



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**AMPLITUD DE DIETA DE HERBÍVOROS LEPIDÓPTEROS EN ETAPAS
SUCESIONALES DE LA SELVA TROPICAL CADUCIFOLIA EN CHAMELA,
JALISCO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JAZMÍN ZETINA ROLDÁN

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. KARINA BOEGE PARÉ



LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Zetina

Roldán

Jazmín

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores

Biología

306197323

2. Datos del tutor

Dra.

Karina

Boege

Paré

Universidad Nacional Autónoma de México

Instituto de Ecología

Cuando un gran número de habitantes de un área cualquiera llega a modificarse y perfeccionarse, podemos comprender, por el principio de la competencia y por las importantísimas relaciones de organismo a organismo en la lucha por la vida, que toda forma que no se modifique y perfeccionase en algún grado, estaría expuesta a estar exterminada. Comprendemos, por tanto, por qué todas las especies de una misma región, si consideramos espacios de tiempo suficientemente largos, llegan a modificarse al cabo, pues de otro modo se hubiesen extinguido.

Charles Darwin

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, que me brindaron la oportunidad de formar parte de la mayor casa de estudios y aprender de los mejores profesores.

A la Dra. Karina Boege, por su apoyo incondicional, paciencia y tiempo dedicado en la supervisión de esta tesis.

Al Instituto de Ecología y a los compañeros del Laboratorio Interacción Planta-Animal: Inari, Sofía, Xóchitl, Aimé, Michel, Matías, quienes hicieron mi estancia muy agradable compartiendo de su experiencia y conocimiento.

Al M. en C. Rubén Pérez Ishiwara por su apoyo logístico. Así como a la Dra. Rocío Cruz Ortega por sus enseñanzas, convivencias y risas compartidas.

A los miembros de mi jurado: Alin Nadyely Torres Díaz, Leonor Ana María Abundiz Bonilla, Marcela Patricia Ibarra y Roberto Munguía Steyer, por sus valiosas sugerencias sobre el presente trabajo

A todos mis amigos y compañeros de la Facultad: César, Carlos (Inge), Carlos (Ferrer), Andrea, Gloria, Laura, Mauricio, Mauro, Yessica, Manuel, Enrique, Lalito he aprendido de todos y cada uno de ustedes.

A Hada, Alfonso y Sergio, ustedes me han apoyado más que cualquiera, me han demostrado el valor de la amistad, son los mejores. Los amo chicos!

A mi madre, por apoyarme incondicionalmente y priorizar mis necesidades antes que las suyas. Por su cariño, paciencia y comprensión en mis momentos de estrés y sobre todo porque sigue creyendo en mí. Gracias a ella estoy cumpliendo unos de los mayores logros en mi vida, aunque este logro no es solo mío, es de las dos. ¡Te amo mami!

Índice

Resumen.....	1
Introducción	2
Herbivoría de lepidópteros	2
Herbivoría durante la sucesión vegetal.....	3
Objetivo general.....	6
Objetivos particulares	6
Materiales y método	6
Área de estudio	7
Resultados.....	9
Abundancia.....	9
Amplitud de dieta	15
Amplitud de dieta en función de las etapas sucesionales.....	18
Amplitud de dieta en función de la precipitación media anual	21
Discusión	27
Conclusión.....	32
Referencias	33

Resumen

La amplitud de dieta de herbívoros lepidópteros puede verse afectada por múltiples factores como la variación de la precipitación y la sucesión ecológica. Los herbívoros lepidópteros han servido como modelo de estudio en el grado de especialización alimenticia, ya que pueden alterar el ciclo de nutriente al cambiar las relaciones competitivas de las plantas, lo que acelera la tasa de sucesión ecológica. En este estudio se evaluó la influencia de la sucesión vegetal y de la variación interanual de la precipitación sobre la amplitud de dieta de los herbívoros lepidópteros de una selva tropical caducifolia en un periodo de 11 años. También se tomó en cuenta la incidencia de huracanes, ya que afectan directamente a la dinámica sucesional y por ende a la abundancia de herbívoros, por eso no se muestreó en dos años (2011, huracán Jova y 2015, huracán Patricia). Se encontró una variación en la riqueza de las especies más abundantes de orugas en las diferentes etapas sucesionales, mostrando una tendencia generalista en la etapa inicial y conforme van apareciendo otras especies vegetales en etapas posteriores la amplitud va disminuyendo. Con respecto a la precipitación se encontraron dos tipos de evidencia. Por un lado, se observa una tendencia marginalmente significativa en que las orugas disminuyeron la amplitud de dieta (tendencia especialista) en años con mayor precipitación y por el otro se observa que la amplitud disminuye conforme al aumento de la temporada seca anterior.

Introducción

Los procesos ecológicos involucran interacciones entre varias especies y su entorno (Hernández *et al.* 2014). Una de las interacciones bióticas de mayor impacto en las comunidades es la herbivoría, que implica la interacción entre un animal (vertebrado o invertebrado) con su planta-alimento (Crawley, 1983). Los herbívoros tienen un impacto negativo en las poblaciones vegetales, ya que pueden afectar la demografía, distribución, abundancia, crecimiento, sobrevivencia y reproducción de las plantas (Dirzo, 1984, Bawa *et al.* 1985). Sin embargo, algunos herbívoros pueden tener efectos indirectos favorables al influir en el ciclaje de nutrientes del ecosistema, ya que su presencia implica una fuente de alimento para los depredadores como aves insectívoras, ranas, mamíferos, arañas y otros invertebrados (Price, 1997). Algunos herbívoros pueden convertirse después en adultos polinizadores (Bawa *et al.* 1985; Schowalter, 1981), lo que hace más complejo el resultado de la interacción. La herbivoría también puede cambiar las relaciones competitivas de las plantas, lo que a menudo acelera la tasa de sucesión ecológica (Schowalter, 1981).

Herbivoría de lepidópteros

Los herbívoros lepidópteros se consideran como uno de los grupos con mayor representatividad e impacto en comunidades vegetales, tanto en selvas templadas como tropicales (Sánchez-Ramos *et al.* 1999). Muchas especies de herbívoros lepidópteros responden a los cambios climáticos con modificaciones en su comportamiento ya que utilizan diversas señales para localizar a sus hospederas y maximizar su supervivencia, desarrollo y reproducción (Rosset, 1988). Así mismo, su metabolismo se ve afectado por el incremento de temperatura, ya que esto conduce al agotamiento de las reservas de energía de los herbívoros. Esto puede verse reflejado en una baja fecundidad y una alta mortalidad durante periodos fríos (Abarca y Lill, 2015).

El grupo de lepidópteros ha servido como modelo para el estudio de la especialización trófica debido a la diversidad en la amplitud de su dieta. Esta se refiere al número de especies hospederas que los herbívoros consumen en función de las especies disponibles en

una comunidad (Forister *et al.* 2015). Dependiendo de la amplitud de dieta, los herbívoros pueden clasificarse entre generalistas (dieta basada en tres o más especies vegetales) o especialistas (dieta basada en una o dos especies vegetales; Giraudo *et al.* 2012).

Forister y colaboradores (2015) cuantificaron la amplitud de dieta de herbívoros lepidópteros en distintas localidades, desde Canadá hasta Brasil en el hemisferio occidental y desde Reino Unido y Japón hasta Papúa Nueva Guinea en el hemisferio oriental. Utilizando registros de lepidópteros en colecciones de insectos, además de caracterizar la distribución de especialistas y generalistas, reportaron que la distribución de la amplitud de la dieta se ajusta a una “ley de poder”, donde la mayoría de las especies están asociadas localmente con una sola familia o especie taxonómica de plantas, mientras que hay menor variedad de especies de herbívoros con dietas más heterogéneas.

Existe una mayor diversidad de lepidópteros en climas tropicales que en los templados y por lo tanto existe una mayor demanda de plantas hospederas tropicales que templadas (Ehrlich y Raven, 1964). La gran diversidad de plantas promueve que la elección del sitio de oviposición por parte del imago es importante. Muchos lepidópteros adultos ponen sus huevos en ciertos hospederos con gran precisión, sin embargo, hay otros que no son tan precisos y en este caso las larvas tienen que encontrar el hospedero apropiado o perecer, ya que por lo general se alimentan de las hojas jóvenes y suaves de las plantas (brotes tiernos). La explotación de una planta como fuente de alimento implica ajustes metabólicos por parte de las orugas, lo que promueve que el insecto sea relativamente ineficiente en la utilización de otras fuentes de alimentos y tienda a restringir su elección de plantas alimenticias. Las defensas químicas de las plantas presentan dificultades para las orugas, ya que muchas plantas se caracterizan por la presencia de sustancias metabólicas secundarias, que pueden ser repelentes para la mayoría de los insectos y a menudo pueden ser decisivas en los patrones de selección de un hospedero (Ehrlich y Raven, 1964).

Herbivoría durante la sucesión vegetal

La sucesión vegetal es el proceso o cambio gradual y direccional que tienen los ecosistemas durante el cual paulatinamente aumentan en diversidad de especies, estructura y biomasa (Martínez, 2014). Una de las principales razones por las que un sistema pasa a una etapa inicial de sucesión ecológica son los eventos climatológicos (huracanes, ciclones, tifones, etc.), debido a que estos generan la pérdida del dosel y la variación en la composición de la estructura vegetal, alterando las condiciones abióticas (luz, temperatura, humedad) y bióticas (abundancia y diversidad de recursos; Schowalter *et al.* 2016). La sucesión ecológica y el ciclo de nutrientes parecen ser los resultados de interacciones entre insectos y plantas, debido a que se generan cambios en la disponibilidad y calidad de especies hospederas en etapas tempranas, ya que las plantas que no presentan estrés (de rápido crecimiento, y generalmente con menos defensas; Coley, 1983) soportan pequeñas poblaciones de herbívoros insectos que estimulan el ciclo de nutrientes a corto plazo y por el contrario, las plantas estresadas favorecen el aumento de las poblaciones de herbívoros insectos que a su vez aceleran el declive y reemplazo de las plantas, lo cual influencia en la amplitud de dieta de los herbívoros y como consecuencia, la cantidad de daño ocasionado a sus hospederos (Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Schowalter, 1981).

Se ha reportado los lepidópteros y las relaciones tróficas que mantienen con sus plantas hospederas son particularmente sensibles a la sucesión vegetal (Villa-Galaviz *et al.* 2012). Sánchez-Ramos y colaboradores (1999), cuantificaron el porcentaje de daño foliar por herbívoros en un bosque mesófilo a través del tiempo. Con la finalidad de conocer el grado de especialización de cada lepidóptero, realizaron pruebas con cámaras de exclusión colocadas en las plantas, y reportan que las especies *Halysota fugiliosa*, *Melese russata* y *Anisodes gigantula* se especializan en un solo hospedero, mientras que *Hyperia variabilis* se alimenta de especies diferentes de plantas (*Liquidambar styraciflua*, *Perymenium ovalifolium* y *Rapanea myricoides*). Esto sugiere mayor grado de generalismo. La especialización de la dieta también puede estudiarse a nivel de familia. En ese mismo trabajo se concluye que la familia *Noctuidae* presenta hábitos generalistas (Sanchez-Ramos *et al.* 1999). Janz y colaboradores (2001), hicieron estudios sobre las asociaciones de plantas con insecto-huésped en la tribu *Nymphalini* pertenecientes a la familia *Nymphalidae*, y encontraron que la mayoría de las especies tienden a alimentarse de plantas

del orden *Rosales* (*Rosaceae*, *Urticaceae*) y *Fabales* (*Fabaceae*), por lo que concluyen que los integrantes de esta tribu son generalistas. Kitching y colaboradores (2000) consideran a las familias *Arctiinae* y *Phycitinae* como generalistas y asociadas a plantas ruderales, a diferencia de las familias *Ctenuchinae* y *Epipachiinae* que por lo general se alimentan de hojas muertas de árboles forestales.

El grado de especialización alimenticia de los herbívoros también puede estar influenciado por la estacionalidad o variación climática de cada sitio. Abarca y Lill (2015) combinaron observaciones de campo con manipulaciones de laboratorio para investigar las consecuencias del calentamiento climático de dos años en la fenología y el rendimiento de la especie herbívora *Malacosoma americanum*. Sus resultados indican que las temperaturas más cálidas pueden desencadenar la asincronía de las temporadas, al acelerar la fenología de las plantas. En consecuencia, las orugas de diferentes poblaciones disminuyen la capacidad para soportar el hambre y hacer frente a la falta de recursos. Otro ejemplo es el de Scherrer y colaboradores (2016), que reportan patrones de uso de plantas hospederas entre temporadas de lluvias y secas en una selva tropical caducifolia en Brasil. Los autores detectaron un aumento del 30% en el número de plantas hospederas utilizadas durante la estación seca en comparación con la temporada de lluvias y en consecuencia mientras que las orugas presentaron una expansión de la amplitud de dieta de la estación húmeda a la seca. Igualmente, en un sistema de dunas costeras, se ha reportado una mayor selectividad de los herbívoros durante la temporada de lluvias, cuando la oferta de especies de plantas es mayor, mientras que en la temporada seca los herbívoros que tienden al generalismo son más predominantes (López-Carretero *et al.* 2014).

