

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

---

**IPICYT**

**POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**FACTORES QUE INFLUYEN EN LA DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE  
LEPIDÓPTEROS EN EL PARQUE ESTATAL FLOR DEL BOSQUE,  
PUEBLA, MÉXICO**

**Tesis que presenta  
María de las Nieves Barranco León**

**Para obtener el grado de  
Doctora en Ciencias Ambientales**

**Director de la Tesis  
Dr. Ernesto Iván Badano**

**San Luis Potosí, México, Septiembre de 2016**



## Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “Factores que influyen en la diversidad y distribución de lepidópteros en el parque estatal Flor del Bosque, Puebla, México”, presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Ambientales, fue elaborada por María de las Nieves Barranco León y aprobada el 01 de septiembre de 2016 por los suscritos, designados como Jurado de Tesis por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

---

**Dr. Ernesto Iván Badano**  
Director de tesis

---

**Dr. Carlos Hernán Vergara Briceño**  
Sinodal

---

**Dr. Joel David Flores Rivas**  
Sinodal

---

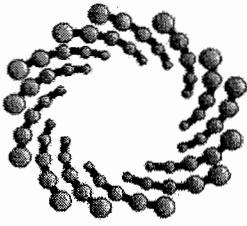
**Dr. José Marín Sánchez**  
Sinodal



## **Créditos Institucionales**

Esta tesis fue realizada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Ernesto Iván Badano.

Durante la realización del trabajo la autora recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Beca # 42843).



**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 006 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 23 días del mes de septiembre del año 2016, se reunió a las 16:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

<b>Dr. Joel David Flores Rivas</b>	<b>Presidente</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. José Marín Sánchez</b>	<b>Secretario</b>	<b>UASLP</b>
<b>Dr. Ernesto Iván Badano</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>
<b>Dr. Felipe Barragán Torres</b>	<b>Sinodal</b>	<b>IPICYT</b>

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

**DOCTORA EN CIENCIAS AMBIENTALES**

sustentó la C.

**María de las Nieves Barranco León**

sobre la Tesis intitulada:

***Factores que influyen la diversidad y distribución de lepidópteros en el parque estatal Flor del Bosque, Puebla, (México)***

que se desarrolló bajo la dirección de

**Dr. Ernesto Iván Badano**

El Jurado, después de deliberar, determinó

**APROBARLA**

Dándose por terminado el acto a las 17:30 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 23 días del mes de septiembre de 2016.

  
**Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez**  
Jefa del Departamento del Posgrado

  
**Dr. Marcial Borilla Marín**  
Secretario Académico



## Dedicatoria

A la memoria de mis padres: Eufrasia León Sánchez y Antonio Barranco Tenorio.

A mi abuela: Natividad Sánchez Vda. de León, por su ejemplo ante la adversidad.

A mi hermano: Lázaro Barranco León, por creer siempre en mí.

*“...entonces,  
comprendiendo lo eterno de tu ausencia,  
repitieron mi labio y mi conciencia:  
—Señor, alma de luz, cuerpo de bronce.  
Soy una chispa; ¡enséñame a ser lumbre!  
Soy un guijarro; ¡enséñame a ser cumbre!  
Soy una linfa: ¡enséñame a ser río!  
Soy un harapo: ¡enséñame a ser gala!  
Soy una pluma: ¡enséñame a ser ala,  
y que Dios te bendiga, padre mío!”*

*“Tu escuchaste mi grito, sonreíste,  
y en la sombra infinita te perdiste,  
cantando con los otros almo coro.  
Callaba todo ser y toda cosa;  
y arriba era la noche misteriosa,  
jardín azul de margaritas de oro...”*

Fragmento de *La Raza de Bronce* de Amado Nervo

## Agradecimientos

Al Dr. E. I. Badano, por la oportunidad de entrar al Doctorado al IPICYT y permitirme trabajar con lepidópteros.

Al Dr. Carlos H. Vergara Briceño, por facilitarme el acceso al laboratorio de entomología de la UDLAP y por el préstamo del equipo de campo y de laboratorio. Un agradecimiento especial por darle asilo a mi colección de lepidópteros. Gracias por toda su paciencia y enseñanzas.

Al Dr. Joel David Flores, por todos sus consejos como parte de mi comité sinodal y por la ayuda en la compra de las baterías para las lámparas de luz negra y la guía de campo.

Al Dr. Leonardo Chapa Vargas y al Dr. Luis Felipe Cházaro Ruíz, por haberme dedicado un poco de su valioso tiempo que me permitió aprender temas nuevos.

Al M. en C. Juan Pablo Rodas Ortiz, por su apoyo en el trabajo del laboratorio de Ecología del IPICYT y por facilitarme la adquisición de la lámpara de luz negra.

A María Guadalupe Arriaga Castillo, Ivonne Lizette Cuevas Velez y Juana Edith Rodríguez Delgadillo por todo su apoyo en los trámites institucionales.

A Angélica Núñez Rangel y Verónica Zambrano Gómez, por todo su apoyo en las actividades de divulgación en las que me permitieron participar.

A los biólogos Florencio Luna Castellanos y Luis Enrique Chong Alcaráz por toda su ayuda y paciencia en el trabajo de campo.

Al M. en C. Luis Enrique Martínez Romero y al personal del Parque Estatal Flor del Bosque, por todas las facilidades otorgadas para realizar el trabajo de campo en la reserva.

A mi hermano, el M.V.Z. Lázaro Barranco León, por confeccionar las trampas Van-Someren- Rydon usadas en el trabajo de campo.

A mis compañeros de cubículo: Ulises Rodríguez Robles, Natalia de Gortari Ludlow, Renato Ramos Palacios, Emilia Ríos del Toro, Gerardo Ham Dueñas, Doddy Morales Flores, Gabriela García Marmolejo, Claudia Martínez y Javier Arcibar Orozco: gracias por la paciencia, el café, las galletas, los consejos y los momentos divertidos.

A Omar y Germán Coutiño Osorio, por toda su pericia para mantener funcionando mi coche, lo que me permitió realizar mi trabajo de investigación.

A la familia García del Castillo, por su hospitalidad, la excelente comida y todos los momentos divertidos. A "Don Canelo", que en paz descanse, gracias por adoptarnos a todos.

# Contenidos

Constancia de aprobación de tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatorias	v
Agradecimientos	vi
Resumen General	1
Introducción General	3
Capítulo 1	15
Introducción	15
Método	17
Resultados	26
Discusión	33
Implicaciones para la conservación	38
Capítulo 2	45
Introducción	45
Métodos	49
Resultados	56
Discusión	64
Conclusión	70
Conclusiones Generales	77
Lista de Figuras	



Figura 1.1. Localización del Parque estatal Flor del Bosque, Amozoc, Puebla. La figura muestra el polígono del Parque y el área cubierta por cada tipo de vegetación, incluyendo el bosque xérico y méxico, las plantaciones de eucalipto y los pastizales abandonados.	18
Figura 1.2. Curvas diarias de las variables medioambientales medidas en la estación cálido-húmeda (izquierda) y estación fría-seca (derecha).	27
Figura 1.3. Ordenamiento no métrico multidimensional comparando la composición de los ensambles de mariposas entre los tipos de vegetación.	30
Figura 1.4. Las curvas de rarefacción de la riqueza de especies y el estimador Chao2 ( $\pm$ 95% de intervalos de confianza) registrados para el bosque méxico (círculos sólidos), el bosque de encino xérico (círculos vacíos), los pastizales abandonados (triángulos sólidos), las plantaciones de eucalipto (triángulos vacíos) y el paisaje, incluyendo todos los tipos de vegetación (cuadrados sólidos).	32
Figura 2.1. Curvas de rarefacción de la riqueza de especies, (A, B, C), diversidad proporcional (D, E, F) y dominancia (G, H, I) para los ensambles de LL muestreados en <i>Quercus castanea</i> (círculos) y <i>Quercus glabrescens</i> (triángulos) al interior del bosque (símbolos sólidos) y en el exterior del bosque (símbolos vacíos). Se muestran los valores promedio (intervalos de confianza al $\pm$ 95%).	57
Figura 2.2. Resultados del ordenamiento NMS realizado para valorar las diferencias en la composición de los ensambles de LL entre las especies de encino (círculos= <i>Quercus castanea</i> ; triángulos= <i>Quercus glabrescens</i> ) y tipos de hábitat (símbolos sólidos= interior del bosque, símbolos vacíos= borde del bosque) en cada mes de muestreo ( A= Julio, B= Agosto, C=Septiembre).	59
Figura 2.3. Resultados del análisis de ordenamiento NMS realizado para valorar las diferencias en la composición de los ensambles de LL entre los meses de muestreo (símbolos sólidos= Julio; símbolos vacíos = Agosto, símbolos grises = Septiembre) para <i>Quercus castanea</i> (A, B) y <i>Quercus glabrescens</i> (C, D) al interior del bosque (columna izquierda) y al borde del bosque (columna derecha).	60

Figura 2.4. Resultados del análisis de co-ocurrencia realizado para evaluar los ensambles de LL muestreados en los meses de Julio (A), Agosto (B) y Septiembre (C). La figura muestra los valores C-Score observados (círculos sólidos) y los esperados (círculos vacíos) calculados para cada especie de encino en cada tipo de hábitat (intervalos de confianza al  $\pm 95\%$ ).\_\_\_\_\_62

Figura 2.5. Resultado del análisis (nombre) realizado para valora las diferencias en el porcentaje de parasitoides del Ichneumonidae Annolinae morfo 1 sobre las larvas de *Paradirphia lasiocampina* en los meses de Agosto y Septiembre. (Círculos= *Quercus castanea*, triángulos= *Quercus glabrescens*) y tipos de hábitat (símbolos sólidos= interior del bosque, símbolos vacíos= borde del bosque). \_\_\_\_\_63

## Anexos

Anexo 1. Especies de mariposas detectadas en la estación cálido-húmeda y la estación fría-seca en los diferentes tipos de vegetación en el Parque Estatal Flor del Bosque.\_\_\_\_\_81

Anexo 2. Larvas detectadas en cada mes de muestreo en el dosel de *Quercus castanea* y *Quercus glabrescens* ubicados dentro y en el borde del bosque.\_\_\_\_\_91

## Resumen General

La constante transformación de los hábitats naturales, resultante de las actividades humanas, está reduciendo las áreas forestales, lo cual puede tener consecuencias para la conservación biológica. La inclusión de los campos abandonados dentro de las zonas de protección puede ser un elemento importante para mantener la diversidad biológica en ecosistemas alterados debido a la adaptabilidad de las especies con diferentes hábitos (generalistas vs. especialistas). Sin embargo, existen una amplia gama de variaciones en esta adaptabilidad que pueden llevar a equilibrios inestables de las poblaciones, por lo que se requiere un monitoreo constante de las mismas. En un bosque de encino perturbado por el hombre, que incluye hábitats de pastizal y plantaciones de eucalipto, se comparó la diversidad y estructura de las comunidades de lepidópteros entre los diferentes tipos de hábitat. Se encontraron diferentes ensambles de lepidópteros por tipo de hábitat, estación del año y especies de encino. Los lepidópteros diurnos adultos mostraron asociaciones a diferentes tipos de hábitat de acuerdo a la estación del año, lo que indica el uso por este grupo tanto de los hábitats de encinares conservados como los pastizales inducidos. Las larvas de lepidópteros mostraron cambios en la riqueza, diversidad e interacciones intra e interespecíficas por tipo de encino, hábitat (conservado vs borde) y estacionalidad. Estos resultados indican que los bosques fragmentados pueden contener una alta diversidad de lepidópteros, la cual se relaciona al incremento en la heterogeneidad de hábitats y plantas hospederas, y que la fragmentación del bosque debida al cambio de uso de suelo puede aumentar la diversidad del grupo y dar lugar a cambios en las interacciones intra e interespecíficas de los ensambles estudiados.

**Palabras Clave:** Lepidópteros, diversidad, cambio en el uso del suelo, conservación biológica, interacciones.

## Abstract

The constant transformation of natural habitats that result from human activities is reducing the cover of natural forests, and this may have implications for biological conservation. The inclusion of abandoned fields within protection zones can be an important element for maintaining biological diversity in disturbed ecosystems because of the adaptability of species with different habits (generalists vs. specialists). However, there are a wide range of variations on this adaptability that can lead to populations in unstable equilibria and, thus, constant monitoring is required. In an oak forest disturbed by human activities, which includes grassland habitats and eucalyptus plantations, the diversity and structure of lepidopteran communities were compared among different habitat types. Differences in lepidopteran assemblages were found in the different habitat types, season and oak species. Adult diurnal lepidopterans were associated with different habitat types according to the season, indicating that this group uses both preserved oak forests as induced grasslands. Assemblages of lepidopteran larvae changes in their richness, diversity and intra- and interspecific interactions between oak species, habitat types and seasons of the year. These results indicate that fragmented forests may contain a high diversity of lepidopterans, which would be related to the increases of habitat heterogeneity and host plants, while forest fragmentation due to land use change can increase the diversity of this group and lead to changes in intra- and interspecific interactions on the studied assemblies.

**Keywords:** Lepidopterans, diversity, land use change, biological conservation, interactions.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El cambio de uso de suelo es la transformación de los atributos biofísicos de la superficie de la tierra por manipulación del hombre (DeChazal y Rounsevell, 2009) y tiene como consecuencia principal la pérdida de diversidad biológica debida a la destrucción y degradación del hábitat. Esta pérdida ocurre de forma directa al destruirse el hábitat (DeChazal y Rounsevell, 2009) y de manera indirecta debido a una respuesta negativa de las especies ante la disminución de la calidad del hábitat. Esto último sucede cuando se afectan los recursos que usan las especies, lo que puede ocasionar extinciones totales (Wilcove *et al.*, 1986; Lucas *et al.*, 2013), locales (Öckinger *et al.*, 2005; Konvicka *et al.*, 2008) o disminuciones en el número de individuos, lo que pone en riesgo la permanencia de la especie (Wilcove *et al.*, 1986). Para evaluar la pérdida de biodiversidad por cambios de uso de suelo se usan distintos grupos organismos, frecuentemente los insectos, particularmente los lepidópteros diurnos (LD) y, en menor medida, los nocturnos (LN), los cuales se han estudiado en diferentes tipos de ecosistemas (Daily & Ehrlich, 1995; Brown & Freitas, 2000; Summerville *et al.*, 2004; Koh, 2007). Los lepidópteros son sensibles a los cambios en el hábitat inducidos por el hombre debido a que las especies de plantas que requieren para el desarrollo de sus larvas son diferentes a las que necesita el adulto para su alimentación. Además, los LD y LN necesitan condiciones específicas de temperatura para alimentarse y reproducirse, ante las cuales presentan diferentes grados de respuesta (Brehm *et al.*, 2003; Karlsson y Wiklund, 2005; Miller, 2011).

Tanto en ecosistemas tropicales como templados, la diversidad de LD y LN puede responder de manera negativa o positiva a las perturbaciones en el hábitat inducidas por el hombre

(Kusch *et al.*, 1999; Waltz y Covington, 2004; Schmidt y Roland ,2006; Koh, 2007). Se ha reportado que las perturbaciones antrópicas disminuyen la diversidad en las comunidades de LD y LN debido a la pérdida total o parcial del hábitat (Schneider y Fry, 2001; Francesconi *et al.*, 2013) y la fragmentación del paisaje (Kusch *et al.*, 1999; Schmitt, 2003; Schulze *et al.*, 2004, Niell *et al.*, 2007; Kobayashi *et al.*, 2009), como también ante la pérdida de sitios para reproducción y de plantas con flor (Maes & Van Dyck, 2001; Summerville & Crist, 2002). Sin embargo, la perturbación antrópica también puede producir un aumento local en la diversidad de las comunidades de LD y LN cuando promueve la aparición de nuevos recursos alimenticios (ej., plantas con flor oportunistas o exóticas) o una mayor heterogeneidad de hábitats y oportunidades de nicho (Raguso & Llorente-Bousquets, 1990; Beck *et al.*, 2002; Hogsden & Hutchinson, 2004; Cleary y Genner, 2006; Bergman *et al.*, 2008; Summerville & Crist, 2008).

No obstante, este aumento en la diversidad de lepidópteros posterior a una perturbación, debe analizarse en dos contextos: i) el de la calidad del hábitat nativo remanente y su capacidad para mantener poblaciones estables de lepidópteros (Thomas *et al.*, 2001), y ii) el grado de especialización de los lepidópteros en cuanto a los recursos requeridos para completar su ciclo de vida. Cuando la perturbación es intermedia y se conserva parte del hábitat original, las zonas transformadas pueden favorecer la abundancia de especies raras, propias del hábitat conservado (Cleary y Genner, 2006). Por el contrario, cuando las perturbaciones afectan la mayor parte del paisaje puede haber respuestas negativas ante la pérdida de hábitat como la pérdida de especies altamente especializadas (Ricketts *et al.*, 2001; Bergman *et al.*, 2004), cambios en la dominancia de las especies, donde las especies dominantes de las zonas conservadas pasan a ser raras en los hábitats perturbados (Cleary y Genner, 2006) o un aumento en las abundancias de lepidópteros generalistas característicos de zonas perturbadas (Schneider y Fry, 2001; Cleary y Genner, 2006).

Aún en el caso de que se conserven valores similares de riqueza antes y después de la perturbación, puede ocurrir la pérdida de grupos funcionales de lepidópteros, lo cual no se refleja necesariamente en cambios en la diversidad (Schmidt y Roland, 2006). Por otro lado, es importante considerar que para la conservación de una mayor diversidad de lepidópteros, el recambio de especies entre fragmentos de diferentes hábitats está asociado a la cobertura de árboles y arbustos (Bergman *et al.*, 2004) y al número y extensión de los hábitats requeridos para su reproducción, ya que los fragmentos de pequeño tamaño o escasos en número pueden no ser suficientes para lograr los objetivos de conservación (Bergman *et al.*, 2004).

En este sentido, las especies de lepidópteros más afectados por el cambio de uso de suelo son las especialistas, lo cual se debe principalmente a que se afecta la distribución de sus plantas hospederas o las condiciones microclimáticas que requieren para su reproducción (Botham *et al.*, 2012). También se ven afectados aquellos lepidópteros cuya reproducción está limitada a un solo evento anual (Clark *et al.*, 2007), los que presentan restricciones o cambios en su capacidad de vuelo (Baguette *et al.*, 2003; Van Dick y Baguette, 2005; Dover and y Settele, 2009) y los requieren hábitats adecuados a lo largo de su ruta migratoria (Bergman y Landin, 2001).

En el caso de los estados larvales de los lepidópteros, el cambio de uso de suelo puede afectar negativamente la riqueza y abundancia de sus plantas hospederas (Koh *et al.*, 2004). Esto puede tener mayor impacto cuando se afectan las hospederas de lepidópteros especialistas (Summerville, K. S., & Crist, T. O. 2008). Los cambios estructurales en la vegetación entre hábitats con diferente uso de suelo pueden afectar la tasa de reproducción y la selección de hospederos de los lepidópteros adultos, así como sus tasas de depredación por otros organismos y la incidencia de parasitoides (Roland, 1993)

Para México, algunos trabajos desarrollados en ecosistemas tropicales indican que un incremento en el grado de perturbación antrópica afecta positivamente la diversidad de mariposas diurnas, lo cual está asociado a la proliferación de herbáceas con flor (Raguso & Llorente-Bousquets, 1990). Sin embargo, también se afecta negativamente la riqueza de LD cuando existe una disminución en la cantidad de sombra en el hábitat (Perfecto *et al.*, 2003) o se altera el bosque maduro (Vester *et al.*, 2007). En el caso de los bosques templados, como son los de pino-encino, los estudios de diversidad de los Papilionoideos (Baez, 1996; Oñate-Ocaña *et al.*, 2000; Díaz-Batres *et al.*, 2001; Llorente *et al.*, 2004; Luna-Reyes y Llorente-Bousquets, 2004), no han relacionado el efecto del cambio de uso de suelo sobre su diversidad. Esta asociación es importante debido a que es necesario conservar los sitios que presentan la mayor riqueza de especies y/o poseen mayor diversidad de endemismos (Peterson *et al.*, 1993). Para ello, es necesario conocer cuál será el efecto de una mayor perturbación sobre los hábitats ya alterados.

Los bosques de encinos son uno de los ecosistemas más fuertemente afectados en México por el cambio de uso de suelo. Grandes extensiones de encinares han sido remplazadas por pastizales, campos de cultivo, zonas residenciales y otros tipos de hábitat antropogénicos (Toledo, 1988). En la ciudad de Puebla y sus alrededores la situación de los encinares no es distinta, donde la mayor parte de los bosques de encino que cubrían la superficie actual de la ciudad de Puebla (Rzedowski, 1965) fueron desapareciendo por diversos usos y, en los últimos años, se ha intensificado el desmonte para uso habitacional. La única zona en la que esta vegetación se encuentra bajo protección en la ciudad de Puebla es el Área Natural Protegida "Parque General Lázaro Cárdenas del Río, Flor del Bosque", ubicada dentro del municipio de Amozoc. Fisiográficamente, el Parque se ubica dentro de la provincia del Eje Neovolcánico Transversal, la cual está localizada dentro de la zona de transición de las regiones biogeográficas Neártica y



Neotropical (Escalante, 2009). Allí se genera un ecotono con una gran diversidad de hábitats y especies de flora y fauna (Espinosa-Organista *et al.*, 2008).

## **JUSTIFICACIÓN**

Los ecosistemas naturales están constantemente bajo la presión de ser transformados con fines agrícolas y urbanos para ser usados por el hombre, haciendo que las áreas de conservación se encuentren cada vez más aisladas en zonas urbanas y suburbanas, las cuales van adquiriendo mayor extensión. Por ello, conservar la biodiversidad en bosques fragmentados cercanos a zonas urbanas se ha vuelto una prioridad en los últimos años. Para lograr este objetivo debe medirse la capacidad de las áreas conservadas para mantener la mayor biodiversidad posible. En este sentido es necesario establecer estrategias de monitoreo de las poblaciones de interés con el fin de conocer el efecto de la urbanización sobre la composición de especies de la comunidad, la abundancia de sus poblaciones y posibles contracciones de las mismas.

La reserva del Parque estatal Flor del Bosque fue declarada Área Natural Protegida el 24 de diciembre de 1985. Cuenta con un programa de manejo y varios listados de flora y fauna. Sin embargo, en cuanto a la riqueza de insectos, y en particular de los lepidópteros, se han realizado pocos estudios formales. Para este grupo, se desconoce su riqueza y diversidad, como también el uso de los hábitats presentes en el Parque, ya sea como sitios para reproducirse o como zona de refugio transitorio durante su migración.

La importancia del estudio y conservación de un grupo tan diverso como los lepidópteros puede considerarse desde dos puntos de vista: i) por su papel ecológico en el ecosistema y ii) por su utilidad para el hombre. Los lepidópteros tienen diversas funciones en el ecosistema

dependiendo de la fase en que se encuentren en su ciclo de vida. En el estado de huevo pueden ser parasitados por avispas, donde varias especies de estos himenópteros dependen de ellas para su sobrevivencia (Price, 1987). Como larvas, los lepidópteros son consumidores primarios que, a su vez, son alimento para otros animales, como aves, roedores, insectos y el mismo hombre (Scoble, 1995). Asimismo, su papel en la descomposición de detritos de la vegetación, principalmente de las larvas de LN, acelera la descomposición de la materia orgánica ayudando a la reincorporación de nutrientes al suelo (Powell y Opler, 2009). Como adultos, los lepidópteros son importantes polinizadores de plantas silvestres, después de las abejas y las avispas (Vanbergen and The Insect Pollinators Initiative, 2013), y son alimento de aves y murciélagos (Wagner et al; 2011). Por su utilidad para el hombre, aparte de la gran consideración estética sobre el grupo, su papel en la polinización junto con los demás polinizadores ha sido valorado en US\$215 billion en 2005 (Gallai *et al.* 2009), y la disminución o pérdida de esta función puede poner en riesgo el abasto de alimentos para el hombre en el futuro (Chapin III *et al.*, 2000; Perspectiva sobre la Diversidad Biológica, 2014).

