PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL CUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Particionamiento del nicho ecológico temporal en comunidades de mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) de bosques con diferente estacionalidad climática del occidente ecuatoriano.

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado (a) en Ciencias Biológicas

ANGÉLICA SOFÍA NOGALES TRUJILLO

Quito, 2021

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Angélica Sofía Nogales Trujillo ha sido concluida en conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.



María F. Checa, PhD

Directora de disertación

Quito, Abril 2021

DEDICATORIA

Este trabajo de disertación está dedicado principalmente a mis padres Lolita y Fabián por todo su apoyo, cariño y esfuerzo que realizaron a lo largo de mis años estudiantiles; por siempre darme lo mejor que pudieron y por ser mis guías en todo momento.

A Danilo por ser como un padre desde que nací, por todo su soporte económico y emocional durante toda mi vida; por acompañarme y apoyarme en todas mis decisiones.

A Santiago por ser un ejemplo de perseverancia y esfuerzo. A Sebastián y André por alegrarme la vida con sus locuras.

A Jesús, mi compañero de vida y de aventuras, por todo su apoyo y aliento para cumplir todos nuestros objetivos, por darme la mano para recorrer el mundo.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi sincera gratitud a María F. Checa por su guianza, paciencia y empuje para poder culminar este trabajo, pero sobre todo por abrirme las puertas de su laboratorio y que haya sido el inicio de mi trabajo con estos lindos seres, las mariposas.

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por haber financiado esta investigación bajo el proyecto “Efectos de la variabilidad climática sobre comunidades de mariposas del Occidente ecuatoriano, implicaciones para su conservación”.

Al personal de las dos reservas en donde se realizó el trabajo de campo de esta investigación. A Don Leo, Doña María, Ander y Josue por ser una gran compañía y hacer las salidas de campo a Jorupe más amenas e inolvidables. A “Biogotes” por su rica comida y gran compañía en Lalo Loor.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN 1
2. ABSTRACT 2
3. INTRODUCCIÓN 3
3.1 OBJETIVOS 5
OBJETIVO GENERAL 5
OBJETIVOS ESPECÍFICOS 5
4. MATERIALES Y MÉTODOS 6
4.1 ÁREA DE ESTUDIO 6
4.2 TÉCNICAS DE MUESTREO 7
4.3 IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA 8
4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS 8
4.4.1 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES 9
4.4.2 RECAMBIO DE ESPECIES ENTRE COMUNIDADES 10
5. RESULTADOS 11
5.1 DIVERSIDAD ALFA 13
5.2 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES 14
5.3 RECAMBIO DE ESPECIES ENTRE COMUNIDADES 15
6. DISCUSIÓN 19
7. CONCLUSIONES 22
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 23
9. ANEXOS 29

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Áreas de estudio.……7

Figura 2. Histograma de Riqueza-Abundancia de mariposas en diferentes períodos del día…….. 11

Figura 3. Curva de acumulación de especies calculada para cada sitio de muestreo……...12

Figura 4. Chao 1……...13

Figura 5. Resultados del NMDS usando la medida de similitud de Bray-Curtis……15

Figura 6. Diagrama con el número de especies exclusivas y compartidas en cada período del día en los sitios……..16

Figura 7. Diagrama con la abundancia de las especies que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día……..18

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Riqueza de especies y Abundancia de mariposas particionadas en períodos en el día en las localidades Bosque Seco Jorupe y Bosque de Transición Lalo Loor……..11

Tabla 2. Índice de diversidad de dominancia de las comunidades de mariposas presentes en los 3 períodos del día en las localidades Bosque Seco Jorupe y Bosque de Transición Lalo Loor…….14

Tabla 3. Resultados de los análisis ANOSIM entre las comunidades de mariposas de cada periodo del día en el Bosque Seco Jorupe R=0,44 y el Bosque de Transición Lalo Loor R=0,24……..…15

Tabla 4. Resultados del análisis de SIMPER analizando los tres períodos del día juntos. Se muestra la contribución relativa (Cont.) de las diferentes especies a la comunidad a lo largo del día y el porcentaje acumulativo (Cu.%) de cada especie. A. Bosque Seco de Jorupe y B. Bosque de Transición Lalo Loor……..17

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de especies de mariposas que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día en el Bosque Seco de Jorupe…….29

Anexo 2. Fotografías de especies de mariposas que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día en el Bosque de Transición Lalo Loor……..30

1. RESUMEN

Los lugares que albergan mayor cantidad de especies y la competencia es mayor, las especies coexistentes han desarrollado adaptaciones para mitigar los efectos negativos de la competencia, una de estas adaptaciones es el particionamiento de nicho ecológico. Las mariposas en particular tienden a particionar sus nichos en el tiempo, en escalas que van desde horas a días, meses y probablemente años, con el fin de que diferentes especies exploten el mismo recurso en momentos diferentes. Con el objetivo de contribuir al entendimiento de las causas para el gradiente latitudinal de diversidad biológica, se describió el particionamiento de nicho a una escala temporal diaria de las comunidades de mariposas en el Bosque Seco Jorupe y Bosque de transición Lalo Loor, en donde se tomaron datos de mariposas atraídas con trampas cebadas con carroña y fruta, durante un periodo de un año seis meses; durante el tiempo de muestreo las trampas fueron revisadas en tres períodos del día (mañana, mediodía y tarde). Los resultados obtenidos muestran que a pesar de la corta distancia (730 km) entre Lalo Loor y Jorupe la diferencia de la diversidad y riqueza de especies es evidente, siendo Lalo Loor más diverso y rico en especies de mariposas. Además, se evidencia que en Lalo Loor el particionamiento de nicho temporal a lo largo del día es más marcado en comparación a Jorupe, atribuyéndose esta diferencia a las condiciones ambientales más estables y húmedas que presenta un bosque de transición en comparación a las condiciones menos estables y más secas de un bosque seco, en donde la producción primaria y disponibilidad de energía es menor. Otro factor que podría explicar este patrón de diversidad es el particionamiento de nicho a escala temporal, Lalo Loor permite un mayor nicho de especialización como resultado de la competencia continua, permitiendo que más especies coexistan. Mientras que Jorupe, presenta de nichos más amplios que requieren adaptaciones específicas y por lo tanto resulta una comunidad de mariposas menos diversa. Este es el primer estudio que demuestra este particionamiento y su relación al patrón latitudinal de diversidad en mariposas Neotropicales.

Palabras clave: bosque seco, Lepidóptera, nicho, particionamiento, temporal.

2. ABSTRACT

The places that host a greater number of species and competition is greater, coexisting species have developed adaptations to mitigate the negative effects of competition, one of these adaptations is ecological niche partitioning. Butterflies in particular tend to partition their niches over time, on scales ranging from hours to days, months and probably years, with the purpose that different species can exploit the same resources at different time. In order to contribute to the understanding of the causes for the latitudinal gradient of biological diversity, I describe the temporay niche partitioning throughout the day on butterfly communities in Jorupe Dry Forest and Lalo Loor Transition Forest. The study focused on butterflies attracted to baits, carrion and fruit, and sampling was done during a period of one year and six months. During the sampling time, traps were checked in three periods of the day (morning, noon and afternoon). The results obtained show that despite the short distance (730 km) between Lalo Loor and Jorupe, the difference in diversity and species richness is evident, Lalo Loor is more diverse and rich in butterfly species. In addition, there is more temporary niche partitioning throughout the day in Lalo Loor compared to Jorupe. This differences have being attributed to the more stable and humid environmental conditions that a transition forest presents in comparison to the less stable and drier conditions of a dry forest, where primary production and energy availability is lower. Another factor that could explain this pattern of diversity is the time-scale niche partitioning, Lalo Loor allows a greater niche of specialization as a result of continuous competition, allowing more species to coexist. While, Jorupe presents broader niches that require specific adaptations and therefore results in a less diverse butterfly community. This is the first study as far as I know, that shows daily temporal partitioning of species and its potential relationship with the latitudinal diversity gradient in Neotropical butterflies.

