



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS  
ECOLOGÍA

**ESPECIFICIDAD ALIMENTICIA DE LA COMUNIDAD DE LEPIDÓPTEROS EN  
DISTINTAS ETAPAS SUCESIONALES DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE  
CHAMELA, JALISCO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**EDITH VILLA GALAVIZ**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Ek del Val de Gortari  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR: Dra. Karina Boege Paré  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
Dr. Juan Núñez Farfán  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**MORELIA, MICHOACÁN. DICIEMBRE 2012**



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.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS  
ECOLOGÍA

**ESPECIFICIDAD ALIMENTICIA DE LA COMUNIDAD DE LEPIDÓPTEROS EN  
DISTINTAS ETAPAS SUCESIONALES DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE  
CHAMELA, JALISCO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**EDITH VILLA GALAVIZ**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Ek del Val de Gortari  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR: Dra. Karina Boege Paré  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
Dr. Juan Núñez Farfán  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**MORELIA, MICHOACÁN. DICIEMBRE 2012**

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de septiembre de 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **VILLA GALAVIZ EDITH** con número de cuenta **511007451**, con la tesis titulada: **"ESPECIFICIDAD ALIMENTICIA DE LA COMUNIDAD DE LEPIDOPTEROS EN DISTINTAS ETAPAS SUCESIONALES DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE CHAMELA JALISCO"**, bajo la dirección de la **DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**:

Presidente:	Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño
Vocal:	Dra. Julieta Benítez Malvido
Secretario:	Dra. Karina Boege Paré
Suplente:	Dr. Alejandro Zaldívar Riverón
Suplente:	Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de noviembre de 2012.

*M. del Coro Arizmendi*  
**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

c.c.p. Expediente de la interesada

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para mis estudios de maestría tanto para manutención como para una estancia en el extranjero la cual me ayudó ampliamente a desarrollar la primera parte de mi proyecto de tesis, asimismo agradezco la asesoría de mi comité tutor durante estos dos años estudios y a la estación de biología Chamela UNAM por todas las atenciones.

## **Agradecimientos**

Debido a que el proceso de generación espontánea es imposible, es necesaria la existencia de elementos para que por medio de leyes físico-químicas conformen todo lo que nos rodea. Por fortuna, la mente humana funciona de la misma manera, de forma tal, que los elementos humanos son indispensables para lograr cualquier fin en la vida. Por lo que quiero dedicar este trabajo, a todas las personas que me ayudaron a no perder la cordura durante estos dos años.

Agradezco el apoyo y el ánimo que nunca se cansan en brindarme mi familia y mis amigos, el conocimiento, ayuda y amistad de Ek del Val, el cariño y ayuda de mis compañeros del laboratorio de Ecología de las interacciones bióticas CIECO-UNAM en especial a Juan Pablo Martínez Zavaleta, quien nunca se cansó de ayudarme ni siquiera con los terribles trámites burocráticos. También quiero agradecer a todos los amigos que conocí en la estación de biología Chamela UNAM quienes hicieron de mi estancia algo muy ameno y quienes en su momento me echaron la mano. Y finalmente las valiosas aportaciones de personas como: Lucero Sevillano, Martha López-Araiza, Ernesto Vega, Miguel Ángel Fortuna, Jordi Bascompte y a Carsten Dorman.

## Índice

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
Introducción .....	3
Objetivos .....	6
Hipótesis .....	7
Antecedentes.....	8
Metodología .....	11
ÁREA DE ESTUDIO .....	11
Clima y Vegetación .....	11
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	12
CAPÍTULO I. Resiliencia de las interacciones planta-herbívoro en la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio.....	15
CAPÍTULO II. Plasticidad alimenticia de lepidópteros inmaduros en la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio .....	34
Conclusiones generales.....	53
Literatura citada .....	55
APENDICE I Listado de las interacciones de las especies vegetales de la región de Chamela, Jalisco, México.....	64
APENDICE II Listado del número de interacciones de las especies de lepidópteros de la región de Chamela, Jalisco.....	69

## Listado de figuras

Mapa 1. Localización de las parcelas en la zona de estudio .....12

### *Tablas y figuras del capítulo I*

Figura 1. Redes bipartitas cualitativas planta-lepidóptero inmaduro de los diferentes estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.....21

Figura 2. Redes bipartitas cualitativas planta-lepidóptero inmaduro de los diferentes estadios sucesionales para cada uno de los años de estudio del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.....23

Figura 3. Gráficos de los valores promedios de los índices estructurales de la red planta-lepidóptero inmaduro en los distintos estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.....24

Tabla 1. Valores promedio de los descriptores de la estructura de la red planta-lepidóptero inmaduro para cada estadio sucesional del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.....25

Tabla 2. Valores de los modelos lineales de efectos mixtos para los diferentes índices de las redes de interacción planta-lepidóptero inmaduro de los diferentes estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.....32



## ***Tablas y figuras del capítulo II***

Figura 1. Supervivencia de <i>Norape tenera</i> en las diferentes plantas ofrecidas.....	38
Figura 2. Supervivencia de Notodontidae sp. en la diferentes plantas ofrecidas.....	39
Figura 3. Supervivencia de <i>Chlosyne gloriosa</i> en las diferentes plantas ofrecidas.....	40
Figura 4. Área foliar consumida por <i>Chosyne gloriosa</i> en el experimento de elección entre <i>Justicia candicans</i> y <i>Roellia foetida</i> .....	41
Tabla 1. Descripción de las especies de lepidópteros de cada uno de los experimentos realizados.....	41
Tabla. 2. Descripción de las especies vegetales ofrecidas a cada una de las especies de lepidóptero de cada uno de los ensayos de aceptabilidad.....	43
Tabla 3. Análisis de supervivencia <i>Norape tenera</i> en las diferentes plantas ofrecidas.....	43
Tabla 4. Promedios obtenidos de las variables del desarrollo de <i>Norape tenera</i> en la diferentes plantas ofrecidas.....	44
Tabla 5. Análisis de supervivencia de Notodontidae sp. 1 en las diferentes plantas ofrecidas.....	45
Tabla 6. Variables del desarrollo de Notodontidae sp. 1 en las diferentes plantas ofrecidas.....	46
Tabla 7. Análisis de supervivencia <i>Chlosyne gloriosa</i> en las diferentes plantas ofrecidas.....	46
Tabla 8. Variables del desarrollo de <i>Chlosyne gloriosa</i> en las diferentes plantas ofrecidas...	47

## RESUMEN

La especialización de las interacciones ecológicas se considera un elemento importante para explicar la biodiversidad biológica, sobre todo de los grupos de insectos herbívoros, debido a que permite la coexistencia de millones de especies en el planeta. Sin embargo, se desconocen varios aspectos biológicos sobre la especialización de los insectos a ciertas plantas huéspedes, y más aún, se ignoran los efectos de las acciones humanas sobre tales interacciones y sus repercusiones sobre la funcionalidad de los ecosistemas, principalmente en las zonas tropicales. Tales ecosistemas han sufrido una fuerte deforestación que ha generado un mosaico de ecosistemas bajo diferentes etapas de sucesión secundaria. Este proceso genera cambios en la riqueza y composición de especies vegetales que a su vez, influyen en el resto de la cadena trófica.

A pesar de lo anterior, los efectos de la deforestación sobre las interacciones planta-insecto herbívoro en los bosques tropicales caducifolios han sido poco investigados, lo que limita la evaluación de los efectos de las perturbaciones antropogénicas sobre la funcionalidad de estos ecosistemas. Ante este escenario, en este trabajo se analizaron los cambios en las preferencias alimenticias de la comunidad de lepidópteros en cuatro estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio mediante (i) el análisis de redes bipartitas planta-lepidópteros inmaduros, y (ii) la realización de ensayos de aceptabilidad con tres especies de lepidópteros especialistas, utilizando datos obtenidos de una cronosecuencia sucesional (pastizal, bosque temprano, bosque tardío, bosque maduro o selva) en la región de Chamela, Jalisco durante el periodo 2007-2010.

Los resultados mostraron, que en varios aspectos topológicos las redes planta-lepidóptero inmaduros son altamente resilientes. Sin importar el alto recambio de especies, en varios índices estructurales, las redes de los últimos estadios sucesionales no fueron significativamente distintas, e incluso la especialización a nivel de red no difirió para ninguno de los 4 estadios sucesionales estudiados. Por su parte, la mayoría de los individuos de las especies de orugas estudiadas mediante los ensayos de aceptabilidad, fueron incapaces de alimentarse de otras especies distintas a su planta huésped, aún de especies congénicas.

Se concluye que las redes de interacción planta-lepidóptero inmaduro se restablecen rápidamente cuando existen fuentes de propágulos cercanas al sitio en regeneración, manteniéndose constante la especialización de la red durante la sucesión. Así mismo, que el alto recambio de especies observado en un estudio anterior, puede ser explicado por la estrecha relación existente entre las especies de orugas y sus huéspedes, lo que podría favorecer la existencia de especies especialistas en todos los estadios sucesionales y con ello mantener la especialización constante durante la sucesión secundaria.

## ABSTRACT

Ecological specialization of interactions promotes the coexistence of million species in the planet, and biological biodiversity, especially for herbivorous insects. Nevertheless, some biological aspects of specialization of insects to their hosts are unknown, as well as the effect of human actions on such interactions and how these affect the functioning of the ecosystem, especially in the tropics.

In the last decades, tropical ecosystems have suffered a great deforestation, generating a mosaic landscape composed of different stages of secondary succession. This process generates changes in diversity and composition of plant species that in turn influence other trophic levels, from population dynamics and community structure of the herbivorous insects up to predators.

In spite of such effects, how plant-herbivorous insect interactions are affected in tropical dry forests, one of the most threatened ecosystems worldwide is unknown. Under this scenario, in this work, I analyzed changes in food preferences of the Lepidoptera community in four successional stages of the tropical dry forest of Chamela, Jalisco, Mexico, analyzing plants-lepidopteran larvae of herbivorous bipartite networks, and food plant acceptability essays of three specialist lepidopteran species using information gathered from a successional chronosequence (pasture, early successional, late successional, mature forest or jungle).

The results obtained showed that in several structural aspects plants-larvae networks remain similar between the last successional stages, no matter the high turnover of lepidopteran species through the successional stages; even the specialization at the network level remained unchanged in the four successional stages. Likewise, most larvae of the three studied species were unable to feed on even phylogenetically related alternative host plants.

I conclude that in this tropical forest plant-Lepidoptera networks can be restored when sources of propagules occur nearby regeneration sites, without change in network specialization. By the other hand, the high lepidopteran species turnover rate during the succession could be due to the narrow relationship between caterpillar and their host plants, which allow the presence of specialist species in all successional stadiums.

## Introducción

La sobrevivencia de los seres humanos está basada en el aprovechamiento de los demás seres vivos, de los que obtenemos además de una fuente de alimento, beneficios económicos y culturales que nos convierten en seres dependientes de la diversidad biológica. Pese a esto, después de siglo y medio de los primeros trabajos sobre diversidad, aún desconocemos el número exacto de especies que habitan este planeta (Hamilton y colaboradores (2010) calculan se ha descrito el 30%), y menos aún, sobre los procesos por los cuales la biodiversidad, principalmente en las áreas tropicales, es generada y mantenida (Godfray *et al.* 1999; Novotny *et al.* 2004).

En este sentido, existe un gran interés en comprender las fuerzas ecológicas ascendentes y descendentes que actúan sobre las poblaciones y comunidades tanto de plantas como de animales (Hunter y Price 1992), y con ello los procesos dinámicos que originan la diversidad a diferentes escalas espaciales y temporales (Godfray *et al.* 1999). En el que resalta el estudio de las interacciones bióticas como parte constitutiva de las comunidades biológicas y que determinan la funcionalidad de los ecosistemas (Thompson 1994). Pero sobre todo las investigaciones acerca de los impactos que las actividades antropogénicas ejercen en las interacciones bióticas dentro del actual escenario mundial.

Escenario en el que se estima, que aproximadamente el 21.8% de los ecosistemas boscosos han sufrido cambios de uso de suelo para actividades de ganadería y agricultura (Hoekstra *et al.* 2005) y que un 50% de los bosques corresponden a bosques secundarios (FAO, 2010). Uno de los ecosistemas más amenazados por las actividades humanas a nivel mundial es el bosque tropical caducifolio (BTC; Hoekstra *et al.* 2005; Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005b; Miles *et al.* 2006; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). En América Latina se ha perdido el 66 % de la cobertura de BTC (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Mientras que en México, el país con mayor extensión original en el continente (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010), en el 2000 tan sólo el 27% de BTC permanecía intacto

(Trejo y Dirzo, 2000), y únicamente el 0.2 % se encuentra bajo algún tipo de protección (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). Por consiguiente, gran parte del BTC en el país corresponde a selvas secundarias (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005a).

El proceso de sucesión secundaria tiene consecuencias en la disponibilidad de recursos (nutrientes, luz, agua, etc.) lo que genera cambios en la riqueza y composición de especies vegetales, que a su vez influyen sobre los demás niveles tróficos, desde la dinámica de poblaciones y estructura de las comunidades de insectos herbívoros y los depredadores (Hunter y Price 1992; Johnson *et al.* 2010). Desafortunadamente debido a la dependencia de los insectos a sus plantas huéspedes, se estima que muchas poblaciones y especies de insectos están desapareciendo a la misma tasa de extinción de la vegetación (Fonseca 2009).

No obstante, existen pocos estudios sobre los cambios en las interacciones planta-herbívoro durante el proceso de sucesión, y estos están sesgados a los sistemas templados, por lo que son pocos los trabajos para los bosques tropicales, sitios donde los insectos son los principales responsables del daño en las plantas (Barone y Coley 2002). Esta falta de información limita la evaluación de patrones de extinción de las comunidades de insectos, después de los escenarios de deforestación actual (Novotny *et al.* 2004).

Un aspecto de gran importancia dentro de las interacciones planta-herbívoro es la especificidad alimenticia. Debido a que permite la coexistencia de millones de especies en el planeta ha permitido explicar y calcular la biodiversidad biológica (Erwin 1991, Thompson 1994; Novotny *et al.* 2002a, Hamilton *et al.* 2010), principalmente en los trópicos donde los insectos herbívoros son más especializados con respecto a los de las zonas templadas (Dyer *et al.* 2007). En los trópicos húmedos existe una tendencia de las especies por ser generalistas (Novotny *et al.* 2002b; Novotny *et al.* 2006; Novotny *et al.* 2010) siendo los insectos masticadores uno de los gremios más especializados (Novotny *et al.* 2010). Entre los diferentes grupos de insectos masticadores, la larvas de Lepidóptera constituyen un grupo altamente representado en los sistemas tropicales (Sánchez-Ramos *et*

*al.* 1999; Novotny *et al.* 2005), donde en su mayoría son específicas a sus plantas huéspedes (Godfray *et al.* 1999, Novotny *et al.* 2004).

Los trabajos sobre especificidad en ecosistemas tropicales bajo el proceso de sucesión secundaria han investigado la especialización de los insectos presentes en determinadas especies vegetales en diferentes estadios sucesionales (Basset *et al.* 1996; Lepš *et al.* 2001; Lewinsohn *et al.* 2005). En estos trabajos se ha visto que incluso especies vegetales emparentadas filogenéticamente no presentan diferencias en la diversidad de insectos, ni en la palatabilidad para insectos generalistas, a lo largo de la sucesión. Sin embargo, ninguno de los estudios ha utilizado aproximaciones más integrales como la teoría de redes ecológicas o evaluado la plasticidad alimenticia de especies con dietas estrechas.

Las redes ecológicas son descriptores de los sistemas ecológicos que pueden mostrar la composición e interacciones entre comunidades de especies, por lo que su aplicación a los ecosistemas provee de un esquema conceptual para evaluar las consecuencias de las perturbaciones a nivel de comunidad (Bascompte *et al.* 2009). Estudiar su topología permite además de entender los ensamblajes entre especies así como las implicaciones ecológicas y evolutivas (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte *et al.* 2006; Thébault y Fontaine 2008, Bastolla *et al.* 2009, Thébault y Fontaine 2010) establecer estrategias de conservación y manejo (Jordano *et al.* 2009).

Así mismo, las interacciones planta-herbívoro, reguladas por procesos coevolutivos relacionados con su naturaleza antagónica, favorecen una interacción restringida entre grupos de especies de ambas comunidades (Lewinsohn *et al.* 2006; Jordano *et al.* 2009). La plasticidad alimenticia de los lepidópteros inmaduros permite entender las restricciones fisiológicas que impiden el establecimiento de ciertas interacciones bióticas y que por tanto condicionan la presencia de las especies a lo largo de la sucesión secundaria. Entender ambos aspectos ayudará a entender el proceso de sucesión secundaria en el BTC y con ello a su conservación.

## **Objetivos**

### **Objetivo General**

Analizar los cambios en las preferencias alimenticias de la comunidad de lepidópteros en cuatro estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio de la Región de Chamela, Jalisco.

### **Objetivos Particulares:**

- ❖ Evaluar la resiliencia de la interacción planta-lepidóptero inmaduro mediante la utilización de la teoría de redes ecológicas complejas, tomando como aproximación el estudio de cronosecuencias sucesionales.
  
- ❖ Determinar si las preferencias alimenticias observadas durante la sucesión son promovidas por cambios en la composición y abundancia vegetal entre estadios sucesionales.

## **Hipótesis**

Las preferencias alimenticias de los lepidópteros están relacionadas con la abundancia y diversidad de plantas presentes en cada estadio sucesional,

Predicciones:

i) La resiliencia de las interacciones planta-lepidóptero inmaduro aumentaría conforme la sucesión avance como consecuencia de una mayor diversidad de hospederos, y por ende, de lepidópteros inmaduros.

ii) La especificidad se mantendría con la edad del estadio sucesional de las parcelas, las especies de lepidópteros generalistas y especialistas serán constantes a través de la sucesión secundaria.

iii) La capacidad de lepidópteros inmaduros especialistas de alimentarse de hospederos potenciales sería menor para las especies de los bosques maduros, explicando en parte el recambio de especies observado en trabajos anteriores.



## Antecedentes

En las zonas tropicales son pocos los trabajos en los que se ha estudiado los cambios en las comunidades de insectos a lo largo de la sucesión secundaria. En estos estudios, se ha observado que la abundancia de los insectos herbívoros como los lepidópteros (BTC; López-Carretero 2010) aumentan progresivamente con la sucesión secundaria (Lepš *et al.* 2001; Lewinsohn *et al.* 2005), mientras que otros órdenes de insectos, como los coleópteros disminuyen (Bosque tropical húmedo; Basset *et al.* 1996) o tienen una mayor diversidad en los estadios intermedios como ocurre en la región de Chamela (BTC; Manrique-Asencio, 2009). Sin embargo, las aproximaciones han sido tan variadas, que los datos son insuficientes para establecer patrones concretos que reflejen los efectos de la sucesión secundaria sobre la abundancia de herbívoros. En particular, no es posible hacer generalizaciones a partir de los estudios en zonas templadas, donde la sucesión ocurre de manera distinta (Lepš *et al.* 2001).

Las comunidades vegetales de las zonas templadas, en sus primeras etapas sucesionales son dominadas por hierbas que posteriormente son reemplazadas por especies leñosas. Esto representa un recurso inconstante en el tiempo para los insectos herbívoros, favoreciendo la generalidad en la dieta durante las primeras etapas sucesionales, y la especificidad en las últimas etapas. En contraste, en las zonas tropicales húmedas, el recurso es más predecible y permanente en el gradiente sucesional, ya que desde los primeros estadios sucesionales, se establecen especies leñosas de igual palatabilidad que aquellas de los últimos estadios sucesionales promoviendo la especificidad desde los primeros estadios sucesionales (Lepš *et al.* 2001).

La forma en la que son favorecidas las diferentes estrategias alimenticias de los herbívoros dentro de los distintos sistemas tropicales todavía no es muy clara, ya que la mayoría de la información se ha generado de estudios realizados en el bosque tropical húmedo (BTH, Quesada *et al.* 2009). Por lo tanto, se ignora la dinámica sucesional de las interacciones planta-insectos herbívoros de otros sistemas tropicales, altamente diversos y con una alta cantidad de endemismos, como lo es el BTC (Trejo y Dirzo 2002; Hanson 2011).