## **HIPÓTESIS**

Se espera que la diversidad de las comunidades de lepidópteros sea distinta entre los diferentes tipos de hábitat del parque estatal Flor del Bosque en la que se espera una mayor diversidad de lepidópteros a escala del paisaje relacionada a la diversidad de los fragmentos de hábitats de bosque de encinar xérico y méxico.

Se espera una mayor abundancia y diversidad de larvas de lepidópteros en los bordes del relicto del bosque que al interior de los mismos. Esto se espera por diferencias estructurales en la vegetación que afecten la dispersión de lepidópteros adultos, diferencias en la calidad del recurso disponible para los lepidópteros y una menor tasa de mortalidad por parasitoides en el borde que en el interior del bosque.

## **OBJETIVOS**

Determinar si los cambios de uso de suelo en la plantación de eucalipto y el pastizal producen variaciones en la diversidad de los ensmbles de lepidópteors adultos con respecto al bosque de encino en el Parque Estatal Flor del Bosque.

Evaluar el valor de conservación de los encinares en la diversidad de lepidópteros en el Parque.

Determinar si existe un efecto de borde en la riqueza, diversidad, interacciones intraespecíficas e incidencia de parasitoides en los ensambls de larvas de lepidópteros en especies de encino.

## **Bibliografía**

Baez- Szelepka I. (2005). *Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) del volcán de Tequila, Jalisco, México* (Doctoral dissertation, Universidad de Guadalajara. División de Ciencias Biologicas).

- Baguette, M., Mennechez, G., Petit, S., & Schtickzelle, N. (2003). Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclissiana eunomia*. *Comptes Rendus Biologies*, 326, 200-209.
- Beck, J.A.N., Schulze, C.H., Linsenmair, K.E., & Fiedler, K. (2002). From forest to farmland: diversity of geometrid moths along two habitat gradients on Borneo. *Journal of tropical ecology*, 18(01), 33-51.
- Bergman, K. O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlman, H., & Milberg, P. (2004). Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography*, 27(5), 619-628.
- Bergman, K. O., Ask, L., Askling, J., Ignell, H., Wahlman, H., & Milberg, P. (2008). Importance of boreal grasslands in Sweden for butterfly diversity and effects of local and landscape habitat factors. *Biodiversity and Conservation*, 17(1), 139-153.
- Bergman, K.O., & Landin, J. (2001). Distribution of occupied and vacant sites and migration of *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) in a fragmented landscape. *Biological Conservation*, 102(2), 183-190.
- Brehm, G., Homeier, J., & Fiedler, K. (2003). Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9(5), 351-366.
- Botham, M.S., Ash, D., Aspey, N., Bourn, N.A. D., Bulman, C.R., Roy, D.B., Swain J., Zannese A. & Pywell, R.F. (2011). The effects of habitat fragmentation on niche requirements of the marsh fritillary, *Euphydryas aurinia*, (Rottemburg, 1775) on calcareous grasslands in southern UK. *Journal of Insect Conservation*, 15(1-2), 269-277.
- Brown K.S. Jr, Freitas A.L. (2000) Atlantic forest butterflies: indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32 (4b): 934-956.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H. L., Hooper D.U., Lavorel S. Sala O.E., Hoobie S. E., Mack M. C. & Díaz S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234-242.
- Clark, P. J., Reed, J. M., & Chew, F. S. (2007). Effects of urbanization on butterfly species richness, guild structure, and rarity. *Urban Ecosystems*, 10(3), 321-337.
- Cleary, D. F., & Genner, M. J. (2006). Diversity patterns of Bornean butterfly assemblages. *Biodiversity & Conservation*, 15(1), 517-538.
- Daily, G.C., & Ehrlich, P.R. (1995). Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity & Conservation*, 4(1), 35-55.

- De Chazal, J., & Rounsevell, M.D. (2009). Land-use and climate change within assessments of biodiversity change: a review. *Global Environmental Change*, 19(2), 306-315.
- Díaz-Batres, M. E., Llorente, J., Vargas, I. F., & Luis, A. M. (2001). Papilionoidea (Lepidoptera) de la Reserva de la Biosfera "La Michilía". Durango, México. *En Contribuciones entomológicas. Homenaje a la Dra. Isabel Bassols, M. Vargas, OJ Polanco y G. Zúñiga (coords.). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas–Instituto Politécnico Nacional, México, DF*, 35-56.
- Dover, J., & Settele, J. (2009). The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation*, 13(1), 3-27.
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista mexicana de biodiversidad*, 80(2), 551-560.
- Espinosa-Organista, D., Ocegueda, S., Aguilar, C., Flores, O., Llorente-Bousquets, J., & Vázquez, B. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *Capital natural de México*, 1, 22-65.
- Francesconi, W., Nair, P. K. R., Levey, D. J., Daniels, J., & Cullen Jr, L. (2013). Butterfly distribution in fragmented landscapes containing agroforestry practices in Southeastern Brazil. *Agroforestry systems*, 87(6), 1321-1338.
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68(3), 810-821.
- Hogsden, K.L., & Hutchinson, T.C. (2004). Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 82(5), 739-748.
- Karlsson, B., & Wiklund, C. (2005). Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitats select for increased fecundity and longevity. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 99-104.
- Kobayashi, T., Nakashizuka, T., & Kitahara, M. (2009). Effects of fragmentation of secondary broadleaf deciduous forests on populations of the near-threatened butterfly, *Sasakia charonda* (Lepidoptera, Nymphalidae), in central Japan. *Ecological research*, 24(1), 57-64.
- Koh, L. P. (2007). Impacts of land use change on South-east Asian forest butterflies: a review. *Journal of applied ecology*, 44(4), 703-713.
- Konvicka, M., Novak, J., Benes, J., Fric, Z., Bradley, J., Keil, P., Hrccek J., Chobot K. & Marhoul, P. (2008). The last population of the Woodland Brown butterfly (*Lopinga achine*) in the Czech Republic: habitat use, demography and site management. *Journal of Insect Conservation*, 12(5), 549-560.

- Kusch, J., Goedert, C., & Meyer, M. (2005). Effects of patch type and food specializations on fine spatial scale community patterns of nocturnal forest associated Lepidoptera. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 38, 67-77.
- Llorente, J., Luis, A., Vargas, I., & Warren, A. D. (2004). Butterflies of the state of Nayarit, Mexico. *Journal of the Lepidopterist's Society*, 58(4), 203-222.
- Lucas, A.M., Scholl, C. F., Murphy, D.D., Tracy, C.R., & Forister, M.L. (2014). Geographic distribution, habitat association, and host quality for one of the most geographically restricted butterflies in North America: Thorne's hairstreak (*Mitoura thornei*). *Insect conservation and diversity*, 7(4), 343-354.
- Luna-Reyes, M., & Llorente-Bousquets, J. (2004). Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra Nevada, México. *Acta zoológica mexicana*, 20(2), 79-102.
- Maes, D., & Van Dyck, H. (2001). Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario?. *Biological conservation*, 99(3), 263-276.
- Miller, W. E. (2011). Temperature-dependent development in capital-breeding Lepidoptera. *The Journal of the Lepidopterists' Society*, 65(4), 227-248.
- Niell, R. S., Brussard, P. F., & Murphy, D. D. (2007). Butterfly community composition and oak woodland vegetation response to rural residential development. *Landscape and Urban Planning*, 81(3), 235-245.
- Öckinger, E., Hammarstedt, O., Nilsson, S.G., & Smith, H.G. (2006). The relationship between local extinctions of grassland butterflies and increased soil nitrogen levels. *Biological Conservation*, 128(4), 564-573.
- Oñate-Ocaña, L., Morrone, J. J., & Llorente-Bousquets, J. E. (2000). Una evaluación del conocimiento y de la distribución de las Papilionidae y Pieridae mexicanas (Insecta: Lepidoptera). *Acta zoológica mexicana*, (81), 117-132.
- Perfecto, I., Mas, A., Dietsch, T., & Vandermeer, J. (2003). Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity & Conservation*, 12(6), 1239-1252.
- Peterson, A. T., Flores-Villela, O. A., León-Paniagua, L. S., Llorente-Bousquets, J. E., Luis-Martinez, M. A., Navarro-Siguenza, A. G., ... & Vargas-Fernández, I. (1993). Conservation priorities in Mexico: moving up in the world. *Biodiversity Letters*, 33-38.
- Powell J. A. & Opler P. A. (2009). Moths of Western North America. 383 pp. University of California Press.

- Raguso, R.A., & Llorente-Bousquets, J. (1990). The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtla Mts., Veracruz, Mexico, revisited: species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29(1-2), 105-133.
- Ricketts, T. H., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., & Fay, J. P. (2001). Countryside biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation biology*, 15(2), 378-388.
- Roland, J. (1993). Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia*, 93(1), 25-30.
- Rzedowski, J. (1965). Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29:121-177.
- Schmidt, N. B. C., & Roland, J. (2006). Moth diversity in a fragmented habitat: importance of functional groups and landscape scale in the boreal forest. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(6), 1110-1120.
- Schmitt, T. (2003). Influence of forest and grassland management on the diversity and conservation of butterflies and burnet moths (Lepidoptera, Papilionoidea, Hesperidae, Zygaenidae). *Animal biodiversity and conservation*, 26(2), 51-67.
- Schneider, C., & Fry, G. L. (2001). The influence of landscape grain size on butterfly diversity in grasslands. *Journal of Insect Conservation*, 5(3), 163-171.
- Schulze, C. H., Steffan-Dewenter, I., & Tschardt, T. (2004). Effects of land use on butterfly communities at the rain forest margin: a case study from Central Sulawesi. In *Land use, nature conservation and the stability of rainforest margins in Southeast Asia* (pp. 281-297). Springer Berlin Heidelberg.
- Scoble, M.J. (1995). *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press, London.
- Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica (2014), *Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica* Montreal, 255 páginas.
- Summerville, K. S., Ritter, L. M., & Crist, T. O. (2004). Forest moth taxa as indicators of lepidopteran richness and habitat disturbance: a preliminary assessment. *Biological Conservation*, 116(1), 9-18.
- Summerville, K. S., & Crist, T. O. (2002). Effects of timber harvest on forest Lepidoptera: community, guild, and species responses. *Ecological Applications*, 12(3), 820-835.
- Summerville, K.S., & Crist, T.O. (2008). Structure and conservation of lepidopteran communities in managed forests of northeastern North America: a review 1. *The Canadian Entomologist*, 140(4), 475-494.

- Thomas, J. A., Bourn, N. A. D., Clarke, R. T., Stewart, K. E., Simcox, D. J., Pearman, G. S., Curtis R., & Goodger, B. (2001). The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1478), 1791-1796.
- Toledo, V.M. (1988). La diversidad biológica de México, *Ciencia y Desarrollo* 81: 17-30.
- Van Dyck, H., & Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements?. *Basic and Applied Ecology*, 6(6), 535-545.
- Vanbergen, A. J. & Insect Pollinator Initiative (2013). Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(5), 251-259.
- Vester, H. F., Lawrence, D., Eastman, J. R., Turner, B. L., Calme, S., Dickson, R., Pozo C. & Sangerman, F. (2007). Land change in the southern Yucatan and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications*, 17(4), 989-1003.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., & Dobson, A.P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology*, 6, 237-256.



# **CAPITULO 1. CONSERVACIÓN DE LEPIDÓPTEROS DIURNOS DENTRO DE LAS CIUDADES: UNA APROXIMACIÓN A ESCALA INTEGRANDO HÁBITATS NATURALES Y CAMPOS ABANDONADOS EN EL CENTRO DE MÉXICO**

## **Introducción**

El mundo atraviesa la más grande ola de crecimiento urbano en su historia. Más de la mitad de la población humana vive en pueblos y ciudades y, para el año 2030, este número crecerá aproximadamente hasta 5 billones de personas (UN, 2015). Mucho de este crecimiento urbano tendrá lugar en los países en desarrollo de Latinoamérica, África y Asia, lo cual traerá enormes transformaciones en los ecosistemas naturales (UN, 2015). La urbanización tiene efectos importantes en los ciclos biogeoquímicos y el clima local (Pickett *et al.*, 2001; Kalnay y Cai, 2003; Hope *et al.*, 2005; Kaye *et al.*, 2006 y Pataki *et al.*, 2006), lo que a su vez repercute en la pérdida de biodiversidad (Mckinney, 2008). Junto con la expansión de la frontera agrícola, la urbanización ha generado paisajes fragmentados en los alrededores de la ciudad, los cuales están compuestos de remanentes de hábitats naturales y campos agrícolas (Grau y Aide, 2008; Wade *et al.*, 2003)

En los ecosistemas forestales, estos procesos inducidos por el hombre amenazan la persistencia de varias especies de animales que dependen de los hábitats naturales para el desarrollo de su ciclo de vida (Kearns *et al.*, 1998; Noss, 1983). Sin embargo, la creciente inmigración de personas desde zonas rurales a urbanas está causando el abandono de campos agrícolas y esto puede representar una oportunidad para el desarrollo de acciones de conservación dirigidas a preservar

parte de la fauna local. De hecho, varios autores han propuesto que el riesgo de extinción de animales que dependen de los bosques puede decrecer en ecosistemas perturbados si son capaces de usar los campos abandonados como fuente alternativa de alimento, refugio o sitios de reproducción (Hogsden y Hutchinson, 2004; Tews et al, 2004; Fresse *et al.*, 2006; Ohwaki et al, 2007; Ohwaki *et al.*, 2014). Además, el uso de relictos de bosque y campos abandonados por diferentes especies de animales puede aumentar la diversidad de fauna a escala de paisaje debido a un incremento en la heterogeneidad del hábitat, entendiendo al paisaje como la unidad espacial que puede contener más de un tipo de hábitat (Wright *et al.*, 2002).

Siguiendo esta línea de razonamiento puede proponerse que las reservas que contienen una mezcla de hábitats nativos y campos abandonados pueden mantener una mayor diversidad de fauna que las reservas compuestas de hábitats naturales solamente. Aunque esto puede sonar contraintuitivo a los principios de biología de la conservación, los cuales enfatizan la preservación de los ecosistemas naturales (Hunter y Gibbs, 2007), tal proposición puede ser útil para el diseño de reservas urbanas en los alrededores de las ciudades en crecimiento antes de que todos los relictos de hábitats naturales y campos abandonado sean usados para el desarrollo urbano (Badano *et al.*, 2012; Borgström *et al.*, 2012). El principal inconveniente de esta propuesta es establecer si los organismos que se intenta proteger realmente requieren este tipo de reservas. Por ejemplo, el objetivo de conservación de estas reservas puede fallar si solo mantienen especies generalistas que pueden usar tanto relictos de hábitat nativo como campos abandonados para sobrevivir y reproducirse. Así, estas reservas sólo tendrán sentido si mantienen organismos especializados que dependen de los hábitats naturales para completar su ciclo de vida, pero que son también capaces de usar campos abandonados como hábitats suplementarios. De acuerdo al marco conceptual de la

biología de la conservación (Hunter y Gibbs, 2007), estas reservas serán útiles si y sólo si cumplen esta última condición.

Para probar esta hipótesis se estudiaron las mariposas diurnas de una reserva forestal localizada en la ciudad de Puebla, México. Se eligió este grupo de insectos debido a que están involucrados en un gran número de funciones ecosistémicas, incluyendo la polinización y el reciclaje de nutrientes (Kearns *et al.*, 1998). Asimismo, son altamente apreciados por las personas como componentes estéticos de la naturaleza (New, 1997). El sitio de estudio preserva uno de los últimos fragmentos de los bosques de encino que anteriormente cubrían la región, aunque también incluye campos abandonados inmersos en la matriz de bosque (Badano *et al.*, 2012). La hipótesis de trabajo indica entonces que, si los hábitats naturales y antrópicos dan refugio a diferentes ensambles de mariposas, entonces la diversidad de especies a escala del paisaje (entendiendo este como el área total de la reserva) debe ser más alta que la esperada dentro de los relictos de bosque. Sin embargo, para que sea la reserva tenga valor para la conservación, estos diferentes tipos de hábitats deben mantener especies nativas que requieren del bosque para el desarrollo de al menos una parte de su ciclo de vida.

## **Métodos**

*Área de estudio:* El estudio se llevó a cabo en el Parque Estatal Flor del Bosque (19°02' N, 98°06' W), localizado dentro del área metropolitana de la ciudad de Puebla, Estado de Puebla, México (Figura 1.1). La temperatura media anual en esta región es de 16.3° C y la precipitación anual oscila entre 750 y 950 mm (García, 1988). Más del 90% de las lluvias ocurren durante el verano (Junio-Septiembre), mientras que durante el resto del año se presenta una marcada estación seca (García,

1988). La vegetación original de la región estaba compuesta por bosques de encino (*Quercus* spp., Fagaceae), pero estos bosques fueron continuamente talados durante los últimos tres siglos y las áreas taladas se transformaron en pastizales (Badano *et al.*, 2012). Estos pastizales fueron abandonados en la segunda mitad del siglo 20 debido a su baja productividad y hace aproximadamente 50 años algunos se reconvirtieron a plantaciones de *Eucalyptus camaldulensis* (Myrtaceae) para reducir la erosión del suelo (Badano *et al.*, 2012). Por lo tanto, el paisaje actual de esta área natural protegida es una mezcla de bosques de encino, pastizales abandonados y plantaciones de eucalipto. Las áreas de bosque remanente en los alrededores de la reserva han estado bajo constante presión de urbanización desde 1985, cuando la población humana en la ciudad de Puebla empezó a experimentar un crecimiento continuo debido a la migración de personas desde la ciudad de México (Pérez, 2005).

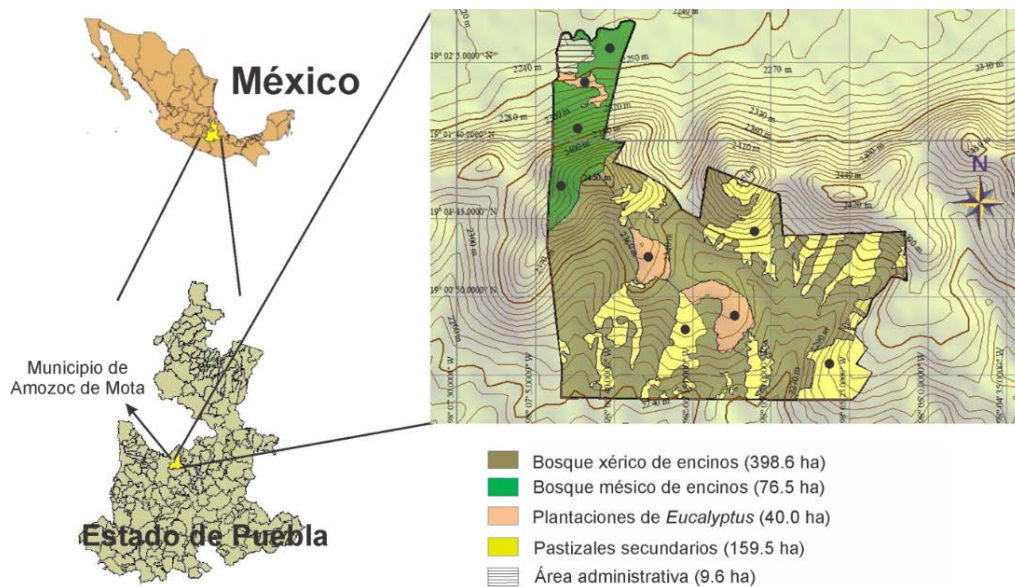


Figura 1.1. Localización del Parque estatal Flor del Bosque, Amozoc, Puebla. La figura muestra el polígono del Parque y el área cubierta por cada tipo de vegetación, incluyendo el bosque de encinos xérico y méxico, plantaciones de eucalipto y pastizales abandonados. La proyección de la figura se da en coordenadas geográficas (Datum WGS84; escala 1:50000).

La reserva cubre 675 ha y contiene dos tipos de bosque de encino que difieren en su composición de especies. Las laderas de exposición norte mantienen relictos de bosque méxico (11%, Figura 1.1), principalmente compuesto de *Quercus castanea*, *Quercus glabrescens*, *Quercus laeta* y *Quercus obtusata*. Las pendientes de exposición sur están cubiertas por relictos de bosque xérico (58% de la reserva, Figura 1.1) compuesto de *Quercus candicans*, *Quercus castanea*, *Quercus crassipes*, *Quercus glaucoides*, *Quercus laeta*, *Quercus laurina*, *Quercus mexicana* y *Quercus rugosa*. La densidad arbórea en el bosque méxico es de 480 individuos/ha, mientras que en el bosque xérico es de 240 individuos/ha (Badano *et al.*, 2010). El sotobosque de esos dos hábitats es abierto y está compuesto por arbustos bajos (30-50 cm de alto) de *Montanoa tomentosa* (Asteraceae), *Karwinskia humboldtiana* (Rhamnaceae) y *Mimosa aculeticarpa* (Fabaceae) (Badano *et al.*, 2010). El sotobosque del bosque xérico también contiene monocotiledóneas (Poacea y Commelinaceae) y herbáceas (Verbenaceae, Rubiaceae y Sapindaceae). Los campos abandonados dentro de la reserva están cubiertos por pastizales secundarios (23% de la reserva) y plantaciones de eucalipto (6% de la reserva) (ver Figura 1.1).

*Variables climáticas:* Debido a que el clima influye en la presencia y abundancia de las mariposas, se midió la temperatura del aire, la humedad relativa del aire y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en los cuatro tipos de vegetación mencionados (bosque de encino méxico y xérico, pastizales abandonados y plantaciones de eucalipto). Estas variables se registraron durante la estación cálido-húmeda (verano 2012) y la estación fría-seca (invierno 2013) en los meses correspondientes al muestreo de campo. Se emplearon sensores automáticos (HOBO Onset Computer Corporation) que se programaron para registrar las variables cada hora. Estos sensores fueron colocados al azar dentro de cada tipo de vegetación, manteniendo una distancia mínima de

100 m entre ellos. Los sensores se fijaron a estacas de madera de 1.2 m de alto para evitar interferencia con la vegetación del sotobosque.

*Muestreo de mariposas:* Las mariposas diurnas se muestrearon en la estación cálido-húmeda y en la estación fría-seca en los cuatro tipos de vegetación descritos arriba. Esto se debe a que la composición específica de los ensambles de mariposas puede cambiar entre estaciones del año (Luna-Reyes *et al.*, 2010; Ribeiro y Freitas, 2010). Estos muestreos se llevaron a cabo en nueve fechas dentro de cada estación, las cuales se espaciaron entre 9 y 12 días una de la otra. Todos los muestreos fueron conducidos en días soleados debido a que estudios previos indican que las mariposas reducen su actividad bajo condiciones nubosas (Shelly y Ludwig, 1985; Ribeiro y Freitas, 2010). Debido a que los bosques méxicos y xéricos son hábitats continuos, sus ensambles de mariposas fueron muestreados en tres transectos lineales distribuidos al azar dentro de cada de cada tipo de vegetación. Estos transectos nunca fueron colocados en el mismo sitio, por lo que los datos tomados en diferentes fechas de muestreo pueden ser considerados como muestras temporalmente independientes. Sin embargo, siempre se tuvo cuidado de colocarlos al menos a 50 m del borde con otros tipos de vegetación para evitar interferencia. Por otro lado, debido a que los pastizales abandonados y las plantaciones de eucalipto constituyen parches de hábitats discretos inmersos en la matriz del bosque (Figura 1.1), se seleccionaron tres parches de cada tipo en cada fecha de muestreo y se colocó un transecto lineal de 300 m dentro de cada uno. Si el mismo parche de vegetación era seleccionado en diferentes fechas, los transectos fueron colocados en sitios diferentes a los usados en muestreos previos. De esta forma el protocolo de muestreo resulta en tres diferentes sub-muestras (i.e., pseudoreplicas) de los ensambles de mariposas dentro de cada tipo de vegetación en cada fecha de muestreo.

