



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRONES DE DAÑO EN LAS MARIPOSAS
DE LA FAMILIA LYCAENIDAE: EFECTO DE LA
COMPLEJIDAD DE LAS FALSAS CABEZAS Y EL
SEXO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G O
P R E S E N T A**

ERIC NOVELO GALICIA



**DIRECTOR DE TESIS
DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

A mi mamá y a mi hermano,
mis amados guías y maestros,
y a Analuz, la alegría de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Cordero por sus invaluable comentarios y su siempre generoso apoyo durante la realización de este trabajo.

Al M. en C. Armando Luis y a la M. en C. María Cristina Mayorga, por su amabilidad y buena disposición para resolver mis dudas en las colecciones.

A mi novia Analuz por ayudarme con el procesamiento de datos y soportar las desveladas, además de brindarme su amor y cariño, que me motiva cada día.

A mi hermano por su ayuda con las imágenes y el formato de la tesis, y por las innumerables discusiones biológicas que fomentaron mi creatividad. A mi mamá por su amor incondicional, además de su admirable asesoría en cientos de trabajos a lo largo de mi carrera.

A mi papá por su indispensable apoyo emocional y económico durante toda mi carrera.

A Pau, Bego, Ana, Marina, Kevin, Santiago, Pancho, Natalia, Charly y Antonieta, con quienes viví experiencias inolvidables y tuve conversaciones enriquecedoras. También a Porfirio, Tetsuya, Leonardo, Pamela, Rosario, Nadia, Emilia, Alfredo, Héctor, Rodrigo, Clarisa, Ceci, Pau, Gaby, Sebas, Juan y Yaz, por todas las risas y buenos momentos. A todos por su amistad y su confianza.

A mis amigos de toda la vida, Valente y René, por su interés y apoyo, y a mis nuevas amigas, Patri y Anna, por hacerme sentir como en casa cuando más lo necesité.

A mis tías por sus buenos deseos, y a los miembros de Red Sands por su compañerismo.

A mi abuelita Pita, quien nunca sabrá cuán agradecido estoy con ella por haberme brindado su hogar durante mis estudios.

A la UNAM y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por el apoyo económico que recibí como parte de mi proceso de titulación.

Contenido

| | |
|---|-----------|
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1. Planteamiento del problema | 2 |
| 1.2. Justificación | 2 |
| 1.3. Hipótesis | 3 |
| 1.4. Objetivo general | 3 |
| 1.5. Objetivos particulares | 3 |
| 2. Marco teórico | 4 |
| 2.1. Estrategia antidepredatoria: parasematismo | 5 |
| 2.2. Falsas cabezas en Lycaenidae | 5 |
| 2.2.1. Aspectos morfológicos | 5 |
| 2.2.2. Aspectos conductuales | 7 |
| 2.3. Función antidepredatoria de las falsas cabezas: cinco hipótesis | 8 |
| 2.3.1. Primera hipótesis | 8 |
| 2.3.2. Segunda hipótesis | 9 |
| 2.3.3. Tercera y cuarta hipótesis | 9 |
| 2.3.4. Quinta hipótesis | 10 |
| 2.4. Daño simétrico como indicador de la tasa de depredación | 11 |
| 2.5. Diferencias conductuales intersexuales: territorialidad y conductas de riesgo | 13 |
| 3. Método | 14 |
| 3.1. Método | 15 |
| 4. Resultados | 17 |
| 4.1. Resumen del contenido | 18 |
| 4.2. Descripción general de las muestras | 18 |
| 4.2.1. Descripción general de la muestra CNIN | 20 |
| 4.2.2. Descripción general de la muestra MZFC | 20 |
| 4.2.3. Descripción general de la muestra total | 21 |

