

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Comportamiento *hilltopping* y distribución espacio temporal de sexos de
una comunidad de mariposas (Lepidoptera: Nymphalidae) de la Reserva
Bosque Seco Lalo Loor, occidente ecuatoriano

Disertación previa a la obtención del título de

Licenciada en Ciencias Biológicas

ERIKA ESTEFANÍA PÁEZ VARGAS

Quito, 2013

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Erika Estefanía Páez Vargas ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

M.Sc. María Fernanda Checa

Directora de la Disertación

Diciembre de 2013

"Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place. If you want to get somewhere else, you must run at least twice as fast as that!"

Lewis Carroll

AGRADECIMIENTOS

A mi familia Andrés, Marita, Lily, Pa, Ma, abuelita Georgia, Nancy. Gracias por darme ese apoyo incondicional en todo momento. Sin ustedes no habría sido posible alcanzar este proyecto. Gracias por estar ahí, siempre, para la Amanda en los ratos de mi ausencia, y hacer que sea la enana más feliz de esta tierra.

A mis amigos, de clases, del campo, de la vida. Gracias por compartir su tiempo con el mío, por darme aliento en esos días difíciles de estudios y en el día a día. Los panas que están cerca y los que ya no tanto, pero que igual forman parte de mi vida: Afro, Javo, Nelly, Andre Vallejo, Nico T, Sofi N, Chris A, Diego Q, Andrés M, Chovi, Paola, Pablito.

A Fernanda Checa, mi directora de tesis por guiarme en este año de trabajo, y exigir siempre lo mejor de mí. A Álvaro Barragán y Fer Salazar por sus apoyo tanto en lo personal como profesional y darme la oportunidad de trabajar y hacer la tesis al mismo tiempo. A Vero Crespo por sus recomendaciones y correcciones.

Al Ing. Julio Sanchez, por su ayuda en la parte estadística.

A Florencio M, por las facilidades prestadas para realizar el trabajo en el museo.

Y al motor que mueve mi ser, Amanda, gracias por darme la fuerza cada día para lograr todo lo que me propongo.

LISTA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	iv
LISTA DE CONTENIDOS	v
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABLAS	ix
LISTA DE ANEXOS	x
1 RESUMEN	1
2 ABSTRACT	2
3 INTRODUCCIÓN.....	3
3.1 GENERALIDADES	3
3.2 COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE PAREJA - HILLTOPPING	3
3.3 HILLTOPPING Y ABUNDANCIA POBLACIONAL	5
3.4 ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE COMUNIDADES	5
3.5 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO	7
3.6 ÁREA DE ESTUDIO	9
3.7 OBJETIVOS	10
4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
4.1 FUENTE DE DATOS (ESPECÍMENES DEL MUSEO)	11
4.2 IDENTIFICACIÓN DE SEXO	11
4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	12

4.3.1	COMPORTAMIENTO HILLTOPPING	12
4.3.2	HILLTOPPING Y SU RELACIÓN CON LA ESTACIÓN Y ABUNDANCIA	12
4.3.3	ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES, EN BASE A SEXOS, Y SU RELACIÓN ESPACIO-TIEMPO.....	13
5	RESULTADOS	16
5.1	IDENTIFICACIÓN DE SEXOS	16
5.2	COMPORTAMIENTO HILLTOPPING.....	16
5.2.1	DETERMINACIÓN DEL COMPORTAMIENTO (<i>U MANN-WHITNEY</i>).....	16
5.2.2	INTERACCIÓN CON LA ESTACIÓN (GLM).....	16
5.2.3	HILLTOPPING Y ABUNDANCIA POBLACIONAL (REGRESIÓN LOGÍSTICA).....	17
5.3	ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES, A NIVEL DE SEXO, A LO LARGO DEL TIEMPO Y ESPACIO	17
5.3.1	DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LOS SEXOS	17
5.3.2	COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD A NIVEL DE SEXO	18
6	DISCUSIÓN.....	20
6.1	COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE PAREJA – HILLTOPPING...	20
6.1.1	DETERMINACIÓN DEL COMPORTAMIENTO	20

6.1.2	HILLTOPPING Y ESTACIÓN.....	23
6.1.3	HILLTOPPING Y ABUNDANCIA POBLACIONAL	24
6.2	ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES A NIVEL DE SEXO.....	25
6.2.1	DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LAS ESPECIES A NIVEL DE SEXO	25
6.2.2	COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES A NIVEL DE SEXO	29
6.3	CONCLUSIONES	31
6.4	RECOMENDACIONES.....	32
7	LITERATURA CITADA.....	34
8	FIGURAS	48
9	TABLAS.....	59
10	ANEXOS.....	66

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio.....	49
Figura 2. Esquema de la trampa Van Someren Rydon.....	50
Figura 3. Gráfico de la distribución de porcentajes (en la comunidad) de comportamiento de búsqueda de pareja.....	51
Figura 4. Gráfico de las especies con comportamiento <i>hilltopping</i> y su fluctuación a lo largo del año.....	52
Figura 5. Gráfico de la interacción entre microhábitat y estación de las especies con comportamiento <i>hilltopping</i>	55
Figura 6. Gráfico de la distribución de los sexos a lo largo del año.....	56
Figura 7. Composición y estructura de las comunidades de mariposas de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor.....	58

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resultados de la prueba U Mann-Whitney.....	60
Tabla 2. Resultados de GLMs de especies con comportamiento <i>hilltopping</i>	61
Tabla 3. Resultado de la regresión logística entre <i>hilltopping</i> y abundancia poblacional.....	61
Tabla 4. Resultados de los GLMs con 3 factores: microhábitat, estación y sexo.....	62
Tabla 5. Resultados del ANOSIM.....	63
Tabla 6. Resultados del análisis SIMPER.....	63

LISTA DE ANEXOS

Anexo1. Lista de especies de mariposas atraídas a cebo de banano de la comunidad de mariposas Nymphalidae.....	67
Anexo 2. Lista de caracteres utilizados para la identificación de sexos por especie.....	72
Anexo 3. Principal característica analizada para la identificación de los sexos.....	85
Anexo 4. Patrones de coloración alar.....	89
Anexo 5. Fotografía del carácter sexual secundario: androconias.....	91
Anexo 6. Especies con comportamiento <i>hilltopping</i>	92

1 RESUMEN

Muchas mariposas y otros insectos vuelan a las cimas de colina por la necesidad de encontrar pareja. A este comportamiento se le denomina en inglés como *hilltopping* (Shield, 1967; Alcock, 1987). Las cimas son puntos estratégicos que facilitan el apareamiento. Típicamente se observa una proporción mayor de machos en las cimas se explica por la persistencia de este sexo en estas áreas. Las hembras en cambio, llegan, se aparean y dejan este microhábitat inmediatamente, para buscar su planta hospedera.

Este estudio analizó el comportamiento *hilltopping* en mariposas de la familia Nymphalidae, atraídas a cebo de banano, en base a especímenes de museo colectados durante un año en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, al occidente ecuatoriano. Además se describieron patrones de distribución de las especies, a nivel de sexo, en base a 3 atributos de la comunidad: abundancia, riqueza, composición y estructura.

El 12% de especies de esta comunidad de mariposas presentaron una agregación de los machos en las cimas de colina, probablemente asociada al comportamiento *hilltopping*. Además, esta comunidad presentó una distribución muy heterogénea, en términos de machos y hembras, a lo largo del tiempo y del espacio, hecho que sin duda contribuyó a la variación en la composición y estructura de las comunidades en este bosque altamente estacional.

Este estudio aporta con información útil en términos de conservación y desarrollo sustentable, además incrementa el conocimiento sobre ecología de comunidades de insectos en el neotrópico.

Palabras claves: bosque seco, comunidad, estacionalidad, *hilltopping*, mariposas, Nymphalidae, proporción de sexos.

ABSTRACT

Many butterflies and other insects fly to topridges to find mates. This behavior is known as *hilltopping* (Shield, 1967; Alcock, 1987). These strategic points serve as cues, in order to facilitate mating in insects. Typically, there is a very high proportion of male insects on hilltops. This is explained by the persistence of males in such areas and the brief visit by females. Arriving females quickly select a mate and leave to find their host plant.

This study analyzed hilltopping behavior based on museum specimens of Nymphalidae butterflies attracted to banana bait. Specimens were collected for one year in the Reserva Bosque Seco Lalo Loor in western Ecuador. Further I described distribution patterns of the species in terms of sexes, based on four community attributes: abundance, richness, composition and structure.

A small proportion of species (12%) of this butterfly community displays some male aggregation on topridges, probably in relation to a *hilltopping* behavior. Also, this community, in terms of sexes showed an heterogeneous distribution in space and time, that in fact contributes to the community composition and structure variation in this highly seasonal forest.

This research provides useful information in terms of conservation and sustainable development; it will also increase knowledge about neotropical insect community ecology.

Key words: butterfly, community, dry forest, *hilltopping*, Nymphalidae, seasonality, sex ratio.

2 INTRODUCCIÓN

2.1 GENERALIDADES

Los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) comprenden bosques caducifolios o semicaducifolios, que crecen en áreas tropicales sujetas a una severa estacionalidad climática (Espinosa *et al.*, 2012). La estación húmeda puede durar pocos meses (alrededor de 4 meses), con una precipitación media de 200 mm, mientras que la estación seca dura más de 6 meses con una precipitación media de 10 mm al mes (Maass y Burgos, 2011).

El bosque seco del occidente del Ecuador es una de las áreas con mayor endemismo del mundo (Espinosa *et al.*, 2012), pero también es una de las áreas gravemente amenazada en términos de extinciones biológicas debido a la fragmentación y alteración del hábitat, principalmente por causas antropogénicas (Dodson y Gentry, 1991). Han sido intervenidos y destruidos muchos más que los bosques húmedos ya que los suelos son muy aptos para el cultivo (Linares-Palomino *et al.* 2010).

El bosque seco, a pesar de que no posee tanta riqueza de especies como los bosques lluviosos, poseen un alto endemismo que refleja un sinnúmero de interacciones tanto con factores bióticos como abióticos (Janzen, 1988).

2.2 COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE PAREJA - HILLTOPPING

Los insectos emplean muchas estrategias para encontrar pareja, desde territorios individuales o en multitud hasta estrategias de apareamiento en un sitio específico que funciona como marca (Pe'er *et al.*, 2006). Esta estrategia de apareamiento en un lugar específico requiere que las especies establezcan agregaciones sobre cualquier punto o marca vistosa (Mei *et al.*, 2010). A este comportamiento se lo denomina en inglés

como *hilltopping* (Shields, 1967; Alcock, 1987). Es similar a los leks de las aves en cuanto a que se incrementa la eficiencia de los encuentros sexuales al reducir el área en la cual pueden ocurrir (Westcott, 1994; Prieto y Dahners, 2009).

El comportamiento de *hilltopping* en mariposas es un fenómeno en donde machos y hembras vírgenes (o de apareamiento múltiple) instintivamente buscan una cima topográfica para aparearse (Shield, 1967; García-París y Parra-Olea, 2003; Braga da Rosa, 2006). Estos sitios no poseen recursos útiles para las hembras. Ni siquiera son los lugares donde ellas emergen, ponen sus huevos o descansan (Srygley y Penz, 1999).

Típicamente existe una proporción muy alta de machos en las cimas de colina (Emlen y Oring, 1977), que se explica por la persistencia de los machos en estas áreas y la visita breve de las hembras; que llegan rápidamente, seleccionan una pareja y dejan la cima (Alcock, 1985) para buscar sus plantas hospederas y poner los huevos. Wickman (1988) demostró que las hembras que ya se han apareado ya no tienden a volar hacia las cimas y además prefieren permanecer en elevaciones más bajas.

Los insectos con comportamiento *hilltopping* suelen ser raros (poco densos) y muy dispersos (Braga da Rosa, 2006), mientras que especies sin comportamiento *hilltopping* son abundantes y muy locales. Según García-París y Parra-Olea (2003) este comportamiento facilita el encuentro entre sexos de especies en los que uno o ambos sexos se encuentran dispersos espacial o temporalmente. Este sistema de comportamiento también prevalece en grupos que son parasíticos, predadores, cuya planta hospedera es escasa o rara (Skevington, 2008; Mei *et al.*, 2010), debido a que el encontrar pareja puede ser difícil en estas condiciones.

Se ha observado este comportamiento también en especies comunes, pero estas se benefician del *hilltopping* sólo cuando sus poblaciones caen bajo ciertos niveles de

densidad menores (Alcock y Kemp, 2006; Ide, 2010). Por otro lado, el comportamiento de *hilltopping* es más prevaleciente en áreas montañosas secas y con vegetación escasa. Pocos machos con este comportamiento se agregan en la cima de colina en áreas densamente boscosas (Scott, 1968).

Los órdenes dominantes de insectos representados en los *hilltops* son: Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera. La mayoría de estudios enfocados en Lepidoptera han sido en las familias: Hesperiiidae (Alcock, 2010), Lycaenidae (Prieto y Dahners, 2006; 2009) Nymphalidae (Scott, 1973), Papilionidae y Pieridae (Shields, 1967). Sin embargo estos estudios se han realizado en zonas templadas, donde los patrones de estacionalidad climática y las características poblacionales de las mariposas difieren de lo que ocurre en los trópicos. En este sentido, esta tesis proveerá información ecológica aún escasa para esta zona biogeográfica.

2.3 HILLTOPPING Y ABUNDANCIA POBLACIONAL

Algunos autores han sugerido que el tamaño de población y su estructura afectan la evolución del comportamiento de *hilltopping* (Baughman y Murphy, 2008; Kroiss *et al.*, 2010); otros han predicho las distribuciones y el comportamiento de individuos *hilltopping* basándose en parámetros de densidad poblacional (Courtney y Anderson, 1986; Matthes-Sears y Alcock, 1986). Turner (1990), por otro lado, sugiere que la interferencia entre especies cercanamente relacionadas, que podrían tener los mismos sitios de apareamiento, las ha seleccionado para que se apareen en sitios distintos, y de esta manera reducir la tasa de encuentro con individuos de otras especies.

2.4 ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE COMUNIDADES

La mayoría de Lepidoptera sobrevive durante la estación seca como pupas, huevos y rara vez como larvas (Pullin y Bale, 1989). Sin embargo en la familia Nymphalidae,

algunas especies sobreviven la estación más hostil como adultos. La mayoría de estos estudios explican estas estrategias de las mariposas y su relación con el microclima en bosques estacionales de regiones templadas. Por ejemplo *Parage aegeria* alterna sitios para tomar el sol de acuerdo a la temperatura del ambiente (si la temperatura es más fría toma el sol en áreas abiertas o claros de bosque ; y si es más caliente, buscan parches de luz dentro del bosque (Shreeve, 1984). *Polignia c-album* generalmente entra en diapausa reproductiva e hiberna en estadio de adulto antes de reproducirse y ovipositar en la primavera (Nylin, 1992). Hodgson *et al.*, (2011), demostró que especies de Nymphalidae, Pieridae y Lycaenidae, presentan una variación temporal y espacial de su fenología (emergencia del imago) en relación a las condiciones ambientales.

En bosques tropicales estacionales, una estrategia común para la época seca son cambios en la distribución, similares a estrategias de migración (Jones y Rienks, 1987; Torres *et al.*, 2009; Checa, 2010). Otra estrategia observada en estudios con mariposas, es la dinámica expansión y contracción de hábitats en las estaciones húmeda y seca respectivamente, asociada a la calidad del hábitat (Shahabuddin y Terborgh, 1999; Shahabuddin *et al.*, 2000).

Investigaciones enfocadas en comunidades de mariposas han demostrado que, tanto factores abióticos (e.g. fluctuaciones de temperatura, humedad relativa y precipitación) como bióticos (e.g. presencia de depredadores, fenología de la planta hospedera, interacciones con otros individuos) determinan la composición y estructura de comunidades de mariposas en bosques tropicales no estacionales del Ecuador (DeVries, 1997; DeVries, *et al.*, 1999; DeVries y Walla, 2001; Checa *et al.*, 2009). Los insectos son organismos ectotérmicos, por lo tanto la temperatura tiene un rol importante en su ciclo de vida, distribución y abundancia. Además es un factor clave en estrategias de

defensa como mimetismo, velocidad de vuelo (Chai y Srygley, 1990; Roy, *et al.*, 2001) y estrategias de apareamiento (Ide, 2010).

A nivel de sexos, los insectos también pueden presentar patrones de distribución espacial y temporal heterogénea pues los machos y las hembras presentan diferencias en estrategias para conseguir pareja, necesidades energéticas, entre otras (Hamilton y Montgomerie, 1989; Carroll y Loye, 1990; Anholt, 1992; Stoks, 2001). Específicamente en mariposas los estudios se han realizado principalmente en regiones templadas (Shreeve, 1984; Nylin, *et al.*, 1995; Kuras *et al.*, 2001; Dennis y Sparck, 2005), pero son muy escasos en bosques estacionales del Neótrópico (Torres *et al.*, 2009).

2.5 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

La importancia de este estudio se basa en 3 puntos:

- 1) Conservación: Estudios enfocados en analizar el comportamiento *hilltopping* son muy importantes, porque las agregaciones en sitios específicos son cruciales para el mantenimiento de las poblaciones de muchas especies; y su identificación contribuye a los intentos de proteger poblaciones amenazadas. La pérdida de cualquier cima de colina puede amenazar una o varias especies (Skevington, 2008). Desafortunadamente, pocos esfuerzos han sido enfocados en la conservación de estos sitios estratégicos. En este contexto, es de gran relevancia el análisis del comportamiento de *hilltopping* de especies que habitan áreas frágiles, y que pueden ser potencialmente más vulnerables a la extinción. Este es el caso del bosque seco estacional del occidente ecuatoriano, un área prioritaria de investigación debido al alto endemismo que posee y a que se encuentra gravemente amenazada. Por ende, este estudio aporta

información valiosa para centrar esfuerzos de conservación a nivel nacional e internacional.

Así mismo, determinar los patrones de variación en los organismos a lo largo del año, más aún, si existe variación a nivel de sexos, es potencialmente informativo para predecir la persistencia de las poblaciones frente a cambios climáticos, y por lo tanto su conservación.

- 2) Conocimiento: se han hecho algunos estudios sobre comportamiento *hilltopping* en insectos (Beani, *et al.*, 1992; Alcock y Smith, 1995; Jiggins, 2002; García-París y Parra-Olea, 2003; Alcock y Kemp, 2006; Alcock, 2007; Kroiss *et al.*, 2010) pero en mariposas neotropicales, este tipo de análisis es muy escaso, y se enfocan en una o varias especies cercanamente relacionadas. En cuanto al análisis del comportamiento de *hilltopping* a nivel de comunidad, no se ha publicado aún ningún estudio particularmente para los trópicos, donde se concentra la mayor diversidad de mariposas (Bonebrake *et al.*, 2010). Este estudio aportará con importantes datos macro ecológicos sobre una comunidad de mariposas de bosque estacional en el Neotrópico.
- 3) Especímenes de museo: este estudio de *hilltopping* y abundancia, composición y estructura, se basa en una comunidad de Nymphalidae. Esta familia muestra una mayor preferencia por usar estructuras abióticas distintas (e.g.. lados de rocas, orillas de ríos y cimas de colina) en comparación a Papilionidae, Pieridae y Hesperiiidae, para localizar pareja (Tiple *et al.*, 2010). Además, existen reportes de *hilltopping* en muchas especies de la familia (Shields, 1967). Al disponer de una colección completa de la comunidad, con datos de colecta de microhábitat y estación, es posible realizar este estudio en base a la identificación de sexos.