Para muestrear los ensambles de mariposas, cada transecto fue recorrido durante 60 minutos, por un observador bien entrenado (M.N. Barranco-León) quien identificó y contó todas las especies de mariposas en un rango visual de 6 m a cada lado del transecto. Los muestreos se llevaron a cabo entre las 10:00 y las 16:00 horas debido a que muestreos preliminares entre 2009 y 2011 indicaron un pico de actividad de mariposas diurnas en este periodo del día (Badano *et al.*, 2010). Para confirmar la identidad de las mariposas registradas, se capturaron de 2-3 especímenes de cada especie con redes aéreas y se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible. Para ello se usaron las guías de Garwood y Lehman (Garwood y Lehman, 2012; Garwood y Lehman, 2013), y las bases electrónicas de Lotts y Naberhaus (2014) y Warren *et al.* (2014). Los especímenes se encuentran depositados en la colección entomológica de la Universidad de las Américas, Puebla. Para clasificar a las especies de acuerdo a sus requerimientos de hábitat, se realizaron búsquedas en los sistemas iNaturalist ([www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org)), Mariposas y Polillas de Norteamérica ([www.butterfliesandmoths.org](http://www.butterfliesandmoths.org)) y Mariposas de América ([www.butterfliesofamerica.com](http://www.butterfliesofamerica.com)). Esto permitió categorizar las especies en dos grupos: 1) generalistas de hábitat, que incluye a las especies adaptadas a hábitats perturbados por el hombre y que no requieren del bosque para desarrollar su ciclo de vida, y 2) especialistas de bosque, que incluye a las especies que requieren del bosque para desarrollar al menos parte de su ciclo de vida.

*Análisis estadísticos:* Los datos de temperatura y humedad relativa del aire se utilizaron para construir curvas de medias diarias para cada tipo de vegetación, tanto para el período cálido-húmedo como el período frío-seco. Para esto, los datos de cada sensor fueron promediados para cada hora del día. En el caso de PAR, estas curvas se construyeron solamente con los datos registrados durante el día (8:00-18:00 h). Estos valores se compararon entre los tipos de vegetación

con ANOVA de medidas repetidas, donde se consideraron como medidas repetidas las horas y los registradores de datos fueron las réplicas ( $n = 3$  por tipo de vegetación). Estos análisis se realizaron con R 3.0 (R Foundation for Statistical Computing, 2013).

Los datos de mariposas fueron analizados para determinar si las diferentes especies estaban asociadas con algún tipo particular de vegetación. Estos análisis fueron realizados en forma separada para cada estación del año, para lo cual se reunieron todos los datos de los diferentes muestreos llevados a cabo en las nueve fechas correspondientes a cada período (temporada cálido-húmedo y temporada seca-fría) y calculando la ocurrencia observada absoluta de cada especie. Se emplearon pruebas de aleatorización Monte Carlo para comparar la frecuencia de ocurrencia observada de cada especie en cada tipo de vegetación contra la frecuencia esperada de ocurrencia que la especie tendría si se distribuyera al azar entre tipos de vegetación. En esta prueba, la distribución esperada al azar de cada especie fue generada remuestreando 1000 veces su frecuencia de ocurrencia observada entre tipos de vegetación. Después de ello se calculó la probabilidad ( $P$ ) de coincidencia entre frecuencias observadas y esperadas (Slade y Hall, 1999). La hipótesis nula de estas pruebas es que, si la distribución espacial de una especie dada está regulada por procesos estocásticos, entonces debe mostrar patrones de asociación neutra entre tipos de vegetación. Esto es aceptable si  $P \geq 0.05$  pero, si  $P < 0.05$ , entonces puede asumirse que la distribución espacial de las especies está regulada por procesos determinísticos (ej., preferencia de hábitat) (Fortin y Jacquez, 2000). Estos análisis se realizaron con el módulo Monte Carlo de PopTools 3.2 (Hood, 2011).

En cada estación del año también se comparó la composición y diversidad de los ensambles de mariposas entre tipos de vegetación. Para realizar estos análisis, se agruparon los datos de mariposas tomados en las tres sub-muestras (tres transectos) dentro de cada tipo de vegetación por



fecha de muestreo. Por lo tanto, para los análisis estadísticos, las fechas de muestreo se consideraron como replicas independientes de los ensambles de mariposas de cada tipo de vegetación. Esto se hizo debido a la complejidad espacial de la reserva, donde algunos tipos de vegetación son continuos (bosque xérico y bosque méxico), mientras que otros constituyen parches discretos (pastizales abandonados y plantaciones de eucalipto). Esto permitió evitar la pseudoreplicación dentro de los tipos de vegetación y realizar comparaciones robustas de la composición y diversidad de los ensambles de mariposas. En una primera instancia, estos análisis se realizaron considerando todas las especies de mariposas, independientemente de sus preferencias de hábitat, lo cual permitió identificar si los hábitats naturales (encinar méxico y xérico) y los modificados por el hombre (plantaciones de eucalipto y pastizales abandonados) albergan diferentes ensambles de especies. Sin embargo, dado que estos análisis no permitían determinar el valor de conservación de la reserva para las mariposas que dependen del bosque, los mismos se repitieron incluyendo únicamente las mariposas especialistas de bosque.

La composición de los ensambles de mariposas entre los tipos de vegetación se comparó con un análisis de ordenamiento multidimensional no-métrico (NMDS). Estos análisis se realizaron en forma separada para cada estación del año con matrices de presencia/ausencia, donde las fechas de muestreo fueron las réplicas ( $n=9$  para cada tipo de vegetación, como se detalla arriba). Los ordenamientos se hicieron en PC-ORD 6.12 (McCune y Mefford, 2011) y el coeficiente Sørensen se usó para medir la similitud entre muestras (Magurran, 2004). En el análisis NMDS se incluyeron primero todas las especies de mariposas y, posteriormente, solo se incluyeron las especialistas de bosque. Todos los análisis se iniciaron usando configuraciones de seis dimensiones, pero la dimensionalidad (el número de ejes de ordenamiento) se fue disminuyendo hasta alcanzar la mejor solución posible para cada ordenamiento (el número de ejes que mejor explican la distribución de

las muestras en el espacio ordinal) (McCune *et al.*, 2002). Posteriormente se promediaron los valores que definían la posición de las muestras en cada eje para calcular los centroides y los intervalos de 95% de confianza respectivos para cada tipo de vegetación (McCune *et al.*, 2002). Se asumió que la composición de especies difería entre tipos de vegetación si los intervalos de confianza de sus centroides no se sobreponían en al menos un eje de ordenamiento.

Para comparar la diversidad de mariposas entre tipos de vegetación se consideró la riqueza porque es la medida de diversidad más simple e intuitiva (Magurran, 2004). Estas comparaciones se realizaron en forma separada para cada temporada de muestreo, donde la riqueza de especies primero se estimó incluyendo todas las especies y posteriormente se estimó incluyendo solo las especialistas de bosque. Para evitar sesgos en la comparación se construyeron curvas de rarefacción basadas en el número de muestras con EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Estas curvas estimaron el número acumulado de especies en cada tipo de vegetación conforme cambia el tamaño de la muestra (número de días). La riqueza de especies en cada tamaño de muestreo se obtuvo realizando 1000 iteraciones al azar sin reemplazo. Los valores resultantes se promediaron para cada tamaño muestral y se calcularon sus intervalos de confianza del 95% (Colwell, 2013). Se asumió que la riqueza de especies difería entre tipos de vegetación cuando los intervalos de confianza no se sobreponían en la asíntota de la curva de rarefacción. Es importante señalar que las curvas asíntóticas indican que el muestreo fue suficiente para capturar totalmente la diversidad y composición de los ensambles de especies (Colwell y Coddington, 1994). Sin embargo, como criterio adicional para medir la suficiencia del muestreo, se calculó el estimador *Chao2* de riqueza de especies para el número máximo de muestras (Colwell, 2013). El estimador *Chao2* se calculó como el número de especies observadas más el cociente entre el número de especies detectadas una y dos veces en cada tipo de vegetación (Colwell, 2013). Así, *Chao2* es un estimador de máxima

verosimilitud de la riqueza de especies y el grado en que este parámetro excede la riqueza de especies máxima estimada en la curva de rarefacción indica cuan escaso fue muestreado el ensamble de especies (Colwell y Coddington, 1994). *Chao2* se computó 1000 veces para cada tipo de vegetación usando procedimientos de rarefacción; estos valores se promediaron y se calcularon sus intervalos de confianza al 95%. Se asumieron muestreos completos si los intervalos de confianza de *Chao2* contenían el valor máximo de riqueza de especies estimada al final de las curvas de rarefacción.

Después de comparar la composición y la riqueza de mariposas entre tipos de vegetación, se valoró si la inclusión de los hábitats naturales y antrópicos dentro de la reserva aumentan la diversidad de mariposas a escala de paisaje. Para ello se agruparon los datos de los cuatro tipos de vegetación en una sola base de datos por estación. Estos conjuntos de datos se usaron para construir curvas de rarefacción del paisaje que se compararon contra las estimadas para cada tipo de vegetación. Sin embargo, debido a que comparaciones válidas entre las curvas de rarefacción deben realizarse al mismo tamaño de muestra (Gotelli y Colwell, 2001), las curvas del paisaje se ajustaron a nueve muestras para igualar sus tamaños muestrales con los de cada tipo de vegetación. Esos análisis se realizaron en forma separada para el ensamble completo de mariposas y para las especialistas de bosque. Es importante hacer notar que hay varios resultados posibles para estas comparaciones, lo que a su vez conduce a diferentes conclusiones. Primero, las curvas de rarefacción de todos los tipos de vegetación pueden caer debajo de la curva del paisaje y, consecuentemente, todos los hábitats son requeridos para mantener la riqueza de mariposas en la reserva. Segundo, las curvas de todos los tipos de vegetación pueden superponerse con la del paisaje, indicando que todos los hábitats contienen todas las especies y, por lo tanto, cualquiera de ellos puede usarse para la conservación del grupo. Solo los resultados que avalen la primera

conclusión apoyará la hipótesis de este estudio, que establece que tanto los hábitats naturales como antrópicos son importantes para preservar la diversidad de mariposas dentro de la reserva urbana.

## **Resultados**

*Variables climáticas:* La temperatura del aire difirió entre tipos de vegetación tanto en la estación cálido-húmeda ( $F_{(3,8)} = 140.904$ ,  $P < 0.001$ ) como en la estación fría-seca ( $F_{(3,8)} = 150.720$ ,  $P < 0.001$ ). La temperatura durante el día (8:00-18:00 h) en la estación cálido-húmeda fue más alta en los pastizales abandonados que en las plantaciones de eucalipto y en los bosques mésico y xérico, pero no hubo diferencias entre tipos de vegetación durante la noche (19:00- 7:00 h) (Figura 1.2A). En la estación fría-seca, la temperatura en los pastizales abandonados y las plantaciones de eucalipto fue siempre más alta que en ambos tipos de bosque, independientemente de la hora del día (Figura 1.2B).

La humedad relativa del aire difirió entre tipos de vegetación en ambas estaciones de muestreo (estación cálido-húmeda:  $F_{(3,8)} = 48249.892$ ,  $P < 0.001$ ; estación fría-seca:  $F_{(3,8)} = 20395591.376$ ,  $P < 0.001$ ). Los valores de esta variable fueron siempre más elevados en los bosques que en los pastizales y las plantaciones de eucalipto, pero estas diferencias fueron menores en la estación cálido-húmeda (Figura 1.2C) que en la estación fría-seca (Figura 1.2D).

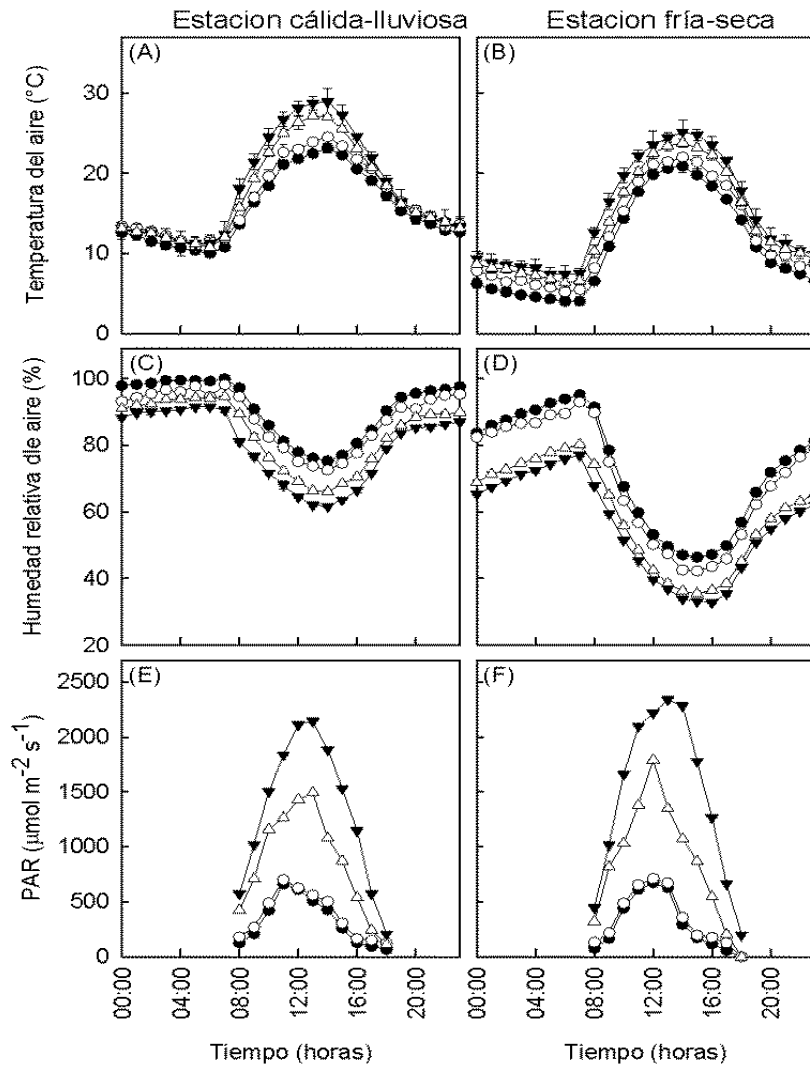


Figura 1.2. Curvas diarias de las variables ambientales medidas en la estación cálida-húmeda (izquierda) y la estación fría-seca (derecha). Los valores son promedios ( $\pm 95\%$  IC) de la temperatura del aire (A, B), humedad relativa del aire (C, D) y PAR (E, F) en el bosque méxico (círculos sólidos) el bosque xérico (círculos vacíos), pastizales abandonados (triángulos sólidos) y plantaciones de eucalipto (triángulos vacíos).

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) también difirió entre tipos de vegetación en ambas estaciones de muestreo (estación cálida-húmeda:  $F_{(3,8)} = 10332064.497$ ,  $P < 0.001$ ; estación fría-seca:  $F_{(3,8)} = 125449.569$ ,  $P < 0.001$ ). Los valores de PAR fueron siempre más altos en los pastizales abandonados que en otros tipos de vegetación (Figura 1.2E, 1.2F). Sin embargo, los

valores de esta variable en las plantaciones de eucalipto fueron más altos que en los bosques de encino, mientras que los bosques méxico y xérico mostraron valores similares de PAR (Fig. 1.2E y 1.2F).

*Patrones de distribución de especies:* Dentro de la reserva se registraron 91 especies de mariposas, de las cuales 54 fueron detectadas en ambas estaciones de muestreo, 21 se detectaron solo en la estación cálido-húmeda y 16 se detectaron solo en la estación fría-seca. Todas las mariposas son nativas de México y pertenecen a seis familias: Hesperiidae (25 especies), Lycaenidae (13 especies), Nymphalidae (29 especies), Papilionidae (2 especies), Pieridae (19 especies) y Riodinidae (3 especies). La clasificación de las especies de acuerdo a sus preferencias de hábitat indicó que 41 de ellas son especialistas de bosque (23 detectadas en ambas estaciones de muestreo, 9 solo detectadas en la estación cálido-húmeda, y otras 9 solo detectadas en la estación fría-seca; Apéndice 1), mientras que 48 especies son generalistas de hábitat (31 detectadas en ambas estaciones, 10 solo detectadas en la estación cálido-húmeda, y siete solo detectadas en la estación fría-seca; Apéndice 1). Solo dos especies no fueron clasificadas de acuerdo a estos criterios (*Celaenorrhinus sp.* y *Chorantus sp.*, Apéndice 1) porque no se encontró información acerca de sus preferencias de hábitat.

En ambas estaciones del año, la mayoría de las mariposas especialistas de bosque estuvieron positivamente asociadas con los bosques de encino, tanto méxico como xérico. Sin embargo, el número de asociaciones positivas con los bosques se incrementaron de la estación cálido-húmeda (12 especies en el bosque méxico y 21 especies en el bosque xérico; Apéndice 1) a la estación fría seca (15 especies en el bosque méxico y 24 especies en el bosque xérico; Apéndice 1). Además,

varias mariposas especialistas de bosque se asociaron positivamente con los pastizales abandonados en ambas estaciones de muestreo (12 especies en la estación cálido-húmeda y cuatro en la estación fría-seca; Apéndice 1). Más de la mitad de las mariposas generalistas de hábitat en la estación cálido-húmeda estuvieron positivamente asociadas con los pastizales abandonados (27 especies), pero varias de ellas también estuvieron asociadas con los bosques de encino (nueve especies con el bosque méxico y 11 especies con el bosque xérico; Apéndice 1). El número de generalistas de hábitat positivamente asociados con los pastizales abandonados disminuyó hacia la estación fría-seca (16 especies), mientras que el número de asociaciones positivas con el bosque de encino se incrementó en esta estación (17 especies en el bosque méxico y 13 especies en el bosque xérico; Apéndice 1). Aunque varias especies de mariposas se registraron en las plantaciones de eucalipto en ambas estaciones, no hubo asociaciones positivas con este tipo de vegetación (Apéndice 1).

*Composición de especies:* La mejor solución para todos los ordenamientos NMDS dirigidos a comparar la composición de ensambles de mariposas entre tipos de vegetación siempre fue bidimensional. Cuando se incluyen todas las especies de mariposas, independientemente de su preferencia de hábitat, los ordenamientos NMDS explicaron el 78% de la varianza entre muestras de la estación cálido-húmeda (estrés final para la solución bidimensional = 13.431; Figura 1.3A) y el 69% de varianza entre muestras en la estación fría-seca (estrés final para la solución bidimensional = 15.349; Figura 1.3B). La composición de especies difirió entre todos los tipos de vegetación en la estación cálido-húmeda (Figura 1.3A). Por el contrario, los bosques méxico y xérico mostraron composición similar de especies en la estación fría-seca, pero los ensambles de

especies de estos tipos de vegetación difirieron de los registrados en los pastizales abandonados y las plantaciones de eucalipto (Figura 1.3B).

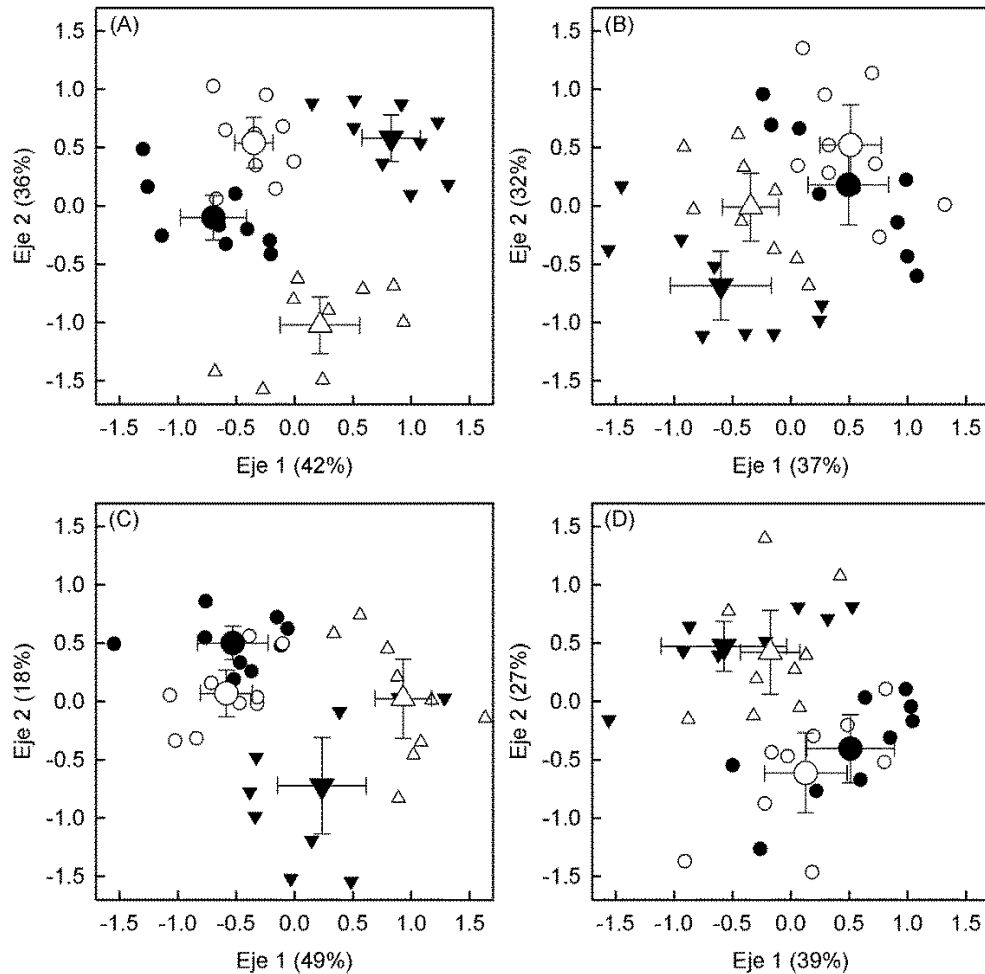


Figura 1.3. Ordenamientos NMDS comparando la composición de especies de mariposas entre tipos de vegetación (círculos sólidos = bosque de encino méxico, círculos vacíos = bosque de encino xérico, triángulos sólidos = pastizales abandonados, triángulos vacíos= plantaciones de eucalipto). Estos análisis se realizaron para la estación cálida-húmeda (izquierda) y la estación fría-seca (derecha) incluyendo todas las especies (A,B) y únicamente las especialistas de bosque (C, D). Los símbolos grandes son los centroides ( $\pm$  95% IC) de cada tipo de vegetación. Se asumieron diferencias significativas entre tipos de vegetación si los intervalos de confianza 95% de sus centroides no se superponían.



Se obtuvieron resultados similares cuando solo las especialistas de bosque fueron incluidas en los ordenamientos. En esta caso, los ordenamientos NMDS explicaron el 67% de la varianza entre muestras en la estación cálido-húmeda (estrés final para la solución bidimensional = 14.915; Figura 1.3C) y el 66% de la varianza entre muestras en la estación fría-seca (estrés final para la solución bidimensional = 15.450; Figura 1.3D). El ordenamiento realizado con los datos registrados en la estación cálido-húmeda indicó diferencias en la composición de las mariposas especialistas entre todos los tipos de vegetación (Figura 1.3C). Sin embargo, en la estación fría-seca, los bosques méxico y xérico contuvieron ensamblajes similares de especies, los cuales difirieron de los registrados en los pastizales abandonados y las plantaciones de eucalipto (Figura 1.3D)

*Riqueza de especies:* Las curvas de rarefacción de todos los tipos de vegetación alcanzaron la asíntota después de incluir seis días de muestreo (Figura.1. 4). Además, en todos los casos, los intervalos de confianza 95% del estimador *Chao2* contuvieron los valores de riqueza de especie estimados al máximo número de muestras (Figura 1.4). Esto indica que, en ambas estaciones, el esfuerzo de muestreo fue lo suficientemente grande para capturar totalmente la composición y diversidad de los ensamblajes de mariposas en los diferentes tipos de vegetación.