| | |
|---|-----------|
| 4.3. Descripción de las especies estudiadas de acuerdo a las categorías de complejidad de Robbins | 22 |
| 4.3.1. Categorías de complejidad en la muestra CNIN | 23 |
| 4.3.2. Categorías de complejidad en la muestra MZFC | 23 |
| 4.3.3. Categorías de complejidad en la muestra total | 24 |
| 4.4. Correlación entre la complejidad de las falsas cabezas y el daño simétrico | 24 |
| 4.4.1. Análisis por especie | 24 |
| 4.4.2. Análisis por ejemplares | 24 |
| 4.5. Correlación entre el sexo de los individuos y el daño simétrico | 26 |
| 4.5.1. Primer análisis de correlación entre sexo y tasa de daño simétrico | 27 |
| 4.5.2. Segundo análisis de correlación entre sexo y tasa de daño simétrico | 27 |
| 4.5.3. Correlación entre sexo y tasa de daño simétrico de acuerdo a la categoría de complejidad | 28 |
| 5. Discusión y conclusiones | 30 |
| 5.1. Resumen del contenido | 31 |
| 5.2. Análisis de la calidad de las muestras y de la baja tasa de daño simétrico registrado | 31 |
| 5.2.1. Causas artificiales | 32 |
| 5.2.2. Causas naturales | 33 |
| 5.3. Análisis de la correlación entre la complejidad de las falsas cabezas y la tasa de daño simétrico | 35 |
| 5.3.1. Clasificación de Robbins y criterios empleados | 35 |
| 5.3.2. Categorías de complejidad en los distintos géneros | 37 |
| 5.3.3. Correlación entre complejidad y tasa de daño simétrico en las especies | 38 |
| 5.3.4. Correlación entre complejidad y tasa de daño simétrico en los ejemplares | 39 |
| 5.4. Análisis de la correlación entre el sexo y la tasa de daño simétrico en las falsas cabezas | 39 |

| | |
|--|----|
| 5.5. Perspectiva acerca de las cinco hipótesis sobre la función específica de las falsas cabezas | 41 |
| 5.6. Estudios alternativos | 42 |
| 5.7. Conclusión y trabajo futuro | 43 |
| 6. Referencias | 45 |
| 6.1. Fuentes de internet | 48 |
| Apéndice A | 49 |
| Apéndice B | 60 |

1. Introducción

1.1. Planteamiento del problema

Numerosas especies de mariposas, particularmente en la familia Lycaenidae, presentan una estructura en la parte posterior del organismo que, por lo menos bajo la apreciación humana, asemeja una segunda cabeza. Dicha estructura, comúnmente llamada falsa cabeza, ha sido estudiada por biólogos y naturalistas desde hace más de un siglo, y el consenso general es que cumple una función antidepredatoria, aunque existen diferentes hipótesis sobre el mecanismo exacto por el cual ayuda a evitar la depredación (Robbins, 1980).

Las falsas cabezas se presentan en diferentes grados de complejidad, desde pequeños cambios en la coloración y forma en la zona anal de las alas posteriores, hasta estructuras elaboradas de forma tridimensional, con presencia de ocelos y apéndices caudales que simulan antenas. Robbins (1981), utilizando como modelo varias especies de licénidos en Panamá, demostró que la complejidad de la falsa cabeza estaba correlacionada positivamente con la efectividad para eludir ataques de los depredadores. En otras palabras, cuanto más se asemejaba la falsa cabeza a una real, mayor era la tasa de ataques fallidos en ciertas especies. A partir de este hallazgo, Robbins propuso la hipótesis de que la tasa de ataques fallidos era un buen indicio de la tasa de depredación absoluta.

Pese a los estudios realizados en relación a la falsa cabeza, no se ha analizado aún si el sexo de los individuos tiene un efecto en la tasa de ataques fallidos observados en una determinada especie. En todos los estudios se ha asumido que ambos sexos tienen la misma probabilidad de ser depredados, pero lo cierto es que por lo menos conductualmente existen diferencias claras (Cordero 1986; Cordero y Soberón 1990).

El presente estudio tiene como finalidad evaluar el efecto del sexo en la tasa de ataques fallidos, pues en muchas especies de licénidos los machos tienen una conducta diferente a la de las hembras, especialmente al defender territorios o al posarse prolongadamente en el mismo sitio probablemente para esperar parejas. Asimismo, se pretende reevaluar los resultados de Robbins respecto al papel de la complejidad de la falsa cabeza para evitar la depredación, ampliando el estudio para ambos sexos y a un mayor número de especies de licénidos que ocurren en México.

1.2. Justificación

La importancia de realizar un estudio de esta naturaleza radica en la posibilidad de extender los conocimientos existentes sobre conducta en mariposas y la función de las falsas cabezas como mecanismo antidepredatorio. Asimismo, la mayoría de los estudios respecto a la falsa cabeza han sido realizados con ejemplares vivos en campo, lo que es útil para conocer características puntuales de las especies incluidas. En cambio, un estudio de esta naturaleza, donde se utilizan únicamente ejemplares de museo, permite agrupar un gran número de especies en el mismo análisis, de manera que se logre generalizar la función de la falsa cabeza en distintas especies de la misma familia. Además, el presente trabajo pretende complementar el realizado por Tania Palafox (2015) en el Laboratorio de Conducta de Artrópodos del Instituto de Ecología, UNAM, en el cual se probó experimentalmente la función antidepredatoria del movimiento sagital de las alas

posteriores para dar apariencia de antenas a las colas, que forman parte de las falsas cabezas. Por último, las especies utilizadas en esta investigación habitan en México y ayudarán a complementar los conocimientos previos con especies de Centroamérica, África y Estados Unidos.