En este contexto, en el presente estudio se evaluó la influencia de la sucesión vegetal y de la variación interanual de la precipitación sobre la amplitud de dieta de los herbívoros lepidópteros en una selva seca del trópico mexicano. Dado que en etapas sucesionales tempranas la oferta de plantas hospederas es menor y las condiciones abióticas son más estresantes, sería de esperarse que la dieta de los herbívoros tienda a ser generalista en estas etapas, mientras que la comunidad de herbívoros sería más especialista hacia las etapas de sucesión tardías y en la selva madura, con una gran diversidad de especies de plantas y

condiciones abióticas menos estresantes. También se espera que la cantidad de precipitación promedio y los días de temporada seca por año influyan en la amplitud de dieta, ya que la cantidad de alimento disponible va aumentando conforme aumenta la precipitación y en este sentido se espera que en años en los que hay mayor precipitación la amplitud de dieta sea menor y por el contrario, a menor precipitación la amplitud de dieta será mayor, debido a que a menor cantidad de recursos disponibles las orugas se ven obligadas a ampliar su dieta.

Objetivo general

Analizar la variación en la amplitud de dieta de herbívoros lepidópteros más abundantes en una selva estacional, en función de la sucesión vegetal y la precipitación interanual.

Objetivos particulares

1. Definir cuáles son las especies de lepidópteros más abundantes de la selva caducifolia de la región de Chamela, Jalisco, utilizando los registros disponibles entre 2007 y 2018.
2. Estimar cambios en la amplitud de dieta de las especies de herbívoros lepidópteros más abundantes en función de las etapas de sucesión de la selva tropical caducifolia.
3. Estimar los cambios anuales en la amplitud de dieta de los herbívoros lepidópteros más abundantes en función de estimadores de precipitación.

Área de estudio

La reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se localiza en el Estado de Jalisco, México (19°30'N, 105°03'W) a dos km al oeste de la costa y seis km al sureste de la Bahía de Chamela (Imagen 1). El sustrato incluye basalto, reolita y conglomerados no consolidados. La mayor parte del terreno no sobrepasa los 580 msnm y no hay corrientes de agua permanentes. El clima es tropical, cálido subhúmedo, con una marcada estacionalidad. La sequía se presenta de noviembre a junio con algunas lluvias en diciembre o enero. La precipitación promedio anual es de 731 mm, la temperatura promedio anual es de 24.6°C (Villa-Galaviz *et al.* 2012).

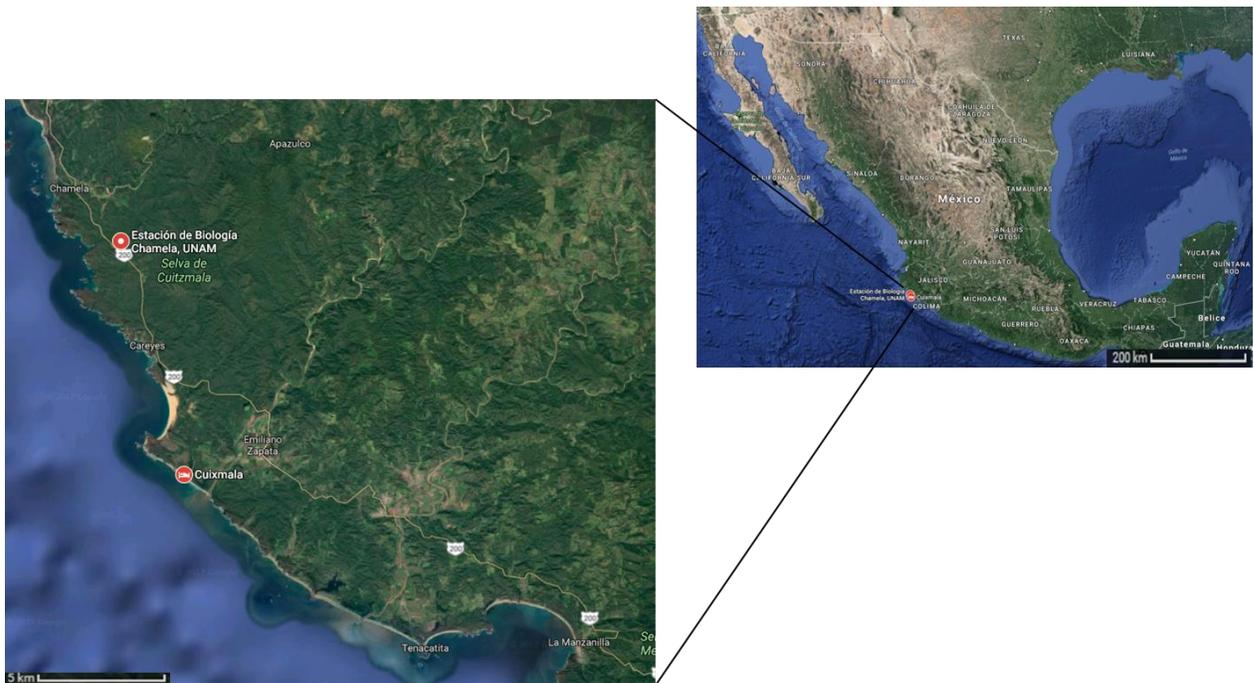


Imagen 1. Mapa de ubicación de la región de Chamela-Cuixmala, Jalisco (Google earth, 2017).

La vegetación de las 13,142 ha de la reserva se compone principalmente de selva baja caducifolia (1149 especies de plantas con una altura promedio del dosel de 6 m) y bosque semideciduo establecido a lo largo de los arroyos más grandes (altura media de la copa de 10 m). La selva baja caducifolia encontrada en Chamela-Cuixmala es considerada una de los más diversos ecosistemas de su tipo, ya que comprende un alto porcentaje de especies

de plantas endémicas. Han sido descritas 1877 especies de invertebrados, de las cuales 583 son lepidópteros. El paisaje de la región es un mosaico de vegetación original intacta, campos agrícolas y bosque secundarios en diferentes etapas de sucesión (Villa-Galaviz *et al.*, 2012). Entre los géneros abundantes se encuentran *Lonchocarpus*, *Caesalpinia*, *Croton*, *Jatropha* y *Cordia* (IBUNAM, 2017).

Los datos se obtuvieron de una base de datos elaborada a partir de censos de lepidópteros realizados en 9 parcelas en la zona de estudio, en alguna de las siguientes tres etapas de sucesión al inicio de los censos: selva secundaria temprana (3 - 5 años de abandono), selva secundaria tardía (8 - 12 años de abandono) y selva madura (más de 15 años de abandono; Imagen 2). Cada etapa sucesional tuvo tres réplicas independientes. El tamaño de la parcela fue de 1 ha y la distancia entre parcelas de la misma etapa de sucesión fue no menor a 3 km (para más detalles ver Villa-Galaviz *et al.* 2012 y Boege *et al.* 2019).

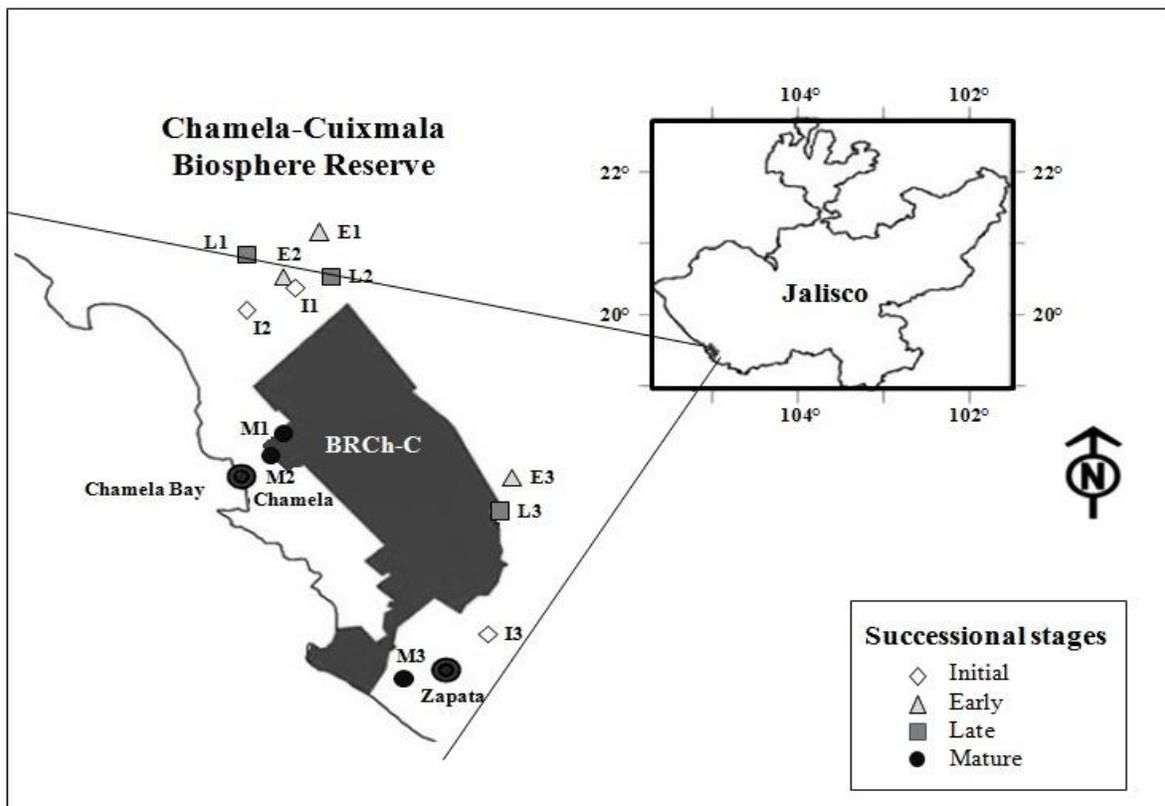


Imagen 2. Localización de las parcelas (Villa-Galaviz *et al.*, 2012).

Durante la temporada de lluvias de cada año en el periodo 2007-2018 (excepto 2011 y 2015, años en los cuales no se hicieron los censos de herbívoros por la incidencia de huracanes) se realizaron censos mensuales en plantas leñosas >1 cm de diámetro y 50 cm de alto, dentro de cuatro transectos de 2 x 30 m en cada una de las nueve parcelas. Todas las especies fueron identificadas taxonómicamente y fueron censadas cada año. En cada planta se buscaron orugas, tanto en hojas como en tallos; para poder encontrar orugas en los árboles adultos, en cada uno se tomó una submuestra de tres ramas –con aproximadamente 100 hojas-. Las orugas fueron registradas, criadas en el laboratorio para confirmar la relación trófica con la planta hospedera e identificadas taxonómicamente. En este trabajo se usaron los datos de las colectas del periodo de 11 años, aunque se participó activamente en la colecta de individuos durante el año 2018.

Una vez procesada la información en la base de datos, se seleccionaron las morfoespecies más abundantes (con más de 20 individuos registrados durante los 11 años) para calcular su amplitud de dieta en función a las etapas sucesionales y a la precipitación promedio de cada año. La amplitud de dieta se calculó mediante un índice que representa la proporción del número de especies de plantas consumidas en función del número de especies de plantas hospederas disponibles en cada parcela o en cada estadio sucesional. Para evaluar si existen diferencias significativas en la amplitud de dieta entre estadios sucesionales, usé un análisis de varianza, considerando la etapa de sucesión como la variable predictiva para explicar la amplitud de dieta. Para investigar la relación entre distintos parámetros del régimen de precipitación interanual y la amplitud de dieta, se realizaron regresiones lineales, considerando como variables predictivas a) la precipitación promedio anual y b) la duración del periodo de la temporada seca.

Resultados

Abundancia

De las 580 morfoespecies de orugas totales registradas durante 11 años, se seleccionaron 30 especies, ya que fueron las más representativas con abundancias mayores de 20 individuos

(Tabla 1). Las familias de orugas más abundantes fueron *Erebidae*, *Saturniidae*, *Hesperidae* y *Crambidae* (Figura 1), mientras que las cinco morfoespecies más abundantes en los 11 años fueron O56 (N=1199), O30 (*Orgya sp.*, N=674), O44 (*Misoria amra*, N=351), O358 (*Hylesia continua*, N=346), O347 (*Eudesmia menea*, N=314) y O12 (*Anomis editrix*, N=281; Figura 2).

Tabla 1. Especies abundantes (N>20) de lepidópteros registradas en la región de Chamela-Cuixmala, durante 11 años.

