecia	Templado	52	60
Blair y Launer (1997)	USA	Templado	10	8
Bobo et al. (2006)	Cameroon	Tropical	82	77
Concha-Blomfield et al. (2006)	Chile	Templado	9	5
Fermon et al. (2005)	Indonesia	Tropical	34	35
Fermon et al. (2000)	Côte d'Ivoire	Tropical	71	84
Filgueiras et al. (2016)	Brasil	Tropical	34	55
Francesconi et al. (2013_1)	Brasil	Tropical	36	42
Francesconi et al. (2013_2)	Brasil	Tropical	54	47
Ghazoul et al. (2002)	Tailandia	Tropical	39	46
Hamer et al. (1997)	Indonesia	Tropical	24	49
Hamer et al. (2003)	Borneo	Tropical	63	56
Hamer et al. (2005)	India	Tropical	55	56
Hill et al. (1995)	Indonesia	Tropical	37	27
Lewis et al. (2001)	Belize	Tropical	44	43
Lien y Yuan (2003)	Vietnam	Tropical	49	121
Lien y Con (2011)	Vietnam	Tropical	62	76
Lien (2015)	Vietnam	Tropical	86	133
Mahecha-Jiménez et al. (2011)	Colombia	Tropical	11	13
Martínez-Sánchez (2007)	México	Tropical	40	84
Millán et al. (2009)	Colombia	Tropical	18	46
Nordqvist (2009)	Tanzania	Tropical	22	28
Posa y Sodhia (2006)	Philippines	Tropical	28	31
Ribeiro et al. (2012)	Brasil	Tropical	54	62
Sant'Anna et al. (2014)	Brasil	Tropical	28	35
Scriven et al. (2017)	Borneo	Tropical	42	52
Spitzer et al. (1993)	Vietnam	Tropical	77	105
Spitzer et al. (1997)	Vietnam	Tropical	35	52
Stork et al. (2003)	Cameroon	Tropical	119	148
Sundufua y Dumbuya (2008)	Sierra Leone	Templado	124	110
Uehara et al. (2007)	Brasil	Tropical	32	32

Literatura	País	Ambiente	PRF	WPF
Uehara y Freitas (2009)	Brasil	Tropical	11	7
Uehara et al. (2009)	Brasil	Tropical	22	48
Van et al. (2015)	France	Templado	40	36
Veddeler et al. (2005)	Indonesia	Tropical	20	27
Vester et al. (2007-1)	México	Tropical	40	49
Vester et al. (2007-2)	México	Tropical	44	48
Willott et al. (2000)	Borneo	Tropical	36	39
Wood y Gillman (1998)	Vietnam	Tropical	26	50

Referencias del Anexo 1

- Addo-Fordjour, P., Osei, B.A., Kpontsu, E.A., 2015. Butterfly community assemblages in relation to human disturbance in a tropical upland forest in Ghana, and implications for conservation. *Journal of Insect Biodiversity* 3(6): 1-18.
- Balam-Ballote, Y., León-Cortés, J.L., 2010. Forest management and biodiversity: A study of an indicator insect group in Southern México. *Interciencia* 35(7): 526-533.
- Barbosa, E.C., Nogueira de Vasconcelos, R., Mariano-Neto, E., Felipe, B., Cardoso, Z., 2017. Positive forestry: The effect of rubber tree plantations on fruit feeding butterfly assemblages in the Brazilian Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 397: 150-156.
- Barlow, J., Overal, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A., Peres, C.A., 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology* 44: 1001-1012.
- Barranco-León, M.N., Luna-Castellanos, F., Vergara, C.H., Badano, E.I., 2016. Butterfly conservation within cities: A landscape scale approach integrating natural habitats and abandoned fields in Central Mexico. *Tropical Conservation Science* 9(2): 607-628.
- Basset, Y., Barrios, H., Ramirez, J.A., Lopez, Y., Coronado, J., Perez, F., Arizala, S., Bobadilla, R., Leponce, M., 2017. Contrasting the distribution of butterflies and termites in plantations and tropical forests. *Biodiversity Conservation* 26: 151-176.
- Berg, A., Ahrné, K., Öckinger, E., Svensson, R., Söderström, B., 2011. Butterfly distribution and abundance is affected by variation in the swedish forest-framland landscape. *Biological Conservation* 144: 2819-2831.
- Blair, R.B., Launer, A.E., 1997. Butterfly diversity and human land use: species assemblages along and urban gradient. *Biological Conservation* 80: 113-125.
- Bobo, K.S., Waltert, M., Fermon, H., Njokagbor, Mühlenberg, M., 2006. From forest to farmland: butterfly diversity and habitat associations along a gradient of forest conversion in Southwestern Cameroon. *Journal of Insect Conservation* 10: 29-42.

- Concha-Bloomfield, I., Parra, L.E., 2006. Análisis cualitativo y cuantitativo de la diversidad de mariposas de la estación biológica Senda Darwin, Chiloe, X Region, Chile. *Gayana* 70(2): 186-194.
- Fermon, H., Waltert, M., Vane-Wright, R.I., Mühlenberg, M., 2005. Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: Impacts for Conservation. *Biodiversity and Conservation*: 14: 333-350.
- Fermon, H., Waltert, M., Larsen, T.B., Dall'Asta, U., Mühlenberg, 2000. Effects of forest management on diversity and abundance of fruit-feeding nymphalid butterflies in south-eastern Côte d'Ivoire. *Journal of Insect Conservation* 4: 173-189.
- Filgueiras, B.K.C., Melo, D.H.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., Freitas, A.V.L., Iannuzzi, L., 2016. Fruit-feeding butterflies in edge-dominated habitats: community structure, species persistence and cascade effect. *Journal of Insect Conservation* 20: 539-548.
- Francesconi, W., Nair, P.K.R., Levey, D.J., Daniels, J., Cullen, L., 2013. Butterfly distribution in fragmented landscapes containing agroforestry practices in Southeastern Brazil. *Agroforestry Systems* 87: 1321-1338.
- Ghazoul, J., 2002. Impact of logging on the richness and diversity of forest butterflies in a tropical dry forest in Thailand. *Biodiversity and Conservation* 11: 521-541.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., Lacey, L.A., Langan, A.M., 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography* 24: 67-75.
- Hamer, K.K., Hill, J.K., Benedick, S., Mustafa, N., Sherratt, T.N., Maryati, M., Chey, V.K., 2003. Ecology of butterflies in natural and selectively logged forests of Northern Borneo: The importance of habitat heterogeneity. *Journal of Applied Ecology* 40: 150-162.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., Mustafa, N., Benedick, S., Sherratt, T.N., Chey, V.K., Maryati, M., 2005. Temporal variation in abundance and diversity of butterflies in Bornean Rain Forests: Opposite impacts of logging recorded in different seasons. *Journal of Tropical Ecology* 21: 417-425.
- Hill, J.K., Hamer, K.C., Banham, W.M.T., 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32(4): 754-760.
- Lewis, O., 2001. Effect of experimental selective logging on tropical butterflies. *Conservation Biology* 15(2): 389-400.
- Lien, V.V., Yuan, D., 2003. The differences of butterfly (Butterflies, Papilionoidea) communities in habitats with various degrees of disturbance and altitudes in tropical forests of Vietnam. *Biodiversity and Conservation* 12: 1099-1111.
- Lien, V.V., Con, 2011. Diversity pattern of butterfly communities (Lepidoptera, Papilionoidea) in Different Habitat Types in a Tropical Rain Forest of Southern Vietnam. *ISRN Zoology* 2011: 1-8.
- Lien, V.V., 2015. Diversity of butterfly communities in different habitats in limestone tropical rain forest of Vietnam. *Russian Entomology Journal* 24(3): 1-10.

- Mahecha-Jiménez, O.J., Dumar-Rodríguez, J.C., Pycrz, T.W., 2011. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre las comunidades de butterflies de la Tribu Pronophilini a lo largo de un gradiente altitudinal en un bosque andino en Bogotá (Colombia) (Butterflies: Nymphalidae, Satyrinae). *Revista de Lepidopterología* 39(153): 117-126.
- Martínez-Sánchez, N., 2007. Empleo de especies sombrilla en la conservación de la biodiversidad en la Chinantla, México. Tesis de Maestría. IPN-México.
- Millán, C., Chacón, P., Giraldo, A., 2009. Estudio de la comunidad de lepidópteros diurnos en zonas naturales y sistemas productivos del municipio de Caloto (Cauca, Colombia). *Bol.Cient.Mus.Hist.Nat.* 13(1): 185-195.
- Nordqvist, E., 2009. Butterflies as indicators of forest quality in miombo woodlands, Tanzania. Tesis de Maestría. Uppsala Universitet-Sweden.
- Posa, M.R.C., Sodhi, N.S., 2006. Effects of anthropogenic land use on forest birds and butterflies in Subic Bay, Philippines. *Biological Conservation* 129: 256-270.
- Ribeiro, D.B., Freitas, A.V.L., 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal Insect Conservation* 16: 733-744.
- Sant'Anna, C.L.B., Ribeiro, D.B., Garcia, L.C., Freitas, A.V.L., 2014. Fruit-feeding butterfly communities are influenced by restoration age in tropical forests. *Restoration Ecology* 22(4): 480-485.
- Scriven, S.A., Beale, C.M., Benedick, S., Hill, J.K., 2017. Barriers to dispersal of rain forest butterflies in tropical agricultural landscapes. *Biotropica* 49(2): 206-216.
- Spitzer, K., Novotný, V., Tonner, M., Leps, J., 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a montane tropical rain forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* 20: 109-121.
- Spitzer, K., Jaros, J., Havelka, J., Leps, J., 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese Montane Rainforest. *Biological Conservation* 80: 9-15.
- Stork, N.E., Srivastava, D.S., Watt, A.D., Larsen, T.B., 2003. Butterfly diversity and silvicultural practice in lowland rainforests of Cameroon. *Biodiversity and Conservation* 13: 387-410.
- Sundufu, A.J., Dumbuya, R., 2008. Habitat preferences of butterflies in the Bumbuna forest, Northern Sierra Leone. *Journal of Insect Science* 8(64): 1-17.
- Uehara-Prado, M., Spalding, K., Lucci, A.V., 2007. Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography* 16: 43-54.
- Uehara-, M., Freitas, A.V.L., 2009 The effect of rainforest fragmentation on species diversity and mimicry ring composition of ithomiine butterflies. *Insect Conservation and Diversity* 2: 23-28.

- Uehara-Prado, M., De Oliveira, J., De Moura, A., Machado, G., Santos, A., Vaz-de-Mello, F., Freitas, A., 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: a first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1220-1228.
- Van Halder, I., Barnagaud, J.Y., Jactel, H., Barbaro, L., 2015. Woodland habitat quality prevails over fragmentation for shaping butterfly diversity in deciduous forest remnants. *Forest Ecology and Management* 357: 171-180.
- Veddeler, D., Schulze, C.H., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D., Tschardtke, T., 2005. The contribution of tropical secondary forest fragments to the conservation of fruit-feeding butterflies: Effects of isolation and age. *Biodiversity and Conservation* 14: 3577-3592.
- Vester, H.F.M., Lawrence, D., Eastman, J.R., Turner, B.L., Calmé, S., Dickson, R., Pozo, C., Sangermano, F., 2007. Land change in the southern Yucatán and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications* 17(4): 989-1003.
- Willot, S.J., Lim, D.C., Compton, S.G., Sutton, S.L., 2000. Effects of selective logging on the butterflies of a Bornean rainforest. *Conservation Biology* 14(4): 1055-1065.
- Wood, B., Gillman, M.P., 1998. The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. *Biodiversity and Conservation* 7: 597-616.

CAPÍTULO II

ANÁLISIS TEMPORAL DE LA DIVERSIDAD DE MARIPOSAS EN UN GRADIENTE DE SUCESIÓN DE UN BOSQUE TROPICAL FRAGMENTADO DE MÉXICO

RESUMEN

Se analizaron los cambios en la diversidad de las mariposas bajo un esquema de sucesión secundaria en un paisaje fragmentado de la Huasteca de Hidalgo, México durante dos estaciones (lluviosa y seca) y cuatro etapas sucesionales (SS: pastizal, estadio temprano, estadio intermedio y estadio avanzado). Un total de 3,559 individuos de 124 especies de mariposas adultas fueron registradas. Durante la estación lluviosa se encontró el mayor número de especies (104) y la mayor abundancia (2588 individuos).

Memphis pithyusa fue la especie más abundante en todas las etapas sucesionales. Se evaluó el efecto de la sucesión secundaria y la estacionalidad en la diversidad alfa de las mariposas a través de tres órdenes de números de Hill como medidas de diversidad (0D = riqueza de especies, 1D = medida de abundancia en la comunidad y 2D = especies comunes). Se encontró que en q^0D , el pastizal y los primeros SS mantuvieron la mayor diversidad en comparación con las dos últimas etapas; en q^1D , los primeros SS mantuvieron la diversidad más baja, que fue significativamente diferente del resto de las etapas; y en q^2D , el patrón fue opuesto a q^0D ; Las dos etapas más avanzadas fueron las que mantuvieron la mayor diversidad. El análisis de diversidad beta se realizó con datos de abundancia y presencia / ausencia de especies. La composición de las especies fue diferente entre las estaciones lluviosa y seca (ambas evaluadas por abundancia y por presencia / ausencia de especies). La composición de las especies medida por abundancia fue diferente entre la etapa de sucesión de los pastos de ganado en la estación seca y todas las otras etapas de sucesión. Considerando solo la presencia / ausencia, la composición de las especies fue diferente entre la etapa de sucesión de los pastos de ganado y todas las otras etapas de sucesión en ambas estaciones.

Aunque nuestro análisis carece de un bosque primario como referencia, se destaca la importancia de estos bosques secundarios de la Región Huasteca del Estado de Hidalgo de México como reservorios de diversidad de mariposas. Teniendo en cuenta que estos bosques generalmente mantienen una estrecha relación con actividades productivas para el bienestar humano, esto implicaría que deberían incluirse en las políticas públicas para su mantenimiento y conservación.

Palabras clave: cronosecuencia, Huasteca de México, Lepidóptera, diversidad verdadera, anejo forestal, pastizal

INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales del mundo albergan una gran diversidad de especies, aproximadamente dos tercios de la biodiversidad terrestre del planeta (Gardner et al. 2009). Estos bosques mantienen una amplia gama de servicios ecosistémicos, proporcionan el 33% de la producción primaria neta terrestre del mundo, almacenan alrededor del 25% del carbono terrestre y regulan los patrones climáticos globales, especialmente la lluvia y la temperatura (Godoy et al. 2000, Ferraz et al. 2014). Sin embargo, a pesar de esto, en los bosques tropicales los cambios del uso de la tierra causados por las actividades agrícolas han alterado más del 50% de su cobertura original en todo el mundo (Gardner et al. 2009, Hooke y Martín-Duque 2012). En México, particularmente para las selvas altas perennifolias, se ha documentado una reducción de 61.54% de la cobertura original de 17.82 a 9.47 millones de hectáreas para 2005 (de este 67% corresponde a bosques secundarios; para más detalles ver Challenger y Soberón 2008). Por lo tanto, actualmente se observan paisajes con mosaicos de bosques incrustados en matrices agrícolas áreas, plantaciones forestales y/o bosques secundarios en diferentes etapas de sucesión.

Por lo tanto, los estudios sobre sucesión secundaria se han vuelto cada vez más importantes, ya que nos permiten evaluar la respuesta de la biodiversidad a las condiciones ambientales cambiantes resultantes de la recuperación forestal (Guariguata y Ostertag 2001). Especialmente en paisajes fragmentados, estos estudios nos ayudan a comprender los mecanismos y procesos que regulan la biodiversidad en los bosques secundarios (Barlow et al. 2007); Incluso se ha argumentado que los bosques secundarios pueden amortiguar la pérdida de biodiversidad debido a la deforestación (Brook et al. 2006, Wright y Muller-Landau 2006, Gardner et al. 2007). Sin embargo, muchos de estos argumentos provienen de una amplia gama de estudios de plantas (Breugel et al. 2006, Lohbeck et al. 2015, Sanaphre-Villanueva et al. 2017), y se ha hecho poco con respecto a otros grupos taxonómicos (Brown 1984, Bowman et al. 1990).