1.3. Hipótesis

Con base en la información presentada en el Planteamiento del Problema, se formulan las siguientes hipótesis (ver *Marco teórico* para una explicación más profunda del fundamento de ambas hipótesis).

Hipótesis 1:

Dado que existen diferentes grados de complejidad de falsas cabezas en licénidos, entonces habrá diferentes tasas de ataques a la zona posterior de las mariposas en función de la complejidad.

Hipótesis 2:

Dado que los machos de muchas de las especies de licénidos presentan una conducta de búsqueda de pareja de tipo “sentarse y esperar”, utilizando la mismas perchas (defendiéndolas de otros machos en algunas especies por periodos prolongados, lo cual incrementa el riesgo de que sean detectados por depredadores que se orientan visualmente), entonces habrá mayor tasa de ataques hacia machos que hacia hembras en las especies analizadas.

1.4. Objetivo general

Evaluar el efecto del grado de complejidad de la falsa cabeza y el sexo del individuo en la tasa de daño dirigido a la zona posterior de las mariposas de diferentes especies de la subfamilia Theclinae (Lycaenidae: Papilionoidea).

1.5. Objetivos particulares

- ❖ Evaluar el método de revisión de ejemplares de museo para la cuantificación de daño simétrico como medida de la tasa de depredación en mariposas.
- ❖ Evaluar el efecto del grado de complejidad de la falsa cabeza en la tasa de ataques fallidos dirigidos a la zona de la falsa cabeza en diferentes especies de la subfamilia Theclinae, depositados en colecciones.
- ❖ Comparar la tasa de daño simétrico en la zona de la falsa cabeza de los ejemplares depositados, con los datos obtenidos por Robbins (1981) en un estudio realizado en campo.
- ❖ Evaluar el efecto del sexo del individuo en la tasa de ataques fallidos dirigidos a la zona de la falsa cabeza en diferentes especies de la subfamilia Theclinae.

2. Marco teórico

2.1. Estrategia antidepredatoria: parasematismo

En el reino animal existen diferentes estrategias que los organismos evolucionan para evitar la depredación y, por tanto, mejorar su adecuación. Una de ellas es el parasematismo, que ha sido definido como el desvío de los ataques de un depredador hacia zonas relativamente invulnerables de la presa (Cooper, 1998; Ruxton *et al.*, 2004).

Numerosos grupos animales exhiben este mecanismo antidepredatorio de distinta manera. Por ejemplo, algunas especies de lagartijas presentan autotomía caudal asociada a una coloración llamativa de la cola, lo que ocasiona que la mayoría de los ataques sean dirigidos a esa zona (Bateman *et al.*, 2014). Un caso más peculiar ocurre en el cernícalo americano, donde la coloración parasemática en la parte posterior de su cabeza simula un par de ojos que confunden tanto a sus depredadores como a sus presas acerca de la dirección real de la mirada (Clay, 1953).

El parasematismo ha sido estudiado en lepidópteros, pues diversas especies poseen una estructura en la parte extrema de las alas posteriores que simula una segunda cabeza y que es blanco de ataques de depredadores. Dicha estructura, comúnmente llamada falsa cabeza, está presente en varias especies de las familias Lycaenidae, Riodinidae y Nymphalidae (Stevens, 2005). Este estudio se enfocará únicamente en la evaluación de las falsas cabezas en Lycaenidae, debido a que es el grupo taxonómico sobre el que existe una documentación más abundante.

2.2. Falsas cabezas en Lycaenidae

La familia Lycaenidae comprende cerca de 5000 especies de mariposas, distribuidas a lo largo del mundo. Los adultos tienen el cuerpo grande en relación a las alas, generalmente no mayor a cinco centímetros, y las alas normalmente presentan coloración brillante o metálica. Las subfamilias Polyommatae, Lycaeninae y Theclinae presentan especies con atributos asociados a la falsa cabeza, y en conjunto forman un grupo monofilético (Robbins, 1985). Particularmente en la subfamilia Theclinae, es común encontrar individuos con marcas de ataques de pájaros en las alas posteriores (Glassberg, 1999).