Las respuestas de las interacciones planta-herbívoro a los cambios ocurridos durante la sucesión secundaria del BTC, podrían ser diferentes a los bosques húmedos, dado que las plantas pierden el follaje en la estación seca, dejando a una porción importante de herbívoros sin alimento de 6 a 8 meses por año (Quesada *et al.* 2009). Esto ocasiona que en el BTC exista una mayor herbivoría, y a diferencia del BTH, donde se promueve la evolución de altos niveles de defensa de las plantas, las especies son tolerantes a la herbivoría debido al alto recambio y corto tiempo de vida del follaje (Dirzo y Boege, 2008).

Al igual que ocurre en el BTH en el BTC (Kitchin *et al.* 2000; Hilt y Fiedler 2005; Lewinsohn *et al.* 2005; Hilt *et al.* 2006) la estructura y riqueza vegetal incrementa de manera predecible conforme avanza el proceso de sucesión secundaria, (Leirana-Alcocer *et al.* 2009; Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Maza-Villalobos *et al.* 2011). Este cambio predecible en el recurso provoca que la riqueza de lepidópteros tienda a aumentar conforme avanza la sucesión, pero a diferencia del BTH, en el BTC el recambio de especies es alto (70%) y la diversidad  $\alpha$  de los bosques secundarios y selvas maduras equiparable (López-Carretero 2010).

El aumento en la diversidad  $\alpha$  durante la sucesión secundaria, podría deberse, i) la presencia de altos niveles de asociaciones específicas planta-herbívoro en los bosques maduros (Kitchin *et al.* 2000; Lewinsohn *et al.* 2005), las cuales permiten una mayor coexistencia de especies con nichos relativamente más estrechos (Kitchin *et al.* 2000). En los sistemas templados, los herbívoros especialistas requieren características estructurales complejas de la vegetación, que aparecen generalmente en los últimos estadios sucesionales (Gibson *et al.* 1992). Y ii) a una mayor cantidad de hospederos disponibles. En el caso del BTH, debido a la presencia de especies leñosas altamente defendidas desde los primeros estadios sucesionales, las especies especialistas están presentes en igual proporción a lo largo de la sucesión secundaria (Lepš *et al.* 2001; Novotny *et al.* 2004).

En el BTC la presencia de especies leñosas también ocurre desde los primeros estadios sucesionales. En estos ecosistemas el agua es el principal factor limitante durante el

proceso de sucesión (Lebrija-Torres *et al.* 2008), debido a tal restricción es probable que la pérdida de tejido foliar sea de igual importancia tanto en los primeros estadios sucesionales como en los últimos. Lo que podría favorecer estrategias anti-herbivoría similares en todos los estadios sucesionales y con ello una especialización alimenticia similar como ocurre en el BTH, a pesar de lo esperado por las diferencias en las estrategias anti-herbivoría entre ambos bosques (Quesada *et al.* 2009).

## **Metodología**

### ***ÁREA DE ESTUDIO***

El estudio se realizó en el área de influencia de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, que incluye la Estación de Biología Chamela (UNAM), ubicada en el municipio de la Huerta en la costa sur de Jalisco, entre las coordenadas 19° 29' norte, 104° 58' y 105° 04' oeste (Barradas 1991). El paisaje alrededor de la reserva ha sido transformado por actividades humanas, principalmente para creación de tierras de cultivos y pastizales para ganado, en el que 16-17% de la zona de amortiguamiento ha sido deforestada, por lo que un alto porcentaje de bosque maduro y bosque secundarios se encuentra en fragmentos, los cuales tienden a incrementar en regiones lejanas a la reserva (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009)

### **Clima y Vegetación**

La temperatura media anual es de 24.6° C (1978-2000) que corresponde al subgrupo cálido de acuerdo a la clasificación de Köppen modificado por García (1988), con una oscilación mensual de 4.3° C considerando la diferencia entre la temperatura del mes más caliente y el más frío, por lo que se considera una zona isotermal (García-Oliva *et al.* 2002). El clima es Awoi, cálido subhúmedo, con un cociente de precipitación anual-temperatura media anual de 32 (P/T), con lluvias en verano, 5.6% de lluvias invernal y con un régimen isotermal, el cual es el más seco de los tipos subhúmedos ( $P/T < 43.2$ ).

En el lugar pueden reconocerse cuatro estaciones, una primavera seca que abarca parte de marzo, una segunda estación de inicio de lluvias que se da durante junio y julio en donde se presentan los primeros eventos de lluvias, la tercera estación es la época de lluvias propiamente dicha, que abarca desde agosto hasta octubre en ella se dan las mayores temperaturas del aire, la mayor humedad relativa atmosférica y la mayor cantidad de lluvias, asociadas principalmente al efecto de los ciclones tropicales, finalmente se presenta

la temporada invernal, que incluye de noviembre hasta parte de marzo la cual presenta las temperaturas atmosféricas más bajas y las últimas lluvias de la temporada (García- Olivia *et al.* 2002).

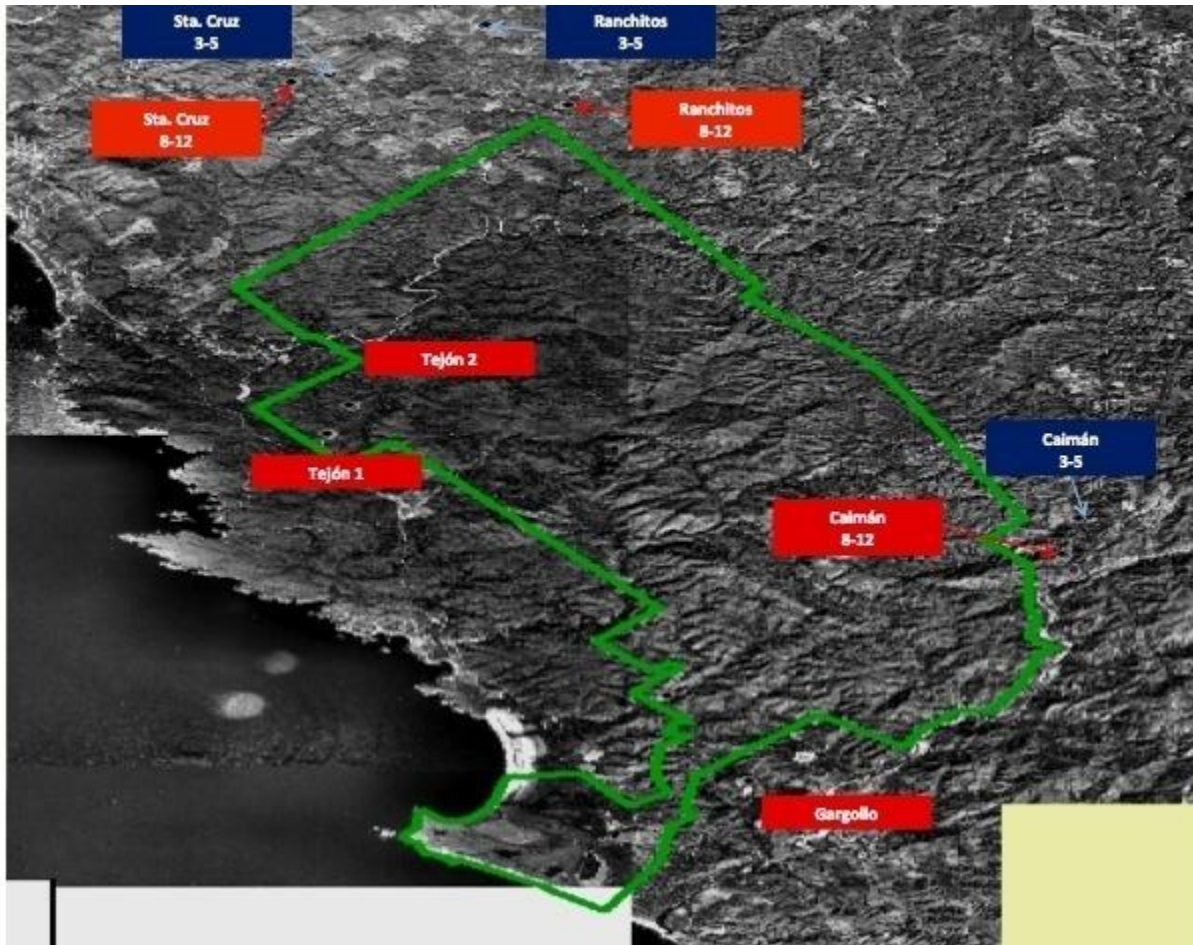
El bosque de Chamela-Cuixmala es considerado uno de los más biodiversos de su tipo, con un alto porcentaje de plantas endémicas (Lott *et al.* 1987; Trejo y Dirzo 2002). La vegetación consiste en bosque tropical caducifolio y bosque semi-decíduo, los cuales han sufrido altas tasas de deforestación en las últimas décadas, no siendo la excepción la zona de influencia de la reserva. El bosque está dominado por árboles, los cuales están presentes en densidades moderadas a altas (> 1,000 individuos/ha).

Las familias dominantes son Leguminosae, Euphorbiaceae y Rubiaceae y los géneros con mayor número de especies son *Croton*, *Lonchocarpus* y *Bursera*. Mientras que las especies dominantes son: *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Leguminosae), *Gliricidia sepium* (Jacq.)Kunth ex Walp. (Leguminosae), *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae), *Exostema caribaeum* Borhidi & O. Muñiz (Rubiaceae) , *Lonchocarpus constrictus* Pittier (Leguminosae), *Caesalpinia coriaria* (Jacq.) Willd. (Leguminosae), *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken (Boraginaceae), *Apoplanesia paniculata* Presl. (Leguminosae), *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae) y *Psidium sartorianum* (Berg) Ndz. (Myrtaceae; Duran *et al.* 2006). Por su parte el inventario de invertebrados no es muy vasto y todavía existe mucho trabajo taxonómico por realizar. Sin embargo se han descrito para la Reserva 1877 especies de las cuales 583 son lepidópteros (Pescador-Rubio *et al.* 2002).

## **DISEÑO EXPERIMENTAL**

Los sitios de estudio se integran al diseño del proyecto MABOTRO (Manejo de Bosques Tropicales del CIEco-UNAM; Avila-Cabadilla *et al.* 2012), en el cuál se tienen una cronosecuencia sucesional de sitios abandonados, originalmente utilizados para la agricultura. Esta cronosecuencia está formada por 4 estadios de sucesión secundaria: Pastizales (parcelas recién abandonadas), bosque secundario temprano (3-5 años de abandono), bosque secundario tardío (8-12 años en 2007) y bosque maduro (Mapa 1). Para

cada estadio sucesional existen tres réplicas (n=12), que corresponden a parcelas de 20 x 50 m, en cada una de éstas hay cuatro transectos de 2 x 20m en los que se han marcado a todas las plantas leñosas, con un diámetro  $\leq 1$  cm omitiendo lianas.



**Mapa. 1. Localización de las parcelas en la zona de estudio en la región de Chamela, Jalisco, México.**

En el periodo 2007 – 2010, durante la época de lluvias de cada año, se realizaron censos que consistieron en examinar todos los árboles y arbustos dentro del transecto buscando larvas de micro y macrolepidópteros (orugas) en hojas y tallos. Para los árboles de más de 3 m de altura se hizo un submuestreo de 3 ramas por individuo (ca. 500 hojas). Las larvas fueron registradas y cultivadas en el laboratorio para obtención del adulto y su posterior

determinación taxonómica. Asimismo, todas las plantas de los transectos de estudio fueron colectadas y determinadas al menos a nivel de familia.

Las larvas fueron determinadas a morfoespecie y en algunos casos a nivel de familia o especie mediante el uso de guías de identificación (Chacón y Montero 2007; Wagner 2005) y la consulta a taxónomos del Smithsonian Tropical Research Institute y del Instituto de Biología. Posteriormente las 473 morfoespecies y especies colectadas se clasificaron en dos grupos funcionales según su dieta en especialistas y generalistas. Los primeros definidos como aquellas especies de lepidópteros que fueron observadas ya sea en una sola especie de planta o en especies pertenecientes al mismo género, ya que la mayoría de las especies de lepidópteros son especialistas a género (Barone, 1998; Novotny *et al.* 2010). Mientras que el resto de especies y morfoespecies se clasificaron como generalistas.

## **CAPÍTULO I. Resiliencia de las interacciones planta-herbívoro en la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio**

*Resilience in plant-herbivore networks along a successional gradient of tropical dry forest*

Durante la sucesión secundaria, la disponibilidad de recursos (p. ej. agua, luz, nutrientes) para la vegetación varía, lo que provoca cambios en la dinámica poblacional, diversidad y estructura de las comunidades en todos los niveles tróficos (Hunter y Price 1992; Johnson *et al.* 2010). Sin embargo, la mayoría de los trabajos sobre sucesión y principalmente en el BTC sólo han abordado los efectos que tales modificaciones causan sobre las comunidades vegetales (ver Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Maza-Villalobos *et al.* 2011), desconociéndose los impactos sobre el resto de los niveles tróficos y particularmente sobre de las interacciones bióticas (Quesada *et al.* 2009).

Esta falta de información limita la evaluación de patrones de extinción después de varios escenarios de deforestación y conservación de los ecosistemas (Novotny *et al.* 2004). La forma de abordar esta problemática debe ir más allá de los descriptores convencionales de las comunidades como las medidas de diversidad o riqueza de especies, los cuales pueden pasar por alto alteraciones importantes en la estructura de la comunidad, en las interacciones y por lo tanto de la funcionalidad de ecosistema (Tylianakis *et al.* 2007).

En este sentido, la construcción de redes ecológicas constituye una herramienta importante para evaluar y predecir las consecuencias de las perturbaciones en las interacciones bióticas (Bascompte 2010). Estas permiten visualizar la composición e interacciones entre elementos múltiples dentro de los sistemas ecológicos (Paine 1980; Primm 1991; Bascompte 2009). Lo que ayuda a entender cómo está organizada la biodiversidad, así como los procesos ecológicos y evolutivos que permiten su persistencia (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte *et al.* 2006; Thébault y Fontaine 2008, Bastolla *et al.* 2009, Thébault y Fontaine 2010).



En el estudio de las redes ecológicas primeramente se elaboran matrices de interacción ya sean cualitativas (valores de presencia-ausencia de la interacción) o cuantitativas (incluyen información de la intensidad de las interacciones, en el que se involucran dos matrices adyacentes). Posteriormente, estas matrices son representadas gráficamente con un diagrama en el que se observa un conjunto de nodos (elementos de la red) y los enlaces entre ellos, lo cual ayuda a encontrar patrones de interacción dentro de los sistemas ecológicos (Jordano *et al.* 2009).

Actualmente se utilizan dos tipos de grafos para representar las matrices de interacción: 1) las redes unipartita-unimodales, en las que los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red, incluso si pertenecen a la misma categoría (por ejemplo: redes que incluyan interacciones de competencia, o que involucren más de un nivel trófico); y 2) las redes bipartitas o bimodales, compuestas por dos grupos de nodos, en los que los enlaces se establecen sólo entre nodos de los dos conjuntos diferentes (Bascompte y Jordano 2007, Jordano *et al.* 2009). Estas últimas se consideran representan adecuadamente, desde el punto de vista matemático, a las redes de interacción planta-animal, debido a que ilustran el patrón de reciprocidad de las interacciones, inherente a procesos coevolutivos (Bascompte y Jordano 2007).

El análisis de la topología o estructura de la red ecológica bipartita, es decir, la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies en un sistema en particular (Jordano *et al.* 2009) permite evaluar su resiliencia. La estructura de la red afecta la respuesta de las comunidades ante la pérdida de especies tanto en interacciones mutualistas (Fortuna y Bascompte 2006) como en antagonistas (Thébault y Fontaine 2010). Patrones como anidamiento o modularidad brindan a las redes de interacción una mayor resistencia a la extinción de especies al sistema (Krause *et al.* 2003; Fortuna y Bascompte 2006; Stouffer y Bascompte 2011).

El estudio de la estructura de la red, ha permitido desarrollar índices que permiten evaluar la resistencia de los sistemas ante las extinciones (ver Memmott *et al.* 2004; Burgos *et al.* 2007), así como índices que evalúan la fuerza y especialización de las interacciones

(Jordano *et al.* 2009, Blüthgen *et al.* 2006). A pesar de esto, las redes ecológicas no han sido ampliamente utilizadas en la ecología aplicada, en donde podrían ayudar a contestar preguntas acerca de la restauración de la estructura y funcionalidad de una comunidad (Memmott 2009). Tanto en los sistemas mutualistas, donde se ha desarrollado la mayoría de las investigaciones, y principalmente en los sistemas antagónicos como las interacciones planta-herbívoro, poco estudiados bajo un enfoque de redes bipartitas (Thébault y Fontaine 2010).

Como una manera de ejemplificar la utilidad del estudio de redes tróficas para contestar preguntas prácticas dentro del campo de la conservación biológica. Este trabajo tiene como objetivo evaluar la resiliencia y especialización de las interacciones planta-herbívoro durante la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio a través del estudio de redes bipartitas entre lepidópteros inmaduros y plantas hospedaras, con la finalidad de generar información para la restauración y conservación del bosque tropical caducifolio.

## **Metodología**

Se construyeron dos grupos gráficos bipartitas para cada uno de los estadios sucesionales, el primero representa la suma de las matrices cualitativas (presencia-ausencia de interacción entre ambas especies) de cada una de las réplicas de cada estadio sucesional en los 4 años, lo que permite observar los cambios en las redes planta-lepidóptero de forma global a lo largo de la sucesión (Fig. 1 y 2). Mientras que el segundo grupo representan los cambios de cada red planta-herbívoro en la cronosecuencia sucesional en cada uno de los años de estudio desde 2007 hasta 2010. Para obtener las matrices de interacción, se sumaron las matrices cualitativas de todas las réplicas de cada estadio sucesional de cada año (Fig. 2). En todos los casos los gráficos fueron creados con el paquete estadístico *bipartite* del programa R (R Development Core Team 2008).

Para analizar la topología de la redes, se generaron matrices cuantitativas, para cada réplica de cada estadio sucesional para cada uno de los años, en las que se consideró la abundancia de cada especie de lepidóptero observada en cada especie de planta, con las

que se calcularon los siguientes descriptores de la estructura de red: tamaño de red, conectividad, anidamiento, modularidad, solidez, número de compartimentos, y especialización de la red. Todos estos descriptores no consideran la identidad de las especies si no que consideran a las especies participantes como nodos o puntos de interacción.

1) **El tamaño de red:** la riqueza total de especies  $T = P + A$

Donde P = riqueza de orugas y A= riqueza de plantas

2) **Conectividad (C):** fracción de interacciones registradas con respecto al total posible (Dunne *et al.* 2002).

$$C = \frac{I}{P \times A}$$

Donde I es el número total de interacciones observadas, P= riqueza de orugas y A= riqueza de plantas

3) **Anidamiento (N):** patrón topológico en cual la mayoría de las especies especialistas interactúan sólo con las especies más generalistas y éstas a su vez interactúan también entre ellas (Bascompte *et al.* 2003). Este descriptor se calculó con la métrica de anidamiento basada en el traslape y lleno decreciente (NODF) (Almeida-Neto *et al.* 2008) utilizando el software Aninhado 3.0 (Guimarães & Guimarães 2006).

El anidamiento se obtiene, calculando el grado de anidamiento entre pares de columnas y pares de filas de la matriz, el cual es estimado tomando en cuenta dos criterios: el traslape total de presencias entre columnas, y filas continuas y la suma total de presencias entre todas las filas y todas las columnas, donde el anidamiento total de la columna y de la fila es el promedio de todos los pares. Finalmente, el grado de anidamiento de la matriz resulta de la suma de todos los valores de anidamiento de los pares, dividido entre el total de pares.

$$NOD = \left[ \sum N_{pai} \right] + \left[ \frac{(n-1)}{2} \right] + \left[ \frac{r(n-1)}{2} \right]$$

Entre mayor sea el valor sea el valor obtenido, mayor es el grado de anidamiento de la red.

La significancia del valor calculado con respecto a lo esperado por el azar se estimó con un procedimiento Monte Carlo realizando 1,000 aleatorizaciones construidas a partir del modelo nulo Ce del programa Aninhado 3.0, en el cual la probabilidad de una interacción entre un animal y una planta es proporcional al número total de sus interacciones observadas.

Dado que la medida en sí misma no es adecuada para hacer comparaciones entre diferentes redes, debido a que es afectada por el tamaño de red y conectividad (Bascompte *et al.* 2003), se calculó el anidamiento relativo ( $N^*$ ) definido como  $N^* = (N - \bar{N}_r) / \bar{N}_r$  donde  $N$  es el valor de anidamiento de la matriz actual mientras que  $\bar{N}_r$  se refiere al valor promedio de anidamiento de las réplicas aleatorias.