Keywords: dry forest, Lepidoptera, niche, partitioning, temporary

3. INTRODUCCIÓN

Ningún patrón de biodiversidad ha fascinado más a los ecólogos que el aumento de la riqueza de especies desde los polos hacia los trópicos (Mcadam et al., 2014); desde Darwin y Wallace, este gradiente latitudinal de diversidad ha sido y sigue siendo documentado y debatido (Jablonski et al., 2016), y constituye un aspecto central de la investigación ecológica (Mcadam et al., 2014).

La búsqueda de un patrón conciso y las causas para este gradiente latitudinal se encuentran bajo un fuerte debate y han generado múltiples hipótesis (Hillebrand, 2004); incluso cuando los patrones se han vuelto más claros, las explicaciones han sido controversiales (Jablonski et al., 2016).

Tres tipos de hipótesis se han propuesto para explicar el gradiente latitudinal; la hipótesis evolutiva, que se centra en las tasas de diversificación, la hipótesis histórica, que habla de la duración de los ambientes tropicales en la historia de la tierra, y finalmente la hipótesis ecológica, que ha predominado en los últimos 50 años. Esta hipótesis se enfoca en las interacciones bióticas y mecanismos de coexistencia de especies (Mittelbach et al., 2007).

Un mecanismo muy importante de interacción y coexistencia de especies, que estructura la convivencia de las comunidades naturales, es la competencia (Albrecht y Gotelli, 2001). En lugares que albergan y conviven mayor cantidad de especies, la competencia es mayor y ha llevado a muchas especies a evolucionar diversas adaptaciones para mitigar sus efectos. Una de estas adaptaciones es el particionamiento de nicho (Schoener, 1974), estrategia en el que las especies coexistentes, que presentan un solapamiento en una característica del nicho que ocupan, tienden a separarse en otra característica, como en la cantidad de recursos o espacio disponible (Courtney y Chew, 1987; Prieto y Dahners, 2009); este comportamiento puede facilitar la convivencia entre especies simpátricas (Richards, 2012), evitando la confrontación directa o reduciendo la competencia por recursos (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003).

Se han realizado pocos estudios sobre particionamiento de nicho, aunque hay información de este fenómeno en algunos grupos como en mamíferos (Valeix et al.,

2007, Pech-Canche et al., 2011) y reptiles (Schoener, 1974); pero los estudios son escasos sobre el particionamiento de nicho en insectos, y los pocos disponibles se han realizado en moscas (Tokeshi, 1986) y hormigas (Albrecht y Gotelli, 2001) y casi nada en lepidópteros. Más aún los estudios sobre particionamiento de nicho en una escala temporal específicamente diaria, son muy escasos y más aún en comunidades de mariposas tropicales.

Sin embargo, se cree que las mariposas en particular tienden a particionar sus nichos no sólo en el espacio a escala local, con especies restringidas a microhábitats específicos (Checa, 2010), sino también en el tiempo, en escalas que van desde horas a días, meses y probablemente años (Checa, 2010) con el fin de que diferentes especies exploten el mismo recurso alimenticio pero en momentos diferentes. De esta manera los competidores rara vez se encuentran (Alanara et al., 2001), lo que puede permitir una mayor diversidad o coexistencia de especies.

Cabe mencionar que además del gradiente de diversidad a escala regional, zonas templadas y zonas tropicales, existe un gradiente de diversidad incluso a escala local, entre bosques húmedos tropicales y bosques secos tropicales. La estacionalidad y la producción primaria de los bosques húmedos son muy estables y altas. Por el contrario, la estacionalidad de los bosques secos hace que los procesos ecológicos también sean marcadamente estacionales, y la productividad primaria neta sea más baja (Aguirre et al., 2006). En los bosques del occidente ecuatoriano por ejemplo, la diversidad de mariposas atraídas a cebos es mayor en los bosques húmedos siempreverdes del norte en Esmeraldas (129 especies), y disminuye paulatinamente hacia los bosques del sur, registrando 91 especies en los bosques de transición de Manabí, para alcanzar la menor diversidad en los bosques secos de Loja, que enfrentan 5-6 meses de sequía anuales (57 especies) (Checa, 2016; Checa et al. 2018)

Esta investigación tiene como objetivo verificar la hipótesis de que el particionamiento de nicho temporal de comunidades de mariposas que son atraídas a cebos de fruta en descomposición y carroña, es mayor en el bosque de transición de Manabí, en comparación a los bosques secos de Loja donde la riqueza de especies es menor. Esta predicción se basa en que dentro de los bosques de transición de Manabí conviven más especies en comparación a los bosques secos de Loja por lo tanto, la competencia por recursos es mayor y posiblemente, ha llevado a muchas especies a

particionar su nicho en el tiempo para que diferentes especies exploten el mismo recurso alimenticio, pero en momentos diferentes con el objetivo de permitir la coexistencia de las especies. La importancia de este estudio radica en contribuir a la búsqueda de un patrón conciso y al entendimiento de las causas para el gradiente latitudinal de diversidad biológica, aspectos ecológicos que aún no están totalmente claros y son muy debatidos en la actualidad.

De igual modo, la comprensión de las interacciones ecológicas en comunidades de mariposas genera información útil para programas de conservación (Checa et al., 2009); y más aún en los bosques secos de Manabí y Loja, caracterizados por un extraordinario endemismo (Aguirre et al., 2006), que conjuntamente con la extensa pérdida de hábitat y las altas amenazas de extinción, se combinan para hacer de esta una región prioritaria en la conservación mundial (Checa *el al.,* 2014).

3.1 OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Describir el particionamiento de nicho ecológico a una escala temporal diaria de las comunidades de mariposas, que son atraídas a cebos de frutas en descomposición y carroña, en el Bosque Seco de Jorupe y compararlo con el particionamiento de las comunidades del Bosque de Transición Lalo Loor.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la abundancia, diversidad y riqueza de especies de comunidades de mariposas registradas en tres periodos diferentes del día (mañana, medio día y tarde).

2. Caracterizar y contrastar la estructura y composición de las comunidades de los tres periodos del día muestreados.

3. Comparar el comportamiento de partición de nicho entre las comunidades del Bosque Seco de Jorupe y las comunidades del Bosque de Transición de Lalo Loor.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio es el Bosque Seco Deciduo o llamado también Bosque Seco Tumbesino de la Reserva Jorupe (4°46’44’’S, 79°22’49’’O), ubicado a pocos kilómetros de la ciudad de Macará, provincia de Loja, cerca de la frontera Ecuador-Perú. Actualmente, estos bosques son caracterizados por presentar diferentes grados de intervención antropogénica. Los mejores remanentes conservados de esta formación se encuentran en el cantón Macará, y en parte en la Reserva Jorupe (Aguirre, 2006).

La Reserva consta de 1500 hectáreas de extensión, se encuentra a una elevación que fluctúa entre los 500 y 2200 msnm. Sus condiciones climáticas son extremas, con una precipitación anual de 400-600 mm, en un periodo de 3-4 meses, generalmente en febrero, marzo y abril. La temperatura media anual es de 24°C (Navarrete, 2010) (Fig. 1 A).

Los bosques secos tumbesinos están restringidos a un área geográfica pequeña, 50000 km2, entre Ecuador y Perú (Dinerstein et al., 1995). Son el hábitat de 500 especies de aves, 84 especies con una distribución muy restringida, de las cuales 15 están amenazadas; también se encuentran 142 especies de mamíferos, 14 endémicos. El grupo de insectos en estos bosques ha sido poco estudiado (Aguirre, 2012).