Las mariposas han sido reconocidas como un grupo adecuado para el estudio de la respuesta de la comunidad a diferentes condiciones ambientales (Bowman et

al. 1990, Spitzer et al. 1993, 1997), lo que las convierte en un buen modelo para estudios de este tipo. Sin embargo, pocos trabajos en este sentido han sido realizados en sucesión secundaria (Barlow et al. 2007). En algunos estudios se ha encontrado que los bosques primarios generalmente contienen una mayor diversidad de mariposas que los bosques secundarios (Beck y Schulze 2000, Barlow et al. 2007), mientras que en otros se ha encontrado que los bosques secundarios jóvenes tienen una mayor diversidad que bosque más antiguo (Beck y Schulze 2000). Sin embargo, ninguno de estos trabajos muestra los factores que influyen en los patrones de cambio en la diversidad de las mariposas a través de gradientes sucesivos. En otros trabajos en bosques secundarios, no se encontraron diferencias en la riqueza de especies, se encontraron diferencias marcadas en la composición de especies (Hernández et al. 2014, Nyafwono et al. 2014).

Además, también se ha observado que brechas forestales, la diversidad de mariposas puede ser mayor que en los bosques cerrados, aunque esta diversidad generalmente está dominada por mariposas generalistas, que pueden usar otros tipos de hábitats que se generan a partir de la sucesión (Spitzer et al. 1997). La presencia de mariposas en paisajes dominados por vegetación secundaria puede verse como un factor favorable e importante, porque su presencia implica que también hay polinizadores deseables y su presencia también implica una fuente confiable de alimento para muchos depredadores (por ejemplo, aves insectívoras, ranas, mamíferos y arañas) dentro del sitio (Bawa et al. 1985, Price 1997).

La región de la Huasteca de México se ha destacado por ser un área importante para la agricultura y la ganadería (Rzedowski 1962). Actualmente, sus paisajes están conformados por una matriz de pastos, tierras de cultivo y zonas de vegetación secundaria (García-Morales 2010), donde la ausencia de grandes parches de vegetación original es notable, particularmente en el área norte del estado de Hidalgo. Algunos estudios en esta región han documentado que la riqueza de especies de murciélagos no varía mucho en fragmentos con diferentes cubiertas forestales (Ávila-Gómez et al. 2015), pero en otros grupos taxonómicos, como los escarabajos de estiércol, se ha encontrado que los pastos mantienen

menos diversidad que el bosque secundario (Barragán et al. 2014). Esto nos lleva a suponer que la dinámica ambiental del paisaje (condiciones bióticas y abióticas) es lo que modula la composición y distribución de las comunidades, sin que esto siga necesariamente un patrón relacionado con la edad de abandono (Cowles 1901).

En este estudio se evaluó la diversidad y la rotación de especies de las comunidades de mariposas, comparando patrones espaciales y estacionales en un análisis de cronosecuencia (tres etapas sucesivas de 1 a 30 años y un sitio con ganado activo). Primero se evaluó si la sucesión secundaria tiene un gradiente creciente en la diversidad de mariposas y un cambio gradual de especies; segundo, se determinó si la estacionalidad afecta la relación; y, en tercer lugar, se analizó qué factores ambientales influyen en la composición de las especies durante la sucesión secundaria.

MÉTODOS

Análisis de datos

Complejidad de muestreo- Se evaluó la integridad de los inventarios en dos niveles de análisis: diversidad total y diversidad en la estación seca y lluviosa, para cada etapa sucesiva. Se calculó la cobertura de la muestra, que es una medida de la integridad del inventario que da la proporción del número total de mariposas en una comunidad que pertenecen a cada especie representada en la muestra.

La cobertura de la muestra se basa en el número total de mariposas registradas, y en el número de especies raras, particularmente singletons (f1) y doubletons (f2), que son las especies representadas por uno y dos individuos respectivamente. La cobertura adquiere valores de 0 a 100; cuando está cerca del 100%, la muestra es más completa y los valores de diversidad (qD) se pueden comparar directamente (Chao y Jost 2012). Para estos análisis, se usó R versión 3.5.2 (R Core Team 2018), empleando el paquete SpadeR (Chao et al. 2016). Este análisis se complementó con curvas de abundancia de rango, que permiten describir

la relación entre poblaciones de especies para cada etapa de sucesión e identificar especies raras, abundantes y muy abundantes (ver Whittaker 1972).

Diversidad de especies- Para el análisis de la diversidad alfa, se comparó la magnitud del cambio entre comunidades en cada etapa de la sucesión secundaria y la temporada. La información obtenida de 3 días se comparó en cada una de las cinco estaciones experimentales, y se usó el método analítico de Chao y Jost (2015) para obtener perfiles de diversidad en los que la diversidad se evalúa en términos de "números efectivos de especies" (qD), un enfoque que es equivalente a los números de Hill (Hill 1973). El exponente q determina la influencia de la abundancia de especies en los valores de diversidad y varía de 0 a infinito (Jost 2006). En este estudio, se utilizaron los tres órdenes: 0D mide la riqueza de especies; 1D (exponencial del índice de Shannon) supone que el peso de una especie particular es proporcional a su abundancia en la comunidad; y 2D (el inverso del índice de Simpson) se basa principalmente en las especies más comunes (Jost 2006, Moreno et al. 2011). También siguiendo la propuesta de Chao y Jost (2015), se aplicó un método analítico para obtener perfiles de entropía y diversidad precisos, continuos, de bajo sesgo, con un enfoque en los bajos órdenes de q ($0 < q < 3$). Para $q = 0$, su estimador se reduce al estimador Chao1; para $q = 1$, su estimador se reduce al estimador de diversidad de Shannon propuesto en Chao et al. (2013); y para $q = 2$, su estimador se reduce a la inversa del estimador imparcial de varianza mínima del índice de Simpson; ver Gotelli y Chao (2013). Se obtuvieron intervalos de confianza del 95% calculados usando un método bootstrap basado en 1000 repeticiones. Para estos análisis se utilizó R versión 3.5.2 (R Core Team 2018), empleando el paquete SpadeR (Chao et al. 2016).

Diversidad beta- El análisis de diversidad beta se llevó a cabo desde un enfoque espacial (que compara las diferentes etapas de la sucesión ecológica) y un enfoque temporal (que compara las dos estaciones del año: lluvioso y seco). Para este análisis se usó la propuesta de Baselga (2010 y 2013), que sugiere usar dos tipos de análisis: 1) con abundancia de especies (beta.bray) y 2) con datos de presencia de presencia de especies (beta.jac).

Para beta.bray, Baselga divide la diversidad β total en dos componentes independientes: i) beta.bray.bal (variación equilibrada de la abundancia), en la que los individuos de algunas especies en un sitio se sustituyen por el mismo número de individuos de diferentes especies en otro sitio); y (ii) beta.bray.gra (gradientes de abundancia), en el que algunos individuos se pierden de un sitio a otro. Para beta.jac, la diversidad β total se divide en dos componentes: i) beta.jne (anidamiento), que ocurre cuando las biotas de los sitios con un menor número de especies son subconjuntos de las biotas en los sitios más ricos; y ii) beta.jtu (recambio espacial), en el que algunas especies son reemplazadas por otras como consecuencia de la clasificación ambiental o las limitaciones espaciales e históricas. Para más detalles, ver Baselga (2010, 2013) y referencias ahí citadas.

Para dividir la diversidad beta en sus componentes, se utilizó el paquete "betapart" R (Baselga y Orme 2012, R Core Team 2018). Tanto la función "beta.pair" (usada para calcular medidas entre pares de sitios) como "beta.multi" (usada para calcular medidas de correspondencia entre sitios múltiples) se usaron para el análisis de abundancia y presencia de especies. Estos análisis se representaron gráficamente usando NMDS (escala multidimensional no métrica), y la importancia de estas similitudes se evaluó mediante un análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA), usando PAST 2.07 (Hamer et al. 2001).

Variables ambientales. Para explorar la relación de los factores ambientales (a nivel de paisaje y local) con los valores de diversidad (0D , 1D y 2D) entre los sitios de cada etapa de la sucesión secundaria, se calculó las correlaciones de orden de rango de Spearman. Para este análisis, los datos de diversidad obtenidos en cada sitio de muestreo se separaron por estaciones del año ($n = 24$); estos se correlacionaron con las variables ambientales obtenidas a nivel local y paisajístico. Para este análisis se usaron los paquetes "MASS" y "ggplot2" en R.

RESULTADOS

Se registraron un total de 3,559 individuos de 124 especies de mariposas adultas. Las especies se distribuyeron en las familias Hesperidae (subfamilia Eudaminae, Hesperinae y Pyrginae), Lycaenidae (subfamilia Polyommatae y Theclinae), Nymphalidae (subfamilia Apaturinae, Biblidinae, Charaxinae, cyrestinae, Danainae, Heliconiinae, Ithomiini, Libytheinae, Limenitidinae, Nymphalinae y Satyrinae), Papilionidae (subfamilia Papilioninae), Pieridae (subfamilia Coliadinae y Pierinae) y Riodinidae (subfamilia Riodininae) (Anexo 1). El estimador de cobertura de la muestra indicó que los inventarios estaban completos en un 95-98%. En el cuadro 1, se presentan las estimaciones de diversidad observadas y propuestas (por Chao y Jost 2015) y los intervalos de confianza para $q = 0, 1$ y 2 para cada etapa y temporada sucesivas. Se puede ver que los intervalos de confianza se superponen entre las dos medidas para todos los casos, lo que significa que no hay diferencias significativas entre los dos métodos.

La uniformidad en la distribución de la abundancia de especies de mariposas diurnas está indicada por la pendiente de la curva de abundancia de rango. Solo los pastizales y los primeros SS en la temporada de lluvias mostraron una pendiente más pronunciada. El resto de las etapas, incluidas todas las de la estación seca, presentaron una pendiente gradual en sus abundancias, pero con un predominio de especies raras (es decir, especies representadas por uno o dos individuos; Fig. 1). En la estación lluviosa, el pastizal tenía el 55% de las especies ($n = 20$), SS temprano 59% ($n = 25$), SS intermedio 47% ($n = 13$) y SS avanzado 58% ($n = 16$). En la estación seca, el pastizal tenía 47% de las especies ($n = 12$), SS temprano 62% ($n = 12$), SS intermedio 46% ($n = 9$) y SS avanzado 60% ($n = 14$) (Fig. 1).

Cuadro 1. Abundancia, diversidad (0D , 1D and 2D) observado (datos acumulativos para las tres réplicas) y estimado por el método Chao y Jost (2015). Asimismo, se muestra la integridad de los inventarios (cobertura muestral) de mariposas diurnas de la Huasteca de México, en diferentes etapas y estaciones sucesivas del año.

Edad sucesional	Abun	0D		1D		2D		Cobertura de la muestra
		Obs	Chao Jost	Obs	Chao Jost	Obs	Chao Jost	
Pastizal								
Todos	834	68	90	14	14.8	4.7	4.7	0.97
Lluvias	684	56	74.1	9	9.6	3.3	3.3	0.97
Secas	150	32	55.8	19.6	23.6	13.6	14.8	0.92
SS temprano								
Todos	1337	69	115.5	7.7	8	3.2	3.2	0.98
Lluvias	1106	59	90.2	5.9	6.2	2.5	2.5	0.98
Secas	231	26	43.9	9.4	10.4	6.2	6.3	0.95
SS intermedio								
Todos	724	49	85.1	12.4	13.1	6.9	6.9	0.98
Lluvias	445	34	62.1	9.8	10.5	5.9	6.0	0.97
Secas	279	28	38.1	9.3	10.0	4.7	4.7	0.97
SS avanzado								
Todos	664	49	61.8	11.3	11.9	6.2	6.3	0.98
Lluvias	353	34	59.5	9.7	8.9	6.1	5.5	0.96
Secas	311	35	48.9	10.2	9.2	5.5	4.5	0.96

En la temporada de lluvias, *Memphis pithyusa* fue la especie más abundante en todas las etapas de la sucesión secundaria, con 369 individuos en pastizal (54%), 678 individuos en SS temprano (61%), 144 individuos en SS intermedio (32%) y 93 individuos en SS avanzado (26%). En la estación seca, la especie más abundante en pastizal fue *Hermeuptychia hermes*, (n = 28 individuos; 9%), y la especie más abundante para todas las otras etapas fue *Myscelia ethusa*, con 66 individuos (44%) en la SS temprana, 119 individuos (52%) en la SS intermedia y 111 individuos (40%) en la SS avanzada (Fig. 1).

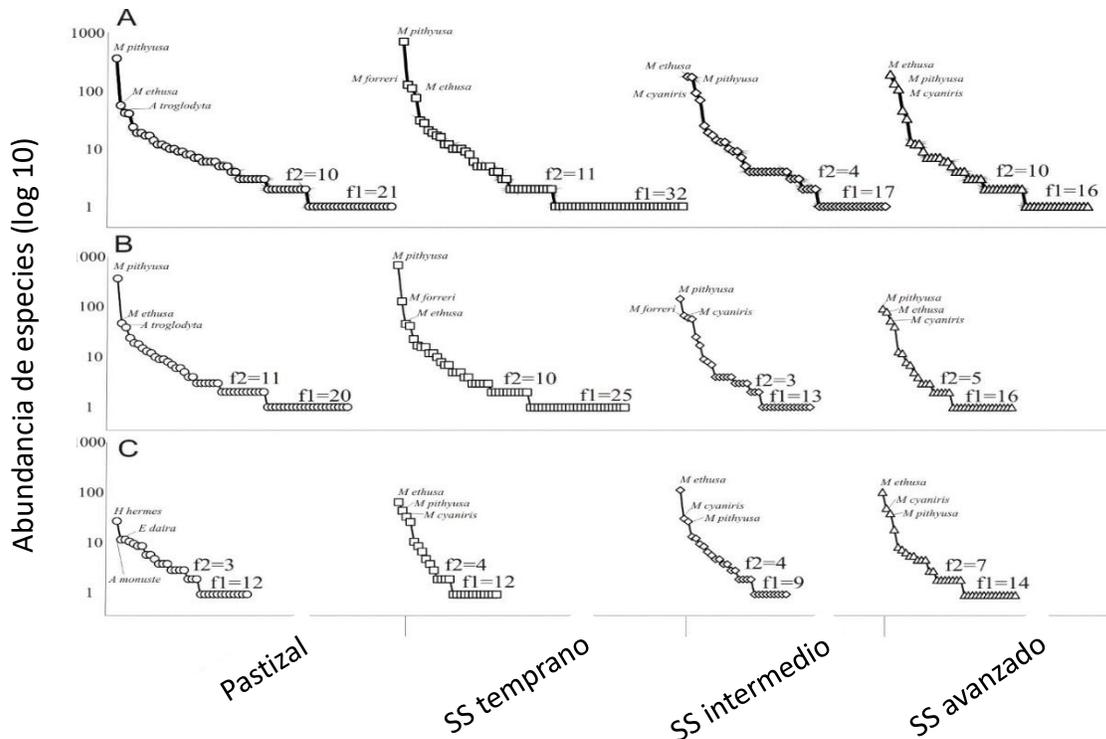


Figura 1. Curvas de abundancia de rangos de comunidades de mariposas diurnas para las cuatro etapas de sucesión secundaria en un bosque tropical de la Huasteca de Hidalgo. Para todas las etapas de la sucesión secundaria (A), y separadas por la estación lluviosa (B) y la estación seca (C).

Diversidad alfa.- La estación lluviosa tuvo un mayor número de especies (104) y una mayor abundancia (2588 individuos), mientras que en la estación seca hubo 69 especies y 971 individuos. Se encontró que la etapa temprana de SS tenía la mayor riqueza y abundancia (69 especies y 1337 individuos; Cuadro 1). En q^0D las dos primeras etapas (pastizal y SS temprana) tenían la mayor diversidad y estas eran significativamente diferentes (con intervalos de confianza del 95%) con respecto a las dos últimas etapas (SS intermedia y SS avanzada). Para q^1D los primeros SS tenían la menor diversidad, que era significativamente diferente del resto de las etapas. El patrón opuesto fue encontrado para la diversidad 2D como con q^0D ; las dos etapas más avanzadas fueron las que tuvieron la mayor diversidad (Fig. 2, Cuadro 1).

Con respecto a la estacionalidad (estación lluviosa y seca), solo hubo diferencias significativas entre las dos estaciones en pastizal y SS temprano, en todo el perfil de diversidad (0D , 1D y 2D ; Fig.2). Dentro de las estaciones, en la temporada de lluvias, los intervalos de confianza del pastizal y el SS temprano mostraron diferencias significativas en la diversidad 0D en comparación con el resto de la temporada de lluvias. Para esta misma métrica de diversidad, en la estación seca no hubo diferencias significativas entre ninguna de las etapas (Fig. 2, Cuadro 1).