Los especímenes de museo han sido utilizados a lo largo de la historia para responder preguntas que posiblemente en el momento de captura no fueron formuladas. Han sido incluso, cruciales en temas de conservación. Por ejemplo, se han previsto implicaciones del cambio climático en la biodiversidad de aves (Gardner *et al.*, 2009).

Cada espécimen recolectado es un registro de la existencia de esa especie en tiempo y espacio, que provee documentación científica que puede ser reexaminada de manera visual, estructural o bioquímica por siglos en el futuro (Fair, *et al.* 2010).

Los datos de colecciones llevan a preguntas ecológicas y evolutivas, muchas de las cuales son críticas para su conservación, y recalcan la importancia de preservar y continuar la inversión en museos de colecciones científicas sobre todo en países como el Ecuador que tiene retos enormes para conservar su inmensa diversidad.

2.6 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio es la reserva Bosque Seco Lalo Loor, un bosque de transición entre bosque seco y húmedo (80° 10' W, 0° 6' S), localizado en la provincia de Manabí al noroccidente del Ecuador (Figura 1). La reserva tiene 200 ha de bosque preservado a una altura que va de 10 a 300 msnm (Almendariz *et al.*, 2012; Jack y Campos, 2012).

La estación seca comprende los meses de enero a junio, con hasta 4 meses de sequía, por lo que la reserva posee bosques deciduos en la cima de la colina, en las laderas más bajas y en la planicie costera. Por otro lado también están presentes bosques siempre verdes sobre las laderas y en los valles, entre las colinas (Clark *et al.*, 2006; Checa, 2010).

La mayor riqueza y abundancia de especies se da en la estación húmeda, mientras que al final de la estación seca se registra el menor número de especies e individuos (Checa, 2010).

2.7 OBJETIVOS

1. Determinar el comportamiento de *hilltopping*, en una comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae (Lepidoptera: Ropalocera), atraídas a cebos en una cima de colina de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, Manabí.
2. Establecer la relación entre la presencia del comportamiento de *hilltopping* y la estación, y además abundancia poblacional.
3. Determinar la abundancia, composición y estructura de las comunidades de mariposas en términos de machos y hembras a lo largo del espacio (microhábitat cima y valle) y el tiempo (estación seca y húmeda).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 FUENTE DE DATOS (ESPECÍMENES DEL MUSEO)

Se identificaron machos y hembras de las especies muestreadas en el período entre junio 2009 a mayo 2010 del Bosque Seco Lalo Loor (Figura 1; Anexo 1), depositadas en la colección del Museo QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Sección Invertebrados. Esta colección se realizó como parte de un estudio previo en el área, por parte de Checa (2010)

El muestreo de las especies en las que se basó este estudio fue realizado con trampas de cebo (camarón fermentado de 15 a 18 días; y banano fermentado de 2 días) Van Someren-Rydon (Figura 2), ubicadas en dos microhábitats: cima de colina (bosque deciduo) y valle (bosque siempre verde). Cada microhábitat posee 8 posiciones de muestreo, a su vez, en cada posición se colocaron 2 trampas, una de dosel y la otra se sotobosque (Figura 1).

Para este estudio sólo se utilizaron los datos obtenidos del cebo de fruta debido a que existen diferencias en cuanto a preferencia de cebo de camarón, por parte de machos y hembras (Checa, 2009, Rodríguez, 2013). Generalmente las hembras son atraídas al cebo de fruta, mas no al de camarón, por lo que eliminando el cebo de camarón se evitan posibles sesgos de abundancia en las trampas en cuanto a sexos.

3.2 IDENTIFICACIÓN DE SEXO

Para la determinación de los sexos se utilizó descripciones de las especies de Neild (1996) y DeVries (1987) principalmente, y otras publicaciones de revistas científicas en línea (Anexo 2). La identificación se realizó principalmente en base a una característica en particular de la familia Nymphalidae: el segmento final del par de patas anterior de las hembras es más desarrollado, y no reducido a un “cepillo” como en el caso de los

machos (Anexo 2; Anexo 3). Sin embargo, también se determinó el sexo en base a morfología y patrones de coloración alar (Anexo 2; Anexo 4), y caracteres sexuales secundarios presentes en los machos de las especies de *Caligo*, *Elzunia*, *Ithomia*, *Hypoleria*, *Pteronimia* y *Tithorea* (Anexo 2; Anexo 5).

3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

3.3.1 COMPORTAMIENTO HILLTOPPING

Con el objetivo de analizar comportamiento *hilltopping* se utilizó la prueba de *U Mann-Whitney*, que se basa en las abundancias de los machos, para determinar si están distribuidos significativamente en mayor proporción en la cima de colina que en el valle. Ésta es una prueba de rangos para dos muestras independientes, y determina si las muestras proceden o no de una misma población (Spiegel, 1991). La variable de contraste en este análisis fue la abundancia, y la variable de agrupación fue el microhábitat (1=cima; 2=valle).

3.3.2 HILLTOPPING Y SU RELACIÓN CON LA ESTACIÓN Y ABUNDANCIA

Para analizar la interacción de las especies con comportamiento *hilltopping* y la estación, se utilizó modelos lineales generalizados (GLM por sus siglas en inglés). En donde se observó si la estación tiene algún efecto sobre las especies con este comportamiento, es decir si su distribución varió significativamente, a lo largo del año. Este modelo consiste de la variable dependiente (abundancia de machos) y de los factores independientes categóricos a 2 niveles: microhábitat (cima y valle) y estación (seca y húmeda).

Como estos análisis - *U Mann-Whitney* y GLM - se hicieron por especie, sólo fue posible considerar las 15 especies con más de 12 individuos, debido a que la mayoría de especies (singletons y doubletons) no poseían un número de muestras adecuado para

los análisis. De esta manera se evitaron problemas en los análisis estadísticos y en la interpretación de datos.

Con el fin de identificar si la abundancia poblacional es un buen determinante para las especies que realizan *hilltopping*, se realizó una regresión logística. Este análisis se realiza cuando la variable dependiente (*hilltopping*) es medida en una escala categórica, que en este caso fue dicotómica (0=comportamiento ausente; 1= comportamiento presente), y la variable independiente fue continua (abundancia total por especie).

La regresión logística consideró la probabilidad (p) de encontrar una especie (Y) *hilltopping* (1) en una determinada abundancia (X) (Zar, 2010).

Por los motivos mencionados anteriormente, este análisis se realizó únicamente con 15 especies.

3.3.3 ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES, EN BASE A SEXOS, Y SU RELACIÓN ESPACIO-TIEMPO.

En este estudio se analizaron 3 atributos de las comunidades: abundancia, composición y estructura a nivel de sexo, y su relación espacio- tiempo.

Con el objetivo de observar la distribución de la abundancia de los sexos (dónde y cuándo viven), se utilizaron GLMs, para analizar varias interacciones entre estación (seca y húmeda) y microhábitat (cima y valle).

El primer GLM consideró a la abundancia total de machos y hembras de las 51 especies como variable dependiente. Se analizaron interacciones entre 2 factores: sexo-microhábitat y sexo-estación).

Un segundo GLM se realizó por especie, de la misma manera que el anterior. En este caso se tomó en cuenta sólo a las especies con más de 12 individuos, debido a los motivos explicados anteriormente.

Un tercer GLM se realizó por sexo, para cada especie, en donde se analizaron las interacciones entre 2 factores (microhábitat y estación)

Para analizar la composición y estructura de las especies a nivel de sexo, es decir; identificar cuáles especies, cuántos individuos de cada especie y cómo están repartidos en el tiempo y espacio, se utilizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés). Este análisis está diseñado para representar gráficamente la similitud entre los objetos, en un espacio bidimensional, en base a la distancia Euclidiana (Quinn y Keough, 2002).

También se realizó un ANOSIM para determinar la significancia de las distancias entre grupos, y un SIMPER para identificar cuáles son las especies que contribuyen en mayor medida a la separación de las comunidades a lo largo del tiempo y del espacio.

En este análisis se incluyeron a las 51 especies diferenciando sexos, con sus abundancias respectivas.

Los programas estadísticos para realizar los diferentes análisis fueron: *PASW Statistics 18* (para la U de Mann-Whitney, GLMs y regresión logística); y *PAST 2.06* (para el NMDS, SIMPER y ANOSIM).

También se realizó una transformación de los datos de la abundancia (raíz cuadrada de la abundancia + 1), para lograr que estos datos tiendan a la normalidad, y al mismo tiempo las variancias se hagan relativamente independientes de las medias. La

transformación de la raíz cuadrada es adecuada para transformación de distribuciones sesgadas, ya que permite acortar la cola de la distribución (Sanchez, 2012).

De esta forma se evitaron posibles sesgos, en los análisis, por las especies más abundantes. Esto se realizó en el caso de los GLMs, de la regresión logística y del NMDS. Para el análisis no paramétrico *U Mann-Whitney* no fue necesario realizar una transformación de datos, debido a que en estos análisis no se toman en cuenta las medias.

4 RESULTADOS

4.1 IDENTIFICACIÓN DE SEXOS

En la presente investigación se analizaron únicamente las especies de la familia Nymphalidae, que fueron atraídas al cebo de banano (Anexo 1), es decir 2432 individuos (1581 machos y 851 hembras) pertenecientes a 51 especies de las subfamilias *Apaturinae*, *Danainae*, *Nymphalinae*, *Biblidinae*, *Charaxinae*, *Limenitidinae* y *Satyrinae*.

4.2 COMPORTAMIENTO HILLTOPPING

4.2.1 DETERMINACIÓN DEL COMPORTAMIENTO (*U MANN-WHITNEY*)

De las 15 especies analizadas, 6 especies presentaron una distribución mayor, de los machos, en la cima de colina (Figura 3). En la prueba de *U Mann-Whitney* se observó que las poblaciones de machos de la cima y del valle difirieron significativamente para estas (Tabla 1): *Hamadryas amphicloae*, *Historis odius*, *Memphis artacaena*, *Myscelia cyaniris*, *Opsiphanes cassina* y *Smyrna blomfieldia* (Anexo 6). Con una mayor frecuencia de individuos machos en la cima (Figura 4). En contraste a la especie *Morpho helenor*, que presentó una diferencia significativa entre microhábitat, pero con una mayor cantidad de individuos en el valle.

4.2.2 INTERACCIÓN CON LA ESTACIÓN (GLM)

Los GLM para los machos de las especies que se encontraron significativamente más en la cima de colina que en el valle, mostraron que existen interacciones significativas, entre el microhábitat y estación, para 3 de las 6 especies (Tabla 2): *H. odius*, *O. cassina* y *S. blomfieldia*, es decir en la estación húmeda hubo una mayor proporción de machos que se distribuyeron en la cima de colina, comparado a la estación seca (Figura 5),

donde se perdió la segregación espacial de la población de machos. En el caso de *S. blomfieldia*, sólo estuvo presente en la estación húmeda (Figura 5).

Para *H. amphichloe*, *M. artacaena* y *M. cyaniris*, no hubo ninguna interacción con la estación, es decir la distribución muy marcada hacia la cima para estas especies, no cambió con el tiempo (Tabla 2; Figura 5).

4.2.3 HILLTOPPING Y ABUNDANCIA POBLACIONAL (REGRESIÓN LOGÍSTICA)

Los resultados de la regresión logística no fueron significativos (Tabla 3), es decir la abundancia poblacional no es un buen predictor para el comportamiento de *hilltopping* (según la prueba U Mann-Whitney) en las 15 especies analizadas (Tabla 1).

4.3 ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES, A NIVEL DE SEXO, A LO LARGO DEL TIEMPO Y ESPACIO

4.3.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LOS SEXOS

En los GLM por especie no se observaron interacciones significativas entre sexo y microhábitat en ninguna especie. Sin embargo, las interacciones entre sexo y estación fueron significativas para 4 especies: (*Fountainea ryphea*, *Historis odius*, *Opsiphanes cassina* y *Smyrna blomfieldia* (Tabla 4).

F. ryphea (Figura 6A) e *H. odius* (Figura 6B), presentaron un mismo patrón, con una mayor abundancia de machos en comparación a las hembras durante la mayor parte del año; sin embargo, las proporciones de los sexos cambiaron estacionalmente. Se observó que hubo una mayor abundancia de machos en la estación húmeda, mientras que en la estación seca la frecuencia de los machos disminuyó abruptamente, a tal punto de no haberse presentado diferencias entre abundancias de machos y hembras en esta estación.

En este sentido, las hembras, a pesar de que la abundancia poblacional disminuyó en la estación seca, no sufrieron una fluctuación estacional importante como en el caso de los machos.

En el caso de *O. cassina* (Figura 6C), se observó una distribución de machos y hembras muy heterogénea a lo largo del año, donde no siempre son más abundantes los machos, como lo que ocurre con *F. ryphea*; *H. odius*, y *S. blomfieldia* (Figura 6A; 6B; 6D). En la estación húmeda los machos son más abundantes que las hembras, mientras que en la estación seca, éstos desaparecen y únicamente están presentes las hembras. Por otro lado las hembras desaparecen por unos meses en la estación húmeda y aparecen de nuevo en la estación seca.

Los machos de *S. blomfieldia* (Figura 6D) son mucho más abundantes que las hembras en la estación húmeda. En la estación seca la población de machos declina drásticamente a tal punto de sólo haber encontrado 2 individuos. Por otro lado, las hembras desaparecen en esta estación.

4.3.2 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD A NIVEL DE SEXO

El NMDS mostró que -en términos de hembras y machos de cada especie- existe variación en composición y estructura de la comunidad de mariposas, en espacio y tiempo (Figura 7).

Las comunidades formaron 5 grupos según el ANOSIM (Tabla 5): en la estación seca machos y hembras formaron un mismo grupo para cada microhábitat, en otras palabras, unas especies prefieren la cima y otras el valle, y los machos y las hembras viven en el mismo lugar, durante esta estación. En la estación húmeda ocurrió lo mismo en las

comunidades de la cima (machos y hembras forman un mismo grupo), pero en el valle los sexos forman grupos distintos (Figura 7).

El SIMPER (Tabla 6) mostró que las especies que contribuyen mayormente a la separación de los grupos fueron: *Fountainea ryphea*, *Smyrma blomfieldia*, *Hamadryas amphichloe* y *Myscelia cyaniris* (de mayor a menor grado de contribución).

5 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio aportan con información muy valiosa sobre un comportamiento no reportado en comunidades de mariposas de bosques secos estacionales (Tabla 1) e información sobre la dinámica espacial y temporal de los sexos a nivel de comunidad (Tabla 4; Figura 7), siendo una herramienta útil en temas de conservación y desarrollo sustentable.

5.1 COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE PAREJA – HILLTOPPING

5.1.1 DETERMINACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

Las especies que presentan una abundancia significativamente mayor en la cima de colina que en el valle, se consideran que están realizando *hilltopping*, como lo observado en otras especies (Alcock, 1985, 1987; Dennis, 1987; Wickman, 1988; Clayton y Petr, 1992). Además algunos estudios en insectos muestran que las congregaciones de los machos están asociadas con el apareamiento que usualmente sucede en las cimas de colina (Wheeler, 1917; Chapman, 1954), al contrario de las especies que no hacen *hilltopping*, que se aparean tanto en la cima como en el valle (Shields, 1967).

Bajo este argumento, son 6 especies en este estudio con comportamiento *hilltopping* (Tabla 1; Anexo 6), y corresponden al 12% de la muestra total. Las especies que no presentan este comportamiento representan el 18% de la muestra total (Figura 3). Estos resultados contrastarían con los que encontró Scott (1968) en regiones templadas, donde las especies que realizan *hilltopping* representan menos del 25% de la densidad de las especies que no lo realizan.

Sin embargo, debido a que se excluyeron de estos análisis a las especies poco abundantes (por el tamaño de muestra no apropiado para análisis estadísticos), no fue

posible evaluar la presencia del comportamiento en muchas especies raras de la comunidad de la reserva del BSSL, característico de los bosques tropicales según Allison *et al.* (1997), Novotný y Basset (2000) y Levy (2013). Más aún, evaluar a las especies que ya se ha reportado *hilltopping* en estudios previos como: *Caligo*, *Eryphanis*, *Adelpha*, *Doxocopa*, *Dynamine*, y específicamente en *Hamadryas feronia* y *Hamadryas februa* (Shields, 1967). Por ende para comparar este patrón (en cuanto a la ocurrencia de especies con comportamiento *hilltopping*) con el observado a distintas latitudes, se recomienda complementar estos análisis con estudios etológicos de las especies raras.

Shields (1967) muestra registros de *hilltopping* en especies de *Opsiphanes*, *Myscelia* y específicamente en *Historis odius*, lo que coincide con este estudio, en donde los machos de *H. odius*, *O. cassina* y *M. cyaniris* presentan una distribución significativa en la cima de colina. Para las otras especies (Tabla 1) podrían ser los primeros registros de este comportamiento.

Las cimas son puntos ventajosos que pueden usar las mariposas como sitios de localización de pareja, y el *hilltopping* puede ser una estrategia clave para la reproducción en el caso de especies crípticas. Un estudio en particular en *Lasiommata megera* (Dennis, 1987), mostró cómo una especie con una patrón de coloración alar pálido o críptico utiliza esta estrategia para concentrar recursos, en este caso machos para hembras y viceversa. Dennis (1987) se basó en el argumento de que al no existir una herramienta - en cuanto a patrones de coloración- que facilite el cortejo por parte de machos, el *hilltopping* incrementará la manifestación de un individuo frente a otro. Este podría ser el caso de *H. amphicloae*, *H. odius*, *O. cassina*, *M. cyaniris*, *M. artacaena* y *S. blomfildia* (Tabla 1; Anexo 6) que poseen patrones de coloración crípticos en la superficie ventral y además son monomórficas (excepto *S. blomfildia* (Anexo 5)

(Muysshondt y Muysshondt, 1979; Young, 1979; Young y Borkin, 1985, Muysshondt y Muysshondt, 2005).

Otra característica, que podría estar estrechamente asociada con *hilltopping*, es el comportamiento de “percha”. Éste un método de localización de pareja en donde los machos descansan en sitios de vegetación o topografía característica (Scott, 1975), donde esperan a que las hembras los encuentren. Según Merckx y Van Dyck (2005) la evolución de este comportamiento de “perchar” depende de la estructura del hábitat, porque la presencia de un punto destacado (e.g.. cimas, parches de luz, agregaciones de planta hospedera) es esencial para este tipo de estrategia. *H. amphichloe*, *H. odius*, *M. artacaena*, *M. cyaniris*, *O. cassina* y *S. blomfieldia*, son especies que perchan, y muestran un comportamiento muy beligerante para defender estos sitios que ofrecerían una ventaja (Muysshondt y Muysshondt, 1979; 1978; Young, 1979; Young y Borkin, 1985, DeVries, 1987; Neild, 1996, Muysshondt, 2005). En este estudio, otras especies también son territoriales (e.g. defienden agresivamente un área específica con recursos) a más de las 6 especies que muestran el comportamiento *hilltopping* (Tabla 1, Figura 4), así que no se podría establecer un patrón definitivo sobre estas características ecológicas con el *hilltopping*.