Por otro lado, la Reserva Bosque de Transición Lalo Loor (0°04’32’’S , 80°08’54’’O) está ubicada en la provincia de Manabí, entre los cantones de Pedernales y Jama, con una extensión de 250 hectáreas de bosque transicional; que comprende bosque deciduo, bosque semideciduo y matorrales secos (Aguirre, 2008). Su elevación oscila desde los 150 y 350 msnm y su clima varía entre 25° C y 29° C (Fig. 1 B).

Esta Reserva es considerada una de los pocos remanentes prístinos que aún prevalecen en la región, considerándose una zona muy diversa, con especies representativas de los tres tipos de hábitats (Chilán et al., 2015). La época de lluvia en este bosque de transición inicia en el mes de enero hasta abril o mayo, mientras que la época seca inicia en mayo o junio hasta diciembre, meses que

son caracterizados por el crecimiento lento de la vegetación en este ecosistema. (Chavéz, 2017).



Figura 1. Áreas de estudio. (A) Bosque de Transición Lalo Loor, ubicado en la Provincia de Manabí. **(B)** Bosque Seco Tumbesino de Jorupe, ubicado en la Provincia de Loja, Ecuador.

4.2 TÉCNICAS DE MUESTREO

En cada reserva, se establecieron dos transectos, que procuraron abarcar la diversidad de microhábitats presentes en el bosque; se establecieron ocho sitios de muestreo a lo largo de cada transecto, con una separación mínima de 40m de distancia entre sitios. En cada sitio de muestreo, se ubicaron dos trampas (modelo van Sommeren-Rydom) en diferentes estratos verticales, una trampa en el sotobosque (1,5 m sobre nivel del suelo) y otra en el dosel (14-20 m aproximadamente sobre el nivel del suelo), con un total de 16 trampas en cada transecto.

Las trampas se cebaron con dos tipos de cebos, banana y camarón; cada cebo

se colocó alternado en cada sitio de muestreo. El cebo de banano constó de bananas maceradas y fermentadas por 48 horas; mientras que el cebo de camarón se componía de camarón licuado con agua y fermentado por 15 días. Se utilizaron estos dos tipos de cebos porque maximiza la diversidad de mariposas muestreadas (Checa et al. 2018)

El muestreo se realizó por 7 días cada dos meses aproximadamente, durante un año seis meses (mayo 2013- noviembre 2014) cubriendo época seca y lluviosa. Se realizó una revisión diaria de todas las trampas en los dos transectos, con cambio de cebo diario en las mañanas, y dos revisiones más a lo largo del día de un transecto, alternado por día. Las horas de revisión fueron a las 8:00 am (los dos transectos), 11:00 am (un solo transecto) y 4:00 pm (un solo transecto).

Las especies más abundantes no fueron colectadas sino sujetas a marca-recaptura, que consiste en asignar un número diferente en una de las alas de cada individuo capturado en las trampas. Los especímenes marcados y recapturados fueron identificados, a nivel de especie, en el sitio de muestreo y los datos se ingresaron posteriormente a una base de datos.

Para la comparación entre las comunidades de mariposas del bosque seco de Loja y del bosque de transición de Manabí, se utilizaron los datos obtenidos por Nathalia Artieda (tesis de Licenciatura en preparación), quien siguió la misma metodología descrita en este estudio. En conjunto, las dos tesis forman parte del estudio realizado por Checa et al. (2018).

4.3 IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA

Los especímenes capturados se examinaron en el laboratorio y se clasificaron a nivel de especies. La clasificación taxonómica sigue la lista más reciente por Lamas (2004). Todas las muestras recolectadas se almacenaron en el Museo QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, en la sección de invertebrados.

4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se realizó una curva de acumulación de especies para determinar si la mayoría de especies presentes en la zona fueron incluidas en la muestra tomada.

En estas curvas, se representa el número de especies acumulado frente al esfuerzo de muestreo empleado, se estabiliza cuando no hay más especies nuevas con más esfuerzo de muestreo. Las curvas de acumulación de especies son una metodología para estandarizar las estimas de riqueza obtenidas en distintas investigaciones y además, permiten obtener resultados más fiables en análisis posteriores (Checa *et al,* 2009; Jimenez y Hortal, 2003). Además, se utilizó el estimador Chao 1, que es un índice basado en la abundancia de las especies y representado por el número de especies probables para cada punto de muestreo, y se basa en la proporción de especies con un solo individuo (Singletons) y especies con dos individuos (Doubletons), considerando que la mayor efectividad de especies es cuando los singletons desaparecen. Este estimador se contrastó con las curvas de acumulación de especies en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2016) para calcular el rendimiento del muestreo.

Se realizó una medición de la diversidad alfa utilizando los índices de diversidad de Simpson en el programa PAST 1.8©. Los mismos que manifiestan la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie, en donde las especies más dominantes son las más influyentes (Moreno, 2001).

4.4.1 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES

La variación en la composición y estructura de las comunidades de mariposas a diferentes periodos del día en cada sitio fue examinada usando un Escalamiento Multidimensional No Paramétrico (NMDS por sus siglas en inglés) que usa vectores de distancia para determinar la variación de las comunidades de mariposas en cuanto a estructura y composición entre los tres periodos del día. La separación de las comunidades en el espacio multivariado permitirán determinar si existe particionamiento de nicho temporal (Clarke & Warwick, 2001). Como las abundancias de cada especie fueron muy variables, los valores fueron transformados logarítmicamente. Se usó la medida de similitud Bray-Curtis para cuantificar las diferencias en la composición de comunidades. Para probar si las diferencias en la composición y estructura de las comunidades de mariposas en los diferentes periodos del día fueron significativas se realizó el análisis de similitud ANOSIM. El análisis de SIMPER fue utilizado para determinar las especies que aportaron más a la separación de las comunidades de mariposas a lo

largo del día. Todos estos análisis fueron realizados en el programa PAST 1.8©.

4.4.2 RECAMBIO DE ESPECIES ENTRE COMUNIDADES

Se estimó la diversidad beta entre las comunidades de mariposas registradas en los tres periodos del día, en cada sitio mediante el índice de similitud de Jaccard que expresa el grado en el que las comunidades son semejantes por las especies presentes en ellas (Moreno, 2001). Estos cálculos permitirán establecer la tasa de recambio de especies a lo largo del día, estos análisis se realizaron la aplicación de libre acceso en internet iNEXT (iNterpolation/EXTrapolation) (Chao et al., 2014).

5. RESULTADOS

En el Bosque Seco de Jorupe, se colectó un total de 1708 individuos pertenecientes a 32 especies de la Familia Nymphaldae. La riqueza y abundancia de especies estuvo distribuida de manera un tanto homogénea entre los tres periodos del día, con un poco más especies e individuos en la mañana y menos especies de individuos al medio día (Tabla 1, Fig. 2). Se registraron 11 singletons y 3 doubletons. *Hamadryas amphicloe* fue la especie más abundante con 809 individuos (47,36% de toda la muestra), *Fountainea ryphea* fue la segunda especie más abundante con 481 individuos (28,16% de toda la muestra) (Anexo 1).

Tabla 1. Riqueza de especies y Abundancia de mariposas particionadas en períodos en el día en las localidades Bosque Seco Jorupe y Bosque de Transición Lalo Loor.

