PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

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

Disertación previa a la obtención de título de Licenciada

en Ciencias Biológicas

CAMILA A. RODRÍGUEZ ESTRELLA

Quito, 2013

Carta de Certificación

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Camila Alexandra Rodríguez Estrella 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

A la pachamama,

mis abuelos,

mi pequeña Ema.

A todos los seres que llenan de amor, aprendizaje

y alegría a mi vida.

AGRADECIMIENTOS

A toda mi familia, por ser un ejemplo de amor, solidaridad, generosidad, fortaleza y trabajo honesto; por ayudarme a culminar esta etapa de mi vida.

A María F. Checa por su ayuda incondicional en la realización de este trabajo, por compartir su conocimiento e interés en el estudio y conservación del mundo de las mariposas. A Julio Sanchéz por toda su ayuda para la realización de los análisis bioestadísticos. A Álvaro Barragán y Verónica Crespo por su tiempo y contribución en mi trabajo. A Katya Romoleroux por su apoyo durante tantos años en la carrera de Biología. Al museo de Investrebrados QCAZ-I, especialmente a Fernanda Salazar.

A todos mis amigos, por todo el tiempo compartido, por todo su cariño y apoyo incondicional.

A todas las personas que de alguna manera ayudaron a la realización de este trabajo y que contribuyeron con su conocimiento.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS v

TABLA DE CONTENIDOS vi

LISTA DE FIGURAS viii

LISTA DE TABLAS ix

LISTA DE ANEXOS x

1 RESUMEN 1

2 ABSTRACT 3

3 INTRODUCCIÓN 5

3.1 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO 11

3.2 OBJETIVOS 12

3.3 ÁREA DE ESTUDIO 13

4 MATERIALES Y MÉTODOS 14

4.1 METODOLOGÍA 14

4.2 IDENTIFICACIÓN DE SEXOS 14

4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS 15

5 RESULTADOS 17

5.1 IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES 17

5.2 EFICIENCIA DE CADA CEBO EN RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE MARIPOSAS; COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE LAS MUESTRAS 17

5.3 EFICIENCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE CADA CEBO POR SEXO 19

5.4 EFICIENCIA DE CEBOS POR CADA GREMIO Y SEXO 21

6 DISCUSIÓN 23

6.1 DIFERENCIAS TEMPORALES Y ESPACIALES EN LA EFICIENCIA DE CEBOS A NIVEL DE ESPECIES E INDIVIDUOS; COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS MUESTRAS 23

6.2 DIFERENCIAS DE EFICIENCIA, COMPOSICÍON Y ESTRCUTURADE CEBOS A NIVEL DE SEXOS 28

6.3 DIFERENCIAS EN LA EFICIENCIA DE CEBOS ENTRE GREMIOS 33

6.4 CONCLUSIONES 35

6.5 RECOMENDACIONES 36

6.6 FUTUROS ESTUDIOS 37

7 LITERATURA CITADA 40

8 FIGURAS 48

10 TABLAS 60

11 ANEXOS 64

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la ubicación de la Reserva del Bosque Seco Lalo Loor (BSLL) en la provincia de Manabí, Ecuador.. 48

Figura 2.Variación del número de especies colectadas a lo largo del año en cada cebo. 49

Figura 3. Variación de la abundancia de individuos colectados a lo largo del año en cada cebo. 50

Figura 4. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos y estación, respecto a la riqueza de especies.. 51

Figura 5. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos y estación, respecto a la abundancia de individuos.. 52

Figura 6. Gráfico de las medias en respuesta a factores: cebos y microhábitat, respecto a la riqueza de especies. 53

Figura 7. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos y microhábitat; respecto a la abundancia de individuos.. 54

Figura 8. Resultado del NMDS de la composición de las especies en cada cebo por cada estación y microhábitat.. 55

Figura 9. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos con cada sexo. 56

Figura 10. Resultado del NMDS de la composición de sexos en cada cebo y estación. 57

Figura 11. Resultado del NMDS de la composición de sexos en cada cebo y microhábitat 58

Figura 12. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos y gremio. 59

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resultados obtenidos en el modelo linear general (GLM) para riqueza de especies en cada cebo y las interacciones con microhábitat y estación. 60

Tabla 2. Resultados obtenidos en el modelo linear general (GLM) para abundancia en cada cebo y las interacciones con microhábitat, estación y sexos. 61

Tabla 3. Resultados del ANOSIM para la composición de especies en cada cebo por cada estación y microhábitat. 62

Tabla 4. Resultados del ANOSIM para la composición de los sexos de las especies en cada cebo y estación 62

Tabla 5. Resultados del ANOSIM para la composición de los sexos de las especies cada cebo en cada microhábitat 63

Tabla 6. Resultados obtenidos en el modelo linear general (GLM) para la abundancia de gremios en cada cebo y su interación con cada sexo. 63

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de caracteres de cada especie utilizados para la identificación sexual…….64

Anexo 2. Ejemplos de caracteres usados para la identificación sexual de los individuos…….70

Anexo 3. Número de machos y hembras identificados por cada especie……..72

Anexo 4. Número de individuos colectados de cada especie en cada cebo según su gremio, subfamilia y sexo……..74

Anexo 5. Número de individuos de cada especie colectados en cada cebo durante cada y en cada microhábitat……..76

Anexo 6. Resultados observados en cada subfamilia……78

1 RESUMEN

Las mariposas han sido ampliamente usadas en estudios ecológicos y de conservación en regiones temperadas; sin embargo, estos estudios son escasos en los trópicos. Los censos de biodiversidad tienen como objetivo recopilar información en diferentes puntos del tiempo y espacio para evaluar el estado de un ecosistema y hacer inferencias sobre cambios a lo largo del tiempo.Es necesario un método estandarizado y efectivo de muestreo, el cual involucre estudios a largo plazo que sean comparables entre sí. Esto ha sido posible gracias a una metodología de colecta basadaen trampas con cebos. Se ha observado que distintos cebos (específicamente carroña y fruta en descomposición) poseen diferencias en su nivel de atracción, de hecho se ha sugerido que la eficiencia de estos cebos puede variar temporal y espacialmente. En efecto, este estudio confirmó esta hipótesis para lasmariposas de la familia Nymphalidae de una comunidad del Bosque Seco Lalo Loor, Manabí. Al contrario de lo observado en el bosque lluvioso amazónico, el cebo de banano fue más eficiente tanto en riqueza de especies como en abundancia. Sin embargo, varias especies se colectaron en un solo tipo de cebo. La eficiencia de cada cebo, así como la composición y estructura de las muestras en ambos, se diferenció temporal y espacialmente. El cebo de camarón fue altamente preferido por los machos y el cebo de banano atrajo por igual a ambos sexos. La composición y estructura de sexos de las especies de las muestras varió entre cada estación y microhábitat. Además, la eficiencia de atracción de los cebos fue distinta a nivel de gremios: las mariposas nectarívoras prefirieron altamente el cebo de camarón, mientras que las frugívoras el de banano; los machos nectarívoros prefirieron más el cebo de camarón que los frugívoros y las hembras frugívoras más el cebo de banano que las nectarívoras.Estos resultados enfatizan la necesidad de analizar la eficiencia de los cebos

durante el diseño de estudios de campo, ya que ésta puede cambiar según la ubicación geográfica y la estación a la cual se realice. En este bosque, los dos cebos en conjunto lograron una mejor estimación de biodiversidad, por lo tanto se sugiere el uso de ambos. Sin embargo, es pertinente remarcar que el cebo de camarón puede crear sesgos cuando se necesite estudiar la relación real entre las tasas de sexos. Adicionalmente se sugiere que la eficiencia de cebos varía a nivel regional, yque puede estar influenciada especialmente por los distintos gradientes de salinidad, ya que la búsqueda de sodio es uno de los principales motivos de la alimentación en carroña.

Palabras clave: cebos, ecología, Nymphalidae, preferencia alimenticias, trampas

2 ABSTRACT

Butterflies have been widely used in conservation studies; however, there are few ecological and conservation studies in tropical butterflies. The aim of diversity surveys is to collect information at different points of time and space to assess the state of an ecosystem and make inferences about changes over time. We need a standardized and effective method of sampling, which involves long-term and comparable studies. Collection methodology based on baited traps makes this possible. It has been observed that different baits (specifically rotting fruit and carrion) differ in their level of attraction. In fact, it has been suggested that their effectiveness varies both temporally and spatially. This study confirmed this hypothesis for a community ofbutterflies of theNymphalidae family in a tropical dry forest of Ecuador. In contrast to results obtained in the Amazon rainforest, banana bait was more efficient for both species richness and abundance. However, several species were collected in a single type of bait. The efficiency of each bait differed temporally and spatially, and these results were also reflected in the composition and structure of the samples. The shrimp bait was highly preferred by males; while the banana bait attracted both sexes equally. The composition and structure of sex of species in the samples varied between seasons and microhabitats. Furthermore, the efficiency of attraction was different at a guild level: flower-feeder butterflies significantly preferred shrimp bait, while the fruit-feeders preferred the banana one; flower-feeder males preferred the shrimp bait compared to fruit-feeders, and fruit-feeder females preferred more the banana bait rather than flower-feeders. These results emphasize the need to evaluate the efficiency of baits when designing field studies, as it may change depending on geographic location and season. In this forest, biodiversity was better estimated using the two baits, so we

recommend the use of both in future studies. However, it is important to note that the shrimp bait may create biases in sex ratios. Additionally, this study suggests that the efficiency of baits varies regionally, and it can be particularly influenced by different salinity gradients. This occurs because butterflies use carrion baits principally as sodium sources.

Key words: baits, ecology, feedding preferences, Nymphalidae, tramps

3 INTRODUCCIÓN

Las mariposas han sido ampliamente usadas en estudios de conservación (Brown y Freitas, 2000; Daily y Ehrlich, 1995; Ribeiro y Freitas, 2012; Sparrow *et al.*, 1994; Thomas, 2005). Esto se debe a que son consideradas eficientes bioindicadores pues, además de poseer niveles de diversidad manejables, tener tiempos generacionales cortos y ser ampliamente conocidas taxonómica y ecológicamente (Bonebraker, 2010, Kremen, 1992, Thomas, 2005); proveen información sobre factores bióticos y abióticos de su ecosistema (Fleishman y Murphy, 2009). Esto ocurre porque muestran respuestas rápidas a cambios en los factores climáticos (temperatura, humedad, precipitación), estructura vegetal, altitud y nivel de luminosidad de su hábitat o microhábitat (Kremen, 1992; Checa *et al.*, 2009;Checa *et al.*, en imprenta;Raguso y Gloster, 1993), los cuales determinan su distribución, abundancia, ensamblaje, demografía, estratificación y comportamiento (Brown y Freitas, 2000; DeVries, 1988; DeVries *et al.*, 1997; 1999a; Checa, 2009; Hill *et al.*, 2001; Warren *et al.*, 2001). De hecho, las primeras investigaciones que demostraron respuestas de la fauna ante el cambio climático fueron realizadas con mariposas (Parmesan, 2006).

En cuanto al ensamblaje de las comunidades de mariposas, se ha demostrado que éstas se diferencian entre estaciones y microhábitats, lo cual está significativamente relacionado con las variables microclimáticas y la estructura vegetal (Checa *et al.*, en imprenta). Por otra parte las comunidades de mariposas están conformadas tanto por especies específicas así como especies generalistas con rangos más amplios de distribución y mayor vagilidad (Sparrow *et al.*, 1994). Esto es relevante ya que especies menos comunes sirven para indicar sitios más relevantes de conservación, pero estudios de todo el grupo

taxonómico nos ayudan a estimar el estado general del ecosistema en investigación (Sparrow *et al.*, 1994). Adicionalmente, el estudio y conservación de mariposas es indispensable en el sentido ecológico, ya que las mariposas cumplen funciones esenciales en los ecosistemas: como larvas por su relación con plantas hospederasy su rol como alimento de predadores insectívoros y parasitoides; ycomo adultos por ser polinizadores importantes, fuente de alimento de vertebrados y por su influencia en los procesos de descomposición (Scoble, 1992).

Nymphalidaees una de las familia más abundantes y diversas de Lepidotera, tanto ecológica como taxonómicamente, especialmente en el neotrópico (DeVries, 1987); por lo tanto, estudios sobre sus comunidades son importantes para fines de conservación, además de ser un grupo de animales carismáticos para la sociedad civil. Se conoce que los adultos de esta familia se alimentan de una gran variedad de sustratos y se sabe que, en los trópicos suelen alimentarse de fruta en descomposición (DeVries y Walla, 2001; Hamer, *et al.*, 2006) y que muchas especies forrajean en carroña (Austin y Riley, 1995; Hall y Willmott, 2000), aunque no se conoce muchos sobre este fenómeno. En todo caso a esta familia se la ha dividido en dos gremios alimenticios: las mariposas frugívoras, que se alimentan principalmente de frutas en descomposición, representadas por especies de las subfamilias Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae, y los géneros *Baleotus, Colobura*, *Tigridia*, *Historis*, *Smyrna* de la submfamilia Nymphalinae y *Adelpha* de la subfamilia Limenitidinae; y las nectarívoras, que se alimentan principalmente de néctar floral, representadas por las subfamilias Apaturinae, Danainae, Limenitidinae y Heliconiinae y el resto de géneros de Nymphalinae (DeVries, 1987; DeVries *et al*., 1999a).

En términos de conservación, el censo de las comunidades de mariposas tiene como principal objetivo recopilar información en diferentes puntos del tiempo y espacio, con el propósito de evaluar el estado de un ecosistema y hacer inferencias sobre cambios a lo largo del tiempo (Bonebrake, *et al.*, 2010). Para que los resultados de estos estudios sean válidos y logren cumplir el objetivo de usar a las comunidades de mariposas como bioindicadores, primero se debe conocer la respuesta de las mismas ante las condiciones climáticas en su ecosistema no intervenido (Fleishman y Murphy, 2009), igualmente es importante tener claro qué variables ambientales utilizar y cómo analizarlas, además de tratar de abarcar la mayor variación espacial y temporal (DeVries *et al.*, 1997; DeVries y Walla, 2001; Checa *et al.*, 2009; Fleishman y Murphy, 2009; Kremen, 1992). Lo poco que se conoce acerca de la biología poblacional, ecología, patrones de distribución, diversidad, dispersión entre otros aspectos de las mariposas en los trópicos, en comparación con aquellas de regiones temperadas, demuestra que es necesario un método estandarizado y efectivo de monitoreo (Bonebrake, *et al.*, 2010). Aquí radica la importancia de los métodos de colecta de mariposas.

Existen dos métodos de colección de mariposas: el primero y más antiguo, consiste en el uso de redes y el segundo, en el uso de trampas con cebos. Este último es relativamente nuevo y ha sido ampliamente usado en varios estudios ecológicos de mariposas tropicales (Austin y Riley, 1995; Checa *et al.*, 2009; Hall y Willmot, 2000; Hamer *et al.*, 2006; Sourakov y Emmel, 1995; DeVries, 1988; DeVries *et al.*,1997; 1999a; 1999b; DeVries y Walla, 2001). Esta metodología ha resultado efectiva en los trópicos por varias razones: 1) debido a la complejidad de la estructura de estos ecosistemas (Sparrow *et al.*, 1994), logra abarcar un mayor número de microhábitats (e.g. colectar individuos en el

dosel), 2) permite colectar especies que son más raras de observar y colectar con red, además de reducir el esfuerzo de captura (DeVries, 1987) y 3) proporciona colectas estandarizadas de un taxón definido en un mayor rango de tiempo y espacio (Checa *et al.*, 2009; DeVries *et al.*, 1997; DeVries y Walla, 2001; Kremen, 1994). El hecho de poder colocar réplicas dentro del área de estudio reduce la variancia individual de las trampas (lo que no ocurre con colección con red donde cada colector puede tener diferente nivel de experiencia) y así se puede realizar comparaciones y análisis estadísticos mucho más precisos (DeVries *et al.*, 1997). Consecuentemente, utilizar trampas como método de colección constituye una forma imparcial de obtener datos a largo plazo, -elemental para obtener representaciones reales de la diversidad de mariposas (Bonebrake *et al.*, 2010; DeVries *et al.*, 1997; Devries y Walla, 2001)- y por lo tanto, lograr estudios más efectivos, desde inventarios de especies, patrones de estratificación, patrones de actividad temporal, longevidad, estructura y densidad poblacional, dispersión, técnicas de marca-recaptura, entre otros (Austin y Riley, 1995).

Se ha estudiado poco acerca de la eficiencia de los cebos de fruta fermentada en comparación a cebos de carroña (camarón/pescado podrido). Observaciones y estudios cualitativos han podido constatar que estos cebos atraen distintamente a ciertos gremios de mariposas (Checa *et al.*, en imprenta; Hall y Willmott 2000), que la eficiencia varía entre las estaciones (Torres *et al.*, 2009) y que el camarón podrido puede ser más efectivo para atraer especies e individuos en bosques lluviosos como la Amazonia (Checa *et al.*, 2009), pero no así en bosques estacionales de la Costa (Checa *et al.*, en imprenta). Hamer *et al.* (2006) cuantificó la diversidad de especies carroñeras y frugívoras en un bosque tropical de Borneo, determinando que la diversidad y riqueza de especies en la familia Nymphalidae

fue significativamente más alta en carroña que en fruta. Sin embargo, además del estudio de Hamer *et al*. (2006), no existen investigaciones con análisis cuantitativos que determinen estadísticamente la eficiencia de los cebos como tal.

Estas diferencias de atracción pueden estar relacionadas con la eficiencia del cebo como tal o con la historia de vida de las mariposas. La composición nutricional y la capacidad de atracción entre distintos cebos pueden variar; además variaciones climáticas (e.g. variación en la temperatura o en la tasa de evaporación, la cantidad de viento o lluvia) pueden mejorar o disminuir su eficiencia (Sourakov y Emmel, 1995). Por otro lado, la eficiencia de los cebos puede diferir según las preferencias alimenticias de las familias, subfamilias, especies e incluso sexos. Estas preferencias pueden variar espacial y temporalmente según las necesidades nutricionales de los individuos (Torres *et al.*, 2009), las cuales pueden ser influenciadas tanto por la alimentación larval, el comportamiento reproductivo y de vuelo (necesidades metabólicas) como por la disponibilidad y cantidad de alimento mediados por condiciones microclimáticas (Boggs y Ross, 1993; Hall y Willmot, 2000). Las estrategias reproductivas también influencian en las preferencias alimenticias. Estudios han revelado una tendencia en los machos por forrajear en fuentes de sodio y aminoácidos, como lodo, carroña o heces, (patrón conocido con *puddling*) (Boggs y Ross, 1993; Hall y Willmot, 2000; Sculley y Boggs, 1996). Este fenómeno ocurre en especies en las que el macho provee de nutrientes a la hembra durante el apareamiento mediante el espermatóforo (Molleman *et al*., 2005a). Además, se ha demostrado que la cantidad de veces que una hembra realiza este mismo comportamiento se relaciona negativamente con el número de apareamientos que ésta efectúa (Sculley y Boggs, 1996).