Morfoespecie	Familia	Especie
O2	Megalopygidae	
O10	Erebidae	<i>Hypercompe confusa</i>
O12	Erebidae	<i>Anomis editrix</i>
O18	Erebidae	<i>Hypercompe sp.</i>
O24	Urodidae	<i>Wockia chewbacca</i>
O27	Pyralidae	<i>Epipaschia superatalis</i>
O30	Erebidae	<i>Orgya sp.</i>
O44	Hesperidae	<i>Misoria amra</i>
O55	Notodontidae	<i>Dasylophia eminens</i>
O56	Erebidae	
O57	Geometridae	
O69	Crambidae	<i>Diaphania jairusalis</i>
O79	Erebidae	<i>Deinopa biligula</i>
O96	Crambidae	<i>Syllepis hortalis</i>
O111	Riodinidae	<i>Emesis emesia</i>
O114	Erebidae	<i>Lophocampa citrina</i>
O128		
O130		
O157		
O161	Dalceridae	<i>Dalceridae sp.</i>
O177		
O190	Notodontidae	<i>Cargida pyrrha</i>
O246		
O279	Nymphalidae	<i>Chlosyne gloriosa</i>
O287	Depressariidae	<i>Ethmia similartella</i>
O299	Saturniidae	<i>Hylesia sp.</i>
O325	Geometridae	<i>Melanchroia vazquezae</i>
O347	Erebidae	<i>Eudesmia menea</i>
O358	Saturniidae	<i>Hylesia continua</i>
O431		

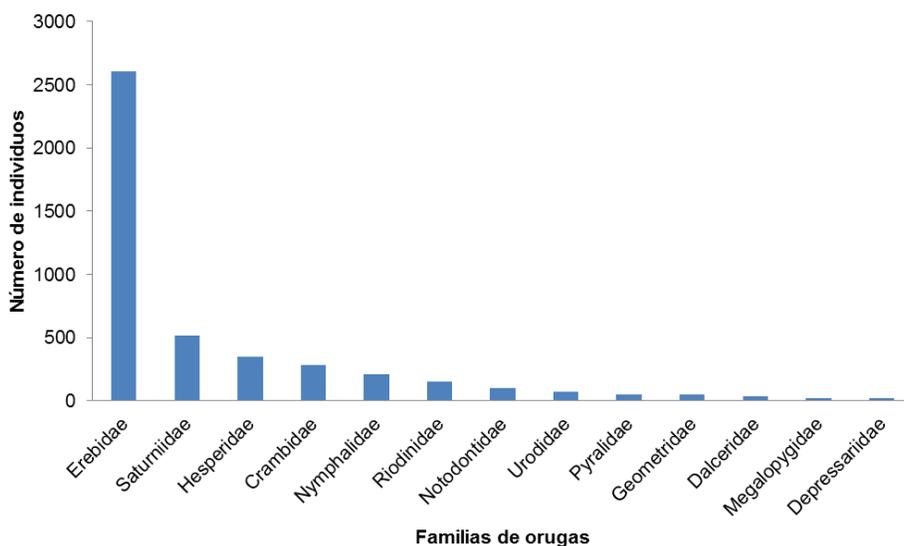


Figura 1. Familias de lepidópteros con mayor número de individuos registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

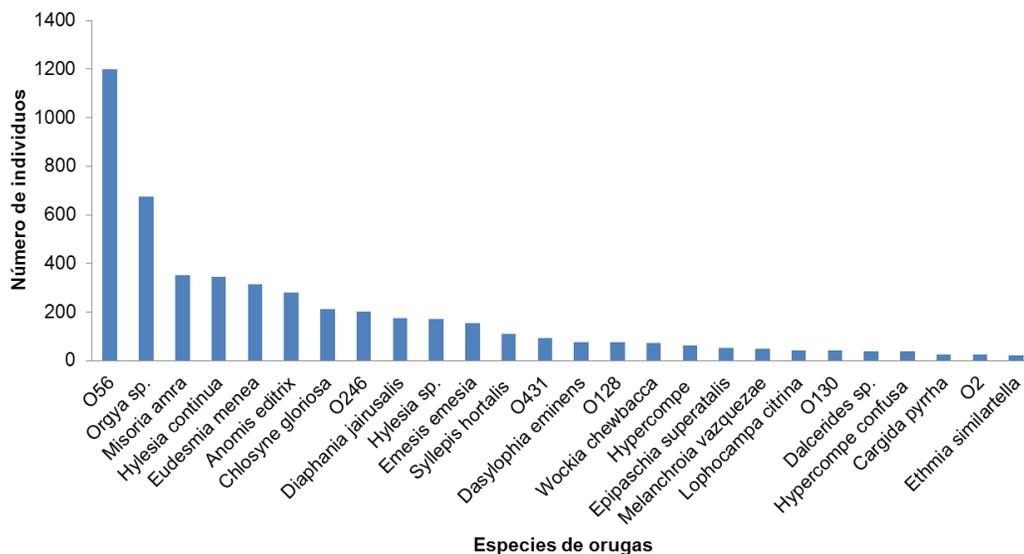


Figura 2. Especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

Sin embargo, la abundancia de cada especie fue variable a con respecto a la variación interanual y a las etapas sucesionales. La morfoespecie más abundante de 2007 (en el que la precipitación promedio fue de 1032 mm) fue O56 (86 individuos), de 2008 (con

precipitación promedio fue de 979 mm) fue O279 (136 individuos), de 2009 (precipitación promedio de 665 mm) fue O12 (272 individuos), en 2010 (precipitación promedio de 1132 mm) fue O279 (61 individuos), en 2012 (precipitación promedio de 950 mm) fue O347 (101 individuos), en 2013 (precipitación promedio de 1289 mm) fue O56 (1025 individuos), en 2014 (precipitación promedio de 1168 mm) fue O358 (262 individuos), en 2016 (727 mm) y 2017 (748 mm) se encuentra O30 (39 y 121 individuos respectivamente) y para 2018 (1106 mm) se encuentra O347 (123 individuos; Figura 3).

La morfoespecie más abundante de la etapa sucesional temprana fue O30 (con 275 individuos), en la etapa tardía se encuentra O56 (1099 individuos) y en la etapa madura esta O12 (259 individuos; Figura 4).

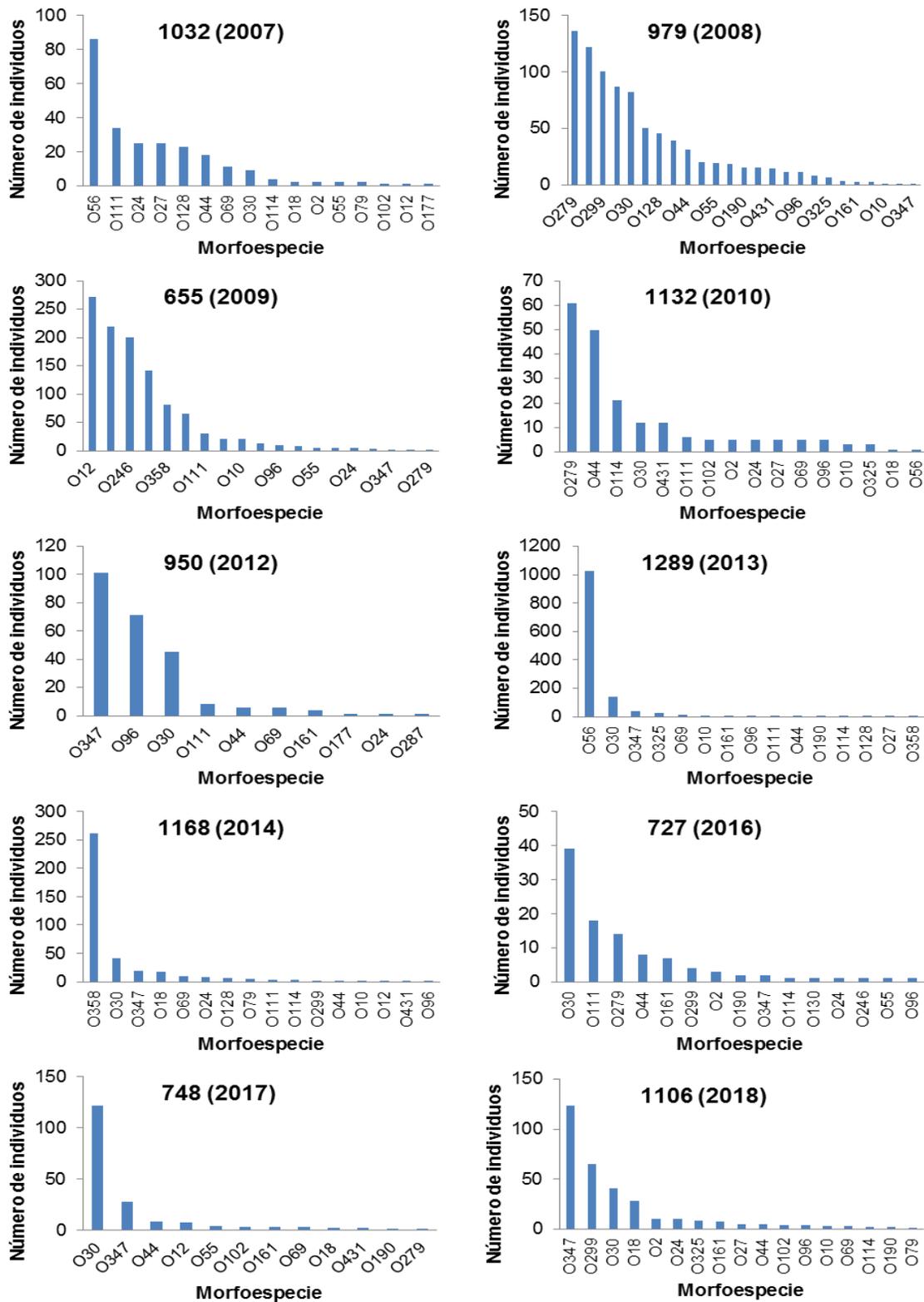


Figura 3. Variación interanual (precipitación promedio por años) en la abundancia de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en distintos estadios sucesionales de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

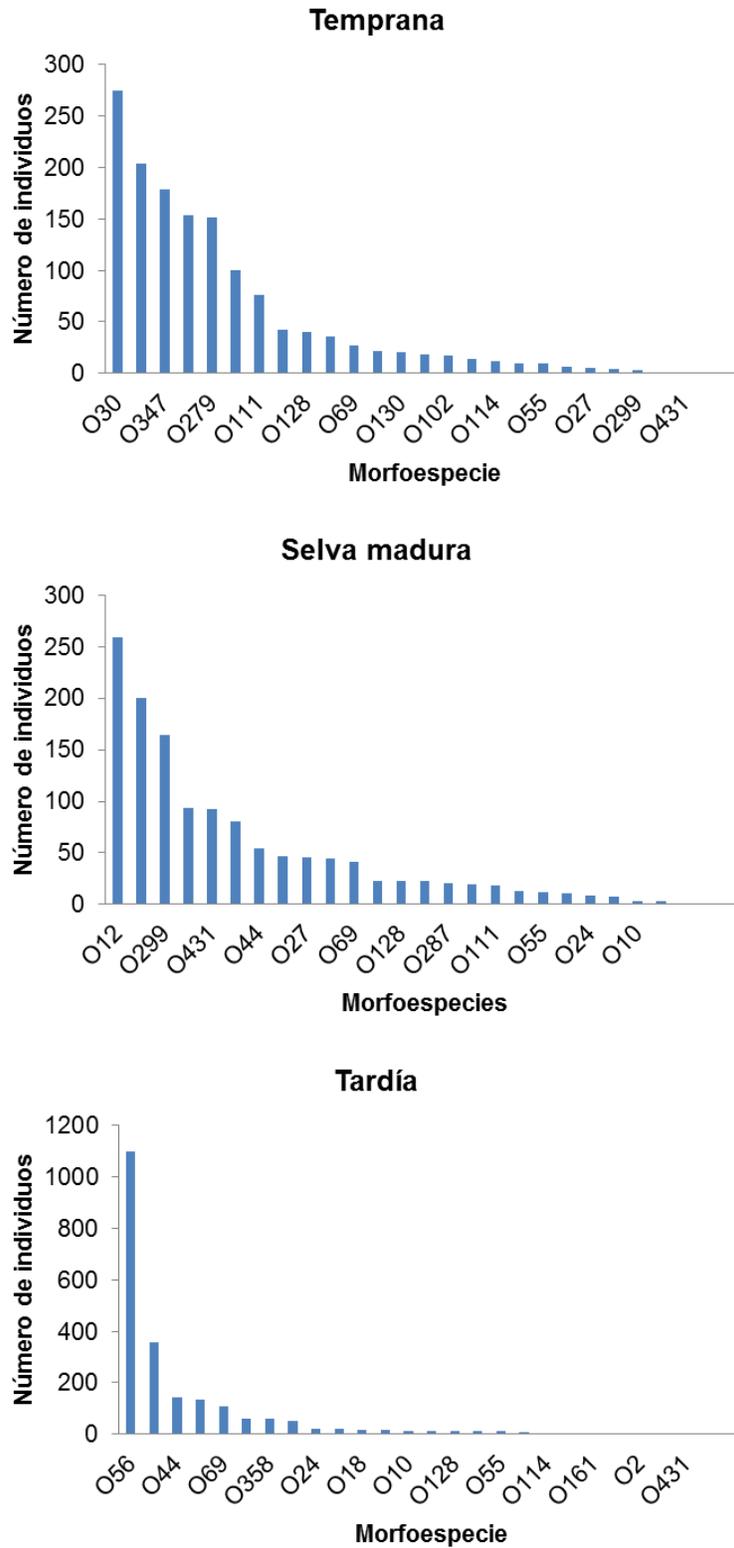


Figura 4. Variación en etapas sucesionales con respecto a la abundancia de las morfoespecies de lepidópteros registrados en su etapa larvaria entre 2007-2018 de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

Amplitud de dieta

Las especies de orugas más abundantes se encontraron en un total de 136 especies de plantas. Los géneros de plantas hospederos más representativos durante los 11 años del monitoreo con una mayor cantidad de individuos fueron *Apoplanesia*, *Bunchosia*, *Caesalpinia*, *Casearia*, *Cnidoscopus*, *Coccoloba*, *Heliocarpus*, *Justicia*, *Leucaena*, *Malphigia*, *Phyllanthus*, *Piptadenia*, *Rauvolfia*, *Spondias* y *Thouinia* (Figura 5). Las morfoespecies con un mayor número de plantas consumidas en el mismo periodo fueron **O30** con 54 especies, seguida de **O44** con 41, **O347** con 38, **O18** con 27 y **O55** con 23 especies. A diferencia de las anteriores, las morfoespecies con un menor número de plantas consumidas son **O287** con 5 especies, seguida de **O130** y **O325** con 4, **O27** con 3 y **O246** con 2 especies de plantas consumidas (Figura 6 y 7).