Para el análisis basado en los valores del número efectivo de especies (índice 1D ; exponencial de Shannon), las diferencias significativas se encontraron en la estación seca para el pastizal en comparación con todas las otras etapas de la misma estación, mientras que, en la estación lluviosa, solo temprano SS fue significativamente menor que todas las otras etapas (Fig. 2, Cuadro 1).

En el análisis de los valores de diversidad 2D (inverso del índice de Simpson), se encontraron diferencias significativas en las dos primeras etapas (pastizal y SS temprano) en comparación con las dos etapas finales de la sucesión (SS intermedio y SS avanzado), pero en la estación lluviosa, estas dos primeras etapas fueron más pequeñas que las últimas dos etapas, mientras que en la estación seca las etapas iniciales tuvieron los valores más altos (Fig. 2, Cuadro 1).

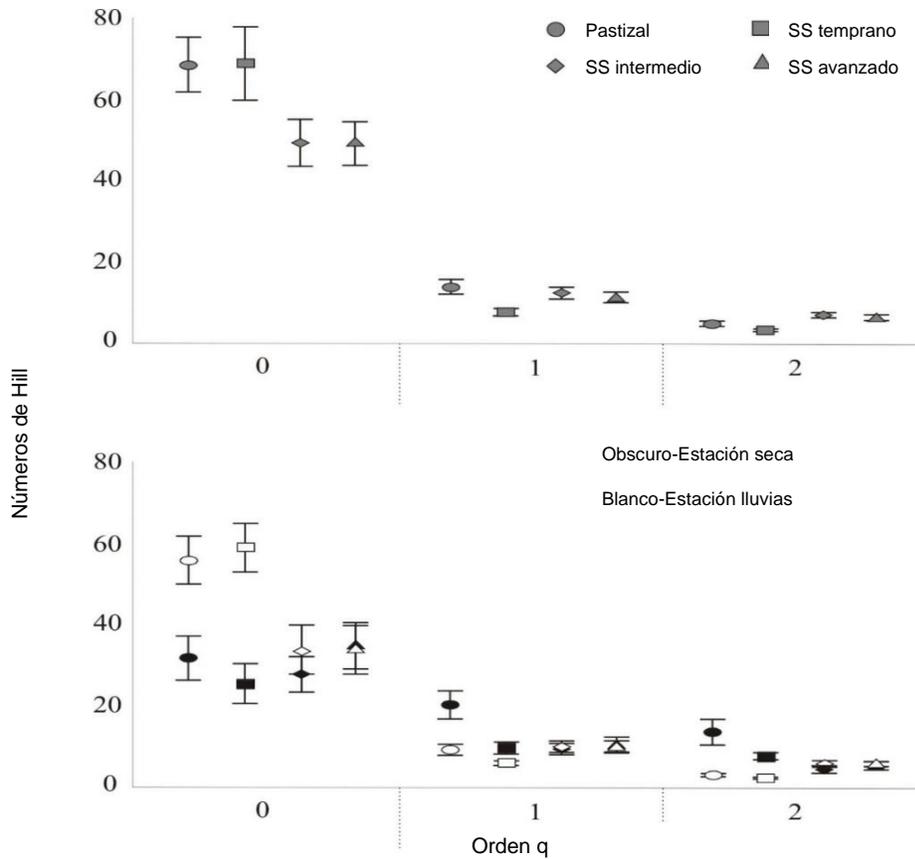


Figura 2. Perfiles de diversidad alfa de orden (0D, 1D y 2D) de mariposas del bosque tropical de la Huasteca de Hidalgo México, a lo largo del gradiente de sucesión secundaria y por estación (seca y lluviosa). Las líneas representan intervalos de confianza del 95%.

Diversidad beta. - La composición de las especies fue diferente entre la estación lluviosa y la estación seca, ambas medidas por abundancia (estrés = 0.12; PERMANOVA: $F = 5.16$, $p = 0.0001$) y por presencia / ausencia de especies (estrés = 0.22; PERMANOVA: $F = 3.33$, $p = 0.0001$) (Fig. 3a y 3c). La composición de las especies medida por la abundancia fue diferente entre los pastizales en la estación seca y todas las demás etapas sucesionales (PERMANOVA: $F = 2.16$, $p = 0.0002$), con valores de disparidad del 86% y 87%. En casi todas las comparaciones de la diversidad beta, la diferencia entre las etapas estuvo dada por el componente beta.bray.bal (variación equilibrada en la abundancia) (Fig. 3b). La composición de las especies medida solo por presencia / ausencia fue diferente entre la etapa de

pastizal en ambas estaciones y todas las otras etapas sucesionales (PERMANOVA: $F = 1.73$, $p = 0.0002$), alcanzando valores de disimilitud por encima del 80% en la estación seca y 75% en la estación lluviosa, y esta diferencia fue muy influenciada por la rotación espacial (Fig. 3b y 3d).

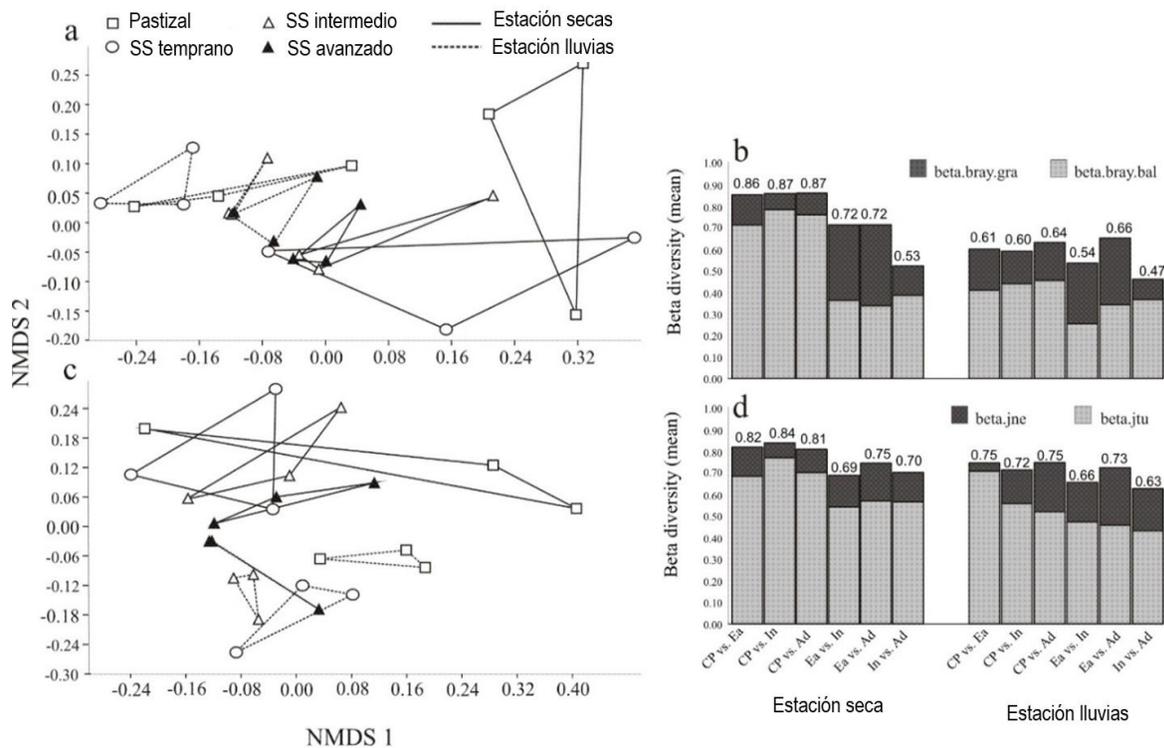


Figura 3. Análisis de la diversidad espacial beta entre las etapas de sucesión secundaria en un bosque tropical de la Huasteca de Hidalgo. Usando datos de abundancia, se muestra (a) NMDS y PERMANOVA a través del índice Bray-Curtis, y (b) un análisis que muestra la disimilitud derivada de los gradientes de abundancia unidireccionales (beta.bray.gra) y de la variación equilibrada de la abundancia (beta. bray.bal). (c) También se muestran los análisis NMDS y PERMANOVA con datos de presencia / ausencia, a través del índice Jaccard, y (d) el análisis que muestra la disimilitud derivada del recambio (beta.jtu) o por anidamiento (beta.jne).

Variables ambientales. Las variables registradas a nivel de paisaje, correlacionadas con los valores de diversidad, mostraron que para la estación lluviosa solo la abundancia presentaba una relación negativa significativa ($r = -0.74$, $p < 0.05$) con el porcentaje de vegetación secundaria en el paisaje. En la estación lluviosa, los valores de diversidad 1D y 2D se correlacionaron negativamente ($r = -$

0.12, $r = -0.22$ respectivamente) con el porcentaje de pastizales en el paisaje (Cuadro 2).

Por otro lado, cuando se hicieron correlaciones con las variables locales, solo en la estación seca hubo diferencias significativas ($p < 0.05$); la luminosidad presentó correlaciones significativas con 0D ($r = -0.79$), 1D ($r = -0.71$) y 2D ($r = -0.64$); temperatura con abundancia y 2D ($r = 0.59$ y $r = -0.58$, respectivamente); y radiación solar con abundancia ($r = -0.57$; Cuadro 2).

Cuadro 2. Correlación de Spearman entre variables ambientales (local y paisaje) contra los valores de diversidad de mariposas diurnas en la región Huasteca de México, en temporada de lluvias y secas. El asterisco señala las correlaciones significativas $p < 0.05$.

Escala	Variables ambientales	Secas				Lluvias			
		Abun	0D	1D	2D	Abun	0D	1D	2D
Paisaje	Pastizal (%)	0.47	0.18	-0.12	-0.22	0.28	-0.03	-0.63 *	-0.72 *
	Agricultura (%)	0.33	0.15	0.03	0.08	-0.21	-0.25	0.15	0.43
	Otros usos (%)	0.18	-0.19	-0.33	-0.38	-0.06	-0.13	0.15	0.36
	Vegetación secundaria (%)	-0.74 *	-0.15	0.19	0.26	-0.11	0.17	0.31	0.12
Local	Temperatura	0.59 *	-0.26	-0.57	-0.58 *	0.39	-0.09	-0.41	-0.26
	Humedad	0.45	0.33	-0.02	-0.10	-0.25	-0.15	0.10	0.03
	Luminosidad	-0.26	-0.79 *	-0.71 *	-0.64 *	0.36	0.56	0.11	-0.19
	Índice de área foliar	0.39	0.25	0.10	0.01	-0.50	-0.21	0.13	0.17
	Coefficiente de transmisión	0.27	-0.21	-0.32	-0.26	0.07	0.14	0.00	0.22
	Rayos solares	-0.57 *	0.03	0.29	0.33	-0.22	0.26	0.48	0.24

DISCUSIÓN

En México se han reportado aproximadamente 1825 especies de mariposas diurnas (Llorente-Bousquets et al. 2014). En nuestro estudio se encontraron 124 especies, lo que representa el 6,8% del total. Es difícil comparar estos resultados con trabajos previos debido a diferencias metodológicas; sin embargo, el número de especies registradas en otros bosques tropicales de México como Los Tuxtlas y

Calakmul en el sur del país (146 y 123 especies respectivamente; Raguso y Llorente-Bousquets 1990, Maya et al. 2005) muestran la importancia de la región de la Huasteca como zona de alta diversidad de lepidópteros. Aunque no se logró una alta integridad de muestreo en todas las comunidades, ya que los insectos son altamente estacionales y, en el caso de las mariposas, muy diversos, los resultados del análisis de la cobertura de la muestra (en función del número total de mariposas registradas y el número de especies raras especies), así como los resultados de las comparaciones entre la diversidad observada y estimada de Chao y Jost (2015), significa que es posible hacer comparaciones adecuadas entre comunidades de mariposas a lo largo de un gradiente de sucesión secundaria y entre estaciones.

Solo el 15% de las especies muestreadas estuvieron presentes en todas las etapas de sucesión. *Memphis pithyusa* (1402 individuos) y *Myscelia ethusa* (537 individuos) fueron las especies más abundantes. Estas especies tienen características morfológicas que permiten la imitación positiva, lo que puede proporcionar una defensa contra los depredadores. Además, las larvas se alimentan de Euphorbiaceae (BMNA, 2018), que tienen toxinas que confieren protección adicional a estas especies. Estos factores pueden estar ayudando a que las poblaciones de ambas especies aumenten con respecto a otras especies, aunque también podría ser un efecto de muestreo ya que son especies grandes y muy coloridas, por lo que podrían detectarse con mayor frecuencia en el muestreo. También se puede ver que las etapas intermedias y avanzadas de SS no cambian mucho su estructura de población de mariposas entre las estaciones seca y lluviosa, incluso conservando el mismo grupo de especies dominantes y un número similar de especies raras. En contraste, en el pastizal y en las primeras etapas de SS, hay más cambios en la estructura, lo que es más evidente en las primeras etapas de SS, incluso un cambio total de la especie dominante entre las estaciones. Esto lleva a suponer que las etapas más avanzadas de sucesión están sirviendo como refugio para las mariposas frente a los escenarios de escasez de recursos, como es el caso en la estación seca, mientras que en la estación lluviosa el alto número de mariposas que se observaron en el pastizal y las primeras etapas de SS pueden

deberse a la presencia de especies visitantes, posiblemente debido a la abundancia de recursos en estos hábitats, ya que hay más plantas con flores en esta temporada.

El perfil de diversidad mostró un cambio interesante de 0D a 2D . En el primero, donde solo se considera la riqueza de especies, se observa que los pastizales y los primeros SS presentan la mayor diversidad, mientras que con la diversidad 2D (especies dominantes), este patrón se invierte y aquí las etapas de sucesión avanzadas e intermedias fueron las más importantes. Este patrón también se ve en la temporada de lluvias. Al igual que en otros trabajos (ver Nyafwono et al. 2014), nuestro análisis de diversidad no mostró un gradiente direccional de mayor diversidad de mariposas diurnas durante la sucesión secundaria. Se encontró solo evidencia marginal de un aumento en la diversidad 0D en la estación seca, y en la diversidad 1D y 2D en la temporada de lluvias. Estos resultados contrastan con los estudios originales sobre sucesión, que indican que durante la sucesión secundaria, aumenta el número de especies y, a menudo, también la diversidad (Margalef 1997). Estos hallazgos pueden explicarse por las particularidades de esta parte de la región de la Huasteca de México, donde es evidente la ausencia de fragmentos de vegetación original. Esto significa que, hasta cierto punto, los bosques secundarios más antiguos cumplen la función del bosque original. Pero estos bosques secundarios no tienen la capacidad de proporcionar la gama completa de servicios que podría ofrecer un bosque con vegetación original, lo que lleva a las especies de mariposas a usar otros fragmentos de paisaje, como tierras productivas de bajo impacto (pastizales para ganado y tierras de cultivo). Bosques más nuevos en etapas sucesionales secundarias juegan un papel importante en el paisaje, siendo esta la fase que conecta la transición de la vegetación secundaria madura con las actividades productivas que tienen lugar en esta área. Esta etapa de sucesión puede haber aumentado la diversidad de mariposas a niveles moderados de perturbación, como han señalado varios autores (Connell 1978; Janzen 1987; Willott et al. 2000).

Se encontró que la estacionalidad también es un regulador importante en los cambios temporales de la diversidad de mariposas en el paisaje. Pero estos

cambios no fueron consistentes a través del análisis del perfil de diversidad; por ejemplo, en la temporada de lluvias, los sitios con actividad agrícola, junto con los sitios en las etapas iniciales de sucesión, mostraron la mayor diversidad 0D , mientras que en la estación seca los cambios de diversidad en la sucesión no fueron evidentes. Pero con el análisis de diversidad 1D y 2D , este patrón fue diferente, y en la estación seca la mayor diversidad ocurre en las primeras etapas de sucesión e incluso en la temporada de lluvias, ya que la diversidad 2D (en las primeras etapas) disminuye significativamente. El patrón que se mostró es que el pastizal y las primeras etapas SS presentaron más cambios por esta medida de diversidad. Esto puede explicarse por las marcadas diferencias ambientales causadas por la estacionalidad (estación lluviosa y seca), ya que, por ejemplo, en la estación lluviosa las condiciones ambientales son más favorables y hay más oportunidades para generar una gran variedad de nichos que en la estación seca (Llorente-Bousquets y Luis-Martínez 1993, Barlow et al. 2007, Pozo et al. 2008, Luna-Reyes et al. 2010). Además, las mariposas tienen una distribución estacional con picos de abundancia determinados por la precipitación (Raguso y Llorente-Bousquets 1990, Maya et al. 2005).