Se ha observado que los cebos de carroña tienen una mayor eficiencia en cuanto a riqueza y abundancia de especies pero que atraen mucho más a machos que a hembras (Austin y Riley, 1995; Checa *et al.*, 2009; Hall y Willmot, 2000; Hamer *et al.*, 2006; Sourakov y Emmel, 1995) y que las tazas de recaptura son más bajas en estos cebos que en los de fruta podrida (Hamer *et al.*, 2006). Esto nos demuestra que para estudios en comunidades de mariposas no se puede estandarizar el uso de un solo tipo cebo. Además, vale mencionar que se ha observado que el uso de distintos cebos maximiza las tazas de captura (Austin y Riley, 1995). Sin embargo, existen escasos análisis cuantitativos que comparen el nivel de eficiencia de cebos de carroña y fruta en diferentes microhábitats o estaciones. Por esto es necesario realizar un estudio que analice estadísticamente estas diferencias y tome en cuenta la mayor cantidad de variables e interacciones posibles.

Investigar cuantitativamente la eficiencia de los diferentes cebos es de vital importancia porque el cebo debe ser considerado como un factor que podría influenciar significativamente en la colecta y en los resultados. Aún más, antes de realizar cualquier investigación se debería analizar qué tan efectivo es un tipo de cebo en determinado hábitat, en una estación determinada (e.g., lluviosa o seca) y qué porcentaje de especies e individuos del grupo objetivo logra abarcar. DeVries y Walla (2001) afirman que pueden existir variación en los resultados debido a la susceptibilidad de cada especie hacia los cebos, la cual no ha sido aún establecida; de hecho, estos autores, han sugerido que el tipo de atracción puede ser analizada únicamente mediante estudios intensivos de marca-recaptura así como también mediante el conocimiento de la historia natural de cada especie.

3.1 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

La importancia de este estudio radica en su contribución a la determinación estadística de la eficiencia de atracción que poseen dos tipos de cebos (carroña y fruta en descomposición) en una comunidad de mariposas. Además se analiza estadísticamente diferencias en la eficiencia de estos cebos en términos espaciales y temporales, y diferencias nivel de gremios alimenticios. Esta información permitirá que se diseñen estudios de campo más eficaces y precisos. Por otro lado, el conocimiento de la variación de la eficiencia de los cebos en el espacio y tiempo podrá guiar a los investigadores a identificar cuándo los resultados reflejan sesgos de la metodología utilizada más que patrones naturales de las comunidades de mariposas.

Es pertinente recalcar que las colectas y la conservación no son mutuamente exclusivas (Neild y D´Abrera, 2008) y que es gracias a las colectas que se pueden establecer listas de especies, determinar la rareza de una especie, establecer distribuciones geográficas, comparar especímenes de distintas localidades, describir nuevas especies, entre otros. Toda esta información es de vital importancia para programas de conservación de mariposas y sus ecosistemas a futuro (DeVries, 1987). Por lo tanto es importante cualquier estudio que proponga mejorar las técnicas de colecta. Por otro lado, al utilizar especímenes de museo se disminuye la intensidad de colecta en el campo optimizando recursos humanos y económicos, enfatizando la importancia de mantener museos y colecciones científicas.

Por otra parte este estudio fue realizado con especímenes pertenecientes a la comunidad de un bosque seco estacional del Ecuador. Es sumamente importante realizar estudios sobre la diversidad y ecología de las comunidades de especies en este tipo de

bosques, principalmente porque representan uno de los biomas más amenazados (menos del 2% de los remanentes permanecen intactos, Janzen, 1988) y a la vez pobremente estudiados. Futuros estudios deberían enfocarse en su conocimiento y conservación tanto por su alto endemismo al formar parte de la región tumbesina, así como por su importancia económica para varias poblaciones rurales (Aguirre *et al.*, 2006).

3.2 OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio es confirmar la hipótesis sobre la existencia de diferencias en la eficiencia de atracción entre cebo de fruta en descomposición (banano) y carroña (camarón podrido) en la comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor.

En específico se pretende:

1. Comparar la eficiencia de atracción entre cebo de carroña y fruta fermentada cuantificando el número de especies e individuos colectados en cada uno de ellos.
2. Establecer la influencia de las variaciones temporales y espaciales, así como la influencia de los sexos de las especies en la eficiencia de cada cebo mediante el análisis de las interacciones de estos con la estación (seca y lluviosa), el microhábitat (cima de colina y valle) y sexo (hembras y machos).
3. Analizar la influencia de los patrones alimenticios de las mariposas en la eficiencia de cada cebo mediante la comparación de diferencias en la atracción que ejercen a nivel de gremios alimenticios (frugívoras y nectarívoras) y su interacción con los sexos.

3.3 ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio usó los datos obtenidos en la investigación realizadas por María Fernanda Checa (Checa, 2010; Checa *et al.*, en imprenta) realizado en la Reserva Bosque Seco Lalo Loor (BSLL). Esta reserva se encuentra ubicada en la provincia de Manabí al noroeste del Ecuador (Figura 1); ocupa 200 ha de bosque seco semideciduo no intervenido, con una altitud que varía de 10 a 300 m y con una estación seca marcada, que dura cinco meses –entre julio y diciembre- (Checa *et al.*, 2010). Se caracteriza por la presencia de colinas y valles que difieren en la composición y estructura de la vegetación, lo que le permite la presencia de una mayor humedad en relación con los bosques deciduos (Aguirre *et al.*, 2006). En general, los valles presentan condiciones semejantes a bosque siempre verde, mientras que las laderas y las cimas son semejantes a bosques deciduos (Checa *et al.*, en imprenta). Además su ubicación es muy interesante pues, se sitúa en una zona de transición entre bosque húmedo tropical y bosque seco, resultado de la interacción de dos corrientes marinas: la corriente cálida de El Niño y la corriente fría de Humbolt (Aguirre *et al.*, 2006). Es un lugar donde sus condiciones heterogéneas y transicionales favorecen la creación de varios microhábitats (Checa, 2010).

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 METODOLOGÍA

Los métodos de colecta usados en el estudio de Checa *et al.* (en imprenta) se basaron en la colocación de trampas Van Someren-Rydon con dos tipos de cebos: fruta podrida (plátano fermentado por dos días) y carroña (camarón podrido por 13-18 días), las cuales fueron revisadas diariamente durante los primeros siete días de cada mes desde Junio del 2008 hasta Mayo del 2009. Se establecieron dos transectos (aproximadamente 280 m cada uno) en dos microhábitats respectivamente: cima y valle (los cuales difieren en 150 m de altitud). En cada transecto se colocaron ocho réplicas distanciadas por lo menos 40 m una de la otra, cada una con dos trampas en los distintos estratos: dosel (14-17 m en cima de colina y 18-22 m en valle,) y sotobosque (1.5 m). Los cebos se alternaron entre réplicas, por lo tanto cada cebo se usó en cuatro réplicas (Figura 1).

4.2 IDENTIFICACIÓN DE SEXOS

Se identificó el sexo de todos los especímenes colectados y almacenados en el Museo de Zoología, Sección Invertebrados (QCAZ-I) de la Universidad Católica del Ecuador, mediante la observación directa o bajo el estereoscopio, ya sea por dimorfismo sexual (variación de patrones de coloración alar o tamaño, morfología diferencial en genitalia como presencia de claspers en machos) o por la presencia de caracteres sexuales secundarios (e.g., órganos androconiales como escamas modificadas en alas, *hairpencils*). Para la gran mayoría de las especies se usó la información disponible en los libros de DeVries (1987) y Neild 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 Ithominae en la revisión de Fox (1940). La información más detallada de los caracteres utilizados para la identificación sexual por cada especie, así algunas imágenes de los mismos, consta en el Anexo 1 y 2 respectivamente.

4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para los análisis estadísticos se utilizaron los datos de sexo de los individuos, conjuntamente con los datos obtenidos en el estudio de Checa *et al.* (en imprenta) que indican el número de individuosde cada especie colectados en los distintos cebos (carroña y fruta fermentada), en cada microhábitat (cima y valle) y en diferente temporada (húmeda o seca). Además, se clasificó a las especies dentro de su respectiva subfamilia (Wahlberg *et al.*, 2009) y gremio (frugívoros o nectarívoros según DeVries, 1987). Las ocho réplicas de cada transecto del estudio de Checa *et al*. (en imprenta), se convirtieron en cuatro para estos análisis, ya que se considera a ambos cebos como una sola réplica.

Para determinar las diferencias en eficiencia de atracción de cada cebo se usó el Modelo Lineal General (GLM, por sus siglas en inglés), usando el programa *Statistical Product and Service Solutions* (SPSS), versión 18. No fue posible ensayar todas las combinaciones de los factores en forma aleatoria debido a la presencia de parcelas (cima de colina y valle), por lo tanto las repeticiones fueron consideradas como variables fijas. Para determinar que el modelo se ajusta a los datos obtenidos se calculó el coeficiente de variación (CV) en cada análisis, considerando que un valor no mayor a 30% era adecuado.

En el primer GLM, la variable dependiente fue la de riqueza de especies y las variables independientes (factores), a dos niveles cada una, fueron: cebo (banano,

camarón), estación (húmeda, seca) y microhábitat (cima, valle). Se analizó la variancia de los cebos y las interacciones de este factor con la estación y el microhábitat. Para el segundo GLM, la variable dependiente fue la abundancia de individuos y se realizó con cuatro variables independientes: las tres anteriores más el factor sexo; principalmente para determinar si existen diferencias determinadas por preferencias de machos y hembras. También se analizó las interacciones entre el cebo y los demás factores. Un último GLM se realizó para comprobar diferencias de atracción de los cebos entre los gremios de mariposas y la interacción con cada sexo. Este se realizó con tres variables independientes, a dos niveles cada una: cebo, gremio (frugívoras, nectarívoras) y sexo; la variable dependiente fue la abundancia de individuos.

Para analizar diferencias en la composición y estructura de: 1) las muestras obtenidas en cada cebo y 2) las muestras obtenidas por cada sexo, en ambos casos a nivel temporal como espacial, se utilizó el análisis *Non-Metrical Multidimensional Scaling* (NMDS). Este análisis usa vectores de distancia para distinguir grupos, en este caso se utilizó la distancia Euclideana. Para determinar la significancia entre las distancias del NMDS se realizó un análisis de similitud (ANOSIM). Ambos análisis se realizaron en el programa PAST, versión 2.17c.

5 RESULTADOS

5.1 IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

Se identificaron los sexos de 3537 individuos de la familia Nymphalidae. En total se identificaron 2642 machos y 895 hembras pertenecientes a 69 especies y distribuidos en 9 subfamilias (Anexo 3).

5.2 EFICIENCIA DE CADA CEBO EN RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE MARIPOSAS; COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE LAS MUESTRAS

Los resultados estadísticos del GLM confirmaron diferencias altamente significativas en la eficiencia de atracción entre los cebos de fruta fermentada (banano) y carroña (camarón podrido), tanto en riqueza de especies ($F = 9,976$; $P < 0,001$) (Tabla 1) como abundancia de individuos ($F = 82,359$; $P < 0,001$) (Tabla 2). El cebo de banano logró atraer en general un mayor número de individuos y especies que el cebo de camarón. Este primero atrajo un total de 2432 individuos; mientras que el cebo de camarón, 1105 individuos (68,76% y 31,24% respectivamente) (Tabla 2). En cuanto al número de especies, 52 especies fueron colectadas con el cebo de banano y 49 en cebo de camarón de una muestra de 69 especies (Tabla 1). Aunque las diferencias fueron altamente significativas, el 43,5% de las especies cayó en ambos cebos. Es importante indicar que varias especies cayeron en un solo cebo (Anexo 4, Anexo 5) y que ambos cebos lograron en conjunto una colecta de mayor número de especies.

Se encontró interacción entre los factores cebo y estación para riqueza de especies ($F = 20,235$; $P < 0,001$) (Tabla 1), mas no para abundancia ($F = 1,469$; $P > 0,05$) (Tabla 2).

Esto se reflejó en las curvas de variación del número de especies e individuos colectados durante todo el año (Figura 2, Figura 3). En la Figura 1 se observa que el cebo de camarón logró atraer un mayor número de especies que el de banano en los meses de marzo y abril, durante la estación húmeda, casi doblando el número obtenidas con el cebo de banano en marzo. El total de especies colectadas durante la estación húmeda fue 43 en cebo de camarón y 38 en el de banano (Tabla 1). Durante la estación seca se observa un descenso para ambos cebos, donde el de camarón se mantiene bajo la línea del de banano y no llega a más de 10 especies entre los meses de agosto y febrero. El cebo de banano mostró un patrón un poco más uniforme durante la estación seca; con un descenso marcado en el mes de diciembre (presente también en el cebo de camarón) (Figura 2). El total de especies colectadas durante la estación seca fue de 22 en cebo de camarón y 44 en el de banano (Tabla 1).

En la curva de abundancia de mariposas, se observa que el cebo de banano atrae más individuos durante todo el año (Figura 3). Se evidencia un pico en el mes de abril para ambos cebos, que asciende en febrero y desciende en el mes de mayo, coincidiendo con el inicio y final la estación húmeda. El pico del cebo de banano superó con más del doble de individuos al de camarón (1240 y 556 individuos respectivamente). Además, se observa una diferencia marcada entre ambos cebos durante la estación seca donde el de camarón alcanza solo el 13,7% del muestreo total durante esa temporada (Tabla 2).

La Figura 4 muestra los resultados del GLM para riqueza de especies en cada estación; se puede observar claramente el descenso abrupto en la eficiencia del cebo de camarón hacia la estación seca y la interacción de los dos factores en el cruce de las dos líneas. La Figura 5 muestra los resultados del GLM para abundancia donde se observa

paralelismo en la respuesta de ambos factores, con un incremento de eficiencia para ambos cebos hacia la estación húmeda.

Aunque se observó que en la cima de colina el cebo de banano atrae un mayor número de especies que el cebo de camarón y lo contrario en el valle (Tabla 1), e incluso se observa en el gráfico de las medias que en algún punto las líneas de ambos factores se cruzarían (Figura 6), los análisis estadísticos no encontraron interacciones a nivel de riqueza de especies en cada microhábitat ($F = 0,742$; $P > 0,05$). En cuanto al número de individuos, si se observaron interacciones con el microhábitat ($F = 16,557$; $P < 0,001$) (Tabla 2). En la cima de colina la diferencia fue más marcada (Figura 7), siendo el cebo de banano más efectivo al abarcar el 76,4% de la muestra total en este microhábitat, mientras que en el valle, tanto el cebo de banano como el de camarón abarcaron un porcentaje similar de la muestra (54,6% y 45,4% respectivamente) (Tabla 2).

Los resultados del NMDS (estress = 0,083) mostraron la existencia de diferencias en la composición y estructura en las muestras colectadas con ambos cebos tanto temporal como espacialmente (Figura 8). Los resultados del ANOSIM (Tabla 3) revelaron que todas las diferencias son significativas ($P < 0,05$). Aunque en el gráfico del NMDS se observa solapamiento entre las muestras de cebo de camarón durante la estación húmeda en ambos microhábitats (Figura 8), las distancias entre las repeticiones de la muestra del valle son muy grandes lo que revela la existencia de diferencias entre las muestras.

5.3 EFICIENCIA, COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE CADA CEBO POR SEXO

Los resultados del GLM revelaron interacciones altamente significativas entre la eficiencia de atracción de cada cebo y los distintos sexos ($F = 12,335$; $P < 0,001$). En la Tabla 2 se observa que los individuos machos cayeron significativamente más en el cebo de

camarón que las hembras (1061 y 44 individuos respectivamente). El 95,1% del total de hembras cayó en cebo de banano, indicando su alta preferencia hacia este cebo. Los machos no mostraron una preferencia tan evidente: el 59,8% del total de ellos cayó en banano y el 40,2% en camarón (Tabla 2). En la Figura 9 se puede observar que las líneas llegan a cruzarse, por lo tanto la existencia de interacción entre ambos factores; además se puede evidenciar la alta eficiencia que posee el cebo de camarón para los machos y lo contrario para las hembras.

El NMDS (estress = 0,052) reveló diferencias en la composición y estructura de sexos colectados en cada cebo y estación. Los resultados del ANOSIM mostraron que todas las diferencias entre las muestras son significativas ($P < 0,05$) a excepción de dos grupos: las hembras colectadas en cebo de camarón en ambas estaciones y las muestras colectadas en cebo de banano en la estación húmeda para ambos sexos (Tabla 4). Se observó principalmente que: el cebo de camarón atrae machos y hembras de distintas especies, además atrae machos de diferentes especies en cada estación pero siempre las hembras de las mismas especies; y que el cebo de banano atrae hembras y machos de distintas especies durante la estación húmeda, pero de las mismas especies durante la estación seca (Figura 10).

En el tercer NMDS (estress = 0,095) también se observaron diferencias en la composición y estructura de muestras por sexo en cada microhábitat. Los resultados del ANOSIM mostraron que son significativas ($P < 0,05$), a excepción de aquellas obtenidas en cebo de banano en la cima para ambos sexos y las obtenidas en cebo camarón para las hembras en los dos microhábitats (Tabla 5). Se evidenció principalmente que: el cebo de camarón atrae machos y hembras de distintas especies, además atrae machos de distintas especies en cada microhábitats pero las hembras de las mismas especies siempre; y que el

cebo de banano atrae hembras y machos de las mismas especies en la cima de colina pero de distintas especies en el valle (Figura 11). Otra vez, vemos que la muestra obtenida de machos en cebo de camarón en el valle presenta diferencias significativas en relación a la muestra obtenida en la cima, seguramente por las grandes distancias entre sus repeticiones (Figura 11). Es importante recalcar que ambos NMDS confirman lo que el primero: que ambos cebos colectan una diferente composición y estructura de especies en cada estación y microhábitat.