En el caso particular de *H. amphichloe*, se han hecho estudios sobre la producción de sonido, por parte de los machos, para facilitar el cortejo (Monge-Nájera, 1992; Yack *et al.*, 2000; Marini-Filho y Benson, 2010); ya que no posee un patrón de coloración que proporcione una pista visual para el reconocimiento de las hembras (Anexo 6). En este contexto, la búsqueda de pareja por *hilltopping* podría ser otra herramienta útil para facilitar el encuentro de pareja. Además un estudio de la mariposa *L. megera*, que produce este sonido con el mismo fin, demuestra que ésta es una especie con comportamiento *hilltopping* (Wickman, 1988).

Otro aspecto que podría explicar la presencia de *hilltopping*, es la división del recurso espacio para disminuir la competencia. *Hamadryas*, *Historis*, *Memphis* y *Opsiphanes* contienen especies que ocupan los mismos hábitat, por lo que es posible que se estén segregando espacialmente en cuanto a sitios de apareamiento, para reducir las tasas de encuentro inter-específico y así facilitar el encuentro de pareja (Turner, 1990).

No existen estudios reportados sobre este comportamiento en base a datos de colección con trampas de cebo, a pesar de esto se propuso este estudio apoyándose en el hecho de que las trampas están diseñadas para cubrir los roles de la metodología de red, en la que se han basado estudios previos de *hilltopping*. Sin embargo, los datos obtenidos del muestreo con trampas de cebo presentaron ciertas limitaciones a lo largo del estudio. Por ejemplo, no fue posible analizar a las especies raras y poco abundantes que representaron el 70% de la muestra total. Además, para las especies que están presentes sólo en la cima, como fue el caso de *M. artacaena* (Figura 4C), es necesario complementar estos estudios con otros, que proporcionen datos etológicos, relacionados a *hilltopping* para confirmar si esta distribución está asociada a un comportamiento que facilita el encuentro de pareja o a otros factores inherentes de las especies (ecológicos o evolutivos), o factores puramente topográficos.

5.1.2 HILLTOPPING Y ESTACIÓN

En 3 especies (*H. odius*, *O. cassina* y *S. blomfieldia*) de las 6 especies con comportamiento *hilltopping* (Tabla 1), se observa una variación con las estación (Figura 5). En la estación seca parece que el *hilltopping* está ausente (igual frecuencia de individuos en la cima como en el valle). Estos resultados contrastan con otros (Shields, 1967; Scott, 1968) en los que el *hilltopping* es más frecuente en hábitats con condiciones hostiles, en áreas muy secas y con vegetación escasa, donde la probabilidad de encontrar pareja es muy baja, o hay pocos recursos que sostengan los requerimientos

metabólicos del vuelo asociado a la búsqueda de pareja. Sin embargo, éstos no son estudios realizados en bosques secos estacionales del Neotrópico por lo que es importante estudiar estas interacciones con mayor detalle.

La baja frecuencia de especies *hilltopping* observada en la estación seca (Figura 5), puede deberse principalmente a una menor cantidad de organismos en las cimas, como consecuencia de condiciones muy hostiles (Checa, 2010). Por lo que los organismos se estarían refugiando en el valle para poder sobrevivir a la estación de mayor estrés.

Según Wickman (1988) los factores abióticos -como la temperatura y la radiación solar, influyen en la densidad de machos de especies que hacen *hilltopping*, más no en su comportamiento. Esto fue observado en los machos de *H. amphichloe*, *M. artacaena* y *M. cyaniris* (Figura 5A, 5C, 5D), en donde el comportamiento se mantiene a lo largo del año, a pesar de que la frecuencia es mucho menor en la estación seca. Los patrones contrastantes entre estas especies (que hacen *hilltopping* y no) podrían deberse a características específicas que deberían ser estudiadas con mayor detalle.

5.1.3 HILLTOPPING Y ABUNDANCIA POBLACIONAL

Los resultados obtenidos en la regresión logística (Tabla 3), se contradicen con otros estudios (Scott, 1968; Ehrlich y Wheye, 1986), en donde la abundancia poblacional sí es un determinante para este comportamiento. Pero por otro lado hay otras investigaciones que determinan que este comportamiento de localización de pareja depende de la abundancia y distribución de las hembras, o de la distribución de las plantas hospederas (Van Someren, 1955). Sin embargo el resultado obtenido en este estudio es limitado para evaluar la correlación entre el *hilltopping* y la abundancia, debido a que los datos nos permitieron evaluar muy pocas especies, por lo que se recomienda complementar con estudios para incluir en el análisis a todas las especies de esta comunidad.

5.2 ABUNDANCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES A NIVEL DE SEXO

5.2.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LAS ESPECIES A NIVEL DE SEXO

El análisis del 30% de las especies de Nymphalidae sobre las interacciones entre sexo, estación y microhábitat, refleja que no existen cambios estacionales ni espaciales importantes a nivel de sexo en la mayoría de especies, es decir que presentan una tendencia (de distribución) más o menos invariable a lo largo del año (Tabla 4). Este hecho es sin duda es raro debido a que la mayoría de especies están presentes en ambas estaciones, por lo que deben tener algún otro tipo de estrategia a nivel de sexos, que permita mantener la población durante todo el año. Estrategias que con este estudio no pueden ser evidenciadas.

Las especies que presentan interacción entre sexo y estación son: *F. ryphea*, *H. odius*, *O. cassina*, y *S. blomfieldia* (Tabla 4; Figura 6), es decir sí existen cambios estacionales marcados a nivel de sexo.

F. ryphea y *H. odius* (Figura 6A; 6B), reflejan un patrón similar, en donde los machos están presentes principalmente en la estación húmeda y sufren una importante declinación en la estación seca. En el caso de las hembras, también se observa una declinación de la población en la *estación* seca, pero esta fluctuación poblacional es menos marcada que en los machos.

Estas diferencias en mariposas en términos de proporción de sexos a lo largo del año puede deberse a muchos factores como a patrones de actividad distintos de machos y hembras asociados a diferentes estrategias de reproducción, o a necesidades energéticas (Shreeve, 1984; Kuras *et al.*, 2001; Torres *et al.*, 2009). En este contexto los machos y

las hembras muestran un patrón de actividad distinto a lo largo del tiempo (Figura 6). En el caso de las hembras de *F. ryphea* y *H. odius*, la actividad es más o menos constante, (su fluctuación es relativamente regular entre estaciones) ya que posiblemente las hembras podrían estar forrajeando de forma regular en ambas estaciones, por la necesidad de obtener una fuente permanente de aminoácidos para la maduración del huevo (Fischer *et al.*, 2004; Mevi-Schutz y Erhardt, 2005). Limitan la duración del vuelo a la puesta de huevos, permaneciendo dentro de los sitios donde hay más humedad, cerca de su planta hospedera. Esto ha sido observado por Shreeve (1984), en donde las hembras pasan la mayoría del tiempo exponiéndose al sol (*basking*) y volando cerca de su planta hospedera.

En el caso de los machos, el pico de abundancia de *F. ryphea*, *H. odius* y *O. cassina* en estación húmeda (Figura 6), puede asociarse con el hecho de que los machos tienen una actividad mayor que las hembras. Los machos pasan buscando pareja la mayor parte del tiempo, lo que involucra también defensa de territorio e incrementa los requerimientos energéticos asociados al vuelo. Probablemente sólo en la estación húmeda pueden mantener esta actividad, debido a que hay abundancia de recursos. Mientras que en la estación seca, sólo sobreviven los más fuertes para poder aparearse en cuanto llegue la primera lluvia de la estación húmeda (Torres, *et al.*, 2009). Sin embargo se necesitan estudios fisiológicos en estas especies para poder confirmar esto.

En el caso de *O. cassina* (Figura 6C), los sexos presentan una distribución altamente heterogénea, en donde los machos sólo aparecen en la estación húmeda y las hembras están en ambas estaciones, pero de forma intermitente. DeVries (1987), ha observado que *O. cassina* es una especie que prefiere la estación húmeda, pero que sin embargo es la única especie de *Opsiphanes* que es capaz de tolerar estaciones secas muy severas. Esto podría explicar el pico de machos y hembras en la estación húmeda. Por otro lado

la presencia de pocas hembras en la estación seca, confirma que es una especie que tolera la estación seca. Sin embargo, a pesar de que la interacción (sexo – estación) en esta especie sí es significativa (Tabla 4), el tamaño de la muestra es muy pequeña, por lo que se necesitarían más estudios para confirmar estas conclusiones.

Muyshondt y Muyshondt (1978) describen que en El Salvador, *S. blomfildia* es una especie que percha en agregaciones durante la estación seca, en estado de diapausa reproductiva. Por lo que se sugiere que el patrón mostrado por *S. blomfildia* (población que se distribuye sólo en estación húmeda), estaría reflejando esto (Figura 6C).

Otras posibles explicaciones para estos patrones de variación espacial y temporal en estas especies, son identificadas en múltiples estudios, en mariposas y diferentes grupos de insectos. Se analizan proporciones de sexos que pueden estar sesgadas de forma temporal o permanente hacia uno de ellos, y se han encontrado diversas explicaciones como: 1) épocas de vuelo distintas para machos y hembras (Trichoptera) (Ward *et al.*, 1996), 2) tendencia de una migración mayor por parte de las hembras para buscar plantas para depositar los huevos, mientras que los machos permanecen en el sitio de emergencia para incrementar probabilidad de inseminación (Diptera) (Adesiyun y Southwood, 1979, 3) diferente presión selectiva de los ciclos estacionales sobre ambos sexos (Owen, 1974), 4) diferencias en tasa de mortalidad como períodos pre reproductivos más largos o riesgosos en la hembras relacionado a los costos de formación de huevos (Hamilton y Montgomerie, 1989) diferencias de forrajeo (individuos que forrajean por más tiempo tienen altas tasas de mortalidad, (Anholt, 1992); entre otros (Tabashnik, 1980; Frey y Leong, 1993; Nylin *et al.*, 1995). Por lo que sería interesante estudiar además del factor estacional, otras causas que puedan generar estos patrones en estas especies (como los mencionados por estos estudios).

La estación seca es un determinante muy importante para las comunidades que habitan en bosques secos estacionales, porque representa la estación de mayor estrés para los organismos, y esto es altamente relevante en un contexto de cambio climático. Por otro lado los bosques muy fragmentados son más vulnerables a cambios en la temperatura (Laurance *et al.*, 2002; 2011), y en el caso del cambio climático, la estación seca puede ser más intensa o más larga. Por lo tanto, la identificación de una variación espacial y temporal en la distribución de los sexos en ciertas especies (*F. ryphea*, *H. odius*, *O. cassina*, *S. blomfieldia*), sugiere que el cambio climático podría tener un impacto muy importante en la supervivencia de las especies. Básicamente porque las generaciones de la estación seca son las que preceden a la húmeda. Entonces si en una estación seca muy larga o intensa, la población sufre una mayor declinación, al llegar la estación húmeda, a pesar de que haya los suficientes recursos, no habrá hembras que pongan huevos.

La información sobre la distribución temporal y espacial de machos y hembras, reportados en esta tesis, puede ser útil para proyectos de desarrollo sustentable como crianza de mariposas. Esto ocurre porque durante procesos de crianza se requieren recolectar machos y hembras cada cierto tiempo (Mulanovich, 2007), si se qué microhábitat o estación habitan, la colección es más eficiente. En general, al conocer esta información de antemano, el plan de manejo de las exhibiciones es más certero y se garantiza obtener los recursos (en este caso mariposas) que se requieran a tiempo y en la cantidad adecuada.

Las mariposas cumplen roles ecológicos muy importantes en los ecosistemas como polinizadores, descomponedores de materia orgánica, presa de muchos depredadores, etc. (Scobble, 1992), y su desaparición, o incluso cambios en la estructura de sus comunidades y en sus patrones de actividad pueden tener graves implicaciones en la estructura trófica de las comunidades (Quesada, *et al.*, 2011). Por ejemplo *S. blomfieldia*,

es una especie muy común, con un alto riesgo de depredación (esto se confirma porque presenta ciertas características particulares como vuelo errático, tórax muy ancho, y además posee una serie de ocelos en la parte ventral que típicamente están asociados a la defensa de depredadores), y al ser una especie altamente estacional (solo aparece en época húmeda) se sugiere que cambios a nivel de microclima, por ejemplo sobre la época húmeda, podría tener un efecto importante sobre la población de estas especies.

Es importante conocer los patrones de distribución de las especies que conforman una comunidad, para poder entender los factores que estarían explicando la variación en la composición y estructura de estas comunidades a lo largo del tiempo.

5.2.2 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES A NIVEL DE SEXO

Al analizar la composición de la comunidad, se observa que existe variación a lo largo del tiempo (Figura 7), en términos de machos y hembras, como lo observado en otro estudio, en donde se identifican algunas cimas de colina, que poseen una composición particular de machos de especies de Lycaenidae y Hesperidae en ciertas épocas del año (Shields, 1967). El NMDS (Figura 7) muestra que las comunidades en la estación seca están compuestas por especies que son específicas en cuanto a microhábitat (ambos sexos de unas especies prefieren la cima y los sexos de otras especies prefieren el valle). Por otro lado, en la estación húmeda, la dinámica de las comunidades cambia en el valle para las especies que componen esta comunidad, además de haber especificidad por este microhábitat, también son específicas en cuanto a sexo (machos y hembras se comportan distinto, por eso se observa que sus grupos están separados).

En la cima, durante la estación húmeda, ocurre lo mismo que en la estación seca, ya que las comunidades están formadas por especies que son específicas para el microhábitat, pero no hay especificidad de los sexos (machos y hembras se comportan igual).

El patrón observado en las comunidades de la estación seca (Figura 7), podría explicarse porque en esta estación las condiciones son poco favorables (Mooney *et al.* 1995; Checa, 2010; Espinosa *et al.*, 2012), los recursos son muy limitados, y el ambiente es relativamente heterogéneo (mosaico de tipos de hábitats en cuanto a exposición y grado de sequedad) (Janzen, 1988). Por lo que posiblemente machos y hembras presenten un comportamiento más limitado, ya que buscan refugios en los lugares más húmedos del bosque (Jones y Rienks, 1987). En cambio, en la estación húmeda (Figura 7), la fisionomía del bosque es de la de un bosque siempre verde; hay más nichos disponibles, los recursos no escasean y el ambiente es relativamente estable (Checa, 2010). Probablemente se permitiría una diversificación de comportamientos incluso a nivel de sexo, como ocurre a niveles mayores. Sin embargo, este tipo de estudios no se han reportado por lo que es necesaria más investigación.

En este estudio, las diferencias de comportamiento de machos y hembras observadas en la estación húmeda, sólo ocurren en las comunidades del valle, más no en las de la cima (Figura 7). Este hecho podría ser explicado por la contribución de las especies con comportamiento *hilltopping* (*S. blomfieldia*, *H. amphichloe* y *M. cyaniris*), en donde los machos están agregados en la cima de colina (Tabla 1), y la distribución de las hembras estaría reflejando que este microhábitat es un punto de encuentro de ambos sexos, como consecuencia de un comportamiento similar, es decir el *hilltopping*.

Los patrones de distribución heterogénea de las especies a lo largo del año, pueden ser explicados por factores bióticos y abióticos; como fenología de la planta hospedera,

presencia de depredadores, estructura de la vegetación y microclima (Beccaloni y Gaston, 1995; DeVries, *et al.*, 1999; Barlow *et al.*, 2007; Dolia *et al.*, 2008; Checa, 2010). En este contexto, es importante identificar cuáles son las especies que contribuyen mayormente a la heterogeneidad de las comunidades (Tabla 6) y cuál es la dinámica de estas especies en el tiempo y en el espacio (Tabla 4). En mayor medida contribuyen *F. ryphea* y *S. blomfieldia* y en menor medida, pero de manera importante, *H. amphichloe* y *M. cyaniris*. Las especies que más contribuyen son las más abundantes de toda la comunidad, y además son especies altamente estacionales, es decir están distribuidas muy heterogéneamente en el tiempo y en el espacio (Figura 6). En el caso de *M. artacaena*, ésta es una especie que está presente sólo en la cima de colina a lo largo del año (Tabla 4), lo que podría explicar su contribución importante en la separación de las comunidades.

5.3 CONCLUSIONES

- El estudio arroja datos preliminares de comportamiento *hilltopping* en ciertas especies de la comunidad de mariposas Nymphalidae del BSLL, atraídas a cebo de banano.
- La distribución espacio temporal de los sexos en esta comunidad de mariposas es altamente heterogénea a lo largo del año, en donde los machos de ciertas especies presentan una importante fluctuación poblacional en cada estación, mientras que en la hembras no se observa este patrón. Esta variación puede explicar que la composición y estructura de comunidades de mariposas a nivel de sexo cambia espacial y temporalmente, en donde se observa que existe especificidad de las especies por microhabitat o estación.

- La distribución diferencial de machos y hembras refleja la necesidad de conservar hábitats heterogéneos para poder asegurar la sobrevivencia de las especies.

5.4 RECOMENDACIONES

Se sugiere complementar con estudios de marca recaptura (Dennis, 1987; Rutowski *et al.*, 1989), que proporcionen datos etológicos (comportamiento asociado a búsqueda de pareja), para las especies que sólo están presentes en la cima de colina, como es el caso de *M. artacaena* (Figura 4C), para confirmar si esta distribución está asociada a la búsqueda de pareja, más no a una preferencia de hábitat. De igual manera para las especies raras (característico de bosques tropicales) o poco abundantes, no es posible concluir sobre este comportamiento sin antes realizar estudios complementarios; como por ejemplo *O. cassina* (Figura 4 D), que presenta un tamaño de población reducido.

Los comportamientos analizados en base a datos de muestreo con trampas de cebo, arrojan resultados en cuanto a proporción de sexos, pero se sugiere complementarlos con otra metodología (muestreo con red, a manera de control, para observar si esta proporción de sexos en las especies es real), ya que a pesar de que pueden deberse a diferencias en patrones de distribución de los sexos, no se debe descartar el hecho de que pueden existir sesgos como los observados en otros estudios; en donde caen más machos que hembras en las trampas, probablemente asociado a un comportamiento más sigiloso de las hembras. Otros estudios han sugerido diferencias en cuanto a preferencia de cebo por uno de los dos sexos, sin embargo esto puede descartarse en este estudio ya que Rodríguez (2013), ha demostrado lo contrario en esta comunidad de mariposas, en donde tanto machos como hembras prefieren por igual el cebo de banano, al contrario de lo que ocurre con el cebo de camarón.

Se recomienda realizar más estudios, por ejemplo fisiológicos, para encontrar otras posibles causas (además del clima) que generan estos patrones de distribución heterogéneos de sexos.

Sería interesante seguir realizando este tipo de estudio a largo plazo en esta comunidad, para observar qué efectos tiene El Niño (este bosque se ve influenciado por este fenómeno cada cierto tiempo) sobre esta comunidad de mariposas, que es altamente estacional.