Las comparaciones de la riqueza de especies en la asíntota de las curvas de rarefacción incluyendo todas las especies de mariposas indican diferencias significativas entre los tipos de vegetación. En la estación cálido-húmeda, el bosque xérico y los pastizales abandonados tuvieron riqueza más alta que los otros tipos de vegetación (Figura 1.4A). En la estación seca-fría, la más alta riqueza de especies la más alta fue registrada en el bosque xérico, seguido por el bosque méxico y los pastizales abandonados (Figura 1.4B). Las plantaciones de eucalipto tuvieron la menor

riqueza de especies en ambos periodos de muestreo (Figura 1.4A, 1.4B). La curva de rarefacción del paisaje construida con todas las especies de mariposas, se estabilizó por arriba de las obtenidas para cada tipo de vegetación en ambas estaciones de muestreo (Figura 1.4A, 1.4B). Esto indica que, cuando las preferencias de hábitat no son consideradas, todos los tipos de vegetación de la reserva contribuyen igualmente a la diversidad de esta comunidad de insectos.

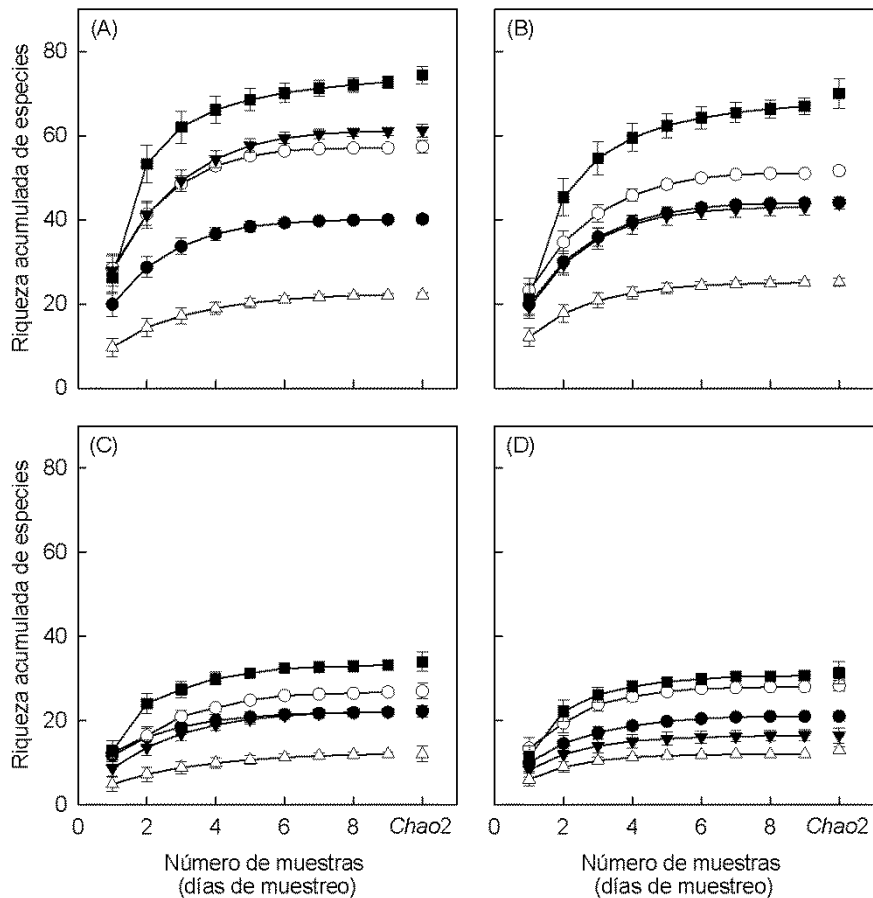


Figura 1.4. Curvas de rarefacción de la riqueza de especies y el estimador Chao2 ( $\pm$  95% IC) del bosque mésico (círculos sólidos), bosque xérico (círculos vacíos), pastizales abandonados (triángulos sólidos), plantaciones de eucalipto (triángulos vacíos) y paisaje, incluyendo todos los tipos de vegetación (cuadrados sólidos). Estos análisis se realizaron para la estación cálido-húmeda (izquierda) y la estación fría-seca (derecha) incluyendo todas las especies de mariposas (A,B) y únicamente las especialistas de

bosque (C, D). Se asumieron diferencias significativas si los intervalos de confianza 95% no se superponen en las asíntotas de las curvas.

Emergieron patrones diferentes de riqueza de especies cuando sólo las mariposas especialistas de bosque se incluyeron en los análisis de rarefacción. En ambas estaciones del año, la riqueza de especialistas fue más alta en el bosque xérico, comparada con los otros tipos de vegetación, mientras que las plantaciones de eucalipto siempre tuvieron la menor riqueza de mariposas (Figura 1.4C, 1.4D). Sin embargo, mientras la curva de rarefacción del paisaje en la estación cálido-húmeda se estabilizó por arriba de las curvas estimadas para cada tipo de vegetación (Figura 1.4C), la curva de rarefacción del paisaje de la estación fría-seca se sobrepuso totalmente con la del bosque xérico (Figura 1.4D). Esto indica que todos los tipos de vegetación contribuyen a la diversidad de mariposas especialistas de bosque durante la estación cálido-húmeda, pero el bosque xérico es el tipo de vegetación más importante para estas mariposas durante la estación fría-seca.

## **Discusión**

Los resultados apoyan la proposición de que las áreas urbanas protegidas que incluyen una mezcla de hábitats naturales y antrópicos pueden preservar una mayor diversidad de mariposas que las reservas constituidas únicamente de hábitats naturales. A pesar de la fuerte presión urbana en los alrededores del área de estudio, se encontraron las seis familias de Lepidópteros diurnos (Hesperiidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae y Riodinidae) que componen la fauna de mariposas de los bosques mexicanos (Scott, 1986). De hecho, la riqueza de especies en la reserva (91) especies es mayor a la reportada para otros ecosistemas forestales de México, como

los bosques de encino del Volcán de Tequila (47 especies de mariposas) (Baez-Szelepka, 1996) y los bosques de pino-encino de la Reserva de la Biósfera La Michilía (46 especies de mariposas) (Díaz-Batres *et al.*, 2001). Esta elevada diversidad de mariposas se vincula a la presencia de los relictos de bosque y los campos agrícolas abandonados en esta área de estudio.

El gran número de mariposas especialistas de bosque que estuvo positivamente asociado con los bosques de encino xérico y méxico en ambos periodos de muestreo sugiere que estos tipos de vegetación son críticos para preservar este grupo de insectos. Sin embargo, varias especies generalistas de hábitat también mostraron frecuencias de ocurrencia mayores a las esperadas por azar dentro del bosque de encino xérico (Apéndice 1). Esto indica que estos hábitats son importantes, aun para aquellas especies que pueden desarrollar todo su ciclo de vida en hábitats perturbados por el hombre. Debido a que la mayoría de las especies reportadas en este estudio se reproducen en verano (Garwood y Lehman, 2011; Garwood y Lehman, 2012; Garwood y Lehman, 2013; Lotts y Naberhaus, 2014; Warren *et al.*, 2014), las asociaciones positivas con los bosques de encino en la estación cálido-húmeda puede explicarse mediante sus requerimientos climáticos para la reproducción. En esta estación, los bosques de encino presentan temperaturas moderadas y humedad relativa elevada, en comparación a los pastizales abandonados y las plantaciones de eucalipto (Figura 1.2), siendo estas condiciones ambientales consideradas favorables para la reproducción de mariposas porque previenen la desecación de los huevos después de la ovoposición y promueven el desarrollo de las larvas (Chown *et al.*, 2011). Además, debido a que la mayoría de las plantas del sotobosque están en floración en esta estación (Badano *et al.*, 2010), estos patrones positivos de asociación pueden también deberse a la elevada diversidad de recursos alimenticios que estos hábitats ofrecen a los lepidópteros adultos.

En la estación seca-fría, varias especies de mariposas también estuvieron positivamente asociadas con los bosques de encino (Apéndice 1). Sin embargo, es difícil atribuir estos patrones de distribución a diferencias en temperatura entre los tipos de vegetación. Esto se debe a que los valores de esta variable fueron menores dentro de los bosques que dentro de los hábitats transformados por el hombre en esta estación del año (Figura 1.2) y estas bajas temperaturas usualmente reducen la actividad de las mariposas, en vez de aumentarla (Shelly y Ludwig, 1985; Ribeiro y Freitas, 2010). Sin embargo, debido a que esta estación coincide con el periodo más seco del año, y debido a que la humedad relativa del aire es un factor crítico que influye en la pérdida de agua en los insectos (Chown *et al.*, 2011), la mayor humedad relativa dentro de los bosques (Fig 1.2) puede haber influido en estos patrones de distribución. Por otro lado, no es probable que la disponibilidad de recursos alimenticios ocasione asociaciones positivas con los bosques debido a que la mayoría de las plantas del sotobosque pierden sus hojas y no producen flores durante esta estación. Entonces, aunque la influencia potencial del microclima en los patrones de distribución de mariposas requiere más atención en estudios futuros, los resultados sugieren claramente que los bosques de encino son hábitats clave para preservar las mariposas.

Los patrones de distribución de especies detectados en este estudio también sugieren que los pastizales abandonados son un hábitat importante en la conservación de las mariposas nativas. La mayoría de las mariposas generalistas de hábitat estuvieron asociadas con los pastizales abandonados de la reserva (Apéndice 1) y esto puede deberse a los altos niveles de PAR que se encontraron en este tipo de vegetación (Figura 1.2), lo cual usualmente promueve la actividad de especies heliófilas no-especializadas (Ribeiro y Freitas, 2010; Bonebrake *et al.*, 2010; Farhat *et al.*, 2014). Sin embargo, como se mencionó antes, las reservas urbanas que contienen campos abandonados no son críticas para conservar estas especies generalistas. De hecho, la relevancia de

los pastizales abandonados se debe al elevado número de especialistas de bosque asociadas a este tipo de vegetación, especialmente en la estación cálido-húmeda (Apéndice 1). Esto sugiere que algunas especies residentes del bosque requieren diferentes tipos de vegetación para desarrollar su ciclo de vida. En este caso, debido a que las herbáceas y pastos constituyen la principal fuente de néctar para las mariposas diurnas (Raguso y Llorente-Bousquets, 1990), y debido a que estas plantas florecen en los pastizales abandonados durante la estación húmeda, las asociaciones positivas de especialistas de bosque con este tipo de vegetación pueden ser explicadas por la abundancia de recursos alimenticios. Además, debido a que la mayoría de las especies inician su reproducción en esta estación, también es probable que las mariposas que dependen del bosque estén usando pastizales abandonados como sitios de cortejo y reproducción, como se ha reportado en otros estudios realizados en bosques perturbados de México (Raguso y Llorente-Bousquets, 1990). Entonces, aunque se requieren más estudios para determinar cuáles son las actividades que realizan las mariposas del bosque en los pastizales, estos resultados sugieren que incluir este hábitat junto con los hábitats nativos en el diseño de las reservas urbanas puede ser importante para la conservación del grupo.

En comparación con otros tipos de vegetación, la plantación de eucalipto mostró valores intermedios para todas las variables medioambientales medidas en este estudio (Figura 1.2). Sin embargo, ninguna especie de mariposa estuvo asociada positivamente con este tipo de hábitat. Esta ausencia de asociaciones positivas, más que estar relacionada con las condiciones físicas del sitio, puede deberse a factores bióticos que predominan en este tipo de vegetación. Por ejemplo, los sotobosques de las plantaciones están dominados por suelo desnudo, con pastos esparcidos y arbustos de leguminosas. Es posible que por estas razones las mariposas no sean capaces de usar este tipo de vegetación como fuente de alimento o sitio reproductivo. Además, los árboles de

eucalipto producen varios metabolitos secundarios que son tóxicos para los insectos (Mossi *et al.*, 2011; Kumar *et al.*, 2012), lo cual puede prevenir la presencia de mariposas dentro de las plantaciones. Independientemente de cuál de estos factores haya causado estos patrones de distribución, los resultados permiten proponer que las plantaciones de eucalipto no son esenciales para preservar mariposas nativas dentro de la reserva urbana. Entonces, aquellas mariposas que fueron registradas en la plantaciones de eucalipto pueden estar usándolas como corredores entre otros tipos de vegetación dentro de la reserva en vez de percibir este sitio como adecuado para el desarrollo de su ciclo de vida.

La relevancia de los bosques de encino y los pastizales abandonados para preservar las mariposas nativas también fue apoyada por las comparaciones de riqueza y composición de especies. Cuando todas las especies de mariposas se incluyeron en los ordenamientos NMDS, puede asumirse que las diferencias en composición de especies entre tipos de vegetación ocurren porque un mayor número de mariposas generalistas de hábitat están asociadas con los pastizales abandonados, mientras que un mayor número de mariposas especialistas de bosques están asociadas con los encinares (Figura 1.3). Estas diferencias en la composición de especies son responsables del incremento en la riqueza de mariposas que se observó a escala del paisaje en ambos periodos de muestreo. De hecho, el análisis de las curvas de rarefacción que incluyen a todas las especies de mariposas indica que todos los tipos de vegetación contribuyen a la diversidad de esta comunidad de insectos dentro de la reserva. Sin embargo, es importante resaltar que el marco conceptual de este estudio señala que las reservas urbanas que incluyen una mezcla de hábitats naturales y antrópicos son valiosas para la conservación de mariposas si y sólo si los patrones de diversidad descritos anteriormente se observan también para las especies que dependen del bosque para desarrollar al menos una parte de su ciclo de vida. En este caso, los análisis que solo incluyeron

mariposas especialistas de bosque apoyan esta proposición. Esto fue particularmente evidente en la estación cálido-húmeda, cuando los bosques de encino y los pastizales abandonados mostraron ensambles de mariposas muy diferentes (Figura 1.3). Esto resultó en un incremento en la riqueza de las mariposas residentes de bosque a nivel del paisaje (Figura 1.4) indicando que la reserva urbana cumple efectivamente su objetivo de conservación. De hecho, debido a que la reserva parece ser particularmente valiosa para las mariposas de bosque durante la estación cálido-húmeda, cuando la mayoría de las especies se están reproduciendo (Warren *et al.*, 2014), tal incremento en la diversidad puede reducir el riesgo de extinción local aumentando su oportunidad de mantener poblaciones estables.

### **Implicaciones para la conservación**

El resultado de este estudio indica que el incluir una mezcla de hábitats naturales y campos abandonados como parte de áreas protegidas urbanas puede ayudar a preservar la fauna local dentro de asentamientos humanos en expansión. Como se mencionó al principio de este artículo, tal proposición puede ser controversial para los biólogos de la conservación porque implica proteger hábitats perturbados por el hombre con relictos de hábitat naturales. Considerando lo anterior, sin embargo, hay hacer una advertencia acerca de la interpretación de esta proposición. Estas acciones de conservación nunca reemplazarán la conservación de ecosistemas naturales extensos, los cuales proveen servicios ecosistemas críticos, tales como aprovisionamiento de agua y depuración de la atmósfera. En cambio, la proposición de incluir una mezcla de hábitats naturales y los transformados por el hombre pueden constituir una estrategia realista de manejo adaptativo dirigido a preservar algunas especies particulares dentro de ambientes urbanos antes de que se extingan



totalmente debido al incremento en extensión de las ciudades. Tomando esto en consideración, puede ser importante implementar estas acciones de conservación antes que todos los relictos de hábitats naturales y campos abandonados en los alrededores de las ciudades sean reclamados para el desarrollo urbano. Además, hay varias consideraciones que los tomadores de decisiones deben reflexionar antes de aplicar esta propuesta. Primero, se debe poner especial atención a la proporción de hábitats naturales y modificados por el hombre que son requeridos dentro de estas áreas protegidas. En este caso, el bosque de encino cubre el 69% de la reserva, mientras que los pastizales solo cubren el 23%, y estas superficies parecen ser suficientes para promover la diversidad de mariposas dentro del área de estudio. Sin embargo, es posible que cualquier cambio en la proporción de estos hábitats altere estos patrones de diversidad de mariposas de bosque. Segundo, los resultados indican que no todos los hábitats creados por el hombre son adecuados para las especies nativas, como sucedió con las plantaciones de eucalipto que no tuvieron ninguna especie asociada positivamente. Finalmente, es importante señalar que antes de aplicar este diseño a las reservas urbanas, los tomadores de decisiones deben considerar cuidadosamente que grupo de especies será el foco de los esfuerzos de conservación. En este sentido, deben asegurar que los hábitats incluidos dentro de la reserva son los adecuados para permitir la sobrevivencia y reproducción de los organismos de interés. De otra manera la reserva podría no ser suficiente para mantener poblaciones viables de las especies.

## **Bibliografía**

Badano, E.I., García-Guzmán, J., Barranco-León, M.N., Luna-Castellanos, F. and Samour-Nieva, O. (2010).

Diversidad vegetal del Parque Flor del Bosque y su comparación con la de un bosque no protegido. Secretaría

de Medio Ambiente y Recursos Naturales del Gobierno del Estado de Puebla, Heroica Puebla de Zaragoza, México.

- Badano, E.I., García-Guzmán, J., Vergara-Briceño, C.H., Martínez-Romero, L.E., Barranco-León, M. N., Luna-Castellanos, F., Acuña-Cors, A.M., García-Valenzuela M.A., & Ramos-Palacios, R. (2012). Conservation value of a natural protected area in the state of Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), 834-846.
- Badano, E.I., García-Guzmán, J., Vergara-Briceño, C.H., Martínez-Romero, L.E., Barranco-León, M. N., Luna-Castellanos, F., Acuña-Cors, A.M., García-Valenzuela M.A., & Ramos-Palacios, R. (2012). Conservation value of a natural protected area in the state of Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), 834-846.
- Baez- Szelepka I. (2005). *Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) del volcán de Tequila, Jalisco, México* (Doctoral dissertation, Universidad de Guadalajara. División de Ciencias Biológicas).
- Badano, E.I., Vergara-Briceño, C.H., Cuautle Arenas, M.S., Barranco-León, M.N., and Luna-Castellanos, F. (2010). Catálogo fotográfico de especies de Lepidóptera dentro del Parque Flor del Bosque. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales del Gobierno del Estado de Puebla, Heroica Puebla de Zaragoza, México.
- Bonebrake, T.C., Ponisio, L.C., Boggs, C. L., & Ehrlich, P.R. (2010). More than just indicators: a review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143(8), 1831-1841.
- Borgström, S., Cousins, S.A.O., & Lindborg, R. (2012). Outside the boundary– Land use changes in the surroundings of urban nature reserves. *Applied Geography*, 32(2), 350-359.
- Chown, S.L., Sørensen, J.G., & Terblanche, J.S. (2011). Water loss in insects: an environmental change perspective. *Journal of Insect Physiology*, 57(8), 1070-1084.
- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2005. Consultado en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R.K., & Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 345(1311), 101-118.
- Díaz-Batres, M.E., Llorente, J., Vargas, I.F., & Luis, A.M. (2001). Papilionoidea (Lepidoptera) de la Reserva de la Biosfera" La Michilía. Durango, México. En: *Contribuciones entomológicas. Homenaje a la Dra. Isabel*

- Bassols, M. Vargas, O.J. Polanco y G. Zúñiga (coords.). Escuela Nacional de Ciencias Biológicas–Instituto Politécnico Nacional, México, DF, 35-56.
- Farhat, Y.A., Janousek, W.M., McCarty, J. P., Rider, N., & Wolfenbarger, L. L. (2014). Comparison of butterfly communities and abundances between marginal grasslands and conservation lands in the eastern Great Plains. *Journal of Insect Conservation*, 18(2), 245-256.
- Fortin, M.J., & Jacquez, G.M. (2000). Randomization tests and spatially auto-correlated data. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81(3), 201-205.
- Freese, A., Benes, J., Bolz, R., Cizek, O., Dolek, M., Geyer, A., Gros, P., Konvicka, M., Liegl, A. & Stettmer, C. (2006). Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe. *Animal Conservation*, 9(4), 388-397.
- García, E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Gotelli, N.J., & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379-391.
- Garwood, K. and Lehman, R. (2011). Butterflies of Central America. Vol. 1: Papilionidae, Pieridae, and Nymphalidae. Eye Scry Publishing, McAllen, Texas, USA. Garwood, K. and Lehman, R. (2012). Butterflies of Central America, Vol. 2: Lycaenidae and Riodinidae. Eye Scry Publishing, McAllen, Texas, USA.
- Garwood K, Lehman R. (2013). Butterflies of Central America, Vol. 3: Hesperidae, the skippers. Eye Scry Publishing, McAllen, Texas, USA.
- Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard Jr, R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M & Borges, S. (1999). Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91(2), 223-229.
- Grau, H.R., & Aide, M. (2008). Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society*, 13(2), 16.
- Hogsden, K. L. and Hutchinson, T. C. (2004). Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 82:739-748
- Hood, G. M. (2011). PopTools version 3.2.

- Hope, D., Zhu, W., Gries, C., Oleson, J., Kaye, J., Grimm, N.B., & Baker, L.A. (2005). Spatial variation in soil inorganic nitrogen across an arid urban ecosystem. *Urban Ecosystems*, 8(3-4), 251-273.
- Hunter Jr, M. L., & Gibbs, J. P. (2009). *Fundamentals of Conservation Biology*. John Wiley & Sons. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.
- Kalnay, E., & Cai, M. (2003). Impact of urbanization and land-use change on climate. *Nature*, 423(6939), 528-531.
- Kaye, J.P., Groffman, P.M., Grimm, N. B., Baker, L.A., & Pouyat, R.V. (2006). A distinct urban biogeochemistry?. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 192-199.
- Kearns, C. A., Inouye, D.W., & Waser, N.M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83-112.
- Koh, L. P. (2007). Impacts of land use change on South-east Asian forest butterflies: a review. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), 703-713.
- Kumar, P., Mishra, S., Malik, A., & Satya, S. (2012). Compositional analysis and insecticidal activity of *Eucalyptus globulus* (family: Myrtaceae) essential oil against housefly (*Musca domestica*). *Acta Tropica*, 122(2), 212-218.
- Lotts, K. and Naberhaus, T. (2014). Butterflies and moths of North America. [www.butterfliesandmoths.org](http://www.butterfliesandmoths.org). Fecha de consulta: Noviembre de 2014.
- Luna-Reyes, M.D.L.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(2), 315-342.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd.
- McCune, B., Grace, J.B., & Urban, D.L. (2002). *Analysis of ecological communities* (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- McCune, B. and Mefford, M.J. (2011). PC-ORD Version 6.12: multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- McKinney, M.L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11(2), 161-176.
- Mossi, A.J., Astolfi, V., Kubiak, G., Lerin, L., Zanella, C., Toniazzo, G., de Oliveira, D., Treichel, H., Devilla, I.A., Cansiana, R & Restello, R. (2011). Insecticidal and repellency activity of essential oil of *Eucalyptus sp.*

- against *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera, Curculionidae). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 91(2), 273-277.
- New, T.R. (1991). *Butterfly conservation*. Oxford University Press.
- Noss, R.F. (1983). A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience*, 33(11), 700-706.
- Ohwaki, A., Ogawa, H., Taketani, K., & Tomisawa, A. (2014). Butterfly responses to cultivated field abandonment are related with ecological traits in a temperate Japanese agricultural landscape. *Landscape and Urban Planning*, 125, 174-182.
- Ohwaki, A., Tanabe, S.I., & Nakamura, K. (2007). Butterfly assemblages in a traditional agricultural landscape: importance of secondary forests for conserving diversity, life history specialists and endemics. *Biodiversity and Conservation*, 16(5), 1521-1539.
- Pataki, D.E., Alig, R.J., Fung, A.S., Golubiewski, N., Kennedy, C.A., McPherson, E.G., Nowak, D.J., Pouyat, R.V. & Romero Lankao, P. (2006). Urban ecosystems and the North American carbon cycle. *Global Change Biology*, 12(11), 2092-2102.
- Pérez, E. (2005). *La emigración desde la Ciudad de México*. Observatorio Urbano de la Ciudad de México, Universidad Autónoma Metropolitana. [www.ocim.azc.uam.mx](http://www.ocim.azc.uam.mx). Fecha de consulta: Abril de 2016.
- Pickett, S.T., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., Nilon, C.H., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., & Costanza, R. (2008). Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 32:127-157.
- R Foundation for Statistical Computing (2013). R version 3.0. for Windows. Vienna, Austria.
- Raguso, R.A., & Llorente-Bousquets, J. (1990). The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtla Mts., Veracruz, Mexico, revisited: species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29(1-2), 105-133.
- Ribeiro, D.B., & Freitas, A.V.L. (2010). Differences in thermal responses in a fragmented landscape: temperature affects the sampling of diurnal, but not nocturnal fruit-feeding Lepidoptera. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42(2003), 1-4.
- Scott, J.A. (1992). *The butterflies of North America: a natural history and field guide*. Stanford University Press.
- Shelly, T.E. and Ludwig, D. (1985). Thermoregulatory behavior of the butterfly *Calisto nubila* (Satyridae) in a Puerto Rican forest. *Oikos* 44:229-233.