5.4 EFICIENCIA DE CEBOS POR CADA GREMIO Y SEXO

El GLM para la interacción entre cebos con cada gremio y sexo desplegó diferencias altamente significativas tanto en la interacción de los cebos con cada gremio ($F = 51,732$; $P < 0,001$) y en la interacción de estos mismos con el sexo ($F = 9,297$; $P < 0,001$) (Tabla 6). De los pocos individuos pertenecientes al gremio de mariposas nectarívoras (5,8% de la muestra total) la gran mayoría cayeron en el cebo de camarón (78,1%,), mientras que los individuos frugívoros (94,2% de la muestra total) mostraron mayor preferencia por el banano (71,6 %) (Tabla 6). El gráfico de las medias muestra la tendencia a preferir cebo de banano por parte de las mariposas frugívoras y lo contrario para las nectarívoras. La preferencia es menos pronunciada en este caso, seguramente debido al bajo número de individuos (Figura 12). En ambos casos los machos fueron más atraídos que las hembras hacia el camarón pero existióuna gran diferencia dada por la mayor atracción de los machos nectarívoros hacia el cebo de camarón (85,2% del total de machos del gremio) y los machos frugívoroshacia banano (63,2%) (Tabla 6).

Se analizó cualitativamente cada subfamilia, lo que evidenció ciertas diferencias. Las subfamilias con mayor número de individuos colectados en cebo de banano fueron:

Biblidinae, Charaxinae, Nymphalinae, y Satyrinae, mientras que las subfamilias con mayor número de individuos colectados en cebo de camarón fueron: Heliconinae y Limetidinae, esta última considerada dentro del gremio de nectarívoras, pero representada únicamente por el género *Adelpha*, considerado frugívoro (Anexo 6).La subfamilia Danainae no mostró diferencias tan conspicuas.

6 DISCUSIÓN

6.1 DIFERENCIAS TEMPORALES Y ESPACIALES EN LA EFICIENCIA DE CEBOS A NIVEL DE ESPECIES E INDIVIDUOS; COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS MUESTRAS

Este estudio confirmó la hipótesis de que tanto el cebo de banano como el de camarónposeen un distinto nivel de atracción, en términos temporales y espaciales (Tabla 1, Tabla 2), para las mariposas pertenecientes a la familia Nymphalidae dentro el bosque tropical seco Lalo Loor. En general, el cebo de banano atrajo a más especies e individuos que el cebo de camarón, resultado contrario a lo observado en censos de mariposas en otros bosques tropicales (Austin y Riley, 1995; Checa *et al*., 2009; Hall y Willmott 2000; Hameretal., 2006; Sourakov y Emmel, 1995), donde el cebo de camarón registró la mayor riqueza de especies y abundancia.

Es pertinente recordar que el BSLL se encuentra en la provincia costera de Manabí, relativamente cerca del océano Pacífico, y que es un bosque con una marcada estación seca. Por lo tanto, los requerimientos nutricionales de la comunidad de mariposas en este bioma podrían variar en relación a la disponibilidad y cantidad de recursos. Debido a las condiciones ambientales puede ser que requieran más carbohidratos y menos fuentes de sodio que en la Amazonia, donde los recursos salinos son más escasos (Dudley *et al.*, 2012). Por ende, es posible que las mariposas prefieran el cebo de banano en el Bosque Seco Lalo Loor porque la sal no es un recurso limitado como en la Amazonia, donde las mariposas podrían preferir el cebo de camarón porque es una fuente rica en sales.

La restricción de sal en la dieta de animales herbívoros es un factor limitante debido a la baja concentración de sodio que posee la gran mayoría de plantas y la importancia de

este elemento para cumplir varias funciones metabólicas dentro de los organismos (Dudley, *et al.*, 2012). En el caso de las mariposas adultas, existe la necesidad de complementar la falta de sodio durante su estadio larval; además, éste es un elemento indispensable para la producción de huevos, la mantención de actividad neuromuscular, la entrega de espermatóforo, entre otros (Beck *et al.*, 1999; Boggs y Dau, 2004; Scoble, 1992).

Se ha sugerido que la Amazonia occidental esta privada de sales, a causa del impedimento de influjo de éstas desde el océano Pacífico y de un gradiente de salinidad que decrece conforme las fuentes de agua se alejan del océano Atlántico (Dudley *et al.*, 2012; Kaspari *et al.*, 2008; Lee *et al.*, 2010). De hecho, se ha observado que especies de hormigas en la Amazonia prefieren cebos con alto contenido de sodio y que la intensidad de esta respuesta varía inversamente con la distancia a fuentes oceánicas a escalas continentales (Dudley *et al.*, 2012; Kaspari *et al.*, 2008). Por lo tanto parece evidente que existe un aumento en la demanda fisiológica de sal en la dieta de organismos que habitan los bosque tropicales en el occidente de la Amazonia, lo que tiene relación con la presencia casi exclusiva de saladeros y comportamientos de búsqueda activa de sodio en insectos, aves y mamíferos herbívoros en esta región (Dudley *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2010). Esto no ocurriría en el occidente ecuatoriano donde la reducida eficiencia de atracción del cebo de camarón se debería a que la sales no son un recurso limitado ya que podría haber una elevada deposición de sales por medio de los aerosoles oceánicos (Kaspari *et al*., 2008) - contrario al patrón observado en la Amazonia ecuatoriana (Checa *et al.*, 2009).

Por otra parte, el hecho de que el cebo de banano haya logrado una mayor riqueza de especies y abundancia de mariposas puede estar relacionado a un comportamiento a nivel de familia, ya que se conoce que las mariposas pertenecientes a Nymphalidae tienden

a preferir el cebo de fruta podrida y además, que se alimentan repetidamente de este sustrato (Hamer *et al.*, 2006).

Existen diferencias significativas en la riqueza de especies atraídas por los cebos en cada estación en cuanto a riqueza de especies. El resultado más conspicuo es que el cebo de camarón es más eficiente y más rápido solo durante la estación húmeda (Figura 4); específicamente en los meses de marzo y abril (Figura 2), el único tiempo al cual podría ser comparable con la rapidez de colecta que ha logrado este cebo en otros estudios (Austin y Riley, 1995; Checa *et al.*, 2009; Hall y Willmott, 2000; Sourakov y Emmel, 1995). Esto puede ser consecuencia de la presencia de un mayor número de machos durante la estación húmeda (Paez, 2013) y, al ser este sexo altamente atraído al cebo de camarón, proporcionan con mayor cantidad de especies a la muestra.

La alta eficiencia del cebo de banano durante la estación seca (Figura 4) podría explicarse por patrones fenológicos de las plantas dentro del bosque seco. Las mariposas visitarían el cebo de banano porque los recursos alimenticios son limitados. En los trópicos, se ha observado que durante la estación seca de los bosque secos estacionales pueden ocurrir los siguientes fenómenos: penetración de la luz solar hasta el suelo el bosque, cese de procesos de descomposición en la hojarasca por altos niveles de desecación, disminución drástica o completa de cursos de agua y variaciones en la humedad relativa del 20 al 60% (Janzen, 1988; Checa, 2010; Checa *et al.*, en imprenta). Todo esto afecta a la comunidad vegetal y la mayoría de plantas cesan por completo sus actividades vegetativas y concentran su producción de hojas, floración y fructificación al inicio de la estación húmeda, probablemente para minimizar la mortalidad de semillas durante la posterior estación seca (van Schaink *et al.*, 1993), a diferencia del bosque lluvioso donde no se ha observado un patrón tan marcado (Janzen, 1988; van Schaink *et al.*, 1993).

Consecuentemente, durante la estación seca, los recursos florales y frutales deberían ser más escasos. En cuanto a la abundancia de mariposas no encontramos diferencias temporales significativas (Tabla 2) porque en general hay una reducción de todas las mariposas hacia la estación seca (Checa, 2010) y el cebo de banano es el más eficiente en ambas estaciones.

No existieron diferencias significativas en la eficiencia de cada cebo para la riqueza de las especies en términos espaciales (Tabla 1), lo que quiere decir que en cada microhábitat caen relativamente igual número de especies en cada cebo. Por individuos, la diferencia de eficiencia por microhábitat es altamente significativa (Tabla 2); existe una alta eficiencia del cebo de banano en la cima de colina (Figura 7). Probablemente tiene relación con una menor disponibilidad de fruta en descomposición en este microhábitat, ya sea por una menor tasa de descomposición de la materia o por patrones de fructificación más marcados (Janzen, 1988; van Schaink *et al.*, 1993). Es importante mencionar que la cima y el valle dentro de este bosque se diferencian conspicuamente tanto en sus condiciones climáticas, como en su composición y estructura vegetal (Rodríguez, *obs. pers*.; Checa *et al.*, en imprenta). La cima de colina está expuesta a una mayor variación climática y su bosque es deciduo, a diferencia del el valle, el cual se asemeja bastante a un bosque siempreverde (Checa *et al.*, en imprenta). Por lo tanto, el recurso alimenticio debe ser más limitado en el primero. Otra explicación sería la mayor exposición de la cima a los aerosoles marinos, por lo tanto las fuentes salinas serían relativamente abundantes (Kaspari *et al.*, 2008; Dudley *et al.*, 2012). Por otro lado, es posible que las especies abundantes que prefieren banano, como el caso de las especies frugívoras, estén mayoritariamente distribuidas en la cima, y por eso se registraran más individuos en ese micróhabitat.

Adicionalmente, cabe recalcar que las características propias de cada cebo pueden ser afectadas por condiciones climáticas, especialmente por la alta variabilidad de humedad relativa y la mayor tasa de desecación dentro del bosque seco (Checa, 2010; Janzen, 1988). La condición líquida del cebo de camarón (a comparación de la estructura semi-líquida del banano) puede hacerlo más susceptible a la tasa de evaporación, lo cual llevaría a reducir su probabilidad de atracción odorífera (Molleman *et al.*, 2005b; Sourakov y Emmel, 1995). Esta tasa debe ser en general mayor en el bosque seco que en el lluvioso, y más aún en la estación seca y en la cima de colina. Por lo tanto podría tener sentido que sea menos eficiente el cebo de camarón en cuanto a la riqueza de especies en la estación seca (Figura 4) y en abundancia en la cima de colina (Figura 7). Durante la estación húmeda la tasa de evaporación del cebo de camarón debe ser menor y mayor su efecto de atracción ya que sus químicos volátiles permanecerían por más tiempo en el ambiente (Austin y Riley, 1995), lo que explicaría su vez su alta eficiencia para riqueza de especies durante la estación húmeda (Figura 2, Figura 4).

El cebo de camarón y el de banano atraen diferente composición y estructura de especies temporal y espacialmente (Figura 8). Esto debe ocurrir por preferencias determinadas a nivel de gremios, subfamilias y especies, así como por los distintos patrones de distribución de la comunidad de mariposas dentro del BSLL, en relación con los patrones fenológicos de las plantas y disponibilidad de recursos (Checa, 2010). De hecho, durante el año de censo, 20 especies se colectaron únicamente en cebo de banano y 17 especies en el de camarón (Anexo 4). Solo en este último caso, es evidente una preferencia por estación, de las 17 especies solo tres especies fueron colectas en la estación seca y una, *Memphis moruus*, solo durante esta estación (Anexo 5), lo cual seguramente contribuye a diferencias en composición en cada temporada.

En este caso podemos concluir que en bosques tropicales secos, como el BSLL, es indispensable el uso de ambos cebos para censos efectivos de diversidad ya que en conjunto logran una mejor estimación de la riqueza de especies y la abundancia.

6.2 DIFERENCIAS DE EFICIENCIA, COMPOSICÍON Y ESTRCUTURADE CEBOS A NIVEL DE SEXOS

Los resultados demostraron que existen diferencias significativas en la eficiencia de atracción de cada cebo para cada sexo (Tabla 2) y que cada cebo atrae machos y hembras de distintas especies, lo cual a su vez varía en cada estación y microhábitat (Figura 10, Figura 11). Como se mencionó anteriormente, estas diferencias pueden estar marcadas por preferencias alimenticias a nivel de gremios, subfamilia, he incluso especies (ver punto 6.3).

El cebo de banano es comúnmente aceptado por machos y hembras (Figura 9) (Austin y Riley, 1995; Hamer *et al.*, 2006). De hecho, no existe variación en la composición de hembras y machos de las especies colectadas en este cebo durante la estación seca y en la cima de colina (Figura 10, Figura 11). Esto puede deberse a que en estas especies no existe estratificación sexual por microhábitat ni por estación, especialmente en las más abundantes (Páez, 2013); la reducción de la diversidad durante la estación seca puede ser otro factor influyente (Checa, 2010). No obstante, en el valle, el cebo banano atrae diferentes especies de hembras y machos. Esto ocurre posiblemente por los distintos patrones espaciales entre especies y sexos (Checa, 2010; Paez, 2013), como por ejemplo cuando ocurren comportamientos de *hilltopping* (Paez, 2013), donde los machos de ciertas especies son más abundantes en cima que en el valle. Por otra parte, la contribución a las diferencias en

la estación húmeda puede estar dada por presencia de una mayor riqueza de especies y abundancia de mariposas durante esta temporada (Checa, 2010).

En general, las frutas representan una importante fuente nutritiva para las mariposas ya que poseen un contenido significativo de azúcar y nitrógeno. Además, cuando se encuentran en descomposición, la presencia de levaduras confiere una importante fuente proteica (DeVries, 1987). En lo que respecta a las hembras, conocemos que necesitan permanentemente aminoácidos para la maduración de sus huevos (Fisher *et al.*, 2004; Mevi-Schütz y Erhardt, 2005; Torres *et al.*, 2009) así como sodio y carbono para su producción (Boggs y Ross, 1993; Fisher *et al.*, 2004; Molleman *et al.*, 2005b; Sculley y Boggs, 1996). Seguramente pueden completar sus requerimientos nutritivos solo con la alimentación a partir de fruta (Molleman *et al.*, 2005b), aprovechando su contenido en carbono, oligoelementos y lípidos para asegurar, además de la producción de huevos, su longevidad (Fisher *et al*., 2004; Molleman *et al*., 2008; Torres *et al.*, 2009) y energía de vuelo (Willmott, 2003). Estos datos podría explicar la preferencia tan marcada de hembras hacia el cebo de banano (Figura 9, Tabla 2).

El cebo de camarón atrae distintamente a machos y hembras, siendo preferido significativamente por lo machos (Tabla 2), de hecho, para 28 especies, se colectaron únicamente machos en este cebo, mientras que en el caso de las hembras solo sucede para cuatro (Anexo 4). Este patrón es semejante a resultados obtenidos en estudios en otros bosques tropicales (Austin y Riley, 1995; Hall y Willmott, 2000; Hamer *et al*., 2006); incluso, en especies que han sido encontradas en ambos sustratos, los machos son los que prefieren el cebo de camarón (Hamer *et al.*, 2006).

Consecuentemente, es este cebo el que contribuye con más diferencias en la composición y estructura en las muestras por sexo: son distintas las especies de machos que

caen en el cebo de camarón que las especies de hembras que caen en el mismo cebo; y distintas la especies de machos en ambas estaciones y microhábitat **(**Figura 10, Figura 11). Debido a la alta aceptación de los machos hacia el cebo de camarón, las diferencias deben estar dadas principalmente por las variaciones en la distribución temporal y espacial de la diversidad en el bosque (Checa, 2010; DeVries *et al.*, 1997; 1999a; 2001) así como por diferencias comportamentales de los machos de distintas especies; nuevamente, un ejemplo sería el caso de preferencias espaciales hacia la cima de colina en especies que presentan *hilltopping* (Paez, 2013). Solo la composición de hembras se asemeja en ambas temporadas y en ambos microhábitats **(**Figura 10, Figura 11**);** en principio porque son muy pocas las especies cuyas hembras caen en este cebo y deben ser las mismas por especificidad comportamental en cuanto a requerimientos nutricionales; además, seguramente estas especies están presentes durante todo el año y en ambos microhábitats.

La preferencia de los machos por el cebo de camarón puede ser explicado por varias razones. Es importante tener en cuenta que la carroña, y específicamente el camarón, posee un alto contenido de sodio y proteínas, y en mayor cantidad que las frutas (el banano contiene apenas la sexta parte de sodio que el pescado podrido) (Hall y Willmott, 2000), por lo tanto representa un importante substrato alimenticio para mariposas. De hecho, los comportamientos de *puddling* en machos están motivados principalmente por búsqueda de sodio y proteínas (Beck *et al.*, 1999; Gilbert, 1975; Molleman *et al.*, 2005a; Smeley y Eirsner, 1996); incluso, se ha propuesto la posible semejanza de este comportamiento con la alimentación en carroña, ya que podrían obtener los mismos nutrientes al alimentarse de este sustrato (Downes, 1973 en Alder y Pearson, 1982).

Tanto el sodio como los aminoácidos son elementos indispensables para mantener actividades metabólicas relacionadas al vuelo y la morfología para desarrollar esta

actividad (Baz *et al*., 2010; Hall y Willmott, 2000). A diferencia de las polillas (Baz *et al*., 2010), en mariposas se ha observado que estos requerimientos ocurren especialmente en los machos (Hall y Willmott 2000; Hamer *et al.*, 2006) ya que poseen una mayor dispersión y movilidad debido a comportamientos territorialitas, de patrullaje y/o *hilltopping* (Shields, 1967; Torres *et al*., 2009). Los requerimientos de sodio están relacionados a una alta actividad metabólica neuromuscular y los de aminoácidos para mantener la gran masa muscular de vuelo distribuida en el tórax (Baz *et al.*, 2010; Hall y Willmott, 2000). De hecho, en la familia Riodiniidae (Hall y Willmott, 2000) y la subfamilia Charaxinae (Hamer *et al*., 2006) se ha demostrado una relación entre machos con un alto rendimiento de vuelo, determinado por su agilidad y rapidez, con especiesde tórax grande y bajas tasas de WA/TV (área alar/volumen torácico por sus siglas en inglés: *wing area/torax volumen*) y la preferencia a cebo de carroña y *puddles*.

Otra razón que puede explicar la alta atracción de machos hacia la carroña puede ser la búsqueda de estos nutrientes para aumentar el éxito de reproducción, relacionada tanto con la entrega de nutrientes como sodio y aminoácidos por medio del espermatóforo (Beck, *et al.*, 1999; Molleman *et al*., 2005a; Sculley y Boggs, 1996; Smedley y Eisner, 1995) y con la producción de feromonas (DeVries, 1987). Seguramente, la entrega del espermatóforo produce una deficiencia de estos nutrientes y provoca que los machos los requieran más que las hembras (Adler y Pearson, 1982). Adicionalmente puede que los machos que presentan tórax grandes se alimenten generalmente de carroña porque distribuyen una alta proporción de reservas proteicas larvales en los músculos de vuelo y por lo tanto no poseen recursos suficientes para almacenarlos en el espermatóforo (Hamer *et al.*, 2006). En cuanto a la producción de feromonas, es posible que ocurra una búsqueda de aminoácidos como sus precursores (Gilbert, 1975; DeVries, 1987; Schneider *et al.*, 1975; Scoble, 1992) incluso se

ha observado que en ciertas especies, los machos pasan estos precursores a las hembras por medio del espermatóforo para su defensa química (DeVries, 1987; Scoble, 1992).