6 LITERATURA CITADA

- Adesiyun, A. A. y Southwood, T. R. 1979. Differential migration of the sexes in *oscinella* fruit (Diptera: Chloropidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 25: 59–63.
- Alcock, J. 1985. Hilltopping in the nymphalid butterfly *Chlosyne californica* (Lepidoptera). *American Midland Naturalist* 113(1): 69–75.
- Alcock, J. 1987. Leks and hilltopping in insects. *Journal of Natural History* 21(2): 319–328.
- Alcock, J. 2007. Hilltopping behavior by three species of tachytes wasps (Hymenoptera: Cabronidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 80(4): 361–368.
- Alcock, J. 2010. The hilltopping mating system of the duskywing skipper *Erynnis tristis* (Lepidoptera: Hesperiiidae). *The Journal of Research on the Lepidoptera* 431–5.
- Alcock, J., Kemp, D. 2006. The Hilltopping mating system of *Leschenaultia adusta* (Loew) (Diptera: Tachinidae). *Journal of Insect Behavior* 19(5): 645–656.
- Alcock, J., Smith, A.P. 1995. Landmark-defense and scramble competition mating systems in two australian tachinid flies (Diptera). *Journal of the Kansas Entomological Society* 68(1): 85–94.
- Allison, A., Samuelson, G.A., Miller, S.E. 1997. Patterns of beetle species diversity in *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae) trees studied with canopy fogging in mid-montane New Guinea rainforest. En: *Canopy Arthropods* (N.E. Stork, J. Adis y R.K. Didham, eds.) pp. 224–236. Chapman y Hall, London.

- Anholt, B.R. 1992. Sex and habitat differences in feeding by an adult damselfly. *Oikos* 65(3): 428–432.
- Barlow, J., Overal, W., Araujo, I., Gardner, T. y Peres, C. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology* 44(5): 1001–1012.
- Baughman, J.F., Murphy, D.D. 2008. What constitutes a hill to a hilltopping butterfly? *American Midland Naturalist* 120 (2): 441-443
- Beani, L, Cervo R., Lorenzi C. M. y Turillazzi, S. 1992. Landmark-based mating systems in four *Polistes* species (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 65(3): 211–217.
- Beccaloni, G.W., Gaston, K.J. 1995. Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators. *Biological Conservation* 71(1): 77–86.
- Bonebrake, T.C., Ponisio, L.C., Boggs, C.L., y Ehrlich, P.R. 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation* 143: 1831–1841.
- Braga da Rosa, G.A. 2006. Predation of hilltopping horse-flies (Tabanidae) by birds in Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17: 619–622.
- Bristow, C. R. 1991. A revision of the brassoline genus *Opsiphanes*(Lepidoptera: Rhopalocera). *Zoological Journal of the Linnean Society* 101(3): 203-293.

- Almendariz, A.P., Hamilton, C., Robles, C. 2012. Análisis de la herpetofauna de los bosques secos de transición de la Reserva Biológica Tito Santos, Manabí-Ecuador. *Revista Politécnica* 30(2): 62–82.
- Carroll, S. y Loye, J. 1990. Male-biased sex ratios, female promiscuity, and copulatory mate guarding in an aggregating tropical bug, *Dysdercus bimaculatus*. *Journal of Insect Behavior* 3(1): 33–48.
- Chai, P., Srygley, R.B. 1990. Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *The American Naturalist* 135(6): 748–765.
- Chapman, J.A. 1954. Studies on summit-frequenting insects in western Montana. *Ecology* 35(1): 41–49.
- Checa, M.F., Barragán, A., Rodríguez, J. y Christman, M. 2009. Temporal abundance patterns of butterfly communities (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Ecuadorian Amazonia and their relationship with climate. *Annales de la Société entomologique de France* 45 (4): 470-486.
- Checa, M. 2010. The relationship between climate, habitat and butterfly community structure in an Ecuadorian dry forest. Tesis de Maestría en Ciencias, University of Florida, Florida, USA
- Clark, J.L., Neill, D.A., Asanza, M. 2006. Floristic checklist of the Mache-Chindul mountains of northwestern Ecuador. *Contributions from the United States National Herbarium* 541–180.
- Clayton, D.L., Petr, D. 1992. Sexual differences in habitat preference and behavior of. *Journal of the Lepidopterists' Society* 46(2): 110–118.

- Courtney, S.P., Anderson, K. 1986. Behaviour around encounter sites. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19(4): 241–248.
- Dennis, R.H., Sparks, T. 2005. Landscape resources for the territorial nymphalid butterfly *Inachis io*: microsite landform selection and behavioral responses to environmental conditions. *Journal of Insect Behavior* 18(5): 725–742.
- Dennis, R.L.H. 1987. Hilltopping as a mate location strategy in a Mediterranean population of *Lasiommata megera* (L.) (Lepidoptera, Satyridae). *Nota Lepidopterologica* 1065–70.
- DeVries P. J. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Volume I: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae. Princeton University Press, NJ.
- DeVries, P.J. 1997. Butterflies of Costa Rica and Their Natural History, Volume II: Riodinidae. Princeton University Press Princeton, NJ.
- DeVries, P. J., Walla, T.R. y Greeney, H.F. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological journal of the Linnean Society* 68(3): 333–353.
- Devries, P.J., Walla, T.R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological journal of the Linnean Society* 74(1): 1–15.
- Dodson, C.H. y Gentry, A.H. 1991. Biological Extinction in Western Ecuador. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78(2): 273–295.

- Dolia, J., Devy, M.S., Aravind, N.A. y Kumar, A. 2008. Adult butterfly communities in coffee plantations around a protected area in the Western Ghats, India. *Animal Conservation* 11(1): 26–34.
- Ehrlich, P.R. y Wheye, D. 1986. “Nonadaptive” Hilltopping behavior in male checkerspot butterflies (*Euphydryas editha*). *The American Naturalist* 127(4): 477–483.
- Emlen, S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Espinosa, C.I., de la Cruz, M., Luzuriaga, A.L. y Escudero, A. 2012. Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Revista Ecosistemas* 21(1-2): 167–179.
- Fair, J., E. Paul, y J. Jones. 2010. Capítulo 8. Colecta científica. En: *Guía para la Utilización de Aves Silvestres en Investigación*. Tercera Edición. Washington, D.C.
- Fischer, K., O’Brien, D.M., Boggs, C.L. 2004. Allocation of larval and adult resources to reproduction in a fruit-feeding butterfly. *Functional Ecology* 18(5): 656–663.
- Fox, R. M. 1940. A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae). *Transactions of the American Entomological Society* 66(3): 161-207
- Frey, D.F., Leong, K.L.H. 1993. Can microhabitat selection or differences in “catchability” explain male-biased sex ratios in overwintering populations of monarch butterflies? *Animal Behaviour* 45(5): 1025–1027.

- García-París, M., Parra-Olea, G. 2003. Una agrupación reproductiva de tipo “hilltopping” en *Meloe strigulosus* Mannerheim (Coleoptera: Meloidae). Sociedad Entomológica Aragonesa 3281–82.
- Gardner, J.L., Heinsohn, R., Joseph, L. 2009. Shifting latitudinal clines in avian body size correlate with global warming in Australian passerines. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences 276:3845–3852.
- Hamilton, L.D., Montgomerie, R.D. 1989. Population demography and sex ratio in a Neotropical damselfly (Odonata: Coenagrionidae) in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 5(02): 159–171.
- Hodgson, J. A., Thomas, C.D., Oliver, T.H., Anderson, B.J., Brereton, T.M., y Crone, E.E. 2011. Predicting insect phenology across space and time. Global Change Biology 17(3): 1289–1300.
- Ide, J. Y. 2010. Weather factors affecting the male mate-locating tactics of the small copper butterfly (Lepidoptera : Lycaenidae). European Journal of Entomology 107: 369–376.
- Jack, K. M. y Campos, F.A. 2012. Distribution, abundance, and spatial ecology of the critically endangered Ecuadorian capuchin (*Cebus albifrons aequatorialis*). Tropical Conservation Science 5(2): 173–191.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical Dry Forests. The most endangered major tropical ecosystem. En: Biodiversity (E.O. Wilson, ed.) pp. 130–137. The National Academies Press, Washington DC.

- Jiggins, F.M. 2002. Widespread “hilltopping” in *Acraea* butterflies and the origin of sex-role-reversed swarming in *Acraea encedon* and *A. encedana*. *African Journal of Ecology* 40(3): 228–231.
- Jones, R.E., Rienks, J. 1987. Reproductive seasonality in the tropical genus *Eurema* (Lepidoptera: Pieridae). *Biotropica* 19(1): 7–16.
- Kroiss, J., Lechner, K. y Strohm, E. 2010. Male territoriality and mating system in the European beewolf *Philanthus triangulum* F. (Hymenoptera: Crabronidae): evidence for a “hotspot” lek polygyny. *Journal of Ethology* 28(2): 295–304.
- Kuras, T., Benes, J. y Konvicka, M. 2001: Behaviour and within-habitat distribution of adult *Erebia sudetica sudetica*, endemic of the Hruby Jesenik Mts, Czech Republic Nymphalidae, Satyrinae. *Nota Lepidopterologica* 24(4): 69-83
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Bruce Williamson, G., Benítez-Malvido, J. y Vasconcelos, H.L. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 14: 456–67.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. y Sampaio, E. 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* 16 (3): 605–618.
- Levy, E. 2013. Patrones fenológicos de comunidades de mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) en un bosque húmedo tropical, Reserva Río Canandé, Esmeraldas (Chocó ecuatoriano). Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

- Linares-Palomino R., Kvist L., Aguirre-Mendoza Z., Gonzales-Inca C. 2010. Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation* 19:169–185.
- Maass, M., Burgos, A. 2011. Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. *Seasonally Dry Tropical Forests* 141–156.
- Marini-Filho, O.J., Benson, W.W. 2010. Use of sound and aerial chases in sexual recognition in Neotropical *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 2003 (42): 5–12.
- Matthes-Sears, W., Alcock, J. 1986. Hilltopping Behavior of *Polistes commanchus navajoe* (Hymenoptera: Vespidae). *Ethology* 71 (1): 42–53.
- Mei, M., Gibson, J.F., Skevington, J.H. 2010. Observations on hilltopping in thick-headed flies (Diptera: Conopidae). *Journal of insect science* 101–15.
- Merckx, T., Van Dyck, H. 2005. Mate location behaviour of the butterfly *Pararge aegeria* in woodland and fragmented landscapes. *Animal Behaviour* 70 (2): 411–416.
- Mevi-Schutz, J., Erhardt, A. 2005. Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long-awaited link. *The American naturalist* 165 (4): 411–419.
- Monge-Nájera, J. 1992. Clicking butterflies, *Hamadryas*, of Panama: Their biology and identification (Lepidoptera: Nymphalidae). En: *Insects of Panama and Mesoamerica: Selected Studies* (D. Quintero y A. Aiello, eds.) pp. 567–572. Oxford University, Oxford.

- Mooney H. A., Bullock S. H., Medina E. 1995. Introduction. En: Seasonally dry tropical forest. Bullock S. H., Mooney H. A, Medina, E. (Eds.). pp. 1-8. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mulanovich D. C. 2007. Guía para el manejo sustentable de las mariposas del Perú. Instituto de investigaciones de la Amazonía Peruana.
- Muyshondt A Jr, Muyshondt A (1978) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of el Salvador part II. *Smyrna blomfieldia* and *Smyrna karwinskii*, Nymphalidae Coloburini. *Journal of Lepidopterist Society* 32:160–174.
- Muyshondt, A.J., Muyshondt, A. 1979. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of el Salvador. III C. *Historis odius* and *Coea acheronta* (Nymphalidae-Coloburinae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 33(2): 112–123.
- Muyshondt, A. 2005. Notas sobre el ciclo y la historia natural de algunas mariposas de El Salvador. Imprenta Universitaria, Universidad de El Salvador, San Salvador.
- Neild, A. 1996. The butterflies of Venezuela. Part 1: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae and Pieridae. Meridian Publications. Greenwich, London.
- Novotný, V., Basset, Y. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89(3): 564–572.
- Nylin, S. 1992. Seasonal plasticity in life history traits: growth and development in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 47(3): 301–323.

- Nylin, S., Wickman, P.-O., Wiklund, C. 1995. An adaptive explanation for male-biased sex ratios in overwintering monarch butterflies. *Animal Behaviour* 49(2): 511–514.
- Owen, D.F. 1974. Seasonal change in sex ratio in *Acraea quirina* (F.) (Lep. Nymphalidae), and notes on the factors causing distortions of the sex ratio in butterflies. *Insect Systematics y Evolution* 5 (2) 110-114.
- Quinn, G. P., Keough, M. J. 2002. Chapter 18: Multidimensional scaling and cluster analysis. En: *Experimental design and data analysis for biologists*. 473 – 493. Cambridge University Press.
- Pe'er, G., Heinz, S., Frank, K. 2006. Connectivity in heterogeneous landscapes: Analyzing the effect of topography. *Landscape Ecology* 21(1): 47–61.
- Prieto, C. y Dahners, .W. 2006. Sección Morfología , Comportamiento , Ecología , Evolución y Sistemática Eumaeini (Lepidoptera : Lycaenidae) del cerro San Antonio : Dinámica de la riqueza y comportamiento de “ Hilltopping ” *Revista Colombiana de Entomología* 32(2): 179–190.
- Prieto, C. y Dahners, H.W. 2009. Resource utilization and environmental and spatio-temporal overlap of a hilltopping lycaenid butterfly community in the colombian Andes. *Journal of insect science* 9 (16): 1–12.
- Pullin, A.S. y Bale, J.S. 1989. Effects of low temperature on diapausing *Aglais urticae* and *Inachis io* (Lepidoptera: Nymphalidae): Cold hardiness and overwintering survival. *Journal of Insect Physiology* 35(4): 277–281.
- Quesada, M., Rosas, F., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., Lobo, J., Herrerías-Diego, Y. y Sanchez-Montoya. Human impacts on

pollination, reproduction, and breeding systems in tropical forest plants. En: Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Dirzo, R., Young, H., Mooney, H., Ceballos, G (eds). Island Press, pp.173-194

Rodríguez, C. 2013. Eficiencia de atracción de cebos de carroña y fruta fermentada a escala temporal y espacial en una comunidad de mariposas (Lepidoptera: Nymphalidae) de un bosque seco del Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Roy, D. B., Pothery, P., Moss, D., Pollard, E., y Thomas, J.A. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology* 70: 201–217.

Rutowski, R.L., Alcock, J., Carey, M. 1989. Hilltopping in the pipevine swallowtail butterfly (*Battus philenor*). *Ethology* 82(3): 244–254.

Sanchez, J. 2012. Introducción al diseño experimental. Innovación Digital. Quito Ecuador.

Scoble, M.J., 1992. The Lepidoptera: Form, Function, and Diversity. Oxford University Press, Oxford

Scott, J. 1968. Hilltopping as a mating mechanism to aid the survival of low density species. *Journal of Research on the Lepidoptera* 7(4): 191 – 204.

Scott, J.A. 1973. Convergence of population biology and adult behaviour in two sympatric butterflies, *Neominois ridingsii* (Papilionoidea: Nymphalidae) and *Amblyscirtes simius* (Hesperioidea: Hesperidae). *Journal of Animal Ecology* 42(3): 663–672.

- Scott, J.A. 1975. Flight patterns among eleven species of diurnal lepidoptera. *Ecology* 56(6): 1367–1377.
- Shahabuddin, G., Herzner, G., Aponte, C. y del Gomez, M. 2000. Persistence of a frugivorous butterfly species in Venezuelan forest fragments: the role of movement and habitat quality. *Biodiversity y Conservation* 9(12): 1623–1641.
- Shahabuddin, G., Terborgh, J.W. 1999. Frugivorous butterflies in Venezuelan forest fragments: abundance, diversity and the effects of isolation. *Journal of Tropical Ecology* 15(06): 703–722.
- Shield, O. 1967. Hilltopping. An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera* 6(2): 69–178.
- Shreeve, T.G. 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 42(3): 371–377.
- Skevington, J. H. 2008. Hilltopping. En.: *Encyclopedia of Entomology, Second Edition*. Capinera J. l (eds). Kluwer Academic Publisher pp: .
- Shields O. 1967. Hilltopping. An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera* 6: 69-178.
- Spiegel, M 1991. Estadística. McGraw-Hill/Interamericana de España, S.A**
- Srygley, R. y Penz, C. 1999. Lekking in neotropical owl butterflies, *Caligo illioneus* and *C. oileus* (Lepidoptera: Brassolinae). *Journal of Insect Behavior* 12(1): 81–103.

- Stoks, R. 2001. Male-biased sex ratios in mature damselfly populations: real or artefact? *Ecological Entomology* 26(2): 181–187.
- Tabashnik, B. 1980. Population structure of pierid butterflies. *Oecologia* 47(2): 175–183.
- Tiple, A.D., Padwad, S. V., Dapporto, L. y Dennis, R.L.H. 2010. Male mate location behaviour and encounter sites in a community of tropical butterflies: taxonomic and site associations and distinctions. *Journal of Biosciences* 35(4): 629–646.
- Torres, C., Osorio-Beristain, M., Mariano, N.A. y Legal, L. 2009. Sex-dependent seasonal feeding activity variations among two species of Nymphalidae (Lepidoptera) in the Mexican tropical dry forest. En: *Annales de La Societe Entomologique de France* pp. 265.
- Turner, J.D. 1990. Vertical stratification of hilltopping behavior in swallowtail butterflies (Papilionidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* 44(3): 174–179.
- Van Someren, G. 1955. Butterflies and hilltops in East Africa. *The Lepidopterists News* 9 (4-5): 127-132
- Ward, J.B., Henderson, I.M., Patrick, B.H. y Norrie, P.H. 1996. Seasonality, sex ratios and arrival pattern of some New Zealand caddis (Trichoptera) to light-Traps. *Aquatic Insects* 18(3): 157–174.
- Westcott, D.A. 1994. Leks of leks: a role for hotspots in lek evolution? *Proceedings: Biological Sciences* 258(1353): 281–286.
- Wheeler, W. 1917. The mountain ants of western North America. *Proceedings of the American Academy of Arts and Science* 52(8): 457–569.

- Wickman, P. 1988. Dynamics of mate-searching behaviour in a hilltopping butterfly, *Lasiommata megera* (L.): the effects of weather and male density. *Zoological Journal of the Linnean Society* 93(4): 357–377.
- Yack, J.E., Otero, L.D., Dawson, J.W., Surlykke, A. y Fullard, J.H. 2000. Sound production and hearing in the blue cracker butterfly *Hamadryas feronia* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Venezuela. *The Journal of Experimental Biology* 203: 3689–3702.
- Young, A.M. 1979. *Historis odius* (Nymphalidae) sucking on cocoa seeds (Sterculaceae) in northeastern Costa Rica. *Journal of the Lepidopterists' Society* 33(3): 201–203.
- Young, A.M., Borkin, S.S. 1985. Natural history notes for some *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Nymphalinae; Aegeronini) in northwestern Costa Rica during the tropical dry season. *Journal of the Lepidopterists' Society* 39(3): 229–235.