	Bosque Seco de Jorupe				Bosque Seco Lalo Loor			
	Mañana	Medio día	Tarde	TOTAL	Mañana	Medio día	Tarde	TOTAL
Abundancia	859	362	487	1708	271	87	163	521
Riqueza de especies	25	18	22	32	44	23	31	56

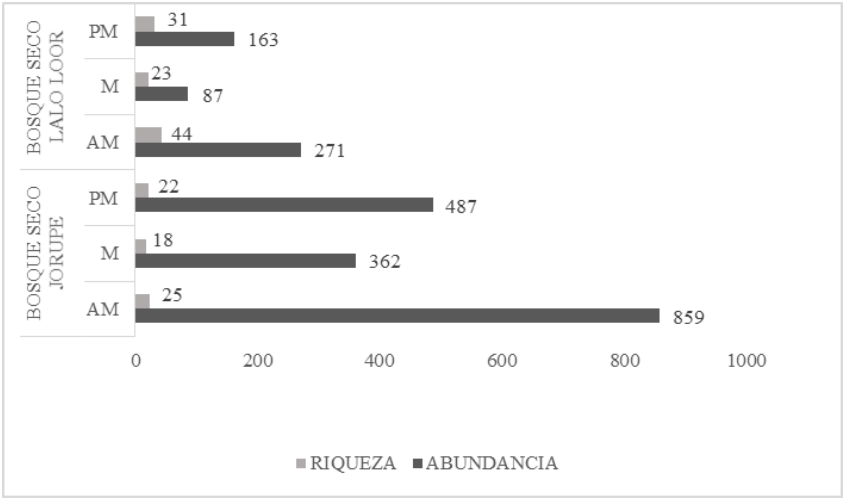


Figura 2. Histograma de Riqueza-Abundancia de mariposas en diferentes períodos del día en las localidades Bosque Seco Jorupe y Bosque de Transición Lalo Loor.

En el Bosque de Transición Lalo Loor de Manabí, se colectaron menos individuos que en el Bosque Seco de Jorupe (un total de 522 individuos) pero más especies (56 especies de la familia Nymphalidae). La riqueza y abundancia de especies estuvo distribuida de manera heterogénea entre los tres periodos del día, con más especies e individuos en la mañana y menos especies e individuos al medio día (Tabla 1, Fig. 2). Fueron registrados 17 singletons y 5 doubletons. *Archaeoprepona demophon* y *Morpho helenor* fueron las especies más abundantes con 58 individuos cada una (11,3% de toda la muestra) (Anexo 2).

La curva de acumulación de especies llegó a estabilizarse, lo que muestra una buena representatividad de la muestra tanto en el Bosque Seco Jorupe como en el Bosque de Transición Lalo Loor (Fig. 3). El estimador de riqueza Chao 1 en el Bosque Seco Jorupe indica 38 especies esperadas, de las que se registraron 32 especies, por lo que se alcanzó una efectividad de muestreo del 84%. Mientras tanto, el estimador de riqueza Chao 1 en el Bosque de Transición Lalo Loor indica 69 especies esperadas, de las que se registraron 56 especies, alcanzando el 81% de efectividad de muestreo (Fig. 4). Según Chao1 e intervalos de confianza, se evidenció la diferencia significativa en cuanto a la riqueza de especies entre el Bosque Seco Jorupe y el Bosque de transición Lalo Loor (mayor riqueza) (Fig. 4).

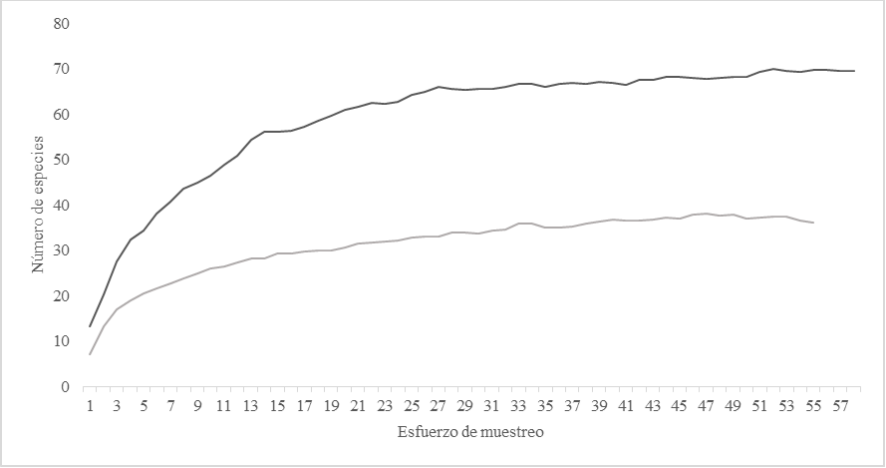


Figura 3. Curva de acumulación de especies calculada para cada sitio de muestreo. Bosque Seco Jorupe (gris), Bosque Seco Lalo Loor (negro).

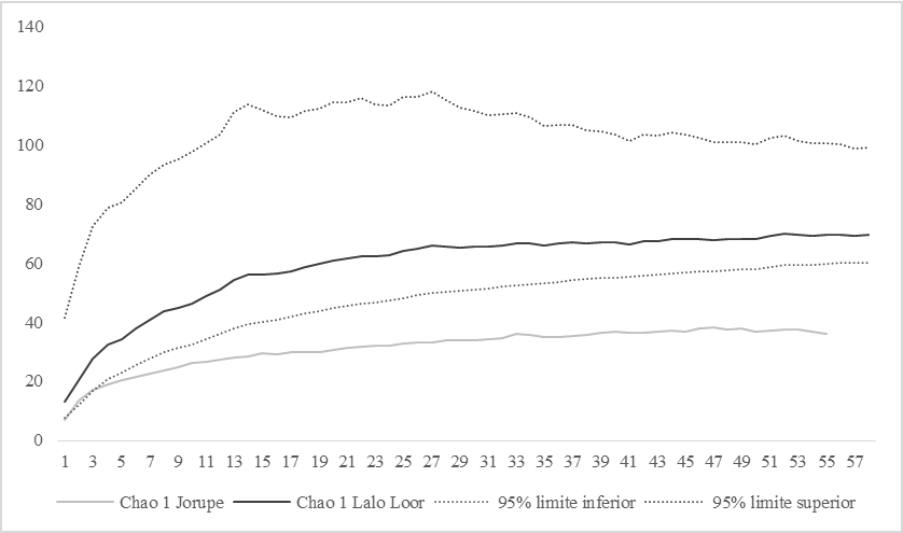


Figura 4. Chao 1. Bosque Seco Jorupe (gris), Bosque de Transición Lalo Loor (negro).

5.1 DIVERSIDAD ALFA

El índice de diversidad de Simpson (1-D) en el Bosque de Transición Lalo Loor muestra valores altos de diversidad en la comunidad de la mañana (0,9445), mediodía (0,918) y tarde (0,8961) (Tabla 2), estos resultados muestran alta equidad en el ecosistema y una comunidad muy diversa. Por el contrario, en el Bosque Seco de Jorupe el índice de diversidad de Simpson (1-D) muestra valores más bajos de diversidad en comparación a Lalo Loor, comunidad de la mañana (0,7108), medio día (0,6577) y tarde (0,671) (Tabla 2), lo que demuestra que la comunidad de esta localidad es menos diversa. Dentro de los periodos del día en cada bosque se muestra que el periodo de la mañana es más diverso en ambos sitios.

Tabla 2. Índice de diversidad de dominancia de las comunidades de mariposas presentes en los 3 períodos del día en las localidades Bosque Seco Jorupe y Bosque de Transición Lalo Loor.