Para el análisis de diversidad beta, las diferencias más claras en la composición de las especies fueron entre estaciones, la estación lluviosa contribuyó con 44%, la estación seca con 16% y las dos estaciones compartieron solo el 40% de las especies. En la estación seca, hubo una mayor superposición en la composición de las comunidades de mariposas entre las etapas de sucesión, mientras que, en temporada de lluvias, la superposición fue menor, particularmente entre el pastizal y las primeras etapas de SS en comparación con las otras dos etapas (este patrón se observó con datos de presencia / ausencia y abundancia). Esta última observación puede verse particularmente afectada por dos factores. El primero se puede identificar al ver que el valor beta se da en mayor medida por el recambio de especies; es decir, cada etapa muestra un número significativo de especies únicas para la etapa y las especies poco compartidas, especialmente entre el pastizal y la etapa temprana de SS en comparación con las otras etapas. El segundo factor puede identificarse al ver que el valor beta recibió una mayor

proporción en la variación equilibrada de la abundancia (beta.bray.bal), lo que significa que la variación en la abundancia de especies está perfectamente equilibrada; es decir, los aumentos de abundancia en algunas especies se combinan con disminuciones en otras especies (Baselga 2017).

Se observa una gran cantidad de especies exclusivas en etapas únicas de sucesión (67 especies, que corresponden al 54% del total de especies). El pastizal y la etapa temprana de SS tuvieron el mayor porcentaje de especies exclusivas (48%, 32 especies y 30%, 20 especies, respectivamente). La mayoría de estas especies se consideran raras, porque solo había uno o dos registros de especies (21 especies en pastizal y 18 especies en el SS temprano). Por otro lado, si se comparan las especies presentes en los pastizales con el bosque secundario (formado por todas las otras etapas de sucesión), se observa que el bosque secundario tiene un mayor número de especies exclusivas (56 especies), lo que representaría 45% de la diversidad presente. Esto lleva a pensar que a nivel del paisaje, el pastizal, la tala, los regímenes de quema de baja intensidad y la prevención de intrusiones de arbustos, entre otros factores, pueden ser necesarios, pero la presencia de bosques secundarios es esencial para la presencia de mariposas, ya que estos los bosques pueden ser considerado como la fuente del grupo de diversidad de especies, ya que mantener plantas hospedantes particulares o regímenes de sombra puede proporcionar el equilibrio adecuado de recursos para larvas y adultos (New et al. 1995).

También se ha demostrado que existen variables ambientales que están estrechamente relacionadas con la presencia y abundancia de mariposas, como la radiación diaria, la humedad relativa y la temperatura (Schwartz-Tzachor et al. 2008), que juntas forman microhábitats adecuados para estos organismos. Nuestro análisis muestra que al menos la temperatura y la luminosidad tienen un efecto sobre la diversidad (en la estación seca), lo que probablemente se deba a que las mariposas se ven obligadas a buscar refugio en áreas cubiertas, para no estar expuestas a niveles más altos de temperatura y luz, ya que es probable que afecte su capacidad de movimiento y, por lo tanto, disminuya la presencia de individuos.

Finalmente, aunque no se midió, existe otro factor, que es la fuerte relación entre los lepidópteros y sus plantas hospedadoras, especialmente a nivel larval (Hernández et al. 2014; Nyafwono et al. 2014). Esto también puede ser decisivo, de modo que una comunidad de mariposas puede o no recuperarse o no durante la sucesión secundaria. Por lo tanto, una investigación posterior de nuestra investigación sería considerar la etapa larval del grupo y la relación con las plantas huésped. Esto ampliaría nuestro conocimiento sobre el ensamblaje de mariposas durante la sucesión secundaria.

CONCLUSIÓN

Estos resultados muestran que la diversidad diurna de mariposas de la región de la Huasteca de México (región de estudio) no tiene una relación lineal con el progreso de la sucesión secundaria, ya que la máxima diversidad aparece en las etapas más jóvenes de la sucesión, alcanzando un nivel intermedio en las etapas maduras de sucesión. Estos resultados nos permiten comprender los mecanismos internos de movimiento de especies dentro de los bosques secundarios y no se pudo identificar una edad como más importante que otra. Lo que sí se puede decir es que las etapas más antiguas proporcionan una mayor estabilidad al sistema, ya que su riqueza y diversidad no se ven afectados por la estacionalidad, por lo que son sitios potenciales para que las mariposas las usen como refugio cuando las condiciones ambientales son adversas.

Aunque este análisis carece de un bosque primario de referencia, se puede resaltar la importancia de estos bosques secundarios en la Región Huasteca de Hidalgo como reservorios de diversidad de mariposas. Cabe señalar que esto implica que el manejo adecuado a nivel del paisaje puede generar condiciones adecuadas para albergar estos y otros organismos.

Hoy nos enfrentamos a cambios vastos y rápidos en la cubierta terrestre original, que continuamente modifican la estructura del paisaje. En México, hay muy pocas regiones que albergan grandes áreas de bosque tropical primario en buenas condiciones; sin embargo, los bosques secundarios están ganando cada vez más

terreno, por lo que podrían ser una alternativa importante para amortiguar la pérdida de biodiversidad. Estos bosques generalmente mantienen una estrecha relación con actividades productivas para el bienestar humano, lo que hace que su inclusión sea vital en las políticas públicas para su mantenimiento y conservación.

LITERATURA CITADA

- Andrade-C, M.G., Henao-Bañol, E.R., Triviño, P., 2013. Técnicas y procesamiento para la recolección, preservación y montaje de mariposas en estudios de biodiversidad y conservación. (LEPIDOPTERA: HESPEROIDEA – PAPILIONOIDEA). *Revista de la Real Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 37, 311-325.
- Barlow, J., Overal, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A., Peres, C.A., 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology* 44, 1001-1012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01347.x>
- Barragán, F, Moreno, C.E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., Halffter, G., 2014. The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography* 41(10), 1991-2002. <https://doi.org/10.1111/jbi.12351>
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 808-812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Baselga, A., 2013. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 552-557. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12029>
- Baselga, A., 2017. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 8, 799-808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>
- Beck, J., Schulze, C.H., 2000. Diversity of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) along a gradient of tropical rainforest succession in Borneo with some remarks on the problem of “pseudoreplicates”. *Transactions of the Lepidopterological Society of Japan* 51(2), 89-98.
- Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 22, 663-674. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003452>

- BMNA, 2018. Butterflies and moths of North America. <https://www.butterfliesandmoths.org/> (accessed 14 April 2018).
- Bowman, D., Woinarski, J.C.Z., Sands, D.P.A., Wells, A., McShane, V.J., 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua-New-Guinea – response of birds, butterflies and reptiles. *Journal of Biogeography* 17, 227–239. <https://doi.org/10.2307/2845121>
- Brook, B.W., Bradshaw, C.J.A., Koh, L.P., Sodhi, N.S., 2006. Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. *Biotropica* 38, 302–305.
- Brown, J.H., 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist* 124 (2), 255-279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Butterflies of America, 2018. www.butterfliesofamerica.com. (accessed May 2018)
- CATIE, 2016. Definición de bosques secundarios y degradados en Centroamérica. Documentos de trabajo CATIE.
- Challenger, A., Soberón J., 2008. Los ecosistemas terrestres, in: *Capital Natural de México*. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. pp. 87-108.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533-2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Wang, Y.T., Jost, L., 2013. Entropy and the species accumulation curve: a novel entropy estimator via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 4 (11), 1091–1110. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12108>
- Chao, A., Jost, L., 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 873-882. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349>
- Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., Chiu, C.H., 2016. Online Program SpadeR (Species-richness Prediction and Diversity Estimation in R). Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/ (accessed 10 October 2019).
- Cowles, H.C., 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of the origin, development, and classification of plant societies. *Botanical Gazette* 31, 145-182.
- Ferraz, S.F.B., Ferraz, K.M.P.M.B., Cassiano, C.C., Brancalionet, P.H., et al., 2014. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning?. *Landscape Ecology* 29, 187-200. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-9988-z>

- García-Morales, R., 2010. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros y su importancia en la regeneración de la vegetación en la región de la Huasteca Potosina. Master's thesis. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Parry, L.W., Peres, C.A., 2007. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. *Biotropica* 39, 25– 30. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00228.x>
- Gardner, T.A., Barlow J., Chazdon R., Ewers R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 561-582. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Garwood, K., Lehman, R., 2005. Butterflies of northeastern Mexico, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas. CONABIO. Mexico.
- Godoy, R., Wilkie, D., Overman, H., Cubas, A., et al., 2000. Valuation of consumption and sale of forest goods from a Central American rain forest. *Nature* 406, 62-63. <https://doi.org/10.1038/35017647>
- Gotelli, N.J., Chao, A., 2013. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data, in Levin, S.A. (Ed.), *The encyclopedia of biodiversity*. Second edition, volume 5. Academic Press, Waltham, Massachusetts, USA.
- Guariguata, M., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148, 185-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST version 2.07: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. Obtained from <http://folk.uio.no/ohammer/past/> (accessed 10 October 2019)
- Hernández, Y., Boege, K., Lindig-Cisneros, R., del-Val, E., 2014. Lepidopteran herbivory in restored and successional sites in a tropical dry forest. *The Southwestern Naturalist*, 59(1), 66-74. <http://dx.doi.org/10.1894/F09-JC-67.1>.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2), 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hooke R.L., Martín-Duque J.F., 2012. Land transformation by humans: a review. *The Geological Society of America* 22, 4-10. <https://doi.org/10.1130/GSAT151A.1>
- Janzen, D.H., 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest; why keep it, and how? *Biological Journal of the Linnean Society* 30, 343-356. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb00307.x>
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

- Llorente-Bousquets, J.B., Luis-Martínez, A.M., 1993. A conservation oriented analysis of Mexican butterflies: the Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea), in: Ramammorthy, T.P., Fa J., Bye R., Lot A. (Eds.), *The biological diversity of Mexico: origins and distributions*, Oxford University Press, New York pp. 147-177.
- Llorente-Bousquets, J., Vargas-Fernández, I., Luis-Martínez, A., Trujano-Ortega, M., Hernández-Mejía, B.C., Warren, A.D. 2014. Biodiversidad de Lepidoptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85, 353-371. <https://doi.org/10.7550/rmb.31830>
- Lohbeck, M., Poorter L., Martínez-Ramos M., Bongers F., 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96, 1242–1252. <https://doi.org/10.1890/14-0472.1>
- Luna-Reyes, M., Llorente-Bousquets, J., Luis-Martínez, A., Vargas-Fernández, I., 2010. Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera: Papilionoidea) de Cañón de Lobos, Yautepec, Morelos, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81, 315-342.
- Margalef, R., 1997. *Our Biosphere in: Kinne, O., (Ed.), Excellence in Ecology Series.* Ecology Institute, Oldendorf, Germany.
- Martínez-Sánchez, N., Vázquez-Mendoza, S., 2010. Una alternativa económica a las trampas Blendon para lepidópteros. *Naturaleza y Desarrollo* 8, 65- 67.
- Maya, A., Pozo, C., May Uc, E., 2005. Las mariposas (Rhopalocera: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) de la selva alta subperennifolia de la región de Calakmul, México, con nuevos registros. *Folia Entomológica Mexicana* 44, 123-143.
- Moreno, C.E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N.P., 2011. Reanálisis de la diversidad alfa, alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 1249-1261.
- New, T.R., Pyle, R.M., Thomas, J.A., Thomas, C.D., Hammond, P.C., 1995. Butterfly conservation management. *Annual Review of Entomology* 40, 57-83.
- Nyafwono, M., Valtonen, A., Nyeko, P., Roininen, H., 2014. Butterfly community composition across a successional gradient in a human-disturbed Afro-tropical rain forest. *Biotropica*, 46(2), 210-218. <http://doi.org/10.1111/btp.12085>.
- Pozo, C., Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Salas-Suárez, N., et al., 2008. Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul Region. *The Florida Entomologist* 91, 407-422. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2008\)91\[407:SAPOTB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2008)91[407:SAPOTB]2.0.CO;2)
- Puig, H., 1991. *Vegetación de la Huasteca, México. Estudio fitogeográfico y ecológico.* Instituto de Ecología, INECOL. Mexico.
- Pyle, R.M., 1981. *Field guide to butterflies North America.* Alfred A. Knopf. New York, USA.

- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Raguso, R.A., Llorente-Bousquets, J., 1990. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtlas Mts., Veracruz, Mexico, revisited: Species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera* 29, 105-133.
- Rzedowski, J., 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 27, 52-65.
- Sada, M.L., Madero-Farías, A., 2011. *Guía de mariposas de Nuevo León*. Fondo Editorial de Nuevo León. México.
- Sanaphre-Villanueva L., Dupuy JM., Andrade JL., Reyes-García C., Jackson PC., Paz H., 2017. Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters* 12, 1-9. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6baa>
- Schwartz-Tzachor, R., Izhaki, I., Perevolotsky, A., 2008. Note: The Role of seasonality and climatic factors in shaping the community composition of mediterranean butterflies. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 54 (1), 105-110. <http://dx.doi.org/10.1560/IJEE.54.1.105>
- Spitzer, K., Novotny, V., Tonner, M., Leps, J., 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in a montane tropical rain-forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* 20, 109– 121.
- Spitzer, K., Jaros, J., Havelka, J., Leps, J., 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80 (1), 9-15.
- Torres C., Osorio-Beristain M., Mariano N.A., Legal L., 2009. Sex-dependent seasonal feeding activity variations among two species of Nymphalidae (Lepidoptera) in the Mexican tropical dry forest. *Annales de la Société Entomologique de France* 45, 265-274. <https://doi.org/10.1080/00379271.2009.10697610>
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2-3), 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Willott, S.J., Lim, D.C., Compton, S.G., Sutton, S.L., 2000. Effects of selective logging on the butterflies of a Bornean Rainforest. *Conservation Biology* 14, 1055-1065. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98427.x>
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., 2006. The future of tropical forest species. *Biotropica* 38, 287– 301. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00154.x>.

Anexo 1. Lista de especies registradas durante el estudio de cronosecuencia en un paisaje altamente fragmentado de la Huasteca Hidalguense. Se señala solo presencia de las especies en cada estadio de la sucesión (1=presencia; 0=ausencia).

Familia/Subfamilia/Especie		Pastizal	SS temprano	SS intermedio	SS avanzado
Hesperiidae					
Eudaminae					
	<i>Achalarus albociliatus</i>	0	0	1	0
	<i>Aguna asander</i>	0	0	1	0
	<i>Astrartes anaphus</i>	0	1	0	0
	<i>Autochton zarex</i>	0	1	1	1
	<i>Cephise aelius</i>	0	0	1	0
	<i>Codatractus alcaeus</i>	0	1	1	0
	<i>Polythrix asine</i>	0	1	1	0
	<i>Urbanus procne</i>	0	1	0	0
	<i>Urbanus proteus</i>	0	1	0	1
	<i>Urbanus teleus</i>	1	0	0	1
Hesperiinae					
	<i>Copaeodes minima</i>	1	0	0	0
	<i>Niconiades nikko</i>	1	0	0	0
Pyrginae					
		0	0	0	0
	<i>Heliopetes arsalte</i>	1	0	0	0
	<i>Nisoniades godma</i>	1	0	0	0
	<i>Pyrgus oileus</i>	1	0	0	1
	<i>Quadrus cerialis</i>	0	1	0	0
Lycaenidae					
Polyommatainae					
	<i>Celastrina gozora</i>	1	0	0	0
	<i>Cupido comyntas</i>	1	1	0	1
	<i>Hemiargus ceraunus</i>	1	0	0	0
	<i>Leptotes cassius</i>	1	0	0	0
	<i>Zizula cyna</i>	1	0	0	0
Theclinae					
	<i>Arawacus sito</i>	0	1	0	1
	<i>Cyanophrys amyntor</i>	0	1	0	0
	<i>Eumaeus toxea</i>	0	1	0	0
	<i>Kolana ligurina</i>	0	1	0	0
	<i>Ministrymon clytie</i>	0	1	0	0