En todo caso es importante recalcar que las preferencias por carroña también van a variar según el sistema de apareamiento a nivel de familia (Beck *et al.*, 2009; Erhardt y Rusterholz, 1998) e incluso a nivel de especies (Hall y Willmott, 2000; Sculley y Boggs, 1996), así como también por influencia de la región geográfica donde habitan las comunidades y la disponibilidad de recursos (Beck *et al*., 1999). Adicionalmente, la alta atraccción de la carroña hacia los machos puede deberse en parte a su naturaleza efímera en los bosques (Willmott, 2003).

En cuanto a las pocas hembras que recurrieron a carroña, probablemente eran las más longevas, ya que requieren con mayor necesidad recursos proteícos (Karlsson, 1994; Sculley y Boggs, 1996). De hecho en la especie más abundante, *Fountainea ryphea*, se observó que la mayoría de hembras colectadas en cebo de camarón presentaban las alas muy viejas, posible indicativo de una edad avanzada.

Es importante enfatizar que los resultados de la identificación de sexos indican una mayor proporción de mariposas macho colectadas en las trampas. En general resulta más fácil colectar machos que hembras, incluso en cebo de fruta en descomposición –el cual se sabe atrae indistintamente ambos sexos- eso puede explicarse por la poca movilidad y territorialismo de las hembras, que pasan la mayor parte de su tiempo cerca de sus plantas hospederas (Torres *et al.*, 2009) o a una menor actividad forrajera debida tanto a una posible dependencia de la entrega de nutrientes por medio del espermatóforo por parte de los machos (Beck, *et al.*, 1999; Sculley y Boggs, 1996; Smedley y Eisner, 1995) y/o a una mayor dependencia de los recursos colectados durante su estadio larval (Wickman y Karlsson, 1989). No obstante, el uso de cebo de banano permitiría evitar el sesgo hacia

machos que provoca el cebo de camarón cuando se requiera hacer estudios donde la tasa sexual sea un factor relevante.

6.3 DIFERENCIAS EN LA EFICIENCIA DE CEBOS ENTRE GREMIOS

La eficiencia de atracción de los cebos fue distinta según el gremio de mariposas y sus sexos (Tabla 6). El cebo de camarón fue más aceptado el gremio de mariposas nectarívoras (Figura 12). Posiblemente porque el nectar no es una fuente importante de sodio y por lo tanto lo necesiten más; de hecho los comportamientos *puddling* son comunmente observados en las especies de este gremio (DeVries, 1987). Es posible también que se deba a limitaciones morfológicas en la probóscide que podrían estar asociadas con la capacidad de explotar o no un sustrato (Gilbert, 1975). La similar estructura líquida del néctar y el cebo de carroña podría hacer posible su alimentación en este cebo. Por otra parte, en el caso de las subfamilias Heliconiinae y Danainae, estas preferencias pueden relacionarse con la necesidad de precursores de feromonas, ya que en estas especies se ha observado la búsqueda activa de aminoácidos para su producción (DeVries, 1987; Schneider *et al.*, 1975; Scoble, 1992). Sin embargo, varias especies, específicamente de la subfamilia Danainae, mostraron una preferencia por cebo de banano, patrón observado tambien por DeVries *et al.* (1999b) en la Amazonia ecuatoriana. Esto nos demuestra la existencia de diferentes patrones de forrajeo dentro de este gremio, incluso a nivel de especie, para lo cual el uso de ambos cebos nos permite abarcar un mayor rango de diversidad.

Las mariposas frugívoras prefierieron el cebo de banano basicamente porque éste es su común sustrato alimenticio. La preferencia hacia camarón fue claramente marcada por los machos (Tabla 6). En cuanto a las hembras, se observó que prefieren más el cebo de banano

que las nectarívoras. La única excepción ocurre en *Adelpha* donde ambos sexos fueron colectados más en cebo de camarón (Anexo 4), de hecho se ha demostrado que las mariposas de este género no se alimentan tanto de fruta y poseen una alta atracción hacia carroña (Willmott, 2003). Por otra parte, es posible que las especies que solo fueron registradas por colectas de machos frugívoros únicamente en el cebo de camarón, con el tiempo fueran colectadas también en el cebo de banano. Seguramente la fuerte atracción de los machos hacia el cebo de camarón aumentó la posibilidad de colectar estas especies en un menor tiempo; si no se hubiera incluido este cebo, no se hubiera registrado varias especies para el BSLL en este estudio.

A nivel de subfamilia se observaron resutados interesantes que deben ser validados con analisis estadísticos (Anexo 6), sin embargo vale la pena mencionar dos puntos interesantes. De todas las subfamilias, la familia Heliconiinae fue la única en mostrar una preferencia total por el cebo de camarón (Anexo 4, Anexo 5), por lo tanto es posible que solo en el caso de que exista interés único en la subfamilia Heliconiinae, el uso de cebo de camarón sea una alternativa ideal en este bosque. Por el contrario, la subfamilia Satyrinae fue la que mostró mayor preferencia hacia el banano en descomposición. De hecho, muchas especies no se colectaron en cebo de camarón y ninguna mostró preferencia absoluta por el mismo (Anexo 4). Este patrón ha sido previamente observado en otros estudios (Hamer *et al*., 2006; Molleman *et al.*, 2005b; 2008; Raguso y Gloster, 1993; Torres *et al*., 2009). Entonces, podríamos sugerir que el cebo de banano es suficiente para censos dentro de esta subfamilia.

A diferencia de lo que se ha observado en otras familias de Lepidoptera, como es el caso de Riodinidae (Hally Willmot, 2000) donde la nutrición en carroña es exclusiva en determinados grupos; la alimentación en este sustrato no es excluyente dentro de los

gremios de mariposas de Nymphalidae. Cada sustrato provee de distintos nutrientes; es decir, una mariposa puede ser a la par frugívora o nectarívora, y carroñera (Checa, *com. pers*.). De hecho, los sustratos ni siquiera son excluyentes entre gremios: los resultados muestran como especies nectarívoras, específicamente de la subfamilia Danainae, son altamente atraídas a cebo de fruta en descomposición (Anexo 3). Por ende, la alimentación en carroña parece reflejar esencialmente la necesidad de suplementar ciertos nutrientes, en mayor o menor cantidad según las distintas historias de vida de las especies y con una preferencia muy marcada en los machos de ambos gremios.

Por otra parte, la segregación que se observa a nivel de subfamilia o tribu pueden revelar restricciones en hábitos alimenticios de adultos posiblemente influenciadas tanto por diferencias en la distribución de reservas alimenticias larvales (Karlsson, 1995) o por caracteres compartidos evolutivamente (Gilbert, 1975).

Es pertinente remarcar que dentro del BSLL para ambos gremios e incluso para algunas subfamilias, el uso de ambos cebos permite colectar un mayor número de especies y posibilita la inclusión en las colectas de grupos con preferencias marcadas, como subfamilias nectarívoras (Heliconiiinae) en el caso del cebo de camarón y frugívoras (Satyrinae) para el cebo de banano. A pesar de su poca eficiencia en comparación con el cebo de banano, el cebo de camarón permite además unamayor tasa de colecta de mariposas frugívoras gracias a la alta atracción de machos al cebo de camarón.

6.4 CONCLUSIONES

- Este estudio comprobó la hipótesis de que los cebos de carroña y fruta fermentada poseen diferencias temporales y espaciales en su eficiencia de

atracción a mariposas de la familia Nymphalidae de la comunidad del BSLL así como en la composición y estructura de cada muestra.

- El cebo de banano fue más eficiente tanto en riqueza como en abundancia de mariposas.
- El cebo de camarón resultó altamente eficiente en cuanto a riqueza de especies únicamente durante la estación húmeda.
- El cebo de banano es altamente eficiente en cuanto a abundancia en la cima de colina.
- El cebo de camarón atrae distintamente machos de hembras, siendo altamente preferido por los machos; por el contrario, el cebo de banano atrae relativamente por igual ambos sexos.
- La composición y estructura de muestras determinadas por lo sexos de las especies varía en cada estación y microhábitat y más aun en muestras colectadas en cebo de camarón.
- Existen diferencias en la eficiencia de atracción de los cebo a nivel de gremios y sexos: lo machos nectarívoros prefieren más el cebo de camarón que los frugívoros y las hembras frugívoras prefieren más el cebo de banano que las nectarívoras. Solo en dos subfamilias la uso de un lo cebo podría ser adecuado: carroña para Heliconiinae y fruta en descomposición para Satyrinae.

6.5 RECOMENDACIONES

Es importante tener presente las variaciones en las preferencias alimenticias al hacer censos basados en atracción a fuentes nutritivas dentro de la familia Nymphalidae, para así

lograr una metodología que sea fiable y comparable. Se debe tomar en cuenta que los requerimientos alimenticios varían según la ubicación geográfica y la disponibilidad de recursos en los ecosistemas (Checa, 2010), consecuentemente, la eficiencia de los cebos puede variar regionalmente.

Este estudio enfatiza la necesidad de probar la eficiencia de cebos en las distintas áreas de estudio donde se desenvuelvan las diferentes investigaciones para determinar su correcto uso. En el BSLL usar ambos cebos para monitorear esta familia es importante ya que permite maximizar la tasa de captura (Austin y Riley, 1995) y lograr una completa estimación de biodiversidad; en gran parte debido a la alta atracción ejercida por el cebo de camarón sobre los machos y mariposas nectarívoras. Sin embargo, es de vital importancia tener presente que el uso de solo cebo de camarón crearía sesgos en los resultados debido a esta atracción sobre los machos, especialmente en estudios donde requieran censar por igual ambos sexos. Para este caso el cebo de banano sería ideal ya no que no presenta una atracción muy marcada entre sexos.

6.6 FUTUROS ESTUDIOS

Estatesis ha generado información valiosa que ha creado nuevas preguntas e ideas para futuros estudios. Dentro de este mismo bosque es importante diferenciar qué es lo que influye principalmente en la eficiencia del cebo de camarón: la tasa de evaporación rápida debido a su consistencia líquida, y por lo tanto la poca probabilidad de atracción por olor (Austin y Riley, 1995; Sourakov y Emmel, 1995) o los requerimientos nutricionales de la comunidad de mariposas de la familia Nymphalidae. Para esto, análisis físico-químicos de cada cebo, así como estudios de la historia natural y requerimientos nutricionales de las especies que conforman la comunidad de mariposas nos podrían revelar mayor

información. También es importante diferenciar si son las relaciones filogenéticas o factores bióticos y abióticos los que influencian las preferencias alimenticias de las mariposas. Son evidentes ciertas diferencias entre subfamilias, pero en general es interesante el hecho de que en este bosque, especies emparentadas con mariposas de la Amazonia ecuatoriana reflejan un patrón comportamental distinto, específicamente en la aceptación del cebo de camarón consecuencia de la diferente disponibilidad de recursos en distintos rangos geográficos.

Sería interesante poder confirmar la posible partición temporal de recursos entre sexos en esta comunidad (Gilbert, 1975) mediante estudios de comportamiento, diferencias en eclosión entre sexos, correlación con *puddling*, sistema de apareamiento, en conjunto con análisis morfológicos de medidas torácicas y alares. Estos estudios podrían explicar también las preferencias alimenticias y confirmar las posibles razones que llevan a los machos a ser altamente atraídos a cebos de carroña. Adicionalmente, estudios de tasa de recaptura nos pueden ayudar a confirmar la relación entre la baja tasa de recaptura de individuos atraídos hacia carroña con especies con vuelo poderoso y mayor dispersión (Hill *et al.*, 2001), si la carroña es un recurso escaso y efímero en este bosque (Hamer *et al.*, 2006).

Repetir este mismo estudio en otros bosques del Ecuador sería un gran aporte, al ser un país geológicamente heterogéneo, podríamos analizar qué sucede con ambos cebos en otros tipos de ambientes, si existen las mismas diferencias y si la preferencia de machos hacia el cebo de carroña se repite.

Por otra parte se abre la duda sobre la influencia en los gradientes de salinidad en la eficiencia de los cebos, tanto dentro de los diferentes bosques el Ecuador, como en el resto del mundo ¿Qué ocurre en otros bosques tropicales? ¿Es siempre el gradiente salino un

factor limitante en la nutrición de las mariposas? ¿Cómo afecta este factor en la eficiencia de cebos en otras regiones? En fin, es importante estudiar la eficiencia que tendrán distintos tipos de cebos en la metodología y su influencia en los resultados de cualquier investigación, tanto a escala local y regional.

7 LITERATURA CITADA

Adler, P. H., Pearson, D. L. 1982. Why do male butterflies visit mud puddles? Canadian Journal of Zoology 60(3): 322-325.

Aguirre, Z., Kvist, L.P. y Sánchez, O. 2006. Bosques secos en Ecuador y su diversidad. Botánica Económica de los Andes Centrales 162-187.

Austin, G.T., Riley, T.J. 1995. Portable bait traps for the study of butterflies. Tropical Lepidoptera 6(1): 5-9.

Baz, A., Cifrián, B., Martin-Vega, D. y Baena, M. 2010. Phytophagous insects captured in carrion-baited traps in central Spain. Bulletin of Insectology 63: 21-30.

Beck, J., Muehlenberg, E. y Fiedler, K. 1999. Mud-puddling behavior in tropical butterflies: in search of proteins or minerals? Oecologia 119(1): 140-148.

Boggs, C.L., Dau, B. 2004. Resource specialization in puddling Lepidoptera. Environmental Entomology 33(4): 1020-1024.

Boggs, C. L., Ross, C. L. 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). Ecology 433-441.

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(8): 1831-1841.

Bristow, C. R. 1991. A revision of the brassoline genus *Opsiphanes* (Lepidoptera: Rhopalocera). Zoological Journal of the Linnean Society 101(3): 203-293.

Brown, K.S., Freitas, A.V.L. 2000. Atlantic Forest Butterflies: Indicators for Landscape Conservation1. Biotropica 32(4b): 934-956

Checa, M.F. 2010. The relationship between climate, hábitat and butterfly community structure in an Ecuadorian dry forest. Tesis de Maestría, University of Florida, Florida.

Checa, M. F., Barragán, A., Rodríguez, J., 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.F., Rodriguez, J., Liger, B. y Willmott, K.R. En imprenta. Microhabitat significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly assemblages in an Ecuadorian dry forest. Florida Entomologist.

Daily, G.C., Ehrlich, P.R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. Biodiversity & Conservation 4(1): 35-55.

DeVries, P. J. 1987. Butterflies of Costa Rica and Their Natural History, Volume I: Riodinidae. Princeton University Press Princeton, NJ.

DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costarican rainforest. Journal of Research on the Lepidoptera 6(1): 98-108.

DeVries, P.J., Murray, D. y Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. Biological journal of the Linnean Society 62(3): 343-364.

DeVries, P.J., Walla, T.R., Greeney, H.F. 1999a. 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., Lande, R. y Murray, D. 1999b. Associations of co-mimetic ithomiine butterflies on small spatial and temporal scales in a neotropical rainforest. Biological journal of the Linnean Society 67(1): 73-85.

DeVries, P. J., Walla, T. R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. Biological Journal of the Linnean Society 74: 1-15.

Dudley, R., Kaspari, M. y Yanoviak, S.P. 2012. Lust for salt in the Western Amazon. Biotropica 44(1): 6-9.

Erhardt, A., Rusterholz, H. P. 1998. Do Peacock butterflies (*Inachis io* L.) detect and prefer nectar amino acids and other nitrogenous compounds?. Oecologia 117(4): 536-542.

Fischer, K., O'Brien, D. y Boggs, C. 2004. Allocation of larval and adult resources to reproduction in a fruit-feeding butterfly. Functional Ecology 18(5): 656-663.

Fleishman, E., Murphy, D. D. 2009. A realistic assessment of the indicator potential of butterflies and other charismatic taxonomic groups. Conservation Biology 23: 1109-1116.

Fox, R. M. 1940. A generic review of the Ithomiinae (Lepidoptera, Nymphalidae). Transactions of the American Entomological Society 66(3): 161-207.

Gilbert, L.E., Singer, M.C. 1975. Butterfly ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 6(1): 365-395.

Hall, J. P., Willmott, K. R. 2000. Patterns of feeding behaviour in adult male riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. Biological journal of the Linnean Society 69: 1-2.

Hamer, K.C., Hill, J., Benedick, S., Mustaffa, N., Chey, V., Maryati, M. 2006. Diversity and ecology of carrion-and fruit-feeding butterflies in Bornean rain forest. Journal of Tropical Ecology 22(1):25-33.

Hill, J., Hamer, K., Tangah, J., Dawood, M. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. Oecologia 128: 294-302.

Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forests. National Academy Press, Washington, DC.

Karlsson, B. 1994. Feeding habits and change of body composition with age in three nymphalid butterfly species. Oikos 224-230.

Karlsson, B. 1995. Resource allocation and mating systems in butterflies. Evolution 955-961.

Kaspari, M., Yanoviak, S.P. y Dudley, R. 2008. On the biogeography of salt limitation: A study of ant communities. Proceedings of the National Academy of Sciences 105(46): 17848-17851.

Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. Ecological applications 2: 203-217.

Kremen, C. 1994. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. Ecological applications: 407-422.

Lee, A.T., Kumar, S., Brightsmith, D.J. y Marsden, S.J. 2010. Parrot claylick distribution in South America: do patterns of "where" help answer the question "why"? Ecography 33 (3): 503-513.

Mevi-Schütz, J., Erhardt, A. 2005. Amino Acids in Nectar Enhance Butterfly Fecundity: A Long waited Link. The American Naturalist 165(4): 411-419.

Molleman, F., Ding, J., Wang, J.L., Brakefield, P.M., Carey, J.R. y Zwaan, B.J. 2008. Amino acid sources in the adult diet do not affect life span and fecundity in the fruit-feeding butterfly *Bicyclus anynana*. Ecological Entomology 33 (4): 429-438.

Molleman, F., Grunsven, R. H., Liefting, M., Zwaan, B. J., y Brakefield, P. M. 2005a. Is male puddling behaviour of tropical butterflies targeted at sodium for nuptial gifts or activity? Biological Journal of the Linnean Society, 86(3): 345-361.

Molleman, F., Van Alphen, M.E., Brakefield, P.M. y Zwaan, B.J. 2005b. Preferences and Food Quality of Fruit-Feeding Butterflies in Kibale Forest, Uganda. Biotropica 37 (4): 657-663.