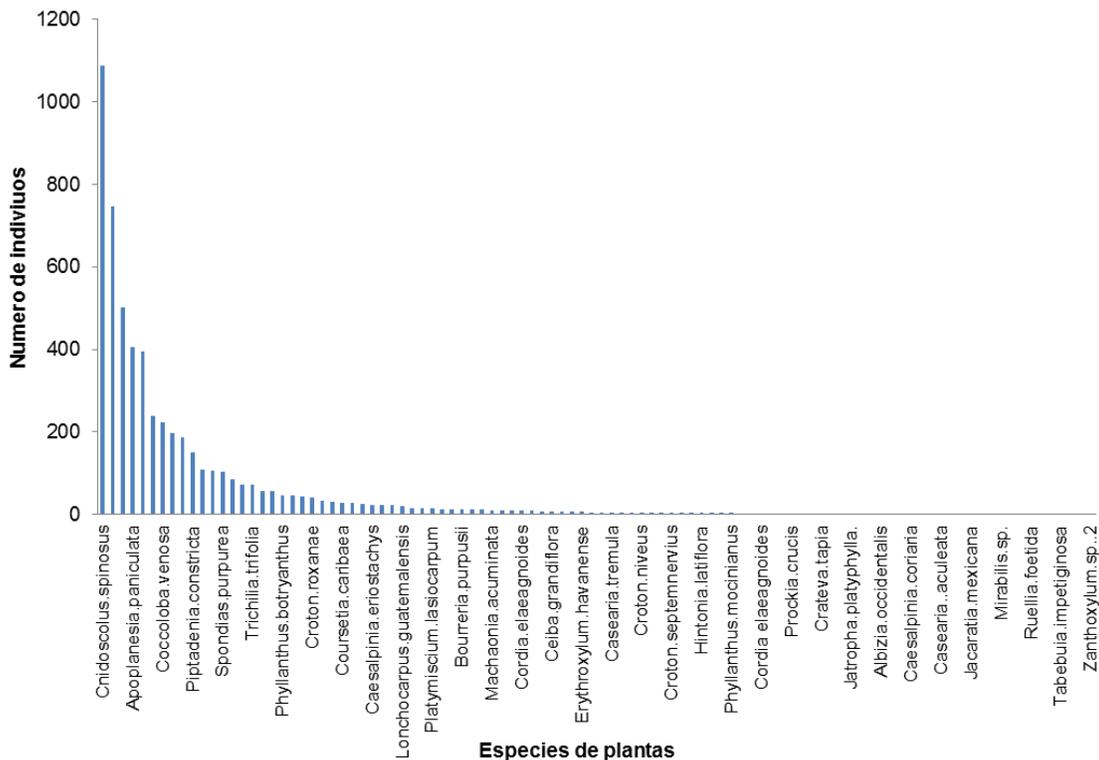


Figura 5. Número de orugas registradas en sus plantas hospederas, entre 2007-2018 en las distintas parcelas de estudio en la Región de Chamela, Jalisco, México.

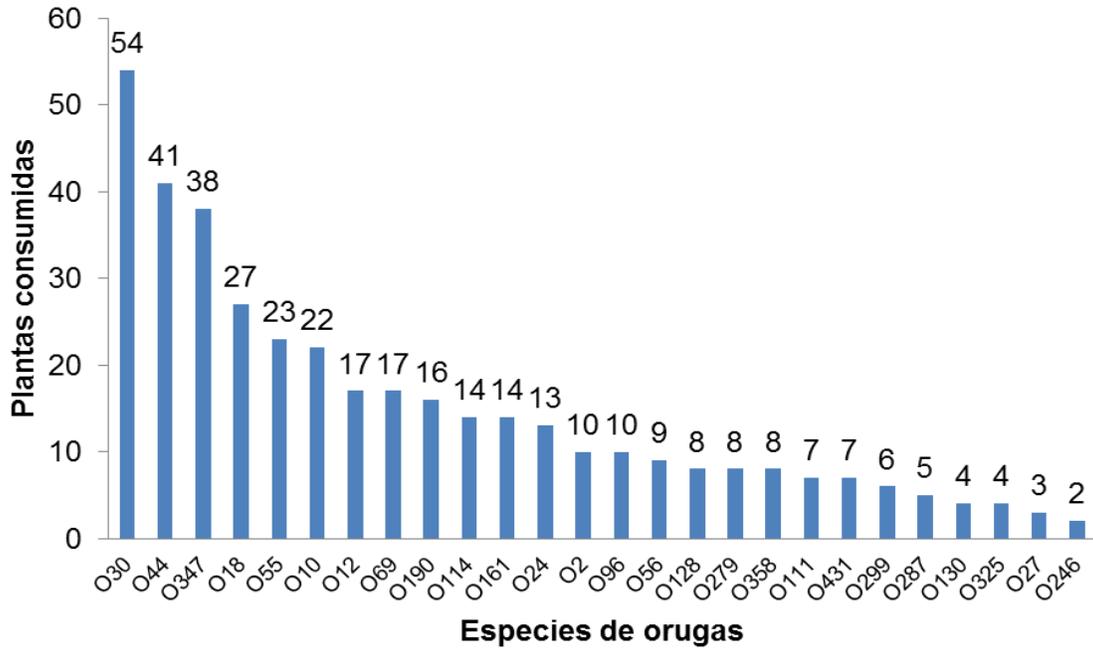


Figura 6. Número de plantas consumidas por las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

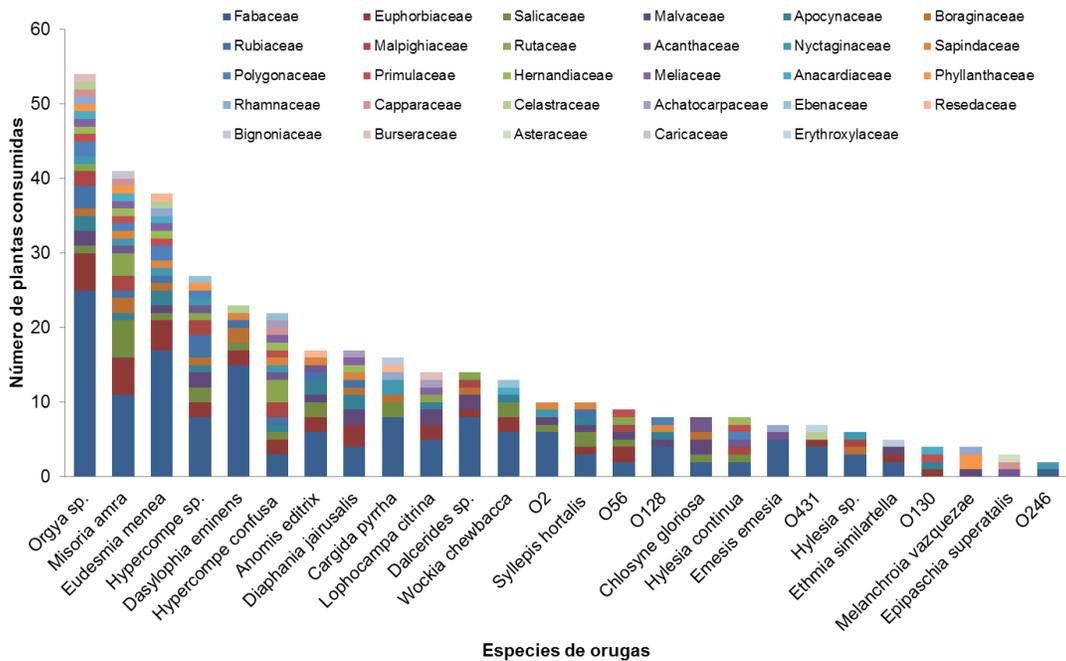


Figura 7. Número de lepidópteros en etapa larvaria, presentes en sus hospederos entre el periodo 2007-2018 en la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

Una vez agrupados los datos de las morfoespecies en familias y después de calcular la amplitud de dieta, se detectó que las familias más generalistas (con un índice mayor en amplitud de dieta) fueron *Notodontidae* (0.089), *Hesperidae* (0.084), *Crambidae* (0.077), *Geometridae* (0.076) y *Saturniidae* (0.066), mientras que las que presentaron un menor índice son *Pyralidae* (0.031), *Limacodidae* (0.03) y *Megalopygidae* (0.029; Figura 8). Las morfoespecies que presentaron una mayor amplitud de dieta son **O44** (*Misoria amra*, 0.084), seguida de **O30** (*Orgyia sp.*, 0.083), **O347** (*Eudesmia menea*, 0.081), **O18** (*Hypercompe sp.*, 0.068) y **O10** (*Hypercompe confusa*, 0.067); a diferencia de las anteriores, las que presentaron una menor amplitud son **O27** (*Epipaschia superatalis*, 0.031), **O177** (*Euclea sp.*, 0.03), **O2** (0.029), **O79** (*Deinopa biligula*, 0.029) y **O246** (0.027; Figura 9).

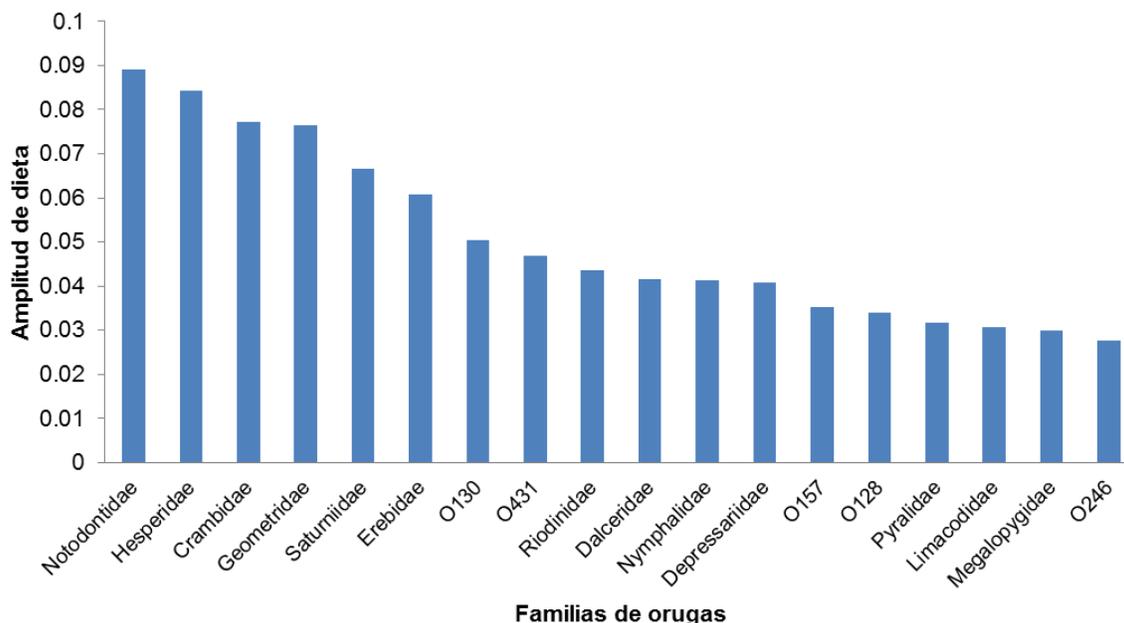


Figura 8. Amplitud de dieta de las familias de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

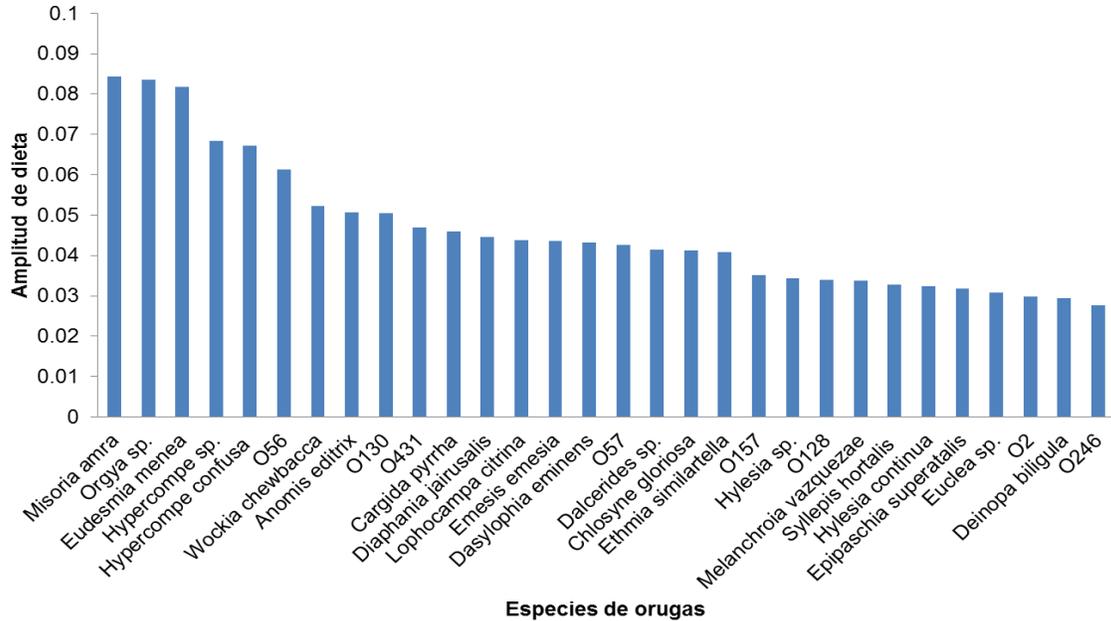


Figura 9. Amplitud de dieta de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela Jalisco, México.