4) **Modularidad (M)**: mide el grado en el cual las especies tienden a estar organizadas en subgrupos de especies que interactúan más frecuentemente entre ellos que con otros miembros de la red (Stouffer y Bascompte 2011). Este valor fue calculado con el índice  $M$  (rango 0-1) en el programa NETCARTO (Guimerá y Amaral, 2005) el cual está basado en el algoritmo Newman y Girvan (2004):

$$M = \sum_{s=1}^{N_M} \left[ \frac{l_s}{L} - \left( \frac{d_s}{2L} \right)^2 \right]$$

$N_M$  es el número de módulos,  $L$  el número de enlaces en la red,  $l_s$  el número de enlaces entre nodos dentro del módulos y  $d_s$  la suma del grado (enlaces) de los nodos en el módulo  $s$ .

Al igual que con el patrón de anidamiento, se calculó su significancia con respecto al azar con un procedimiento de Monte Carlo de 1000 aleatorizaciones, en el que las matrices aleatorias fueron construidas con la función `vaznull` del paquete *bipartite* del programa R (R Development Core Team 2008), función que está basada en el algoritmo de Vázquez *et al.* (2007) y el cual respeta tanto los totales marginales como la conectividad de la matriz, criterio que representa las restricciones ecológicas de las interacciones de la red (Dormann *et al.* 2008). Para realizar comparaciones entre redes se calculó la modularidad relativa ( $M^*$ ) definido como  $M^* = (M - M_r) / M_r$  donde  $M$  es el valor de anidamiento de la matriz actual mientras que  $M_r$  se refiere al valor promedio de modularidad de las réplicas aleatorias.

5) **Número de compartimientos:** subgrupos de la red que no están conectados con otro subgrupo (sólo hay conexión entre miembros de las dos comunidades de estudio, Tylianakis *et al.* 2007) relacionado con la modularidad.

6)  $H_2'$  (Blüthgen *et al.* 2006): medida de especialización a nivel de red, basada en la desviación entre el número realizado de interacciones de una especie y el esperado para cada especie respecto al total de interacciones para cada red con un total de plantas  $I$  y  $J$  animales, se obtienen un valor bidimensional de la entropía de Shannon para la matriz de asociación observada. El valor de  $H_2'$  se obtiene con la siguiente ecuación:

$$H_2 = - \sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J (p_{ij} \cdot \ln p_{ij}). \quad \text{Con } \sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J p_{ij} = 1.$$

En la cual  $i$  representa una especie de planta,  $j$  una especie de animal y  $p_{ij}$  el número de orugas  $j$  observadas en una planta  $i$  ( $a_{ij}$ ), dividido por el total de frecuencias de interacción registrada para el toda la red.

$$p_{ij} = a_{ij} / \sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^J a_{ij}.$$

El valor es  $H_2$  normalizado entre un valor mínimo ( $H_{2min}$ ) y máximo ( $H_{2max}$ ) posible para la misma distribución de interacción de los totales] cuyo rango esta dentro de 0 a 1, siendo uno el máximo valor de especialización para los totales de interacción dadas, una ventaja de este índice es que permite hacer comparaciones entre redes (Blütghen *et al.* 2006).

$$H'_2 = \frac{H_{2max} - H_2}{H_{2max} - H_{2min}}.$$

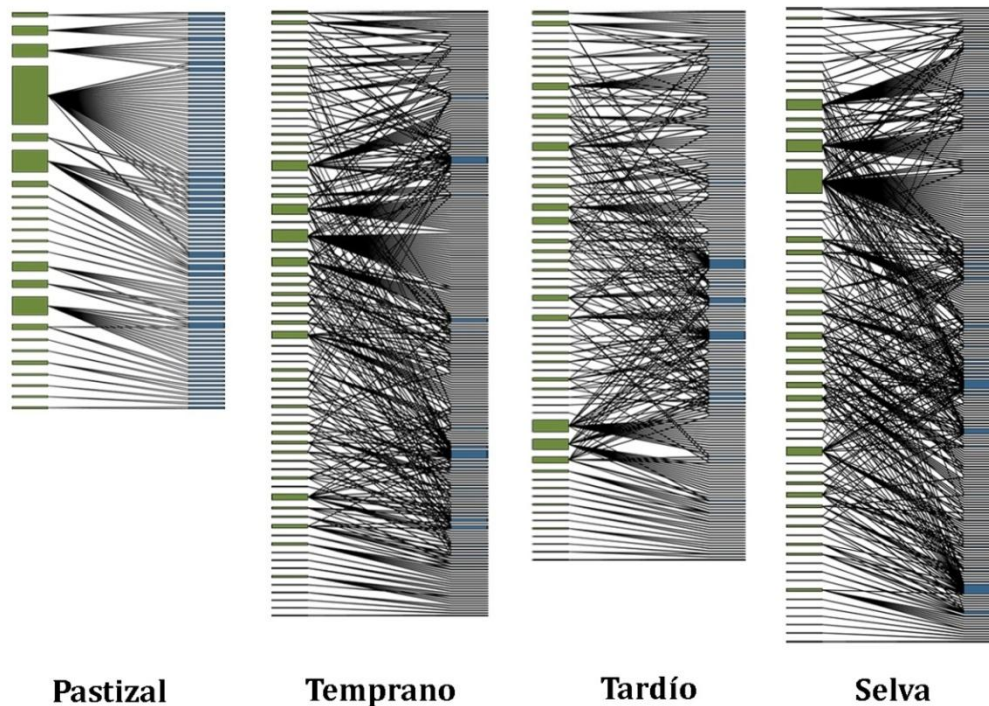
El índice de especialización no es afectado por el esfuerzo de muestreo, tamaño de red y simetría, por lo que son medidas muy robustas y confiables (Blütghen *et al.* 2006, Dormann *et al.* 2009).

7) **Solidez** (Burgos *et al.* 2007): basado en la fracción de especies que sobrevive después de la remoción de una especie. El valor se obtiene de calcular el área debajo de la curva de extinción de Memmott *et al.* (2004) construida a partir de la fracción de especies que sobrevive después de la remoción de una especies. Las extinciones se realizaron removiendo especies de plantas de la red de manera aleatoria. Cuando una especie de lepidóptero estaba conectada únicamente con la especie removida, ésta también era removida de la red, de esta manera se genera una curva de extinción al graficar el número de especies que permanecían en la red contra el número acumulado de especies removidas (100 aleatorizaciones).

Para determinar si existen diferencias entre los parámetros de las redes de los distintos estadios sucesionales se utilizaron modelos de efectos mixtos (Crawley 2002). Se consideró como efecto fijo el estadio sucesional y como efectos aleatorios los años de estudio tomados en una misma parcela, en todos los casos la variable independiente fue el estadio sucesional. Para las medidas de conectividad, curva de extinción y solidez, además se utilizó como cofactor el tamaño de red, por estar correlacionado con dichas medidas. Para el caso del número de compartimentos se incorporó como cofactor en el modelo la conectividad.

## Resultados

El tamaño de la red de interacción entre plantas y lepidópteros fue diferente entre los estadios sucesionales, en particular la red del pastizal fue significativamente más pequeña (Fig. 1,  $\bar{y}=18 \pm 3.62$ ) que el resto de los estadios sucesionales ( $\bar{y}= 46.08 \pm 2.8$ ;  $F_{3,37}= 19.71$ ,  $p = 8.43 \cdot 10^{-8}$ ). El número de compartimentos también fue diferente entre estadios, y las redes del pastizal tuvieron en promedio  $4.12 \pm 0.24$  compartimentos en comparación a  $7.94 \pm 0.18$  del resto de los estadios ( $F_{3,36}= 5.573$ ,  $p=0.00019$ ).



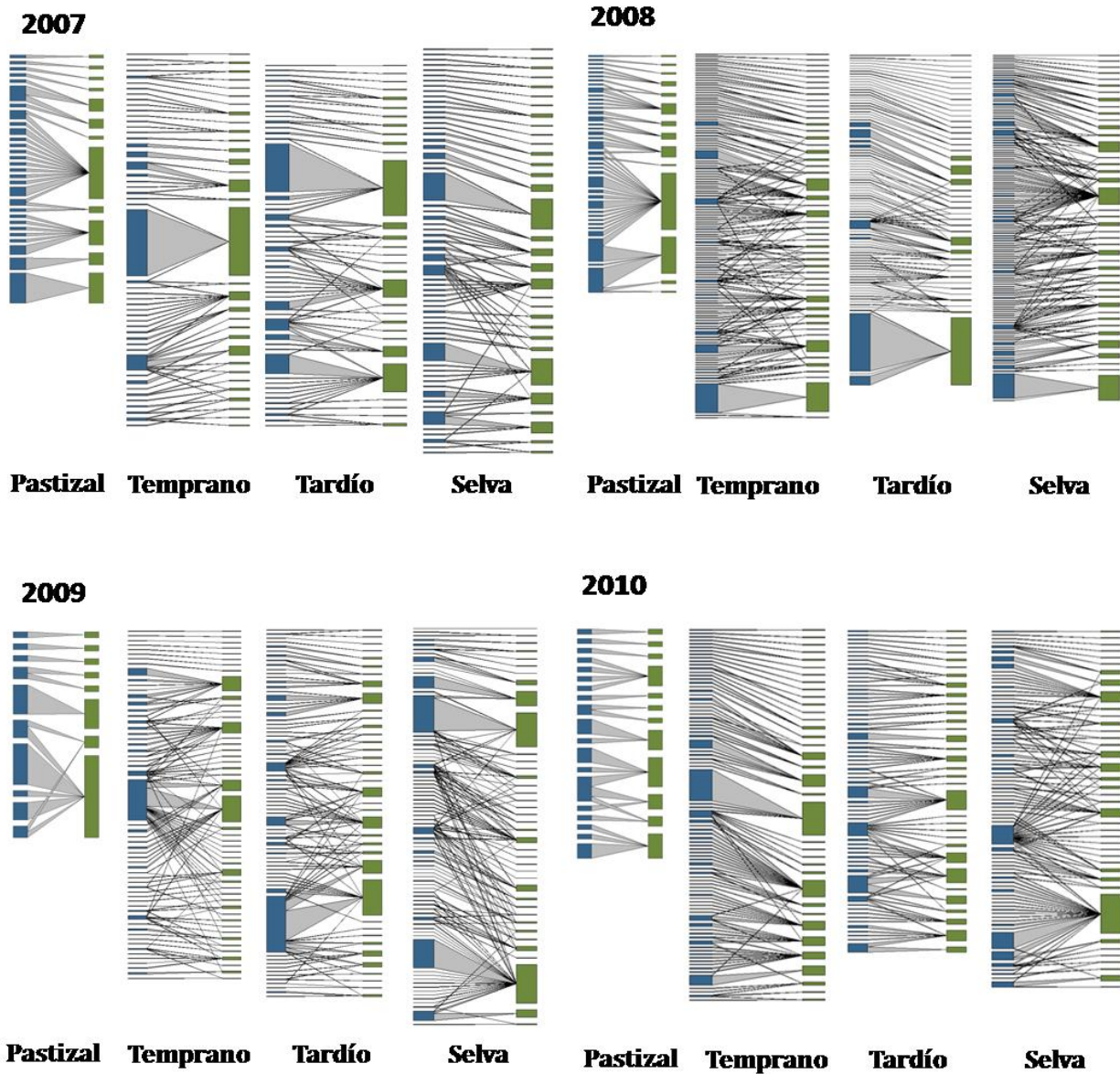
**Figura 1. Redes bipartitas cualitativas planta-lepidóptero inmaduro de los diferentes estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.** Los árboles y arbustos muestreados están representados del lado izquierdo y los lepidópteros del lado derecho. El grosor de las barras indica el número de interacciones.

La conectividad de la red de interacción, mostró el mismo patrón, agrupando a los estadios temprano y tardío junto con el bosque maduro ( $\bar{y} = 0.08 \pm 0.003$ , difiriendo del pastizal, con una mayor conectividad ( $\bar{y} = 0.22 \pm 0.021$ ;  $F_{3, 36} = 51.477$ ,  $p = 4.21 \cdot 10^{-13}$ ; Tabla 1). La solidez sí fue distinta entre estadios ( $F_{3,36} = 19.67$ ,  $p = 1.012 \cdot 10^{-7}$ ) siendo la del pastizal es un poco menor ( $\bar{y} = 0.38 \pm 0.0$  [ver Tabla 2]) que el resto de los estadios.

No se encontraron diferencias significativas entre los valores de anidamiento (NODF) de las matrices aleatorias y las matrices estudiadas ( $p > 0.05$ ), por lo que los valores de NODF de todas las matrices de estudio no son significativamente diferentes de las obtenidas al azar. Cabe destacar que, en promedio, los valores observados son sumamente bajos ( $< 15$  en un rango de 0 a 100).

Igualmente para el parámetro de modularidad sólo algunas parcelas en determinados años tuvieron valores significativamente diferentes de los esperados por azar, mientras que para la mayoría no fueron significativos ( $p > 0.05$ ). Por otro lado, tampoco se observaron diferencias significativas en el valor de especificidad de la red ( $H^2$ ) entre estadios sucesionales ( $F_{3,36} = 0.55$ ,  $p = 0.65$ ).





**Figura 2.** Redes bipartitas cualitativas planta-lepidóptero inmaduro de los diferentes estadios sucesionales del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México para cada uno de los años de estudio. Los lepidópteros se representan del lado izquierdo y las especies de árboles y arbustos muestreados del lado derecho. El grosor de las barras indica el número de interacciones.

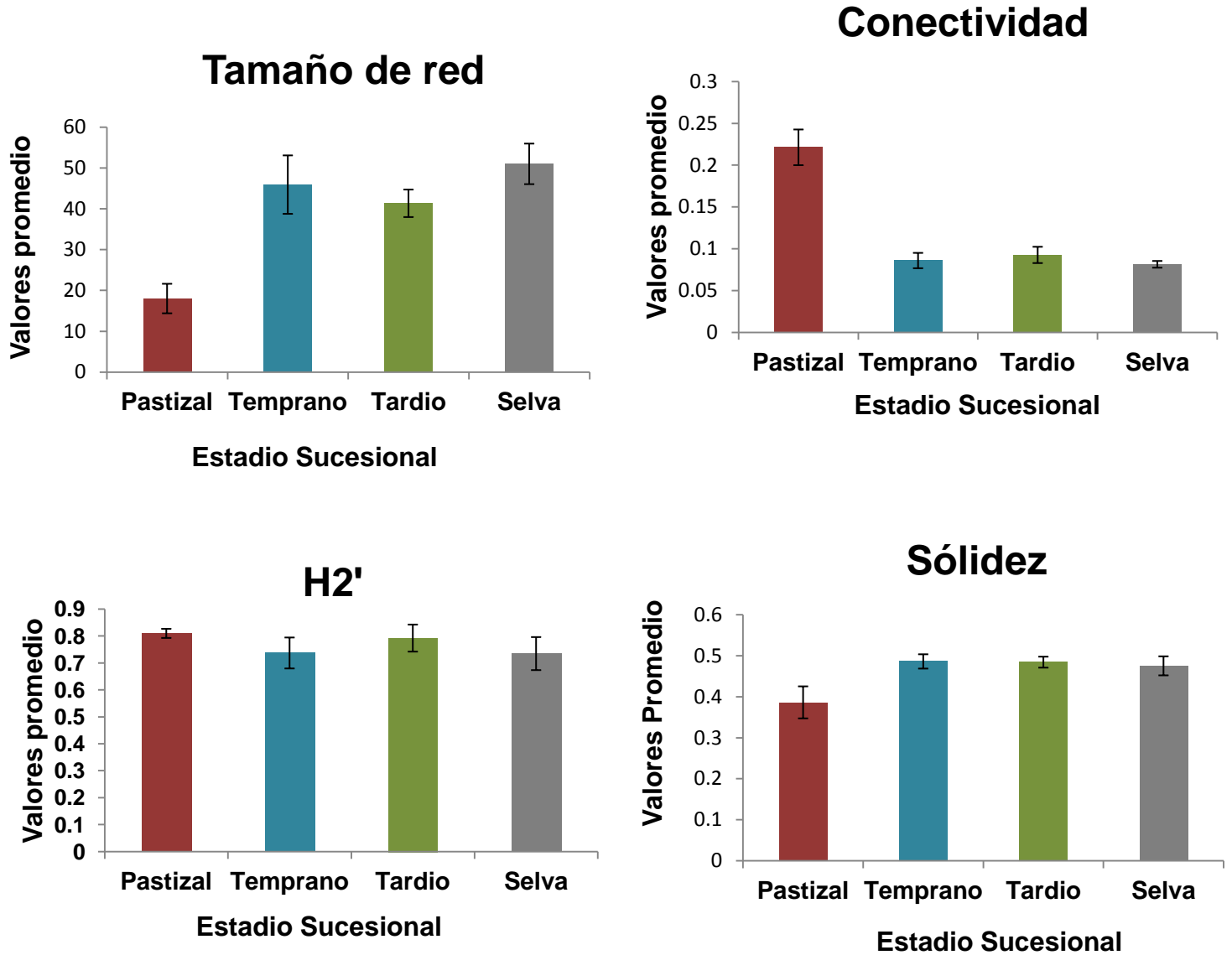


Figura 3. Gráficos de los valores promedio de los índices estructurales de la red planta-lepidóptero inmaduro de cada estadio sucesional del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, México. Las barras indican el error estándar.

**Tabla 2. Valores de los modelos lineal de efectos mixtos para los diferentes índices de las redes de interacción planta-lepidóptero inmaduro de la región de Chamela, Jalisco, México.**

<i>Índice</i>	<i>Estadios</i>	<i>Valores de t</i>	<i>Probabilidad</i>
<b>Tamaño de red</b>	Selva-pastizal	t <sub>7</sub> = 5.40	p= 0.001
	Tardío-pastizal	t <sub>7</sub> = 4.33	p=0.0034
	Temprano-pastizal	t <sub>7</sub> = 4.841	p= 0.0019
<b>Conectividad</b>	Selva-pastizal	t <sub>7</sub> = -5.068	p=0.0015
	Tardío-pastizal	t <sub>7</sub> = -6.036	p= 0.0005
	Temprano-pastizal	t <sub>7</sub> = -8.19	p= 0.0001
<b>Solidez</b>	Selva-pastizal	t <sub>7</sub> = 4.14	p= 0.0043
	Tardío-pastizal	t <sub>7</sub> = 5.9	p= 0.0006
	Temprano-pastizal	t <sub>7</sub> = 3.61	p= 0.0086
<b>Número de compartimentos</b>	Selva-pastizal	t <sub>7</sub> = -4.84	p= 0.0019
	Tardío-pastizal	t <sub>7</sub> = -4.75	p= 0.0021
	Temprano-pastizal	t <sub>7</sub> = -4.279	p= 0.0037

## Discusión

El bosque tropical caducifolio es considerado por Murphy y Lugo (1986) más resiliente ante las perturbaciones ambientales debido a su relativa simpleza y estructura, que el bosque tropical húmedo. A pesar de que no existe un consenso, en relación a este punto de vista, se ha encontrado evidencia de una pronta recuperación del BTC en cuanto a la estructura y diversidad vegetal (Lebrija-Torres *et al.* 2008; Chadzon *et al.* 2011), diversidad de aves, murciélagos (Chadzon *et al.* 2011) y lepidópteros (López-Carretero 2010).

En este trabajo encontramos que la forma en que las especies de lepidópteros interactúan con sus plantas huéspedes rápidamente se ve restablecida, sin importar la identidad de las especies si consideramos que las diferencias entre estadios sucesionales cuando significativas (tamaño de red, conectividad y número de compartimentos) son diferentes únicamente entre el primer y los últimos estadios sucesionales (Fig. 1, Tablas 1 y 2).