Familia/Subfamilia/Especie		Pastizal	SS temprano	SS intermedio	SS avanzado	
		<i>Panthiades_bathildis</i>	1	0	0	0
		<i>Pseudolycaena_damo</i>	0	1	0	0
		<i>Rekoa_marius</i>	0	1	0	0
		<i>Strephonota_tephraeus</i>	0	1	0	0
		<i>Strymon_albata</i>	1	0	0	0
		<i>Ziegleria_guzanta</i>	0	1	0	0
Nymphalidae						
	Apaturinae					
		<i>Asterocampa_idyja</i>	1	0	0	0
		<i>Doxocopa_laure</i>	0	1	0	0
	Biblidinae					
		<i>Biblis_hyperia</i>	0	1	1	0
		<i>Catonephele_mexicana</i>	0	1	0	0
		<i>Dynamine_dyonis</i>	0	1	0	0
		<i>Dynamine_postverta</i>	0	1	1	1
		<i>Epiphile_adrasta</i>	0	0	1	1
		<i>Eunica_monima</i>	1	1	1	1
		<i>Hamadryas_amphinome</i>	0	1	1	1
		<i>Hamadryas_februa</i>	1	1	1	1
		<i>Hamadryas_glaucanome</i>	1	1	1	1
		<i>Hamadryas_guatemalena</i>	1	1	1	0
		<i>Mestra_amymone</i>	1	1	1	0
		<i>Myscelia_cyaniris</i>	1	1	1	1
		<i>Myscelia_ethusa</i>	1	1	1	1
		<i>Temenis_laothoe</i>	0	1	1	0
	Charaxinae					
		<i>Anaea_aidea</i>	1	1	1	1
		<i>Archaeoprepona_demophon</i>	1	1	1	1
		<i>Consul_electra</i>	0	0	1	0
		<i>Consul_fabius</i>	0	1	1	0
		<i>Fountainea_eurypyle</i>	1	1	1	1
		<i>Fountainea_glycerium</i>	1	1	1	1
		<i>Memphis_forreri</i>	1	1	1	1
		<i>Memphis_pithyusa</i>	1	1	1	1
		<i>Prepona_laertes</i>	0	0	0	1
		<i>Siderone_galanthis</i>	0	1	0	0
Cyrestinae						

Familia/Subfamilia/Especie		Pastizal	SS temprano	SS intermedio	SS avanzado	
	Danainae	<i>Marpesia_chiron</i>	0	1	1	1
		<i>Marpesia_petreus</i>	0	1	0	0
	Heliconiinae	<i>Danaus_eresimus</i>	1	0	0	0
		<i>Danaus_gilippus</i>	1	1	0	0
	Ithomiini	<i>Agraulis_vanillae</i>	1	0	0	0
		<i>Dryas_iulia</i>	1	1	1	0
		<i>Euptoieta_claudia</i>	0	0	1	0
		<i>Euptoieta_hegesia</i>	1	0	0	0
		<i>Heliconius_charithonia</i>	1	1	1	1
		<i>Heliconius_erato</i>	0	1	0	1
		<i>Heliconius_ismenius</i>	0	0	1	1
	Libytheinae	<i>Oleria_paula</i>	0	0	0	1
	Limnitiidinae	<i>Libytheana_carinenta</i>	0	0	1	0
	Nymphalinae	<i>Adelpha_basiloides</i>	1	1	1	1
	Satyrinae	<i>Anartia_fatima</i>	1	0	0	0
		<i>Anartia_jatrophae</i>	1	0	0	0
		<i>Anthanassa_tulcis</i>	0	0	1	0
		<i>Anthanassa_ptolyca</i>	1	0	0	0
		<i>Chlosyne_lacinia</i>	1	0	0	1
		<i>Chlosyne_theona</i>	1	1	0	1
		<i>Junonia_evarete</i>	1	0	0	0
		<i>Phyciodes_graphica</i>	1	0	0	0
		<i>Phyciodes_phaon</i>	1	0	0	0
		<i>Phyciodes_tharos</i>	1	0	0	0
		<i>Siproeta_stelenes</i>	1	1	1	1
		<i>Tegosa_anieta</i>	1	0	0	0
		<i>Cepheptychia_glaucina</i>	0	1	0	0
		<i>Cissia_pompilia</i>	0	1	0	1
		<i>Cyllopsis_gemma</i>	0	0	1	0
	<i>Eryphanis_aesacus</i>	0	0	0	1	

Familia/Subfamilia/Especie		Pastizal	SS temprano	SS intermedio	SS avanzado	
		<i>Euptychia_westwoodi</i>	0	1	1	1
		<i>Hermeuptychia_hermes</i>	1	1	1	1
		<i>Manataria_hercyna</i>	0	1	0	0
		<i>Morpho_helenor</i>	0	1	1	0
		<i>Pareuptychia_metaleuca</i>	0	1	1	1
		<i>Pareuptychia_ocirrhoe</i>	0	1	1	1
		<i>Taygetis_thamyra</i>	0	1	1	0
		<i>Taygetis_virgilia</i>	1	1	1	1
Papilionidae						
	Papilioninae					
		<i>Battus_philenor</i>	1	0	0	0
		<i>Battus_polydamas</i>	0	0	0	1
		<i>Mimoides_phaon</i>	0	0	1	0
		<i>Papilio_thoas</i>	1	1	1	1
		<i>Parides_montezuma</i>	0	1	0	0
		<i>Eurytides_epidaus</i>	1	0	0	0
		<i>Eurytides_philolaus</i>	0	1	0	0
Pieridae						
	Coliadinae					
		<i>Anteos_maerula</i>	1	1	1	1
		<i>Eurema_albula</i>	1	0	0	1
		<i>Eurema_boisduvaliana</i>	1	0	0	0
		<i>Eurema_daira</i>	1	0	1	1
		<i>Phoebis_agarithe</i>	1	1	0	1
		<i>Phoebis_philea</i>	1	0	0	0
		<i>Phoebis_sennae</i>	0	0	0	1
		<i>Pyrisitia_dina</i>	1	1	0	1
		<i>Pyrisitia_lisa</i>	1	1	0	1
		<i>Pyrisitia_nise</i>	1	1	0	0
		<i>Pyrisitia_proterpia</i>	1	0	0	0
		<i>Zerene_cesonia</i>	1	0	0	0
	Pierinae					
		<i>Ascia_monuste</i>	1	0	1	1
		<i>Ganyra_phaloe</i>	1	0	0	0
		<i>Itaballia_demophile</i>	0	0	0	1
		<i>Melete_lycimnia</i>	1	0	0	0
Riodinidae						

Familia/Subfamilia/Especie	Pastizal	SS temprano	SS intermedio	SS avanzado	
	Riodininae				
	<i>Calephelis_huasteca</i>	1	1	0	1
	<i>Calephelis_perditalis</i>	1	0	0	0
	<i>Emesis_tenedia</i>	0	1	1	0
	<i>Melanis_pixe</i>	1	0	0	0
	<i>Rhetus_arcus</i>	1	1	0	0

CAPÍTULO III

CAMBIOS EN LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE MARIPOSAS DIURNAS EN UN BOSQUE SECUNDARIO DE LA HUASTECA, MÉXICO

RESUMEN

El estudio de la diversidad funcional es una herramienta metodológica útil que nos permite evaluar el estado de los ecosistemas, y entender la respuesta de la biodiversidad ante eventos adversos como la pérdida de su hábitat o el cambio climático. En este trabajo se analizó la diversidad funcional de mariposas diurnas en un gradiente de sucesión secundaria (SS) para evaluar la importancia que estos bosques secundarios pueden tener para la conservación de los procesos funcionales en los que potencialmente participan las mariposas. Se encontraron 12 grupos funcionales en todo el paisaje de la Huasteca Hidalguense, en cada estadio sucesional se encontró 11 grupos. En cuanto al análisis de diversidad funcional incluyendo abundancias, se encontró que los estadios tempranos fueron los de mayor diversidad funcional, y con buena uniformidad y baja dispersión de rasgos funcionales, lo que sugiere que no hay subutilización de nichos ecológicos y que hay una alta especialización. En conclusión, los datos sugieren que, en ausencia de fragmentos de bosque original, en esta porción de la Huasteca de México, los bosques secundarios son una alternativa para mantener la diversidad de mariposas diurnas, por lo que pueden incorporarse como hábitats alternativos en estrategias de conservación de la biodiversidad, en dicha región.

Palabras clave: bosques secundarios, diversidad funcional, grupos funcionales, mariposas.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la pérdida de biodiversidad se han centrado, en su mayoría, en el estudio de la diversidad taxonómica (DT) (Córdova-Tapia y Zambrano 2015, Salgado et al. 2015). Sin embargo, estudiar solo la DT implica asumir que todas las especies son iguales, tienen las mismas probabilidades de sobrevivir y de reproducirse (Chave 2004), lo cual no es verdad, ya que la identidad y los roles ecológicos de las especies son factores clave, que nos permiten evaluar el estado de los ecosistemas, y entender su respuesta a eventos adversos como la pérdida de su hábitat o el cambio climático (Garnier et al. 2004, Mouillot et al. 2013, Stuart-Smith et al. 2013). Por ello, es necesario incluir otras métricas como los derivados del análisis de la Diversidad Funcional (DF). La DF puede ser entendida como el valor, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales de las especies presentes en un ecosistema determinado (Díaz y Cabido 2001, Fukami et al. 2004, Casanoves et al. 2011). Su análisis permite tomar decisiones más fundamentadas en materia de conservación (Córdova-Tapia y Zambrano 2015, Casanoves et al. 2011, Salgado et al. 2015, Gómez-Ortiz y Moreno 2017). Los rasgos funcionales se refieren a aquellas características morfológicas, fisiológicas, comportamentales o de historia de vida que puedan ser medibles a nivel individual (Weiher et al. 2011, Pla et al. 2012), y que influyen en el desempeño de las especies para que puedan llevar a cabo sus funciones dentro del ecosistema (Villéger et al. 2010). La elección de los rasgos funcionales debe ligarse con el objetivo del estudio y la función en el ecosistema que se pretenda analizar (Casanoves et al. 2011, Córdova-Tapia y Zambrano 2015), algo que aún constituye un reto en ecología (Bellwood et al. 2002, Gómez-Ortiz y Moreno 2017).

La mayoría de los estudios, con este enfoque, se han concentrado en evaluar comunidades vegetales, donde incluso existen metodologías a seguir para determinar sus rasgos funcionales (Casanoves et al. 2011). En animales como aves y peces, existen aproximaciones para seleccionar rasgos que pueden ser útiles para medir la diversidad funcional como los relacionados con su alimentación, tipo de hábitat explotado y caracteres que les permiten movilidad (Flynn et al. 2009, Mouillot

et al. 2007, Córdova-Tapia 2016, Guzmán 2018). Pero, para otro tipo de vertebrados como los mamíferos terrestres, esto no es así, debido a la dificultad de tener comunidades bien representadas y abundantes, o por las dificultades de medir los rasgos funcionales por las conductas y hábitos de algunas especies (Gómez y Moreno 2017). Un grupo poco explorado aún son los insectos, siendo los escarabajos estercoleros los que cuentan con mayores estudios (Barragán et al. 2011, Audino et al. 2014, Guzmán et al. 2018); pero dada la diversidad del grupo, es difícil homogenizar criterios de selección de rasgos para todos. Con mariposas los rasgos que se han trabajado tienen que ver con su capacidad de desplazamiento, actividad anual, especialización del hábitat, y alimentación de las larvas (Aguirre-Gutiérrez et al. 2017), pero aún no hay criterios estandarizados para su uso.

Es importante señalar que con los análisis de DF se puede entender mejor la respuesta de las especies ante perturbaciones y cambios ambientales (Mouillot et al. 2013, Stuart-Smith et al. 2013). Entre los estudios que señalan esto, está el de Ernst et al. 2006 y Guerrero et al. 2011, quienes encontraron que hay una disminución en la diversidad funcional en anfibios y aves, ante eventos de tala selectiva o intensificación de la agricultura. En escarabajos estercoleros se encontró una menor diversidad funcional en ecosistemas tropicales modificados que en aquellos que aún se encuentran en buen estado (Barragán et al. 2011, Guzmán 2018). En bosques tropicales secundarios, se ha encontrado esta misma tendencia de disminución de la DF en trabajos hechos con hormigas, donde los estadíos sucesionales más jóvenes son los que presentan una disminución en la DF (Bihn et al. 2010). Con mariposas se encontró que la mayor diversidad funcional no siempre está relacionada con la mayor diversidad de especies, y que siempre responde al contexto ambiental presente, como el cambio de uso de suelo (Aguirre-Gutiérrez et al. 2017).

Cabe señalar, que trabajos en bosques secundarios son relevantes porque en algunas regiones tropicales representan una superficie equivalente a los bosques primarios, o que incluso son la única fuente de cobertura arbórea por la

ausencia de bosques primarios, y se sabe que además pueden mantener una alta biodiversidad (Martínez-Sánchez et al. 2019). Sin embargo, estos ecosistemas han sido poco analizados desde el enfoque de DF (Bihn et al. 2010), sobre todo es nulo el conocimiento en donde se trate de incluir la dinámica de recuperación del bosque a través del tiempo, por lo que evaluar cómo cambia la DF a través de los gradientes de sucesión secundaria puede ayudar a comprender mejor la salud de estos ecosistemas y su importancia en la conservación. Bajo este contexto, este estudio se enfocó en analizar la diversidad funcional de la comunidad de mariposas diurnas en un gradiente de sucesión secundaria de bosque tropical de la región Huasteca de México. Se utilizaron a las mariposas como grupo de estudio, ya que mantienen roles importantes dentro del ecosistema, en las diferentes etapas de su vida, son importantes forrajeras en sus etapas larvarias, y como adultas asumen roles en el ecosistema como degradadoras de materia orgánica y como polinizadoras. Adicionalmente las mariposas son un grupo ubicuo y abundante en los ecosistemas terrestres (lo que solventa en parte las limitantes de trabajar con animales), pero además han sido nombrados como uno de los grupos que está mayormente amenazado debido a diversas acciones antrópicas (Sánchez-Bayo et al. 2019). En este sentido, la pregunta de investigación es ¿Cómo cambia la diversidad funcional de las mariposas en distintos estadíos sucesionales de un bosque tropical en la Huasteca de Mexico? Para ello, se comparan distintas métricas de DF entre cuatro estadíos sucesionales: pastizal (pastos activos que son alimento para ganado vacuno), temprano (bosques de aproximadamente 10 años de abandono), intermedio (bosques de 20 años de abandono) y avanzado (bosques mayores a 30 años de abandono).

MÉTODO

Para los análisis de este trabajo, se consideró la información taxonómica reportada en el capítulo anterior, por lo tanto, la descripción del área de estudio y trabajo de campo están detallados al inicio de este trabajo (páginas 6-10). Aunque es de precisar que para los análisis de DF se tomaron los registros de cada sitio como una comunidad de mariposas (se juntó toda la información recabada para cada estación

durante las dos temporadas, en una sola, denominada sitio), con ello se obtuvieron tres réplicas por cada estadio sucesional (3 sitio x 4 estadios).

Selección de rasgos funcionales

Para seleccionar los rasgos funcionales, se tomó como base la función de las mariposas como polinizadoras, para lo cual se buscó información en estudios previos (Ding et al. 2013), y de medidas directas de los ejemplares colectados en campo. Resultaron un total de 11 rasgos funcionales, nueve de tipo numérico-continuo, y dos rasgos de tipo categórico. Dentro de los rasgos numéricos se encuentran medidas morfológicas como el peso seco, la longitud de envergadura (distancia entre las dos puntas de las alas de la mariposa cuando están completamente extendidas) y la longitud de la probóscide. Estas medidas se obtuvieron de 10 individuos adultos por especie, del cual se obtuvo el valor promedio del rasgo en cuestión para cada especie. Cuando no se tuvo ese número de ejemplares, se usaron datos de la bibliografía y también se solicitó ayuda de un experto en el grupo (Dr. Luc Legal, Universidad Autónoma de Morelos).

Otros rasgos de tipo numérico utilizados fueron: el tipo de alimentación y el tipo de defensa que usan las mariposas. En el caso de la alimentación se dividió en tres grupos principales: 1) Nectarívoras-que se alimentan del néctar de las flores, 2) Acimófagas-aquellas que se alimentan de lixiviados y 3) Hidrófilas-que se alimentan de agua. Dado que las mariposas pueden tener uno o hasta los 3 tipos de alimentación, se le otorgó un valor con base a la preferencia del alimento, 3 si es su alimento preferido, 2 si es regular su consumo y 1 si pocas veces lo consume. Para el caso de la defensa contra depredadores de las mariposas, esta se dividió en: 1). Defensa visual (aquellas que usan el mimetismo y sus clasificaciones para huir de sus depredadores), 2) Defensa de velocidad de vuelo- para aquellas mariposas que son capaces de escapar del peligro a grandes velocidades, y 3) Defensas químicas-aquellas cuya alimentación en el estadio larvario les proveyó de sustancias químicas que las hacen poco o nada apetecibles para sus depredadores. Al igual que en el caso anterior, se otorgó una calificación de 3 a aquellas que hacen

totalmente uso de un tipo de defensa, y va disminuyendo a 2 como uso medio y 1 como poco uso.