Amplitud de dieta en función de las etapas sucesionales

Al analizar la amplitud de dieta de las especies más abundantes con respecto al número de plantas totales en cada estadio sucesional no encontré diferencias significativas, sin embargo, en el análisis de regresión hay una tendencia: la amplitud de dieta es más alta en la etapa temprana y disminuye con el tiempo, lo cual concuerda con la predicción de este trabajo, ya que se puede decir que existe una tendencia de las especies al especialismo conforme progresa la sucesión. Las orugas encontradas en la etapa temprana tuvieron una amplitud promedio de 0.066, mientras que en la etapa tardía fue de 0.055 y en la selva madura es 0.042 (con $\alpha=0.05$, el valor de F es de 2.34 y $p= 0.104$; Figura 10).

También analicé la amplitud de dieta por morfoespecie entre etapas para obtener resultados más precisos de las etapas sucesionales, en donde se observa que las que presentan una tendencia especialista durante la sucesión vegetal son **O10** (*Hypercompe confusa*), **O130**, **O190** (*Cargida pyrrrha*), **O30** (*Orgyia sp.*) y **O347** (*Eudesmia menea*) de estas cinco la única que no aparece en la etapa madura es *Cargida pyrrrha*, siendo esta la única especie

especialista. Las morfoespecies **O287** (*Ethmia similatella*), **O431** y **O57** presentan una tendencia generalista en su amplitud de dieta en etapas sucesionales más avanzadas (Figura 11).

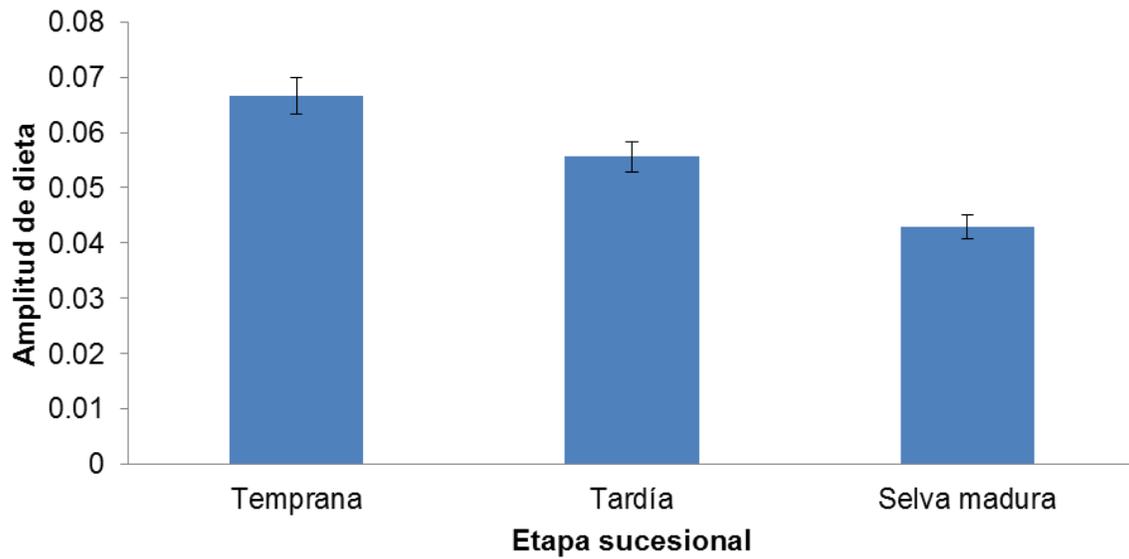
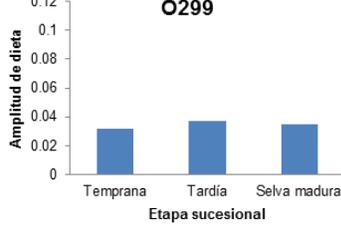
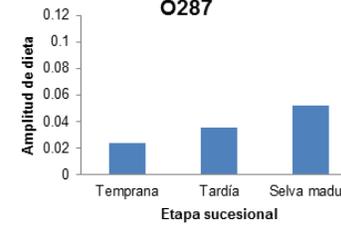
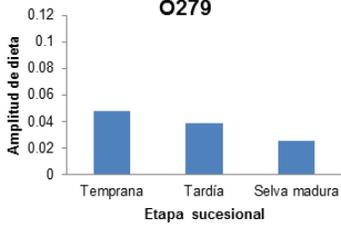
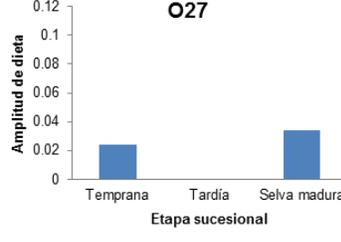
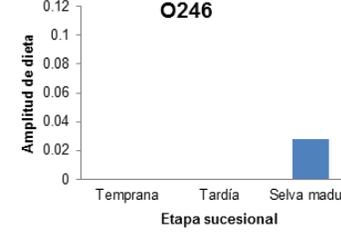
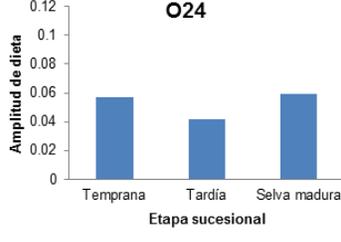
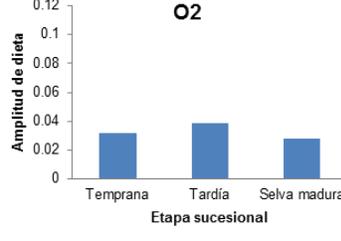
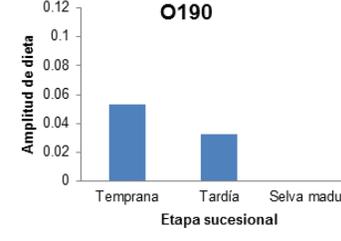
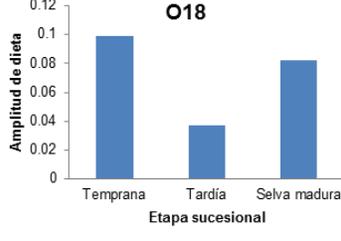
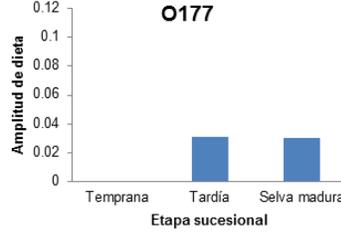
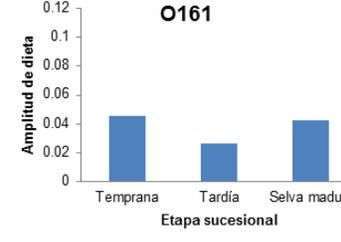
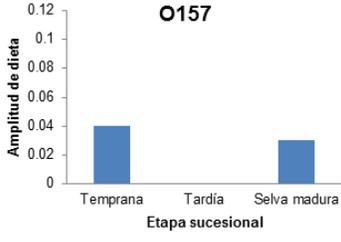
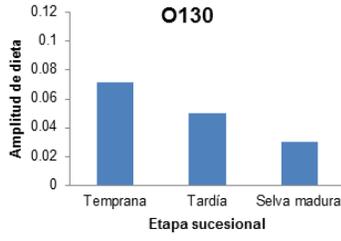
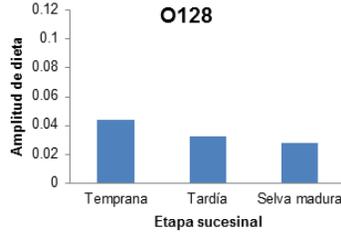
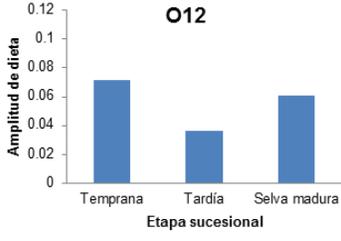
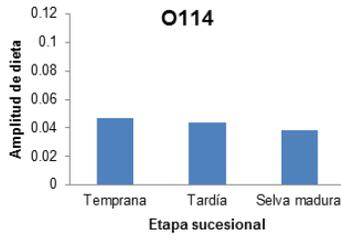
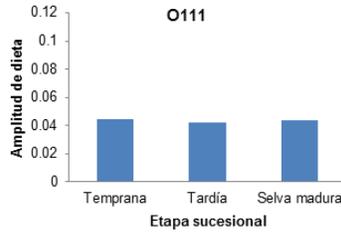
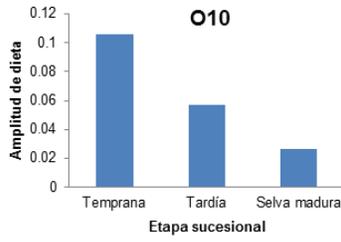


Figura 10. Amplitud de dieta total de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en cada estadio sucesional de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.



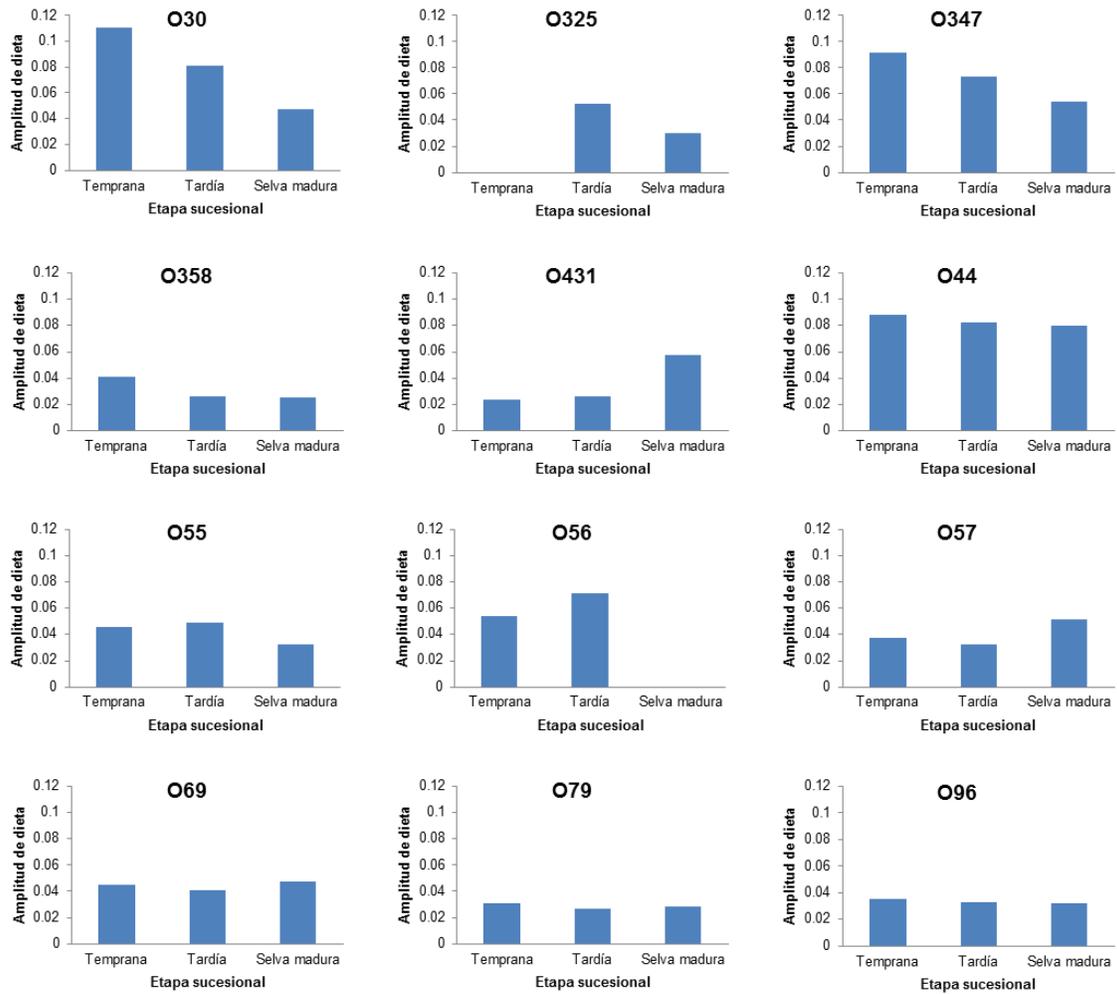


Figura 11. Amplitud de dieta de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 en distintos estadios sucesionales de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