En general, los bosques secundarios no parecen ser muy distintos a los bosques primarios en cuanto a riqueza y composición de especies vegetales (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Dent y Wrigth 2009) y animales (Dunn 2004). En este trabajo se encontró que lo mismo ocurre con la estructura de las redes de interacción planta-herbívoro. El tamaño de las redes en sitios con diferente nivel de perturbación, es intuitivo pueda diferir, particularmente entre estadios sucesionales, considerando el aumento gradual de especies tanto de plantas como de animales que ocurre durante el proceso de sucesión secundaria (Kitchin *et al.* 2000; Guariguata y Ostertag 2002; Lewinsohn *et al.* 2005; Lebrija-Trejos *et al.* 2008; López-Carretero 2010). La diversidad de herbívoros está sumamente asociada con la diversidad de sus plantas hospederas (Lewinshon y Roslin 2008), por lo que la rápida recuperación de estructura y diversidad de la vegetación (Lebrija-Torres *et al.* 2008) parece promover una pronta reintegración de lepidópteros al sistema.

Al igual que el tamaño de red, la conectividad de las redes estudiadas, aunque en general baja ( $0.12 \pm 0.034$ ), fue mayor en el pastizal con respecto a los otros estadios sucesionales. Esta baja conectividad es característica de las interacciones antagónicas, confiere alta

estabilidad a la red, al disminuir la propagación de efectos negativos (p. eje. efectos en cascada) a través de la red (Thébault y Fontaine 2010). En las redes planta-herbívoros, la baja conectividad es causada tanto por una alta competencia entre herbívoros (Morris *et al.* 2004) como por la dinámica de la carrera armamentista entre herbívoros y su planta huésped (Jordano *et al.* 2009) que restringen el intercambio de interactuantes. Esto podría indicar una mayor resiliencia en los últimos estadios sucesionales en comparación con el pastizal.

Además de la conectividad, la topología de la red tiene consecuencias en la resiliencia del sistema (Bascompte 2010), por lo que se espera que las redes ecológicas en general tiendan a presentar un patrón que les confiera mayor estabilidad (Thébault y Fontaine 2010). El no encontrar valores significativos de anidamiento, no es resulta sorprendente, ya que en general se espera que las redes antagónicas tiendan a ser modulares (Lewinshon *et al.* 2006, Thébault y Fontaine 2010). Sin embargo, las redes estudiadas tampoco presentaron un patrón de arreglo modular significativo y los valores de modularidad fueron menores a lo que se esperarían encontrar en una red de igual tamaño y conectividad (Vázquez *et al.* 2007).

Este patrón aparentemente aleatorio podría deberse a varias causas: a) una sesgada representatividad de la comunidad de lepidópteros, muchas de especies de lepidópteros son especialistas de lianas o hierbas (Nylin y Janz 1999) las cuales no fueron incluidas en el muestreo, b) un alto recambio de especies, a pesar de no existir diferencias significativas en diversidad  $\alpha$ , el reemplazo de especies es muy alto (70%) entre parcelas de distintos estadios sucesionales (López-Carretero 2010) y c) una alta variación en las condiciones ambientales, en la zona de estudio la precipitación es un factor clave para la biodiversidad anual observada. La cantidad de lluvia y duración de la temporada varía de un año a otro, todos estos factores podrían no estar favoreciendo una alta modularidad en las redes.

Un aspecto que se ha ligado con el aumento gradual en la riqueza de especies de insectos durante la sucesión, es la existencia de una mayor especificidad alimenticia en los últimos estadios sucesionales, la cual permite la coexistencia de un mayor número de especies

(Lewinsohn *et al.* 2005). No obstante, no se observaron diferencias significativas en la especialización de la red, otros trabajos realizados en bosques tropicales lluviosos han mostrado que la especificidad de los insectos herbívoros no cambia notablemente en la sucesión (Lepš *et al.* 2001), incluso en redes planta-dispersor de semillas la especialización de la red ( $H_2'$ ) no difiere entre los bosques primarios y secundarios (ver Schleuning *et al.* 2011),

Este patrón de similitud en los niveles de especificidad, sugiere que existen mariposas especialistas en todos los estadios sucesionales, probablemente por la presencia de árboles pioneros con defensas químicas que promueve la especificidad de hospederos desde los primeros estadios sucesionales como ocurre en los bosques húmedos (Lepš *et al.* 2001). A pesar de esto, encontramos un mayor número de compartimentos en los últimos estadios sucesionales lo que nos podría hablar de un mayor número de especies raras en éstos. Los datos son insuficientes, por lo que este resultado merece otros estudios fisiológicos y ecológicos que permitan las causas proximales de la especificidad alimenticia de los lepidópteros en los BTC.

En cuanto a la medida de fragilidad solidez, el pastizal mostró los valores más bajos y fue distinto del resto de los estadios. Esta mayor fragilidad del pastizal, medida como la presencia de una menor solidez, mayor conectividad (la alta conectividad reduce la estabilidad del sistema, Dunne *et al.* 2002) y un menor número de compartimentos, puede atribuirse a que estos sistemas son sitios donde la vegetación ha sido talada y se han introducido especies, para alimento del ganado. Por lo tanto son lugares sumamente manipulados, con poca estructura y diversidad. Lo anterior resalta la importancia del pronto establecimiento de especies arbóreas en los sitios recién abandonados para acelerar la regeneración natural del bosque.

Es claro que se debe ser cauteloso con las conclusiones respecto a los índices de solidez para tomar decisiones de manejo. Este índice considera el anidamiento como uno de sus supuestos (Burgos *et al.* 2007), patrón no esperado en redes antagónicas (Lewinsohn *et al.* 2006; Thébault y Fontaine 2010) y que se espera proporcione fortaleza al sistema (Krause

*et al.* 2003, Stouffer y Bascompte 2011). Esto contrasta con el patrón aleatorio encontrado en todas las redes de los diferentes años y parcelas, ya que se esperaría que una red aleatoria fuera más susceptible a la extinción que una red con un patrón modular, principalmente en sistemas antagónicos (Thébault y Fontaine 2010).

Sin embargo, en las redes estudiadas sí se encontraron módulos (existiendo más en los últimos estadios sucesionales), pero su arreglo no es distinto de lo que esperaríamos por mero azar. Este aspecto requiere mayor investigación para determinar si otros modelos de agrupación explican mejor el patrón observado. Por otro lado, se debe considerar que las redes ecológicas son muy robustas ante la remoción aleatoria de especies y pueden ser extremadamente frágiles cuando la extracción es selectiva, en particular cuando se trata de especies mayormente conectadas, las cuales suelen ser las más abundantes (Solé y Montoya 2001).

A pesar de no existir un alto aprovechamiento de especies vegetales por parte de los pobladores de la región de Chamela (Godínez 2011), es importante resaltar que la pérdida de aquellas especies maderables abundantes como *Apoplanesia paniculada*, especie altamente interconectada con varias especies de orugas, podría tener un gran impacto sobre la comunidad de lepidópteros. Por lo tanto, se sugiere que el número de interacciones se considere un criterio de protección o elección de especies en los programas de restauración (Martínez-Garza y Howe 2003). De esta forma se conservarían las propiedades del sistema y se fomentaría la llegada de otros grupos de organismos (Thébault *et al.* 2007).

Los resultados encontrados contrastan con la idea de Quesada *et al.* (2009) de que es poco probable que la sucesión ecológica del BTC alcance un estado de madurez rápido como había sido propuesto por otros autores anteriormente (Murphy y Lugo 1986). El hecho de que los valores de índices que describen la fragilidad de una red trófica en este trabajo, como lo son solidez, conectividad y el número de compartimentos (Dunne *et al.* 2002; Krause *et al.* 2003; Memmott *et al.* 2004) no haya sido distinta entre los bosques secundarios y el bosque maduros podría decirnos que la regeneración de las redes de

interacción planta-herbívoro para el caso de la comunidad de lepidóptero, se lleva a cabo rápidamente en el BTC.

Sin importar el alto recambio de especies de lepidópteros durante la sucesión secundaria, tanto la diversidad (López-Carretero 2010) como los descriptores de la estructura de la red no cambian en los últimos estadios sucesionales, mostrando que aunque los participantes sean distintos a través del tiempo, la manera en la que estos interactúan con sus plantas hospederas es siempre la misma. Esta misma tendencia fue observada por Díaz-Castelazo y colaboradores (2010), quienes compararon la topología dos redes de plantas mimercofilas del mismo sistema de dos años distintos (1999 y 2009) y obtuvieron que las redes a pesar del recambio de especies mantenían el mismo grado de anidamiento y conectividad. Así mismo Olesen y colaboradores (2011) encontraron que las propiedades generales de las redes de polinización planta-lepidóptero (principalmente conectividad y número de enlaces) son estables en el tiempo.

Este resultado podría ser alentador, dado la gran cantidad de bosques secundarios que hay en las regiones tropicales (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005a; FAO 2010). Sin embargo, no se debe olvidar que las fuentes de propágulos son un factor clave. En los bosques húmedos, cuando la tierra ha sido utilizada con baja intensidad y existen fuentes de propágulos, las especies leñosas pueden recuperarse de forma muy rápida (Guariguata y Ostertag 2002), mientras que la riqueza de especies animales puede llegar a ser semejante a la de los bosques maduros entre 20 y 40 años después de ser abandonados (Dunn 2004). En la región de Chamela existe una reserva de la Biosfera de 13, 142 ha de bosque continuo (García Oliva *et al.* 2002) que constituye una fuente de propágulos sin la cual no podrían restablecerse los lepidópteros ni sus interacciones.

El presente trabajo es un ejemplo de cómo el uso de redes ecológicas nos permiten analizar la resiliencia de las interacciones bióticas ante las perturbaciones ambientales. Se obtuvo que las interacciones entre los lepidópteros inmaduros y su planta huésped se regeneran rápidamente durante la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio conforme se restaura el tamaño y conectividad de la red impulsada por la pronta recuperación de la



estructura de del bosque, sin que esto afecte la especificidad de la red ni su susceptibilidad a la extinción.

Los estudios de redes bipartitas no considera la identidad de las especies, por lo que se debe tener en cuenta, que aunque la red de interacción planta-herbívoro se mantenga, no ocurre lo mismo con la composición de las comunidades de lepidópteros, por tanto no se puede asegurar que no estén ocurriendo extinciones locales, únicamente se puede establecer que a pesar de la pérdida de especies, varios de los atributos estructurales de la red planta-herbívoro se recuperan rápidamente. Se recomienda realizar estudios que consideren a todos los gremios de herbívoros además de otros niveles tróficos. Asimismo se exhorta a la realización de trabajos que identifiquen las especies claves del sistema, para poder realizar acciones de manejo y conservación que aseguren la conservación de la biodiversidad del BTC, un ecosistema altamente amenazado.

**Tabla 1. Valores promedio de los descriptores de la estructura de la red planta-lepidóptero inmaduro para cada estadio sucesional del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.**

<i>Descriptor</i>	<i>Pastizal</i>	<i>Temprano</i>	<i>Tardío</i>	<i>Selva</i>	<i>Valores de F</i>	<i>Probabilidad</i>
<i>Orugas</i>	12.25 ± 3.04	29.75 ± 5.9	26.25 ± 2.44	33.58 ± 4.13	-----	-----
<i>Plantas</i>	5.75 ± 0.63	16.17 ± 1.5	15.08 ± 0.956	17.41 ± 0.88	-----	-----
<i>Tamaño de red</i>	18 ± 3.61	45.9 ± 7.16	41.34 ± 3.37	51 ± 4.96	F <sub>3,37</sub> =19.71	<b>8.43 e<sup>-08</sup></b>
<i>Conectividad</i>	0.22 ± 0.02	0.085 ± 0.009	0.09 ± 0.009	0.08 ± 0.004	F <sub>3,36</sub> = 51.47	<b>4.21 e<sup>-13</sup></b>
<i>Anidamiento</i>	0.575 ± 0.0344	0.364 ± 0.08	0.329 ± 0.058	0.33 ± 0.052	-----	-----
<i>Modularidad</i>	0.044 ± 0.09	0.18 ± 0.056	0.31 ± 0.12	0.15 ± 0.032	-----	-----
<i>Número de compartimentos</i>	4.125 ± 0.24	8.166 ± 0.75	8.08 ± 1.32	7.58 ± 0.64	F <sub>3,36</sub> =5.573	<b>1.9 e<sup>-04</sup></b>
<i>Solidez</i>	0.38 ± 0.04	0.49 ± 0.017	0.49 ± 0.013	0.47 ± 0.023	F <sub>3,36</sub> =19.67	<b>1.012e<sup>-07</sup></b>
<i>Especificidad de la red</i>	0.81±0.02	0.74±0.06	0.792±0.05	0.735±0.061	F <sub>3</sub> =0.55	0.648

## **CAPÍTULO II. Plasticidad alimenticia de lepidópteros inmaduros en la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio**

### *Feeding plasticity of immature lepidopterans along secondary succession of TDF*

La colonización de nuevas plantas huéspedes es un proceso capaz de generar nueva variación en el uso de fuentes alimenticias (Janz *et al.* 2006). En el que las tasas de sobrevivencia y reproducción de los herbívoros sobre una nueva especie de planta son moduladas por interacciones bióticas complejas, factores abióticos y respuestas evolutivas de las características de la historia de vida, en adición a la dinámica ecológica de los nuevos ambientes (García-Robledo y Horvitz 2011). Durante este proceso los organismos experimentan retos novedosos que pueden provocar la expresión de características benéficas potenciales a través de la plasticidad (Agrawal 2001).

La plasticidad fenotípica es definida como la habilidad de los organismos para adaptarse a diferentes ambientes (Agrawal 2001). Una habilidad que no solamente se expresa a través de cambios morfológicos (por ejemplo: modificación de las mandíbulas para consumir tejidos distintos), sino también en cambios fisiológicos, como ocurre en la plasticidad alimenticia, en la que los organismos son capaces de producir enzimas que les permiten metabolizar otros alimentos, así como desintoxicarse de nuevos metabolitos secundarios (Whitman y Agrawal 2009).

La capacidad de adaptación o ambientación, hace de la plasticidad alimenticia un factor clave para la colonización exitosa de nuevos hospederos. En el que los insectos pueden estar “preadaptados” a hospederos nuevos por parentesco filogenético (p. ej. pertenecientes al mismo género, Ghalambor *et al.* 2007). Así como presentar variación genética intraespecífica tanto en la calidad como en la habilidad de los individuos para explotar tales huéspedes (Awmack y Leather 2002).

Para algunos animales la expresión de características funcionales distintas les ayuda a mitigar las disyuntivas entre la disponibilidad de recursos y la depredación. Los que les

permite por un lado alimentarse de especies diferentes a la huésped tradicional, cuando los recursos escasean, y por otro alimentarse de plantas menos nutritivas que no son visitadas por algunos de sus enemigos naturales (Murphy 2004; Hawlena *et al.* 2011). Sin embargo, la plasticidad también implica costos considerables (Dewitt *et al.* 1998; Agrawal 2001).

Debido a que el éxito de la plasticidad es dependiente de la predictibilidad del ambiente, adaptaciones generadas por una lenta respuesta a un cambio impredecible podría generar una menor adecuación de los individuos plásticos respecto a aquellos no plásticos (Agrawal 2001). También existen disyuntivas entre el grado o el patrón de plasticidad y otras características que incrementan la adecuación, como el mantenimiento de la maquinaria fisiológica para regular la plasticidad fenotípica o la expresión de efectos negativos por genes plásticos, a través de pleiotropía, desequilibrio de ligamiento o epistasis en características (Dewitt *et al.* 1998).

Los costos genéticos al igual que los ecológicos conllevan a una menor adecuación con respecto a genotipos conespecíficos menos plásticos. A pesar de esto, los beneficios parecen compensar los costos en una amplia variedad de condiciones (ver: Agrawal 1998; Miner 2005, van Hulten *et al.* 2006; Driessen *et al.* 2011), permitiendo que la plasticidad esté notablemente presente en las interacciones bióticas (antagonistas o mutualistas, Agrawal 2001). En las interacciones entre plantas e insectos herbívoros, la diferencia en los componentes nutritivos de las plantas es una fuerza evolutiva importante que ha permitido la diversificación de los insectos (Lyndroth *et al.* 1991). Los herbívoros han respondido adaptativamente a su planta huésped mediante diferentes ajustes, listados por Agrawal (2001): enzimas intestinales (Bolter y Jongsma 1995), estructuras de alimentación (Smith y Palmer 1994; Miner 2005), calidad y tamaño de la progenie (Fox y Savalli 2000) e incluso en las preferencias de comportamiento (Kause *et al.* 1999; Keathley y Potter 2011).

En el caso particular de las mariposas, a pesar de sus dietas especializadas, la amplitud de dieta de las larvas en ocasiones es más grande que el conjunto de plantas en las que el adulto considera adecuadas para ovopositar (Schoonhoven *et al.* 2006). Algunas hembras con ciclo de vida corto, debido a las limitaciones de tiempo para ovopositar (Underwood

1994), algunas veces dejan sus huevos en plantas que no son parte de los huéspedes habituales (Larsson y Ekbohm 1995; Nylin y Janz 1999). Aunque la mayoría de los juveniles no sobreviven en estas condiciones, algunos ocasionalmente son capaces de metabolizar el tejido de la nueva planta huésped, siendo más probable si éstase encuentra relacionada filogenéticamente con sus huéspedes originales (Nylin y Janz 2009).

Un proceso en el cual la plasticidad alimenticia podría observarse en una escala de tiempo ecológico es la sucesión secundaria, debido a los cambios en la riqueza, composición y de la estructura de la vegetación que ocurren durante el proceso (Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Maza-Villalobos *et al.* 2011) y a los cuales los insectos herbívoros deben adaptarse. Para los herbívoros estos cambios representan diferencias en la disponibilidad de recursos lo que podría llevar a la elección de huéspedes subóptimos cuando la planta huésped está ausente o en menor abundancia. Esta modificación de las preferencias alimenticias puede tener efectos en todos los niveles ecológicos, desde el desempeño, sobrevivencia y reproducción de los individuos hasta modificaciones en la funcionalidad del ecosistema (Miner *et al.* 2005) y por consecuencia en la dinámica de regeneración del ecosistema.

En el bosque tropical caducifolio varias especies de plantas pertenecientes al mismo género habitan distintos estadios sucesionales, sin embargo son pocas las especies de lepidópteros presentes en todos los estadios sucesionales (López-Carretero 2010). Bajo el supuesto de que especies emparentadas filogenéticamente pueden ser hospederos potenciales y que los lepidópteros son especialistas principalmente a nivel de género (Barone, 1998; Lepš *et al.* 2001; Novotny *et al.* 2002; Novotny *et al.* 2004; Novotny *et al.* 2010), se esperaría que las especies con dietas estrechas y con distinto óptimo sucesional sean capaces sobrellevar los cambios en abundancia y presencia de sus plantas huéspedes mediante la capacidad de alimentarse de otras especies congénicas.

El presente capítulo compara el desempeño de tres especies de lepidópteros: *Norape tenera*, *Schizura* sp. y *Chlosyne gloriosa* en diferentes hospederos presentes en distintos estadios sucesionales, con el objetivo de conocer si los cambios en la abundancia y presencia de sus plantas hospederas pueden promover respuestas plásticas en estos insectos, específicamente se busca contestar las siguientes preguntas: ¿Los lepidópteros

con dietas restringidas pueden alimentarse de especies distintas a su planta huésped?, ¿Cómo afecta dicho cambio de dieta en su desarrollo y sobrevivencia? Se espera que tales respuestas permitan comenzar a entender los posibles efectos de la perturbación del bosque tropical caducifolio sobre la comunidad de lepidópteros, así como dar un panorama general sobre la especificidad de los lepidópteros en distintos estadios sucesionales.

## **METODOLOGÍA**

### **Experimentos de aceptabilidad**

Se realizaron ensayos de aceptabilidad con tres especies de lepidópteros (*Norape tenera*, Notodontidae sp. 1 y *Chlosyne gloriosa*) con distinto óptimo sucesional (Tabla 1), entendido como aquel estadio donde la especie es más abundante. Los experimentos consistían en ofrecer a 15-20 individuos de cada especie de lepidóptero las diferentes plantas de las que se alimenta a lo largo de la sucesión o en su caso, de plantas potenciales de las que podría alimentarse, esto con la finalidad de observar si existe plasticidad en la dieta de los lepidópteros (Tabla 2).

Las especies se eligieron en base a los registros obtenidos en 4 años de muestreo, eligiéndose aquellas especies que fueran abundantes (> de 15 individuos registrados) en un determinado estadio sucesional y que tuvieran una dieta restringida, es decir se alimentaran de un máximo de 3 especies. En el experimento se asumió que la presencia de un individuo sobre una especie de planta puede ser circunstancial y no necesariamente indica que dicha especie sea parte de su dieta, por lo tanto no se tomaron en cuenta estos registros únicos. A cada especie se le ofreció además de su planta hospedera (control), por lo menos dos especies presentes en ciertos estadios sucesionales tomando como criterio la abundancia de la planta o la cercanía filogenética con la especie hospedera.