Neild, A. F., D'Abrera, B. 2008. The butterflies of Venezuela. Meridian.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 637-669.

Paez, E. 2013. Comportamiento hilltopping y distribución espacio temporal de sexos de una comunidad de mariposas (Lepidoptera: Nymphalidae) de la Reserva Bosque Seco Lalo Loor. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Raguso, R. A., Gloster, O. 1993. Preliminary checklist and field observations of the butterflies of the Maquipucuna Field Station (Pichincha Province, Ecuador). Journal of Research on the Lepidoptera 32 (3): 135-161.

Ribeiro, D. B., Freitas, A. V. 2012. The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. Journal of Insect Conservation 16: 733-744.

Schneider, D., Boppré, M., Schneider, H., Thompson, W. R., Boriack, C. J., Petty, R. L., y Meinwald, J. 1975. A pheromone precursor and its uptake in maleDanaus butterflies. Journal of comparative physiology 97(3): 245-256.

Scoble, M. J. 1992. The Lepidoptera. Form, function and diversity. Oxford University Press.

Sculley, C.E., Boggs, C.L. 1996. Mating systems and sexual division of foraging effort affect puddling behaviour by butterflies. Ecological Entomology 21 (2): 193-197.

Shields, O. 1967. Hilltopping: An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. Lepidoptera Research Foundation.

Smedley, S.R., Eisner, T. 1996. Sodium: a male moth's gift to its offspring. Proceedings of the National Academy of Sciences 93(2): 809-813.

Sourakov, A., Emmel, T. C. 1995. Bait trapping for butterflies in Kenya. Tropical Lepidoptera 6: 1-2.

Sparrow, H. R., Sisk, T. D., Ehrlich, P. R., Murphy, D. D. 1994. Techniques and guidelines for monitoring neotropical butterflies. Conservation Biology 8: 800-809.

Thomas, J. A. 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 360(1454): 339-357.

Torres, C., Osorio-Beristain, M., Mariano, N. A., Legal, L.2009. Sex-dependent seasonal feeding activity variations among two species of Nymphalidae (Lepidoptera) in the Mexican tropical dry forest. Annales de la Societe Entomologique de France 45 (3): 265.

van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. y Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics 353-377.

Wahlberg, N., Leneveu, J., Kodandaramaiah, U., Peña, C., Nylin, S., Freitas, A. V., y Brower, A. V. 2009. Nymphalid butterflies diversify following near demise at the Cretaceous/Tertiary boundary. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 276(1677): 4295-4302.

Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greatorex-Davies, J. N., Moss, D., Thomas, C. D. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. Nature 414: 65-69.

Wickman, P.O., Karlsson, B. 1989. Abdomen size, body size and the reproductive effort of insects. Oikos 209-214.

Willmott, K. R. 2003. The genus Adelpha: its systematics, biology and biogeography. Scientific Publishers, Gainesville, Florida.

8 FIGURAS

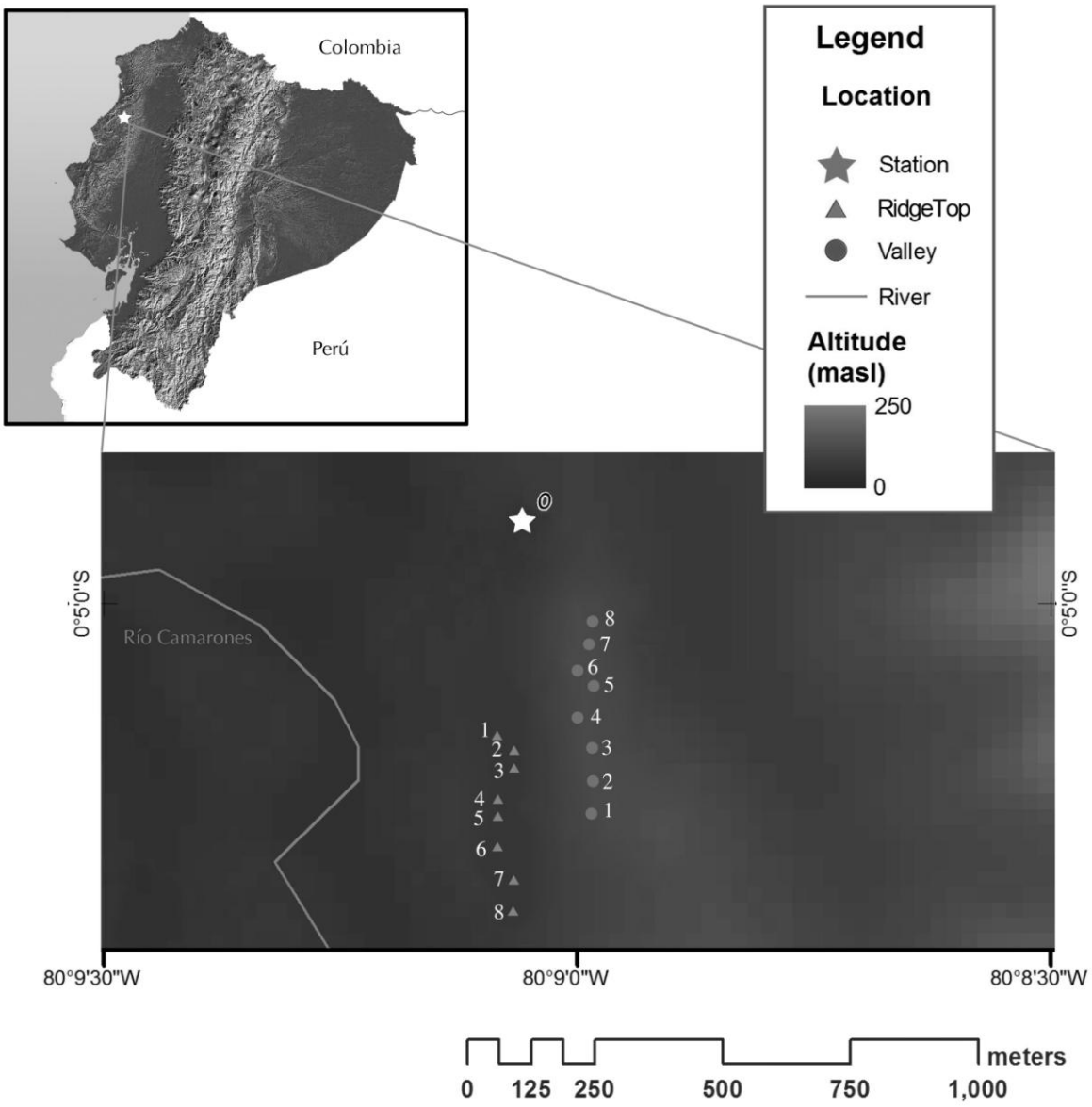


Figura 1. Mapa de la ubicación de la Reserva del Bosque Seco Lalo Loor (BSLL) en la provincia de Manabí, Ecuador. Se indican la posición de los dos transectos y sus respectivas réplicas (círculos para el valle y triángulos para la cima de colina). Tomado de Checa *et al*. (en imprenta).

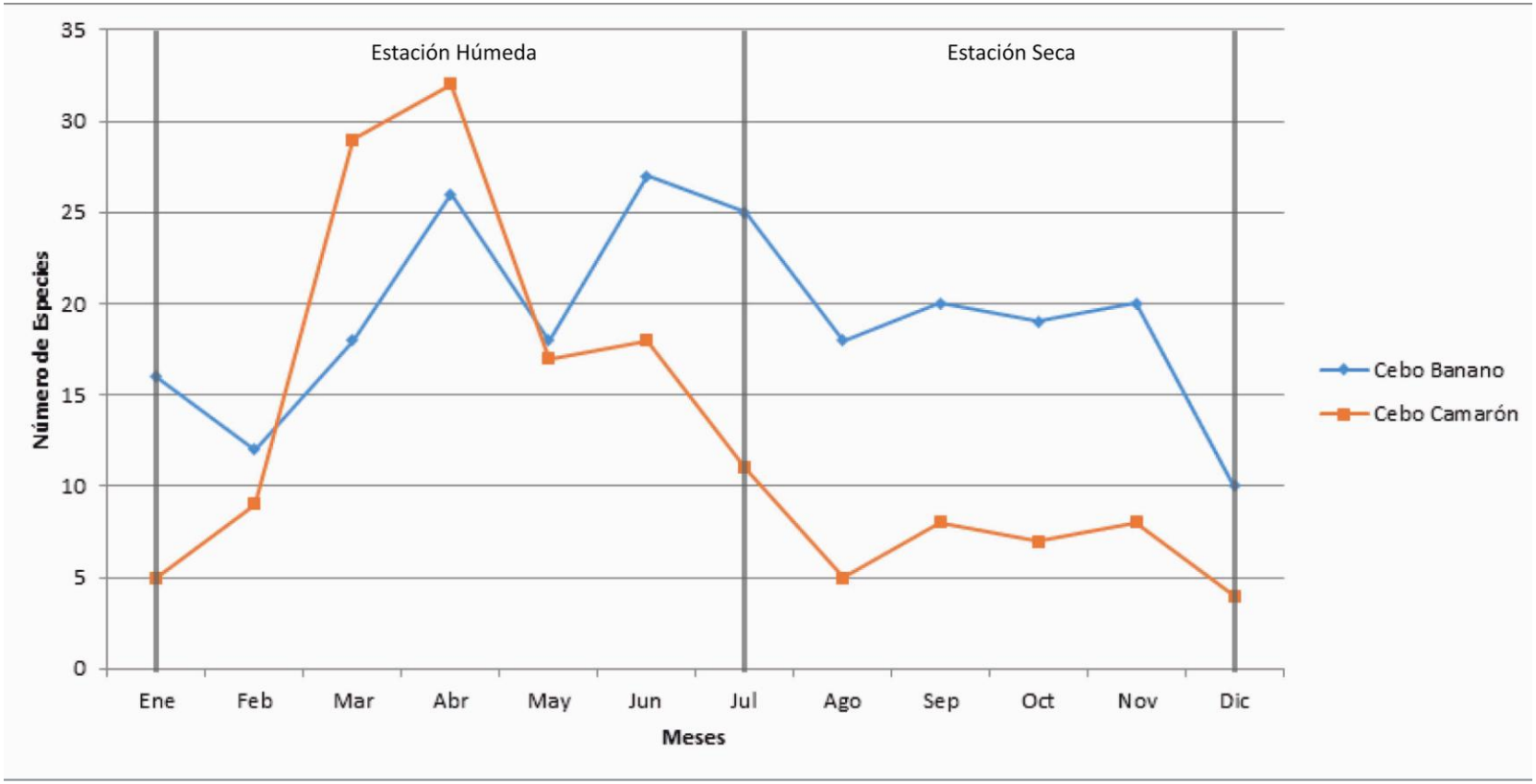


Figura 2.Variación del número de especies colectadas a lo largo del año en cada cebo. Se observa un patrón relativamente uniforme en el cebo de banano, lo contrario en el cebo de camarón, con un pico en el mes de abril. Ambos cebos presentan un descenso marcado en diciembre.

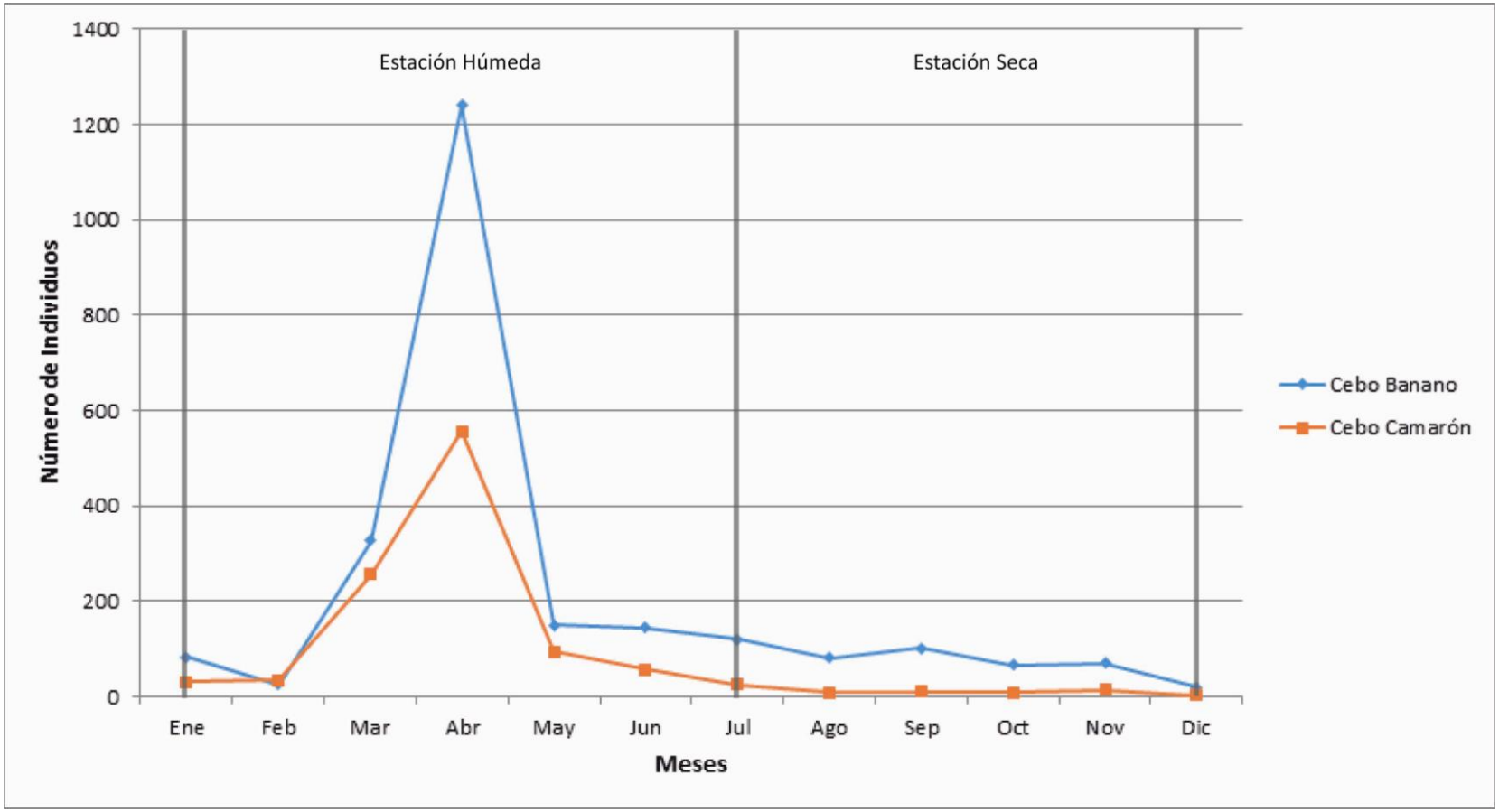


Figura 3. Variación de la abundancia de individuos colectados a lo largo del año en cada cebo. Ambos cebos presentan un pico en el mes de abril y un descenso en los siguientes meses. El cebo de banano presenta mayor abundancia durante todo el año.

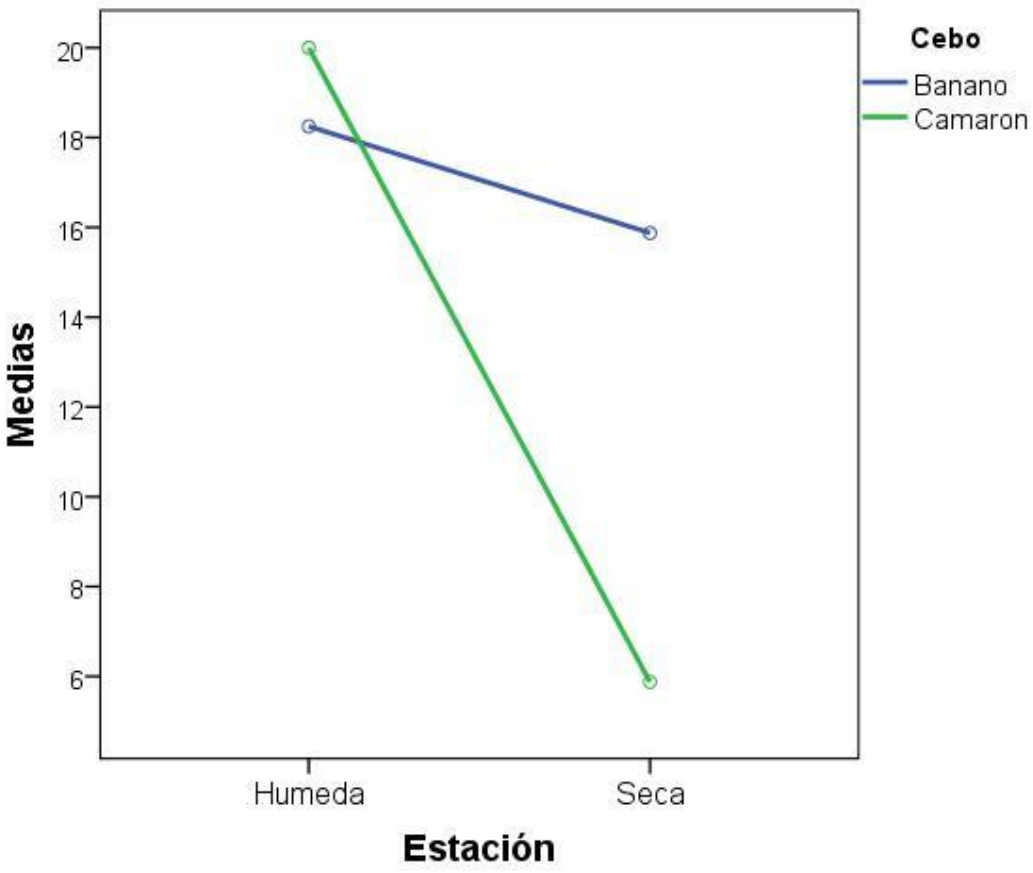


Figura 4. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos (banano, camarón) y estación (húmeda, seca); respecto a la riqueza de especies. Las líneas se cortan, por lo tanto existe interacción. Ambos cebos poseen alta eficiencia durante la estación húmeda, pero el cebo de camarón desciende abruptamente hacia la seca, a diferencia del de banano que se mantiene más constante.