Amplitud de dieta en función de la precipitación media anual

La precipitación media anual no explicó la amplitud de dieta (con un $\alpha=0.05$, $F=0.5395$ y $p=0.8433$; Figura 12 y 13). Sin embargo en el análisis de regresión considerando la duración de la temporada seca si se refleja que la amplitud de dieta disminuye cuando la temporada seca es más prolongada (Figura 14)

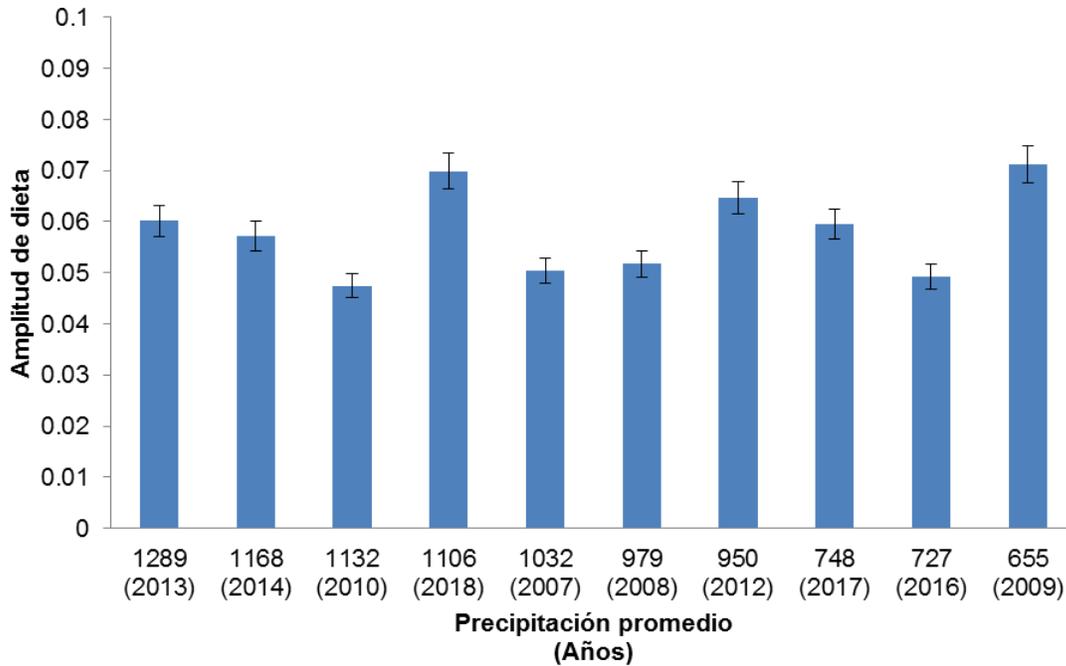


Figura 12. Amplitud de dieta total de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 con la variación de la precipitación promedio anual de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

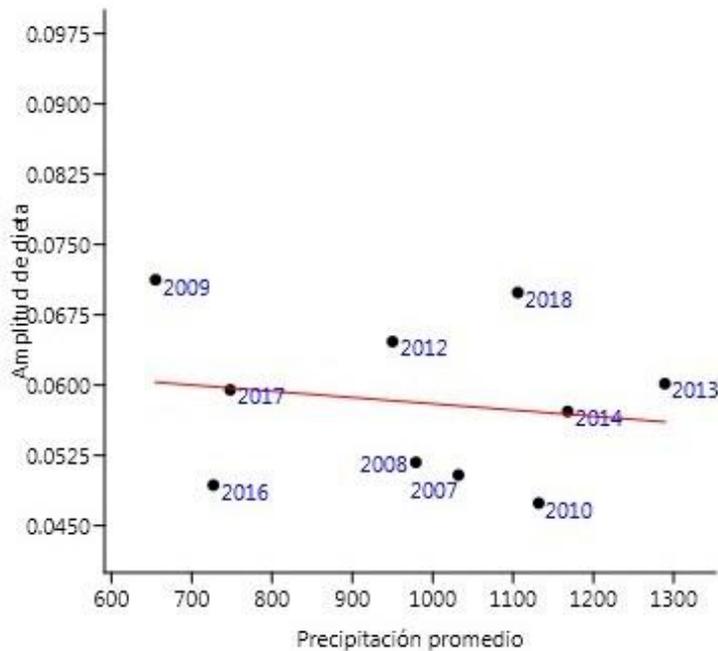


Figura 13. Amplitud de dieta total de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 con la variación de la precipitación promedio anual de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

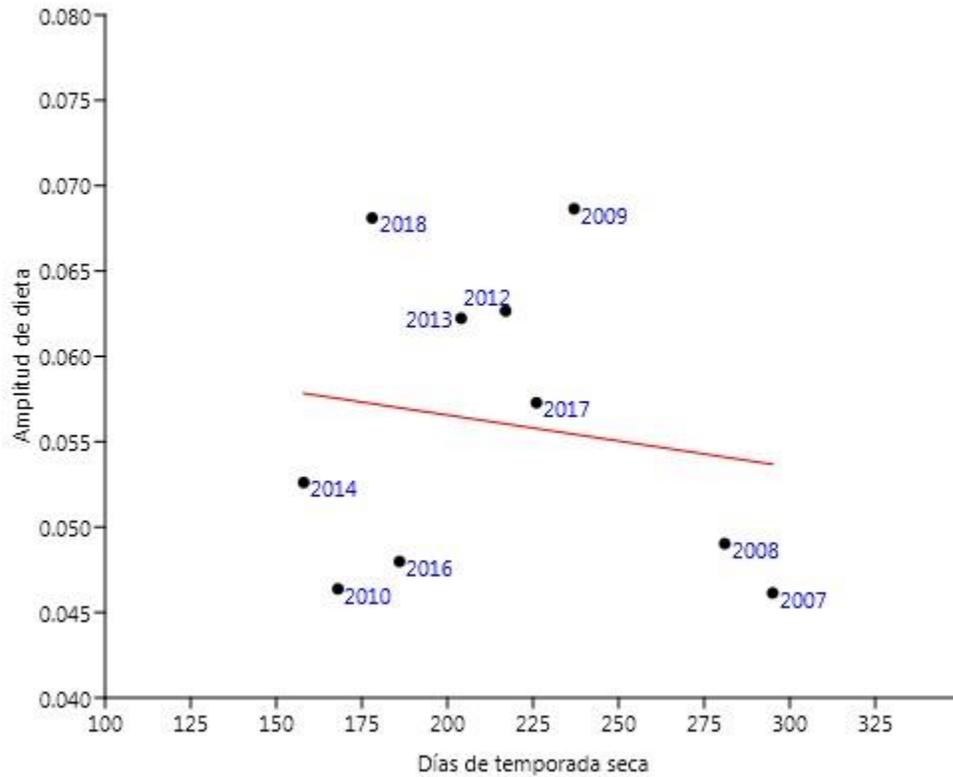


Figura 14. Amplitud de dieta total de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria entre 2007-2018 con la variación de la temporada de días secos de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

Las morfoespecies que presentaron una mayor amplitud de dieta con respecto al aumento de la precipitación en análisis de regresión son **O18** (*Hypercompe sp.*), **O347** (*Eudesmia menea*) y **O56**, por el contrario, la morfoespecie que presento una menor amplitud de dieta con respecto al aumento de la precipitación fue **O44** (*Misoría amra*). La única morfoespecie que estuvo presente en todos los años fue **O30** (*Orgya sp.*), presentando una tendencia al aumento de la amplitud de dieta en años con menor precipitación (Figura 15).

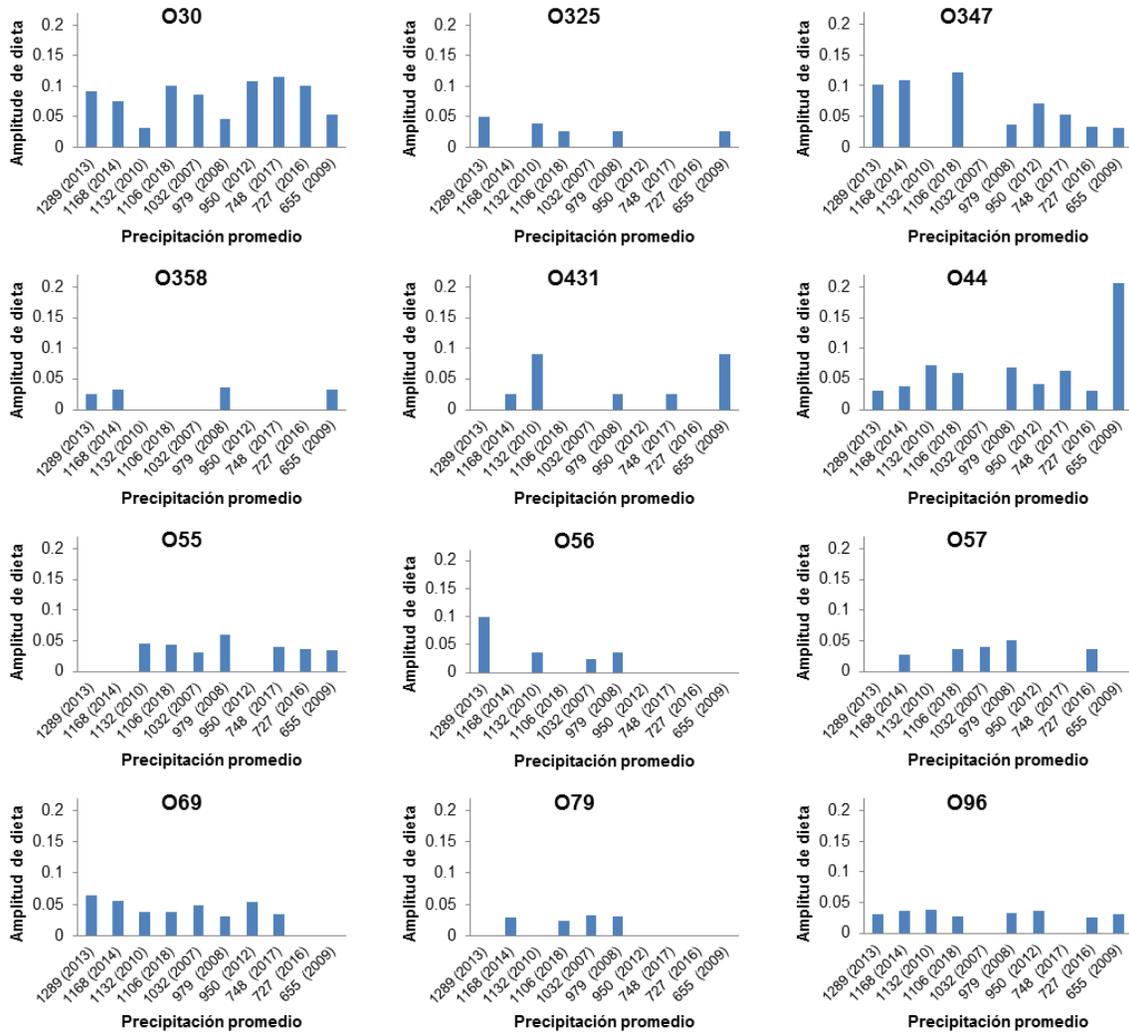
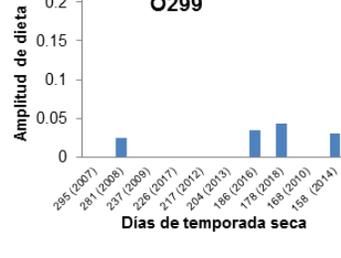
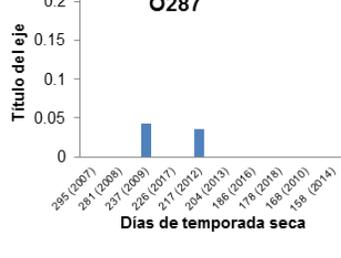
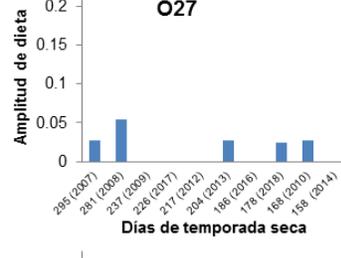
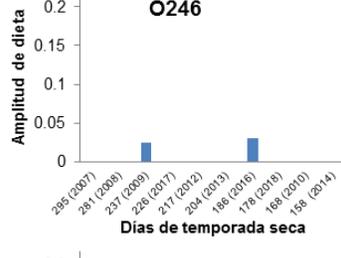
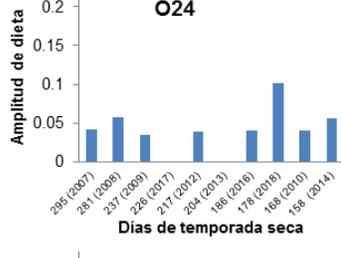
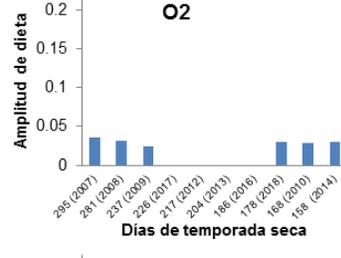
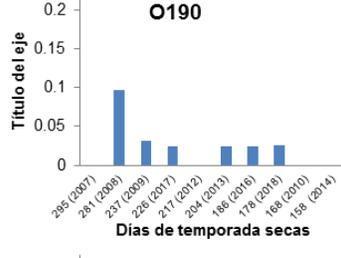
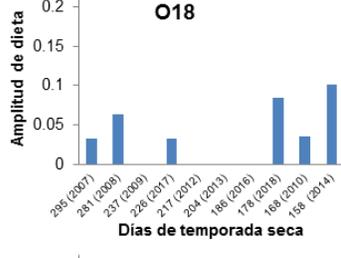
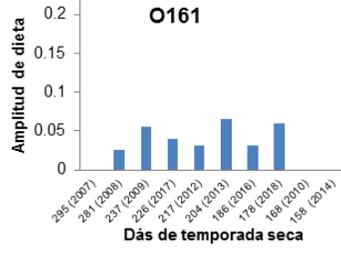
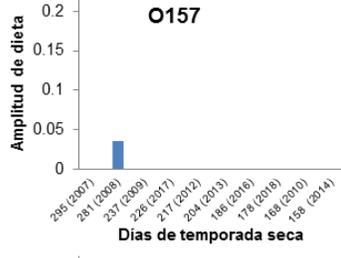
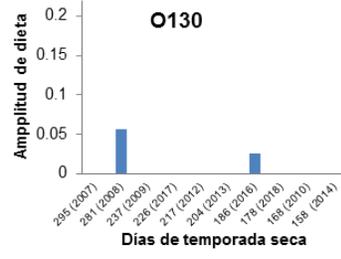
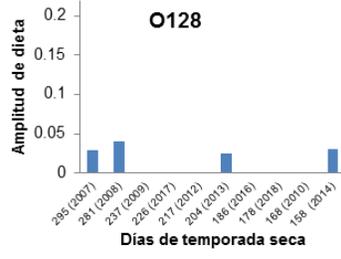
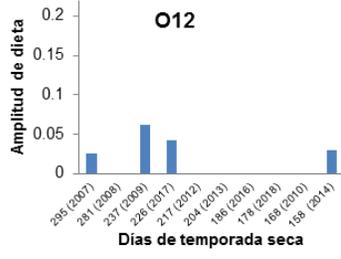
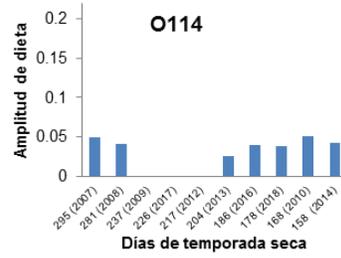
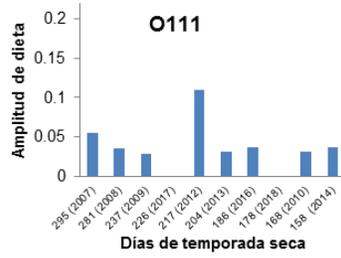
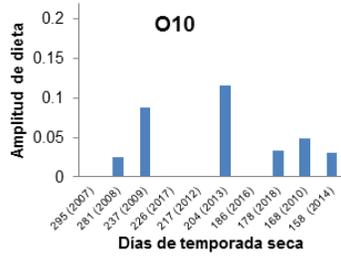