En el experimento de *Chlosyne gloriosa* no se encontró registro alguno en *Justicia caudata* y *Ruellia foetida* pero debido a la cercanía filogenética de éstas con la planta huésped, se podría esperar una alta posibilidad de que *Chlosyne gloriosa* pueda alimentarse de estas

especies, pudiendo a la vez mostrar un grado de especificidad a la especie huésped o una influencia de esta en la capacidad de digestión de otras plantas cercanas a su huésped.

### **Análisis estadísticos**

Para analizar el desempeño de las orugas, se evaluaron: la tasa de crecimiento (medida como el peso máximo en función de los días en que lo alcanzó), peso máximo alcanzado, peso del adulto, días en pupar, días en emerger y sobrevivencia, para este último aspecto se realizó un análisis de sobrevivencia utilizando el paquete *Survival* del programa R (R Development Core Team, 2008).

Las diferencias entre los tratamientos (especie de planta utilizada como alimento) se compararon utilizando análisis de varianza y en caso de no cumplirse los supuestos de ese análisis se hicieron pruebas de Kruskal-Wallis, en todos los análisis de peso máximo de la larva y tasa de mortalidad se consideró el peso inicial como covariable, para eliminar el efecto causado por las diferencias intrínsecas en el peso inicial de los individuos evaluados. En el caso particular del experimento 1, el número de adultos que emergieron fue menor que el número de pupas formadas por lo que además se realizó una prueba de tabla de contingencia para comparar la emergencia de adultos entre tratamientos.

### **Experimento 3. 1**

Para el experimento de *C. gloriosa*, además se realizó un experimento de elección, que consistía en dar a escoger a un total de 20 orugas entre *J. candicans* y *P. botriyanthus* ofreciendo simultáneamente 1 cm<sup>2</sup> de tejido foliar de cada especie vegetal por el período de un día. Posteriormente a los mismos individuos se les dio a escoger entre *J. candicans* y *R. foetida*. El área consumida se cuantificó con el método de Aide (1993), que consiste en colocar una cuadrícula transparente sobre la hoja y contar los cuadros que muestran área foliar dañada y los que muestran área foliar intacta, para calcular la proporción de tejido consumido se dividió el área consumida entre el área total ofrecida y las diferencias estadísticas en el consumo fueron definidas por medio de una prueba de t

**Tabla 1. Descripción de las especies de lepidópteros de cada uno de los experimentos realizados.**

Experimento	Especie	Preferencias alimenticias	Estadios sucesionales donde está presente	Optimo sucesional	Tamaño de muestra (individuos)
1	<i>Norape tenera</i> Druce (Megalopigydae)	Subfamilia Mimosideae	Todos	Pastizal	15
2	Notodontidae sp. 1	Género <i>Caesalpinia</i>	Temprano, tardío y selva madura	Intermedio	15
3	<i>Chlosyne gloriosa</i> Bauer (Nymphalidae)	Familia Acanthaceae	Temprano, tardío y selva madura	Selva Madura	20



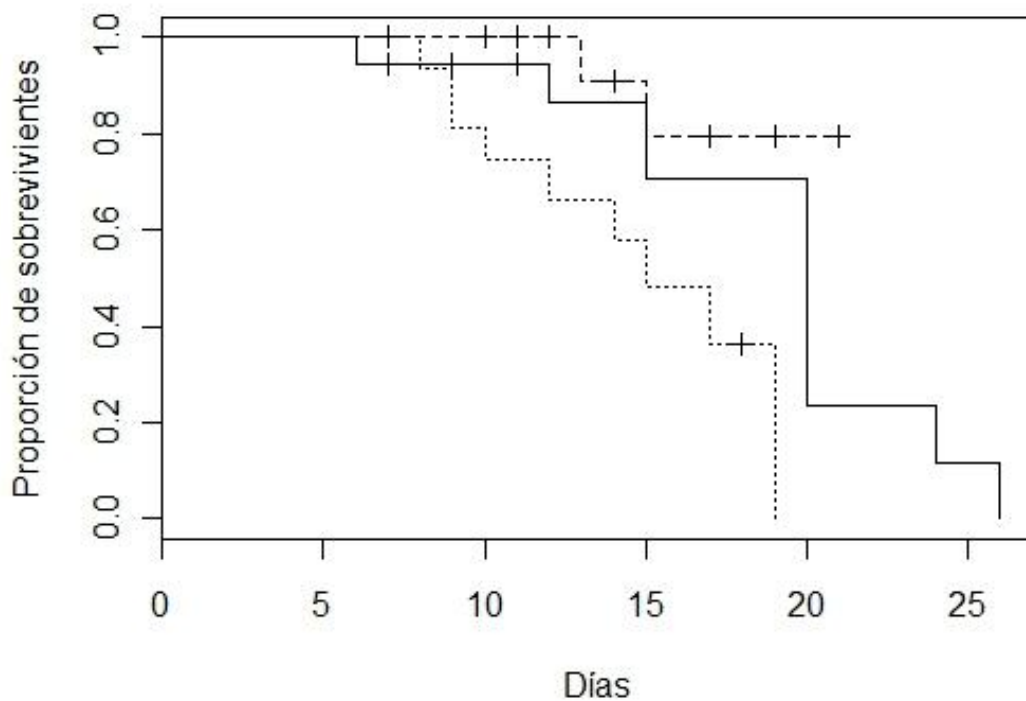
**Tabla. 2. Descripción de las especies vegetales ofrecidas a cada una de las especies de lepidóptero de cada uno de los ensayos de aceptabilidad. El \* indica el tratamiento control.**

Especie	Especie vegetal	Estadios sucesionales donde está presente	Óptimo sucesional
<b><i>Norape tenera</i> Druce (Megalopigydae)</b>	* <i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir. var. <i>leiocarpa</i> (DC.) Barneby (Leguminosae)	Pastizal	Pastizal
	<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl. (Leguminosae)	Temprano, tardío y selva madura.	Selva Madura
	<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth. (Leguminosae):	Temprano, tardío y selva madura.	Intermedio
<b>Notodontidae sp. 1</b>	* <i>Caesalpinia caladenia</i> Standl. (Leguminosae)	Temprano, tardío y selva madura.	Intermedio
	<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth. (Leguminosae)	Temprano, tardío y selva madura.	Selva Madura
	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw. (Leguminosae)	Pastizal y claros de bosques	Pastizal
	<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl. (Leguminosae)	Temprano, tardío y selva madura.	Selva Madura
<b><i>Chlosyne gloriosa</i> Bauer (Nymphalidae)</b>	* <i>Justicia candicans</i> (Nees) L. Benson (Acanthaceae)	Temprano, tardío y selva madura.	Selva Madura
	<i>Phyllanthus botryanthus</i> Muell. Arg. (Euphorbiaceae)	Selva Madura	Selva Madura
	<i>Justicia caudata</i> A. Gray (Acanthaceae)	Lugares perturbados	-----
	<i>Ruellia foetida</i> Willd. (Acanthaceae)	Lugares perturbados y claros de bosque	-----

## RESULTADOS

### Experimento 1 *Norape tenera*

Se observaron diferencias significativas en el tiempo de muerte entre las dietas ofrecidas ( $\chi^2_2=10.34$ ,  $p=0.006$ , Tabla 3 y Fig. 1). Los individuos alimentados con *M. arenosa*, perecieron en menor número que los alimentados con las otras dos dietas. Las tasas de crecimiento no fueron diferentes entre las dietas ( $F_2=2.4$ ,  $p=0.1$ ), así como el peso máximo obtenido ( $F_2=3.04$ ,  $p=0.058$ ), mientras que en el número de días en pupar sí se obtuvieron diferencias significativas ( $\chi^2_2= 20.37$ ,  $p= < 0.0001$ , Tabla 4). Los individuos alimentados con *Mimosa arenosa* tardaron un poco más del doble en pupar que los alimentados con *A. paniculata* y *L. microphyllum*.



**Figura 1. Supervivencia de *Norape tenera* en las diferentes especies de plantas ofrecidas.** Línea sólida corresponde a *L. microphyllum*, línea punteada *A. paniculata* y la línea interrumpida a *M. arenosa* (control;  $p=0.0057$ ). La cruz representa individuos que pasaron al estado de pupa.

**Tabla 3. Análisis de sobrevivencia de *Norape tenera* en las diferentes especies de plantas ofrecidos (N=15) \* p < 0.05.**

	<i>M. arenosa</i> (control)	<i>A. paniculata</i>	<i>L. microphyllum</i>
<b>Sobrevivientes</b>	13	7	8
<b>Muertes</b>	2	9	10
<b>Tiempo en morir (días)</b>	14.0±1.41	12.5± 3.9	17.8±5.9*
<b>Media ± DE</b>			

**Tabla 4. Promedios obtenidos de las variables del desarrollo de *Norape tenera* en las diferentes especies de plantas ofrecidas (N= 15) \* p < 0.05.**

	<i>M. arenosa</i> (control)	<i>A. paniculata</i>	<i>L. microphyllum</i>	<b>Estadístico</b>
<b>Peso máximo</b>	0.246±0.0423	0.186±0.116	0.119±0.031	F <sub>2</sub> =3.04*
<b>Tasa de crecimiento</b>	0.0129±0.0029	0.0123±0.0056	0.0082±0.0014	F <sub>2</sub> =2.4
<b>Días en pupar</b>	12.6±4.4384	5.812±5.0808	5.23±4.466	χ <sup>2</sup> <sub>2</sub> =20.37*
<b>Número de adultos</b>	6	4	1	-----
<b>Días en emerger</b>	41±8	51.8±5.5	54	χ <sup>2</sup> <sub>1</sub> =14.79*
<b>Peso del adulto</b>	0.0225±0.014	0.0219±0.0178	0.0257	χ <sup>2</sup> <sub>1</sub> =14.8*

Sólo una pequeña fracción de las pupas emergió en adultos, siendo muy dramáticas las diferencias entre los tratamientos. De las larvas alimentadas con *L. microphyllum* únicamente un individuo emergió, mientras que para el resto de los tratamientos no se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de las pupas (χ<sup>2</sup><sub>1</sub> = 1.52 p=0.22).

En cuanto a los dos tratamientos se observaron diferencias significativas tanto tiempo de emerger ( $\chi^2_1= 14.79$ ,  $p=1.197 \text{ e}^{-04}$ ) como en el peso del adulto ( $\chi^2_1 = 14.8$   $p= 1.209 \text{ e}^{-04}$ ) en donde los individuos con *M. arenosa* tuvieron un peso mayor y tardaron menos días en emerger (Tabla 4).

### **Experimento 2 Notodontidae sp. 1**

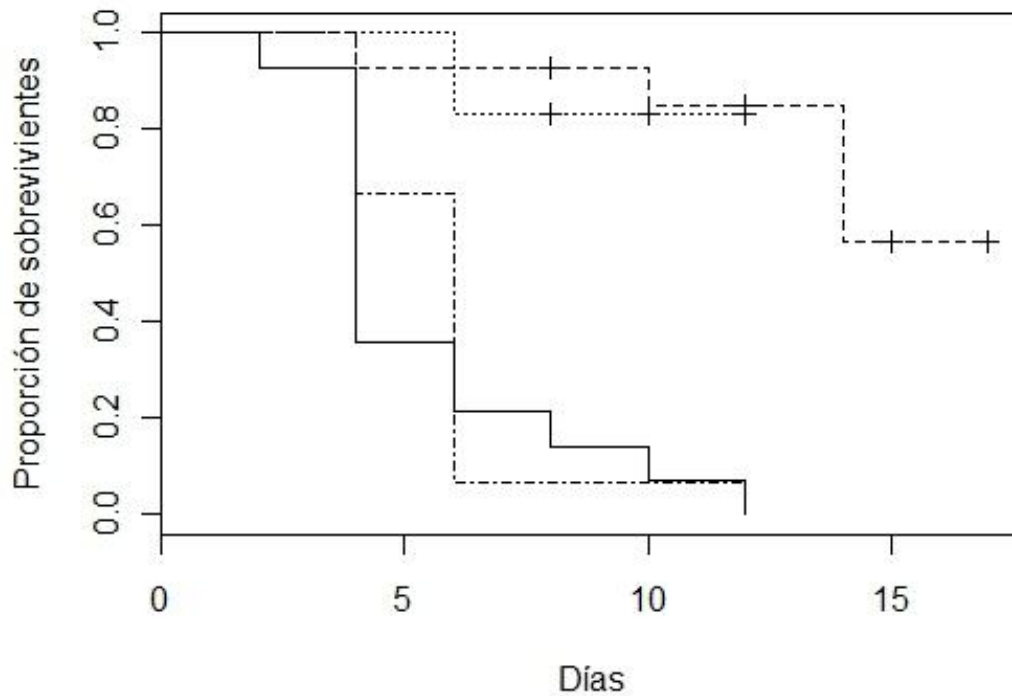
Se observaron diferencias en el tiempo de muerte entre los tratamientos ( $\chi^2_2=11.4$ ,  $p=0.02$ , Tabla 5, Fig. 2), de los individuos alimentados con *C. pulcherrima* y *A. paniculata* sólo sobrevivió un individuo. Para el caso de *C. pulcherrima* se trata de un individuo que se colectó en el último estadio larvario, por lo que dicho efecto no se puede asumir que fuera debido a la dieta, razón por la cual se eliminó del resto de los análisis.

El individuo alimentado con *A. paniculata* era del mismo estadio larvario que el promedio de los alimentados con *C. caladenia* y *C. eriostachys* por lo que se puede asumir, tomando encuentra el tiempo en el que llevó a cabo su desarrollo (37 días) y la observación de tejido consumido, que este individuo fue capaz de alimentarse de dicha planta y completar su desarrollo en la misma, sin embargo, tampoco fue incluida en el resto de los análisis por falta de réplicas.

Los individuos alimentados con *C. eriostachys* vivieron de 3 a 4 días más que el resto de los individuos que murieron con los otros tratamientos (Tabla 5), asimismo el porcentaje de sobrevivencia de *C. eriostachys* (78.6%, 3 muertos) fue menor que el de *C. caladenia* (86%, 2 muertos).

Se encontraron diferencias en el número de días en pupar entre los tratamientos ( $\chi^2_1= 7.07$ ,  $p=0.008$ ). Las orugas alimentadas con *C. eriostachys* ( $\bar{x}=12.2 \pm 1.63$ ) tardaron más en pupar que las alimentadas con *C. caladenia* ( $\bar{x}=9 \pm 1.75$ ) y con el único individuo alimentado con *A. paniculata* (24 días).El número de días en emerger el adulto, el peso del adulto y peso larval máximo ganado no fueron estadísticamente distintos entre tratamientos ( $\chi^2_1=0.025$ ,

P=0.008;  $\chi^2_1=0.342$ , P=0.56;  $\chi^2_1=0.004$ , P= 0.95, respectivamente), mientras que la tasa de crecimiento si fue significativamente más alta con el tratamiento de *C. caladenia* que de *C. eriostachys* (Tabla 6;  $\chi^2_1= 7.7$ , P=0.006).



**Figura 2. Supervivencia de Notodontidae sp. 1 en las diferentes especies de plantas ofrecidas.** Línea punteada corresponde a *C. caladenia* (control), línea interrumpida *C. eriostachys* (control), la línea punto interrumpida a *C. pulquérrima* y la línea sólida a *A. paniculata* (p=0.02). La cruz representa individuos que pasaron al estado de pupa.

**Tabla 5. Análisis de supervivencia de Notodontidae sp. 1. en las diferentes especies de plantas ofrecidas (N = 15) \* p < 0.05.**

	<i>A.paniculata</i>	<i>C.caladenia</i> (control)	<i>C. eriostachys</i> (control)	<i>C.pulcherrima</i>
<b>Sobrevivientes</b>	1	13	11	1
<b>Muertos</b>	14	2	3	15
<b>Tiempo en morir (Promedio de días±DE)</b>	5.4±2.75	6.0±0.0	9.3 ±5.03	5.7 ±1.97*

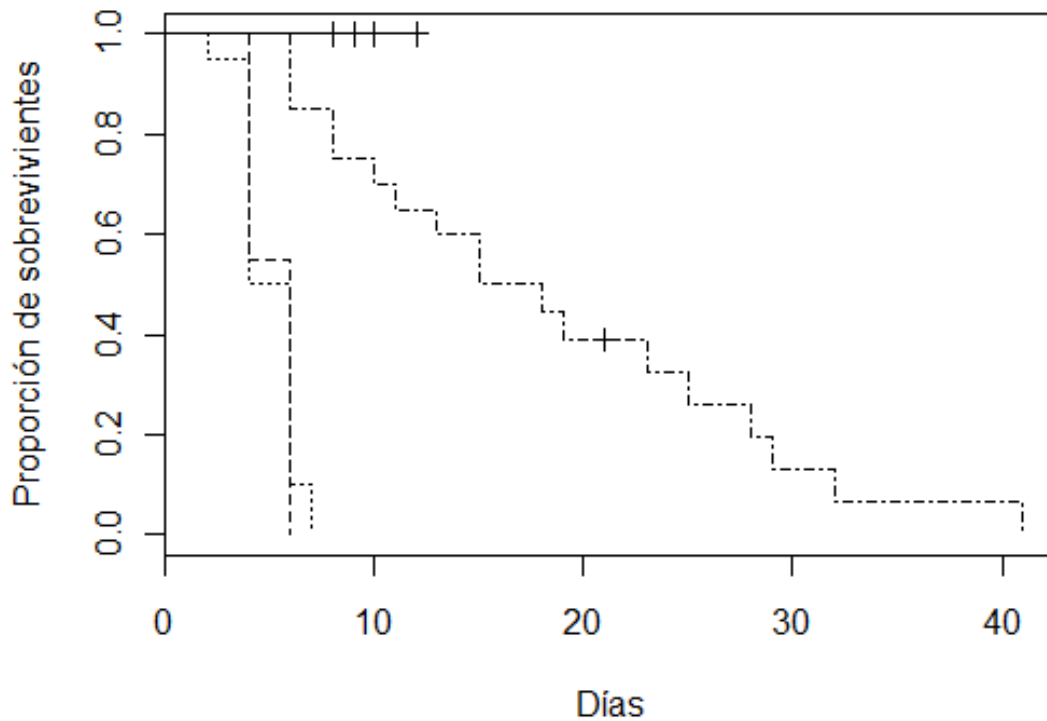
**Tabla 6. Variables del desarrollo de Notodontidae sp. 1. en las diferentes especies de plantas (N = 15) \* p < 0.05**

	<i>A. paniculata</i>	<i>C. caladenia</i> (control)	<i>C. eriostachys</i> (control)	Estadístico
<b>Peso máximo</b>	0.21	0.37±0.67	0.36±0.04	$\chi^2_2= 0.004$
<b>Tasa de crecimiento</b>	0.01	0.05±0.12	0.03 ±0.005	$\chi^2_2=7.7^*$
<b>Días en pupar</b>	24	9±1.76	12.18±1.63	$\chi^2_2= 7.07^*$
<b>Número de adultos</b>	1	12	11	-----
<b>Días en emerger</b>	13	11.8±1.67	11.54±1.35	$\chi^2_2=0.025^*$
<b>Peso del adulto</b>	0.019	0.094±0.036	0.099±0.03	$\chi^2_2=0.342$

### Experimento 3. *Chlosyne gloriosa*

Se observaron diferencias en el tiempo de muerte entre los tratamientos ( $\chi^2_2= 65.61$ ,  $p=5.7 \times 10^{-15}$ , Fig. 3). Todos los individuos alimentados con *Justicia caudata* y *Phyllanthus botriayanthus* murieron en un promedio de 5 días, mientras que de los alimentados con *Ruellia foetida* dos (10%) de ellos lograron completar su desarrollo. El resto murieron en un promedio de 17.4 días (Tabla 7), un tiempo considerablemente mayor a los otros dos tratamientos.

Todos los individuos alimentados con *Justicia candicans* completaron su desarrollo, mientras que de aquellos individuos alimentados con *R. foetida* sólo tres sobrevivieron, por lo que no se realizaron las comparaciones entre peso del adulto, días en pupar y, debido a la falta de réplicas para el tratamiento de *R. foetida*.