7 FIGURAS

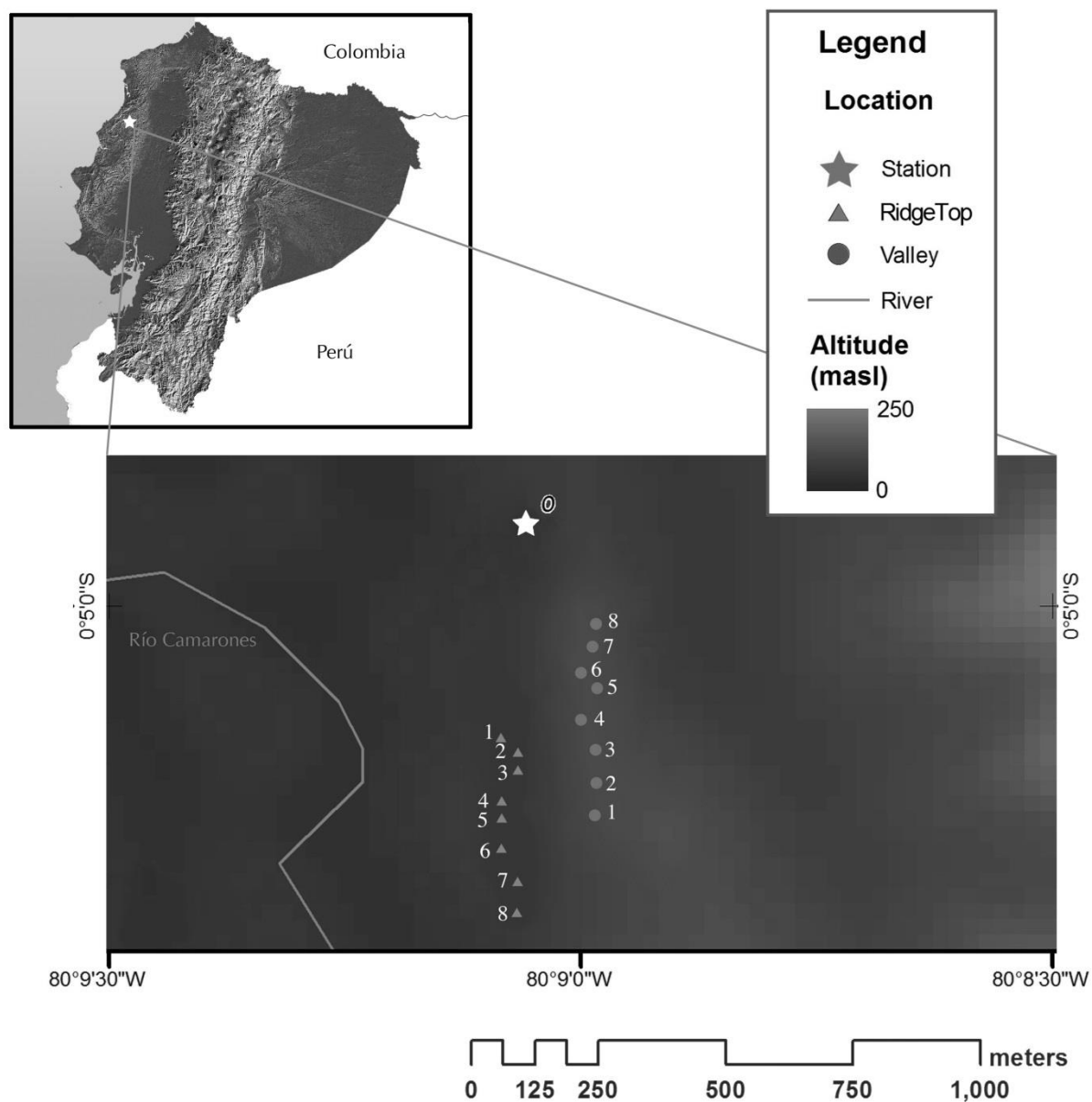


Figura 1. Mapa del área de estudio. Ubicación de la localidad y puntos de muestreo de la colección de la comunidad de mariposas en que se basó este estudio. Bosque Seco Lalo Loor, Manabí (Tomado de Checa, 2010).

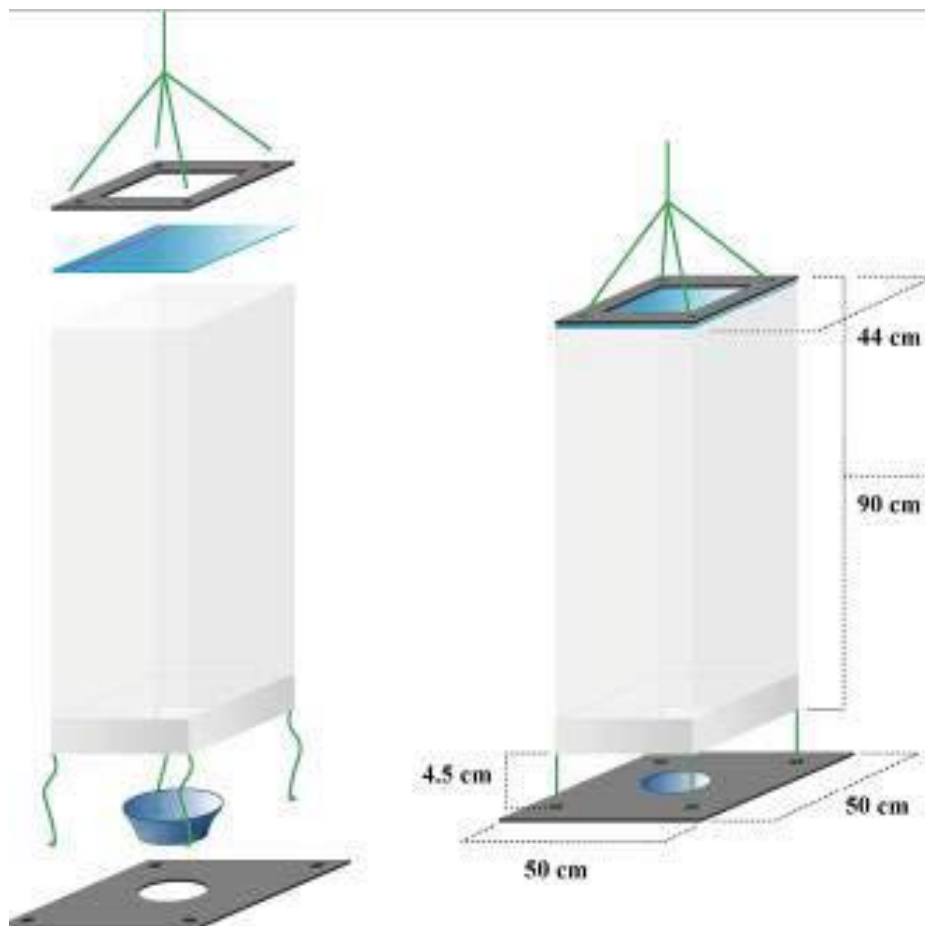


Figura 2. Esquema de la trampa Van Someren-Rydon. Utilizada para coleccionar las mariposas de este estudio en el Bosque Seco Lalo Loor. (Tomado de Checa, 2010)

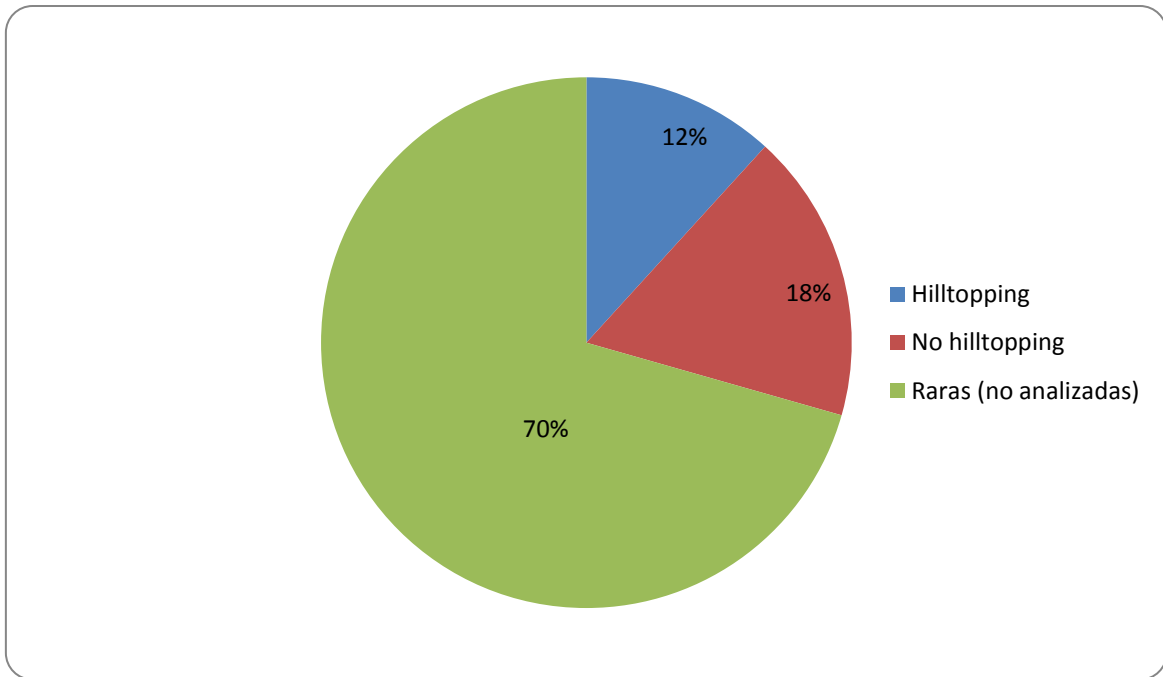
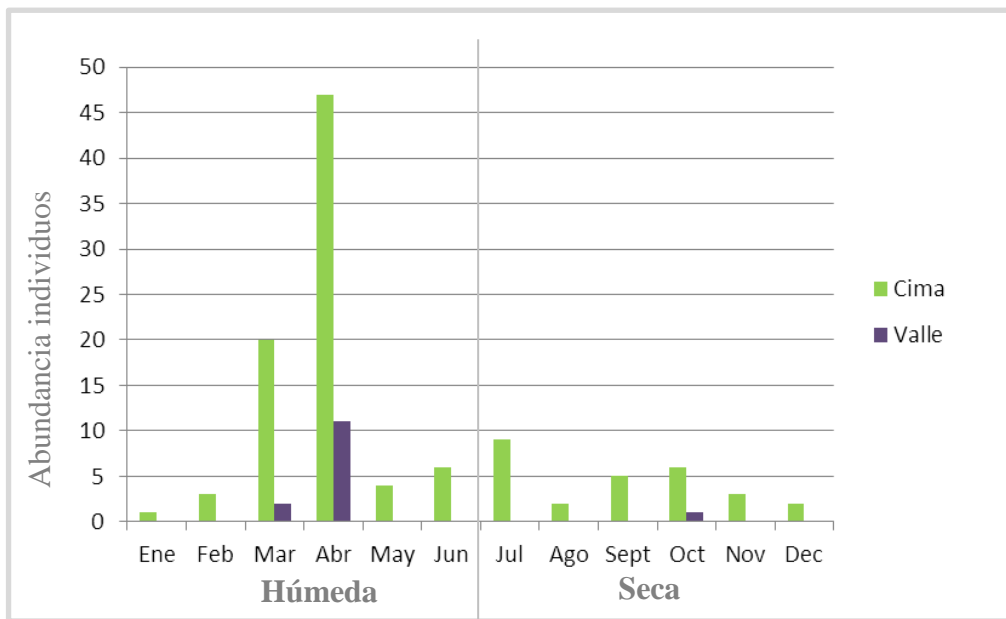


Figura 3. Gráfico de la distribución de porcentajes en la comunidad, de comportamiento de búsqueda de pareja. Comunidad completa y porcentajes de especies *hilltopping*, no *hilltopping* y especies raras (singletons, doubletons y spp con menos de 12 individuos) que no se incluyeron en el análisis.

A)



B)

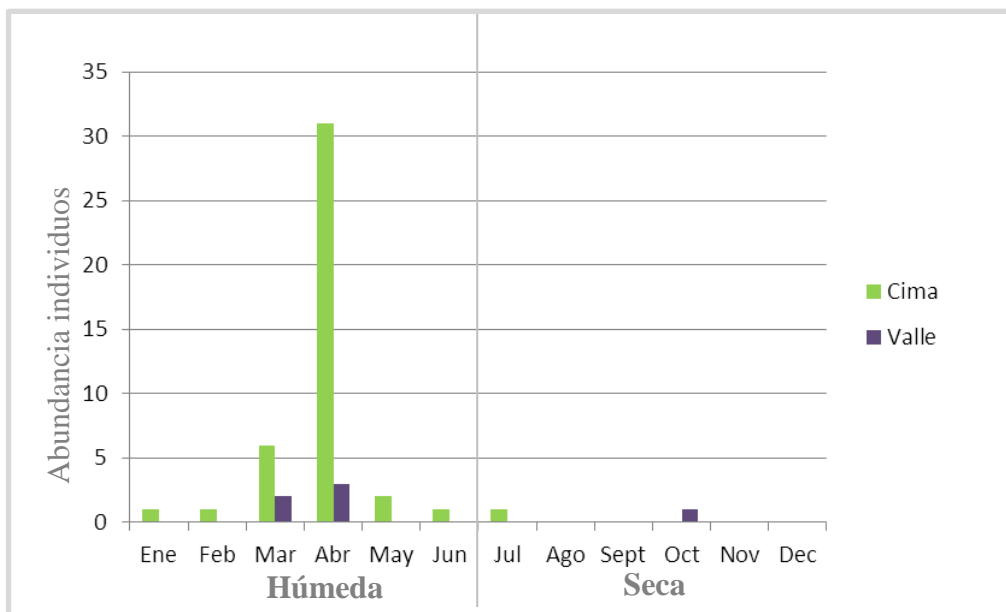


Figura 4. Gráfico de las especies con comportamiento *hilltopping* y su fluctuación a lo largo del año. Abundancia de machos de A) *Hamadryas amphichloe*; B) *Historis odius*; C) *Memphis artacaena*; D) *Myscelia cianiris*; E) *Opsiphanes cassina*; F) *Smyrna blomfieldia*. Colectadas entre Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, en 2 microhábitat (cima y valle) y 2 estaciones (húmeda y seca).

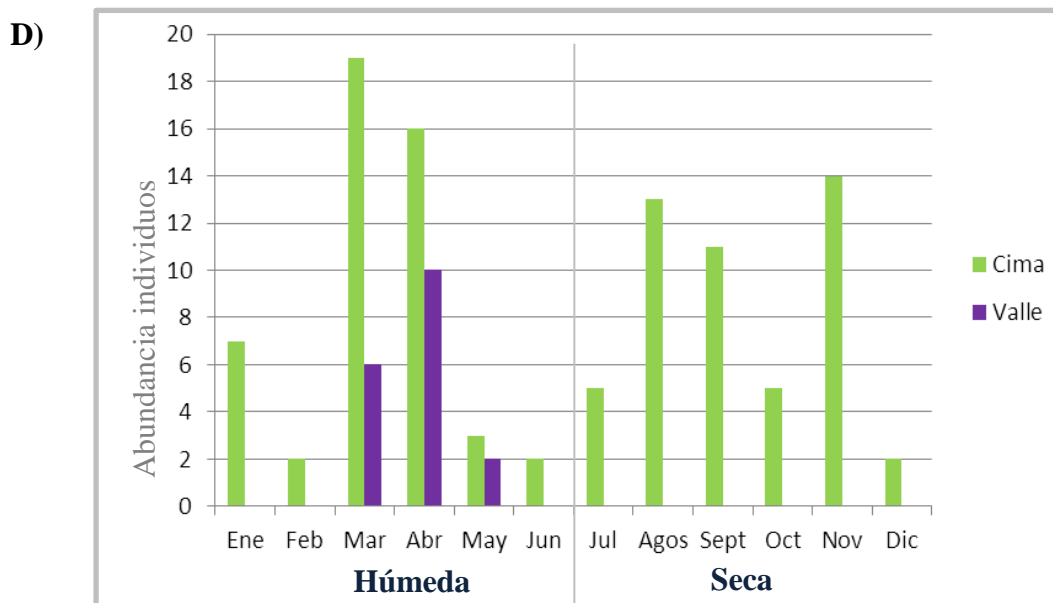
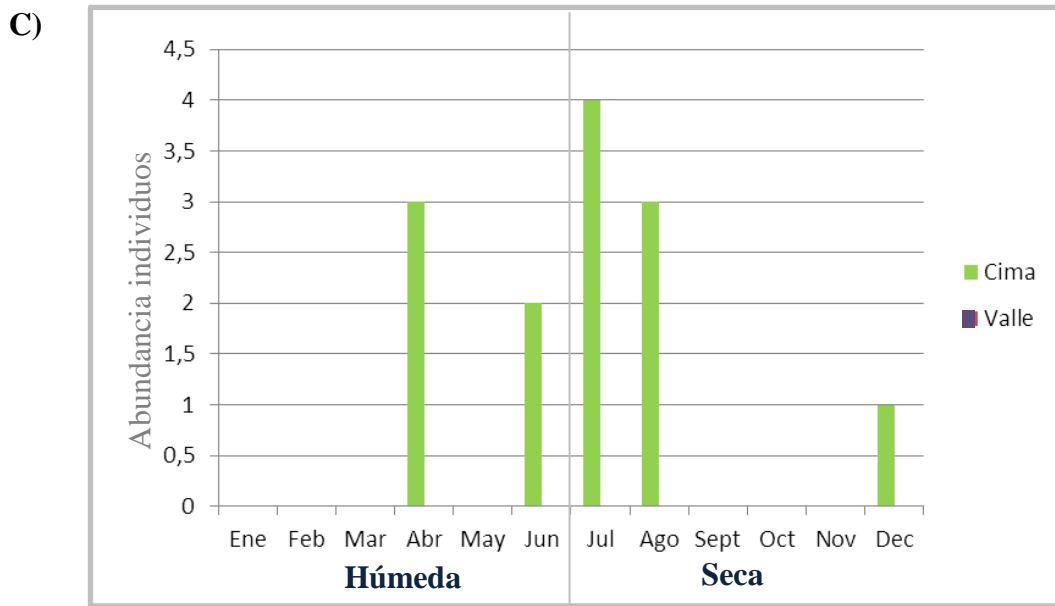


Figura 4 (continuación) Gráfico de las especies con comportamiento *hilltopping* y su fluctuación a lo largo del año. Abundancia de machos de A) *Hamadryas amphichloe*; B) *Historis odius*; C) *Memphis artacaena*; D) *Myscelia cianiris*; E) *Opsiphanes cassina*; F) *Smyrna blomfieldia*. Colectadas entre Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, en 2 microhábitat (cima y valle) y 2 estaciones (húmeda y seca)