Figura 15. Amplitud de dieta de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria en función de la precipitación entre 2007-2017 de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

La morfoespecie que presentó una mayor amplitud de dieta con respecto al aumento del número de días de temporada seca en análisis de regresión es la **O44** (*Misoría amra*) y por el contrario la que presentó una menor amplitud de dieta es la **O347** (*Eudesmia menea*; Figura 16).



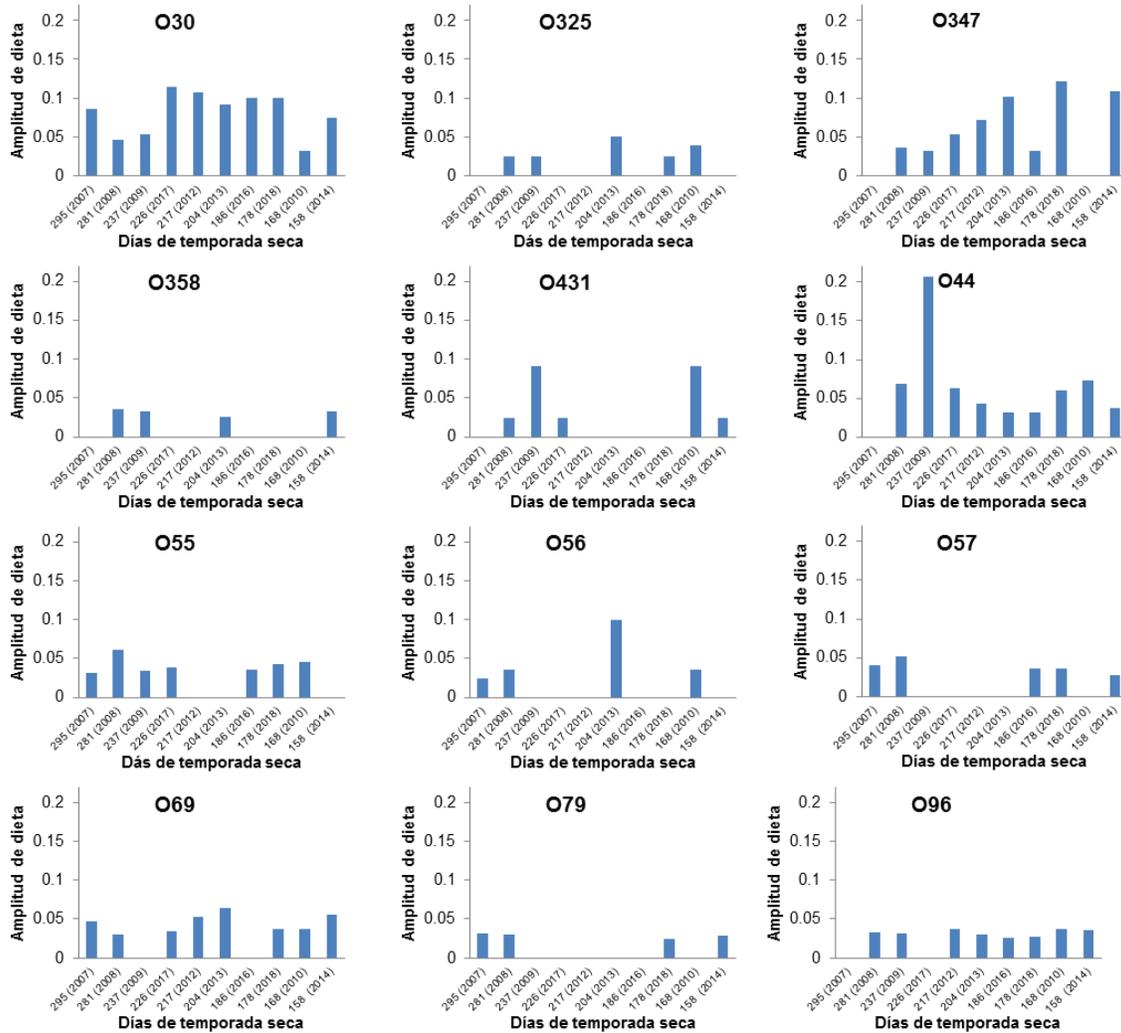


Figura 16. Amplitud de dieta de las especies de lepidópteros más abundantes registradas en su etapa larvaria en función de la precipitación entre 2007-2017 de la selva tropical caducifolia de la Región de Chamela, Jalisco, México.

Discusión

Los herbívoros han representado durante mucho tiempo como modelo para el estudio de la especialización, ya que el grado de plasticidad de la respuesta quimiorreceptiva y el potencial de ajuste fisiológico a diversas sustancias secundarias de plantas en poblaciones de mariposas deben determinar en gran medida su potencial evolutivo (Forister, 2015; Ehrlich y Raven, 1964). Schowalter (1986) sugiere que la herbivoría resultante de la interacción bioquímica es la fuerza impulsora de los procesos de sucesión de ecosistemas y ciclaje de nutrientes, que se ve influenciada por factores que afectan la natalidad,

mortalidad y dispersión de las poblaciones de herbívoros, dichos factores pueden ser los nutrientes, depredación, parasitismo, la estructura forestal, las defensas físicas y químicas que varían con la edad, la estación y las condiciones climáticas, incluso con los eventos meteorológicos, al igual que la cantidad y calidad de nutrientes, ya que de esto depende la alimentación, el crecimiento y supervivencia de los herbívoros. Incluso, debido a estas modificaciones por parte del hospedero las poblaciones de muchos herbívoros escapan a otros hospederos, causando daños considerables y a menudo la mortalidad de las plantas. Estos brotes de herbívoros alteran las relaciones competitivas de las plantas y producen cambios en el tipo de comunidad, como los que ocurren durante la sucesión ecológica (Schowalter, 1981; Schowalter *et al.* 2017).

En este estudio se puede observar que hay una variación en la riqueza de morfoespecies más abundantes de orugas en las diferentes etapas de sucesión ecológica, tal es el caso de la **O30** que es la más abundante de la etapa temprana, mientras que en la etapa madura es de las de menor abundancia, este mismo comportamiento se observa en la morfoespecie **O56** ya que de la etapa temprana y tardía es de las abundantes, pero en la madura ya no aparece, y por el contrario, las morfoespecies **O325** y **O246** no son abundantes en las etapas tempranas pero en la madura aumentan considerablemente. También existe una variación en la diversidad de las especies de plantas. Schowalter y colaboradores (1986) así como Meyer y colaboradores (2017) proponen que el crecimiento de las plantas sobrevivientes en etapas tempranas, reducen el impacto a largo plazo de la herbivoría, pero llega un punto en el cual la acumulación de folívoros somete a las plantas a estrés, acelerando la desaparición de las plantas sobrevivientes. Esto es, si las especies de plantas raras son consumidas por especialistas, aumenta la competencia de las especies dominantes, lo que llevaría a una disminución en la riqueza de especies de plantas. Por otro lado, si los herbívoros generalistas se alimentan de especies competitivas dominantes, la abundancia de estas se reduce. Como consecuencia, la riqueza de especies de plantas se estabiliza, al haber competencia entre plantas se mitigan las condiciones estresantes, lo que puede afectar la sucesión ecológica y a su vez a la herbivoría. También mencionan que la presencia de plantas de la familia *Fabaceae* y otras hierbas pequeñas contribuye con un aumento de las tasas de herbivoría. En este estudio precisamente las plantas de esta familia fueron las más

abundantes en la etapa temprana, lo cual hace que la amplitud de dieta muestre una tendencia generalista en esta etapa y conforme van apareciendo otras especies vegetales en las etapas siguientes la amplitud de dieta fue disminuyendo como consecuencia de una mayor prevalencia de especies especialistas (Schowalter, 1981; Meyer *et al.* 2017).

Según Toftegaard y colaboradores (2018), la intensidad de interacciones de herbívoros oligófagos con un conjunto de especies de plantas hospederas puede diferir entre sitios y años dependiendo de la sincronización del herbívoro con las etapas de desarrollo preferidas de cada hospedero. La variación en la temperatura, por ejemplo, puede afectar el desarrollo de brotes de las plantas hospederas (adelantándolos o atrasándolos) y a su vez a los herbívoros especialistas, debido a que su estado físico y energético disminuye drásticamente afectando la capacidad de los herbívoros para tolerar los ajustes fenológicos de sus hospederos. Esto podría ser otra probable explicación de la variación en la amplitud de dieta observada en este estudio, dada la tendencia hacia la especialización en las etapas tardías de las 30 especies más abundantes, y en particular para el caso de *Hypercompe confusa* (O10), *Orgyia sp.* (O30), *Eudesmia menea* (O347), *Cargida pyrrha* (O190) y la morfoespecie O130.