**Figura 3. Supervivencia *Chlosyne gloriosa* en las diferentes especies de plantas ofrecidas.** La línea sólida corresponde a *J. candicans*, la línea interrumpida a *P. botriayanthus*, la línea punto interrumpida *R. foetida*, y la línea punteada a *J. caudata* ( $p=5.7 \times 10^{-15}$ ). La cruz representa individuos que pasaron al estado de pupa.

A pesar de no encontrar diferencias significativas entre las tasas de crecimiento ( $\chi^2_1=0.87$ ,  $p=0.36$ ), se pueden apreciar diferencias en el peso máximo ganado ( $\chi^2_3= 66.95$ ,  $p=1.914 \times 10^{-14}$ ) y el resto de las variables, en el que los valores de tanto peso máximo de la larva como del peso del adulto son mayores para la dieta de *J. candicans* (control). Además, los individuos de *R. foetida* tardaron el doble de tiempo en pupar pero un día menos en emerger (Tabla 8).

**Tabla 7. Análisis de sobrevivencia *Chlosyne gloriosa* en las diferentes especies de plantas ofrecidas. (N=20) \* p < 0.05**

	<i>J. candicans</i> (control)	<i>J. caudata</i>	<i>P.</i> <i>botriayanthus</i>	<i>R. foetida</i>
<b>Sobrevivientes</b>	20	0	0	2
<b>Muertes</b>	0	20	20	18
<b>Tiempo en morir (Promedio de días ± DE)</b>	Nulo	5.0±1.33	5.1±1.02	17.39±10.3

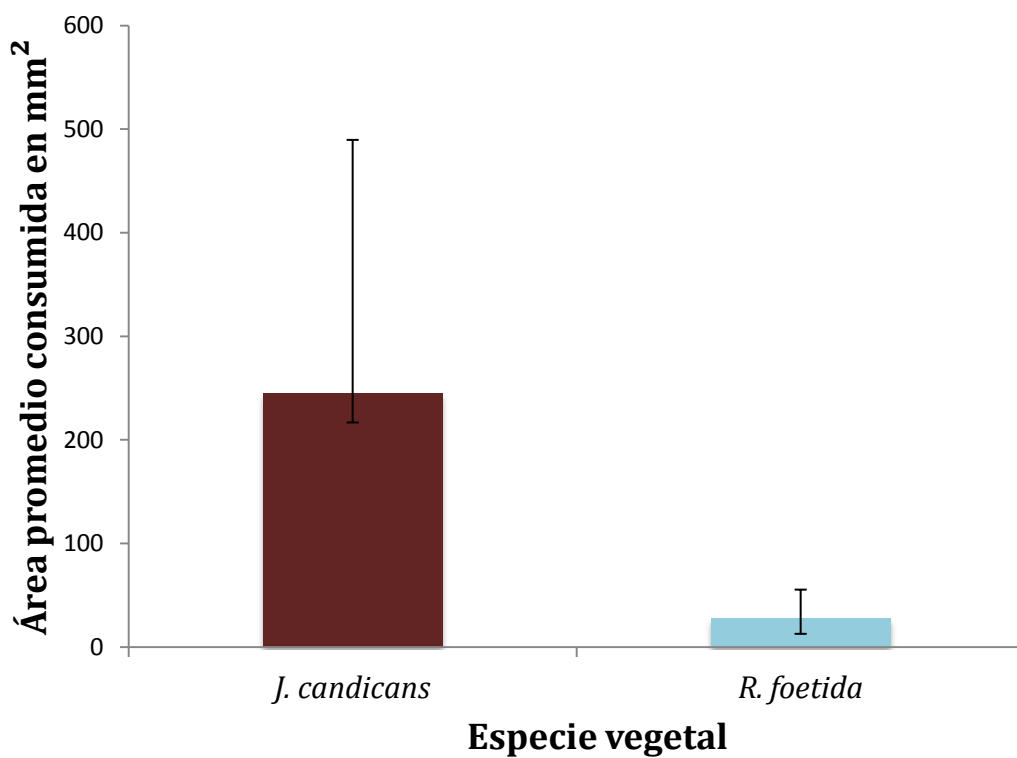
**Tabla 8. Variables del desarrollo de *Chlosyne gloriosa*. (N=20) \* p < 0.05**

	<i>J. candicans</i> (control)	<i>R. foetida</i>	$\chi^2$
<b>Peso máximo</b>	0.170±0.033	0.119±0.031	66.95* gl=3
<b>Tasa de crecimiento</b>	0.02±0.003	0.008±0.001	0.87* gl=1
<b>Días en pupar</b>	9.2±1.015	18±3	
<b>Número de adultos</b>	20	2	
<b>Días en emerger</b>	4.65±0.9	3.5±0.5	
<b>Peso del adulto</b>	0.015±0.004	0.009±0.0003	



### Experimento 3.1

En el experimento de elección con *P. botriayanthus* y *J. candicans*, ninguno de los individuos eligió *P. botriayanthus* mientras que con el tratamiento de *J. candicans* y *R. foetida* solamente el 25% de los individuos eligió esta última con un consumo promedio de  $27.75 \pm 15\text{mm}^2$  comparado con el  $244.85 \pm 28\text{mm}^2$  consumido de *J. candicans* (Fig. 4;  $t_{29}=6.847$ ,  $p=1.608e^{-07}$ ).



**Figura 4.** Área foliar consumida por *Chlosyne gloriosa* en el experimento de elección entre *Justicia candicans* y *Ruellia foetida*. Las barras corresponden al error estándar.

## DISCUSIÓN

En todos los experimentos, las larvas alimentadas con plantas distintas a su huésped aumentaron su tiempo de desarrollo. Tales diferencias están relacionadas con la calidad de la plantas huéspedes. Los contenidos de compuestos con base de carbono (lípidos y carbohidratos), nitrógeno, los metabolitos secundarios y las proporciones de minerales (Lyndroth *et al.* 1991, Janz *et al.* 2001), influyen sobre el desempeño y fecundidad de los insectos herbívoros (Myers *et al.* 2007; Sarfraz *et al.* 2007, Sarfraz *et al.* 2010).

Las diferencias en la calidad del huésped ejercen un impacto tanto a escala individual como poblacional (Awmack y Leather 2002). No sólo al disminuir o aumentar la fecundidad de los insectos, sino también al alterar las relaciones de estos con sus enemigos, un mayor tiempo de desarrollo inducido por la calidad de la planta, puede provocar un aumento en la vulnerabilidad a ataques de enemigos naturales, quienes tienen más tiempo y mayores probabilidades de encontrar a su presa, incrementando las tasas de depredación en la población (Price *et al.* 1980; Benrey y Denno 1997).

Las plantas que permiten un crecimiento larval rápido, además de aumentar la tasa de reproducción (Awmack y Leather 2002), también favorecen bajas tasas de depredación (Benrey y Denno 1997). Por lo que, se esperaría que aún aquellos individuos de *N. tenera* y *C. gloriosa* que lograron completar su desarrollo en nuevos hospederos, además de la disminución observada en el peso del adulto la cual tiene repercusiones en la fecundidad tuvieran una menor sobrevivencia por una mayor tasa de depredación (Myers *et al.* 2007; Sarfraz *et al.* 2007, Sarfraz *et al.* 2010).

Lepš y colaboradores (2001) encontraron que el principal factor que explicaba la variabilidad de herbívoros de las plantas de distintos estadios sucesionales era el parentesco filogenético. Sin embargo, *C. gloriosa* y Notodontidae sp. 1 no pudieron alimentarse de especies congénéricas a su planta hospedera (ambas plantas de lugares perturbados). Se espera que especies cercanas filogenéticamente sean químicamente similares, pero en ocasiones las relaciones taxonómicas no reflejan las relaciones filogenéticas entre especies (Novotny y Basset 2005).

La similitud química puede ser parcialmente independiente a la filogenia de la planta, de manera tal que las similitudes en defensas anti-herbivoría resulten incongruentes con las filogenias moleculares (ver Agrawal y Fishbein 2006). Por este motivo, los insectos herbívoros en ocasiones no incluyen en su dieta a los huéspedes más cercanos filogenéticamente sino aquellos químicamente similares (Ver Becerra 1997). Lo que hace que la filogenia sea un predictor débil de las comunidades de herbívoros, sobre todo si se considera a todos los gremios (Novotny *et al.* 2010).

En el escenario de sucesión secundaria estas discrepancias podrían estar dadas por las diferencias en la cantidad de recursos ambientales en las distintas etapas sucesionales (Coley *et al.* 1985). Los individuos de especies congénicas que crecen en distintos estadios sucesionales (Hakes y Cronin 2012) o especialistas a sustratos con distinta calidad nutricional (Fine *et al.* 2006), debido a las diferencias en los recursos (nutrientes, luz) desarrollan diferentes estrategias anti-herbivoría.

En el experimento de *C. gloriosa*, a pesar de que se tenían registros de esta especie en *P. botriayanthus* ningún individuo sobrevivió. Se ha visto que la especie en la cual las orugas nacen tiene un efecto sobre su capacidad de alimentarse de otras especies (Awmack y Leather 2002), afectando principalmente la asimilación de nitrógeno (Hawlena *et al.* 2011). Sin embargo encontramos individuos que pudieron completar su desarrollo en *R. foetida* siendo individuos de la misma puesta, lo cual nos podría decir que los registros obtenidos previamente fueron incidentales, aunque en las bases de datos encontramos más de 20 individuos. Es probable que las orugas encontradas en la planta estaban en busca de otra planta hospedera como lo hacen otras especies de orugas gregarias como *Hylesia lineata* (Pescador-Rubio, 1993).

En relación a la elección de *N. tenera*, podría considerarse no muy adecuada, ya que es una especie especialista a nivel de subfamilia. Sin embargo a pesar de ser específica a la subfamilia Mimosoideae no tuvo mejor desempeño en ninguna de los nuevos huéspedes ni entre especies de subfamilias diferentes (*Mimosa arenosa* vs. *A. paniculata*). El tiempo más

largo de desarrollo así como la menor mortalidad de esta especie se obtuvo de aquellos individuos alimentados con *M. arenosa*, especie considerada exótica para la región de Chamela (Ortiz 2001). Parece que *N. tenera* al alimentarse de miembros de la subfamilia Mimosoideae, no tiene problema en alimentarse de esta especie e incluso comparada con las otras especies de planta que utilizamos en el experimento.

Con los resultados obtenidos se puede ver que la respuesta del desempeño de los lepidópteros a los cambios de la vegetación durante la sucesión secundaria, varía según la historia natural de la especie. En el que los lepidópteros están estrechamente asociados a su planta hospedera. Larvas de *Norape tenera* son capaces de alimentarse de otras especies cuando su hospedero no está presente permitiéndole sobrevivir en todo el gradiente sucesional.

Las especies ausentes en el pastizal (Notodontidae sp. 1, *Chlosyne gloriosa*) no son capaces de alimentarse de las especies presentes en el pastizal relacionadas filogenéticamente con sus hospedera, mostrando una alta especificidad. Lo anterior supone que en los últimos estadios sucesionales existe un número alto de especies especialistas lo cual podría dar una posible explicación alto recambio de especies de lepidópteros, (López-Carretero 2010), a la ausencia de diferencias significativas en la especialización de la red y a la alta similitud entre los últimos estadios sucesionales (ver capítulo anterior), aunque dado el modesto número de especies estudiadas las implicaciones no pueden ser generalizables.

Si bien, tres especies no pueden representar a toda la comunidad de herbívoros, además de que los experimentos de desempeño con diferentes dietas podrían ser ampliados reutilizando un grupo mayor de plantas, en los que muy probablemente podría observarse que las especies pudieran presentar una dieta más amplia de lo observado. Los resultados de este estudio podrían dar pauta para comenzar a entender el alto recambio de especies de lepidópteros durante la sucesión secundaria el cual podría estar dado por una alta especificidad por parte los lepidópteros inmaduros, la cual impide la presencia de ciertas especies en los diferentes etapas de sucesión.

Se sugiere realizar estudios más amplios que incluyan un mayor número de especies de lepidópteros y más hospederos potenciales así como otras distintas aproximaciones con las que se puedan contestar preguntas más específicas como las siguientes: ¿Cómo cambian las preferencias alimenticias de los lepidópteros generalistas vs. especialistas a lo largo de la sucesión secundaria? ¿Cómo varían las defensas anti-herbivoría de las plantas conforme la sucesión? e incluso ¿Qué teoría de defensas anti-herbivoría explica mejor la estrategia de las plantas durante la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio?

## Conclusiones generales

Los lepidópteros son uno de los pocos grupos de insectos herbívoros que mantienen una relación específica con su planta hospedera (Novotny *et al.* 2010), la cual parece no variar durante el proceso de sucesión secundaria en los bosques lluviosos (Lepš *et al.* 2001). En un trabajo anterior llevado a cabo en el bosque tropical caducifolio en la región de Chamela, se observó que la diversidad alfa de la comunidad de lepidópteros de los últimos estadios sucesionales no es significativamente distinta, a pesar de que la identidad de las especies variaba ampliamente, entre estadios y entre años de estudio (70 % de recambio; López-Carretero 2010).

Este alto recambio de especies no afecta la forma en que las lepidópteros inmaduros interactúan con sus plantas hospederas, según los resultados de esta tesis. Para el caso particular de los últimos estadios sucesionales tanto el número total de especies que interactúan como el número de enlaces que establecen entre ellas rápidamente es restablecido, confiriéndole al sistema cierta tolerancia a las extinciones aleatorias. Así mismo la especificidad a nivel de red no es distinta a lo largo de la cronosecuencia estudiada, incluso la del pastizal, un estadio no natural, no difiere con la del resto de los estadios sucesionales.

Esto sugiere que a pesar de no existir un patrón de interacción definido (anidamiento y modularidad) y del alto recambio de especies de orugas, la red de interacción planta-lepidóptero inmaduro se recuperan rápidamente (aproximadamente en 5 años) cuando existe un fuente de propágulos cercana al sitio como la Reserva de la Biósfera Chamela Cuixmala.

El alto recambio de especies puede ser explicado por la estrecha relación existente entre las especies de orugas y sus hospederos, en la que incluso plantas relacionadas filogenéticamente no representan necesariamente hospederos potenciales para los

lepidópteros. Sin embargo este aspecto debe profundizarse más y sustentarse con más experimentos realizados con un mayor número de especies lepidópteros.

Para fines de manejo específicamente en acciones de restauración, se recomienda tomar como criterio para la elección de especies vegetales para la reintroducción, además de aspectos fisiológicos como la tasa de crecimiento, el número de interacciones que establece con especies del segundo nivel trófico. Esto permitirá incrementar las posibilidades de recuperar la funcionalidad del ecosistema.

## Literatura citada

- Agrawal, A. A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*. 279: 1201-1202.
- Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*. 294: 321.
- Agrawal, A. A. y M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology*. 87: S132-S149.
- Aide, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*. 74: 455-466.
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães Jr., R. D. Loyola y W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117: 1227-1239.
- Avila-Cabadilla, L. D., G. A. Sanchez-Azofeifa, K. E. Stoner, M. Y. Alvarez-Añorve, M. Quesada, C. A. Portillo-Quintero. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE*. 7: e35228. doi:10.1371/journal.pone.0035228
- Awmack, C. S y S. R. Leather. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 817-844.
- Barone, J. A. 1998. Host-Specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *J. Anim. Ecol.* 67: 400-409.
- Barone, J. A. y P. D., Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de la plantas. En Guariguata, M. R. y G. H. Kattan Comp. *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica.
- Barradas, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico. *Theor. Appl. Climatol.* 44: 57-64.
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science*. 325: 416-419.
- Bascompte, J. 2010. Structure and Dynamics of ecological networks. *Science*. 329: 765-766.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567-593.
- Bascompte, J., P. Jordano y J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*. 312: 431-433.
- Bascompte, J., P. Jordano, C.J. Melián y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS*. 100: 9383-9387.



- Basset, Y., G. A. Samuelson, y S. E. Miller. 1996. Similarities and contrasts in the local insect faunas associated with ten forest tree species of New Guinea. *Pacific Science*. 50:157-183
- Bastolla, U., M. A. Fortuna, A. Pascual-García, A. Ferrera, B. Luque y J. Bascompte. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*. 458: 1018-1021.
- Becerra, J. X. 2007. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*. 276: 253-256
- Benrey, B. Y R. F. Denno.1997.The slow-growth-high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. *Ecology*. 78: 987-999.
- Blüthgen, N., F. Menzel y N. Blüthgen.2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*. 6, 9.
- Bolter, C. J. y M. A. Jongsma. 1995. Colorado Potato Beetles (*Leptinotarsa decemlineata*) adapt to proteinase inhibitors induced in potato leaves by methyl jasmonate. *J. Insect. Physiol.* 41:1071-1078.
- Burgos, E., H. Ceva, R. P. J. Perazzo, M. Devoto, D. Medan, M. Zimmermann y A. M. Delbue. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *J. Theor. Biol.* 249, 307-313
- Chacón, I y J. Montero. 2007. Mariposas de Costa Rica. INBIO. Costa Rica.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. E. Schondube, L. D. Avila Cabadilla y M. Flores-Hidalgo. 2011. Seasonally Dry Tropical Forest Biodiversity and Conservation Value in Agricultural Landscapes of Mesoamerica. En: Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest Ecology and Conservation*. Island Press. Washinton, DC.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, F. S, Chapin III. 1985. Resource Availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230 4728: 895-899.
- Crawley, M. J. 2002 *Statistical computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley. Chichester West Sussex, Inglaterra pp. 669-708
- Dent, H. D. y S. J. Wright.2009. The future of tropical species in secondary forests, a quantitative review. *Biol. Conserv.* 142, 2833-2843.
- DeWitt, T. J., A. Sih, D. Sloan Wilson.1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *TREE*.13:77-81.
- Díaz-Castelazo, C., P. R. Guimarães, JR., P. Jordano, J. N. Thompson, R. J. Marquis y V. Rico-Gray. 2010. Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology*. 91: 793-801.
- Dirzo, R. y Boege, K. 2008. Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forests. En C. Walter and S. Schnitzer (Eds.) *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Science.

- Dormann, C. F., B. Gruber y J. Fründ. 2008. Introducing the bipartite package, analyzing ecological networks. *R News*. 8/ 2
- Dormann, C. F., J. Fründ, N. Blüthgen y B. Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The open Ecology Journal*. 2: 7-24.
- Driessen, G., F. Huyer y J. Ellers. 2011. The costs of phenotypic adaptation to repeatedly fluctuating temperatures in a soil arthropod. *J. Therm. Biol.* 36: 515-520.
- Dunn, R. R. 2004. Recovery of Tropical Faunal communities. *Cons. Biol.* 18, 302, 309.
- Dunne, J. A., R. J. Williams y N. D. Martinez. 2002. Food-web structure and network theory, the role of connectance and size. *PNAS*. 99, 12917-12922.
- Durán, E., J. A. Meave, E. J. Lott y G. Segura. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 79: 43-60.
- Dyer, L. A., M. S. Singer, J. T. Lill, J. O. Stireman, G. L. Gentry, R. J. Marquis, R. E. Ricklefs, H. F. Greeney, D. L. Wagner, H. C. Morais, I. R. Diniz, T. A. Kursar y P. D. Coley. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*. 448: 695- 700.
- Erwin, T. L. 1991. How many species are there? Revisited Comment. *Conservation Biology*. 5: 330-333.
- Fine, P. V. A., Z. J. Miller, I. Mesones, S. Irazuzta, H. M. Appel, M. H. H. Stevens, I. Sääksjärvi, J. C. Schultz y P. D. Coley. 2006. The Growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*. 87: S150-S162.
- Fonseca, C. R. 2009. The silent mass extinction of insect herbivores in biodiversity hotspots. *Cons. Biol.* 23: 1507-1515.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2010. Global forest resources assessment available at [<http://foris.fao.org/static/data/fra2010/KeyFindings-es.pdf>] Last accessed: 21 February 2012.
- Fortuna, M. y J. Bascompte. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology letters*. 9: 278-283.
- Fox, C. W. Y U. M. Savalli. 2000. Maternal effects mediate host expansion in a seed-feeding beetle. *Ecology*. 81: 3-7.
- García-Oliva, F. A. Camous, J.M., Mass. 2002. El clima de la región central de la costa del pacífico mexicano. En: Noguera-Alderte, A.N., J.H., Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada eds. *Historia natural de Chamela*. Instituto de biología, UNAM, p3-10.
- García-Robledo, C. y C. C. Horvitz. 2011. Experimental demography and the vital rates of generalist and specialist insect herbivores on native on novel host plants. *J. Anim. Ecol.* 80: 976-989.