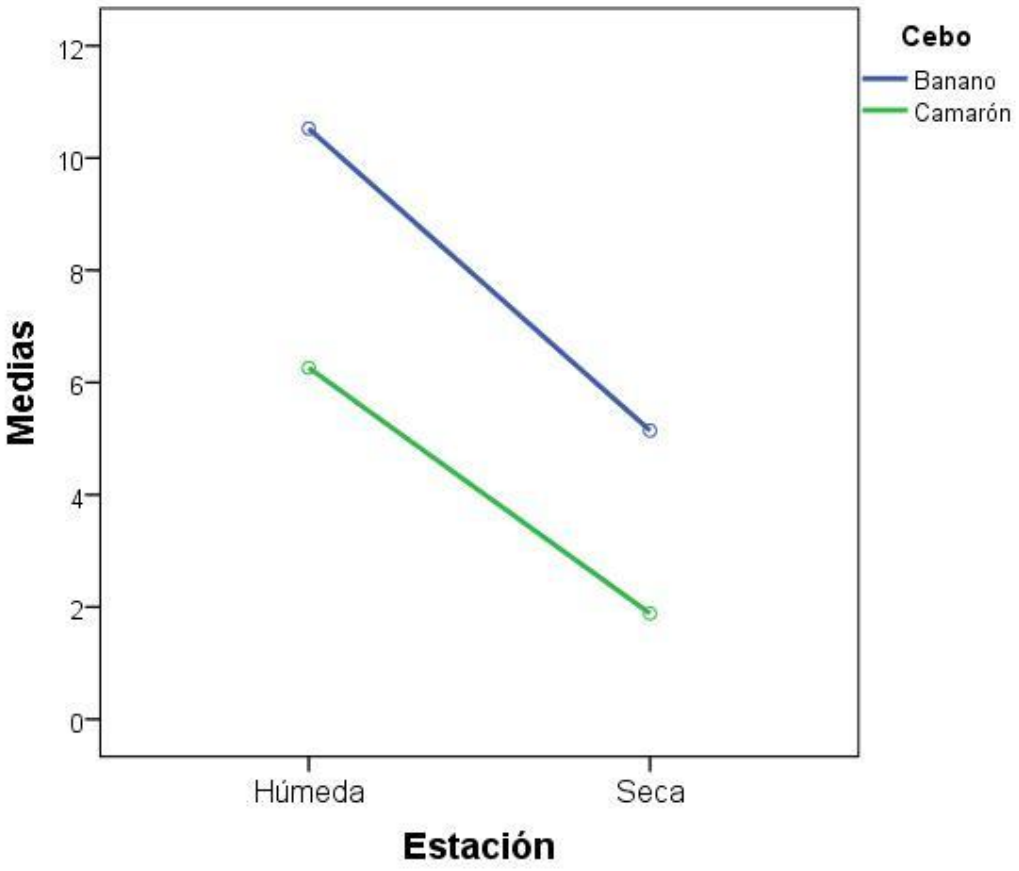


Figura 5. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos (banano, camarón) y estación (húmeda, seca); respecto a la abundancia de individuos. Se evidencia paralelismo, por lo tanto no existe interacción; ambos cebos reducen su eficiencia hacia la estación seca.

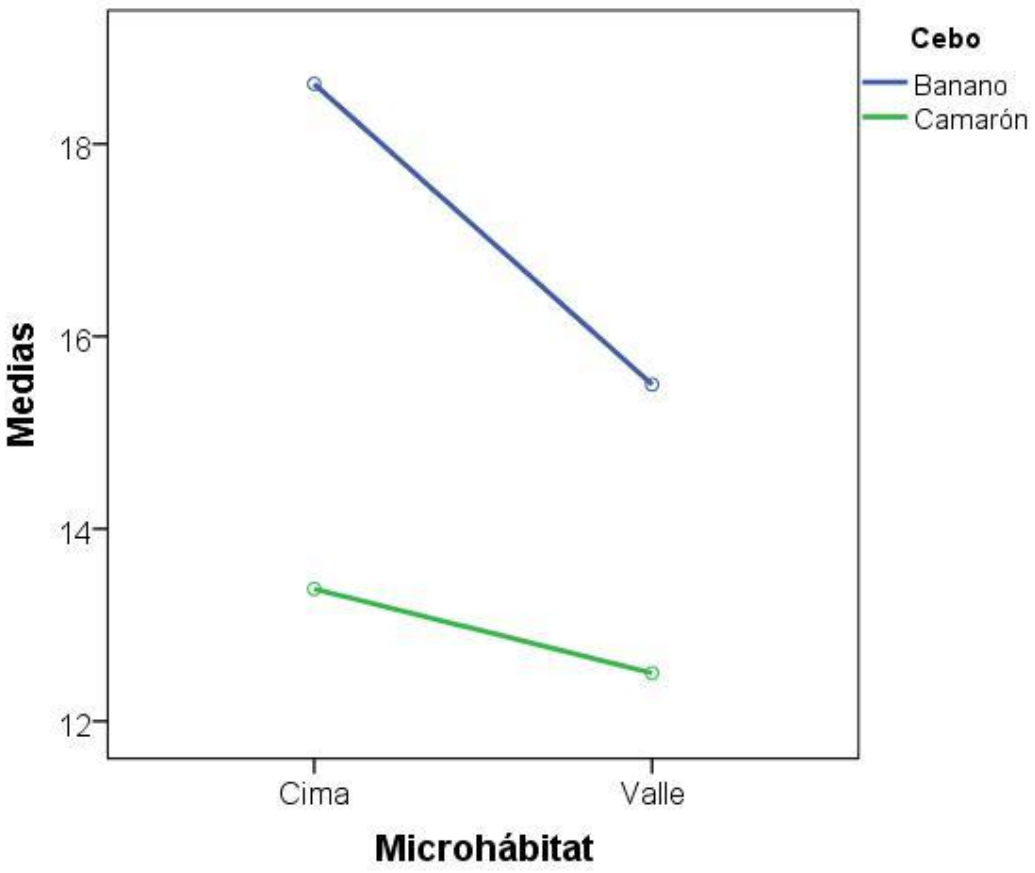


Figura 6. Gráfico de las medias en respuesta a factores: cebos (banano, camarón) y microhábitat (cima, valle); respecto a la riqueza de especies. No existe interacción a pesar de que el cebo de camarón parece ser más estable en ambos microhábitat y el cebo de banano más eficiente en general pero con tendencia a reducir hacia el valle.

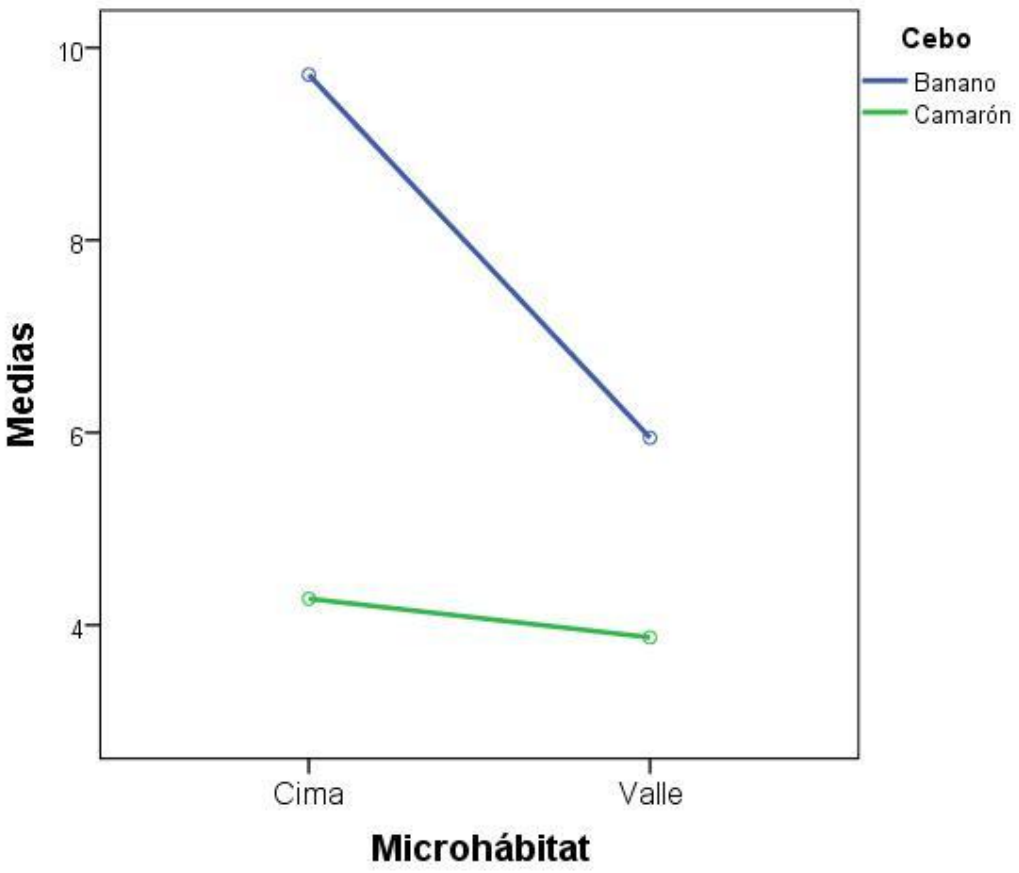


Figura 7. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos (banano, camarón) y microhábitat (cima, valle); respecto a la abundancia de individuos. La eficiencia del cebo de banano es mayor en ambos microhábitat, pero disminuye notablemente hacia el valle.

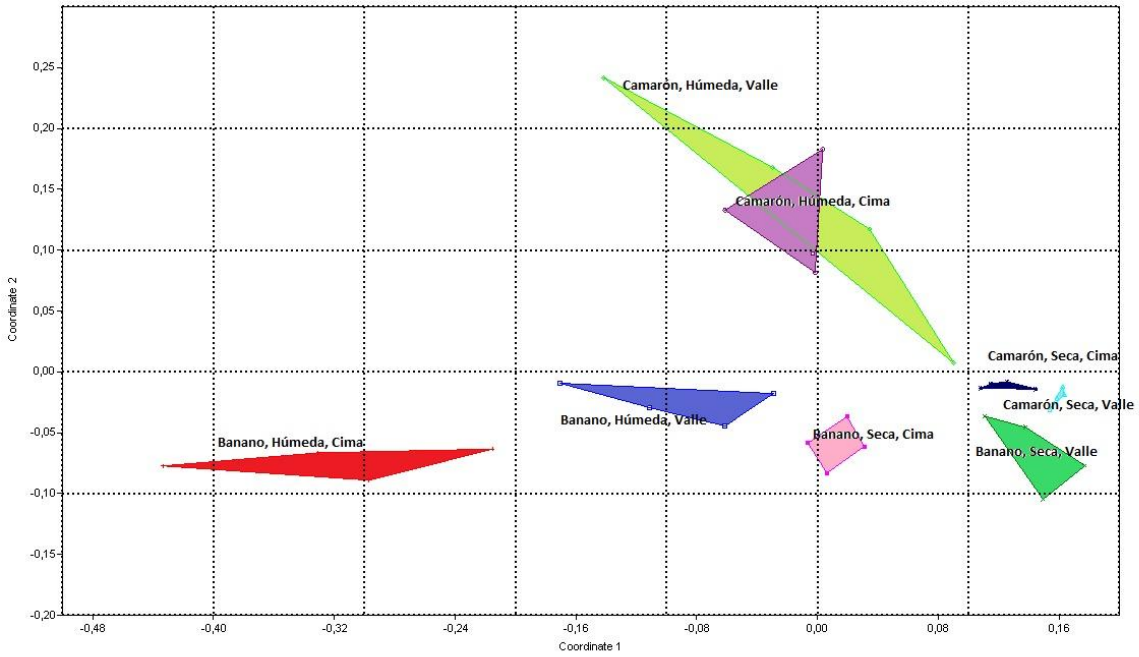


Figura 8. Resultado del NMDS (estress = 0,083) de la composición de las especies en cada cebo por cada estación y microhábitat. Las agrupaciones se determinaron según los significancia obtenida en el análisis del ANOSIM, para este caso todas cada interacción obtuvo diferencias significativas. B = banano, Ca = camarón, H = húmeda, S = seca, C = cima, V = valle.

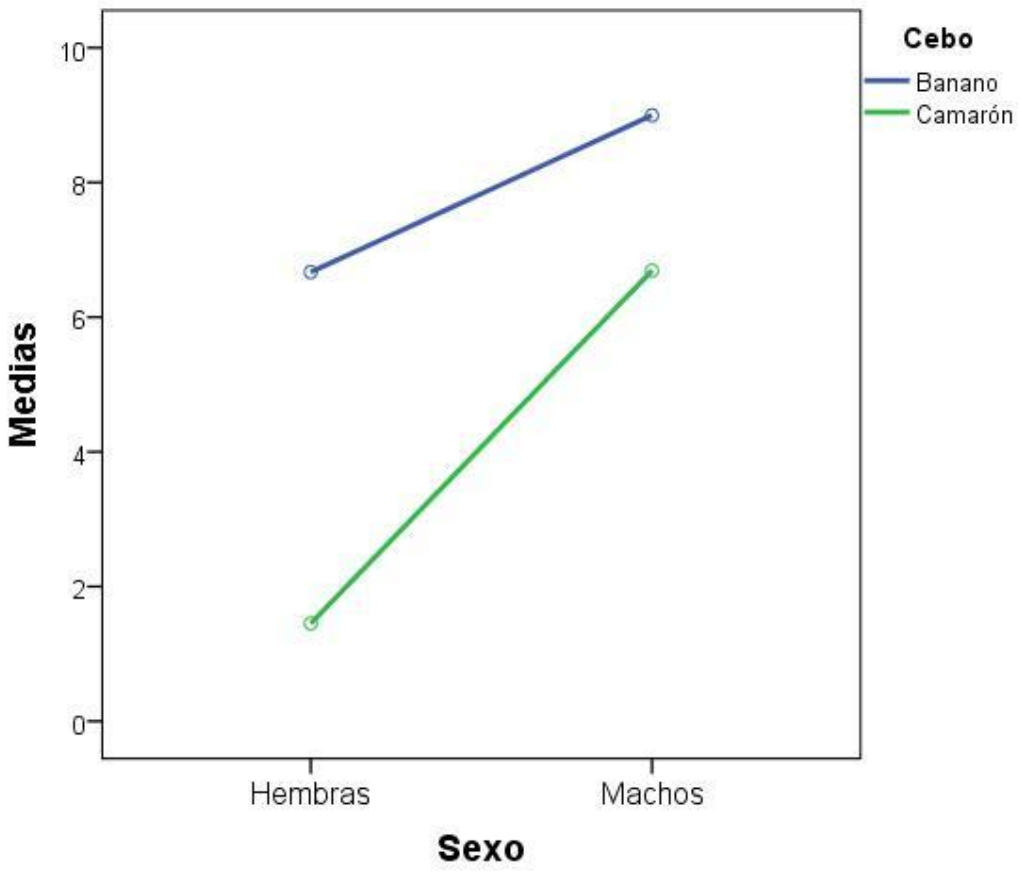


Figura 9. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos (banano, camarón) con cada sexo. Si existe interacción, la eficiencia del cebo de camarón aumenta drásticamente en machos, mientras que el de banano no presenta diferencias tan marcadas.

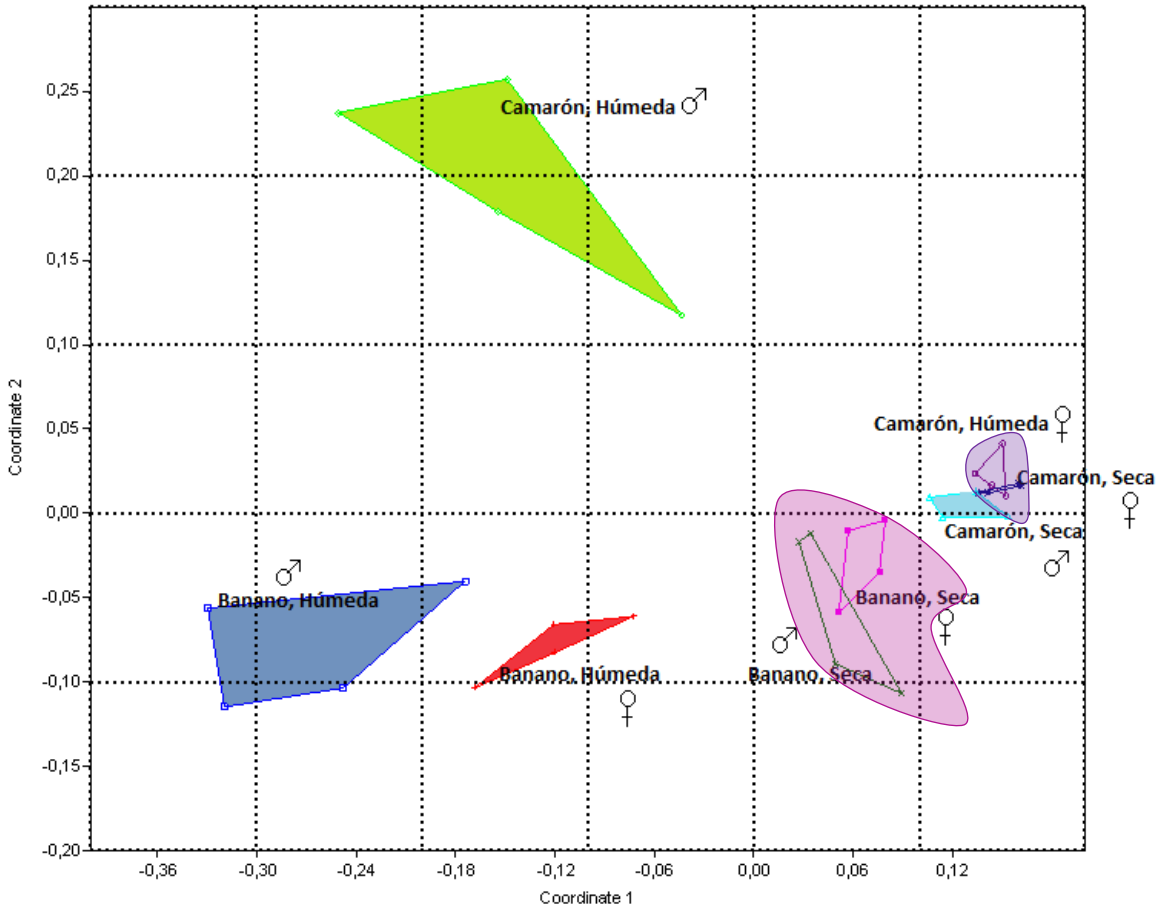


Figura 10. Resultado del NMDS (estress = 0,052) de la composición de sexos en cada cebo y estación. Las agrupaciones se determinaron según la significancia obtenida en el análisis del ANOSIM. Se formaron dos grupos que no presentaron diferencias significativas entre ellos: uno para ambos sexos colectados en cebo de banano durante la estación seca, y otro para las hembras colectadas en cebo de camarón durante ambas estaciones. B = banano, Ca = camarón, H = húmeda, S = seca, h = hembras, m = machos.