También se debe tener en cuenta la incidencia de eventos climatológicos, como huracanes, ya que estos afectan directamente la dinámica sucesional de la vegetación y por ende la abundancia de herbívoros (Schowalter *et al.* 2017). En este trabajo no se hicieron muestreos de dos años debido a la incidencia de huracanes (2011 huracán Jova y 2015 huracán Patricia), los cuales afectaron significativamente la abundancia de herbívoros. En el trabajo de Schowalter y colaboradores, antes mencionado, concluyen que el cambio en la abundancia por la incidencia de huracanes se debe a que hay una concentración mayor de la precipitación y después de estos eventos hay periodos de sequía muy prolongados.

La variación interespecífica en las abundancias sugiere que hay especies que aparecen un año y al siguiente no, pero vuelven a aparecer dos o tres años después. Una posibilidad, en particular para las especies que ocurren al inicio de la temporada de lluvias, es que la sincronización entre la oviposición y el desarrollo del brote de las plantas hospederas no sea

buena en algunos años (Abarca y Lill, 2015). Estas diferencias en el grado de sincronía pueden ser impulsadas por la sensibilidad a factores ambientales (Toftegaard *et al.* 2018). Por ejemplo, en el año 2012, el primer día de lluvia (precipitación promedio > 10 mm) fue el 26 de mayo, mientras que en el siguiente año (2013) fue el 25 de julio, atrasándose la temporada de lluvias dos meses. Es probable que los cambios ambientales afectan la sincronía, sobre todo a herbívoros especializados en una etapa de desarrollo específica de sus plantas hospederas, ya que el recurso alimenticio está disponible por un intervalo de tiempo limitado (Toftegaard *et al.* 2018; Bale *et al.* 2002). Si los huevos eclosionan antes que el brote del hospedero, los herbívoros tendrán un mal desempeño y si eclosionan después del brote el éxito de los herbívoros estará determinado por el intervalo de tiempo del recurso disponible (Harrington y Woiwod, 1999).

Estudios previos han reportado que la ausencia de lluvia en la temporada seca reduce la disponibilidad de hojas, limitando la cantidad y calidad de recursos alimenticios (al incrementar los metabolitos secundarios y disminuir el valor nutricional), y promoviendo la plasticidad fenotípica de los herbívoros para modificar su amplitud de dieta, volviéndose menos selectivas (generalistas; López-Carretero *et al.* 2014; Scherrer *et al.* 2016). En este estudio, encontramos dos tipos de evidencia del efecto de la precipitación sobre la amplitud de dieta. Por un lado, se observó una tendencia marginalmente significativa de que las especies estudiadas disminuyeron su amplitud de dieta en años con mayor precipitación durante la época de lluvias. También se observó una relación negativa entre la duración de la temporada seca con la amplitud de dieta. Estos patrones sugieren que ambos componentes de precipitación pueden de alguna manera afectar la calidad o disponibilidad de hospederos para los herbívoros, promoviendo una menor amplitud de dieta bajo condiciones de mayor estrés hídrico. Bale y colaboradores (2002) nos hablan que la temperatura y la humedad se modifican por el aumento de la precipitación, reflejándose en el desarrollo de los hospederos y a su vez en la alimentación de los herbívoros, ya que cuando un huésped se vuelve “inadecuado” los herbívoros pasan a la planta vecina. En la temporada seca se observa que existe una gran cantidad de especies de plantas de la familia *Fabaceae* y otras hierbas pequeñas ya que son las que resisten mejor la ausencia de humedad y las altas temperaturas (Meyer *et al.* 2017), al existir una mayor cantidad de

hospederos de esta familia los recursos alimenticios que usan los herbívoros no varían mucho en cuanto a la cantidad de metabolitos secundarios y calidad de nutrientes, por lo tanto pueden alimentarse de varias especies de esta familia, lo que los determina como generalistas hacia una mayor sequía y especialistas cuando hay mayor humedad. Esta plasticidad permite a los herbívoros sobrevivir periodos de restricción alimenticia (Schowalter, 1981).

De las especies más abundantes seleccionadas en este estudio, la mayoría resultaron generalistas al consumir más de tres especies de plantas y seis especies resultaron ser hipergeneralistas ya que se alimentan de más de 20 especies, mientras que una especie resultó ser especialista al alimentarse de dos especies de plantas. La gran proporción de especies raras de herbívoros no incluidas en este estudio podría subestimar los datos de especialización. Se recomienda que, de las más de 500 morfoespecies de herbívoros encontradas en los sitios de estudio, se haga un análisis más detallado, para saber exactamente las tendencias de generalismo y especialismo de las orugas de esta selva tropical. Incluso se podría hacer un estudio para ver el lugar exacto de oviposición, ya que de este dependerá la amplitud de dieta que llevarán las orugas (Abarca y Lill 2015), tal es el caso de Toftegaard y colaboradores (2018), así como de Harrington y Woiwod (1999), ya que en ambos trabajos mencionan que *Anthocharis cardamines* se alimenta solo de las partes reproductivas recién desarrolladas del hospedero, así que necesita sincronizarse con la fenología de floración temprana de la planta, la cual empieza con el aumento de la temperatura.

Forister y colaboradores (2015) hacen mención de que al tratar a los herbívoros como generalistas o especialistas genera errores en las estimaciones, ya que no está claro si la amplitud de dieta es continua o discontinua o pasa por puntos intermedios. Se debe tener en cuenta que la perturbación, la deforestación, la fragmentación del hábitat, la sucesión secundaria de plantas, el cambio de temperatura y precipitación (microclimas) reducen la especialización debido a la alteración resultante de los recursos alimenticios (López-Carretero *et al.* 2014). Aun se pueden hacer varias investigaciones sobre el comportamiento de oviposición de la mariposa, la sincronía que hay entre la eclosión de orugas y el

desarrollo de los brotes de los hospederos, la calidad de los recursos alimenticios en las diferentes etapas sucesionales, la influencia latitudinal y/o el efecto de la variación de temperatura en los diferentes años.

Conclusión

Los datos de este estudio se obtuvieron de tres etapas sucesionales a lo largo de un periodo de 11 años. Se reporta que la amplitud de dieta tiende a ser generalista en la etapa temprana de sucesión vegetal, y las especies tienden a ser más especialista en las etapas más avanzadas. Por otro lado, se observaron tendencias de la influencia del estrés hídrico - directamente como la precipitación durante la época de lluvias o la duración de la estación seca- sobre la amplitud de dieta. La relación tan íntima entre las mariposas y sus hospederos ejemplifica cómo en muchos casos las características de las plantas ejercen una presión de selección y obligan a los herbívoros a especializarse, en pocas palabras, lo que influye en la especialización es el desarrollo de los brotes de las plantas, que a su vez están influenciados por el cambio de temperatura.

Una descripción cuantitativa de las frecuencias de especialistas y generalistas es importante para comprender la evolución y la ecología de las interacciones planta-insecto, debido a que los especialistas pueden evolucionar de los generalistas y viceversa. Sin embargo, la plasticidad fenotípica en la amplitud de la dieta en función del contexto biótico (sucesión vegetal) o abiótico (precipitación) debe ser considerado como un elemento que puede inhibir la especialización extrema o el aumento de la generalización (Forister, 2015), lo cual tiene que ser considerado en estudios futuros sobre la evolución de la especialización.

Referencias

- Abarca, M. y Lill, J. T. 2015. Warming affects hatching time and early season survival of eastern tent caterpillars. *Oecologia* 179: 901-912.
- Bawa, K. S., S. H. Bullock, D. R. Perry, R. E. Coville y M. H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72: 346-356.
- Bale, J. S., G. J. Masters, I. D. Hodkinson, C. Awmack, T. M. Bezemer, V. K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J. C. Coulson, J. Farrar, J. E. G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T. H. Jones, R. L. Lindroth, M. C. Press, I. Symrnioudis, A. D. Watt y J. B. Whittaker. 2002. Herbivory in global climate changes research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*. 8: 1-16.
- Boege, K., E. Villa-Galaviz, A. López-Carretero, R. Pérez-Ishiwara, A. Zaldivar-Riverón, A. Ibarra y E. del-Val. 2019. Temporal variation in the influence of forest succession on herbivore communities: a long-term study in a tropical dry forest. *Biotropica*. 51: 529-537.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *ESA*. 53: 209-234.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- Dírzo, R. 1984. *Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory*. In: Medina, E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.l.) *The physiological ecology of the wet tropics*. W. Junk La Haya. pp. 209-225.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18 (4): 586-608
- Forister, M. L., V. Novotny, A. K. Panorska, L. Baje, Y. Basset, P. T. Butterill, L. Cizek, P. D. Coley, F. Dem, I. R. Diniz, P. Drozd, M. Fox, A. E. Glassmire, R. Hanzen, J. Hrcek, J. P. Jahner, O. Kaman, T. J. Kozubowski, T. A. Kursar, O. T. Lewis, J. Lill, R. J. Marquis, S.

E. Miller, H. Morais, M. Murakami, H. Nickel, N. A. Pardikes, R. E. Ricklefs, M. S. Singer, A. M. Smilanich, J. O. Stireman, S. Villamarín-Cortez, S. Vodka, M. Volf, D. L. Wagner, T. Walla, G. D. Weiblen y L. A. Dyer. 2015. The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *PNAS* 112(2): 442-447.

Giraudó, A. R., Duré, M., Schaefer, E., Lescano, J. N., Etchepare, E., Akmentins, M. S., Natale, G. S., Arzamendia, V., Bellini, G., Ghirardi, R., Bonino, M. 2012. Revision de la metodología utilizada para categorizer especies amenazadas de la herpetofauna Argentina. *Cuad. Herpetol* 26 (1): 117-130.

Harrington, R., I. Woiwod. 1999. Climate change and trophic interactions. *Elsevier*. 3 (14): 146-150.

Hernández Y., K. Boege, R. Linding-Cisneros, E. del-Val. 2014. Lepidopteran herbivory in restored and successional sites in a tropical dry forest. *The Southwestern Naturalist* 59 (1): 66-74.

IBUNAM. 2017. Estación de Biología Chamela. Disponible en: <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/> Fecha de acceso: 23 de agosto de 2017.

Janz, N., K. Nyblom y S. Nylin. 2001. Evolutionary dynamics of host-plant specialization: a case study of the tribe *Nymphalini*. *Evolution* 55 (4): 783-796.

Kitching, R. L., A. G. Orr, L. Thalib, H. Mitchell, M. S. Hopkins y A. W. Graham. 2000. Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. *Journal of Applied Ecology* 37: 284-297.

Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poorter, E. A. Pérez-García y F. Bongers. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. Elsevier*. 12: 267-275.

López-Carretero, A., C. Díaz-Castelazo, K. Boege y V. Rico-Gray. 2014. Evaluating the spatio-temporal factors that structure network parameters of plant-herbivore interactions. *PLoS ONE* 9 (10): e110430. Doi:10.1371/journal.pone.0110430.

Martínez, M. 2014. Taller de playas y dunas costeras: Patrones y procesos para su conservación y manejo. INECOL. Disponible en: http://www.iingen.unam.mx/es-mx/BancoDeInformacion/MemoriasdeEventos/Tallerdeplayasydunascosteras/dia4sucesionrestauration.pdf?fbclid=IwAR2r3CKG_YaTwAYa2U0R6n8QVzPh_Eo_MlM0OukWxXeEtS_NrfSHUWHeO1A Fecha de acceso: 30 de Julio de 2018.

Meyer, S. T., L. Scheithe, L. Hertzog, A. Ebeling, C. Wagg, C. Roscher, y W. W. Weisser. 2017. Consistent increase in herbivory along two experimental plant diversity gradients over multiple years. *Ecosphere* 8(7): e01876.

Price, P. 1997. Insect ecology. *John Wiley and Sons, Inc.*, New York.

Rosset, P. 1988. Aprovechamiento de la ecología y el comportamiento de los insectos mediante técnicas de control cultural en el manejo integrado de plagas. *Manejo integrado de plagas*. CATIE, Costa Rica.

Sánchez-Ramos, G., R. Dirzo y M. A. Balcázar-Lara. 1999. Especificidad y herbivoría de lepidóptera sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera el cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zool. Mex.* 78: 103-118.

Scherrer, S., C. Lapesqueur, M. C. Vieira, M. Almeida-Neto, L. Dyer, M. Forister y I. R. Diniz. 2016. Seasonal variation in diet breadth of folivorous Lepidoptera in Brazilian cerrado. *BIOTROPICA* 48 (4): 491-498.

Schowalter, T. D. 1981. Insect herbivory relationships to the state of the host plant: Biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos* 37: 126-130.

Schowalter, T. D., Hargrove, W. W., Crossley, D. A. J. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Entomol* 31: 177-96.

Schowalter, T. D., M. R. Willig y S. J. Presley. 2017. Post-hurricane successional dynamics in abundance and diversity of canopy arthropods in a Tropical Rainforest. *Environmental Entomology*. 46 (1): 11-20

Toftegaard, T., Posledovich, D., Navarro-Cano, J. A., Wiklund, C., Gotthard, K., Ehrlén J. 2018. Butterfly–host plant synchrony determines patterns of host use across years and regions. *Oikos* 128 (4): 493-502.

Villa-Galaviz E., Boege K., del-Val E. 2012. Resilience in Plant-Herbivore Networks during Secondary Succession. *PloS ONE* 7(12): e53009. Doi: 10.1371/Journal.pone.0053009.