- Ghalambor, C. K., J.K. McKay, S.P. Carroll y D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Fun. Ecol.* 21: 394-407.
- Gibson, W. D., C. Hambler y V. K. Brown. 1992. Changes in Spider Araneae assemblages in relation to succession in grazing management. *J. Appl. Ecol.* 29: 132-142.
- Godfray, H. C. J., O.T. Lewis y J. Memmott. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 364: 1811-1824
- Godínez, M. del C. 2011. Plantas útiles y potencialmente útiles del bosque tropical seco presentes en Chamela, Jalisco, México. Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de México. P. 89.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2002. Sucesión secundaria. En Guariguata, M. R. y G. H. Kattan. (Comp.) *Ecología y conservación de los bosques neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica.
- Guimarães, P. R., P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *EMS.* 21, 1512-1513.
- Guimera, R., y Amaral, L.A.N. 2005. Cartography of complex networks, modules and universal roles, *J. Stat. Mech.-Theory Exp.*, art. no. P02001.
- Hakes. A. S. y J. T. Cronin. 2012. Successional changes in plant resistance and tolerance to herbivory. *Ecology.* 93: 1059-1070.
- Hamilton, A. J., Y. Basset, K. K. Benke, P. S. Grimbacher, S. E. Miller, V. Novotny, G. A. Samuelson, N. E. Stork, G. D. Weiblen, J. D. L. Yen .2010. Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. *Am. Nat.* 176: 90-95.
- Hanson, P. E. 2011. Insect diversity in seasonally dry tropical forests. Pp. 71-84. En: Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.) *Seasonally Dry Tropical forests*. Ecology and Conservation. Island Press, Washington, D.C., EE.UU.
- Hawlena, D., K. M. Hughes y O. J. Schmitz. 2011. Trophic trait plasticity in response to changes in resource availability and predation risk. *Fun. Ecol.* 25: 1223-1231.
- Hilt N, y K. Fiedler. 2005. Diversity and composition of Arctiidae moth ensembles along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Diversity Distrib.* 11: 387-398.
- Hilt, N., G. Braham y K. Fiedler. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *J. Trop. Ecol.* 22: 155-166.
- Hoekstra, J. M., T. H. Ricketts y C. Roberts. 2005. Confronting a biome crisis, global disparities of habitat loss and protection. *Ecol. Lett.* 8: 23-29.
- Hunter, M. D. y P. W. Price. 1992. Playing chute and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology.* 73 3: 724-732.

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

Janz, N., S. Nylin y N. Wahlberg. 2006. Diversity begets diversity: host expansions and the diversification of plant-feeding insects. *Evol. Biol.* 6:4.

Johnson, J. B., R. H. Hagen y E. A. Martin. 2010. Effect of succession and habitat area on wandering spider Araneae abundance in an experimental landscape. *J. Kans. Entomol. Soc.* 83: 141-153.

Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En Medel, R., M. A. Aizen y R. Zamora Eds. *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria.

Kause, A., E. Haukioja y S. Hanhimäki. 1999. Phenotypic plasticity in foraging behavior of sawfly larvae. *Ecology*. 80: 1230-1241.

Keathley, C. P. y D. A. Potter. 2011. Behavioral plasticity of a grass-feeding caterpillar in response to spiny- or smooth-edged leaf blades. *Arthropod-Plant Interaction*. 5:339-349.

Kitchin, R.L., A.G. Orr, L. Thalib, H. Mitchell, M.S Hopkings y A. W. Graham. 2000. Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. *J. App. Ecol.* 37, 284-297.

Krause, A. E., K. A. Frank, D. M. Mason, R. E. Ulanowicz y W. W. Taylor. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature*. 426, 282- 285.

Larsson, S. y B. Ekbom. 1995. Oviposition mistakes in herbivorous insects: confusion or step towards a new host plant. *Oikos*. 72: 155-160.

Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poorter, E. A. Pérez-García, F. Bongers. (2008). Pathways, mechanism and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant. Ecol.* 12, 267-275.

Lebrija-Trejos, E. A. Pérez-García, E., J. A. Meave, F. Bongers & L. Poorter. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*. 91, 386-398.

Leirana-Alcocer, J. L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba y L. Guerrero-González. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica*. 27:53-70.

Lepš J., V. Novotny y Y. Basset. 2001. Habitat and sucesional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. *J. Ecol.* 89: 186-199.

Lewinsohn, T. M. y T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecol. Lett.* 11, 1-19

- Lewinsohn, T. M., P. Jordano y J. Bascompte. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*. 11:3-1.
- Lewinsohn, T. M., V. Novotny y Y. Basset. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annu. Rev. Evo. Syst.* 36: 597-670.
- López-Carretero, A. 2010. Composición y diversidad de lepidópteros en la cronosecuencia sucesional del bosque tropical caducifolio: consecuencias sobre la herbivoría de *Casearia nitida*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. pp. 86
- Lott, E.J., Bullock, S.H. y Solís-Magallanes, J.A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*. 19, 228-235.
- Lyndroth, R. L., M. A. Barman y Anne V. Weisbrod. 1991. Nutrient deficiencies and the gypsy moth, *Lymantria dispar*: effects on larval performance and detoxication enzyme activities. *J. Insect Physiol.* 37: 45-52
- Manrique-Ascencio, C. 2009. Composición y abundancia de la comunidad de coleópteros asociada a la vegetación en un gradiente sucesional del bosque tropical caducifolio, en la región Chamela-Cuixmala, municipio de la Huerta, Jalisco. Tesis de Licenciatura. U.M.S.N.H. México. pp. 64.
- Martínez-Garza, C. y Howe, H. F. 2003. Restoring tropical diversity, beating the time tax on species loss. *J. App. Ecol.* 40, 423-429.
- Maza-Villalobos, S., P. Balvanera y M. Martinez-Ramos. 2011. Early regeneration tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequences and dynamic approaches. *Biotropica*. 1-10.
- Memmott, J., N. M. Waser y M. V. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271: 2605-2611.
- Memmott, J. 2009. Food webs, a ladder for picking strawberries or a practical tool for practical problems? *Phil. Trans. R. Soc. B.* 364: 1693-1699.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33: 491-505.
- Miner, B. G. 2005. Evolution of feeding structure plasticity in marine invertebrate larvae: a possible trade-off between arm length and stomach size. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 315: 117-125.
- Miner, B. G., S. E. Sultan, S. G. Morgan, D. K. Padilla y R. A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 20: 685-692.
- Murphy. S. M. 2004. Enemy space maintains swallowtail butterfly host shift. *PNAS*. 52. 18048-18052.

Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.

Myers, C. T., L. A. Hull y G. Krawczyk. 2007. Effects of orchard host plants apple and peach on development of oriental fruit moth Lepidoptera: Tortricidae. *J. Econ. Entomol.* 100: 421-430.

Morris, R. J., O. T. Lewis y H. C. J. Godfray. 2004. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature.* 428: 310-313.

Newman, M. E. J. y M. Girvan. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Phys. Rev.* 69, 026113.

Novotny V., Y. Basset, S. E. Miller, P. Drozd y L. Cizek. 2002a. Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of animal ecology.* 71: 400-412.

Novotny, V., Y. Basset, S. E. Miller, G. D. Weiblen, B. Bremer, L. Cizek y P. Drozd. 2002b. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature.* 416: 841-844.

Novotny V., Y. Basset, S.E. Miller, R. L. Kitching, M. Laidlaw, P. Drozd y L. Cizek. 2004. Local species richness of leaf-chewing insects feeding on woody plants one hectare of a lowland rainforest. *Cons. Biol.* 18, 227-237.

Novotny, V. y Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proc. R. Soc. B.* 272: 1083-1090.

Novotny, V., P. Drozd, S. E. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset y G. D. Weiblen. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science.* 313: 1115-1118.

Novotny, V., S. E. Miller, L. Baje, S. Balagawi, Y. Basset, L. Cizek, K. J. Craft, F. Dem, R. A. I. Drew, J. Hulcr, J. Leps, O. T. Lewis, R. Pokon, A. J. A. Stewart. G. A. Samuelson y G. D. Weiblen. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *J. Anim. Ecol.* 79: 1193-1203.

Nylin S. Y N. Janz. 2009. Butterfly host plant range: an example of plasticity as a promoter of speciation? *Evol. Ecol.* 23: 137-146.

Nylin. S y N. Janz. 1999. The ecology and evolution of host plant range: butterflies as a model Group. En Olff, H., V.K. Brown y R.H. Drent (Eds.). *Herbivores: Between plants and predators.* Blackwell science. Oxford.

Olesen, JM, Stefanescu C, Traveset A .2011. Strong, Long-Term Temporal Dynamics of an Ecological Network. *PLoS ONE* 6(11): e26455. doi:10.1371/journal.pone.0026455.

Ortiz, T., 2001. Estructura arbórea en sitios perturbados y caracterizados por la presencia de *Mimosa arenosa* Willd. Poir. var *leiocarpa* D.C. Barneby, en el bosque tropical seco de la cosa de Jalisco, México. Tesis de licenciatura, UNAM, México, p. 47.

Paine, R. T. 1980. Food Webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 666-685.

Pescador-Rubio, A.R. 1993. Effects of a multispecies sequential diet on the growth and survival of a polyphagous Caterpillar: *Hylesia lineata* Saturniidae: Hemileucinae. *Entomología experimentalis et applicata*. 67:15-24.

Pescador-Rubio, A., A. Rodríguez-Palafox y F. A. Noguera. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En (Eds.) Noguera-Alderte, A.N., J.H., Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada eds. *Historia natural de Chamela*. Instituto de biología, UNAM, p3-10.

Price, W. P., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson y A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants of interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.

Primm, S. L., J. H. Lawton y J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*. 350: 669-674.

Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C., Calvo-Alvarado, J. M. Nassar y J. P. Rodríguez. 2005a. Need for Integrated research for a sustainable of tropical dry forests. *Consv. Biol.* 192.

Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska. L. Fajardo J. A. Gamon y P. Cuevas-Reyes. 2005b. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*. 374: 477-485.

Sánchez-Azofeifa, G.A., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo y G. Sánchez-Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 258: 907-912.

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 El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana nueva serie*. 78: 103-118.

Sarfraz, R. M., L. M. Dossall, B. A. Keddie. 2010. Performance of the specialist herbivore *Plutella xylostella* Lepidoptera: Plutellidae on Brassicaceae and non-Brassicaceae species. *Can. Entomol.* 142: 24-35.

Sarfraz, R.M., L.M. Dossall y B.A. Keddie. 2007. Resistance of some cultivated brassicaceae to infestations by *Plutella xylostella* Lepidoptera: Plutellidae. *J. Econ. Entomol.* 100: 215-224.

Schleuning, M., N. Blüthgen, M. Flörchinger, J. Braun, H. M. Schaefer y K. Böhning-Gaese. 2011. Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. *Ecology*. 92: 26-36.

Shoornhoven, L. M., J. J. A. Van Loon y M. Dicke. 2006. *Insect-plant biology*. Oxford University Press.

Smith, L. D. y A. R. Palmer. 1994. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. *Science*. 264:710-712.

Solé, R. V. y J. M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological Networks. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 268, 2039-2045.

Stouffer, D. B. y J. Bascompte. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *PNAS*. 18, 3648-3652.

Thébault E. y C. Fontaine. 2008. Fontaine. Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos*. 117: 555-563.

Thébault, E. y C. Fontaine. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*. 329, 853-856.

Thébault, E., V. Huber y M. Loreau. 2007. Cascading extinctions and ecosystem functioning, contrasting effects of Diversity depending on food web structure. *Oikos*. 116, 163-173.

Thompson, J. N. 2004. El proceso coevolutivo. Fondo de cultura económica. México D.F.

Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Cons.* 94: 133-142.

Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic Diversity of Mexican seasonally dry tropical forest. *Biodiversity Conserv.* 11:2063-2084.

Tylianakis, J. M., T. Tscharntke y O. T. Lewis. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature letters*. 445: 05429.

Underwood, D. L. A. 1994. Intraespecific variability in host plant quality and ovopositional preferences in *Eucheria socialis* Lepidoptera, Pieridae. *Ecol. Ento.* 19: 245-256.

van Hulten, M., M. Pelsler, L. C. van Loon, C. M. J. Pieterse y J. Ton. 2006. Costs and benefits of priming for defense in *Arabidopsis*. *PNAS*. 103: 5602-5607.

Vazquez, D. P., C. J. Melían, N. M. Williams, N. Blüthgen, B. R. Krasnov, y R. Poulin. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*. 116: 1120-1127.

Wagner, D. L. 2005. Caterpillars of Eastern North America: a guide to identification and natural history. Princeton University Press. Inglaterra

Whitman, D. W. and A. A. Agrawal. What is Phenotypic Plasticity and why is it Important? pp. 1-63 En: D. W. Whitman and T. N. Ananthakrishna (Eds.), Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences. *Science Publishers, Inc, Enfield, NH*



APENDICE I *Listado de las interacciones de las especies vegetales de la región de Chamela, Jalisco, México.*

	Pastizal	Temprano	Tardío	Selva
Acanthaceae				
Acanthaceae sp.1	*	4	*	*
Acanthaceae sp.3	*	*	*	1
<i>Justicia candicans</i> (Nees) L. Benson	*	0	5	14
<i>Ruellia foetida</i> Willd.	*	*	1	0
Achatocarpaceae				
<i>Achatocarpus gracilis</i> H. Walt	*	1	*	7
Amaranthaceae				
<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl.	*	*	*	1
Anacardiaceae				
<i>Spondias purpurea</i> L.	*	6	15	*
Apocynaceae				
<i>Rauvolfia tetraphylla</i> L.	2	23	*	*
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose ex Donn. Sm.) Woods.	*	2	15	*
<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	*	0	*	*
Asteraceae				
<i>Liabum caducifolium</i> B. L. Rob. & Bartlett	*	*	1	*
<i>Otopappus tequilanus</i> (S. Wats) B. L. Rob.	*	*	*	1
Bignoniaceae				
<i>Adenocalymma inundatum</i> Mart. ex DC.	*	2	0	*
<i>Clytostoma binatum</i> (Thunb.) Sandw	*	1	*	2
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) Nicholson	*	*	2	*
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart.) Standl	*	1	*	*
Bombacaceae				
<i>Ceiba grandiflora</i> Rose	*	*	*	5
Boraginaceae				
<i>Bourreria purpusii</i> T.S. Brandg	*	8	3	2
<i>Cordia aff. gerascanthus</i> L.	*	*	5	0
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	*	5	3	1
<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	*	*	5	*
<i>Cordia</i> sp. 1	*	*	*	0
<i>Tournefortia</i> sp.	*	*	0	*
Burseraceae				
<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	*	*	*	0
<i>Bursera</i> sp. 1	*	3	*	0
<i>Bursera</i> sp. 2	*	0	*	3
Capparaceae				
<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L	1	*	*	*
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	*	*	*	2

<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	*	1	*	6
<i>Crateva tapia</i> L.	*	*	8	*
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	*	1	*	4
<i>Forchhammeria sessiliflora</i> Standl.	*	*	0	0
Caricaceae				
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	*	*	*	2
Celastraceae				
<i>Hpp. Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A.C. Sm.	*	2	*	*
<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth) A.C. Sm.	*	*	4	*
Cochlospermaceae				
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	*	1	*	*
Convolvulaceae				
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose	*	2	*	*
Ebenaceae				
<i>Diospyros aequoris</i> Standl.	1	6	*	*
Erythroxylaceae				
<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq.	*	*	*	3
<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	*	*	*	1
Euphorbiaceae				
<i>Acalypha</i> sp. 1	*	*	*	1
<i>Acalypha</i> sp. 2	*	*	*	5
<i>Cnidocolus spinosus</i> Lundell	*	*	3	*
<i>Croton alamosanus</i> Rose	*	*	*	2
<i>Croton niveus</i> Jacq.	*	*	*	4
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell	*	5	2	12
<i>Croton roxanae</i> Crozat	*	*	15	28
<i>Croton septemnerivus</i> McVaugh	*	0	*	*
<i>Croton suberosus</i> H. B. K.	*	6	*	0
<i>Jatropha platyphylla</i> Muell. Arg.	*	*	2	*
<i>Phyllanthus botryanthus</i> Muell. Arg.	*	*	*	11
<i>Phyllanthus mocinianus</i> Baill	*	*	*	15
Flacourtiaceae				
<i>Casearia aculeata</i> Jacq.	*	3	*	*
<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.	*	28	24	5
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	*	4	*	*
<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Wright	*	1	2	7
<i>Prockia crucis</i> P. Brown ex L.	*	*	*	5
<i>Samyda mexicana</i> Rose	*	3	1	0
Hernandiaceae				
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i> Domin	4	9	4	3
Leguminosae				
<i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Ktze.	0	*	5	*
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	3	4	*	*

<i>Acacia macracantha</i> Humb. & Bonpl.	4	8	3	*
<i>Aeschynomene amorphoides</i> (S. Wats) Rose ex B. L. Rob.	*	4	*	0
<i>aff. Calliandra emarginata</i> (Willd.) Benth.	0	*	*	7
<i>aff. Lonchocarpus</i> sp. L	10	*	*	0
<i>Albizia occidentalis</i> Brandg.	*	*	2	*
<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standl.	*	*	3	*
<i>Apoplanesia paniculata</i> Presl.	*	8	10	65
<i>Bauhinia pauletia</i> Pers	*	5	*	*
<i>Caesalpinia caladenia</i> Standl.	*	19	27	7
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	1	2	0	*
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	1	6	4	8
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Wats	1	*	0	3
<i>Calliandra emarginata</i> (Willd.) Benth	*	0	*	*
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	*	*	*	1
<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin	*	*	1	13
<i>Dalbergia congestiflora</i> Pitt	*	9	4	*
<i>Diphysa occidentalis</i> Rose.	5	9	*	*
<i>Leguminosae</i> sp. 8	*	3	*	*
<i>Leguminosae</i> sp. 9	*	2	5	*
<i>Leucaena lanceolata</i> S. Wats	1	34	8	*
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i> Micheli	5	4	1	0
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth	*	*	1	*
<i>Lonchocarpus</i> sp. 2	*	7	*	*
<i>Lonchocarpus</i> sp. 4	1	16	*	*
<i>Lonchocarpus</i> sp. A	1	7	*	32
<i>Lonchocarpus</i> sp. F	*	*	*	15
<i>Lonchocarpus</i> sp. K	7	*	*	*
<i>Lonchocarpus</i> sp. L	0	9	*	3
<i>Lonchocarpus</i> sp. Q	0	*	*	*
<i>Lonchocarpus</i> sp. R	2	*	*	*
<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth	*	5	2	7
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir. var. <i>leiocarpa</i> (DC.) Barneby	32	*	*	*
<i>Mimosa pigra</i> L.	12	*	*	*
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	*	*	2	*
<i>Piptadenia constricta</i> (Pers.) J. F. Macbr.	0	27	5	14
<i>Piscidia carthagenensis</i> Jacq.	*	0	3	0
<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	*	*	5	*
<i>Pterocarpus orbiculatus</i> DC. in DC.	*	7	2	9
<i>Senna mollissima</i> (Willd.) I. & B.	*	3	2	*
<i>Senna pallida</i> (Vahl) I. & B.	0	4	4	2
<i>Zapoteca formosa</i> (Willd.) H. Hern.	1	*	*	3
Malpigiaceae				
<i>Bunchosia palmeri</i> S. Watson	*	6	4	4