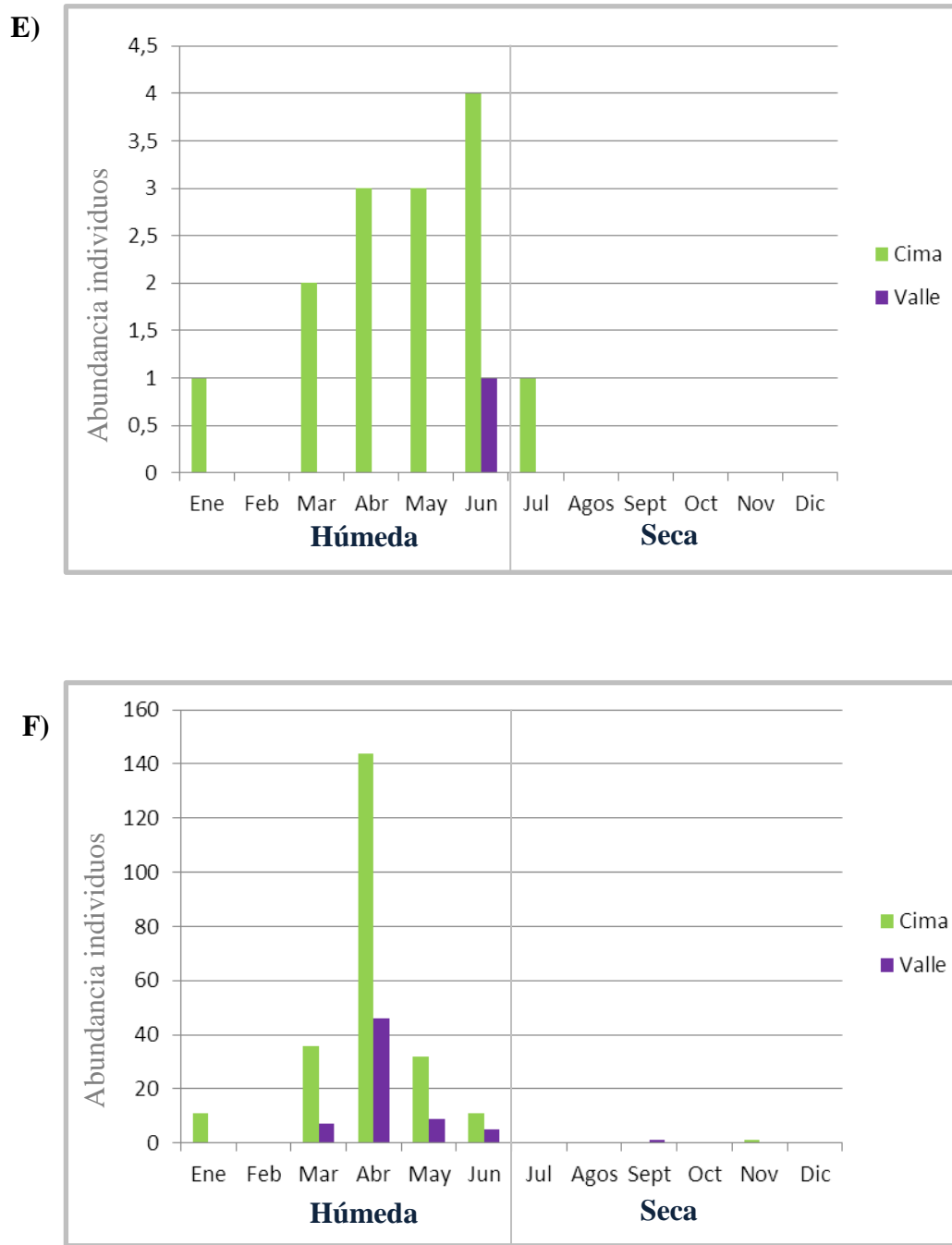


Figura 4. (continuación) Gráfico de las especies con comportamiento *hilltopping* y su fluctuación a lo largo del año. Abundancia de machos de A) *Hamadryas amphichloe*; B) *Historis odius*; C) *Memphis artacaena*; D) *Myscelia cianiris*; E) *Opsiphanes cassina*; F) *Smyrna blomfieldia*. Colectadas entre Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, en 2 microhábitat (cima y valle) y 2 estaciones (húmeda y seca)

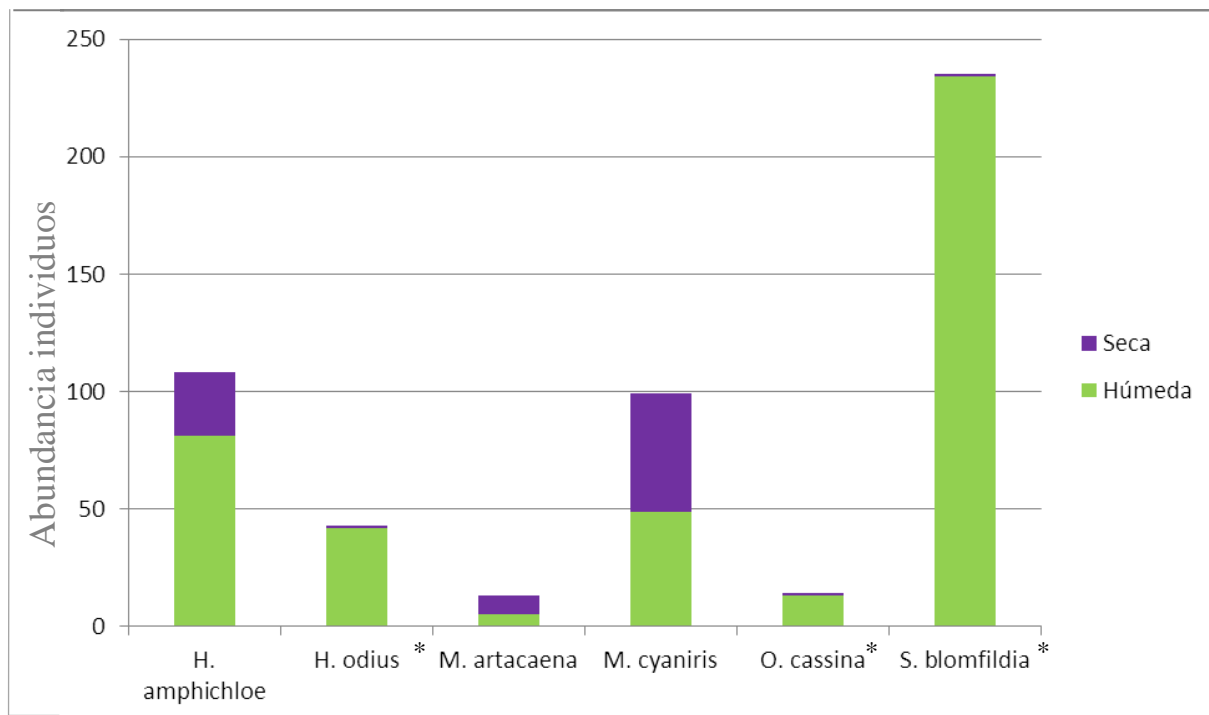


Figura 5. Gráfico de la interacción entre microhábitat y estación de las especies con comportamiento *hilltopping*. Machos de las especies con comportamiento *hilltopping* y su distribución en la estación húmeda y seca. * Especies con interacciones significativas entre microhábitat y estación, según el GLM.

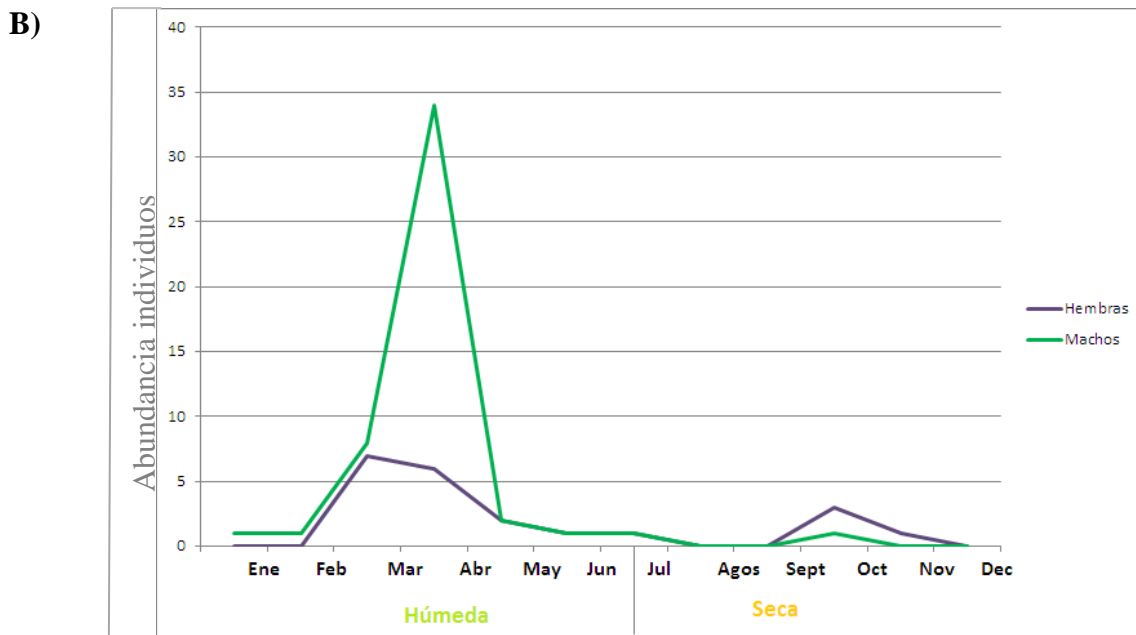
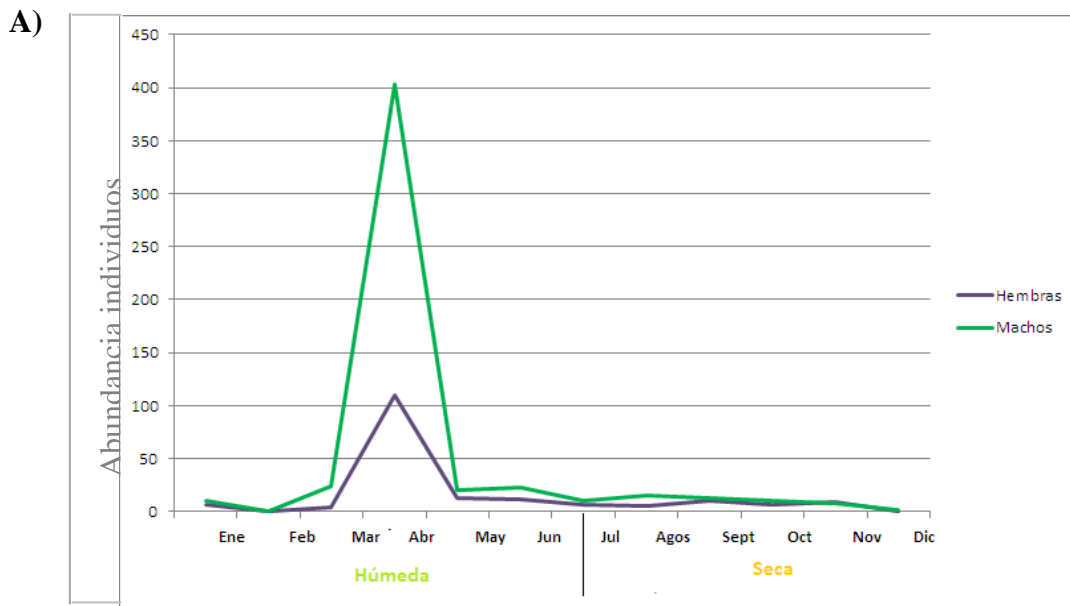


Figura 6. Gráfico de la distribución de los sexos a lo largo del año. Distribución de los sexos a lo largo del año de la especie con interacciones significativas entre sexo y estación. A) *Fountainea ryphea*; B) *Historis odius*; C) *Opsiphanes cassina* D) *Smyrna blomfieldia*. Colectada durante Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Llor.

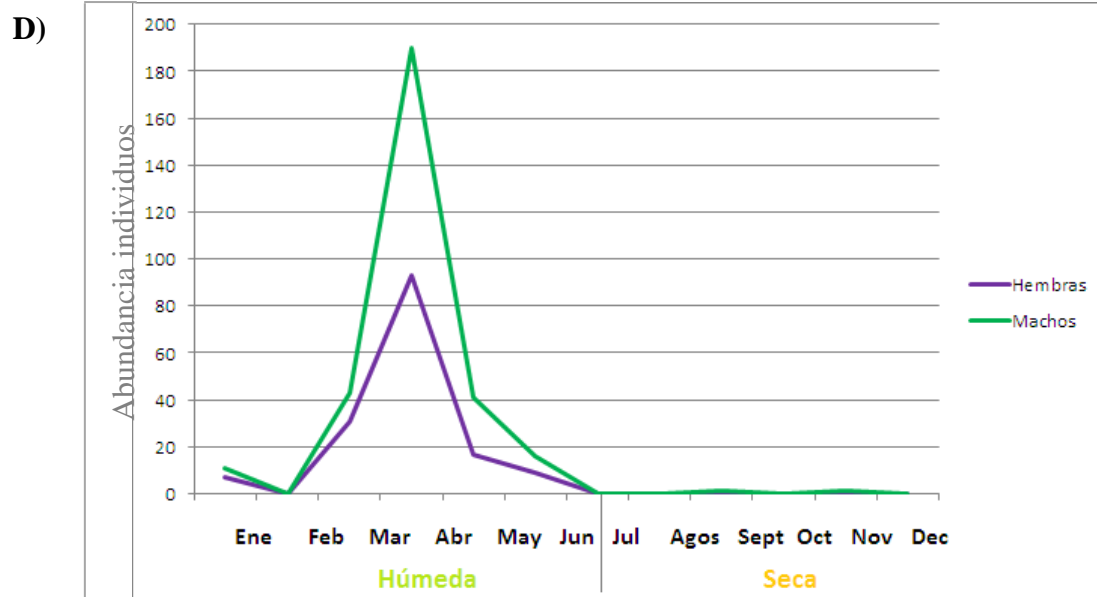
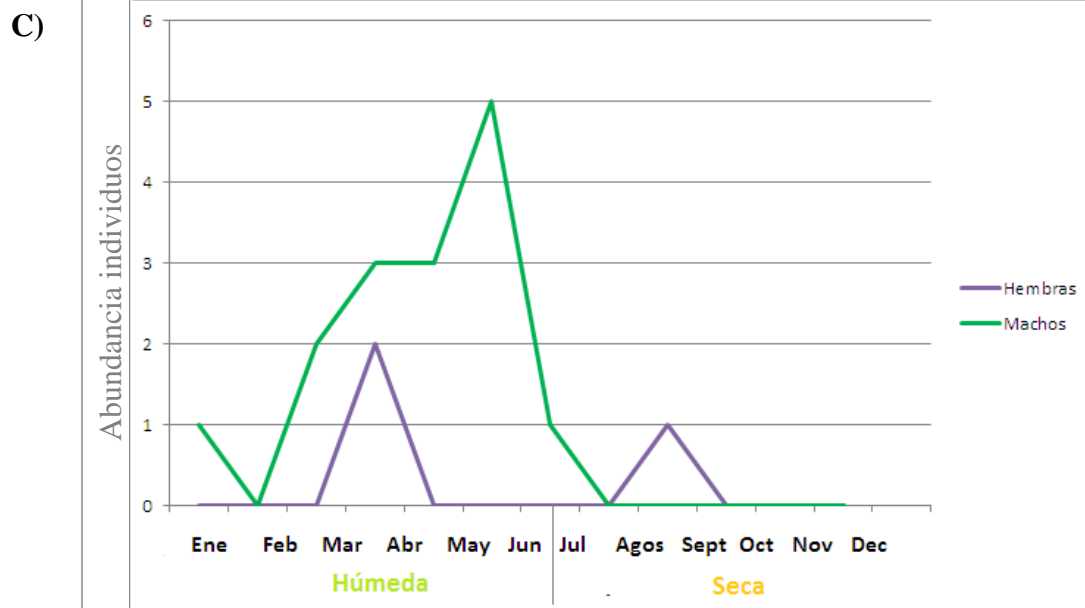


Figura 6 (continuación). Gráfico de la distribución de los sexos a lo largo del año. Distribución de los sexos a lo largo del año de la especie con interacciones significativas entre sexo y estación. A) *Fountainea ryphea*; B) *Historis odius*; C) *Opsiphanes cassina* D) *Smyrna blomfildia*. Colectada durante Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor.

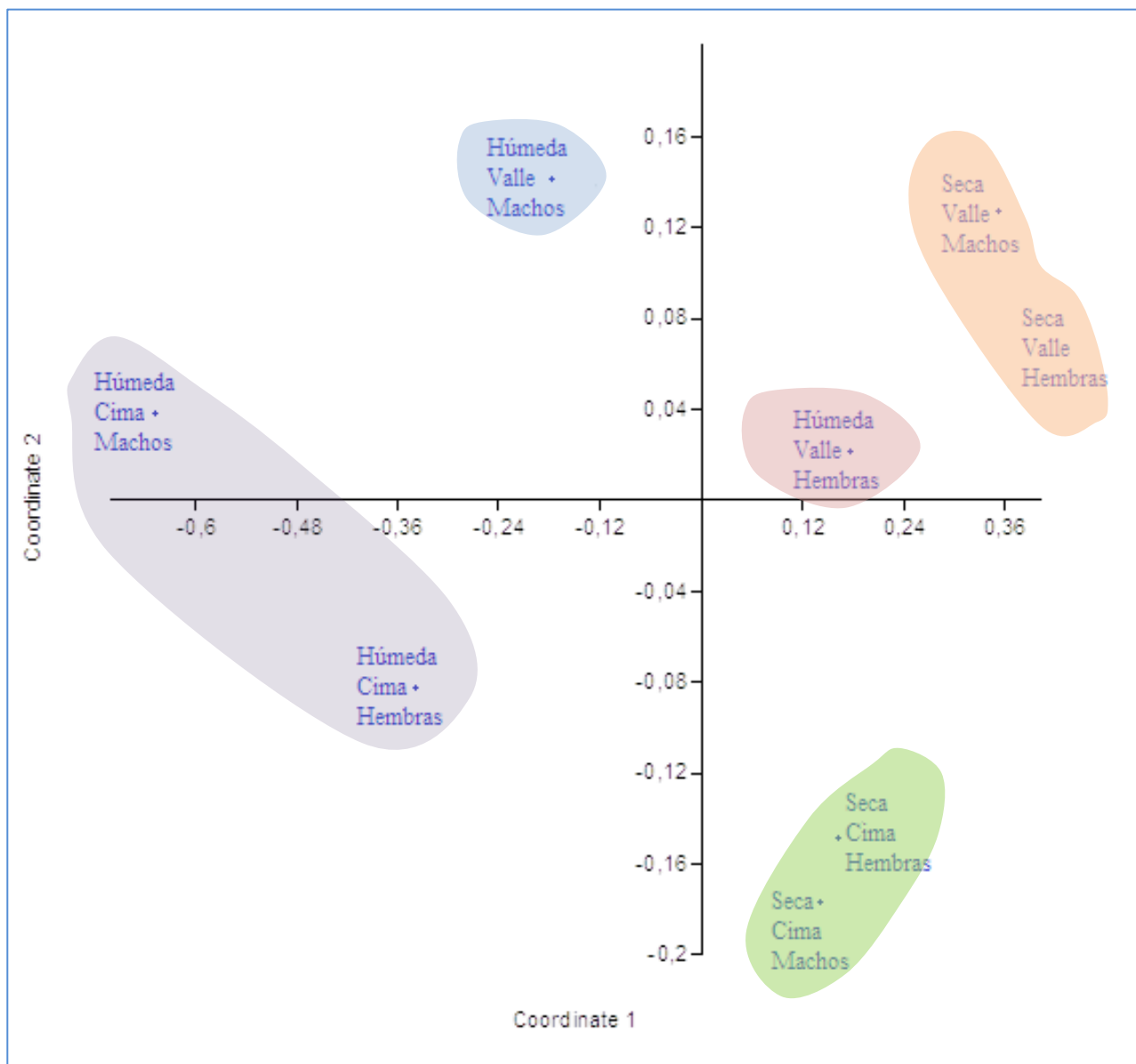


Figura 7. Composición y estructura de las comunidades de mariposas de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor. NMS (stress=0,05453) de todas las especies de la comunidad de mariposas, colectadas durante Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, por estación (Húmeda y Seca), microhábitat (Cima y Valle) y sexo (Macho y Hembra). Agrupación de comunidades en base a significancia del ANOSIM.