Los rasgos funcionales de tipo categórico son aquellos relacionados con la conducta de vuelo de las mariposas, es decir, si vuelan cerca del suelo, a una altura intermedia o vuelo medio, o si la mayoría de su vuelo ocurre en altitudes superiores a los 3 m (vuelo alto). Finalmente, el último rasgo funcional categórico considerado fue el tipo de hábitat en que fue colectada la mariposa, hábitat sin dosel (pastizales activos y estadios tempranos), y hábitat con dosel (estadios intermedios y avanzados). Todos los valores de los rasgos funcionales fueron estandarizados para que todos ellos tuvieran la misma importancia (Córdova-Tapia 2016).

Análisis de datos

Diversidad Funcional de mariposas- Para estimar el valor de la diversidad funcional, se utilizaron distintas métricas. La primera de ellas consistió en el armado de grupos funcionales a través de la propuesta de Petchey y Gaston (2007). Con este método, a partir de una matriz de especies-rasgos funcionales, que después se convierte en una matriz de distancias (euclidianas), y de un análisis multivariado (cluster), agrupa a las especies con base a la similitud de sus rasgos funcionales (Fonseca y Ganade 2001). La utilidad de este método radica, entre otras cosas, a visualizar más fácilmente a aquellas especies que pueden ser potencialmente claves en los ecosistemas, además que el efecto que tienen los grupos funcionales sobre los procesos ecosistémicos es mayor que el que pueda tener la diversidad taxonómica (Rosenfeld 2002, Balvanera et al. 2006). Adicionalmente, este método nos permite tener un valor de DF que se obtiene al sumar la longitud de las ramas del dendograma que conecten a todas las especies presentes y eliminando la longitud de la rama que conecta a la raíz (Petchey y Gaston 2007). Este índice (FD) indica el espacio de nicho potencial que utilizan las mismas en una comunidad (Schleuter et al. 2010), y se expresa de 0 a 1, donde el 1 indica una mayor diversidad funcional.

De manera adicional, se utilizaron también índices que ponderan la abundancia de las especies como *RaoQ* y algunos componentes de DF como *FEve* y *FDis*. El índice de entropía cuadrática de *RaoQ* es un índice multi rasgos que incluye las abundancias de las especies (Casanoves et al. 2011, Pla et al. 2012). Este índice expresa la distancia promedio entre pares de especies, en el “espacio” de sus rasgos funcionales, y la pondera con la abundancia relativa (Casanoves et al. 2011; Salgado et al. 2015). Para calcular este índice se utilizó el paquete “FD” del Software R (Laliberté et al. 2015). Nuevamente valores cercanos a 1 indican una mayor diversidad funcional.

Asimismo, la DF se analizó también con base a la propuesta de Villéger et al. (2008) y Laliberté y Legendre (2010), quienes consideran los siguientes componentes complementarios: equidad funcional (*FEve*) y dispersión funcional (*FDis*) respectivamente. Estos componentes aportan información independiente sobre el lugar que ocupan las especies en el espacio funcional (Liu y Wang 2018). *FEve* mide la regularidad con que las especies se distribuyen en este espacio (Casanoves et al. 2011), la cual es mayor cuando se acerca a 1. Por su parte, la *FDis* representa la distancia media entre las especies de manera individual con el centroide de todas las especies en un espacio de rasgos multidimensionales (Córdova-Tapia 2016), es decir, calcula la dispersión de las especies en este volumen de rasgo, y el valor 1 es la máxima dispersión. Este índice también está ponderado por la abundancia de las especies. El análisis se efectuó utilizando el paquete “FD” del Software R (Laliberté et al. 2015).

Con los valores de DF calculados, se obtuvieron los promedios para cada índice funcional por estadio, y se graficaron utilizando intervalos de confianza al 95%, para evaluar las diferencias entre ellos. La utilización de este método obedece a que al ser una muestra pequeña ($n=3$), la utilización de cualquier método estadístico puede generar sesgos en los datos y su normalidad.

RESULTADOS

Grupos funcionales de mariposas- Se encontraron 12 grupos funcionales considerando las 124 especies registradas en la zona. Todos los estadios sucesionales tuvieron 11 grupos funcionales (Fig. 1; Anexo 1). Tres grupos estuvieron representados por pocas especies (2 y 3 especies), 5 grupos con 6 a 10 especies, 3 grupos de 15-16 especies y uno con 30 especies. De los tres grupos que tuvieron pocas especies, se conformaron de la siguiente manera: El grupo funcional 7 que contiene a las especies *Morpho helenor* y *Papilio thoas*; así como el grupo 9 que contiene a *Archaeoprepona demophon*, *Phoebis agarithe* y *Phoebis sennae*, mantuvieron presencia en los cuatro estadios de la sucesión (Fig. 1). El grupo 11 fue conformado por las especies *Mimoides phaon* y *Prepona laertes*, y solo tuvo presencia en los dos estadios de mayor edad (Fig. 1).

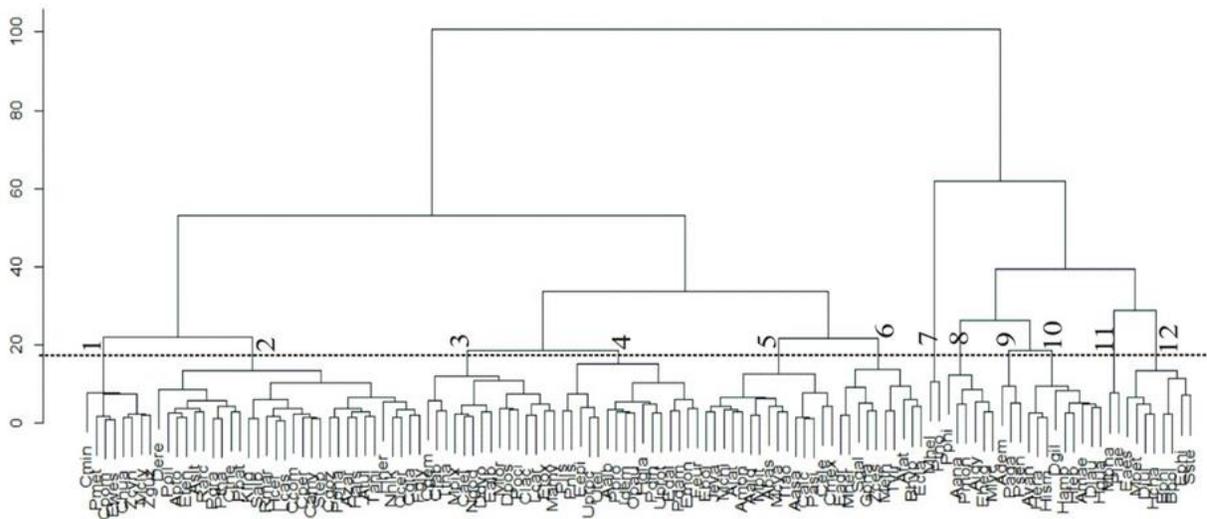


Figura 1. Dendrograma de los 12 grupos funcionales de mariposas diurnas encontradas, así como la cantidad de especies por cada grupo funcional en los cuatro estadios de la sucesión en un bosque tropical secundario de la Huasteca, México.

En cuanto a las especies presentes en cada grupo función de cada estadio de la sucesión, encontramos que los estadios intermedio y avanzado fueron quienes presentaron una disminución importante en el número de especies que conforman cada grupo funcional, 8 grupos funcionales mantienen solo el 50% o menos del número de especies totales de cada grupo (Tabla 1). Mientras que el estadio temprano fue el que mantuvo el mayor número de especies en cada grupo funcional (Tabla 1).

Tabla 1. Número de especies por cada grupo funcional de cada estadio de la sucesión secundaria del bosque tropical de la Huasteca Hidalguense, México.

Grupo Funcional	Estadio sucesional				Total, de especies
	Pastizal	Temprano	Intermedio	Avanzado	
1	3	6	2	4	8
2	20	14	5	7	30
3	6	8	9	5	15
4	10	9	5	10	16
5	8	9	11	6	15
6	5	5	5	3	10
7	1	2	2	1	2
8	4	2	0	0	6
9	2	2	1	3	3
10	5	7	5	5	9
11	0	0	1	1	2
12	4	5	3	4	8
Total de especies	68	69	49	49	124
Total de grupos funcionales	11	11	11	11	12

Diversidad Funcional de mariposas- El índice de FD de Petchey y Gaston mostró que la mayor DF se encuentra en los estadios temprano y pastizal (FD= 0.61 y FD= 0.60, respectivamente), mientras que el valor más bajo correspondió al estadio intermedio (FD= 0.52), a través de los intervalos de confianza podemos ver que no hay diferencias entre estadios (Fig. 2A). Con el índice de FD de RaoQ, se observó que la mayor diversidad funcional se encuentra en el pastizal (RaoQ= 0.07), mientras que el resto de los estadios tuvo valores más bajos (entre 0.03 a 0.04; Fig. 2B). Nuevamente los intervalos de confianza mostraron que no hay diferencias estadísticamente significativas.

Los valores de FEve oscilaron entre 0.58 y 0.68, y no se encontraron diferencias entre estadíos, aunque en el pastizal se encontró el valor más alto (Fig.3A). Mientras que los valores de FDis en pastizal fue de 0.23 y menor a 0.16 en los demás estadíos, sin existir diferencias entre ellos (Fig. 3B).

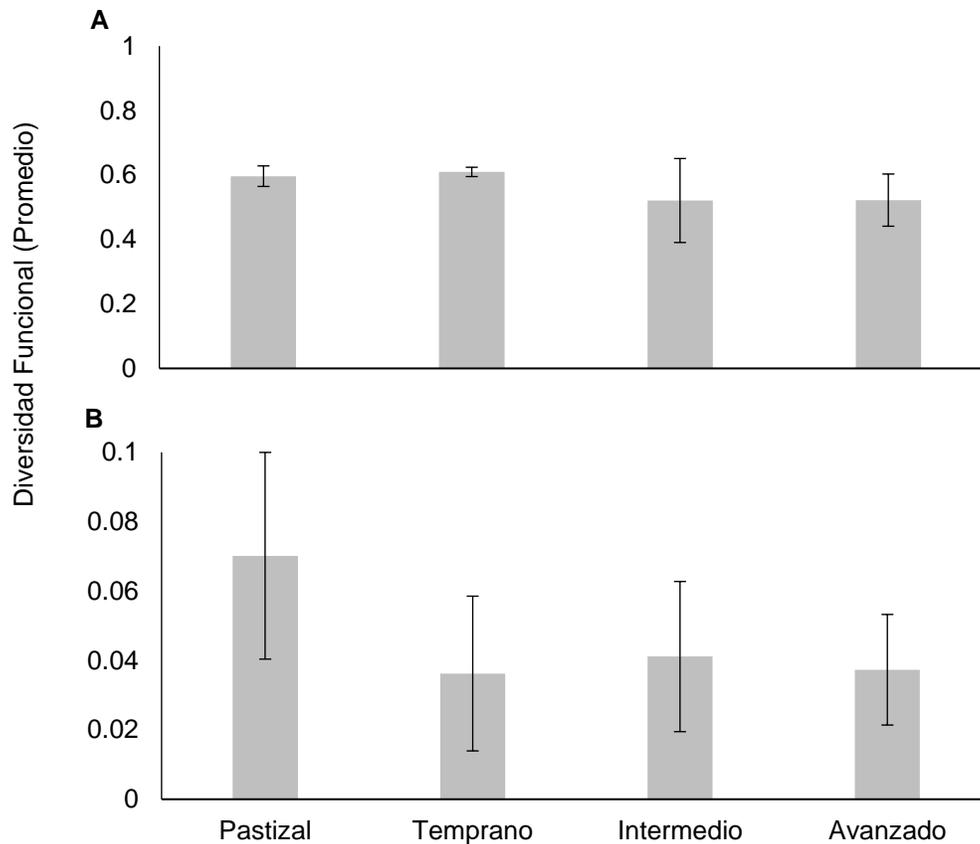


Figura 2. Promedio (n=3) de la DF de mariposas encontrada en un gradiente sucesional de un bosque tropical de la Huasteca México, evaluada con (A) índice de Petchey y Gaston y (B) índice de RaoQ. Valores cercanos a uno muestran una mayor DF. Se indican los intervalos de confianza al 95% en todos los casos.

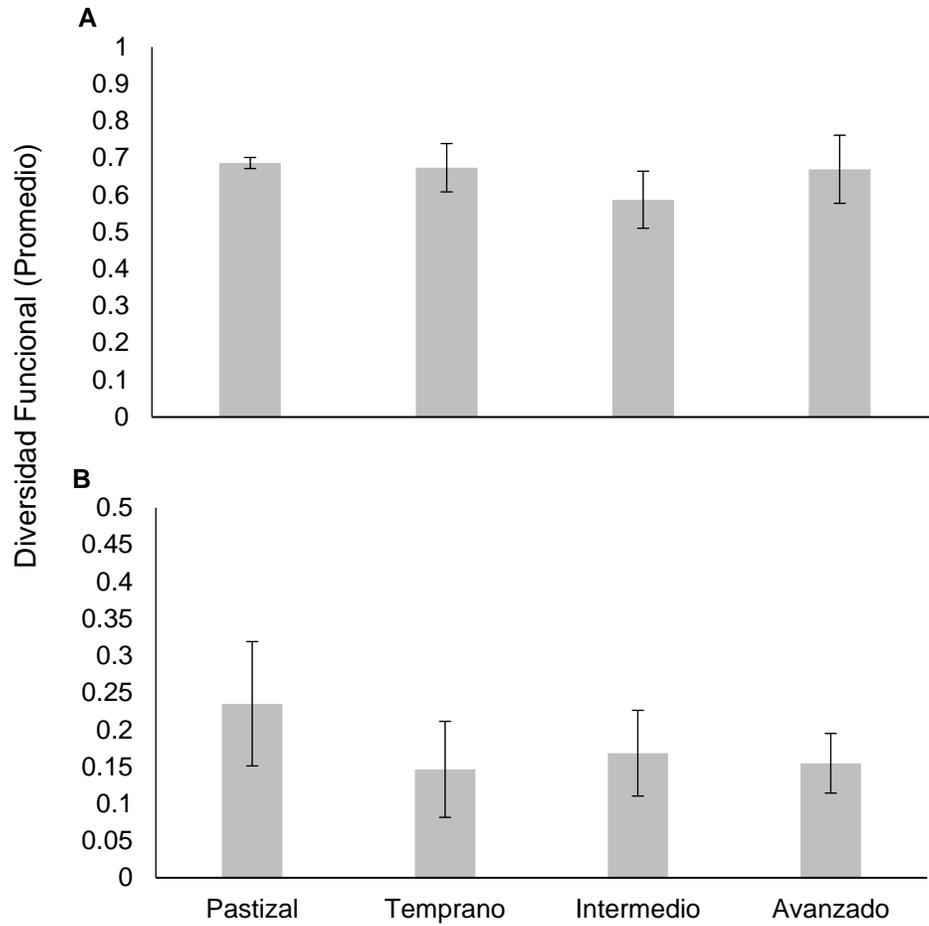


Figura 3. Promedio de la DF medida con los componentes (A) FEve-Equidad funcional y (B) FDis-Dispersión funcional de los rasgos funcionales de las mariposas diurnas, en un gradiente sucesional de un bosque tropical de la Huasteca México. Valores cercanos a 1 señalan una mayor equidad funcional y dispersión de rasgos funcionales, respectivamente. Se indican los intervalos de confianza al 95% en todos los casos.

DISCUSIÓN

Los resultados de diversidad funcional mostraron que el gradiente de sucesión secundaria, del bosque tropical de la región estudiada en la Huasteca de Hidalgo, no representa cambios significativos en su diversidad funcional, esto quiere decir que las comunidades de mariposas diurnas que se encuentran en cada estadio de la sucesión albergan un pool de caracteres funcionales muy similares. Este resultado parece indicar que, sin importar el estado de la sucesión, al menos la función que desempeñan las mariposas diurnas en estado adulto, no se verá alterada. La cantidad de grupos funcionales que están presentes en cada estadio pueden respaldar este resultado, ya que cada uno mantuvo el 92% del total de grupos funcionales que se encontraron en toda la porción analizada de la Huasteca. Sin embargo, las especies que conforman cada grupo funcional se encuentran en distinto número entre estadios sucesionales, e incluso algunas desaparecen, lo cual se debe al alto recambio de especies (diversidad beta) que ocurre al interior de este bosque secundario, tal como lo describe Martínez-Sánchez et al. (2019) para esta misma porción de la Huasteca.