- Slade, N.A. (1999). Randomization tests using standard statistical software. *Bulletin of the Ecological Society of America* 80:179-180.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79-92.
- Uehara-Prado, M. & Freitas, A.V. (2009). The effect of rainforest fragmentation on species diversity and mimicry ring composition of Ithomiine butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, 2(1), 23-28.
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. (2015). *World urbanization prospects: the 2014 revision (ST/ESA/SER.A/366)*. United Nations, New York, USA.
- Wade, T.G., Riitters, K. H., Wickham, J.D., & Jones, K.B. (2003). Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* 7:7.
- Warren, A.D., Davis, K.J., Stangeland, E.M., Pelham, J.P. and Grishin, N.V. (2014). *Illustrated lists of American butterflies (North and South America)*. [www.butterfliesofamerica.com](http://www.butterfliesofamerica.com). Fecha de consulta: Noviembre de 2014.
- Wright, J.P., Jones, C.G., & Flecker, A.S. (2002). An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, 132(1), 96-101.

# **CAPITULO 2. DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD DE LARVAS DE LEPIDÓPTEROS EN DOS ESPECIES DE ENCINO EN EL BORDE E INTERIOR DE UN FRAGMENTO DE BOSQUE DE ENCINO: INTERACCIONES INTERESPECÍFICAS E INCIDENCIA DE PARASITOIDES.**

## **Introducción**

La diversidad y composición de especies en las comunidades de insectos herbívoros están reguladas por factores abióticos y bióticos, como la luz, la temperatura, la estructura de la vegetación y la calidad de los recursos alimenticios (Fenny, 1970; Forkner *et al.*, 2004; Barbosa *et al.*, 2005; Dyer *et al.*, 2007; Savillakso *et al.*, 2008; Axmacher *et al.*, 2009; De Sassi *et al.*, 2012), como también por las interacciones entre las especies, como son competencia, facilitación y la mortalidad por depredadores (Kaplan y Denno, 2007; Karban *et al.*, 2012; Sigmon, 2015; Wetzel *et al.*, 2016). La pérdida del hábitat y el cambio en el uso del suelo pueden alterar estos factores y, en consecuencia, los atributos de las comunidades de insectos herbívoros. Por ejemplo, la fragmentación de paisajes forestales por las actividades humanas induce cambios en la composición de la vegetación y en la calidad de las plantas hospedera al modificar las condiciones ambientales (ej., incrementos en la intensidad de luz y la temperatura), lo cual repercute en la diversidad de insectos herbívoros y sus interacciones interespecíficas de competencia y depredación (Jia *et al.*, 2009; Quintero *et al.*, 2010 Stoepler y Lill, 2013).

En bosques del Hemisferio Norte, las larvas de lepidópteros (LL) son los principales defoliadores de los árboles de encino (*Quercus* spp., Fagaceae) (Oak, 2002) y constituyen importantes componentes de las redes alimenticias que unen a los productores primarios con depredadores superiores (Crossley *et al.*, 1988; Schowalter *et al.* 1988; Swiecki & Bernhardt, 2006). La estructura de estas comunidades en dosel de los encinos se ha relacionado a la calidad química de las hojas, la cual produce gremios estacionales de acuerdo los cambios que se producen en la calidad de la hoja a través del tiempo (Fenny, 1970; Aide, 1993; Murakami *et al.*, 2005; Turčáni *et al.*, 2009; Kulfan *et al.*, 2013). Al inicio de la estación de crecimiento de las plantas, las hojas nuevas son una fuente importante de nitrógeno y agua para las LL, pero conforme avanza la estación, las hojas pierden calidad nutricional y adquieren metabolitos secundarios de defensa y solo son consumidas por herbívoros especializados en hojas maduras (Feeny, 1970; Yoshida, 1985; Forkner *et al.*, 2004 Murakami *et al.*, 2008; Kulfan *et al.*, 2013). Sin embargo, además de este control directo que ejerce la planta hospedera a través de los cambios en la calidad de la hoja, existen otros mecanismos que también regulan la composición y diversidad de especies de LL, como son las interacciones negativas de depredación y competencia interespecífica (Faeth, 1985; Yoshida, 1985; Murakami *et al.*, 2008; Savilaakso, 2009; Kulfan *et al.*, 2013).

En los estudios de insectos herbívoros de dosel de encinos, la competencia directa puede producir desplazamiento de especies (Hunter & Willmer, 1989; Sigmon, 2015) y cambiar la composición de la comunidad (Sigmon, 2015). También ocurre competencia indirecta, la cual es inducida por herbívoros, pero ésta es mediada por la planta hospedera o por un depredador. Este tipo de competencia puede resultar en retrasos del desarrollo larvario y cambios en la abundancia y la composición en los ensambles de LL (Hunter, 1992; Wold y Marquis, 1997). Cuando la competencia indirecta es mediada por el depredador se denomina *competencia aparente* y ocurre



cuando un depredador es compartido por dos o más especies de herbívoros, de forma que las diferencias en el ataque del depredador sobre los herbívoros benefician una especie sobre otra, alterando la dinámica de la comunidad de LL (Hirao y Murakami, 2008).

La facilitación interespecífica como factor regulador de la diversidad de la comunidad de insectos herbívoros puede ocurrir en diferentes formas. Esto incluye la *prestación de servicios*, que implica la anulación de las defensas químicas de la planta hospedera por una especie y el consecuente beneficio de otras especies (McIntire y Fajardo, 2014). En este caso, una alta defoliación por insectos puede disminuir las defensas químicas en las plantas hospederas o promover una mayor producción de hojas nuevas, lo que favorece la coexistencia entre especies de insectos (Kaplan y Denno, 2007). Otro mecanismo es la *creación de hábitats* mediada por ingenieros ecosistémicos, como son las LL constructoras de refugios, los cuales alteran la estructura física de las hojas y modifican la riqueza y composición de los ensambles de especies de insectos masticadores (McIntire y Fajardo, 2014; Lill y Marquis, 2004). Finalmente, las actividades de un herbívoro pueden facilitar el *acceso a recursos* a otras especies, como ocurre en el caso de larvas de *Orgyia vetusta* (Erebidae) sobre arbustos de lupino, donde su consumo de hojas provee recursos a otra especie de lepidóptero que pasa sus primeros estadios larvarios como detritívoros (Karban *et al.*, 2012; McIntire and Fajardo, 2014).

Los enemigos naturales son otro factor que puede causar cambios en la abundancia, riqueza y composición de LL (Cornell *et al.* 1998). Por ejemplo, el crecimiento poblacional explosivo en ciertas especies de lepidópteros, como *Lymantria dispar* (Lymantriidae), puede reducir el acceso a los recursos alimenticios (hojas) para otras especies y alterar la diversidad de los gremios de primavera de LL (Turčáni *et al.*, 2010). Sin embargo, el control demográfico que ejercen los parasitoides sobre estas explosiones poblacionales (Villemant and Andrei-Ruíz, 1999) puede evitar

que estas especies de LL se conviertan en super-competidores y esto, en cambio, regula la diversidad de los ensambles de LL (Boege y Marquis, 2006). Otro ejemplo de la regulación que ejercen los enemigos naturales son las arañas, las cuales al hospedarse en las estructuras foliares abandonadas por constructores de refugios (ingenieros ecosistémicos) pueden alterar la diversidad de las comunidades de herbívoros en el dosel de encinos mediante la depredación (Wetzel *et al.*, 2016).

La fragmentación de bosques por actividades humanas puede también causar alteraciones en la estructura de las comunidades de LL alterando la composición, la calidad y cantidad de los recursos vegetales, como también causar cambios en las interacciones directas e indirectas de competencia, facilitación y depredación en los gremios de herbívoros. Las diferencias en la composición, cantidad y calidad de las plantas pueden cambiar la selección del hábitat, la capacidad de dispersión o la capacidad reproductiva de los lepidópteros adultos (Golden and Crist, 1999; Barbosa *et al.*, 2005; Slade et al, 2013) y beneficiar el desarrollo de LL en el borde de los bosques (Fortin and Mauffette, 2001; Niesenbaum and Kluger, 2006). En el caso de mortalidad por parasitoides, la fragmentación puede causar cambios en la riqueza y abundancia de parasitoides (Fenoglio *et al.*, 2012) y las diferencias en las condiciones de luz puede favorecer un menor ataque por parasitoides en sitios de sombra (Stoepler and Lill, 2013).

Este estudio se enfoca en los ensambles de LL de verano asociados a encinos en el interior y en el borde de un bosque. Se trabajó con LL que se alimentan en hojas maduras de encino para tener menor variabilidad intra e interespecífica en la calidad de las hojas. Para determinar si existen cambios en espacio y tiempo en la diversidad y composición de LL en el dosel de encino, así como en la intensidad de las interacciones interespecíficas dentro de este gremio, se plantearon dos preguntas: (1) ¿La diversidad, composición e intensidad de las interacciones interespecíficas dentro

de los ensambles de LL varía entre especies de encino y con el tiempo en el gremio de verano? y (2) ¿Estos atributos de la comunidad están influidos por disturbios causados por actividades humanas?. Para responder estas preguntas, se muestrearon los ensambles de LL en los doseles de dos especies de encino en el interior y el borde de un bosque que colinda con campos agrícolas abandonados. El objetivo fue encontrar cambios en estos atributos de la comunidad entre especies de encino, en el tiempo y tipos de hábitat (interior y borde del bosque).

## **Métodos**

*Sitio de estudio:* El estudio se realizó en una reserva forestal localizada en el estado de Puebla, México (19° 01' N, 98° 20' W). La temperatura media anual en el sitio de estudio es de 18°C y la precipitación media anual es de 850 mm (García, 1988). Más del 90% de la lluvia ocurre en verano, entre Junio y Septiembre, y los otros meses presentan una marcada estación seca. Los bosques deciduos de encino constituían la vegetación original del área, pero fueron sustituidos por campos agrícolas durante los siglos pasados (Costes-Quijanos *et al.*, 2006). Estos campos fueron progresivamente abandonados durante los últimos 70 años debido a su baja productividad y el paisaje actual está compuesto por un mosaico de relictos de bosque de encino y campos abandonados (Badano *et al.*, 2012). En este sitio, se eligió un fragmento de bosque bien preservado que tiene un borde abrupto y distintivo con un campo agrícola abandonado, el cual actualmente está cubierto por pastizales secundarios. El fragmento de bosque está dominado por dos especies de encino: *Quercus castanea* Née (encino rojo, subgénero *Eritrobalanus*) y *Quercus glabrescens* Benth (encino blanco, subgénero *Lepidobalanus*) que pierden sus hojas durante los primeros meses

de la estación seca (Enero-Febrero) y producen nuevas hojas después del evento de floración en Marzo (M. N. Barranco, observación personal).

*Muestreo de LL:* Los ensambles de LL fueron muestreados en árboles adultos de *Q. castanea* y *Q. glabrescens* (individuos reproductivos de 4-5 m de alto, con un diámetro de dosel de 5-6 m) localizados en el interior del bosque (50-70 m del borde) y en el borde del fragmento. En cada tipo de hábitat, seis árboles de cada especie fueron seleccionados al azar y marcados al principio de la estación de verano (Julio de 2012). Se mantuvo una distancia mínima de 30 m entre árboles vecinos para evitar efectos debido a la proximidad entre las unidades de muestreo. En cada individuo seleccionado, un observador con experiencia (M. N. Barranco-León) buscó LL en el dosel durante 60 minutos usando una escalera portable de aluminio. Las LL observadas en ramas y hojas se clasificaron en morfotipos durante el muestreo de campo. No se colectaron especímenes en estos árboles para poder estudiar la variación en la composición de LL a través del tiempo. En cambio, se colectaron 5 ejemplares por morfotipo, en individuos de encino diferentes a los monitoreados. Estas larvas fueron identificadas a nivel de familia de acuerdo a Wagner (2005) y Wagner *et al.*, (2011) y posteriormente fueron criadas en laboratorio en cámaras de crecimiento a 60% de humedad y 24°C de temperatura. Cuando se obtuvieron ejemplares adultos, estos se identificaron al menor nivel taxonómico posible. Todas las identificaciones fueron confirmadas por el especialista en lepidópteros G. Hantke. Para medir los efectos del tiempo en los atributos comunitarios de los ensambles de LL, se repitió este muestreo en los mismos árboles cada 30 días durante tres meses (Julio-Septiembre de 2012).

En los árboles seleccionados, también se cuantificó la presencia de parasitoides sobre las LL del dosel. Esto se realizó por métodos indirectos, como son la presencia de agujeros en la epidermis de LL que son dejados por larvas de moscas de la familia Tachinidae, la presencia de huevos o pupas de avispas, y la presencia de exuvias de LL o individuos momificados. En octubre de 2012, varias morfoespecies de LL se colectaron para ser criadas en cámaras de crecimiento a 60% de humedad y 24°C con el fin de obtener los parasitoides adultos. Todos los parasitoides fueron determinados a nivel de familia y morfoespecie.

*Diversidad de especies:* Se realizaron rarefacciones basadas en el número de individuos para estimar y comparar la diversidad de LL entre especies de encino (*Q. castanea* y *Q. glabrescens*) y tipos de hábitat (interior de bosque y borde de bosque). Como también para comparar la diversidad de LL entre meses de muestreo (Julio-Septiembre). Se usó esta metodología estadística debido a que los remuestreos Monte Carlo permiten comparar la diversidad de especies evitando sesgos por el número de individuos registrados por unidad de muestreo (Gotelli y Colwell, 2001). Para todas las combinaciones de especies de encino y tipo de hábitat se estimaron los tres componentes de la diversidad de especies: riqueza de especies ( $S$ ), diversidad proporcional de especies, calculada como el índice Shannon-Wiener ( $H'$ ), y la dominancia de especies ( $D$ ), calculada como la fracción de la muestra ocupada por la especie más común (Magurran, 2004). Esto se realizó debido a que los valores de  $H'$  están positivamente relacionados a incrementos en  $S$ , mientras están negativamente relacionados con incrementos en  $D$  (Stirling y Wilsey, 2001). De esta forma, el cálculo de estas tres métricas permite analizar qué componente de la diversidad es más sensible a los cambios medioambientales (Badano y Cavieres, 2006).

En los análisis de rarefacción, los datos de LL colectados cada mes se agruparon entre los seis encinos pertenecientes a la misma especie y localizados en el mismo tipo de hábitat (2 especies de encino x 2 tipos de hábitat = 4 tratamientos estadísticos por mes). Los análisis se realizaron usando EcoSim Pro 1.2 (Entsminger, 2014), donde se estimaron los valores promedios de  $S$ ,  $H'$  y  $D$ , junto con sus respectivos intervalos de confianza 95%, después de realizar 1000 eventos de rarefacción para cada tamaño muestral ( $n$  = número de individuos). En cada evento de rarefacción,  $S$  se calculó como el número de diferentes especies en el re-muestreo,  $H'$  fue calculada como  $\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$ , donde  $p_i$  es la proporción de los individuos de la  $i$ -ésima especie en el re-muestreo, y  $D$  fue calculado como la fracción del re-muestreo ocupado por la especie más común (Entsminger, 2014). Los valores promedio de  $S$ ,  $H'$  y  $D$  fueron graficados contra sus valores respectivos de  $n$  para construir las curvas de rarefacción de cada tratamiento. Se asumieron diferencias significativas entre tratamientos si los intervalos de confianza no se solapaban en la asíntota de la curva de rarefacción (Gotelli y Colwell, 2001). Estas curvas también se compararon entre meses de muestreo para evaluar las diferencias entre la diversidad de especies a lo largo de la temporada de lluvias.

*Composición de especies:* La composición de los ensambles de LL se comparó primero dentro de cada mes de muestreo (Julio-Septiembre) entre todas las combinaciones de especies de encino (*Q. castanea* y *Q. glabrescens*) y tipos de hábitat (interior y borde de bosque). Para esto se realizó un ordenamiento multidimensional no-métrico (NMDS) usando PC-ORD 6.1 (McCune & Mefford, 2011). En estos análisis, cada muestra de encino se consideró como una réplica de cada tratamiento (2 especies de encino x 2 tipos de hábitat = 4 tratamientos estadísticos por mes) y el coeficiente de Sørensen se utilizó para estimar el grado de similitud entre muestras. En todos los casos, el

coeficiente de Sørensen se computó como  $2C_{ij}/(S_i + S_j)$ , donde  $S_i$  y  $S_j$  son el número de especies en la muestra  $i$  y  $j$  respectivamente, mientras  $C_{ij}$  es el número de especies compartidas entre las muestras (McCune *et al.*, 2002). Todos los ordenamientos se iniciaron con configuraciones de 6 dimensiones, pero la dimensionalidad (el número de ejes de ordenamiento) se disminuyó hasta alcanzar la mejor solución posible (número mínimo de ejes requeridos para explicar la mayor cantidad de varianza entre las muestras) (McCune *et al.*, 2002). Se promediaron los valores que definían la posición de las muestras en el espacio de ordenamiento para estimar los centroides de cada tratamiento y sus respectivos intervalos de confianza 95%. Se asumieron diferencias significativas en la composición de especies si los intervalos de confianza de los centroides no se solapaban al menos sobre un eje del ordenamiento (McCune *et al.*, 2002). También se usaron ordenamientos NMDS para evaluar si la composición de los ensambles de LL difería entre meses de muestreo pero, en este caso, se comparó la composición de especies entre meses de muestreo dentro de cada especie de encino localizada en cada tipo de hábitat (*Q. castanea* en el interior del bosque, *Q. castanea* en el borde del bosque, *Q. glabrescens* en el interior del bosque, *Q. glabrescens* en el borde del bosque).

*Interacciones entre especies:* Para medir si las interacciones interespecíficas influyen en la estructura de los ensambles de LL, se construyó una matriz de presencia-ausencia para cada combinación de especies de encino (*Q. castanea* y *Q. glabrescens*), tipo de hábitat (interior y borde del bosque) y mes de muestreo (Julio-Septiembre). Estas matrices fueron usadas para calcular la métrica *C-Score* de cada ensamble de LL; este valor estima el número promedio de veces que un par de especies no co-ocurre en las muestras, o sea el número promedio de unidades disociadas, para todas las posibles combinaciones de pares de especies (Stone y Roberts, 1992). En el *C-Score*,

el número de unidades disociadas (CU) para cada par de especies se calcula como:  $CU = (r_i - P) \times (r_j - P)$ , donde  $r_i$  y  $r_j$  son el número total de muestras (encinos, en este caso) en las cuales la especie  $i$  y  $j$  son detectadas, mientras que  $P$  es el número de muestras donde estas especies co-ocurren (Stone y Roberts, 1992). Entonces el valor *C-Score* da una aproximación del grado de disociación entre especies en muestras espacialmente independientes, lo que a su vez puede usarse como indicador de la intensidad de las interacciones dentro de los ensambles de las especies bajo estudio (Stone y Roberts, 1992).

Una vez que estos valores fueron calculados, se compararon contra valores C-Score generados bajo el supuesto que las interacciones interespecíficas no interfieren con la distribución de especies dentro de la comunidad (Gotelli y Graves, 1996). Para esto se usó el software EcoSim Pro 1.2 (Entsminger, 2014), con el cual se simularon 1000 comunidades nulas (comunidades ensambladas al azar) a partir de cada matriz de co-ocurrencia de especies. Las comunidades nulas fueron ensambladas redistribuyendo aleatoriamente las especies entre las muestras. Sin embargo, se aplicaron dos restricciones en estas simulaciones para evitar sesgos en el cálculo de los *C-Scores* esperados por azar y poder desarrollar comparaciones estadísticas válidas contra los *C-Scores* observados. El protocolo de re-muestreo estableció que, aunque las especies son distribuidas al azar entre las muestras, una muestra dada (encino) no puede recibir más especies que las registradas en el muestreo original (el número total de especies en cada muestra es una suma fija para todas las simulaciones). La segunda restricción fue que cada especie no puede ocurrir más veces que las registradas en el muestreo original (la frecuencia de ocurrencia de cada especie entre muestras es una suma fija para todas las simulaciones). Se eligió usar este protocolo de simulación (denominado fijo-fijo en EcoSim) porque tiene un poder elevado para prevenir errores de tipo I (rechazar la hipótesis nula de que las comunidades están ensambladas al azar cuando esta hipótesis



es cierta) cuando el *C-Score* es usado para valorar los patrones de co-ocurrencia de especies dentro de las comunidades (Gotelli y Graves, 1996). Después de desarrollar estas simulaciones, se promediaron los 1000 *C-Scores* obtenidos para cada ensamble de LL y se calcularon sus intervalos de confianza 95%. Los valores *C-Score* esperados por azar, fueron comparados contra los valores observados, calculados de las matrices originales de presencia-ausencia. En estos análisis, si el *C-Score* observado se encuentra dentro del intervalo de confianza 95% del *C-Score* esperado por azar, entonces se puede asumir que la distribución de especies entre las muestras está determinada por procesos estocásticos (la distribución observada de las especies no difiere de la esperada por azar) (Gotelli y Graves, 1996). Por el contrario, si el *C-Score* observado es significativamente mayor o menor del valor esperado por azar, entonces puede asumirse que la distribución de especies entre las muestras está influida por procesos determinísticos (Gotelli y Graves, 1996). En este último caso, se asume la existencia de competencia entre las especies si los valores *C-Score* son más altos que los esperados por azar (las especies co-ocurren menos de lo esperado por azar en las muestras), mientras que se asumen interacciones positivas mutualistas o comensalistas cuando sus valores son menores a los esperados por azar (las especies co-ocurren más de lo esperado por azar entre las muestras) (Gotelli y Graves, 1996).

*Mortalidad por parasitoides:* Para evaluar si la incidencia de parasitoides sobre LL difería entre especies de encinos y tipos de hábitat se usó un ANOVA de medidas repetidas. Para esto se calculó la proporción de LL infectadas por larvas de parasitoides en cada árbol de encino (*Q. castanea* y *Q. glabrescens*) localizado en cada tipo de hábitat (interior de bosque y borde de bosque) en cada mes de muestreo (Julio-Septiembre). Así, las especies de encino y el tipo de hábitat se constituyeron en dos factores de análisis con dos niveles cada uno, los árboles (n = 6) fueron las

réplicas de cada tratamiento (2 especies de encino x 2 tipos de hábitat = 4 tratamientos) y los meses fueron las medidas repetidas en el tiempo.