	Bosque Seco de Jorupe			Bosque de Transición Lalo Loor		
	Mañana	**Medio día**	**Tarde**	**Mañana**	**Medio día**	**Tarde**
Índice de Simpson 1-D	0,7108	0,6577	0,671	0,9445	0,918	0,8961

5.2 COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES

El análisis NMDS en el Bosque Seco de Jorupe muestra que la composición y estructura de la comunidad de mariposas de la mañana difiere mucho a la comunidad del medio día, que se asemeja más a la comunidad de la tarde (*Stress=0,17*) (Fig. 5 A). Los resultados del ANOSIM muestran que la diferencia en la estructura y composición entre las comunidades de mariposas de Jorupe de la mañana y la tarde es significativa ($p<0,001$), mientras que en las comunidades del medio día y la tarde no son significativas (Tabla 3). Por el contrario, los resultados del ANOSIM del Bosque de Transición Lalo Loor muestran que las diferencias entre las comunidades de los tres períodos del día son altamente significativas (Tabla 3), resultados que se ven claramente en el NMDS (*Stress=0,12*) (Fig. 5 B). Estos datos muestran un mayor particionamiento de nicho temporal diario en el Bosque de Transición de Lalo Loor en comparación al Bosque Seco de Jorupe, que es el menos diverso.

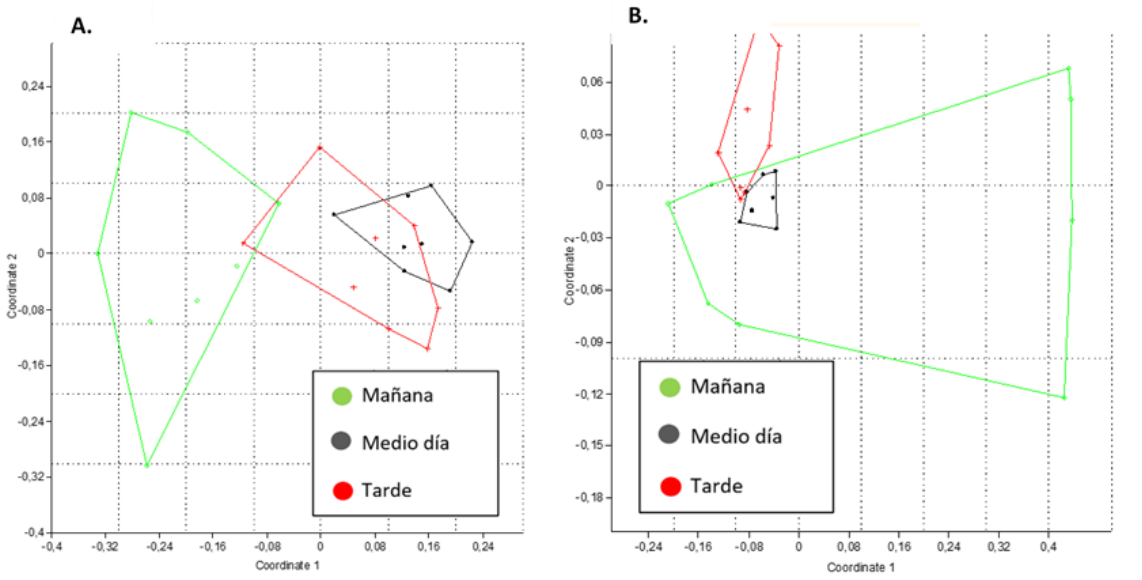


Figura 5. Resultados del NMDS usando la medida de similitud de Bray-Curtis. (A) Muestra la diferencia en la composición de las comunidades de mariposas en los tres periodos del día en Jorupe (Stress=0,1767, R^2 Eje 1=0,7225 y R^2 Eje2= 0,2394). **(B)** Muestra la diferencia en la composición de las comunidades de mariposas en los tres periodos del día en el Bosque de Transición Lalo Loor (Stress=0,1282, R^2 Eje 1=0,77 y R^2 Eje2= 0,25).

Tabla 3. Resultados de los análisis ANOSIM entre las comunidades de mariposas de cada periodo del día en el Bosque Seco Jorupe R=0,44 y el Bosque de Transición Lalo Loor R=0,24.

	Bosque Seco de Jorupe			Bosque Seco Lalo Loor		
	AM	**M**	**PM**	**AM**	**M**	**PM**
AM		0	0,0006	0	0,0041	0,0242
M	0		0,2615	0,0041	0	0,008
PM	0,0006	0,2615		0,0242	0,008	0

5.3 RECAMBIO DE ESPECIES ENTRE COMUNIDADES

Los análisis realizados en el programa Spider (Moreno, 2001) muestran que en el Bosque de Jorupe las tres comunidades de los tres períodos del día comparten entre ellas un total de 13 especies. Las comunidades de la mañana y la

tarde son las que más especies comparten entre ellas, con un total de 16 especies compartidas (Fig. 6 A).

El índice de similitud de Jaccard para estas comunidades es alto (0,7819), resultado que sugiere un bajo grado de recambio de especies entre comunidades, es decir una baja diversidad beta y un bajo particionamiento de nicho temporal durante el día. Por el contrario en el Bosque de Transición Lalo Loor, las tres comunidades de los tres períodos del día comparten entre ellas un total de 14 especies. Al igual que en Jorupe, las comunidades de la mañana y la tarde son las que más especies comparten entre ellas, con un total de 21 especies compartidas (Fig. 6 B). El índice de similitud de Jaccard para estas comunidades es bajo (0,394) resultado que sugiere un alto grado de recambio de especies entre comunidades, es decir una alta diversidad beta y un mayor particionamiento de nicho temporal diario en comparación al Bosque Seco de Jorupe.

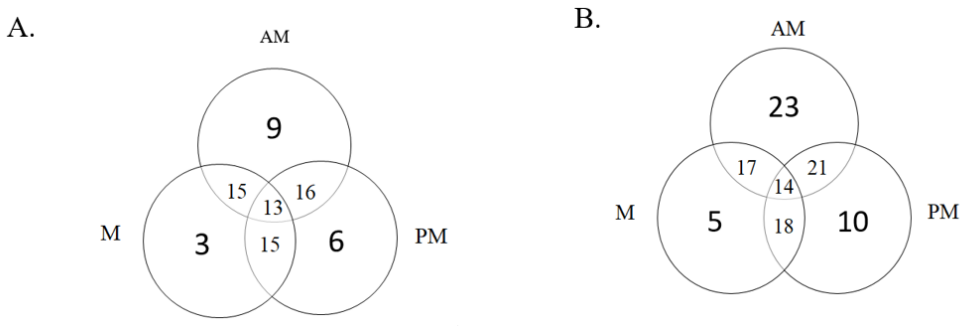


Figura 6. Diagrama con el número de especies exclusivas y compartidas en cada período del día en los sitios. (A) Bosque Seco de Jorupe y **(B)** Bosque de Transición Lalo Loor.

El análisis de SIMPER muestra que las especies que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día en el Bosque Seco de Jorupe fueron *Hammadryas amphichloe* y *Fountainea ryphea* (Tabla 4 A), las especies más numerosas en este estudio que comprenden el 75,52% de toda la muestra. Las 11 especies singletons y 3 especies doubletons contribuyeron en menos cantidad a la separación de las comunidades, mostrando una disimilitud global promedio de 37,47. Así mismo, las especies que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día en el Bosque de Transición Lalo Loor fueron

Morpho helenor, *Fountainea ryphea*, *Archaeoprepona demophon* y *Hammadryas amphinome* (Tabla 4 B), las especies más numerosas en este estudio que comprenden el 38,8% de toda la muestra. Las 17 especies singletons y 5 especies doubletons contribuyeron en menos cantidad a la separación de las comunidades, mostrando una disimilitud global promedio de 73,2.

Tabla 4. Resultados del análisis de SIMPER analizando los tres períodos del día juntos. Se muestra la contribución relativa (Cont.) de las diferentes especies a la comunidad a lo largo del día y el porcentaje acumulativo (Cu.%) de cada especie. A. Bosque Seco de Jorupe y B. Bosque de Transición Lalo Loor.

A.