El bajo número de especies que se observan en algunos grupos funcionales, pueden poner en riesgo la presencia de estos en cada estadio conllevando a la pérdida de su funcionalidad, pues no hay o hay pocas especies que puedan reemplazar a las que se pierden. Esto señala la importancia de llevar a cabo estudios complementarios que brinden mayor información sobre los cambios que ocurren en los paisajes y su efecto en la biodiversidad, por lo que una recomendación que surge al interior de este trabajo, es contemplar la realización de estudios en DF usando el componente beta, el cual permite medir la diferenciación funcional entre ensamblajes, y así visualizar con mayor claridad la diferencias entre comunidades estudiadas, en este caso, entre estadios sucesionales.

Por otro lado, cabe señalar que las abundancias de cada especie, también juegan un papel importante en el éxito de las funciones que realizan las mariposas. En este sentido, con el índice de FD, los valores más altos de diversidad funcional

fueron encontrados en el pastizal y en el estadio temprano de la sucesión, mientras que con el índice de RaoQ fue el pastizal, lo cual probablemente se deba a que en estos estadios se encontró la mayor riqueza y abundancia de especies (Martínez-Sánchez et al. 2019), por lo tanto, son mayores los rasgos funcionales presentes en ellos. En diversos trabajos (incluidos los capítulos anteriores de esta tesis), se ha discutido la importancia que guardan las áreas abiertas de vegetación, para las mariposas, ya que representan un aporte adicional de recursos. El índice de RaoQ además asigna valores más altos a aquellos sitios donde existe un mayor número de especies únicas (Izák y Papp 1995), que también fueron encontradas en mayor cantidad en el pastizal. El índice de RaoQ permitió también ponderar las abundancias relativas de las especies presentes, consideración que es importante porque algunas especies pueden tener un mayor impacto en el funcionamiento del ecosistema según su abundancia (Díaz y Cabido 2001). Por ejemplo, en plantas se ha comprobado la fuerte relación que existe entre la presencia y abundancia de ciertos rasgos funcionales y la tasa y magnitud de los procesos del ecosistema (Díaz y Cabido 1997).

Con respecto a los componentes de la DF analizados, los valores del índice de FEve parecen señalar que hay una distribución regular de los rasgos funcionales en cada estadio, es decir, están siendo ocupados los nichos disponibles en todos los estadios sucesionales (Córdova-Tapia y Zambrano 2015); mientras que la baja FDis sugiere que puede haber varias especies que tienden a ser especialistas sobre el uso de un recurso en particular (Laliberté y Legendre 2010). Esto también está relacionado con la diversidad beta que se encontró, puesto que siempre hay un número semejante de individuos en cada estadio, debido al alto recambio de especies y la variación equilibrada de la abundancia que ocurre, lo que origina la alta uniformidad y baja dispersión de los rasgos funcionales.

Los estudios en diversidad funcional son todavía reducidos, pero su importancia ha quedado de manifiesto, ya que nos permite otorgarle un valor propio a cada especie conforme a los rasgos funcionales que posee. Existen trabajos que se han enfocado en ver las diferencias en DF entre hábitats conservados con

respecto a los hábitats perturbados, y los resultados encontrados mencionan que esta tiende a disminuir conforme mayor es el grado de perturbación del hábitat. Por ejemplo, Guzmán (2018) encontró con escarabajos estercoleros que existe una menor diversidad funcional en ambientes de pastoreo intensivo, respecto a sitios silvopastoriles y de bosque tropical en buen estado, encontrando la mayor diversidad funcional en estos últimos. En hormigas que habitan bosques tropicales secundarios, se ha reportado que la diversidad funcional aumentó conforme aumentó la edad sucesional del bosque, y este incremento en la diversidad funcional está dado por las especies raras (Bihn et al. 2010). En este trabajo se observó un patrón contrario, donde los estadíos tempranos son los que guardan la mayor cantidad de especies raras (Martínez-Sánchez et al. 2019), y es ahí donde se encontró una aparentemente mayor diversidad funcional tanto con el número de especies, como ponderando la abundancia relativa, lo que puede explicarse por el mayor número de especies únicas que ahí ocurre debido a los recursos ahí disponibles (Martínez-Sánchez et al. 2019).

En otros trabajos, también se ha documentado que la diversidad funcional no es necesariamente mayor en sitios conservados versus aquellos que ya han sido modificados. En China, por ejemplo, se encontró que no hay diferencia en la diversidad funcional de insectos en humedales naturales con aquellos con vegetación artificial (Gu et al. 2016), mientras que Audino et al. (2014) trabajando con escarabajos no encontraron diferencias entre la FDis y FEve obtenidas al comparar hábitats restaurados contra bosques primarios y pastizales. Con mariposas existen pocos trabajos aún, sin embargo, en una revisión bibliográfica utilizando al grupo como modelo de estudio en ambientes templados, Aguirre et al. (2017) encontraron que una alta diversidad de mariposas no se traduce necesariamente en una alta diversidad funcional, ya que en sus análisis encontraron que una alta diversidad funcional ocurrió incluso cuando había baja diversidad de especies en sistemas agrícolas holandeses, porque actúan otros factores como la interacción con el uso de suelo y la estructura de la vegetación, algo que también fue evidente en este trabajo durante el capítulo dos, donde quedó de manifiesto la importancia que tiene la interacción de todos los estadíos sucesionales, y sus

características ambientales y de paisaje, que son las que originan la diversidad de especies.

CONCLUSIONES

Este trabajo permitió evaluar el estado funcional que guarda el bosque secundario tropical, en una región de la Huasteca de México, con base en la evaluación de los rasgos funcionales existentes en su diversidad de mariposas. En primera instancia, los resultados parecen sugerir que los estadios sucesionales se encuentran en buen estado funcional ya que, sin importar la edad de abandono, albergan y mantienen un alto número de grupos funcionales. No obstante, es necesario también evaluar la diversidad funcional con base a su recambio de especies y abundancias, pues es claro que la diversidad beta determina las comunidades presentes en cada estadio. Esta diversidad es la que permite que no haya una subutilización de nichos ecológicos y exista una alta especialización de especies.

Asimismo, estos resultados parecen señalar la plasticidad que pueden tener las mariposas para adaptarse a algunos cambios en su entorno, por lo que tal vez no son el mejor grupo para determinar patrones generales de respuesta a perturbaciones ambientales, por lo que se recomienda realizar estudios con otros grupos que permitan visualizar de manera más clara los patrones de pérdida de especies ante estos escenarios adversos.

Estos trabajos proporcionan herramientas científicas para definir hacia donde se deben de dirigir las acciones en materia de conservación, las cuales deben de considerar la protección o permanencia de diferentes estadios de la sucesión secundaria, cuando no existen ya bosques originales, ya que solamente de manera conjunta se puede conservar la mayor diversidad de especies y, por ende, funciones ecosistémicas necesarias.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-Gutiérrez, J., Wallis De Vries, M.F., Marshall, L., Van 't Zelfde, M., Villalobos-Arámbula, A.R., Boekelo, B., Bartholomeus, H., Franzén, M., Biesmeijer, J.J., 2017. Butterflies show different functional and species diversity in relationship to vegetation structure and land use. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1126-1137.
- Audino, L.D., Louzada, J., Comita, L., 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation* 169: 248-257.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.
- Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Halffter, G., Navarrete, D., 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6(3): 1-8.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J., Hoey, A., 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* 16: 557-562.
- Bihn, J.H., Gebauer, G., Brandl, R., 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91(3): 782-792.
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J.A., 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Serie Técnica 384. CATIE. Costa Rica. 105pp.
- Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241–253.
- Córdova-Tapia, F., 2016. Diversidad funcional y ensamblaje de las comunidades de peces en humedales tropicales. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Córdova-Tapia, F., Zambrano, L., 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas* 24(3): 78-87.
- Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.

- Ding, Z., Feeley, K.J., Wang, Y., Pakeman, R.J., Ding, P., 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology* 82: 781-790.
- Ernst, R., Linsenmair, K.E., Rödel, M.O., 2006. Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133(2): 143-155.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Trautman, B., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DecLerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12:22-33.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 118-125.
- Fukami, T., 2004. Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology* 85(12): 3234-3242.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Guerrero, I., Morales, M.B., Onate, J.J., Aavik, T., Bengtsson, J., Berendse, F., Clement, L.W., Dennis, C., Eggers, S., Emmerson, M., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Hawro, V., Inchausti, P., Kalamees, A., Kinks, R., Liira, J., Melendez, L., Part, T., Thies, C., Tschardtke, T., Olszewski, A., Weisser, W.W., 2011. Taxonomic and functional diversity of farmland bird communities across Europe: effects of biogeography and agricultural intensification. *Biodiversity and Conservation* 20: 3663–3681
- Guzmán, A.V., 2018. Efecto del manejo ganadero en la diversidad de escarabajos estercoleros (Scarabaeidae) de la Huasteca Potosina. Tesis de Maestría. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. México.
- Gómez-Ortiz, Y., Moreno, C.E., 2017. La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation* 40 (2): 165-174.
- Izsák, J., Papp, L., 1995. A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecological Modelling* 130: 151-156.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1):299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2015. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. Package “FD”. 2-27 pp.

- Liu, X., Wang, H., 2018. Contrasting patterns and drivers in taxonomic versus functional diversity, and community assembly of aquatic plants in subtropical lakes. *Biodiversity and Conservation* 27:3103-3118.
- Martínez-Sánchez, N., Barragán, F., Gelviz-Gelvez, S.M., 2019. Temporal analysis of butterfly diversity in a succession gradient in a fragmented tropical landscape of Mexico. *Global Ecology and Conservation* 21: 1-11.
- Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J.A., 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443-456.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28(3):167-177.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2007. Dendrograms and Measuring Functional Diversity. *Oikos* 116(8): 1422-1426.
- Pla, L.E., Casanoves, F., Di Rienzo, J., 2012. Functional Diversity Indices In: *Quantifying Functional Biodiversity*. Springer. Pp 27-51.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156-162.
- Salgado, B., González-Herrera, M.S., Tenorio, E., Montoya, P., Arenas, H., 2015. Proyecto: insumos técnicos para la delimitación de ecosistemas estratégicos priorizados (páramos y humedales). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 49 pp.
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8-27.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* 80(3): 469-484.
- Stuart-Smith, R.D., Bates, A.E., Lefcheck, J.S., Duffy, E., Baker, S.C., Thomson, R.J., Stuart-Smith, J.F., Hill, N.A., Kininmonth, S.J., Airoidi, L., Becerro, M.A., Campbell, S.J., Dawson, T.P., Navarrete, S.A., Soler, G.A., Strain, E.M.A., Willis, T.J., Edgar, G.J., 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501: 539-542.
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290-2301.

- Villéger, S., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernández, D., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20(6): 1512-1522.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., Bentivenga, S., 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* 366(1576):2403-13.

ANEXO 1. Grupos funcionales presentes durante la sucesión secundaria del bosque tropical secundario de la Huasteca Hidalguense, México.

Grupos funcionales	Pastizal	Temprano	Intermedio	Avanzado
	11	11	11	11
1	Cmin			
		Pmet	Pmet	Pmet
		Cpom		Cpom
		Ewes	Ewes	Ewes
	Chua	Chua		Chua
	Zcyn			
		Mcly Zguz		
2	Dere			
	Poil			Poil
	Apto			
		Eten	Eten	
		Asit		Asit
	Rarc	Rarc		
	Pgra			
	Ptha			
	Cthe	Cthe		Cthe
	Pbat			
		Klig		
	Salb			
		Rmar		
	Hcer			
	Lcas			
	Ccom	Ccom		Ccom
	Cper			
		Camy Step		
	Cgoz			
	Ppha			
		Azar	Azar	Azar
	Hars			
			Atul	
	Tani			
	Hher	Hher	Hher	Hher
Nnik				
	Qcer			
	Cgla			
Fgly	Fgly	Fgly	Fgly	
3			Cgem	
		Cfab	Cfab	
		Ttha	Ttha	
	Mpix			
			Cael	
	Ngod			
		Ddyo		
	Ealb			Ealb
Mfor	Mfor	Mfor	Mfor	

Grupos funcionales	Pastizal	Temprano	Intermedio	Avanzado
	11	11	11	11
3 cont.		Dpos	Dpos	Dpos
		Poci	Poci	Poci
	Clac			Clac
			Lcar	
	Mamy	Mamy	Mamy	
4	Plis	Plis		Plis
	Pnis	Pnis		
	Eepi			
		Uproc		
	Utel			Utel
			Aalb	
	Ppro			
				Idem
				Opau
	Hgla	Hgla	Hgla	Hgla
	Pdin	Pdin		Pdin
		Uprot		Uprot
	Edai		Edai	Edai
		Pdam		
Emon	Emon	Emon	Emon	
Feur	Feur	Feur	Feur	
5	Eboi			
	Jeva			
		Mchi	Mchi	Mchi
	Ajat			
	Amon		Amon	Amon
	Aaid	Aaid	Aaid	Aaid
	Mpit	Mpit	Mpit	Mpit
	Abas	Abas	Abas	Abas
	Mcya	Mcya	Mcya	Mcya
		Tlao	Tlao	
			Aasa	
		Calc	Calc	
		Pasi	Pasi	
			Cele	
	Cmex			
6			Eadr	Eadr
		Mher		
		Sgal		
	Gpha			
	Zces			
	Meth	Meth	Meth	Meth
	Tvir	Tvir	Tvir	Tvir
	Afat			
		Bhyp	Bhyp	
			Ecla	
7		Mhel	Mhel	
	Ptho	Ptho	Ptho	Ptho
8	Pphi			
		Aana		

Grupos funcionales	Pastizal	Temprano	Intermedio	Avanzado
	11	11	11	11
8 cont.		Pmon		
	Aidy			
	Eheg			
	Mlyc			
9	Adem	Adem	Adem	Adem
	Paga	Paga		Paga
				Psen
10	Avan			
		Hera		Hera
			Hism	Hism
	Dgil	Dgil		
		Hamp	Hamp	Hamp
	Hfeb	Hfeb	Hfeb	Hfeb
	Amae	Amae	Amae	Amae
		Dlau		
	Hgua	Hgua		
11			Mpha	
				Plae
12				Eaes
		Mpet		
	Diul	Diul	Diul	
	Hcha	Hcha	Hcha	Hcha
	Bphi			
				Bpol
		Ephi		
Sste	Sste	Sste	Sste	

Nota: El nombre completo de las especies puede ser consultado en el anexo final del capítulo 2 de esta tesis. La primera letra corresponde al género y las tres letras siguientes a la especie.

DISCUSIÓN GENERAL

A lo largo de este trabajo se buscó discernir el patrón de respuesta de las mariposas diurnas, ante distintos escenarios de cambio de uso de suelo (contexto global), y del establecimiento de nuevos bosques que surgen después del abandono de las tierras utilizadas, los bosques secundarios (contexto local).

Durante el primer capítulo, haciendo uso de un meta-análisis, se pudo establecer que de manera general no parece haber diferencias significativas entre la frecuencia de ocurrencia de mariposas en bosques primarios, con aquellos que han sido parcial o totalmente removidos. No obstante, cuando se separan los hábitats por el tipo de clima que ocupan, se hace evidente que son las mariposas de bosques templados las que corren mayor riesgo de desaparecer ante los cambios de uso de suelo, mientras que los bosques tropicales modificados pueden y continúan albergando un importante número de especies de mariposas. Esto tiene que ver con las características ambientales que guardan cada uno de estos hábitats, que por un lado permite la rápida recuperación de los bosques tropicales (Calderón-Aguilera et al. 2012), creando condiciones favorables para la recuperación de vegetación y su fauna asociada; mientras que en los bosques de climas templados la recuperación es muy lenta, lo que hace que muchas especies, especialmente las que requieren cobertura arbórea, desaparezcan.

En ese mismo capítulo se puso de manifiesto que las mariposas responden de manera diferencial al cambio de uso de suelo. Nuestros resultados mostraron que las especies generalistas pueden hacer uso de un número mayor de recursos, lo que les permite adaptarse a los cambios que existan en sus hábitats y así aprovechar los recursos emergentes disponibles; por otra parte, las especies de tipo especialista siempre buscarán condiciones muy estables en las que desarrollarse, lo cual concuerda con lo reportado por Maliakal (2003). Algo similar se observó al analizar respecto a la clasificación hecha por tipo de alimentación, donde las especies nectarívoras y comedoras de lodos son capaces de aprovechar los recursos (especialmente plantas con flor; Bubová et al 2015) que surgen ante la apertura de claros en el dosel y que, por el contrario, en el caso de las frugívoras es

difícil al tener una alimentación más asociada a los bosques primarios. Estos resultados evidencian la necesidad de contar con zonas boscosas para que la mayoría del grupo permanezca.