## Resultados

*Diversidad de especies:* Un total de 18,241 larvas fueron registradas entre Julio, Agosto y Septiembre de 2012. Los individuos muestreados pertenecían a 18 familias taxonómicas (Anexo 2). La familia más abundante fue Saturniidae (92% de los individuos), que contribuyen con el mayor número de especies (9 especies), seguido por Noctuidae (8 especies), Megalopygidae (7 especies), Geometridae y Erebidae (6 especies cada una), Notodontidae (5 especies), Limacodidae (4 especies), Lasiocampidae, Lymantriidae y Pterophoridae (2 especies cada una). Las ocho familias restantes (Crambidae, Elachistidae, Hesperidae, Mimallonidae, Nymphalidae, Psychidae, Riodinidae y Tortricidae) estuvieron representadas por una sola especie cada una (Anexo 2).

La riqueza de especies en el interior del bosque fue más alta en los árboles de *Q. castanea* que en los de *Q. glabrescens* en todos los meses de muestreo y, en este tipo de hábitat, la riqueza de LL disminuyó con el avance de la temporada de lluvias en ambas especies de encino (Figura 2.1). En el borde del bosque, la riqueza de LL no difirió entre especies de encino en Julio y Agosto, pero fue significativamente más alta en *Q. castanea* que en *Q. glabrescens* en Septiembre (Figura 2.1). Por lo contrario, la riqueza de LL en el borde del bosque se incrementó en ambas especies conforme avanzó de la temporada de lluvias (Figura 2.1). Las comparaciones entre tipos de hábitat indicaron que la riqueza de LL en el interior del bosque fue más alta que en el borde del bosque en Julio, mientras que se observó un patrón opuesto en Septiembre (Figura 2.1).

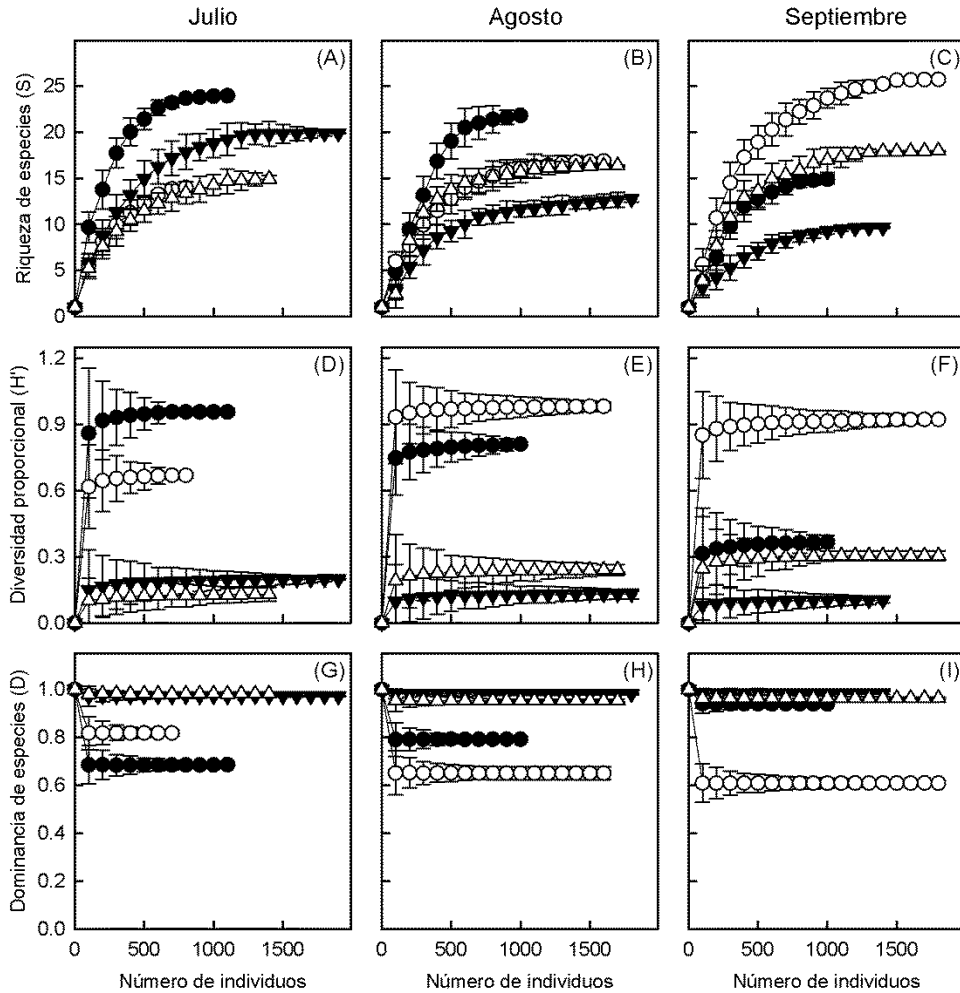


Figura 2.1. Curvas de rarefacción de riqueza de especies, (A, B, C), diversidad proporcional (D, E, F) y dominancia (G, H, I) para los ensambles de LL muestreados en *Quercus castanea* (círculos) y *Quercus glabrescens* (triángulos) al interior del bosque (símbolos sólidos) y en el borde del bosque (símbolos vacíos). Son valores promedio ( $\pm 95\%$  IC) y se asumieron diferencias significativas si los intervalos de confianza no se superponen al mismo tamaño muestral (número de individuos).

La diversidad proporcional de LL (índice de Shannon-Wiener) en ambos tipos de hábitat fue más alta en *Q. castanea* que en *Q. glabrescens* en todos los meses (Figura 2.1). En ambas especies de encino, la diversidad proporcional del interior del bosque disminuyó con el avance de la temporada de lluvias, mientras se incrementó en el borde del bosque (Figura 2.1). En Julio, la

diversidad proporcional de LL en ambas especies de encino fue más alta en el interior del bosque que en el borde del mismo, pero en Agosto y Septiembre los valores de diversidad fueron más altos en el borde del bosque (Figura 2.1).

Los valores de dominancia de especies estuvieron siempre por arriba de 0.6, lo que indica que una sola especie (*Paradirphia lasiocampina*, ver Anexo 2) contribuye con más del 60% de los individuos en todos los muestreos. La dominancia de especies al interior del bosque fue más alta en *Q. glabrescens* que en *Q. castanea* en Julio y Agosto, pero no hubo diferencias entre las especies de encino en Septiembre (Figura 2.1). En este tipo de hábitat, la dominancia de especies en *Q. castanea* se incrementó de Julio a Septiembre, mientras que la dominancia de especies en *Q. glabrescens* fue similar entre meses de muestreo (Figura 2.1). En el borde del bosque, la dominancia de especie fue más alta en *Q. glabrescens* que en *Q. castanea* en todos los meses de muestreo (Figura 2.1). Mientras que en el borde del bosque la dominancia disminuyó con el tiempo en los árboles de *Q. castanea*, no se observaron diferencias temporales en dominancia en *Q. glabrescens* (Figura 2.1). Los valores de dominancia en *Q. castanea* fueron más altos en el borde que al interior del bosque en Julio, pero sucedió lo opuesto en Agosto y Septiembre (Figura 2.1). En *Q. glabrescens*, los valores de dominancia fueron similares entre el interior y el borde del bosque en todos los meses de muestreo (Figura 2.1).

*Composición de los ensambles de LL:* La mejor solución para todos los NMDS realizados para comparar la composición de los ensambles de LL fueron configuraciones bidimensionales (dos ejes de ordenamiento). La composición de especies en el interior del bosque difirió entre las especies de encino solo en Agosto, mientras que no hubo diferencias en Julio y Septiembre (Figura

2.2). Estos análisis también indicaron que la composición de los ensambles de LL en *Q. castanea* no difiere entre el interior y el borde del bosque en Julio y Agosto, pero se encontraron diferencias entre tipos de hábitat en Septiembre (Figura 2.2). Por el contrario, la composición de los ensambles de LL en *Q. glabrescens* difirió entre tipos de hábitat en todos los meses de muestreo (Figura 2.2).

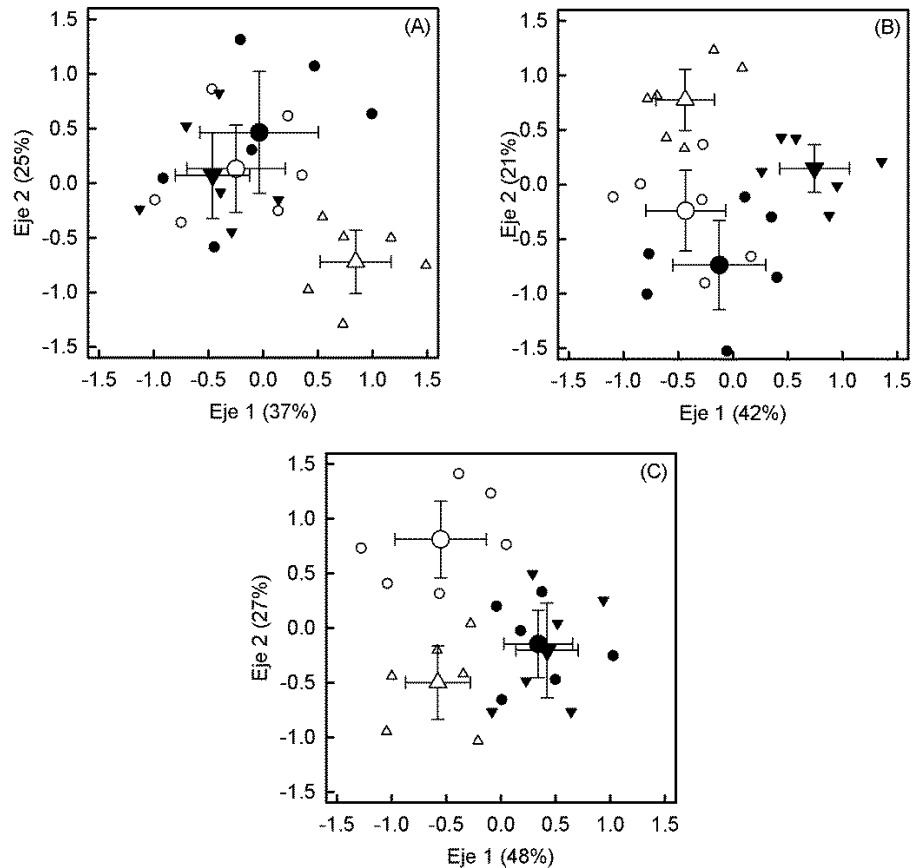


Figura 2.2. Ordenamientos NMDS que comparan la composición de los ensambles de LL entre especies de encino (círculos = *Quercus castanea*; triángulos = *Quercus glabrescens*) y tipos de hábitat (símbolos sólidos = interior del bosque, símbolos vacíos = borde del bosque) en Julio (A), Agosto (B) y Septiembre (C). Los símbolos más grandes son los centroides ( $\pm 95\%$  IC) para cada especie de encino en cada tipo de hábitat. Se asumieron diferencias significativas en la composición de especies si los intervalos de confianza no se solapaban al menos en un eje de ordenamiento.

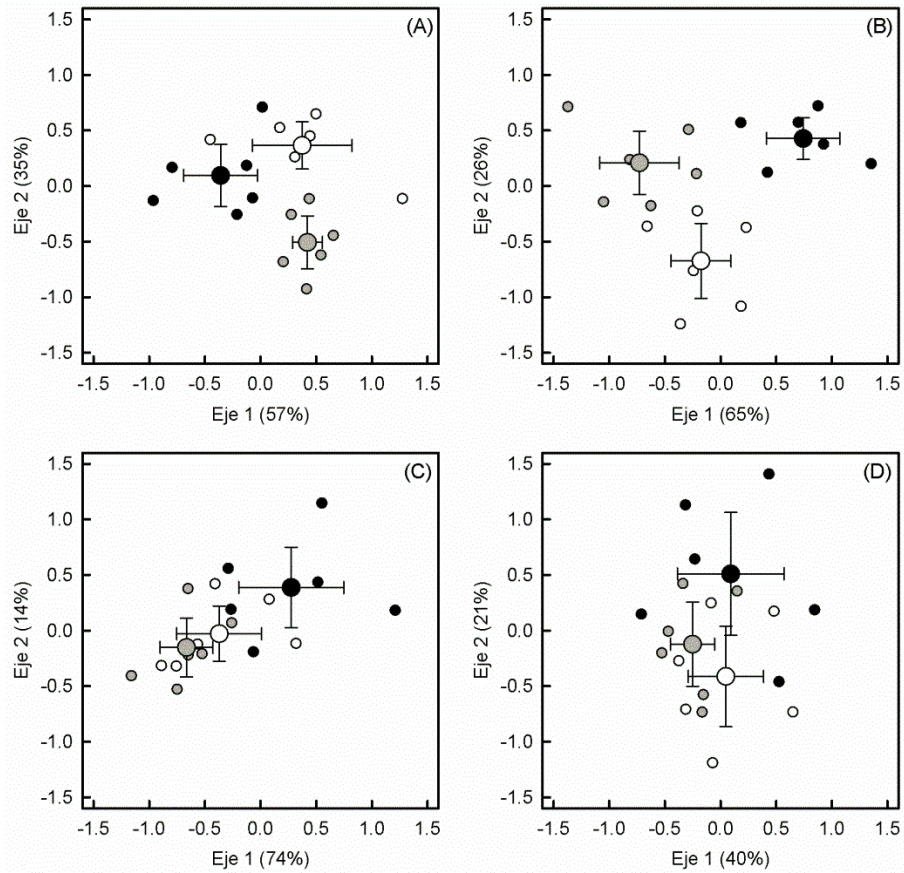


Figura 2.3. Análisis de ordenamiento NMDS comparando composición de LL entre meses de muestreo (símbolos sólidos = Julio; símbolos vacíos = Agosto, símbolos grises = Septiembre) para *Quercus castanea* (A, B) y *Quercus glabrescens* (C, D) al interior del bosque (columna izquierda) y al borde del bosque (columna derecha). Los símbolos más grandes son los centroides ( $\pm 95\%$  IC) para cada mes. Se asumieron diferencias significativas en la composición de especies si los intervalos de confianza no se solapaban al menos en un eje de ordenamiento.

Los análisis NMDS realizados para comparar la composición de especies a lo largo de la temporada de lluvias indicó que los árboles de *Q. castanea* localizados al interior del bosque tenían ensambles de especies similares de LL en Julio y Agosto, pero la composición de especies en Septiembre difirió de la registrada en meses previos (Figura 2.3) Por el contrario, la composición de los ensambles de LL en *Q. castanea* al borde del bosque difirió entre todos los meses de

muestreo (Figura 2.3). La composición de los ensambles de LL muestreados en los árboles de *Q. glabrescens* localizados al interior del bosque difirió entre Julio y Septiembre, mientras que no se encontraron diferencias en composición de especies en los árboles localizados en el borde (Figura 2.3).

*Interacciones dentro de los ensambles de larvas:* El valor *C-Score* observado de los ensambles de LL sobre *Q. castanea* al interior del bosque fue menor que el esperados por azar en Julio (Figura 2.4). En Agosto, este valor no fue diferente del esperado por azar, mientras que fue mayor de lo esperado por azar en Septiembre (Figura 2.4). Estos resultados indican que los ensambles de lepidópteros que habitan el dosel de los árboles de *Q. castanea* al interior del bosque cambian sus patrones de co-ocurrencia de positivos a negativos conforme avanza la temporada de lluvias.

En el borde del bosque, el *C-Score* observado en *Q. castanea* no difirió del esperado por azar en Julio y Agosto (Figura 2.4). Sin embargo, este valor fue menor que el esperados por azar en Septiembre (Figura 2.4). Estos resultados indican que, en el borde del bosque, los ensambles de LL sobre esta especie de encino cambian sus patrones de co-ocurrencia de neutral a positivo conforme avanza la temporada de lluvias.

Los valores *C-Score* observados en los árboles de *Q. glabrescens* localizados al interior del bosque fueron siempre más altos que aquellos esperados por azar, lo cual indica patrones de co-ocurrencia negativos en todos los meses de muestreo (Figura 2.4). Por el contrario, en los árboles de esta especie de encino localizados en el borde del bosque, los valores *C-Score* observados para los ensambles de LL coincidieron con los esperados por azar en todos los meses de muestreo (Figura 2.4).

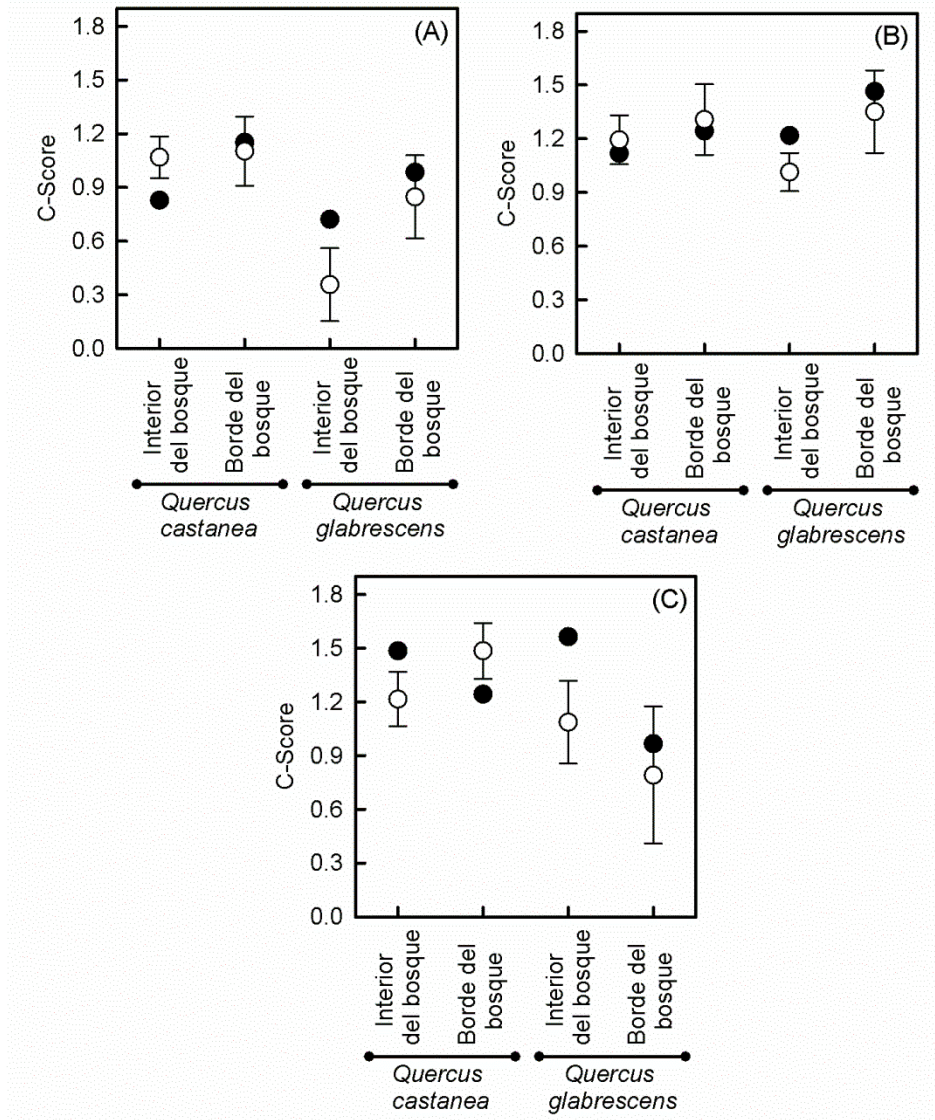


Figura 2.4. Resultados de los análisis de co-ocurrencia realizado para los ensambles de LL muestreados en los meses de Julio (A), Agosto (B) y Septiembre (C). La figura muestra los valores *C-Score* observados (círculos sólidos) y esperados por azar (círculos vacíos  $\pm 95\%$  IC) para cada especie de encino en cada tipo de hábitat. Se asumieron diferencias significativas cuando el valor observado no estuvo incluido dentro del intervalo de confianza  $\pm 95\%$  de los valores esperados.

*Mortalidad por parasitoides:* Para las dos especies de encino, y en los dos tipos de hábitat, se encontraron seis especies de parasitoides en dos órdenes diferentes en los meses de Agosto y Septiembre. De estos, 5 morfoespecies pertenecieron al orden Hymenoptera dentro de las familias



Ichneumonidae (3 morfoespecies), Braconidae (1 morfoespecie), y Eulophidae (1 morfoespecie). La especie restante perteneció al orden Tachinidae, específicamente a la familia Tachinidae. Sin embargo, solo el número de parasitoides de *Annolinae* spp, (Ichneumonidae), cuyas larvas parasitaron a *P. lasiocampina* (Lepidoptera: Saturniidae), presentó suficientes datos para realizar una comparación estadística viable entre especies de encino, tipos de hábitat y meses de estudio.

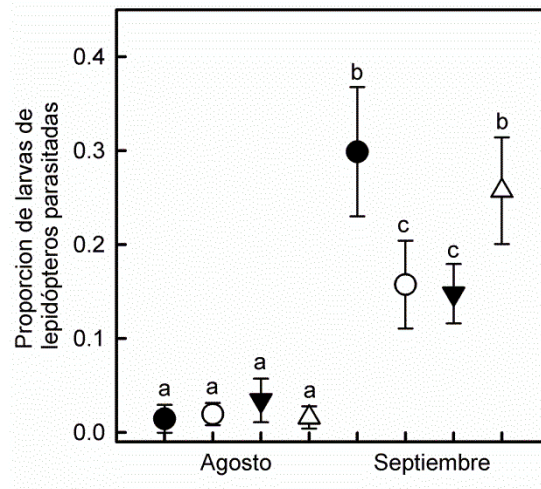


Figura 2.5. Valores promedio de la incidencia de parasitoides ( $\pm 95\%$  IC) sobre los ensambles de LL en los meses de Agosto y Septiembre sobre las dos especies de encinos (círculos = *Quercus castanea*, triángulos = *Quercus glabrescens*) y en los dos tipos de hábitat (símbolos sólidos = interior del bosque, símbolos vacíos = borde del bosque).

La incidencia *Annolinae* spp, sobre los ensambles de LL no difirió entre especies de encinos ( $F_{(1,20)} = 0.1043$ ;  $P = 0.7501$ ) ni entre tipos de hábitat ( $F_{(1,20)} = 0.2097$ ;  $P = 0.6519$ ), pero se encontraron efectos significativos del tiempo ( $F_{(1,20)} = 143.0847$ ;  $P < 0.0001$ ) y de su interacción con los otros dos factores (especies de encinos x tipo de hábitat x tiempo:  $F_{(1,20)} = 18.8115$ ;  $P = 0.0003$ ). Los ensambles de LL sobre árboles de *Q. castanea* localizados al interior del bosque mostraron mayor incidencia de parasitoides que los árboles localizados al borde. En el caso de los

ensambles de LL sobre los árboles de *Q. glabrescens* se observó una mayor incidencia de parasitoides en el borde del bosque que al interior del mismo (Figura 2.5).

## **Discusión**

*Diversidad de especies:* A pesar de que se trabajó con hojas de encino maduras para tener menos variación entre y dentro de las especies de encino estudiadas, la riqueza y diversidad de los ensambles de LL variaron entre especies hospederas y meses de estudio, lo cual ha sido reportado para ensambles de LL en dosel de encinos en diversos estudios (Kulfan y Degma, 1999; Murakami *et al.*, 2005; Murakami *et al.*, 2008; Turčáni *et al.*, 2009). Esto puede estar relacionado a diferencias interespecíficas en la diversidad genética y la calidad de la hoja, que en este último caso también cambia con el tiempo (Forkner *et al.*, 2004; Murakami *et al.* 2005; Tovar Sánchez *et al.*, 2006; Tovar-Sánchez *et al.*, 2015). Lo anterior requiere ser investigado en el futuro en estas especies de encino.