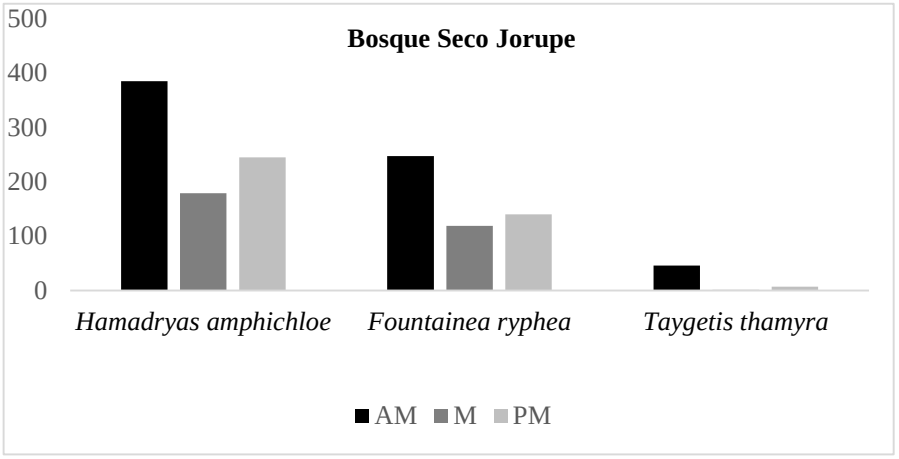
Bosque Seco de Jorupe					
Especies	**Cont.**	**Cu. %**	**AM**	**M**	**PM**
Hamadryas amphichloe	12,74	33,99	48,1	22,4	30,6
Fountainea ryphea	8,633	57,03	30,3	13,8	16,1
Taygetis thamyra	2,458	63,59	5,75	0,125	0,875
Elzunia pavonii	2,276	69,66	5,5	1	0,875
Cissia pompilia	2,18	75,48	4,63	2,38	3
Diaethria ceryx	1,524	79,55	2,38	0,875	1,88
Hermeuptychia hermes	1,296	83,01	2,25	1,38	1,63
Fountainea ryphea	0,8722	85,34	0,625	1,13	1,38
Hamadryas amphinome	0,7834	87,43	0,75	0,125	1,13
Archaeoprepona demophon	0,7359	89,39	1,63	0,375	0,125

B.

Bosque de Transición Lalo Loor					
Especies	**Cont.**	**Cu. %**	**AM**	**M**	**PM**
Morpho helenor	6,928	9,464	2,88	0,75	3,63
Fountainea ryphea	5,867	17,48	1,25	1,13	3,75
Archaeoprepona demophon	5,671	25,23	3,38	1,13	2,75
Hamadryas amphinome	5,086	32,17	3,25	0,375	1,13
Myscelia cyaniris	4,877	38,83	2,13	1,38	2,13
Pareuptychia binocula	4,533	45,03	2,13	1,63	0,5
Taygetis thamyra	3,748	50,15	2,88	0	0,375
Taygetis nympha	2,782	53,95	2,25	0	0
Achlyodes busirus	2,627	57,53	0,75	0,125	0,75
Cissia sp1	2,565	61,04	1,13	0,875	0,25

En cuanto a la distribución a lo largo del día de las especies que más contribuyen a la separación de comunidades a lo largo del día, en el Bosque Seco Lalo Loor las especies *Hamadryas amphichloe*, *Fountainea ryphea* y *Taygetis thamyra*, no muestran un particionamiento de nicho temporal a lo largo del día tan evidente (Fig. 7 A). Sin embargo, en el Bosque de Transición Lalo Loor las especies más abundantes *Morpho helenor*, *Fountainea ryphea y Archeoprepona demophon* muestran un particionamiento de nicho temporal a lo largo del día más marcado (Fig. 7 B) (Anexo 1 y 2).

A.



B.

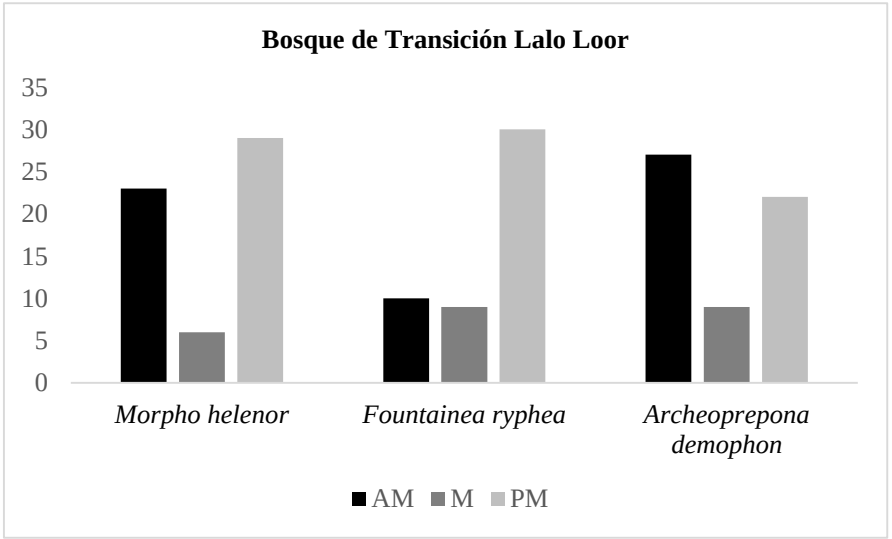


Figura 7. Diagrama con la abundancia de las especies que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día. (A) Bosque Seco de Jorupe y **(B)** Bosque de Transición Lalo Loor.

6. DISCUSIÓN

Las hipótesis del gradiente latitudinal de diversidad dejan claro que la riqueza de especies llega a su pico en las regiones ecuatoriales y decrece con la latitud en todos los grupos taxonómicos. Los resultados obtenidos en este estudio muestran que este patrón aún se mantiene a una escala más pequeña. A pesar de la corta distancia (730 km) entre el Bosque de Transición Lalo Loor de Manabí y el Bosque Seco de Jorupe la diferencia de la diversidad y riqueza de especies en estos dos sitios prevalece, siendo el Bosque de Transición Lalo Loor de Manabí más diverso. Por otro lado, este estudio, el primero que muestra esta relación enfocado en mariposas Neotropicales, demuestra que existe un mayor particionamiento de nicho a escala temporal diaria en el bosque de transición, en comparación al bosque seco, factor que podría explicar en parte la mayor diversidad de especies en el bosque de transición.

La diferencia en la diversidad entre el bosque de transición y el bosque seco se atribuye esta diferencia de a las condiciones ambientales más estables y húmedas que presenta un bosque de transición en comparación a las condiciones menos estables y más secas de un bosque seco. El estudio realizado con palmas (Borchsenius y Moraes, 2006) muestra que este patrón de abundancia hacia el norte está además relacionado con una mayor complejidad topográfica y la presencia de un mayor rango de ecosistemas con prevalencia de ambientes húmedos y va disminuyendo mientras se acerca al sur de esta región.

A pesar de que los estudios sobre los patrones de diversidad en mariposas e insectos tropicales en general son aún muy escasos (Checa et al., 2019; Dufour et al., 2017; Chazot et al., 2014; Donoso, 2013; Grøtan et al., 2014; Pircz et al., 2013), es muy probable que este grupo pueda mostrar patrones similares a otros organismos mejor estudiados.

Uno de los factores influyente en el patrón de diversidad, reflejado en este estudio, es la convergencia de las dos corrientes marinas (Humboldt y El Niño) frente a las costas de la Provincia de Manabí, dividiendo a la costa ecuatoriana en dos zonas biogeográficas climatológicamente diferentes, al norte con características cálidas y húmedas propias del Chocó y al sur con características áridas y secas, propias de la región Tumbesina (Varela y Ron, 2018; Bravo, 2014).