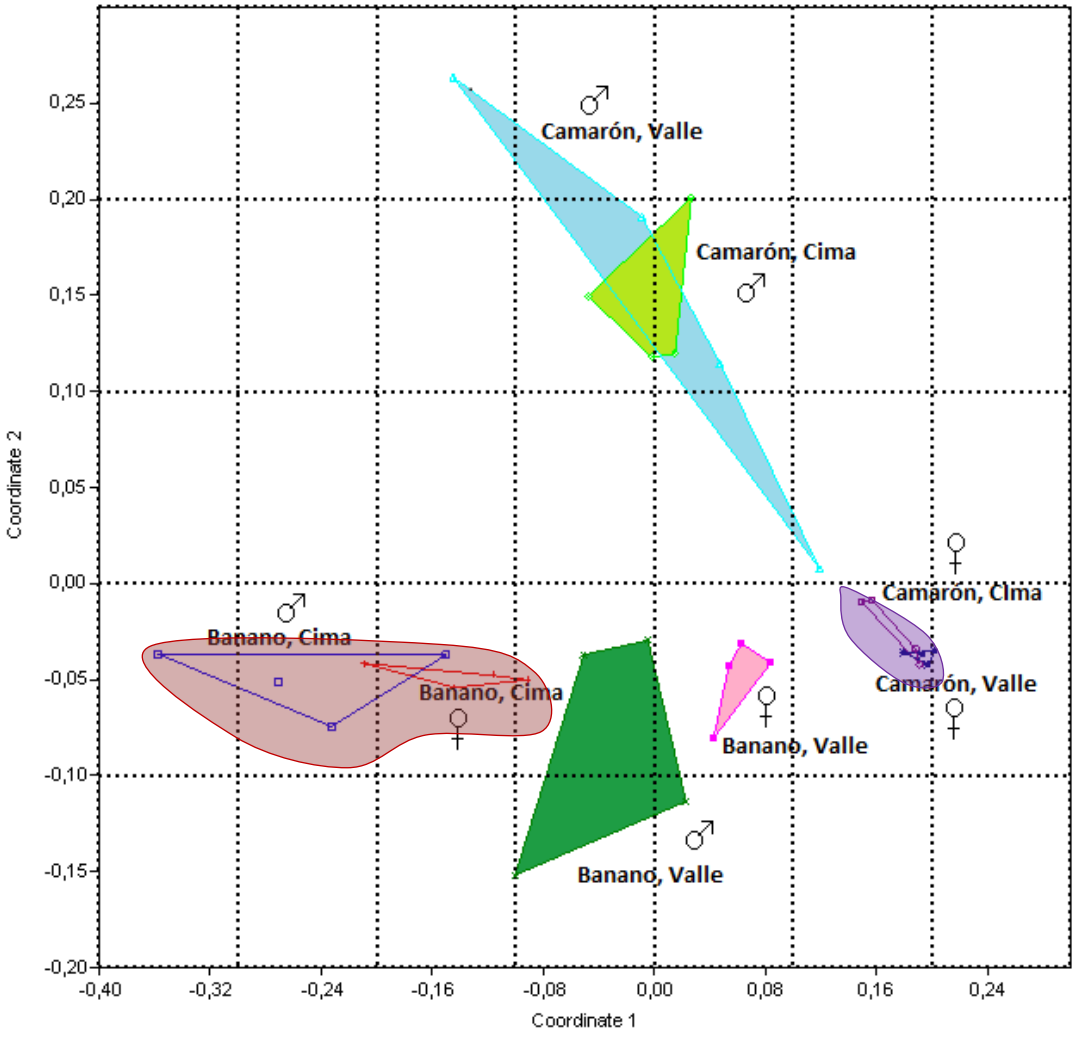


Figura 11. Resultado del NMDS (estress = 0,095) de la composición de sexos en cada cebo y microhábitat. Las agrupaciones se determinaron según la significancia obtenida en el análisis del ANOSIM, dos grupos no presentaron diferencias entre sí, uno para las muestras colectadas de ambos sexos con cebo de banano en la cima de colina y otro para as hembras colectadas con cebo de camarón en ambos microhábitat. B = banano, Ca = camarón, C = cima, V = valle, h = hembras, m = machos.

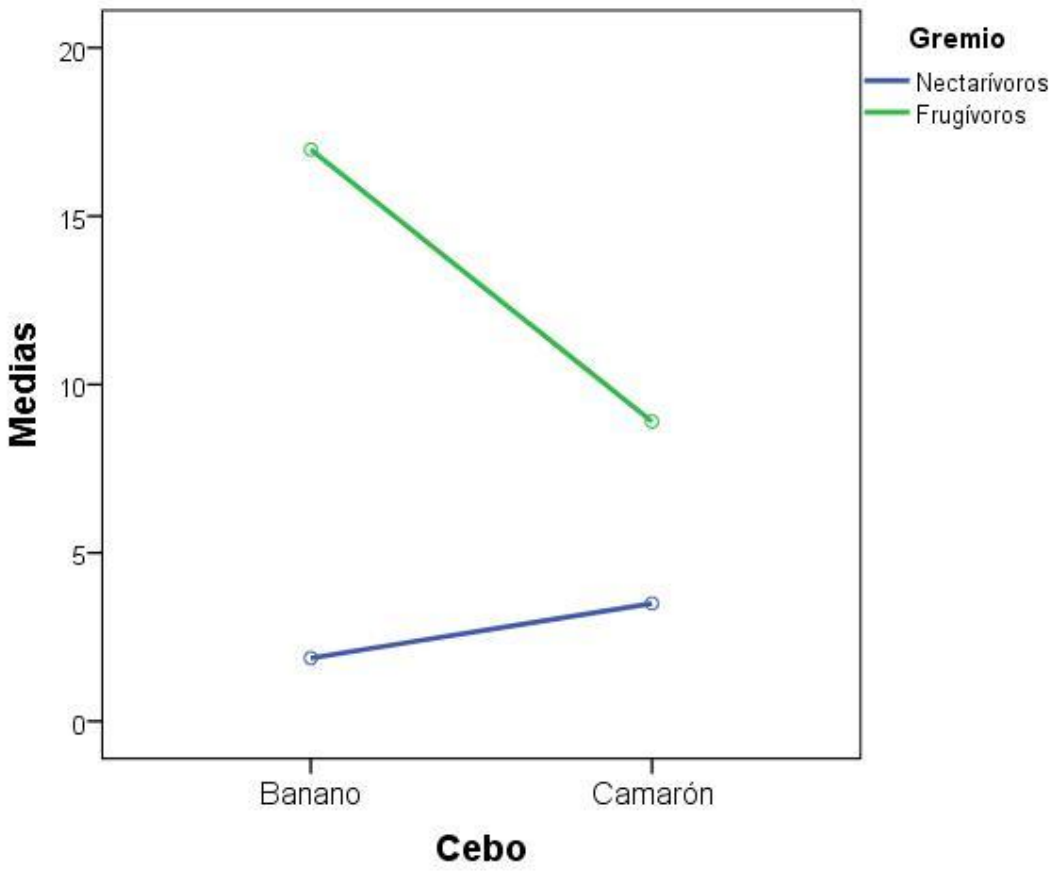


Figura 12. Gráfico de las medias en respuesta a los factores: cebos (banano, camarón) y gremio (frugívoros, nectarívoros). Existe interacción entre ambos factores; en algún punto las líneas se cortaran. Las mariposas nectarívoras presentan una tendencia a preferir cebo de camarón y lo contrario las frugívoras.

10 TABLAS

Tabla 1. Resultados obtenidos en el modelo linear general (GLM) para riqueza de especies en cada cebo y las interacciones con microhábitat (cima, valle) y estación (húmeda, seca). Los datos usados fueron transformados usando raíz cuadrada para obtener un coeficiente de variación adecuado (CV < 30%).

x Especies				
	Banano	**Camarón**	**F 1, 24**	**P**
Cebo	52	49	9,97**	,004
Cebo * Epoca	Húmeda		20,2**	,000
	38	43		
	Seca			
	44	22		
Cebo * Microhabitad	Cima		0,741 NS	,397
	43	35		
	Valle			
	37	42		

Tabla 2. Resultados obtenidos en el modelo linear general (GLM) para abundancia en cada cebo y las interacciones con microhábitat (cima, valle), estación (húmeda, seca) y sexos. Los datos usados fueron transformados usando raíz cuadrada para obtener un coeficiente de variación adecuado (CV < 30%).

x Individuos				
	Banano	**Camarón**	**F 1,48**	**P**
Cebo	2432	1105	82,35**	,000
Cebo * Epoca	Húmeda		1,468 NS	,231
	1972	1032		
	Seca			
	460	73		
Cebo * Microhabitat	Cima		16,55**	,000
	1755	543		
	Valle			
	677	562		
Cebo * Sexo	Hembras		12,33 **	,001
	851	44		
	Machos			
	1581	1061		

Tabla 3. Resultados del ANOSIM para la composición de especies en cada cebo por cada estación y microhábitat (R = 0,7601 P = 0,0001). Las diferencias fueron significativas entre todos los grupos. B = banano, Ca = camarón, H = húmeda, S = seca, C = cima, V = valle.

	B/H/C	B/H/V	B/S/C	B/S/V	Ca/H/C	Ca/H/V	Ca/C/S	Ca/V/S
B/H/C		0,031	0,0308	0,0304	0,0296	0,0301	0,0303	0,0292
B/H/V			0,0275	0,0308	0,0281	0,027	0,0288	0,0293
B/S/C				0,0259	0,0299	0,0302	0,031	0,0268
B/S/V					0,0298	0,0294	0,0271	0,0308
Ca/H/C						0,0308	0,0279	0,0281
Ca/H/V							0,0278	0,0281
Ca/C/S								0,029
Ca/V/S								

Tabla 4. Resultados del ANOSIM para la composición de los sexos de las especies en cada cebo y estación (R = 0,7119; P = 0,0001). Los datos sombreados son los únicos que no presentaron diferencias significativas. B = banano, Ca = camarón, H = húmeda, S = seca, h = hembras, m = machos.

	B/H/h	B/H/m	B/S/h	B/S/m	Ca/H/h	Ca/H/m	Ca/S/h	Ca/S/m
B/H/h		0,0311	0,0277	0,0274	0,0283	0,0275	0,0278	0,0291
B/H/m			0,0285	0,0296	0,0263	0,0302	0,0316	0,0307
B/S/h				0,2852	0,0288	0,0293	0,0315	0,0299
B/S/m					0,0283	0,0267	0,028	0,0268
Ca/H/h						0,026	0,5455	0,0264
Ca/H/m								0,0316
Ca/S/h								0,0279
Ca/S/m								

Tabla 5. Resultados del ANOSIM para la composición de los sexos de las especies cada cebo en cada microhábitat (R = 0,7665; P = 0,0001). Los datos sombreados son los únicos que no presentaron diferencias significativas. B = banano, Ca = camarón, C = cima, V = valle, h = hembras, m = machos.

	B/C/h	B/C/m	B/V/h	B/V/m	Ca/C/h	Ca/C/m	Ca/V/h	Ca/V/m
B/C/h		0,0559	0,0306	0,0286	0,0275	0,0247	0,0293	0,0275
B/C/m			0,0251	0,0304	0,0273	0,026	0,028	0,0277
B/V/h				0,0298	0,0286	0,0295	0,0311	0,0272
B/V/m					0,0293	0,0297	0,0279	0,0299
Ca/C/h						0,0256	0,2585	0,0288
Ca/C/m								0,0289
Ca/V/h								0,0285
Ca/V/m								

Tabla 6. Resultados obtenidos en el modelo linear general (GLM) para la abundancia de gremios(nectarívoros, frugívoros) en cada cebo y su interación con cada sexo. Los datos usados fueron transformados usando raíz cuadrada para obtener un coeficiente de variación adecuado (CV < 30%).

x Individuos en cada gremio						
	Banano		**Camarón**		**F 1, 24**	**P**
Cebo * Gremio	Nectarívoras				51,73**	,000
	45		160			
	Frugívoras					
	2387		945			
					F 2,24	**P**
Cebo * Sexo * Gremio	Nectarívoras				9,29**	,001
	Hembras	18	Hembras	5		
	Machos	27	Machos	155		
	Frugívoras					
	Hembras	833	Hembras	39		
	Machos	1554	Machos	906		

11 ANEXOS

Anexo 1. Lista de caracteres de cada especie utilizados para la identificación sexual.

	Macho	**Hembra**
Apaturinae		
Doxocopa pavon	Superficie dorsal de las alas color azul, verde y morado iridiscentes.	Se parecen a especies de *Adelpha*.
Biblidinae		
Biblis hyperia	Parche androconial oscuro en superficie ventral de las alas anteriores.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
Diaethria clymena bourcieri	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso. Claspers visibles.	No hay hembras.
Diaethria euclides gueneei	Primer par de patas con mucho pelo, no se observa la garra del tarso. Claspers visibles.	No hay hembras.
Dynamine haenschi	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.
Dynamine postverta	Superficie dorsal de las alas color verde azulado iridiscente.	Superficie dorsal de las alas color negro con manchas y bandas blancas.
Hamadryas amphichloe	La superficie dorsal de las alas anteriores posee una banda blanca bien clara. Primer par de patas con pelos.	Superficie dorsal de las alas anteriores es más oscura que los machos. Primer par de patas sin pelo, se observan las garras del tarso.
Hamadryas amphinome	Primer par de patas con mucho pelo.	Banda media en las alas anteriores es más gruesa que la banda media de los machos.
Hamadryas feronia	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.
Hamadryas fornax	Primer par de patas con mucho pelo.	No hay hembras.
Myscelia cyaniris	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.
Pyrrhogyra amphiro	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.

Temenis laothoe	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		
Archaeoprepona camilla	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.
Archaeoprepona demophon	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.
Archeoprepona amphimachus	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.
Consul fabius	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.
Fountainea ryphea	Superficie dorsal de las alas anteriores de color magenta, rosado iridiscente y brillante. Primer par de patas cortas y con más pelo que hembras.	Supeficie dorsal de alas anteriores opaca. Primer par de patas con más pelo que los machos.
Memphis artacaena	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.
Memphis mora	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
Memphis moruus	Coloración dorsal azul oscuro. Ventral color grisáceo. Tornux agudo.	Las alas posteriores se extienden para formar una cola. El tornux es lobado. Coloración de la superficie ventral de las alas; café clara.
Prepona gnorima	Primer par de patas más cortas y con más pelo que las hembras. En el ala posterior 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.

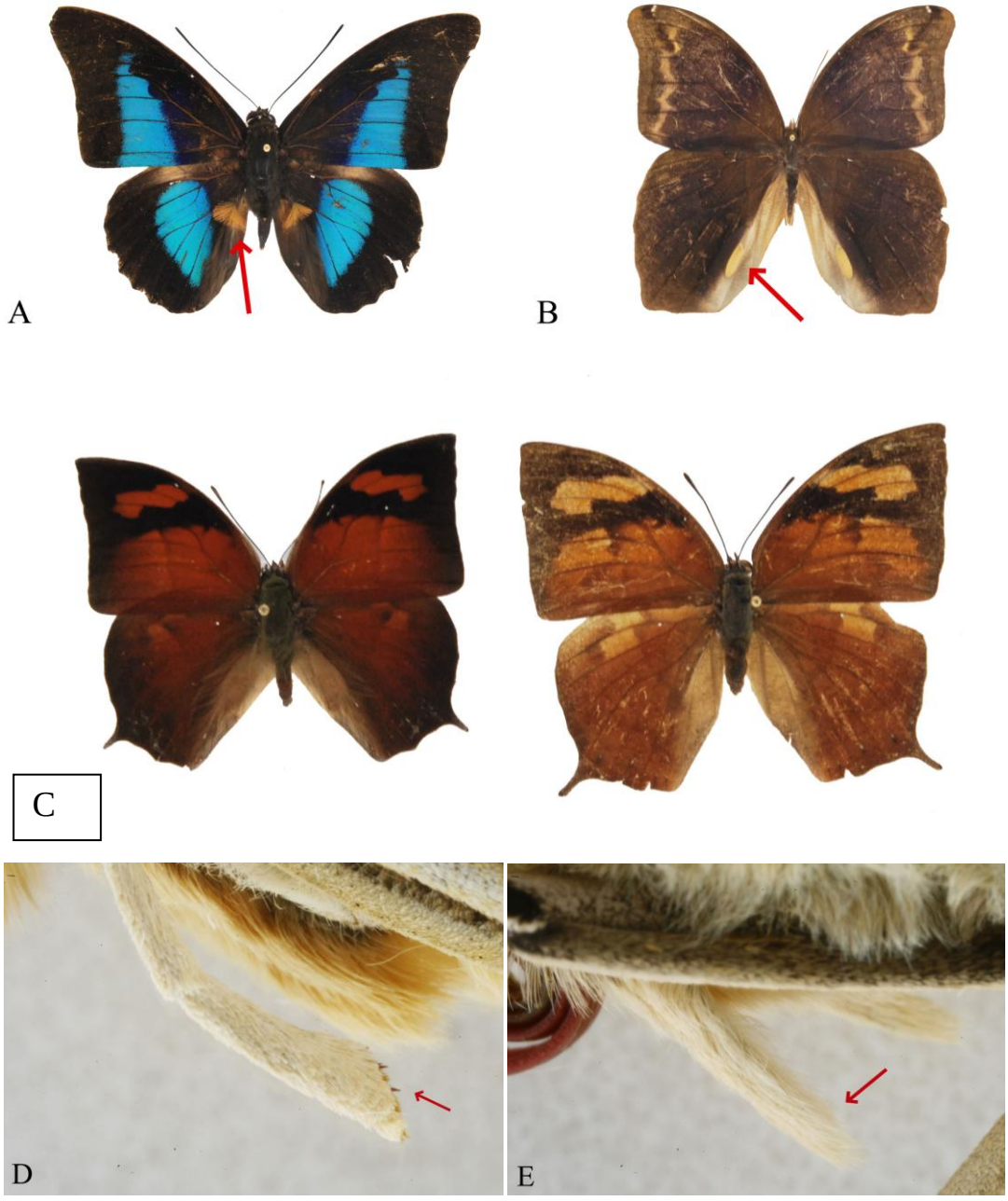
Prepona laertes	Primer par de patas más cortas y con más pelo. En el ala posterios, el lado dorsal tiene una banda azul iridiscente además de la verde. La superficie ventral es brillante.	Primer par de patas más largas y con menos pelo. En la superficie dorsal de las alas posteriores no está presente una banda azul iridiscente. Coloración de las alas en la superficie ventral es opaca.
Siderone galanthis	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.
Cyrestinae		
Marpesia chiron	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
Danainae		
Elzunia pavonii	Parche androconial en el márgen costal de las alas posteriores. Primer par de patas con mucho pelo.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Hypoleria lavinia	Presencia de un caracter sexual secundario: androconias de color amarillo	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Ithomia cleora	Presencia de un carácter sexual secundario: parche androconial en la parte costal de las alas posteriores.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Ithomia pseudoagalla	Presencia de un carácter sexual secundario: parche androconial en la parte costal de las alas posteriores.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Pteronymia aletta	Presencia de un carácter sexual secundario: parche androconial en la parte costal de las alas posteriores.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Tithorea harmonia	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		
Agraulis vanillae	Primer par de patas con mucho pelo	No hay hembras.
Dione glycera	Primer par de patas con mucho pelo.	No hay hembras.