Para *Q. castanea*, sin embargo, se ha reportado que las diferencias temporales en los metabolitos secundarios no parecen ser limitantes para LL de vida libre en bosques fragmentados (Maldonado-López *et al.*, 2015a). Por ello, es posible que los ensambles de LL aquí estudiados estén adaptados a consumir hojas de bajo valor nutricional y alta concentración en defensas químicas (Yoshida, 1985; Barone, 1998), y que otros factores, aparte de la calidad de la hoja, puedan estar influyendo la estructura de los ensambles de LL. Uno de estos factores puede ser la diferencia en la dominancia de las larvas de *Paradirphia lasiocampina* (Lepidoptera: Saturniidae) en ambas especies de plantas hospederas. Cuando la dominancia de *P. lasiocampina* es baja en los árboles de *Q. castanea* (independientemente del tipo de hábitat) esta especie de encino tiene los

valores más altos de diversidad  $H'$  para todos los meses de muestreo. Esta suposición se ve apoyada por los resultados de diversidad en los ensambles de LL en *Q. glabrescens* donde la dominancia de *P. lasiocampina* es más alta (independientemente del tipo de hábitat) y a la vez estos ensambles presentan los valores de menor diversidad  $H'$  para todos los meses de muestreo.

La riqueza de LL en los dos tipos de hábitat no presentó una tendencia clara. No se encontró mayor riqueza al interior del bosque, como se esperaba, debido a su mayor complejidad estructural (Marquis y Braker, 1994). Lo anterior se deriva del resultado donde la mayor riqueza en los ensambles de LL encontrada en Julio al interior del bosque no se mantiene en los meses siguientes. Por el contrario, se vuelve mayor la riqueza en el borde del bosque para el mes de Agosto. En este caso, es posible que no existan limitantes por las diferencias en la diversidad de plantas y en la estructura de la vegetación entre el interior y el borde del fragmento de bosque para la dispersión de los lepidópteros adultos. En forma similar, esto puede observarse cuando se analiza la dominancia de *P. lasiocampina* en los árboles de *Q. glabrescens*. No existe diferencia entre la dominancia de *P. lasiocampina* en el interior y el exterior del fragmento de bosque en esta especie de encino, lo cual sugiere que este lepidóptero no se ve limitado por las diferencias en la estructura de la vegetación de ambos tipos de hábitat. Sin embargo, la mayor diversidad encontrada al borde puede estar relacionada a diferencias en la fenología de los lepidópteros adultos y una elección inicial sobre los individuos de encino en el borde sobre los del interior del fragmento de bosque

*Composición de los ensambles de LL en el tiempo:* La dominancia de las familias Noctuidae y Lymantriidae en los ensambles aquí estudiados ya ha sido reportada como las familias principales en las comunidades de LL de los bosques de encino (Turčáni *et al.*, 2009). La dominancia por el

número de especies de la familia Saturniidae puede estar relacionada a la especialización reportada para esta familia en consumir hoja madura, dura y gruesa (Bernays y Janzen, 1988), pero la gran cantidad de individuos presentes, especialmente de *P. lasiocampina*, puede estar relacionada al disturbio del hábitat causado por el hombre, como se ha reportado para LL consideradas plagas por su alta densidad y tasas de defoliación (Roland, 1993)

El recambio encontrado en las especies de LL entre las plantas hospederas y en la temporada de lluvias puede ser indicativo de que otros factores, aparte de la edad de la hoja, estén influyendo este proceso. Se ha señalado que la variabilidad en la concentración de taninos en las hojas de encino afecta en forma diferente los gremios de verano para *Q. alba* y *Q. velutina*, y en el caso de *Q. castanea*, se ha reportado la posibilidad de que los metabolitos secundarios tengan poco efecto en las comunidades de larvas de vida libre (Forkner *et al.*, 2004; Maldonado-López *et al.*, 2015a), como son los estudiados en este caso. Asimismo, los adultos de lepidópteros parecen no estar limitados por diferencias en la estructura de la vegetación, al menos en los meses de Julio y Agosto, como lo muestran las similitudes en la composición de especies de LL en los ensambles de *Q. castanea*. Por lo anterior, existe la posibilidad de que la mayoría de la variabilidad observada en la composición de las comunidades aquí estudiadas esté asociada a otros procesos, como la fenología de los lepidópteros adultos, o interacciones positivas que den lugar a mayor disponibilidad de nichos, o interacciones negativas de competencia o depredación (Tschardtke and Brandl, 2004; Kaplan y Denno, 2007; Barber and Marquis, 2011).

*Interacciones dentro de los ensambles de LL:* Las interacciones competitivas mostradas por los ensambles de LL en *Q. glabrescens* al interior del bosque en todos los meses de muestreo pueden

relacionarse a una mayor dominancia de *P. lasiocampina* sobre esta especie de encino, en donde también puede haber un efecto del hábitat sobre la interacción. Aunque hubo mayor dominancia de *P. lasiocampina* en *Q. glabrescens* en el borde del bosque, sobre estos individuos solo se presentan procesos neutrales en los ensambles de LL. Esos resultados pueden relacionarse a diferencias en la calidad y cantidad de los recursos foliares en ambos tipos de hábitats que pueden estar manteniendo una comunidad de LL sin interacciones competitivas en el borde del bosque. Estas diferencias en la calidad del recurso (hojas) pueden estar asociadas a diferencias en las condiciones de luz entre tipos de hábitat.

En los ensambles de LL en los árboles de *Q. castanea* en el interior del bosque, las interacciones cambian en el tiempo de positivas a negativas, mientras que las interacciones de los ensambles en los árboles del interior del bosque cambian de neutral a positivas. Cuando las interacciones entre los ensambles de LL son positivas, la riqueza de especies y la dominancia presentan sus valores más altos y más bajos en los árboles de *Q. castanea* en el interior del bosque (Julio) y en los árboles de *Q. castanea* en el borde del bosque (Agosto), respectivamente. Esto puede indicar que una menor cantidad de individuos de *P. lasiocampina* puede favorecer la presencia de un mayor número de especies en los ensambles de LL. Sin embargo, también es posible que el cambio observado de facilitación a competencia en los ensambles de LL en *Q. castanea* en el interior del bosque pueda ser relacionado a la declinación progresiva de la calidad de la hoja. También es necesario considerar que puede existir un efecto de borde en la calidad y cantidad de hojas en esta especie de encino, como se señaló arriba para *Q. glabrescens*, ya que las interacciones encontradas en los árboles al interior del bosque no se mantienen en el borde del mismo. La dominancia de *P. lasiocampina* en *Q. glabrescens* en ambos tipos de hábitat sugiere una preferencia por esta planta hospedera que puede estar relacionada a la palatabilidad, el tamaño

de la hoja o a una disminución de la elección de *P. lasiocampina* por los árboles de *Q. castanea* por diferencias en el porcentaje de herbivoría de primavera con respecto a *Q. glabrescens*.

*Facilitación:* La presencia de *P. lasiocampina* y su dominancia en la comunidad de LL puede estar incrementando la diversidad de LL, ya sea al disminuir las defensas de la planta hospedera o al estimular la producción de hoja nueva en los árboles de *Q. castanea* (McIntire y Fajardo, 2014). Aunque la producción de hoja nueva en los encinos de Flor del Bosque ocurre principalmente durante la época seca, posterior a la floración (Febrero-Marzo); los encinos siguen produciendo hoja nueva, aunque en menor cantidad, durante los meses de la estación lluviosa (Junio-Septiembre). Parte de esta producción de hoja nueva puede estar relacionada a una actividad de compensación de los encinos como respuesta a la herbivoría. Asimismo, la facilitación por LL puede ocurrir, si la actividad previa de herbivoría por otras especies de LL incrementa la tasa de caída de detritos al suelo el bosque, lo cual puede favorecer especies de lepidópteros que presenten estadios larvales iniciales como detritívoros. Esto necesita ser probado en las diferentes especies de LL que forman los ensambles en dosel de encino, especialmente en las de la familia Erebidae, para las cuales se ha reportado este suceso con anterioridad (Karban *et al.*, 2012). Además, puede haber un incremento en la diversidad de LL relacionada a diferencias en la abundancia de refugios vacíos en el dosel de encino, creados por LL constructoras de refugio, que puedan estar disponibles para otras especies de LL en verano (Lill y Marquis, 2004). Las LL constructoras de refugio son comunes en *Q. castanea* y *Q. glabrescens* en el Parque en la estación de primavera (M. N. Barranco observación personal).

*Mortalidad por parasitoides y depredadores:* No se encontró una clara indicación de una mayor incidencia de parasitoides en las larvas de *P. lasiocampina* en el interior o en el borde del fragmento de bosque. En Septiembre, los árboles de *Q. castanea* al interior del bosque tiene una mayor proporción de larvas parasitadas, pero menor porcentaje en el borde del bosque. *Q. glabrescens* en el borde del bosque tiene mayor porcentaje de parasitoides que al interior del bosque. Por lo anterior, se sugiere que el parasitoide *Annolinae* spp., en este caso, no se ve limitado por diferencias estructurales entre el borde y el interior del fragmento de bosque, como si se ha reportado en otros casos (Castagneyrol *et al.*, 2014; Piekarska-Boniecka *et al.* 2015). Asimismo, no parece haber variación en la actividad del parasitoide por diferencias en las condiciones de luz entre tipo de hábitat como se ha reportado anteriormente (Stoepler and Lill, 2013). La especie de encino *Q. glabrescens* y los tipos de hábitat con mayor porcentaje de parasitoides presentaron también una alta dominancia de *P. lasiocampina*, lo cual indica una posible relación entre un mayor ataque del parasitoide y una mayor disponibilidad de larvas hospederas (Yguel *et al.*, 2014). Asimismo, no puede excluirse la posibilidad de que se emitan señales químicas por las especies de encino estudiadas que puedan ser importantes atrayentes de parasitoides, especialmente en *Q. castanea* (Farkas y Singer, 2013) ya que las larvas de *P. lasiocampina* que se alimentaron en *Q. castanea* tienen una mayor proporción de larvas parasitadas por *Annolinae* spp. (Figura 1.4).

Existe también la posibilidad de que se presenten diferencias en refugios de LL vacíos de herbívoros en el dosel de los encinos, que puedan ser colonizados por diferentes especies de depredadores, lo cual a su vez influye en la abundancia de los mismos entre especies de encino y tipos de hábitats. Esto también puede estar influyendo la diversidad de los ensambles de LL como se ha reportado para *Q. lobata* (Wetzel *et al.*, 2016). Se observaron diferentes especies de arañas en el dosel de los encinos durante la búsqueda de larvas en los meses de estudio (M. N. Barranco,

observación personal), por lo que se sugiere que se tome en cuenta la influencia de estos depredadores en la tasa de mortalidad en las comunidades de LL en futuros estudios.

## **Conclusiones**

El resultado de este estudio apoya los resultados reportados en estudios previos sobre la riqueza, diversidad y composición de los ensambles de LL en los bosques templados, donde se ha señalado que estos atributos de la comunidad de LL están parcialmente determinados por la especie de planta hospedera y lo avanzado de la temporada de lluvias. Sin embargo, también se encontraron efectos negativos e interacciones positivas dentro de las comunidades de LL aquí estudiadas, las cuales pueden estar influyendo en estos atributos de la comunidad. Además, los resultados obtenidos sugieren que estos atributos de la comunidad también pueden ser alterados por el cambio de uso de suelo derivado de actividades antrópicas y, que, cuando una combinación de factores naturales y antrópicos se analizan, los ensambles de LL pueden mostrar respuestas complejas.

Considerado la conservación de LL en el Parque Estatal Flor del Bosque, es importante considerar en un futuro, estudios sobre la calidad y cantidad de hojas asociadas a las diferentes especies de encino y los tipos de hábitat. Asimismo, las interacciones que ocurren dentro de los ensambles de LL, al ser por naturaleza dinámicas, requieren estudios sobre la historia de vida de las especies que componen los ensambles, la habilidad de dispersión de los adultos y larvas de las especies de Lepidópteros involucrados y experimentos de competencia directa, indirecta y de facilitación entre las especies de larvas que conforman el grupo.



## Bibliografía

- Aide, T.M. (1993). Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, 455-466.
- Axmacher, J.C., Brehm, G., Hemp, A., Tünte, H., Lyaruu, H.V., Müller-Hohenstein, K., & Fiedler, K. (2009). Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors?. *Journal of Biogeography*, 36(2), 337-349.
- Badano E.I., García-Guzmán J., Vergara-Briceño C.H., Martínez-Romero E.L., Barranco-León M.N., Luna-Castellanos F., Acuña-Cors, García A.M. -Valenzuela M.A., & Ramos-Palacios C.R. (2012). Conservation value of a state natural protected area in Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 834-846.
- Badano, E.I., & Cavieres, L.A. (2006). Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity?. *Journal of Biogeography*, 33(2), 304-313.
- Barber, N.A., & Marquis, R.J. (2011). Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology*, 92(3), 699-708.
- Barbosa, V.S.; Leal, I.R.; Iannuzzu, L. and Almeida-Cortez, J. (2005). Distribution pattern of herbivorous insects in a remnant of Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology* 34:701-711.
- Barone, J. A. (1998). Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 67(3), 400-409.
- Bernays, E.A. and Janzen, D.H. (1988). Saturniid and sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. *Ecology* 69, 1153–1160. doi:10.2307/1941269
- Boege, K., and R. J. Marquis. (2002). Plant quality and predation risk mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos* 115:559-572.
- Castagneyrol, B., Jactel, H., Charbonnier, Y., Barbaro, L., & Dulaurent-Mercadal, A.M. (2014). Egg mortality in the pine processionary moth: habitat diversity, microclimate and predation effects. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(3), 284-292.
- Cornell, H. V., Hawkins, B. A., & Hochberg, M. E. (1998). Towards an empirically-based theory of herbivore demography. *Ecological Entomology*, 23(3), 340-349.

- Costes-Quijano R., Meza A.R., Macías-Juárez A., Berriel-Mastreta C.A., Cortés-Atilano B., Martínez-Romero L.E., Hernández-Bautista R. (2006). Plan de manejo del Parque ecológico recreativo General Lázaro Cárdenas “Flor del Bosque.” Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Gobierno del Estado de Puebla, Puebla.
- Crossley Jr, D.A., Gist, C.S., Hargrove, W.W., Risley, L.S., Schowalter, T.D., & Seastedt, T.R. (1988). Foliage consumption and nutrient dynamics in canopy insects. In *Forest hydrology and ecology at Coweeta* (pp. 193-205). Springer New York.
- De Sassi, C., Lewis, O.T., & Tylianakis, J.M. (2012). Plant-mediated and nonadditive effects of two global change drivers on an insect herbivore community. *Ecology*, 93(8), 1892-1901.
- Dyer, L.A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J.O., Gentry, G.L., Marquis, R.J., Ricklefs R.E. , Greeney H.F., Wagner D.L. , Morais H.C. , Diniz I.R., Kursar T.A. and Coley P.D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448(7154), 696-699.
- Entsminger, GL. (2014). EcoSim Professional: Null modeling software for ecologists, Version 1. Acquired Intelligence Inc., Kelsey-Bear, & Pinyon Publishing. Montrose, CO 81403. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>
- Faeth, S. H. (1985). Quantitative defense theory and patterns of feeding by oak insects. *Oecologia*, 68(1), 34-40.
- Faeth, S. H., & Simberloff, D. (1981). Experimental Isolation of Oak Host Plants: Effects on Mortality, Survivorship, and Abundances of Leaf-Mining Insects. *Ecology*, 62(3), 625-635.
- Farkas, T. E., & Singer, M. S. (2013). Can caterpillar density or host-plant quality explain host-plant-related parasitism of a generalist forest caterpillar assemblage? *Oecologia*, 173(3), 971-983.
- Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannin and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
- Fenoglio, M. S., Srivastava, D., Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation reduces parasitism via species loss at multiple trophic levels. *Ecology*, 93(11), 2407-2420.
- Forkner R. E., Jarquis R. J. & Lill J. T. (2004). Feeny revisited : condensed tannins as anti-herbivore defenses in leaf-chewing herbivore communities of Quercus. *Ecological Entomology* 29: 174-187.
- Fortin, M., & Mauffette, Y. (2001). Forest edge effects on the biological performance of the forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in sugar maple stands. *Ecoscience*, 8(2), 164-172.

- García, E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Golden, D. M., & Crist, T. O. (1999). Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: community, guild and species responses. *Oecologia*, 118(3), 371-380.
- Gotelli N.J., & Graves G.R. (1996). *Null Models in Ecology*. Smithsonian Press, Washington, DC.
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379-391.
- Hirao, T., & Murakami, M. (2008). Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. *Ecological Research*, 23(1), 159-168.
- Hunter M.D. and Willmer P.G. (1989). The potential for interspecific competition between two abundant defoliators on oak: leaf damage and habitat quality. *Ecological Entomology* 14:266-277.
- Hunter, M.D. (1992). Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept, pp. 287–325 in M.D. Hunter, T. Ohgushi, and P.W. Price (eds.) *Effects of Resource Distribution on Animal–Plant Interactions*. San Diego, CA: Academic Press.
- Jia Y. Z., Zhao X. H. and Meng, Q. F. (2009). Insect diversity along a successional gradient in conifer and broad-leaved mixed forests in Changbai Mountain [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 11, 011.
- Kaplan, I., & Denno, R. F. (2007). Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology letters*, 10(10), 977-994.
- Karban, R., Grof-Tisza, P., & Holyoak, M. (2012). Facilitation of tiger moths by outbreaking tussock moths that share the same host plants. *Journal of Animal Ecology*, 81(5), 1095-1102.
- Kulfan M. & Degma P. (1999). Seasonal dynamics of lepidopteran larvae communities' diversity and equitability on oaks in the Borská nížina Lowland. *Ekológia*, 18: 100–105.
- Kulfan, M., Holecová, M., Beracko, P. (2013). Dalechampii oak (*Quercus dalechampii* Ten.), an important host plant for folivorous lepidoptera larvae. *Animal Biodiversity and Conservation* 36:13-31.
- Lill, J. T., & Marquis, R. J. (2004). Leaf ties as colonization sites for forest arthropods: an experimental study. *Ecological Entomology*, 29(3), 300-308.

- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Pérez-López, G., Acosta-Gómez, C., Oyama, K. (2015a). Relationships among plant genetics, phytochemistry and herbivory patterns in *Quercus castanea* across a fragmented landscape. *Ecological Restoration* 30: 133–143.
- Magurran, A. E. (2004). Measuring biological diversity. *African Journal of Aquatic Science*, 29(2), 285-286.
- Marquis, R. J., & Braker, H. E. (1994). Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*, 261-281.
- McCune, B. & M. J. Mefford. (2011). PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McCune, B., Grace, J.B., & Urban, D.L. (2002). *Analysis of ecological communities* (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.
- McIntire, E.J., & Fajardo, A. (2014). Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist*, 201(2), 403-416.
- Murakami, M., Ichie, T., & Hirao, T. (2008). Beta-diversity of lepidopteran larval communities in a Japanese temperate forest: effects of phenology and tree species. *Ecological research*, 23(1), 179-187.
- Murakami, M., Yoshida, K., Hara, H. and Toda, M.J. (2005), Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology*, 30: 521–531.
- Niesenbaum, R.A., & Kluger, E.C. (2006). When studying the effects of light on herbivory, should one consider temperature? The case of *Epimecis hortaria* F.(Lepidoptera: Geometridae) feeding on *Lindera benzoin* L.(Lauraceae). *Environmental Entomology*, 35(3), 600-606.
- Oak S.W. (2002). Native diseases and insects that impact oaks. In: McShea W.J., Healy W.M. (Eds) Oak forest ecosystems. Ecology and management for wildlife. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 80-99.
- Piekarska-Boniecka, H., Mazur, R., Wagner, A., & Trzcíński, P. (2015). Selected elements of cultural landscape structure in Wielkopolska region of Poland as habitats for the parasitoid hymenoptera Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Insect Conservation and Diversity*, 8(1), 54-70.
- Quintero, C., Morales, C.L., & Aizen, M.A. (2010). Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. *Biodiversity and Conservation*, 19: 257-274.

- Roland, J. (1993). Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia*, 93(1), 25-30.
- Savilaakso S. (2009). The influence of disturbance on lepidopteran larvae and their seasonality on a constant resource implications for conservation. PhD Dissertations in Biology, University of Joensuu. 94 pp.
- Savilaakso, S., Koivisto, J., Veteli, T.O., & Roininen, H. (2009). Microclimate and tree community linked to differences in lepidopteran larval communities between forest fragments and continuous forest. *Diversity and Distributions*, 15(2), 356-365.
- Schowalter, T.D., Stafford, S.G., & Slagle, R.L. (1988). Arboreal arthropod community structure in an early successional coniferous forest ecosystem in western Oregon. *The Great Basin Naturalist*, 327-333.
- Sigmon, E. (2015). Interspecific Variation in Aggressive Fighting Behavior of Shelter-Building Caterpillars. *Journal of Insect Behavior*, 28(4), 403-416.
- Slade, E.M., Merckx, T., Riutta, T., Bebbler, D.P., Redhead, D., Riordan, P., & Macdonald, D.W. (2013). Life-history traits and landscape characteristics predict macro-moth responses to forest fragmentation. *Ecology*, 94(7), 1519-1530.
- Stirling, G., & Wilsey, B. (2001). Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity. *The American Naturalist*, 158(3), 286-299.
- Stoepler, T.M., & Lill, J.T. (2013). Direct and indirect effects of light environment generate ecological trade-offs in herbivore performance and parasitism. *Ecology*, 94(10), 2299-2310.
- Stone, L., & Roberts, A. (1992). Competitive exclusion, or species aggregation?. *Oecologia* 91(3), 419-424.
- Swiecki, T.J., & Bernhardt, E.A. (2006). A field guide to insects and diseases of California oaks. *US Department of Agriculture*, 151, 3.
- Tovar-Sánchez, E., Oyama, K., Larsson, S. (2006). Community Structure of Canopy Arthropods Associated to *Quercus crassifolia* × *Quercus crassipes* Complex. *Oikos* 112, 370–381.
- Tovar-Sánchez, E., Valencia-Cuevas, L., Mussali-Galante, P., Ramírez-Rodríguez, R., Castillo-Mendoza, E. (2015). Effect of host-plant genetic diversity on oak canopy arthropod community structure in central Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 88: 1-12.
- Tscharntke, T., & Brandl, R. (2004). Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Reviews in Entomology*, 49(1), 405-430.

- Turčáni M., Patocka J. & Kulfan M. (2009). How do lepidopteran seasonal guilds differ on some oaks (*Quercus* spp.) – A case study. *Journal of Forest Science* 55: 578-590.
- Turčáni, M., Patočka, J., & Kulfan, M. (2010). Which factors explain lepidopteran larvae variance in seasonal guilds on some oaks. *Journal of Forest Science*, 56(2), 68-76.
- Villemant, C. & Andrei-Ruiz, M.C. (1999). Life-cycles and biological features of eggs predators of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) in the Mamora cork oak forest, Morocco. *European Journal of Entomology*, 96(1), 29-36.
- Yguel, B., Bailey, R. I., Villemant, C., Brault, A., Jactel, H., & Prinzing, A. (2014). Insect herbivores should follow plants escaping their relatives. *Oecologia*, 176(2), 521-532.
- Yoshida, K. (1985). Seasonal population trends of macrolepidopterous larvae on oak trees in Hokkaido, northern Japan. *Kontyû*, 531, 125–133.
- Wagner D.L. (2005). Caterpillars of Eastern North America: a guide to identification and natural history. Princeton University Press. 513 pp.
- Wagner D.L., Schweitzer D.F., Sullivan J.B. & Reardon R.C. (2011). Owllet Caterpillars of Eastern North America. Princeton University Press. 576 pp.
- Wetzel, W. C., Screen, R. M., Li, I., McKenzie, J., Phillips, K. A., Cruz, M., ... & Tran, C. (2016). Ecosystem engineering by a gall-forming wasp indirectly suppresses diversity and density of herbivores on oak trees. *Ecology*, 97(2), 427-438.
- Wold, E. N., & Marquis, R. J. (1997). Induced defense in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology*, 78(5), 1356-1369.

## CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de riqueza y diversidad de mariposas diurnas y LL asociados al dosel de encino encontrados en el Parque estatal Flor del Bosque resaltan su importancia como un área esencial en la conservación de mariposas diurnas y nocturnas presentes en los bosques de encino. Esta importancia se vuelve de mayor consideración debido a que este Parque constituye el último refugio para las especies de lepidópteros, puesto que constituye el último remanente de bosque de encino en una zona densamente urbanizada.

El Parque cuenta con una considerable riqueza de mariposas diurnas resultante del recambio de especies encontrado entre los hábitats, asociado a la disponibilidad de hábitats tanto conservados como perturbados. Esto se debe al cambio en el uso que hacen los lepidópteros de los recursos presentes en los bosques de encino y los pastizales, dependiendo del estado de desarrollo dentro de su ciclo de vida y la estacionalidad considerada.

Los grupos de lepidópteros asociados a tres de los cuatro tipos de hábitats del Parque están formados por especies con requerimientos de hábitat diferentes, donde utilizan los recursos de un hábitat en el estado larvario y a los recursos de otro tipo de hábitat para alimentación y reproducción en el estado adulto. Sin embargo, la perturbación en los hábitats presentes dentro del Parque ha tenido un efecto negativo en la composición de especies que se presentan, ya que existen especies indicadoras de perturbación formando parte de los ensambles de lepidópteros como son *Copaeodes minima*, *Pyrgus communis* y *Chlosyne lacinia*. Estas especies son generalistas en recursos, por lo que se distribuyen con predominancia en los espacios abiertos de los encinares y los pastizales del Parque; por ello tienen mayor posibilidad de mantener su permanencia dentro de la reserva. Por otro lado, las especies residentes de bosque como *Cyllopsis*

*pyracmon* y *Emesis zela* necesitan de la preservación de los recursos dentro de los hábitats de encinares lo cual requiere mantenerlos sin cambios. Las especies de lepidópteros que presentan grados de especialización intermedia, es decir aquellas que usan los diferentes tipos de hábitat en diferentes estados de su ciclo de vida, como *Erynnis tristis*, *Agraulis vanillae incarnata*, *Adelpha eulalia*, y *Echinargus isola*; o aquellas que en diferentes estaciones del año se encuentran asociadas a hábitats diferentes como *Autochton cincta* y *Erynnis tristis*, se pueden encontrar en mayor riesgo ante nuevas perturbaciones ya que una modificación en los hábitats presentes puede desestabilizar sus poblaciones. Las especies, que por su tamaño tienen restricciones en su capacidad de vuelo o que presentaron bajas abundancia de individuos como por ejemplo *Zizula cyna*, *Ministrymon azia* y *Rekoa zebina*, requieren estrategias adicionales para su conservación que contemplen su ciclo de vida y la reproducción dentro del Parque. Las especies reportadas como migratorias como *Vanessa atalanta rubria* y *Lybytheana carinenta mexicana* requieren de la conservación de los hábitats de la reserva ya que lo usan como sitio de refugio durante su viaje. Por lo anterior, para la conservación de la diversidad de mariposas presente en el Parque es importante que los hábitats que lo componen se mantengan sin más alteraciones, lo cual incluye el no realizar actividades de restauración en ninguno de los tipos de hábitats, principalmente en el encinar méxico.

Considerando la constante transformación en los remanentes de bosque de encino en los alrededores del Parque, que conlleva la reducción forestal en los alrededores del mismo, existe cierto riesgo de que disminuya la capacidad de conservación de la reserva para la diversidad de los lepidópteros que la habitan. Por ello es necesario mantener un monitoreo constante de las poblaciones de lepidópteros presentes al interior del Parque estatal Flor del Bosque así como en los remanentes de bosque en los alrededores. Esto con el fin de detectar disminuciones en el



número de individuos y planear estrategias de conservación con tiempo suficiente para poder mantener poblaciones estables de las distintas especies de mariposas. De esta manera, puede evitarse posibles procesos de contracción en su distribución por la destrucción del bosque en los alrededores, lo cual puede resultar en extinciones locales de las especies de lepidópteros del Parque. Para ello puede seguirse la metodología de Ward (con o sin modificaciones en cuanto a la distancia de visualización: 2-10 m) que se ha usado en diversas partes del mundo, con el fin de detectar diferencias en la abundancia y la riqueza de ensambles de lepidópteros en los distintos tipos de vegetación.

Para el monitoreo de la conservación de los lepidópteros en el Parque, también es esencial considerar la continuidad de los estudios de las comunidades de larvas asociadas a los encinos donde es importante estudiar en el futuro las diferencias en la calidad y la cantidad de las hojas entre las especies de encino y los hábitats, lo cual es importante no sólo en el bosque de encino xérico sino también en el bosque de encino méxico, situado hacia la parte norte de la reserva. También hay que examinar, aparte del efecto de la calidad de las hojas sobre la riqueza y diversidad de los ensambles de LL, otros factores, tales como los procesos negativos de competencia al interior de los gremios de larvas y la mortalidad por parasitoides y otros depredadores como las arañas que, como lo muestran los resultados en el caso de las interacciones, se ven alterados por la perturbación del hábitat.

Asimismo, es importante establecer la periodicidad con la que se presentan eventos de reproducción explosiva de lepidópteros dentro del Parque como sucede con las especies *Paradirphia lasiocampina* (Saturniidae) y *Datana* sp (Notodontidae), debido a que estos eventos ocurren con diferencia de años entre uno y otro por lo que la comunidad de LL sin la presencia de estos posibles supercompetidores puede presentarse sin interacciones de competencia, al menos

en el gremio de verano aquí estudiado. Es importante evaluar los efectos de las especies de lepidópteros con brotes reproductivos explosivos no solo en la riqueza de la comunidad de LL asociados al follaje de *Quercus* spp sino su efecto en la actividad reproductiva de los encinos y el reclutamiento de plántulas. Esto es necesario, debido a que las comunidades de larvas en las especies de encinos de Flor del Bosque muestran tener una alta riqueza constituida predominantemente de especies con escasa abundancia y es preciso cuidar que se conserve este equilibrio para mantener su diversidad dentro del Parque. En el Parque existen nueve especies de encinos por lo cual, conservar la estabilidad poblacional de las especies de encino en el Parque, es crucial para proteger la biodiversidad de la comunidad de lepidópteros asociados a ellos ya que observaciones anteriores en la LL de dosel ha mostrado ensamblajes diferentes en otras especies de encino como *Q. laurina* (M. N: Barranco, datos no publicados) por lo que es probable que exista un considerable recambio de especies de lepidópteros entre las diferentes especies de encino.

Asimismo es importante estudiar las comunidades de parasitoides de las LL ya que tienen un papel importante en el control de las poblaciones de larvas, principalmente en las de crecimiento explosivo como es el caso de la avispa parasitoide de *Paradirphia lasiocampina*, por lo cual se requiere conservar los hábitats que hasta ahora han permitido la presencia de esta y otras especies de parasitoides, cuyo papel como controladores de la densidad poblacional de sus hospederos es esencial en la dinámica que conserva la biodiversidad del Parque. Por otro lado, es importante considerar en un futuro, explorar la riqueza de larvas de lepidópteros asociados a otras especies de plantas presentes en el Parque, ya que existe una alta diversidad de mariposas diurnas y nocturnas dentro de esta reserva de las cuales se desconoce el uso de los recursos durante su etapa larvaria y adulta.

**Anexo 1.** Especies de mariposas detectadas en la estación cálido-húmeda y la estación fría-seca en los diferentes tipos de vegetación en el Parque Estatal Flor del Bosque (bosque de encino méxico = BEM; bosque de encino xérico= BEX; pastizales abandonados = PA; plantaciones de eucalipto = PE). Los autores están indicados de acuerdo a Warren *et al.* (33). La tabla indica la familia, las preferencias de hábitat (mariposas especialistas de bosque = EB, mariposas hábitat generalistas = HG) y el número de veces que cada especie fue detectada en cada tipo de vegetación, las celdas vacías indican que la especie no fue registrada. Asociaciones positivas de cada especie con un hábitat en particular se indican con un asterisco a un lado de sus frecuencias de ocurrencia (Valor crítico de la prueba de Montecarlo = 0.05)

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
Hesperiidae	<i>Apyrrothrix araxes araxes</i> (Hewitson, 1867)	EB		19*						
	<i>Atalopedes campestris huron</i> (W. H. Edwards, 1863)	EB	2	12*	11*	13	19*	10		
	<i>Autochton cellus</i> (Boisduval et Le Conte, 1837)	EB					4*			

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Autochton cincta</i> (Plötz, 1882)	EB	43*	20	16	2	7*		6*	
	<i>Celaenorrhinus sp.</i>	Indeterminado			7*	4				
	<i>Chiomara georgina georgina</i> (Reakirt, 1868)	EB					5*			
	<i>Choranthus sp.</i>	Indeterminado		8*	3					
	<i>Cogia sp.</i>	HG			8*					
	<i>Copaeodes aurantiaca</i> (Hewitson, 1868)	HG	2	2	17*		2	17*		
	<i>Erynnis tristis</i> (Boisduval, 1852)	EB	7*		6*		13*	2	10*	
	<i>Hylephila phyleus</i> (Drury, 1773)	HG		4*						
	<i>Lerema sp.</i>	EB					5*			
	<i>Nastra lherminier</i> (Latreille, 1824)	EB					4*			

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Oarisma garita calega</i> (Godman, 1900)	HG						4*		
	<i>Pellicia arina</i> Evans, 1953	HG	4	4	11					3*
	<i>Piruna polingii</i> (W. Barnes, 1900)	EB	126*	15	7	5				
	<i>Poanes melane vitellina</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	EB	19*	18*		1	9*	11*		
	<i>Poanes zabulon</i> (Boisduval and Le Conte, 1837)	EB		4*						
	<i>Pyrgus communis communis</i> (Grote, 1872)	HG		10	60*	2	2	11*		13*
	<i>Quasimellana mexicana</i> (E. Bell, 1942)	EB						3*		
	<i>Remella sp.</i>	HG	5*	3	3					4*
	<i>Urbanus dorantes dorantes</i> (Stoll, 1790)	EB						3*		
	<i>Urbanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	EB		3*						

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
Nymphalidae	<i>Urbanus viterboana</i> (Ehrmann, 1907)	EB		7*	9*		1	5*	6*	
	<i>Zestusa staudingeri</i> (Mabille, 1888)	EB		6*						
Lycaenidae	<i>Arawacus sp.</i>	HG							4*	
	<i>Celastrina echo</i> (W. H. Edwards, 1864)	HG		3*			4*	5*		
	<i>Celastrina gozora</i> (Boisduval, 1870)	EB	65*	16	8	10	15*	4	2	3
	<i>Cyanophrys longula</i> (Hewitson, 1868)	EB					3*	5*		
	<i>Echinargus isola</i> (Reakirt, 1867)	HG	22*	13*	4	5	12	43*	39*	8
	<i>Electrostrymon denarius</i> (Butler et H. Druce, 1872)	EB						5*		
	<i>Erora quaderna</i> (Hewitson, 1868)	EB		12*	9*					
	<i>Leptotes marina</i> (Reakirt, 1868)	HG	16*	15*	4	3	9*		3	1

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Ministrymon azia</i> (Hewitson, 1873)	HG			4*					
	<i>Rekoa zebina</i> (Hewitson, 1869)	HG	4*				6*			
	<i>Strymon melinus melinus</i> (Hübner, 1818)	HG						4*		
	<i>Strymon sp.</i>	HG				18*		15*	2	
	<i>Zizula cyna</i> (W. H. Edwards, 1881)	HG	10*	9*	3					
Nymphalidae	<i>Adelpha eulalia</i> (E. Doubleday, 1848)	EB	9*	2	7*	2	3	19*	4	2
	<i>Agraulis vanillae incarnata</i> (N. Riley, 1926)	HG		5	37*		11*	2	4	
	<i>Anaea aidea</i> (Guérin-Méneville, 1844)	HG	6*		3		9	10	10	8
	<i>Anthanassa frisia</i> (Poey, 1832)	HG							3*	
	<i>Anthanassa texana texana</i> (W. H. Edwards, 1863)	EB	21*	6	1	2	29*	21*	3	5

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Chlosyne ehrenbergii</i> (Geyer, 1833)	HG			5*					
	<i>Chlosyne endeis</i> (Godman et Salvin, 1894)	EB	27	39*	18					
	<i>Chlosyne lacinia</i> (Geyer, 1837)	HG		3	8*					
	<i>Chlosyne marina</i> (Geyer, 1837)	EB	3	45*	7					
	<i>Chlosyne theona</i> (Ménétriés, 1855)	HG	3	4	51*	12				
	<i>Cyllopsis gemma</i> (Hübner, 1809)	HG					8*	4		
	<i>Cyllopsis windi</i> L. Miller, 1974	EB	25*	29*	2	5	38*	40*	3	
	<i>Danaus gilippus thersippus</i> (H. Bates, 1863)	HG		4	32*				5*	
	<i>Danaus plexippus plexippus</i> (Linnaeus, 1758)	HG		7	18*				4*	
	<i>Dione moneta poeyii</i> Butler, 1873	EB	16	15	48*	9	77*	26	7	21



Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Euptoieta claudia</i> (Cramer, 1775)	HG		5	29*				3*	
	<i>Gyrocheilus patrobas patrobas</i> (Hewitson, 1862)	EB	13	34*	2					
	<i>Junonia coenia coenia</i> Hübner, 1822	EB		3	12*	3	16*	5	5	
	<i>Libytheana carinenta mexicana</i> Michener, 1943	HG			3*	3*				
	<i>Mestra dorcas</i> (Fabricius, 1775)	EB	4*	4*			4*			
	<i>Microtia elva elva</i> H. Bates, 1864	HG			5*					
	<i>Manataria hercyna maculata</i> (Hopffer, 1874)	EB	2	1	10*	4*	1			
	<i>Phyciodes batesii</i> (Reakirt, 1866)	HG					9*	9*		
	<i>Phyciodes pallescens</i> (R. Felder, 1869)	HG	17*	4	21*	3	7*	6*		
	<i>Pindis squamistriga</i> R. Felder, 1869	EB				2	6*	3	2	

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Siproeta stelenes biplagiata</i> (Fruhstorfer, 1907)	HG		6*	2					
	<i>Smyrna blomfieldia datis</i> Fruhstorfer, 1908	HG			3*		4*	5*		
	<i>Vanessa atalanta rubria</i> (Fruhstorfer, 1909)	HG	3	5	19*			4*	1	
	<i>Vanessa virginiensis</i> (Drury, 1773)	HG	13	34*	36*	11	7*		8*	
Papilionidae	<i>Papilio polyxenes</i> (Fabricius, 1775)	HG			5*		8*	2		
	<i>Pterourus multicaudata multicaudata</i> (W. F. Kirby, 1884)	EB	19*	4	16*		5*			
Pieridae	<i>Abaeis nicippe</i> (Cramer, 1779)	HG	3*		3*		3	13*	3	
	<i>Anteos clorinde</i> (Godart, 1824)	HG	3	2	18*		12	3	3	
	<i>Anteos maerula</i> (Fabricius, 1775)	EB	4*				6*	3		

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Catasticta nimbice nimbice</i> (Boisduval, 1836)	HG	13	15	49	5	42*	45*		2
	<i>Catasticta teutila teutila</i> (Doubleday, 1847)	HG			7*		33*			
	<i>Colias eurytheme</i> Boisduval, 1852	HG			3*		11*	4	2	3
	<i>Eurema दौरा sidonia</i> (R. Felder, 1869)	EB	3	8*		2	2	9*		4
	<i>Eurema mexicana mexicana</i> (Boisduval, 1836)	EB	44	136*	68	63	148*	168*	16	25
	<i>Eurema salome jamapa</i> (Reakirt, 1866)	EB	4	12*	10*		30*	27*	6	5
	<i>Hesperocharis costaricensis pasion</i> (Reakirt, 1867)	HG	5	6	7		15	10	11	12
	<i>Leptophobia aripa</i> (Boisduval, 1836)	EB	8	41*	7	12	5*		2	
	<i>Nathalis iole iole</i> Boisduval, 1836	HG	4	5	7	4	8*	6*	1	
	<i>Phoebis agarithe</i> (Boisduval, 1836)	HG			9*	3				

Anexo 1 continuación

Familia	Especie	Preferencia de hábitat	Estación cálido-húmeda				Estación fría-seca			
			BEM	BEX	PA	PE	BEM	BEX	PA	PE
	<i>Phoebis philea philea</i> (Linnaeus, 1763)	HG		7*	3		11*	14*	2	4
	<i>Phoebis sennae marcellina</i> (Cramer, 1777)	HG			7*		7*	2	2	
	<i>Pontia protodice</i> (Boisduval et Le Conte, 1830)	HG		6	22*				10*	
	<i>Pyrisitia lisa</i> (Boisduval et Le Conte, 1830)	HG		7*			4	7*		
	<i>Pyrisitia proterpia</i> (Fabricius, 1775)	HG	7*	6*			8*	5		
	<i>Zerene cesonia cesonia</i> (Stoll, 1790)	EB	3	8*	12*		4	20*	4	5
Riodinidae	<i>Calephelis nemesis</i> (W. H. Edwards, 1871)	EB		9*	8*			6*	5*	
	<i>Calephelis rawsoni</i> McAlpine, 1939	EB		24*	20*		10	37*	16	18
	<i>Emesis zela zela</i> Butler, 1870	EB	53*	40*			15*	13*	1	4

**Anexo 2.** Larvas detectadas en cada mes de muestreo en el dosel de *Quercus castanea* y *Quercus glabrescens* ubicados dentro y en el borde del bosque. La tabla indica la familia de los especímenes y, cuando fue posible, el nombre de la especie y su autoridad. El cuerpo de la tabla contiene la abundancia proporcional (%) de cada morfotipo de larva.

Familia	Especie	Julio				Agosto				Septiembre			
		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>	
		Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde
Crambidae	Unknown species					0.5%		0.1%					
Elachistidae	Unknown species	0.2%		0.3%	0.1%	0.1%		0.1%					0.1%
Erebidae	Unknown species 1	0.4%	0.4%	0.1%	0.2%	1.0%	0.2%			0.6%	0.5%	0.2%	0.2%
	Unknown species 2		0.3%						0.1%		0.2%		
	Unknown species 3				0.3%	0.3%	0.1%	0.1%		0.2%	0.8%	0.2%	0.5%
	Unknown species 4								0.1%		0.2%		
	Unknown species 5										0.2%		
	Unknown species 6										0.2%		
Geometridae	Unknown species 1				0.2%								
	Unknown species 2						0.1%						
	Unknown species 3	0.1%							0.1%				
	Unknown species 4								0.1%				

Anexo 2 (continuación)

Familia	Especie	Julio				Agosto				Septiembre				
		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		
		Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	
	Unknown species 5												0.1%	
	Unknown species 6					0.3%							0.1%	
Hesperiidae	Unknown species	0.1%												
Lasiocampidae	<i>Artace cribraria</i> (Ljungh, 1825)												0.1%	
	<i>Gloveria olivacea</i> (Edwards, 1884)		13.9%				0.8%							
Limaconidae	<i>Prolimacodes badia</i> (Hübner, 1835)	0.1%	0.1%		0.7%	1.1%	0.7%	0.2%				0.2%	0.0%	1.8%
	<i>Prolimacodes</i> sp. 1					0.1%				0.8%	0.2%			0.1%
	<i>Prolimacodes</i> sp. 2				0.4%		0.1%			0.4%	0.3%	0.3%		0.8%
	Unknown species				0.2%									
Lymantriidae	<i>Orgyia definita</i> (Packard, 1864)		0.1%							0.3%		0.1%		
	<i>Orgyia leucostigma</i> (J.E. Smith, 1797)	0.2%						3.9%				0.1%	0.1%	0.2%

Anexo 2 (continuación)

Familia	Especie	Julio				Agosto				Septiembre			
		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>	
		Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde
Megalopygidae	<i>Megalopyge lapena</i> (Schaus, 1896)										0.2%		
	<i>Megalopyge opercularis</i> (Smith & Abbot, 1797)										0.1%		0.1%
	<i>Norape</i> sp. 1								0.0%	0.1%	0.1%		
	<i>Norape</i> sp. 2								0.0%		0.2%		
	<i>Trosia misda</i> (Dyar, 1910)				0.2%			0.1%		0.1%	0.2%		0.2%
	Unknown species 1								0.0%		0.2%		
	Unknown species 2								0.0%				
	<i>Cicinnus melsheimeri</i> (Harris, 1841)	0.1%				0.6%			0.0%	0.3%	0.2%		0.3%
Noctuidae	<i>Acronicta</i> sp. 1	0.1%	0.4%		0.2%		0.1%	0.2%					
	<i>Acronicta</i> sp. 2	0.1%					0.1%	0.2%		0.3%	0.3%	0.3%	0.4%
	Unknown species 1	0.2%	0.1%	0.1%	0.1%	0.1%			0.2%				
	Unknown species 2	0.4%	0.3%	0.3%	0.1%	2.3%	1.8%	0.4%		0.8%	0.5%	0.3%	0.3%

Anexo 2 (continuación)

Familia	Especie	Julio				Agosto				Septiembre			
		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>	
		Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde
	Unknown species 3					0.3%			0.6%				
	Unknown species 4							0.1%					
	Unknown species 5							0.3%			0.1%		
	Unknown species 6					0.4%		0.1%	0.0%				
Notodontidae	<i>Datana</i> sp.						0.8%				5.1%		
	<i>Lirimiris truncata</i> (Herrich-Schäffer, 1856)	0.2%				0.4%							
	<i>Macrurocampa marthesia</i> (Cramer, 1780)	0.2%		0.2%		1.1%		0.2%	0.1%				0.0%
	<i>Symmerista</i> sp.			0.3%	0.9%				0.2%				
	Unknown species	0.1%	0.7%		0.6%	0.4%		0.5%	0.0%	0.2%			0.2%
Nymphalidae	<i>Adelpha bredowii</i> (Geyer, 1837)							0.1%	0.8%	0.1%			
Psychidae	Unknown species	0.1%				0.1%	0.1%						



Anexo 2 (continuación)

Familia	Especie	Julio				Agosto				Septiembre			
		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>	
		Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde
Pterophoridae	Unknown species 1							0.1%					
	Unknown species 2				0.2%			0.1%		0.1%			
Riodinidae	<i>Emesis zela</i> (Butler, 1870)	0.1%				0.1%	0.2%						0.1%
Saturniidae	<i>Anisota assimilis</i> (Druce, 1886)	28.5%	1.1%			9.1%	26.2%	0.0%	0.0%	1.6%			
	<i>Anisota senatoria</i> (Abbot & Smith, 1797)	0.3%				1.7%							
	<i>Antheraea polyphemus</i> (Cramer, 1775)	0.1%		0.1%		0.3%		0.1%					0.1%
	<i>Automeris cecrops</i> (Boisduval, 1875)		0.4%			0.1%	0.1%			0.8%	1.3%	0.1%	0.7%
	<i>Automeris randa</i> (Druce, 1894)					0.1%	0.1%					0.1%	

Anexo 2 (continuación)

Familia	Especie	Julio				Agosto				Septiembre			
		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>		<i>Quercus castanea</i>		<i>Quercus glabrescens</i>	
		Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde	Bosque	Borde
	<i>Copaxa lavendera</i> (Westwood, 1853)							0.1%				0.0%	
	<i>Copaxa multifenestrata</i> (Herrich-Schäffer, 1858)					0.2%				0.2%			
	<i>Paradirphia lasiocampina</i> (Felder & Rogenhofer, 1874)	68.1%	82.2%	98.7%	95.5%	78.8%	64.6%	96.9%	96.2%	94.0%	88.4%	98.2%	94.1%
	<i>Paradirphia</i> sp.								0.2%		0.2%		
Tortricidae	Unknown species	0.3%				0.5%							