El Bosque Lalo Loor se encuentra precisamente en la zona de transición

de estas dos regiones, con condiciones climáticas un poco más favorables (mayor precipitación) para una mayor producción primaria y disponibilidad de energía que se correlacionan positivamente con la riqueza y diversidad de especies de mariposas (Hawkins et al., 2003), en comparación al Bosque seco Lalo Loor en donde las condiciones climáticas son mucho más secas y la producción primaria y disponibilidad de energía es menor.

Los estudios sobre la competencia en las comunidades de mariposas tropicales es muy limitada (Grøtan et al., 2012), Checa et al. (2019) confirma que es difícil predecir cómo la competencia puede variar a lo largo de los gradientes ambientales. Los resultados mostrados en este estudio sugieren que otro factor que podría explicar el patrón de diversidad es evitar esta competencia por medio del particionamiento de nicho a escala temporal. El Bosque de Transición Lalo Loor que presenta condiciones climáticas más estables y beneficiosas y que alberga una mayor diversidad de especies (56) permite un mayor nicho de especialización como resultado de la competencia continua, permitiendo que más especies coexistan, mientras que en el Bosque Seco de Jorupe que presenta un clima menos favorable favorecen nichos más amplios que requieren adaptaciones específicas y por lo tanto resulta una comunidad de mariposas menos diversa (32) (Kraft et al., 2010).

Existen estudios que muestran la rotación de especies en comunidades de mariposas tropicales a nivel temporal estacional (Checa et al., 2009), sin embargo, ningún estudio se ha realizado sobre el particionamiento de nicho temporal a una escala más pequeña (horas del día). Los resultados de este estudio corroboran que además de un particionamiento de nicho temporal a nivel estacional, las comunidades de mariposas presentes en los dos bosques diferentes evidencian ciertamente un particionamiento de nicho a escala temporal diaria. Por una parte, en el Bosque de Transición de Lalo Loor se muestra una mayor diferencia entre las comunidades de mariposas presentes en los tres periodos del día muestreados, lo que sugiere la explicación de una mayor diversidad y riqueza de especies de este bosque. Por el contrario, las comunidades de mariposas del Bosque Seco de Jorupe muestran una menor diferencia entre las comunidades presentes en los tres períodos del día muestreados, lo que sugiere la explicación para una menor diversidad y riqueza de especies.

El patrón de actividad de las mariposas a lo largo del día puede estar

vinculado a diferentes factores como el comportamiento relacionado a la reproducción, alimentación, patrullaje y factores climáticos como la humedad, precipitación y temperatura ambiental. La mayoría de animales ectotermos no tienen una regulación térmica fisiológica, por lo tanto, deben optar por evolucionar estrategias termoreguladoras conductuales, esto quiere decir que su comportamiento y actividad puede variar según sus necesidades de termorregulación, como exploración de diferentes microhábitats o cambio en los horarios de las actividades diarias, lo que les permite explotar conductualmente la heterogeneidad local para mantener su temperatura corporal en el nivel más óptimo y mejorar el funcionamiento de sus procesos fisiológicos en poco tiempo, lo que facilita la supervivencia de las especies. (Kleckova y Klecka, 2016; Sunday et al., 2014; Slamova et al., 2011).

El estudio realizado por Kleckova y Klecka (2016) coinciden que las mariposas termorregulan de manera conductual, pero sus estrategias termorreguladoras y sus temperaturas corporales preferidas no son las mismas en todas las familias, ni siquera en mariposas del mismo género; es decir, especies individuales tienen requisitos diferentes en cuanto a sus estrategias termorreguladoras.

Los resultados presentados en este estudio reflejan claramente estas estrategias de incrementar su actividad en ciertos períodos del día. En donde las especies más abundantes *Morpho helenor, Fountainea ryphea* y *Archeoprepona demophon* del Bosque de Transición Lalo Loor, al igual que las especies *Hamadryas amphichloe, Fountainea ryphea* y *Taygetis thamyra* del Bosque Seco Jorupe presentan un particionamiento un patrón similar de menor actividad en horas del mediodía (Fig. 6 A y B), comportamiento que podría ser causado por la necesidad de la mayoría de especies de evitar el sobrecalentamiento corporal, en este período del día en donde la temperatura aumenta significativamente en ambos bosques. Sin embargo, se identifica que otras especies en ambos bosques se comportan de diferente manera y mantienen una alta actividad en este período del día (Fig. 6 A y B), evidenciando un particionamiento de nicho temporal a escala de horas del día, permitiendo una mejor coexistencia entre especies.

7. CONCLUSIONES

1. Las especies de mariposas que habitan en el Bosque de transición Lalo Loor presentan un particionamiento de nicho ecológico a una escala temporal diaria más marcado que las especies del Bosque Seco Lalo Loor, este comportamiento podría facilitar la convivencia entre especies simpátricas.

2. El Bosque Seco de Jorupe muestra una comunidad de mariposas menos diverso y rico en especies que el Bosque de transición Lalo Loor. En el Bosque Seco de Jorupe se colectó un total de 1708 individuos pertenecientes a 32 especies de la Familia Nymphalidae, mientras que en el Bosque de transición Lalo Loor se colectó un total de 522 individuos pertenecientes a 56 especies de la misma familia.
3. La riqueza y abundancia de especies estuvo distribuida de manera heterogénea entre los tres periodos del día en ambos sitios. Sin embargo, se destaca que el periodo de la mañana es más diverso en ambos sitios.
4. La estructura y composición de las especies de mariposas del Bosque Seco de Jorupe no muestran una diferencia significativa en los diferentes períodos del día muestreados. Mientras que en el Bosque de transición Lalo Loor si se evidencia una diferencia significativa entre los tres períodos del día muestreados.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agruirre, Z., Kvist, L. y Sánchez, O. (2006). Bosques secos en Ecuador y su diversidad. Botánia Económica de los Andes Centrales. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 162-187.

guirre, P. (208). Propuesta para el Desarrollo Turístico en la Estación Biológica Lalo Loor, Cantón Jama, Provincia de Manabí. Tesis previa a la obtención de Título de Ingeniería en Gestión Turística y Conservación Ambiental. Universidad Tecnológica Equinoccial, Quito, Ecuador.

Aguirre, Z. (2012). Especies forestales de los bosques secos del Ecuador. Guía dendrológica para su identificación y caracterización. Proyecto Manejo Sostenible ante el Cambio Climático. MAE/FAO. Quito, Ecuador. 140 p.

Alanara, A., Burns, M. y Metcalfe N. (2001). Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. Journal of Animal Ecology. 70: 980-986.

Albrecht, M., y Gotelli, N.J. (2001). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. Oecologia. 126: 134-141.

Artieda, N. (2017). Particionamiento del nicho temporal en una comunidad de mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) en un bosque seco del Occidente Ecuatoriano. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Borchsenius, F., Moraes, M. (2006). Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae). Botánica Económica de los Andes Centrales. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, 2006: 412-433.

Bravo, E. (2014). La Biodiversidad en el Ecuador. Universidad Politécnica Salesiana. Editorial Universitaria Abya-Yala. Quito-Ecuador.

Colwell, R., Mao, C., Chang, J. (2005). Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. 73-84.

Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93:2533–2547.

Chao, A., Gotelli, N., Hsieh, T., Sander, E., Ma, K., Colwell, R., Ellison, A. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs. 84 (1): 45-67.

Chávez, R. (2017). Propuesta de áreas prioritarias de conservación de la diversidad beta de la región costa centro del ecuador a través de la iniciativa REDD+ y otras iniciativas privadas (Reserva Ecológica Lalo Loor). Disertación Previa La Obtención Del Título De Ingeniero Geógrafo En Gestión Ambiental. Pontificia Universidad Católica Del Ecuador Facultad De Ciencias Humanas Escuela De Geografía. Quito, Ecuador.