Con base a los resultados, se podría recomendar utilizar a las mariposas de tipo especialista o frugívoras para poder evaluar los cambios que ocurren en el ambiente. No obstante, en la actualidad aún resulta complicado saber qué especie de mariposa es totalmente especialista y cuál generalista, de la misma forma que no se conoce para todas las especies el tipo de alimentación que presentan, debido a que aún existen muchas lagunas sobre el conocimiento biológico básico del grupo. De hecho, en ambientes tropicales es aún más escasa la información, y los ecólogos se enfrentan al problema de no tener siquiera inventarios completos del grupo en estas zonas, por lo que es necesario continuar con el trabajo de ciencia básica y tener mayores herramientas para la protección de este grupo.

Se ha mencionado con anterioridad que se debe contar con áreas con cobertura arbórea, especialmente en las regiones templadas, para seguir brindando protección y refugio al grupo, y esto se manifestó nuevamente en el análisis de la diversidad taxonómica del grupo, que se hizo en un gradiente de sucesión secundario (Capítulo II). Aunque en el pastizal y el estadio temprano se encontró la mayor cantidad de especies, debido a que muchas especies llegan a explotar los nichos nuevos disponibles en esta condición, o bien, a que son especies que se ven favorecidas por las nuevas condiciones ambientales; la diversidad de especies fue mayor en el conjunto de los dos estados de mayor edad, y esa diversidad es consistente tanto en época de secas como de lluvias, lo que sugiere que estas zonas son un importante refugio para las mariposas.

Por otro lado, cabe destacar que en este paisaje de la Huasteca el recambio en la composición de especies y sus abundancias durante el gradiente de sucesión secundaria, es un factor clave que hay que tomar en cuenta para la conservación de las mariposas, sobre todo porque estas diferencias estuvieron dadas en mayor significancia por las abundancias. La mayor disimilitud que se dio entre los pastizales y los demás estadios de la sucesión, se asemeja a lo encontrado por

Gaviria-Ortíz and Henao (2014), quien encontró la mayor disimilitud entre vegetación de rastrojo y los bosques de 20 años y de 40 años respectivamente, mientras que la mayor similitud la halló entre el bosque de 20 y 40, hecho que atribuyen a la semejanza en la estructura vegetal de estos últimos y que contribuye a la presencia de ciertas mariposas que puedan compartir los recursos originados en ellos.

Al igual que ocurre con la diversidad taxonómica evaluada, la diversidad funcional (Capítulo III), señala que son los estadíos más tempranos los que tienen la mayor DF (aunque esta no difiere significativamente de los otros estadíos), y esto se debe nuevamente a la capacidad de las mariposas de explotar estos recursos nuevos que se generan con la apertura del bosque; por lo tanto, al haber mayor número de especies en estas áreas también habrá un mayor número de rasgos funcionales. Con base al análisis de los rasgos funcionales de las 124 especies que se encontraron en el trabajo, se obtuvieron 12 grupos funcionales, de los cuales cada estadío sucesional cuenta con 11, es decir con el 92% de los grupos, lo cual indica que existe una gama de rasgos funcionales muy parecidos en todos los estadíos sucesionales y por lo tanto la función de las mariposas diurnas, en su etapa adulta, no se ve alterada. No obstante, en la composición de cada grupo funcional al interior de los estadíos, se puede nuevamente observar el alto recambio de especies que ocurre y que tiene repercusión en el tipo de rasgos encontrados, pero que dado el nivel de análisis aplicado, no permite esclarecer cómo afecta este recambio a la diversidad funcional y si es posible ver con mayor claridad las diferencias entre cada estadío sucesional, por lo que se recomienda hacer un análisis de la diversidad funcional utilizando no solamente la diversidad alfa, sino también la diversidad beta para establecer las diferencias entre estadíos sucesionales.

En general, estos datos permiten señalar que los bosques secundarios parecen estar funcionando de manera que ayudan a generar servicios ecosistémicos en un área donde ya no existe bosque tropical primario, por lo que las decisiones en materia de conservación deben considerarlos con la finalidad de

conservar estos servicios, pero también para ayudar a la maduración de estos sistemas a bosques más longevos que en su estructura se asemejen a los bosques primarios.

CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS DE APLICACIÓN

Con los análisis abordados en este trabajo se puede concluir que las mariposas tienen cierta plasticidad para adaptarse a las modificaciones en su hábitat. No obstante, la presencia de cobertura forestal parece ser una de las características indispensables para la presencia del grupo, tanto a nivel global como a nivel local, resaltándose en este contexto la pérdida de mariposas que pueden sufrir los ecosistemas templados debido al cambio de uso de suelo, y que parece ser mayor que en los bosques tropicales.

Por lo tanto, se sugiere siempre tener una perspectiva del paisaje, que tenga en cuenta varios hábitats, para la conservación de las comunidades de mariposas en los paisajes de bosques y en los modificados.

Asimismo, características intrínsecas del grupo como el grado de especialización de hábitat y el tipo de alimentación, permiten evaluar de manera más exacta la respuesta de las mariposas; por lo que se hace necesario continuar estudios de ecología básica del grupo, ya que en este trabajo se develó la dificultad de poder clasificar a las mariposas con respecto a esos parámetros.

De manera local se reveló el importante papel de los bosques tropicales secundarios como reservorios de la biodiversidad de mariposas en aquellas zonas que carecen ya de bosques tropicales primarios, debido a que estos insectos son capaces de aprovechar los recursos temporales y las condiciones de microclima, que surgen durante todo el proceso de sucesión; por lo que la dinámica del paisaje es el principal factor que determina a las especies que están presentes. No obstante, son los estadios más maduros los que otorgan la estabilidad al sistema al no tener mayor variación en cuanto a su diversidad, debido a la temporalidad. Lo que destaca la importancia de la cobertura forestal.

Por otra parte, la diversidad funcional no fue diferente entre estadios, y los grupos funcionales que se formaron con los rasgos de todas las especies presentes, están bien representados en todos los estadios, lo que sugiere que se están

llevando a cabo de manera adecuada las funciones del grupo, al menos en lo referente a su etapa adulta, en este paisaje.

Si bien siempre debe buscarse conservar los bosques primarios, en áreas donde ya hay una pérdida total de los mismos, debe evaluarse a los bosques secundarios como alternativa para salvaguardar la biodiversidad presente y seguir conservando servicios ecosistémicos.

Por último, con este tipo de trabajos se busca generar herramientas que permitan tomar decisiones en materia de conservación; a través de los métodos empleados permitieron generar resultados certeros a mediano plazo que pueden ser replicados en otros grupos.

El estudio de los bosques secundarios se vuelve ineludible y relevante en la medida que son ecosistemas que están aumentando rápidamente y de los cuales debemos conocer cómo pueden ayudar a salvaguardar biodiversidad y conservar servicios ecosistémicos.

LITERATURA CITADA

- Balam-Ballote, Y., León-Cortés, J.L., 2010. Forest management and biodiversity: A study of an indicator insect group in Southern México. *Interciencia* 35(7): 526-533.
- Balvanera, P., Kremen, C., Martínez-Ramos, M., 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: examples from pollination and carbon storage. *Ecological Applications* 15(1): 360-375.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146–1156.
- Barlow, J., Overal, W.L., Araujo, I.S., Gardner, T.A., Peres, C.A., 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology* 44: 1001-1012.
- Barlow, J., Araujo, I.S., Overal, W.L., Gardner, T.A., Da Silva, F., Lake, I.R., Peres, C.A., 2008. Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical Eucalyptus plantations. *Biodiversity Conservation* 17: 1089-1104.
- Barragán, F., Moreno, C, E, Escobar, F., Halffter, G., Navarrete, D., 2011. Negative Impacts of Human Land Use on Dung Beetle Functional Diversity. *Plos One* 6(3): e17976.
- Barranco-León, M., Luna-Castellanos, F., Vergara, C.H., Badano, E.I., 2016. Butterfly conservation within cities: a landscape scale approach integrating natural habitats and abandoned fields in central Mexico. *Tropical Conservation Science* 9(2): 607-628.
- Beck, J., Schulze, C.H., 2000. Diversity of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) along a gradient of tropical rainforest succession in Borneo with some remarks on the problem of “pseudoreplicates”. *Transactions of the Lepidopterological Society of Japan* 51(2): 89-98.
- Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L., 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analyses of the patch size effect. *Ecology* 79(2): 517-533.
- Blair, R.B., 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6(2): 506-519.
- Bubová T, Vrabec V, Kulma M, Nowicki P (2015) Land management impacts on European butterflies of conservation concern: a review. *Journal Insect Conserv* 19: 805-821
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Dufy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O’Connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98(3): 1-21.

- CATIE, 2016. Definición de bosques secundarios y degradados en Centroamérica. Documentos de trabajo CATIE.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. PNAS 1-8.
- Challenger, A., Dirzo, R., 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 37-73.
- Debinski, D.M., Holt, R.D., 2000. A Survey and overview of habitat fragmentation experiments. Survey of Habitat Fragmentation Experiments 14(2):342-355.
- De la Cruz, M., Dirzo, R., 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedling from a Mexican rain forest. Biotropica 19: 98-106.
- De la Luz, M., Madero, A., 2011. Guía de mariposas de Nuevo León. Fondo Editorial de Nuevo León, UANL, México. 366 p.
- FAO. Global Forest Resources Assessment 2015. FAO. Roma.
- Filz, K.J., Engler, J.O., Stoffels, J., Weitzel, M., Schmitt, T., 2013. Missing the target? A critical view on butterfly conservation efforts on calcareous grasslands in south-western Germany. Biodiversity Conservation 22: 2223-2241.
- Frazén, M., Ranius, T., 2004. Occurrence patterns of butterflies (Rhopalocera) in semi-natural pastures in southeastern Sweden. Journal for Nature Conservation 12:121-135.
- García-García, J.L., Santos-Moreno, A., 2014. Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca, México. Revista de Biología Tropical 62(1):217-239.
- García-Ríos, J., Ramos-Pérez, V. I., Mendoza-Cuenca, L., 2013. Diversidad de lepidópteros asociados a encinares. Biológicas1: 8-17.
- Garwood, K., Lehman, R., 2005. Butterflies of northeastern Mexico, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas. CONABIO. Mexico.
- Gaviria-Ortíz, F.G., Henao, E.R., 2014. Diversidad de mariposas diurnas (Hesperioidea-Papilionoidea) en tres estados sucesionales de un bosque húmedo premontano bajo, Tuluá, Valle del Cauca. Revista Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, 3(2): 49–80.
- Global Forest Watch, 2019. <https://www.globalforestwatch.org/>. Revisaod última vez enero 2020.
- Gomez-Pompa, A., Lot, A., Vazques, C., Soto, M., Diego, N., 1972. Estudio preliminar de la vegetación y flora de la región de Laguna Verde, Ver.

Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM, Mexico, 278 pp.

- Hamer, K.C., Hill, J.K., Lacey, L.A., Langan, A.M., 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography* 24: 67-75.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., 2000. Scale-dependent consequences of habitat modification for species diversity in tropical forests. *Conserv Biol* 14:1435–1440
- Hill, J.K., Haer, K.C., Lacey, L.A., Banham, W.M.T., 1995. Effects of Selective Logging on Tropical Forest Butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32(4): 754-760.
- Hill, J.K., Hamer, K.C., 2004. Determining impacts of habitat modification on diversity of tropical forest fauna: the importance of spatial scale. *Journal of Applied Ecology* 41:744-754.
- Kallioniemi, E., Zannese, A., Tinker, J.E., Franco, A., 2014. Inter- and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity* 7, 232–240.
- Legal, L., Dorado, O., Albre, J., Bermúdez, K., López, K., 2017. Mariposas diurnas. Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Estado de Morelos, México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Trópico Seco Ediciones. Pp 330.
- Martínez-Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., Benítez-Malvido, J., Bongers, F., Castillo-Álvarez, A. et al., 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación Ambiental: Ciencia y Política Pública*, 4, 111–129.
- Martínez-Sánchez, N., Vázquez-Mendoza, S., 2010. Una alternativa económica a las trampas Blendon para lepidópteros. *Naturaleza y Desarrollo* 8, 65- 67.
- Maxwell, S.I., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. Comment: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536:143-145.
- Naeem, S., Chair, F.S., Chapin III, Robert, C., Ehrlich, P. R., Golley, F. B., Hooper, D. U., Lawton, J.H., O'Neill, R., Mooney, H. A., Sala, O., Symstad, A. J., Tilman, D., 1999. La biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas: Manteniendo los procesos naturales que sustentan la vida. *Tópicos en Ecología* 4:1-13.
- Nordqvist, E., 2009. Butterflies as indicators of forest quality in miombo woodlands, Tanzania. Master Thesis. Uppsala Universitet-Sweden.
- Paquet, J.Y., Vandevyvre, X., Delahaye, L., Rondeux, J., 2006. Bird assemblages in a mixed woodland-farmland landscape: the conservation value of silviculture-dependant open areas in plantation forest. *For Ecol Manag* 227:59–70.

- Pérez-García, O., Benjamín, T.J., Tobar López, D., 2018. Los agroecosistemas cafetaleros modernos y su relación con la conservación de mariposas en paisajes fragmentados. *Revista de Biología Tropical* 66(1): 394-402.
- Puig, H., 1991. Vegetación de la Huasteca, México. Estudio fitogeográfico y ecológico. Instituto de Ecología, INECOL. Mexico.
- Pyle, R.M., 1981. Field guide to butterflies North America. Alfred A. Knopf. New York, USA.
- Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P., 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. *Basic and Applied Ecology* 11: 582–593.
- Sada, M.L., Madero-Farías, A., 2011. Guía de Mariposas de Nuevo León. Fondo editorial de Nuevo León. Universidad Autónoma de Nuevo León, México, 370 pp.
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232:8-27.
- Sánchez-Ramos, G., Dirzo, R., Balcázar-Lara, M. J., 1999. Especificidad y herbivoría de lepidóptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 78: 103-118.
- Vargas-Fernández, I., Llorente-Bousquets, J.E., Luis-Martínez, A., 1992. Listado lepidopterofaunístico de la sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalcera: Papilionoidea). *Folia Entomológica Mexicana* 86: 41-178.
- Veddeler, D., Schulze, H., Steffan-Dewenter, I., Buchori, D., Tschardtke, T., 2005. The contribution of tropical secondary forest fragments to the conservation of fruit-feeding butterflies: effects of isolation and age. *Biodiversity y Conservation* 14 (14): 3577-3592
- Velásquez, A., J. F. Mas, R. Mayorga-Saucedo, J.R. Díaz, C. Alcántara, R. Castroi, T. Fernández, J.L. Palacio, G. Bocco, G. Gómez-Rodríguez, L. Luna-González, I. Trejo, J. López-García, M. Palma, A. Peralta, J. Prado-Molina y F. González-Medrano. 2002. Estado actual y dinámica de los recursos forestales de México. *Biodiversitas* 6(41):8-15

ANEXOS

Anexo 1. Carátula del artículo publicado.

Global Ecology and Conservation 21 (2020) e00847



ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Global Ecology and Conservation

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/gecco>



Original Research Article

Temporal analysis of butterfly diversity in a succession gradient in a fragmented tropical landscape of Mexico



Nallely Martínez-Sánchez ^a, Felipe Barragán ^{b,*}, Sandra Milena Gelviz-Gelvez ^c

^a IPICYT/División de Ciencias Ambientales, Camino a la Presa San José 2055, Col. Lomas 4 sección, C.P. 78216, San Luis Potosí, S.L.P, Mexico
^b CONACYT-IPICYT/División de Ciencias Ambientales, Camino a la Presa San José 2055, Col. Lomas 4 sección, C.P. 78216, San Luis Potosí, S.L.P, Mexico
^c Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Altair num. 200, Col. del Llano, C.P. 78377, San Luis Potosí, SLP, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:
Received 25 July 2019
Received in revised form 11 November 2019
Accepted 11 November 2019

Keywords:
Chronosequence
Huasteca of Mexico
Lepidoptera
True diversity

ABSTRACT

We analyze changes in the diversity of butterflies under a scheme of secondary succession in a fragmented landscape of the Huasteca of Hidalgo, Mexico over two seasons (rainy and dry) and four successional stages (cattle pasture, early secondary succession, intermediate secondary succession and advanced secondary succession). We recorded a total of 3,559 individuals of 124 species of adult butterflies. A higher number of species (104) and higher abundance (2588 individuals) were found during the rainy season than the dry season. *Memphis pithyusa* was the most abundant species in all successional stages. We evaluated the effect of secondary succession and seasonality on the alpha diversity of butterflies through three orders of Hill numbers as measures of diversity (⁰D = species richness,