<i>Hiraea reclinata</i> Jacq.	*	*	*	1
<i>Malpighia emilae</i> W. R. Anderson	1	4	0	5
Malvaceae				
<i>Malvaceae</i> sp.1	*	*	1	*
Meliaceae				
<i>Trichilia trifolia</i> L.	*	3	12	1
Myrtaceae				
<i>Psidium sartorianum</i> (Berg) Ndzu	*	*	*	1
Nyctaginaceae				
<i>Guapira macrocarpa</i> Miranda	*	6	14	12
<i>Nyctaginaceae</i> sp.1	*	*	*	0
Polygonaceae				
<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	3	0	4	0
<i>Coccoloba venosa</i> L.	*	2	*	*
<i>Podopterus mexicanus</i> Humb. & Bonpl.	*	1	*	*
<i>Ruprechtia fusca</i> Fern	*	1	*	6
Rhamnaceae				
<i>Colubrina triflora</i> Brongn	*	5	12	*
<i>Karwinskia latifolia</i> Standl.	*	*	1	*
Rubiaceae				
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	*	*	1	1
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	*	9	2	*
<i>Machaonia acuminata</i> Humb. & Bonpl.	*	8	*	1
<i>Randia aculeata</i> L.	*	2	*	*
<i>Randia</i> sp. 1	*	*	*	1
<i>Randia thurberi</i> S. Wats	*	*	*	0
<i>Rubiaceae</i> sp. 3	*	*	*	1
Rutaceae				
<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill	1	*	*	4
<i>Esenbeckia nesiotica</i> Standl	*	1	*	*
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	*	*	2	0
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	*	4	3	*
<i>Zanthoxylum</i> sp. 1	*	5	3	*
<i>Zanthoxylum</i> sp. 2	*	1	*	*
<i>Zanthoxylum</i> sp. 3	*	*	*	0
Sapindaceae				
<i>Serjania brachycarpa</i> A. Gray	*	*	*	0
<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk	*	*	7	22
<i>Thouinidium decandrum</i> (Humb. & Bonpl.) Radlk	*	5	*	*
Sterculiaceae				
<i>Ayenia micrantha</i> Standl.	*	*	10	12
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam	*	*	3	0
Theophrastaceae				

<i>Jacquinia pungens</i> A. Gray	1	7	6	1
Tiliaceae				
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	*	*	18	17
Ulmaceae				
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	*	*	*	0
Verbenaceae				
<i>Lippia mcvaughii</i> Moldenke	*	*	*	1

APENDICE II *Listado del número de interacciones de las especies de lepidópteros de la región de Chamela, Jalisco.*

	Pastizal	Temprano	Tardío	Selva
<b>Arctiidae</b>				
<i>Hypercompe</i> sp.	1	0	0	4
<i>Lophocampa debilis</i> (Schaus)	4	4	5	4
<i>Eudesmia menea</i> (Drury)	0	0	3	0
Arctiidae sp. 1	1	5	3	0
Arctiidae sp. 2	0	2	0	1
Arctiidae sp. 4	0	0	0	1
Arctiidae sp. 5	0	2	2	0
Arctiidae sp. 6	0	0	0	1
Arctiidae sp. 7	0	0	1	0
Arctiidae sp. 8	0	0	1	0
<b>Bombycidae</b>				
<i>Apatelodes palma</i> Druce	0	0	0	2
<i>Apatelodes pudefacta</i> Dyar	0	7	4	3
Bombycidae sp. 1	0	2	1	0
<b>Crambidae</b>				
<i>Cosmopterosis jasonhalli</i> Solis	0	0	0	2
<i>Dichocrocis sabatialis</i>	1	0	0	2
<i>Phostria citrinalis</i> (Druce)	0	1	0	0
<i>Phostria temira</i> (Stoll in Cramer & Stoll)	0	4	2	1
<i>Pilocrocis calamistis</i> Hampson	0	0	1	4
<i>Psara prumnides</i> (Druce)	1	1	1	2
<i>Syllepsis hortalis</i> (Walker)	1	0	2	5
<i>Symphysa lepidaria</i> (Stoll in Cramer & Stoll)	0	0	1	0
<b>Ctenuchidae</b>				
<i>Psilopleura minax</i> Draudt	0	2	1	0
<b>Dalceridae</b>				
<i>Dalcerides ingenita</i> (Edwards)	0	1	2	3
<i>Dalcerides sofia</i> Dyar	0	2	0	1
<b>Geometridae</b>				
<i>Ametris nitocris</i> (Cramer)	0	2	0	0
<i>Glena</i> sp.	0	0	0	2
<i>Melanchroia vazquezae</i> Beutelspacher	0	0	1	1
<i>Semiothisa</i> sp.	1	1	1	4
Geometridae sp. 1	0	0	1	2
Geometridae sp. 2	0	2	1	1
Geometridae sp. 3	0	0	0	1
Geometridae sp. 4	0	0	0	1
Geometridae sp. 6	0	0	0	1

Geometridae sp. 7	2	4	3	4
Geometridae sp. 8	0	2	0	1
Geometridae sp. 9	2	1	0	2
Geometridae sp. 10	0	4	3	8
Geometridae sp. 11	1	0	0	2
Geometridae sp. 12	0	2	4	1
Geometridae sp. 13	0	0	2	1
Geometridae sp. 14	1	2	0	2
Geometridae sp. 15	0	0	1	0
Geometridae sp. 16	0	0	0	3
Geometridae sp. 17	0	0	0	3
Geometridae sp. 18	1	0	0	1
Geometridae sp. 19	0	0	0	1
Geometridae sp. 21	0	1	0	0
Geometridae sp. 22	0	2	0	0
Geometridae sp. 23	1	1	2	0
Geometridae sp. 24	1	0	0	0
Geometridae sp. 25	0	0	3	0
Geometridae sp. 26	0	2	1	0
Geometridae sp. 27	0	0	1	0
Geometridae sp. 28	0	1	0	2
Geometridae sp. 29	0	1	0	0
Geometridae sp. 30	0	1	1	1
Geometridae sp. 31	0	1	1	0
Geometridae sp. 33	0	2	0	0
Geometridae sp. 34	0	0	1	6
Geometridae sp. 35	0	1	1	0
Geometridae sp. 36	1	0	0	1
Geometridae sp. 37	0	0	0	1
Geometridae sp. 38	2	0	0	0
Geometridae sp. 39	0	0	0	1
Geometridae sp. 40	0	2	0	1
Geometridae sp. 41	0	0	0	1
Geometridae sp. 42	0	1	0	0
Geometridae sp. 43	0	1	0	0
Geometridae sp. 44	0	0	1	0
Geometridae sp. 45	0	0	1	0
Geometridae sp. 46	1	0	0	0
Geometridae sp. 47	0	1	0	0
Geometridae sp. 48	0	1	0	0
Geometridae sp. 49	0	1	1	2
Geometridae sp. 50	0	0	0	1
Geometridae sp. 51	0	0	1	0

Geometridae sp. 52	0	0	1	0
Geometridae sp. 53	0	1	0	0
Geometridae sp. 54	1	0	0	0
Geometridae sp. 55	0	1	0	0
Geometridae sp. 56	0	1	0	0
Geometridae sp. 57	0	1	0	0
Geometridae sp. 58	2	0	0	2
Geometridae sp. 60	0	1	0	0
Geometridae sp. 61	0	0	3	0
Geometridae sp. 62	0	1	0	1
Geometridae sp. 63	1	0	1	1
Geometridae sp. 64	2	9	2	4
Geometridae sp. 65	0	1	0	0
Geometridae sp. 66	1	0	0	0
Geometridae sp. 67	0	1	0	1
Geometridae sp. 68	0	1	0	1
Geometridae sp. 69	0	1	1	0
Geometridae sp. 70	0	1	2	0
Hesperiidae				
<i>Astrartes gilberti</i> H. Freeman	0	0	1	0
<i>Codatractus</i> sp.1	0	0	0	1
<i>Eantis tamenund</i> (W.H. Edwards)	0	0	1	0
aff. <i>Elbella scylla</i> (Ménétriés)	0	3	2	3
<i>Polygonus manueli manueli</i> Bell et Comstock	0	0	0	1
<i>Proteides mercurius</i> (Fabricius)	0	1	0	0
<i>Thessia jalapus</i> (Plötz)	0	0	0	1
Hesperiidae sp. 1	2	2	2	6
Hesperiidae sp. 2	0	0	0	3
Hesperiidae sp. 3	0	1	0	0
Limacodidae				
<i>Parasa</i> sp.	0	0	0	2
Limacodidae sp. 1	0	0	0	1
Limacodidae sp. 2	0	1	0	2
Limacodidae sp. 3	0	1	1	1
Limacodidae sp. 4	0	0	0	2
Lymantriidae				
<i>Orgyia</i> sp.	0	24	21	14
Megalopygidae				
<i>Norape tenera</i> Druce	2	3	1	4
Megalopygidae sp. 1	0	2	2	4
Noctuidae				
<i>Anomis editrix</i> (Guenée)	0	2	4	8
<i>Baniana</i> sp.	0	2	0	0



<i>Bleptina</i> sp.	0	1	0	1
<i>Concana intricata</i> Schaus	0	0	1	0
<i>Coxina hadenoides</i> Guenée	0	1	0	1
<i>Deinopa biligula</i> Guenée	1	3	0	0
<i>Euclystis insana</i> Guenee	0	0	0	1
<i>Gonodonta pyrgo</i> (Cramer)	3	1	6	2
<i>Isogona scindens</i> Walker	1	0	0	0
<i>Mimophisma</i> sp.	1	1	0	1
Noctuidae sp. 2	0	0	3	2
<i>Phurys immunis</i> Guenée	0	0	0	3
Notodontidae				
<i>Afilia venadia</i> Schaus	0	1	0	0
<i>Dasylophia eminens</i> Schaus	1	5	3	2
<i>Dicentria marimba</i> Schaus	0	1	1	0
<i>Hapigiodes xolotl</i> Schaus	0	3	0	1
<i>Pseudhapigia brunnea</i> Schaus	0	2	0	0
<i>Schizura</i> sp. 1	0	0	0	1
Notodontidae sp. 1	0	2	3	2
Notodontidae sp. 2	0	3	3	0
Notodontidae sp. 3	0	0	1	1
Notodontidae sp. 4	0	0	1	0
Notodontidae sp. 5	0	0	1	0
Notodontidae sp. 6	0	0	0	1
Notodontidae sp. 7	0	0	0	1
Notodontidae sp. 8	0	1	0	0
Notodontidae sp. 9	0	1	0	0
Notodontidae sp. 10	1	2	0	0
Notodontidae sp. 11	0	0	1	0
Notodontidae sp. 12	0	0	1	0
Notodontidae sp. 13	0	0	0	2
Nymphalidae				
<i>Adelpha basiloides</i> (Bates)	0	0	0	1
<i>Agraulis vanillae incarnata</i> (N. Riley)	2	0	0	0
<i>Annanea troglodyta aidea</i> (Guerin)	0	1	1	1
<i>Chlosyne gloriosa</i> Bauer	0	4	1	2
<i>Chlosyne riobalsensis</i> Bauer	0	0	1	1
<i>Memphis forreri</i> (Godman y Salvin)	0	1	0	1
<i>Memphis pithyusa</i> (Felder)	0	1	0	0
<i>Microtia elva elva</i> Bates	0	1	0	0
Nymphalidae sp. 1	0	0	0	1
Nymphalidae sp. 2	0	0	1	0
Nymphalidae sp. 3	0	1	0	0
Nymphalidae sp. 4	0	1	0	0

Pieridae				
<i>Ascia monuste</i> Linnaeus	1	0	0	0
<i>Ganyra josephina josepha</i> (Godman & Salvin)	0	2	0	4
<i>Phoebis sennae marcellina</i> (Cramer)	0	2	1	1
<i>Pieriballia viardi viardi</i> (Boisduval)	0	0	0	1
Pterophoridae				
<i>Hellensia chamelai</i> (Gielis)	0	1	0	1
Pyralidae				
<i>Diaphania</i> aff. <i>jairulasis</i>	1	1	3	4
<i>Epipaschia superatalis</i> Clemens	0	0	1	2
<i>Eutelia auratrix</i> (Walker)	1	0	5	3
<i>Eutelia</i> sp.	0	2	2	0
<i>Pococera</i> sp.	0	1	2	0
<i>Spilomelinae</i> sp	0	0	0	0
<i>Syllepte</i> nr. Cramer	0	1	3	1
Riodinidae				
<i>Emesis emesia</i> Hewitson	0	1	3	3
Saturniidae				
<i>Automeris io</i> Draut	1	8	2	0
<i>Hylesia continua</i> (Walker)	1	2	0	1
<i>Hylesia lineata</i> Druce	0	0	3	2
<i>Rothschildia cincta cincta</i> (Tepper)	1	3	1	0
Saturniidae sp. 1	0	1	0	1
Saturniidae sp. 2	0	0	0	2
Saturniidae sp. 4	1	0	0	1
Saturniidae sp. 5	0	1	0	0
Saturniidae sp. 6	0	0	0	1
Saturniidae sp. 7	0	1	0	0
Sphingidae				
<i>Aellopus afceculus</i>	0	1	0	0
<i>Erinnys crameri</i> (Schaus)	1	0	1	0
<i>Erinnys ello ello</i> (Linnaeus)	0	0	1	1
Sphingidae sp. 1	1	0	0	0
Sphingidae sp. 2	0	0	1	0
Sphingidae sp. 3	0	1	0	0
Sphingidae sp. 4	0	0	1	0
Sphingidae sp. 5	0	0	1	0
Uraniidae				
<i>Epiplema subapicata</i> (Warren)	0	0	0	3
Uraniidae sp. 1	0	1	0	1
Urodidae				
<i>Wockia chewbacca</i> Adamski	0	5	2	1
Zygaenidae				

Zygaenidae sp. 1	0	0	0	0
Morfoespecies				
01	0	2	1	2
0100	0	0	0	1
0103	0	0	0	1
0105	0	0	0	1
0106	0	1	0	0
0108	0	1	0	0
011	0	0	1	0
0110	0	2	0	0
0113	0	0	1	0
0114	3	2	4	2
0115	0	0	1	0
0116	0	0	0	1
0117	0	3	1	0
0119	0	1	1	0
0120	0	0	1	0
0124	0	1	0	0
0126	0	2	0	0
0127	0	1	0	1
0129	0	1	1	0
013	0	0	1	0
0130	0	2	2	0
0134	0	0	2	0
0135	1	0	0	0
0136	1	0	0	0
0137	1	0	0	0
0138	1	0	0	0
014	0	2	12	26
0140	1	0	0	0
0145	0	0	0	1
0146	0	2	1	2
0147	1	4	1	3
0148	0	0	0	2
0152	0	1	0	0
0153	0	1	1	1
0155	0	1	1	0
0156	0	0	1	0
0157	0	1	0	0
0158	0	1	1	1
0160	0	1	0	0
0163	0	0	0	1
0168	0	0	1	0

0171	1	1	0	1
0172	0	1	0	1
0174	0	0	0	1
0175	0	3	0	2
0176	0	0	0	1
0178	0	0	1	3
0179	0	0	0	1
018	1	6	4	0
0180	0	0	1	0
0182	0	0	1	0
0184	0	1	0	0
0185	0	1	0	0
0188	0	1	0	0
019	0	0	1	1
0190	3	10	2	0
0191	0	1	0	0
0193	0	1	0	0
0195	0	1	0	0
0196	2	0	0	0
0199	0	2	1	1
020	0	0	1	1
0201	0	1	0	0
0206	1	0	0	0
0207	2	0	2	1
021	1	1	0	1
0210	0	1	1	0
0211	0	4	1	1
0213	0	0	1	0
0214	0	0	2	1
0222	0	1	1	0
0224	1	0	0	0
0231	2	0	0	1
0233	0	0	0	1
0234	0	1	0	2
0238	0	0	1	0
0239	0	0	0	1
0240	0	0	0	1
0242	0	0	0	1
0248	0	0	0	1
0249	0	0	0	1
0250	0	0	0	1
0251	0	0	0	1
0252	0	0	0	1

0254	0	0	0	1
0255	0	0	0	1
0257	0	0	0	1
0258	0	0	1	4
0262	0	1	0	0
0263	0	1	0	0
0266	0	1	0	0
0268	0	0	1	0
0269	0	0	1	0
0270	0	0	1	0
0272	0	0	1	0
0273	0	0	1	0
0274	0	0	1	0
0276	0	0	1	0
0277	0	1	1	0
0278	0	1	0	0
0281	0	0	1	0
0283	0	0	2	0
0284	0	0	2	0
0287	0	1	0	4
029	0	2	1	1
0290	0	1	0	3
0293	0	1	0	0
0298	0	0	0	1
03	2	19	18	23
0302	0	0	0	2
0305	0	0	0	1
0309	0	1	0	2
031	0	1	0	1
0310	0	0	0	1
0313	1	0	0	0
0316	2	1	0	0
0317	0	2	0	1
0319	0	1	0	1
032	0	0	2	5
0322	0	0	0	1
0323	0	0	0	2
0328	0	1	0	0
0331	0	1	0	0
0332	0	1	0	0
0333	0	1	3	0
0337	0	1	0	0
0338	0	1	0	0

0340	0	1	1	1
0343	0	0	1	0
0350	0	1	0	0
0351	0	1	3	1
0356	0	3	0	0
0359	0	1	0	2
0360	2	0	0	0
0361	0	2	2	3
0363	0	1	0	0
0365	1	0	0	0
0366	1	0	0	0
0367	1	0	0	0
0368	1	0	0	0
0369	0	1	0	0
0371	0	1	0	1
0373	0	1	0	0
0381	0	0	1	0
0382	0	0	1	0
0383	0	0	1	0
0384	0	0	1	0
0385	0	0	1	0
0388	0	1	0	0
039	0	0	0	1
0390	0	0	2	0
0391	1	1	0	0
0392	1	0	0	0
0393	0	0	0	1
0398	0	0	0	1
04	0	1	0	1
040	0	0	1	0
0406	0	0	0	1
0408	0	0	0	1
0409	0	0	1	1
0411	0	1	0	0
0413	0	0	0	1
0416	0	1	0	1
0417	0	0	1	2
0418	0	0	1	0
0419	0	1	0	1
042	0	1	0	0
0420	0	1	0	0
0421	0	1	0	1
0422	0	1	0	0

0424	0	0	0	1
0426	0	0	0	1
0427	0	0	0	1
0429	0	0	0	1
043	0	1	0	0
0430	0	0	0	1
0431	0	0	0	3
0432	0	0	0	1
0433	0	0	0	1
0434	0	0	0	1
0435	0	0	1	0
0436	0	1	0	0
0438	0	0	1	0
0439	0	0	1	0
0440	0	0	1	0
0442	0	1	0	0
0443	0	0	1	0
0446	0	0	0	1
0447	0	0	0	1
0449	0	1	0	0
045	0	1	4	3
0452	0	1	0	0
0454	0	1	0	0
0455	0	1	1	0
0459	0	0	2	0
046	0	0	0	1
0463	0	0	0	2
0464	0	0	0	1
0465	0	0	1	0
0467	0	0	1	0
0468	0	0	1	0
0469	0	0	0	1
047	0	0	0	2
0470	0	0	1	0
0471	0	0	1	0
0472	0	0	1	0
0474	0	0	0	1
0475	0	0	1	0
0476	0	0	1	0
0478	0	1	0	0
0479	0	0	0	1
048	0	0	0	1
0480	0	0	1	0

0481	0	0	1	0
0483	0	0	0	1
0484	0	0	0	1
0485	0	0	1	0
0486	0	0	1	0
0487	0	0	0	1
05	0	1	0	1
050	0	0	0	1
0501	0	1	0	0
0502	0	1	0	0
0504	0	0	0	1
0505	0	0	0	1
0506	0	0	0	1
0507	0	0	1	0
0509	0	1	1	0
0512	0	0	1	0
0514	0	1	0	0
0516	0	0	1	0
0522	0	1	0	0
0523	0	1	0	0
0524	0	1	0	0
0526	0	1	0	0
0527	0	1	0	0
0529	0	1	0	0
053	1	1	1	0
0531	1	0	0	0
0532	0	0	0	1
0533	0	0	0	1
0540	0	0	0	1
0541	1	0	0	0
0542	1	0	0	0
0543	0	1	0	0
0544	0	1	0	0
0545	0	1	0	0
0546	0	1	0	0
0548	0	0	0	1
0550	0	0	0	1
0551	0	0	1	0
0552	0	2	1	0
0556	0	0	1	0
0557	0	1	0	0
0559	0	0	1	0
0560	0	0	0	1



0561	0	0	0	1
0564	0	0	0	1
0565	0	0	0	1
0566	0	0	0	1
06	0	1	0	1
063	0	3	0	0
064	1	2	0	0
066	0	1	2	2
067	0	1	4	7
07	0	0	1	1
072	0	1	1	0
073	0	1	0	0
074	0	2	3	2
078	1	0	0	0
082	0	0	1	0
085	0	0	0	1
09	1	1	0	0
091	1	0	0	1
092	1	0	0	0
094	1	0	0	0
099	1	0	0	2
0192	1	1	0	0
0202	0	1	1	1
0204	0	2	0	0
071	0	4	1	1
088	1	0	0	0