8 TABLAS

Tabla 1. Resultados de la prueba U Mann-Whitney. Abundancia de machos de 15 especies con más de 12 individuos de la familia Nymphalidae, colectados en 2 tipos de microhábitat, cima y valle, durante Junio del 2009 a Mayo del 2010, y significancia según la prueba de Mann Whitney, por especie (* significativo).

Especies	Cima	Valle	Z	p
<i>A. demophon</i>	30	37	-0.584	0.559
<i>C. dirce</i>	12	7	-1.084	0.278
<i>F. ryphea</i>	384	155	-1.742	0.081
<i>H. acheronta</i>	15	3	-1.340	0.180
<i>H. amphichloe</i>	108	14	-2.323	0.020*
<i>H. amphinome</i>	34	24	-0.744	0.457
<i>H. odius</i>	43	6	-2.033	0.042*
<i>I. pseudoagalla</i>	0	22	-1.512	0.131
<i>M. artacaena</i>	13	0	-1.984	0.047*
<i>M. helenor</i>	1	9	-2.247	0.025*
<i>M. cyaniris</i>	99	18	-2.323	0.020*
<i>O. cassina</i>	14	1	-2.247	0.025*
<i>P. binocula</i>	7	6	-0.889	0.369
<i>S. blomfieldia</i>	235	68	-2.323	0.020*
<i>T. nympa</i>	58	59	-0.730	0.465

Tabla 2. Resultados de GLMs de especies con comportamiento *hilltopping*.

Abundancia de machos de las especies con comportamiento *hilltopping* (según la prueba de Mann-Whitney). Valores de significación del GLM entre 2 factores a 2 niveles: microhábitat (cima y valle) y época (húmeda y seca) (* significativo).

Especies	Cima		Valle		$F_{1,12}$	P
	Húmeda	Seca	Húmeda	Seca		
<i>H. amphichloe</i>	81	27	13	1	2,575	0,135
<i>H. odius</i>	42	1	5	1	10,200	0,008 *
<i>M. artacaena</i>	5	8	0	0	0,429	0,525
<i>M. cyaniris</i>	49	50	18	0	2,728	0,125
<i>O. cassina</i>	13	1	1	0	9,379	0,010 *
<i>S. blomfieldia</i>	234	1	67	1	15,522	0,002 *

Tabla 3. Resultado de la regresión logística entre *hilltopping* y abundancia

poblacional. La variable independiente es abundancia y el comportamiento *hilltopping* es la variable dependiente categórica. Se analizaron 15 especies de la comunidad de mariposas de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor.

	B	E.T.	Wald	gl	Sig.	Exp(B)
N Total	0,000	0,001	0,016	1	0,899	1,000
Constante	-0,355	0,223	2,525	1	0,112	0,701

Tabla 4. Resultados de los GLMs con 3 factores: microhábitat, estación y sexo. Abundancia de individuos de 15 especies colectadas en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, durante Junio del 2009 a Mayo del 2010. Valor de significación de los GLM realizados por especie, de las interacciones de 2 factores: sexo-microhábitat y sexo-estación (* interacción significativa).

Especie	Cima		Seca		Valle		Seca		sexo-época		sexo-microhábitat	
	Húmeda				Húmeda				$F_{1,28}$	P	$F_{1,28}$	P
	H	M	H	M	H	M	H	M				
<i>A. demophon</i>	9	18	8	12	9	30	4	7	1,074	0,304	0,314	0,578
<i>C. dirce</i>	9	8	0	4	10	6	3	1	0,662	0,419	1,739	0,193
<i>F. ryphea</i>	115	330	35	54	32	151	5	4	5,735	0,020 *	0,442	0,509
<i>H. acheronta</i>	16	15	1	0	2	3	0	0	0,000	0,984	0,34	0,565
<i>H. amphichloe</i>	75	81	31	27	21	13	0	1	0,112	0,74	0,141	0,711
<i>H. amphinome</i>	23	34	3	0	13	22	0	2	4,029	0,056	0,889	0,355
<i>H. odius</i>	14	42	4	1	2	5	1	1	5,571	0,027 *	1,259	0,273
<i>I. pseudoagalla</i>	0	0	0	0	0	0	8	22	0,626	0,437	0,626	0,437
<i>M. artacaena</i>	8	5	6	8	0	0	0	0	0,566	0,455	0,099	0,755
<i>M. helenor</i>	1	0	1	1	2	6	2	3	0,298	0,587	2,28	0,137
<i>M. cyaniris</i>	58	49	30	50	17	18	2	0	1,301	0,265	0,582	0,453
<i>O. cassina</i>	2	13	1	1	0	1	0	0	4,500	0,038 *	3,125	0,083
<i>P. binocula</i>	1	4	1	3	2	1	3	5	0,672	0,416	0,148	0,702
<i>S. blomfieldia</i>	140	234	0	1	17	67	0	1	9,175	0,006 *	0,108	0,745
<i>T. nympha</i>	29	52	2	6	14	43	5	16	1,562	0,223	0,475	0,497

Tabla 5. Resultados del ANOSIM. Calculado en base a la distancia Euclidiana. Variable época (H= húmeda; S= seca), microhábitat (C=cima; V= valle) y Sexo (m=macho; h=hembra)

	H_C_h	H_C_m	S_C_h	S_C_m	H_V_h	H_V_m	S_V_h	S_V_m
H_C_h		0,0555	0,0273	0,0294	0,025	0,0295	0,0317	0,0276
H_C_m			0,0279	0,0277	0,0275	0,027	0,028	0,0264
S_C_h				0,0829	0,0315	0,0272	0,0301	0,0281
S_C_m					0,0241	0,0263	0,0276	0,0279
H_V_h						0,0333	0,0293	0,0289
H_V_m							0,0279	0,0298
S_V_h								0,3692
S_V_m								

Tabla 6. Resultados del análisis SIMPER. Este análisis muestra cuáles son las especies que más contribuyen a la separación de las comunidades a lo largo del tiempo. Se incluye la contribución individual y la acumulativa de cada especie.

Especies	Contribución	% Acumulado
<i>Fountainea ryphea</i>	2,244	16,22
<i>Smyrna blomfieldia</i>	2,079	31,25
<i>Hamadryas amphichloe</i>	1,232	40,16
<i>Myscelia cyaniris</i>	1,123	48,27
<i>Taygetis nympa</i>	0,8813	54,64
<i>Hamadryas amphinome</i>	0,7257	59,89
<i>Historis odius</i>	0,599	64,22
<i>Archeoprepona demophon</i>	0,5252	68,02

Tabla 6. Continuación

Especies	Contribución	% Acumulado
<i>Historis acheronta</i>	0,3913	70,85
<i>Colobura dirce</i>	0,3562	73,42
<i>Memphis artacaena</i>	0,3278	75,79
<i>Ithomia pseudoagalla</i>	0,3245	78,14
<i>Taygetis thamyra</i>	0,2474	79,93
<i>Pareuptychia binocula</i>	0,2355	81,63
<i>Opsiphanes cassina</i>	0,2282	83,28
<i>Morpho helenor</i>	0,1996	84,72
<i>Hamadryas feronia</i>	0,1646	85,91
<i>Eryphanis automedon</i>	0,16	87,07
<i>Caligo memmon</i>	0,1371	88,06
<i>Prepona laertes</i>	0,1306	89
<i>Caligo atreus</i>	0,1251	89,91
<i>Archeoprepona camilla</i>	0,1181	90,76
<i>Pteronymia aletta</i>	0,1003	91,49
<i>Temenis laothoe</i>	0,09307	92,16
<i>Magneuptychia libye</i>	0,08468	92,77
<i>Biblis hyperia</i>	0,08152	93,36
<i>Siderone galanthis</i>	0,08126	93,95
<i>Hermeuptychia hermes</i>	0,07363	94,48
<i>Adelpha iphiclus</i>	0,07079	94,99
<i>Taygetis cleopatra</i>	0,07017	95,5
<i>Hypoleria lavinia</i>	0,06986	96
<i>Tigridia acesta</i>	0,05797	96,42
<i>Ithomia cleora</i>	0,05555	96,82
<i>Taygetis Celia</i>	0,05446	97,22
<i>Megeuptychia antonoe</i>	0,03981	97,51
<i>Taygetis uzza</i>	0,03799	97,78

Tabla 6. Continuación

Especies	Contribución	% Acumulado
<i>Dynamine haenschi</i>	0,03549	98,04
<i>Adelpha naxia</i>	0,02014	98,18
<i>Selenophanes josephus</i>	0,02014	98,33
<i>Doxocopa pavon</i>	0,02012	98,47
<i>Caligo eurilochus</i>	0,02001	98,62
<i>Opsiphanes quiteria</i>	0,02001	98,76
<i>Caligo zeuxippus</i>	0,01996	98,91
<i>Cissia sp1</i>	0,01993	99,05
<i>Iphthimoides renata</i>	0,01987	99,2
<i>Consul fabius</i>	0,01987	99,34
<i>Memphis mora</i>	0,01987	99,48
<i>Hamadryas fornax</i>	0,01857	99,62
<i>Prepona gnorima</i>	0,01857	99,75
<i>Cithaerias pireta</i>	0,01834	99,88
<i>Siproeta stelenes</i>	0,01607	100

9 ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de mariposas atraídas a cebo de banano de la comunidad de mariposas Nymphalidae. Colectadas desde Junio del 2009 a Mayo del 2010 en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor. Datos de abundancia de individuos por época, microhábitat y sexo (H = hembras; M = machos).

Especies	Húmeda				Seca				TOTAL
	Cima		Valle		Cima		Valle		
	H	M	H	M	H	M	H	M	
<i>Adelpha iphicles</i> (C. Linnaeus, 1758)	1	0	0	3	0	0	0	0	4
<i>Adelpha naxia</i> (C. Felder y R. Felder, 1867)	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Archaeoprepona camilla</i> (F.D. Godman y O. Salvin, 1884)	0	0	0	0	0	3	0	4	7
<i>Archaeoprepona demophon</i> (C. Linnaeus, 1758)	9	18	9	30	8	12	4	7	97
<i>Biblis hyperia</i> (P. Cramer, 1779)	2	1	1	0	1	0	0	0	5
<i>Caligo atreus</i> (V. Kollar, 1850)	0	0	1	3	1	0	1	2	8
<i>Caligo eurilochus</i> (P. Cramer, 1775)	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Caligo memmon</i> (C. Felder y R. Felder, 1867)	2	0	2	4	0	1	0	0	9
<i>Caligo zeuxippus</i> (H. Druce, 1902)	0	0	0	0	0	1	0	0	1

Anexo 1. Continuación.

Especies	Húmeda				Seca				TOTAL
	Cima		Valle		Cima		Valle		
	H	M	H	M	H	M	H	M	
<i>Cissia sp1</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Cithaerias pireta</i> (C. Stoll, 1780)	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Colobura dirce</i> (C. Linnaeus, 1758)	9	8	10	6	0	4	3	1	41
<i>Consul fabius</i> (P. Cramer, 1776)	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Doxocopa pavon</i> (P.A. Latreille, [1809])	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Dynamine haenschi</i> (A. Hall, 1917)	1	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Eryphanis automedon</i> (P. Cramer, 1775)	2	4	1	2	1	1	1	0	12
<i>Fountainea ryphea</i> (P. Cramer, 1775)	115	330	32	151	35	54	5	4	726
<i>Hamadryas amphichloe</i> (J.B.A.D. Boisduval, 1870)	75	81	21	13	31	27	0	1	249
<i>Hamadryas amphinome</i> (C. Linnaeus, 1767)	23	34	13	22	3	0	0	2	97

Anexo 1. Continuación.

Especies	Húmeda				Seca				TOTAL
	Cima		Valle		Cima		Valle		
	H	M	H	M	H	M	H	M	
<i>Hamadryas feronia</i> (C. Linnaeus, 1758)	2	4	0	4	1	1	0	0	12
<i>Hamadryas fornax</i> (J. Hübner, [1823])	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hermeuptychia hermes</i> (J.C. Fabricius, 1775)	0	0	0	0	0	2	0	2	4
<i>Historis acheronta</i> (J.C. Fabricius, 1775)	16	15	2	3	1	0	0	0	37
<i>Historis odius</i> (J.C. Fabricius, 1775)	14	42	2	5	4	1	1	1	70
<i>Hypoleria lavinia</i> (W.C. Hewitson, [1855])	0	0	0	0	0	0	2	2	4
<i>Ipthimoides renata</i> (C. Stoll, 1780)	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Ithomia cleora</i> (W.C. Hewitson, 1855)	1	0	0	0	0	0	1	1	3
<i>Ithomia pseudoagalla</i> (H. Rebel, 1902)	0	0	0	0	0	0	8	22	30
<i>Magneuptychia libye</i> (C. Linnaeus, 1767)	0	2	0	0	0	3	0	0	5
<i>Megeuptychia antonoe</i> (P. Cramer, 1775)	0	0	0	0	0	2	0	0	2

Anexo 1. Continuación.

Especies	Húmeda				Seca				TOTAL
	Cima		Valle		Cima		Valle		
	H	M	H	M	H	M	H	M	
<i>Siderone galanthis</i> (P. Cramer, 1775)	1	2	0	0	0	2	0	0	5
<i>Siproeta stelenes</i> (C. Linnaeus, 1758)	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Smyrna blomfieldia</i> (J.C. Fabricius, 1781)	140	234	17	67	0	1	0	1	460
<i>Taygetis celia</i> (P. Cramer, 1779)	0	1	0	0	0	0	1	1	3
<i>Taygetis cleopatra</i> (C. Felder y R. Felder, 1867)	0	4	0	0	0	0	0	1	5
<i>Taygetis nympa</i> (A. G. Butler, 1868)	29	52	14	43	2	6	5	16	167
<i>Taygetis thamyra</i> (P. Cramer, 1779)	0	0	4	2	3	2	5	3	19
<i>Taygetis uzza</i> (A.G. Butler, 1869)	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Temenis laothoe</i> (P. Cramer, 1777)	1	3	0	1	0	0	1	0	6
<i>Tigridia acesa</i> (C. Linnaeus, 1758)	0	0	1	0	0	0	1	1	3
TOTAL	513	915	154	388	133	191	51	84	2429

Anexo 2. Lista de caracteres utilizados para la identificación de sexos por especie. El carácter usado principalmente fue el primer par de patas reducido y como “cepillo”, en los machos, que es una característica de la familia Nymphalidae. Para la mayoría de especies se utilizaron los libros de DeVries (1987) y Neild (1996) y D’Abrera (2008); para el género *Opsiphanes* la identificación se basó en la revisión de Bristow (1991) y para las especies de la tribu Ithomiinae, la revisión de Fox (1940).