Chazot, N., Willmott, K.R., Santacruz, P., Toportov, A., Hill, R., Jiggins, C. & Elias, M. (2014). Mutualistic mimicry and filtering by altitude shape the structure of Andean butterfly communities. The American Naturalist, 183, 26-39.

Checa, M. F., Barragán A., Rodríguez, J., Christman, M. (2009). Temporal abundance patterns of butterfly communities. Annales de la Société entomologique de Frence. 45(4):470-486. 45 (4): 470-486.

Checa, M. F. (2010). The relationship between climate, habitat and butterfly community structure in an Ecuadorian dry forest. Thesis of Master of Science. University of Florida.

Checa, M. F., Rodriguez J., Willmott K., Liger B. (2014). Microclimate Variability Significantly Affects the Composition, Abundance and Phenology of Butterfly Communities in a Highly Threatened Neotropical Dry Forest. Florida Entomologist, 97(1):1-13. 2014.

Checa, M.F., Donoso, D., Levy, E., Rodriguez, J., Willmott, K. (2019). Assembly mechanisms of Neotropical butterfly communities along an environmental gradient. doi: http://dx.doi.org/10.1101/632067. bioRxiv preprint first posted online May. 8, 2019.

Chilán, Y., Valencia, H., Mensoza, I. (2015). Ecoturismo en el Bosque Protector Lalo Loor, cantón Jama Manabí Ecuador. Tesis previa a la obtención de Título de Ingeniería en Turismo, Escuela Superior Politécnica Agropecuaria de Manabí

ESPAM. Manabí, Ecuador.Clarke, K. R., y Warwick, R. M. (2001). Change in marine communities: an approach to Statistical analysis and interpretation. PRIMER-E Ltd, Plym- outh, UK.

Courtney, S. y Chew, P. (1987). Coexistence and host use by a large community of Pierid butterflies: habit is the templet. Oecologia. 71: 210 – 220.

Colwell, R. (2016). EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from simples, version 9.1.0. Recuperado de http://viceroy. eeb.uconn.edu/estimates/

De Vries P. J. (1988). Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. 1988. Journal of Research on the Lepidoptera. 26(1-4):98-108.

Dinerstein, E., Olson, D., Gram, A., Webster, S. (1995). Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones de América Latina y Caribe. Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento/Banco Mundial. Washington DC.

Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. American Scientist. 38: 209-221.

Donoso, D.A. (2013) Assembly mechanisms shaping tropical litter ant communities. Ecography, 37, 490-499.

Dufour, P., Willmott, K., Padrón, P., Xing, S., Bonebrake, T., Scheffers, R. (2018). Divergent melanism strategies in Andean butterfly communities structure diversity patterns and climate responses. Journal of Biogeography. 2018;1–12.

Grøtan, V. et al. 2012. Seasonal cycles of species diversity and similarity in a tropical butterfly community. – J. Anim. Ecol. 81: 714–723.

Grøtan, R. Lande, I. A. Chacon y P. J. DeVries (2014). Seasonal cycles of diversity and similarity in a Central American rainforest butterfly community. Ecography 37: 509–516, 2014.

Hawkins, B., Porter, E., Felizola D., José A. (2003). Productivity and History as Predictors of the Latitudinal Diversity Gradient of Terrestrial Birds. Ecology. 84(6): 1608-1623.

Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. The American Naturaliste. 163:192-211.

Jablonski, D., Huang, S., Roy, K., Valentine, J. (2016). Shaping the Latitudinal Diversity Gradient: New Perspectives from a Synthesis of Paleobiology and Biogeography. The American Naturalist. 189:1.

Jiménez, A. Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. Revista Ibérica de Aracnología. 8 (9) 151-161.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. Ecology. 88 (10) 2427-2439.

Jost, L., Chao, A. y Chazdon, R. (2011). Compositional similarity and β (beta) diversity. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. 66-84.

Kleckova, I., Klecka, J. (2016). Facing the Heat: Thermoregulation and Behaviour of Lowland Species of a Cold-Dwelling Butterfly Genus, Erebia. PLOS ONE | DOI:10.1371/journal.pone.015039.

Kraft, N.J. & Ackerly, D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. Ecological Monographs, 80, 401–422.

Kraker, C. y Cóbar, A. (2011). Uso de rarefacción para comparación de la riqueza de especies: el caso de las aves de sotobosque en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachua, Guatemala. 9 (1) 60-70.

Kronfeld-Schor, N. y Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic. 34:153–81.

Mcadam, A., Hipsley, C., Sinervo, B. (2014). On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. The American Society of Naturalists. 163(2).

Medellín, R. (1993). Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Publicaciones especiales, Volumen 1. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México. 333–353.

Mittelbach, G., Schemske, D., Cornell, H., Allen, A., Brown, J., Bush, M., Harrison, S., Hurlbert, A., Knowlton, N., Lessios, H., McCain, C., McCune, A., McDade, L., McPeek, M., Near, T., Price, T., Ricklefs, R., Roy, K., Sax, D., Schluter, D., Sobel, J., Turelli, M. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. Ecology Letters. 10 (4):315-331.

Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

Navarrete, L. (2010). Reserva Jorupe y Macará. Where to find birds in Ecuador. Ecuadorian bird and wildlife conservation.

Pech-Canche, J., Moreno, C., Halffter, G. (2011). Additive partitioning of Phyllostomid bat richness at fine and coarse spatial and temporal scales in Yucatan, Mexico. ECOSCIENCE. 18 (1): 42-51.

Pianka E. (1966). Latitudinal Gradients in species diversity. A review of concepts. The Ametican Naturalist. 100:910.

Pyrcz, T., Willmott, K., Garlacz, R., Boyer, P., Gareca, Y. (2013). Latitudinal gradient and spatial covariance in species richness of tropical Lepidoptera in the Andes. Insect Conservation and Diversity (2013) doi: 10.1111/icad.12058.

Prieto, C. y Dahners, H. (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.

Richards, S. (2012). Temporal partitioning and aggression among foragers: modeling the effects of stochasticity and individual state. Behavioral Ecology. 13(3): 427–438

Schoener, M. (1974). Resource partitioning in ecological communities. Science. 185:27–39.

Slamova, I., Klecka, I., Konvicka, M. (2011). Diurnal Behavior and Habitat Preferences of Erebia aethiops, an Aberrant Lowland Species of a Mountain Butterfly Clade. J Insect Behav (2011) 24:230–246.

Sunday, J., Bates, A., Kearney, M., Colwell, R., Dulvy, N., Longino, J., Huey, R. (2014). Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. PNAS. Vol. 11. No.15.

Tokeshi, M. (1986). Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: A null model analysis of a epiphytic shironomid community. Journal of Animal Ecology. 55(2):491-506.

Valeix, M., Chammaillé-Jammes, S., Hervé, F. (2007). Interference competition and temporal niche sifts: elephants and herbivore communities at waterholes. Behavioral Ecology. 153:739-748.

Varela, L. A., Ron, S. R. (2018). Geografía y clima del Ecuador. BIOWEB. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible en <https://bioweb.bio/geografiaClima.html/> Consulta: 31 de enero 2019.

9. ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de especies de mariposas que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día en el Bosque Seco de Jorupe. D (lado dorsal), V (lado ventral).

D V



Hamadryas amphichloe



Fountainea ryphea



Taygetis thamyra

Anexo 2. Fotografías de especies de mariposas que contribuyeron más a la separación entre comunidades a lo largo del día en el Bosque de Transición Lalo Loor. D (lado dorsal), V (lado ventral).

D V



Morpho helenor



Fountainea ryphea



Archaeoprepona demophon