Dryas iulia	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.
Heliconius atthis	Parche sin escamas cerca del márgen costal de las alas. Patas anteriores con mucho pelo.	Ausencia de caracteres sexuales secundarios de los machos.
Heliconius erato	Parche sin escamas cerca del márgen costal de las alas. Primer par de patas con mucho pelo.	Primer par de patas sin pelo
Heliconius sara	No hay machos	Primer par de patas sin pelo, se observa la garra del tarso.
Limenitidinae		
Adelpha iphiclus	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.
Adelpha naxia	No hay machos	Primer par de patas más largo y con poco pelo.
Adelpha phylaca	Primer par de patas cortas y peludas.	No hay machos
Nymphalinae		
Anartia amathea	No hay machos	Primer par de patas sin pelo.
Colobura annulata	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.
Colobura dirce	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.
Historis acheronta	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.
Historis odius	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.
Siproeta stelenes	Primer par de patas con mucho pelo	No hay hembras.

Smyrna blomfildia	Primer par de patas más cortas y con más pelo que las hembras. Superficie dorsal de las alas color café brillante. No poseen banda color crema en la superficie dorsal de las alas anteriores.	Primer par de patas más largo y con menos pelo. Superficie dorsal color café opaco, poseen una banda color crema en la FW.
Tigridia acesta	Superficie dorsal de las las 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		
Caligo atreus	Penachos androconiales en el márgen interior de las alas posteriores. *Claspers* evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
Caligo eurilochus	Penachos androconiales en el márgen interior de las alas posteriores. *Claspers* evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
Caligo memmon	Penachos androconiales en el márgen interior de las alas posteriores. *Claspers* evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
Caligo zeuxippus	Penachos androconiales en el márgen interior de las alas posteriores. *Claspers* evidentes.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
Cissia sp1	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.
Cithaerias pireta	Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
Eryphanis automedon	Scent patch en los márgenes internos de las alas posteriores. Superficie dorsal de las alas anteriores de color morado.	Ausencia de caracteres secundarios de los machos
Hermeuptychia hermes	Primer par de patas màs cortas y con más pelo que las hembras. Coloración de las alas más fuerte.	Superficie dorsal de las alas anteriores con una banda colo anaranjado oscuro. Tamaño mayor al del macho.
Iphthimoides renata	Primer par de patas cortas y peludas.	No hay hembras
Magneuptychia libye	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.
Megeuptychia antonoe	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso

Morpho helenor	De menor tamaño en comparación a las hembras. Escamas de color azul metálico cubren una mayor superfie 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. Las marcas pupillary, submarginales y premarginales del área costal de las alas es mucho más desarrollada que en machos.
Opsiphanes cassina	Presencia de caracteres secundarios: peines sexuales. Primer par de patas con mucho pelo.	Auscencia de caracteres secundarios.
Opsiphanes quiteria	Presencia de caracteres secundarios: peines sexuales. Primer par de patas con mucho pelo.	Tamaño notablemente más grande. Auscencia de caracteres secundarios. Primer par de patas sin pelo.
Pareuptychia binocula	Primer par de patas cortas y peludas. Coloración de las alas más fuerte.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
Selenophanes josephus	Presencia de parches androconiales. Primer par de patas con pelo.	No hay hembras.
Taygetis celia	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
Taygetis cleopatra	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso. Coloraciòn de las alas más opacas.
Taygetis nympha	Primer par de patas como un cepillo, muy pequeñas y con mucho pelo.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
Taygetis thamyra	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso
Taygetis uzza	Primer par de patas cortas y peludas.	Primer par de patas sin pelo, se ven garras del tarso

Anexo 2. Ejemplos de caracteres usados para la identificación sexual de los individuos.



A. *Hairpencils* en *Archeoprepona demophon*. B. Parches androconiales en *Eryphanis automedon*.C. Dimorfismo sexual en *Fountainea ryphea*. D. Primer par de patas de la

hembra de *Archeoprepona demophon* (Tomado de Paez, 2013). E. Primer par de patas del macho de *Archeoprepona demophon* (Tomado de Paez, 2013).

Anexo 3. Número de machos y hembras identificados por cada especie

Especie	Hembras	Machos
Adelpha iphiclus	8	139
Adelpha naxia	0	1
Adelpha phylaca	1	1
Agraulis vanillae	0	2
Anartia amathea	1	0
Archaeoprepona camilla	0	7
Archaeoprepona demophon	31	116
Archeoprepona amphimachus	0	1
Biblis hyperia	5	21
Caligo atreus	3	5
Caligo eurilochus	1	0
Caligo memmon	4	10
Caligo zeuxippus	0	1
Cissia sp1	0	3
Cithaerias pireta	0	1
Colobura annulata	0	1
Colobura dirce	22	34
Consul fabius	1	10
Diaethria clymena bourcieri	0	1
Diaethria euclides gueneei	0	1
Dione glycera	0	1
Doxocopa pavon	1	1
Dryas iulia	1	34
Dynamine haenschi	1	2
Dynamine postverta	0	23
Elzunia pavonii	2	46
Eryphanis automedon	5	11
Fountainea ryphea	194	945
Hamadryas amphichloe	128	131
Hamadryas amphinome	39	108
Hamadryas feronia	5	9
Hamadryas fornax	0	1
Heliconius atthis	0	35
Heliconius erato	0	9
Heliconius sara	1	0
Hermeuptychia hermes	1	5

Historis acheronta	19	18
Historis odius	22	52
Hypoleria lavinia	2	2
Iphthimoides renata	0	1
Ithomia cleora	2	1
Ithomia pseudoagalla	8	22
Magneuptychia libye	1	6
Marpesia chiron	0	1
Megeuptychia antonoe	0	2
Memphis artacaena	14	21
Memphis mora	0	2
Memphis moruus	0	3
Morpho helenor	6	14
Myscelia cyaniris	111	183
Opsiphanes cassina	3	28
Opsiphanes quiteria	1	1
Pareuptychia binocula	8	15
Prepona gnorima	1	1
Prepona laertes	3	15
Pteronymia aletta	5	1
Pyrrhogyra amphiro	0	1
Selenophanes josephus	0	1
Siderone galanthis	1	6
Siproeta stelenes	0	23
Smyrna blomfildia	159	321
Taygetis celia	1	2
Taygetis cleopatra	0	5
Taygetis nympha	54	140
Taygetis thamyra	12	8
Taygetis uzza	3	3
Temenis laothoe	2	22
Tigridia acesta	2	1
Tithorea harmonia	0	4
Total	**895**	**2642**

Anexo 4. Número de individuos colectados de cada especie en cada cebo según su gremio, subfamilia y sexo.

	Banano		Total	Camarón		Total
	Hembras	Machos		Hembras	Machos	
Nectarívoras	18	27	45	5	155	160
Apaturinae	1	0	1	0	1	1
Doxocopa pavon	1	0	1	0	1	1
Cyrestinae	0	0	0	0	1	1
Marpesia chiron	0	0	0	0	1	1
Danainae	17	26	43	2	50	52
Elzunia pavonii	0	0	0	2	46	48
Hypoleria lavinia	2	2	4	0	0	0
Ithomia cleora	2	1	3	0	0	0
Ithomia pseudoagalla	8	22	30	0	0	0
Pteronymia aletta	5	1	6	0	0	0
Tithorea harmonia	0	0	0	0	4	4
Heliconiinae	0	0	0	2	81	83
Agraulis vanillae	0	0	0	0	2	2
Dione glycera	0	0	0	0	1	1
Dryas iulia	0	0	0	1	34	35
Heliconius atthis	0	0	0	0	35	35
Heliconius erato	0	0	0	0	9	9
Heliconius sara	0	0	0	1	0	1
Nymphalinae	0	1	1	1	22	23
Anartia amathea	0	0	0	1	0	1
Siproeta stelenes	0	1	1	0	22	22
Frugrívoras	833	1554	2387	39	906	945
Biblidinae	283	313	596	8	190	198
Biblis hyperia	4	1	5	1	20	21
Diaethria clymena bourcieri	0	0	0	0	1	1
Diaethria euclides gueneei	0	0	0	0	1	1
Dynamine haenschi	1	1	2	0	1	1
Dynamine postverta	0	0	0	0	23	23
Hamadryas amphichloe	127	122	249	1	9	10
Hamadryas amphinome	39	58	97	0	50	50
Hamadryas feronia	3	9	12	2	0	2
Hamadryas fornax	0	1	1	0	0	0
Myscelia cyaniris	107	117	224	4	66	70
Pyrrhogyra amphiro	0	0	0	0	1	1
Temenis laothoe	2	4	6	0	18	18
Charaxinae	235	641	876	10	486	496
Archaeoprepona camilla	0	7	7	0	0	0
Archaeoprepona demophon	30	67	97	1	49	50
Archeoprepona amphimachus	0	1	1	0	0	0
Consul fabius	0	1	1	1	9	10
Fountainea ryphea	187	539	726	7	406	413
Memphis artacaena	14	13	27	0	8	8
Memphis mora	0	1	1	0	1	1
Memphis moruus	0	0	0	0	3	3
Prepona gnorima	0	1	1	1	0	1

Prepona laertes	3	7	10	0	8	8
Siderone galanthis	1	4	5	0	2	2
Limenitidinae	1	4	5	8	137	145
Adelpha iphiclus	1	3	4	7	136	143
Adelpha naxia	0	1	1	0	0	0
Adelpha phylaca	0	0	0	1	1	2
Nymphalinae	221	390	611	3	37	40
Colobura annulata	0	0	0	0	1	1
Colobura dirce	22	19	41	0	15	15
Historis acheronta	19	18	37	0	0	0
Historis odius	21	49	70	1	3	4
Smyrna blomfildia	157	303	460	2	18	20
Tigridia acesta	2	1	3	0	0	0
Satyrinae	93	206	299	10	56	66
Caligo atreus	3	5	8	0	0	0
Caligo eurilochus	1	0	1	0	0	0
Caligo memmon	4	5	9	0	5	5
Caligo zeuxippus	0	1	1	0	0	0
Cissia sp1	0	3	3	0	0	0
Cithaerias pireta	0	1	1	0	0	0
Eryphanis automedon	5	7	12	0	4	4
Hermeuptychia hermes	0	4	4	1	1	2
Iphthimoides renata	0	1	1	0	0	0
Magneuptychia libye	0	5	5	1	1	2
Megeuptychia antonoe	0	2	2	0	0	0
Morpho helenor	6	10	16	0	4	4
Opsiphanes cassina	3	15	18	0	13	13
Opsiphanes quiteria	1	0	1	0	1	1
Pareuptychia binocula	7	13	20	1	2	3
Selenophanes josephus	0	1	1	0	0	0
Taygetis celia	1	2	3	0	0	0
Taygetis cleopatra	0	5	5	0	0	0
Taygetis nympha	50	117	167	4	23	27
Taygetis thamyra	12	7	19	0	1	1
Taygetis uzza	0	2	2	3	1	4
Total general	851	1581	2432	44	1061	1105

Anexo 5. Número de individuos de cada especie colectados en cada cebo durante cada y en cada microhábitat.

	Banano						Camarón					
	Húmeda		Total	Seca		Total	Húmeda		Total	Seca		Total
Especies	**Cima**	**Valle**		**Cima**	**Valle**		**Cima**	**Valle**		**Cima**	**Valle**	
Adelpha iphiclus	1	3	4	0	0	0	59	83	142	1	0	1
Adelpha naxia	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Adelpha phylaca	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0
Agraulis vanillae	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0
Anartia amathea	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Archaeoprepona camilla	0	0	0	3	4	7	0	0	0	0	0	0
Archaeoprepona demophon	27	39	66	20	11	31	18	20	38	6	6	12
Archeoprepona amphimachus	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Biblis hyperia	3	1	4	1	0	1	5	16	21	0	0	0
Caligo atreus	0	4	4	1	3	4	0	0	0	0	0	0
Caligo eurilochus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Caligo memmon	2	6	8	1	0	1	1	2	3	2	0	2
Caligo zeuxippus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Cissia sp1	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0
Cithaerias pireta	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Colobura annulata	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Colobura dirce	17	16	33	4	4	8	5	10	15	0	0	0
Consul fabius	0	0	0	1	0	1	4	6	10	0	0	0
Diaethria clymena bourcieri	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Diaethria euclides gueneei	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Dione glycera	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Doxocopa pavon	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Dryas iulia	0	0	0	0	0	0	16	19	35	0	0	0
Dynamine haenschi	1	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Dynamine postverta	0	0	0	0	0	0	3	20	23	0	0	0
Elzunia pavonii	0	0	0	0	0	0	30	13	43	4	1	5
Eryphanis automedon	6	3	9	2	1	3	4	0	4	0	0	0
Fountainea ryphea	445	183	628	89	9	98	211	191	402	11	0	11
Hamadryas amphichloe	156	34	190	58	1	59	4	2	6	4	0	4
Hamadryas amphinome	57	35	92	3	2	5	8	42	50	0	0	0
Hamadryas feronia	6	4	10	2	0	2	2	0	2	0	0	0
Hamadryas fornax	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Heliconius atthis	0	0	0	0	0	0	30	4	34	1	0	1
Heliconius erato	0	0	0	0	0	0	5	4	9	0	0	0
Heliconius sara	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Hermeuptychia hermes	0	0	0	2	2	4	1	0	1	0	1	1
Historis acheronta	31	5	36	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Historis odius	56	7	63	5	2	7	1	3	4	0	0	0
Hypoleria lavinia	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0

Iphthimoides renata	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Ithomia cleora	1	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0
Ithomia pseudoagalla	0	0	0	0	30	30	0	0	0	0	0	0
Magneuptychia libye	2	0	2	3	0	3	0	1	1	1	0	1
Marpesia chiron	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Megeuptychia antonoe	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0
Memphis artacaena	13	0	13	14	0	14	5	0	5	1	2	3
Memphis mora	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Memphis moruus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
Morpho helenor	1	8	9	2	5	7	0	1	1	2	1	3
Myscelia cyaniris	107	35	142	80	2	82	28	32	60	8	2	10
Opsiphanes cassina	15	1	16	2	0	2	10	2	12	0	1	1
Opsiphanes quiteria	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Pareuptychia binocula	5	3	8	4	8	12	0	0	0	0	3	3
Prepona gnorima	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Prepona laertes	6	2	8	2	0	2	2	5	7	0	1	1
Pteronymia aletta	0	0	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0
Pyrrhogyra amphiro	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Selenophanes josephus	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Siderone galanthis	3	0	3	2	0	2	2	0	2	0	0	0
Siproeta stelenes	1	0	1	0	0	0	11	11	22	0	0	0
Smyrna blomfildia	374	84	458	1	1	2	10	10	20	0	0	0
Taygetis celia	1	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0
Taygetis cleopatra	4	0	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Taygetis nympha	81	57	138	8	21	29	14	10	24	0	3	3
Taygetis thamyra	0	6	6	5	8	13	0	0	0	0	1	1
Taygetis uzza	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	4	4
Temenis laothoe	4	1	5	0	1	1	4	13	17	1	0	1
Tigridia acesta	0	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0
Tithorea harmonia	0	0	0	0	0	0	3	1	4	0	0	0
Total	1430	542	1972	325	135	460	500	532	1032	43	30	73

Anexo 6. Resultados observados en cada subfamilia.

Apaturinae	Nectarívora. Se obtuvieron solo dos individuos de la especie *Doxocopa pavon* representada por un macho y una hembra colectados en cebo de camarón y banano respectivamente.
Biblidinae	Frugívora. El 62,2% de todos los machos cayeron en cebo de banano y el 97,3% de todas las hembras cayeron en cebo de banano. El 75,1% de todos los individuos prefirieron el cebo de banano.
Charaxinae	Frugívora, La mayoría de individuos colectados fueron machos de los cuales el 56,9% cayó en el cebo de banano mientras que para las hembras el 95,6%. En conjunto el 63,8% de todos los individuos fue colectado en este cebo.
Cyrestinae	Nectarívora. Un único individuo macho de la especie *Marpesia chiron* se colectó en cebo de camarón.
Danainae	Nectarívora. El 80% de los individuos colectados fueron machos de los cuales el 65,8% cayó en el cebo de camarón. De las pocas hembras, el 89,4% se colectó en cebo de banano.
Heliconiinae	Nectarívora. La gran mayoría de individuos colectados fueron machos (solo se obtuvieron dos hembras) y absolutamente todos cayeron en cebo de camarón.
Limenitidinae	Frugívora. Un único género se colectó de esta familia, *Adelpha*, que en sí es considerado frugívoro, a diferencia del resto de miembros de la familia. El 96,7% de individuos de esta subfamilia se obtuvieron en el cebo de camarón de los cuales el 94,4% fueron machos (97,2% de todos los machos). Ocho hembras se colectaron en este cebo mientras que en el cebo de banana se colectó una hembra y cuatro machos de 137 individuos del mismo sexo.
Nymphalinae	Frugívora y nectarívora. Los individuos machos representaron el 66,7% del total de la muestra, de la cual el 86,9% fue colectado en cebo de banano. De las hembras el 98,2% también fue colectado en este cebo.
Satyrinae	Frugívora. Al igual que varias subfamilias se colectaron más del doble de machos que hembras, representando el 71,8% del total de individuos. En este caso ambos sexos cayeron más en cebo de banano, el 78,6% de los individuos machos y el 90,3% de los individuos hembra.

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÒLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÒN Y AUTORIZACIÒN

Yo, Camila Alexandra Rodríguez Estrella, CI 1721524401, autora del trabajo de graduación titulado: “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” previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultas 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. Camila Alexandra Rodríguez Estrella

CI. 1721524401