	Macho	Hembra
Apaturinae		
<i>Doxocopa pavon</i>	Superficie dorsal de las alas color azul, verde y morado iridiscentes.	Se parecen a especies de Adelpha.
Biblidinae		
<i>Biblis hyperia</i>	Parche androconial oscuro en superficie ventral de las alas anteriores.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
<i>Diaethria clymena bourcierii</i>	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso. <i>Claspers</i> visibles.	No hay hembras.
<i>Diaethria euclides gueneei</i>	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso. <i>Claspers</i> visibles.	No hay hembras.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Dynamine haenschi</i>	Manchas muy marcadas y redondas en la superficie dorsal alas anteriores. Sin banda blanca en la superficie dorsal de alas posteriores.	Manchas menos marcadas en la superficie dorsal de alas anteriores. Banda blanca en la superficie dorsal de alas posteriores.
<i>Dynamine postverta</i>	Superficie dorsal de las alas color verde azulado iridiscente.	Superficie dorsal de las alas color negro con manchas y bandas blancas.
<i>Hamadryas amphichloe</i>	La superficie dorsal de las alas anteriores poseen una banda blanca bien clara.	Superficie dorsal de las alas anteriores es más oscura que los machos. Primer par de patas sin pelo, se observan las garras del tarso.
<i>Hamadryas amphinome</i>	Primer par de patas con mucho pelo.	Banda media en las alas anteriores es más gruesa que la banda media de los machos.
<i>Hamadryas feronia</i>	Primer par de patas con mucho pelo. Color intenso de las alas.	Primer par de patas sin pelos. Coloración un poco más pálida de las alas.
<i>Hamadryas fornax</i>	Primer par de patas con mucho pelo.	No hay hembras.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Myscelia cyaniris</i>	Superficie dorsal de las alas más iridiscente y brillante que las hembras.	Superficie dorsal de las alas menos iridiscente que los machos, más bien opaca.
<i>Pyrrhogyra amphiro</i>	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
<i>Temenis laothoe</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo, no se observa la garra del tarso.	Primer par de patas sin pelo y se observan las garras del tarso.
Charaxinae		
<i>Archaeoprepona camilla</i>	Primer par de patas más cortas, con mucho pelo. Coloración de las alas en la superficie ventral más intensa, líneas bien marcadas.	Primer par de patas: mucho más largas, sin pelo. Coloración de las alas en la superficie ventral es opaca.
<i>Archaeoprepona demophon</i>	Primer par de patas más cortas, con mucho pelo. Coloración de las alas en la superficie ventral más intensa, líneas bien marcadas.	Primer par de patas: mucho más largas, sin pelo. Coloración de las alas en la superficie ventral es opaca.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Archeoprepona amphimachus</i>	Primer par de patas más cortas, con mucho pelo. Coloración de las alas en la superficie ventral más intensa, líneas bien marcadas.	No hay hembras.
<i>Consul fabius</i>	Primer par de patas más cortas que los machos	Primer par de patas más largas que los machos. Coloración de las alas en superficie dorsal más clara que en los machos.
<i>Fountainea ryphea</i>	Superficie dorsal de las alas anteriores de color magenta, rosado iridiscente y brillante. Primer par de patas cortas y con más pelo que hembras.	Superficie dorsal de alas anteriores opaca. Primer par de patas con más pelo que los machos.
<i>Memphis artacaena</i>	Superficie dorsal de las alas de color azul oscuro. Superficie ventral de las alas de color grisáceo. Patas anteriores con mucho pelo.	Superficie ventral de las alas de color café claro. Patas anteriores sin pelo.
<i>Memphis mora</i>	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Memphis moruus</i>	Coloración dorsal azul oscuro. Ventral color grisáceo. <i>Tornus</i> acuminado	Las alas posteriores se extienden para formar una cola. El <i>tornus</i> es lobado. Coloración de la superficie ventral de las alas; café clara.
<i>Prepona gnorima</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo que las hembras. Par de alas posteriores poseen una banda de color azul iridiscente además de una banda verde.	Primer par de patas más largas que los machos y con menos pelo. Superficie ventral de las alas de un color más claro que los machos.
<i>Prepona laertes</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo. Lado dorsal de alas posteriores tiene una banda azul iridiscente además de la verde. La superficie ventral es brillante.	Primer par de patas más largas y con menos pelo. En la superficie dorsal de las alas posteriores no está presente una banda azul iridiscente. Coloración de las alas en la superficie ventral es opaca.
<i>Siderone galanthis</i>	Coloración de las alas en la superficie ventral es brillante. Líneas más marcadas que en las hembras.	Coloración de las alas en la superficie ventral es opaca, más rojiza que en machos.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
Cyrestinae		
<i>Marpesia chiron</i>	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
Danainae		
<i>Elzunia pavonii</i>	Parche androconial en el margen costal de las alas posteriores. Primer par de patas con mucho pelo.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
<i>Hypoleria lavinia</i>	Presencia de un caracter sexual secundario: androconias de color amarillo	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
<i>Ithomia cleora</i>	Presencia de un carácter sexual secundario: parche androconial en la parte costal de las alas posteriores.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
<i>Ithomia pseudoagalla</i>	Presencia de un carácter sexual secundario: parche androconial en la parte costal de las alas posteriores.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Pteronymia aletta</i>	Presencia de un carácter sexual secundario: parche androconial en la parte costal de las alas posteriores.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
<i>Tithorea harmonia</i>	Presencia de un carácter sexual secundario: 2 parches androconiales, uno de color amarillo y el otro de color negro.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Heliconiinae		
<i>Agraulis vanillae</i>	Primer par de patas con mucho pelo	No hay hembras.
<i>Dione glycera</i>	Primer par de patas con mucho pelo.	No hay hembras.
<i>Dryas iulia</i>	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso. Coloración de las alas totalmente naranja a excepción de los márgenes.	Primer par de patas sin pelo y se observa la garra del tarso. Coloración alar no tan intensa.
<i>Heliconius atthis</i>	Parche sin escamas cerca del margen costal de las alas. Patas anteriores con mucho pelo.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Heliconius erato</i>	<p>Parche sin escamas cerca del margen costal de las alas.</p> <p>Primer par de patas con mucho pelo.</p>	Primer par de patas sin pelo
<i>Heliconius sara</i>	No hay machos	Primer par de patas sin pelo, se observa la garra del tarso.
Limnitiidinae		
<i>Adelpha iphiclus</i>	Primer par de patas más cortas que las hembras y con mucho pelo.	Primer par de patas más largas que los machos y con menos pelo. Las alas posteriores poseen una banda de color blanca más ancha que la de los machos.
<i>Adelpha naxia</i>	No hay machos	Primer par de patas más largo y con poco pelo.
<i>Adelpha phylaca</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	No hay machos
Nymphalinae		
<i>Anartia amathea</i>	No hay machos	Primer par de patas sin pelo.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Colobura annulata</i>	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso.	Primer par de patas con poco pelo, se observa la garra del tarso.
<i>Colobura dirce</i>	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso.	Primer par de patas con poco pelo, se observa la garra del tarso.
<i>Historis acheronta</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo en comparación a las hembras.	Primer par de patas más largas y menos pelo que los machos. Coloración alas de la superficie ventral es más clara que en los machos.
<i>Historis odius</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo en comparación a las hembras.	Primer par de patas más largas y menos pelo que los machos. Coloración alas de la superficie ventral es más clara que en los machos.
<i>Siproeta stelenes</i>	Primer par de patas con mucho pelo	No hay hembras.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Smyrna blomfieldia</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo que los machos. Superficie dorsal de las alas color café brillante. No poseen banda color crema en la superficie dorsal de las alas anteriores.	No hay hembras.
<i>Tigridia acesta</i>	Superficie dorsal de las alas anteriores con una banda color amarillo. Son mucho más pequeños que la hembra.	Primer par de patas sin pelo, se observa la garra del tarso.
Satyrinae		
<i>Caligo atreus</i>	Penachos androconiales en el margen interior de las alas posteriores. <i>Claspers</i> evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
<i>Caligo eurilochus</i>	Penachos androconiales en el margen interior de las alas posteriores. <i>Claspers</i> evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
<i>Caligo memmon</i>	Penachos androconiales en el margen interior de las alas posteriores. <i>Claspers</i> evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Caligo zeuxippus</i>	Penachos androconiales en el margen interior de las alas posteriores. <i>Claspers</i> evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
<i>Cissia sp1</i>	Primer par de patas con mucho pelo.	Primer par de patas más largo y con menos pelo que los machos. Superficie dorsal de las alas color café opaco, poseen una banda color crema en las alas anteriores.
<i>Cithaerias pireta</i>	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
<i>Eryphanis automedon</i>	<i>Scent patch</i> en los márgenes internos de las alas posteriores. Superficie dorsal de las alas anteriores de color morado.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
<i>Hermeuptychia hermes</i>	Primer par de patas más cortas y con más pelo que las hembras. Coloración de las alas más fuerte.	Superficie dorsal de las alas anteriores con una banda color anaranjado oscuro. Tamaño mayor al del macho.
<i>Iphthimoides renata</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	No hay hembras

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Magneptychia libye</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo y más largas que los machos. Se observan las garras del tarso.
<i>Megeptychia antonoe</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
<i>Morpho helenor</i>	De menor tamaño en comparación a las hembras. Escamas de color azul metálico cubren una mayor superficie dorsal de las alas que lo observado en las hembras. Primer par de patas más cortas y con mucho pelo.	De mayor tamaño que el macho. Escamas de color azul metálico cubren una menor superficie dorsal. <i>Pupillary marks</i> submarginales y premarginales del área costal de las alas es mucho más desarrollada que en machos.
<i>Opsiphanes cassina</i>	Presencia de caracteres secundarios: peines sexuales. Primer par de patas con mucho pelo.	Ausencia de caracteres secundarios.

Anexo 2. Continuación.

	Macho	Hembra
<i>Opsiphanes quiteria</i>	Presencia de caracteres secundarios: peines sexuales. Primer par de patas con mucho pelo.	Tamaño notablemente más grande. Ausencia de caracteres secundarios. Primer par de patas sin pelo.
<i>Pareuptychia binocula</i>	Primer par de patas cortas y peludas. Coloración de las alas más fuerte.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
<i>Selenophanes josephus</i>	Presencia de parches androconiales. Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
<i>Taygetis Celia</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
<i>Taygetis cleopatra</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso. Coloración de las alas más opacas.
<i>Taygetis nympha</i>	Primer par de patas como un cepillo, muy pequeñas y con mucho pelo.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
<i>Taygetis thamyra</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
<i>Taygetis uzza</i>	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras de tarso

Anexo 3. Principal característica analizada para la identificación de los sexos.

Primer par de patas de machos y hembras de: *Histois acheronta* 1A) macho, 1B) hembra; *Archeoprepona demophon* 2A) macho, 2B) hembra; *Taygetis nympa* 3A) macho, 3B) hembra; 4A) macho, 4B) hembra

1A)**1B)**

Anexo 3 Continuación. Principal característica analizada para la identificación de los sexos. Primer par de patas de machos y hembras de: *Histois acheronta* 1A) macho, 1B) hembra; *Archeoprepona demophon* 2A) macho, 2B) hembra; *Taygetis nympa* 3A) macho, 3B) hembra; 4A) macho, 4B) hembra

2A)

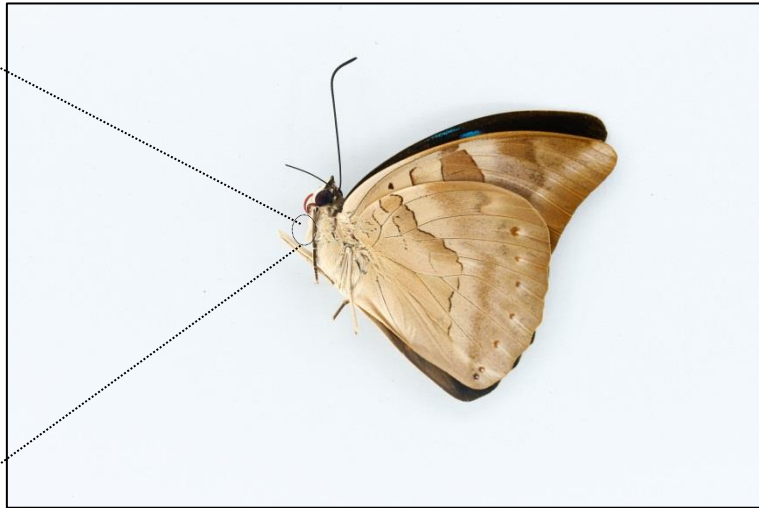
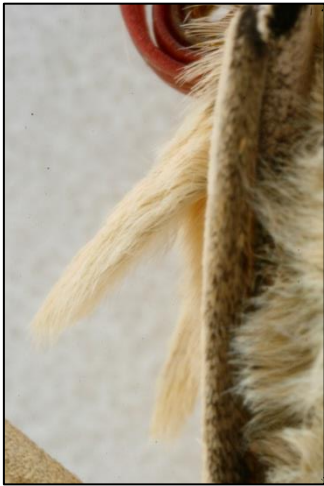


2B)



Anexo 3 Continuación. Principal característica analizada para la identificación de los sexos. Primer par de patas de machos y hembras de: *Histois acheronta* 1A) macho, 1B) hembra; *Archeoprepona demophon* 2A) macho, 2B) hembra; *Taygetis nympa* 3A) macho, 3B) hembra; *Adelpha iphilcus* 4A) macho, 4B) hembra

3A)

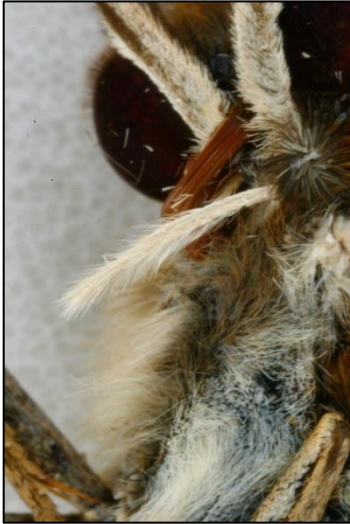


3B)



Anexo 3. Continuación. Principal característica analizada para la identificación de los sexos. Primer par de patas de machos y hembras de: *Histois acheronta* 1A) macho, 1B) hembra; *Taygetis nympa* 2A) macho, 2B) hembra; *Archeoprepona demophon* 3A) macho, 3B) hembra; *Adelpha iphileus* 4A) macho, 4B) hembra.

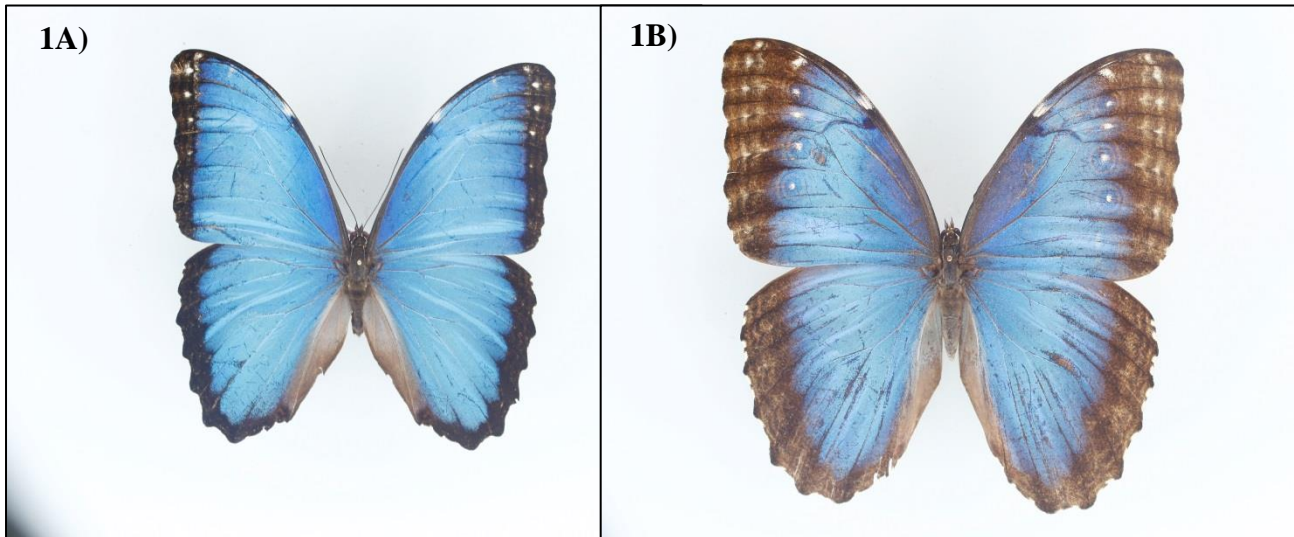
4A)



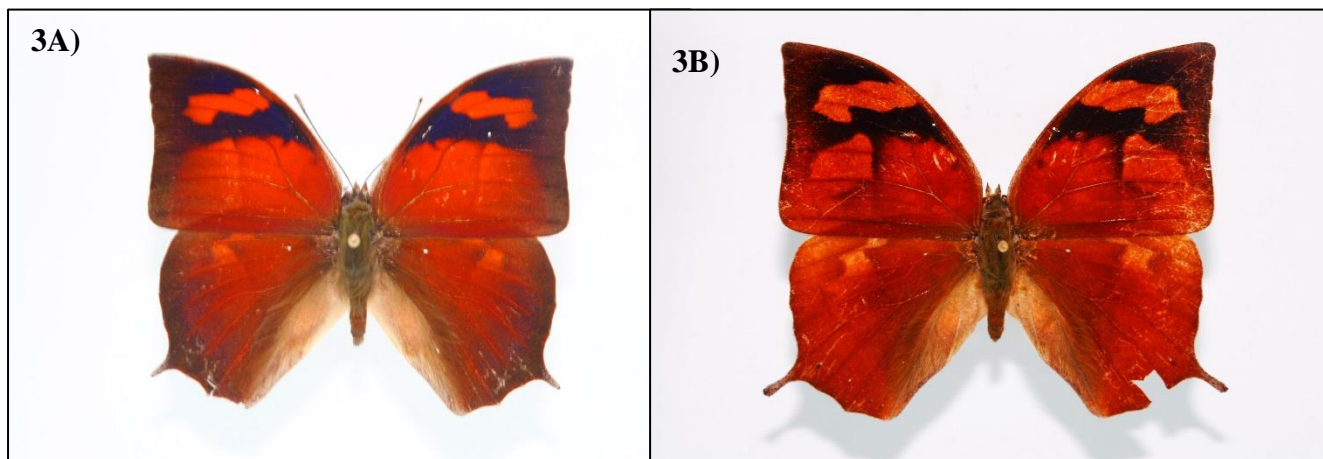
4B)



Anexo 4. Patrones de coloración alar. Fotografías del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae colectadas en la reserva del BSSL que muestran los diferentes patrones de coloración entre machos (A) y hembras (B) de la misma especie. *Morpho helenor* 1A; 1B; *Smyrna blomfieldia* 2A), 2B); *Fountainea ryphea* 3A), 3B).



Anexo 4. Continuación. Patrones de coloración alar. Fotografías del lado dorsal de las especies de la familia Nymphalidae colectadas en la reserva del BSLL que muestran los diferentes patrones de coloración entre machos (A) y hembras (B) de la misma especie. *Morpho helenor* 1A; 1B; *Smyrna blomfieldia* 2A), 2B); *Fountainea ryphea* 3A), 3B).



Anexo 5. Fotografía del carácter sexual secundario: androconias. Especímenes machos de la familia Nymphalidae colectados en la reserva BSLL durante junio del 2009 a mayo del 2010. A) *Prepona laertes* (lado dorsal); B) *Ithomia cleora* (lado dorsal).



Anexo 5. Continuación. Fotografía del carácter sexual secundario: androconias.

Especímenes machos de la familia Nymphalidae colectados en la reserva BSLL durante junio del 2009 a mayo del 2010. A) *Prepona laertes* (lado dorsal); B) *Ithomia cleora* (lado dorsal).

B)



Anexo 6. Especies con comportamiento *hilltopping* Fotografías del lado ventral (A) y dorsal (B) de las especies de Nymphalidae que presentan una mayor distribución en la cima de colina de la reserva BSLL asociada probablemente a comportamiento *hilltopping*. *Hamadryas amphichloe* 1A), 1B); *Historis odius* 2A), 2B); *Opsiphanes cassina* 3A), 3B); *Myscelia cianiris* 4A), 4B), *Memphis artacaena* 5A), 5B); *Smyrna blomfieldia* 6A), 6B).

1A)



1B)



2A)



2B)



Anexo 6. Continuación. Especies con comportamiento *hilltopping* Fotografías del lado ventral (A) y dorsal (B) de las especies de Nymphalidae que presentan una mayor distribución en la cima de colina de la reserva BSLI asociada probablemente a comportamiento *hilltopping*. *Hamadryas amphichloe* 1A), 1B); *Historis odius* 2A), 2B); *Opsiphanes cassina* 3A), 3B); *Myscelia cianiris* 4A), 4B), *Memphis artacaena* 5A), 5B); *Smyrna blomfieldia* 6A), 6B).

3A)



3B)



4A)

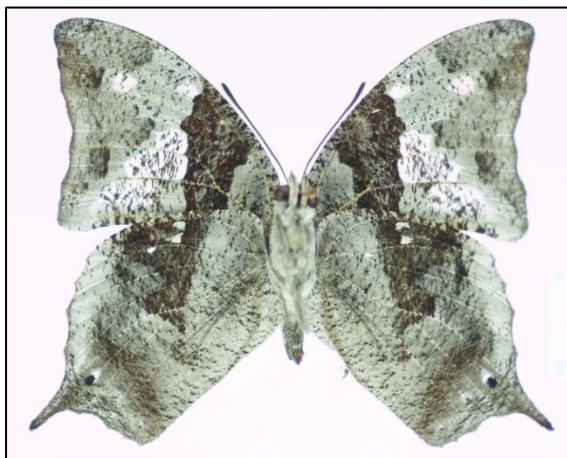


4B)



Anexo 6. Continuación. Especies con comportamiento *hilltopping* Fotografías del lado ventral (A) y dorsal (B) de las especies de Nymphalidae que presentan una mayor distribución en la cima de colina de la reserva BSLL asociada probablemente a comportamiento *hilltopping*. *Hamadryas amphichloe* 1A), 1B); *Historis odius* 2A), 2B); *Opsiphanes cassina* 3A), 3B); *Myscelia cianiris* 4A), 4B), *Memphis artacaena* 5A), 5B); *Smyrna blomfieldia* 6A), 6B).

5A)



5B)



6A)



6B)



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Erika Estefanía Páez Vargas, CI 1715968911, autor del trabajo de graduación intitulado: “Comportamiento *hilltopping* y distribución espacio temporal de sexos de una comunidad de mariposas (Lepidoptera: Nymphalidae) de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor, occidente ecuatoriano”. Previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENECYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de su sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 28 de noviembre del 2013.

Srta. Erika Estefanía Páez Vargas
CI. 1715968911