2.2.1. Aspectos morfológicos

Una descripción precisa de la falsa cabeza en licénidos es la que Robbins (1980) presenta en un artículo integral respecto a la forma y función de dicha estructura, en donde establece cuatro características que la conforman (*Figura 1*):

- 1) Coloración contrastante del ángulo anal en las alas posteriores, usualmente con la presencia de ocelos.
- 2) Presencia de dos o más líneas que convergen en el ángulo anal, y que presuntamente dirigen la atención del depredador hacia el extremo caudal de las alas posteriores.
- 3) Eversión del ángulo anal para dar apariencia tridimensional a la falsa cabeza cuando las alas están cerradas. Dicha eversión es definida como la presencia de un ángulo anal de menos de 65°, medido de la base del ala posterior al lóbulo anal (final de la vena Cu_2) al final de la vena M_1 .

- 4) Presencia de apéndices caudales o colas, a veces con la punta blanca, que dan la apariencia de ser antenas cuando se mueven en el plano sagital.

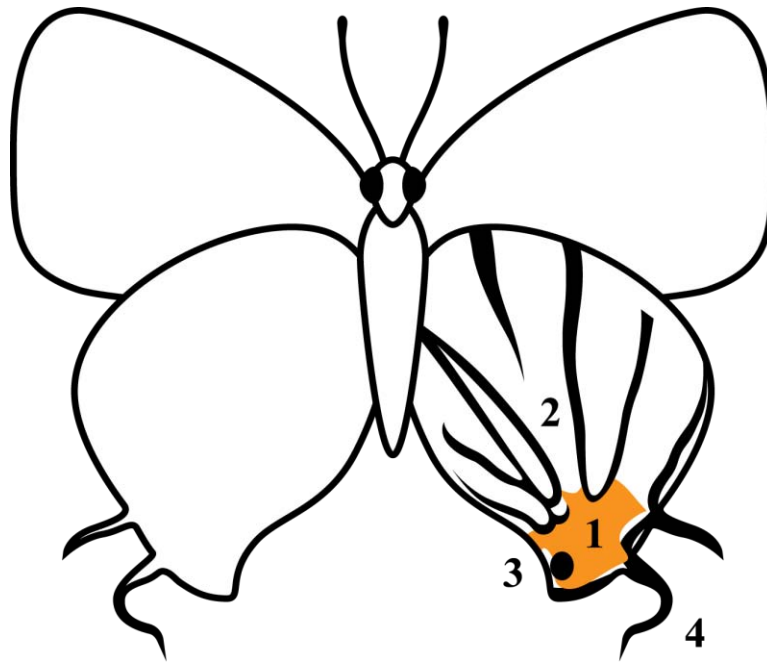


Figura 1. Esquema de las cuatro características que conforman la falsa cabeza. 1. Coloración contrastante y presencia de ocelo. 2. Líneas convergentes en el ángulo anal. 3. Eversión del ángulo anal. 4. Colas que aparentan antenas cuando las alas están cerradas.

En un artículo posterior, Robbins (1981) clasifica a diferentes especies de licénidos de acuerdo a la “complejidad” de la falsa cabeza, es decir, a la presencia o ausencia de las características antes mencionadas. Las mariposas que reúnen las cuatro características son categoría 1 y representan el mayor grado de complejidad. Las que poseen tres características son categoría 2, las que reúnen dos características son categoría 3 y, finalmente, aquéllas que poseen una o cero características son categoría 4.

Es importante mencionar que, bajo este esquema, todas las características tienen el mismo valor de ponderación, es decir, ninguna es más importante que la otra para la formación de la falsa cabeza. Por ejemplo, una especie que presente ocelos y líneas convergentes en el ángulo anal es equivalente en complejidad de la falsa cabeza a una especie que presente el ángulo anal evertido y apéndices caudales (ambas categoría 3). Pese a ello, Robbins (1981) sugiere que dichas características usualmente se agrupan de tal manera que las especies de la categoría 2 carecen de la eversión del ángulo anal pero reúnen las otras tres características, y las especies de la categoría 3 carecen además de las líneas convergentes.

2.2.2. Aspectos conductuales

Además de las características morfológicas, se han observado pautas conductuales que fortalecen la apariencia de una falsa cabeza en las alas posteriores de los individuos. Cordero (2001) agrupa cinco componentes conductuales que han sido descritos previamente por varios autores:

- 1) Percharse con alas cerradas.
- 2) Movimiento sagital de las alas posteriores para dar movimiento similar al de las antenas a las colas.
- 3) Aterrizaje en superficies verticales con la cabeza apuntando hacia abajo.
- 4) Voltearse inmediatamente después de aterrizar, o incluso un momento antes.
- 5) Caminar hacia atrás al aterrizar.

Percharse con las alas cerradas, en conjunto con la eversión del ángulo anal en las alas posteriores, ayuda a crear el aspecto tridimensional de la falsa cabeza y está presente en todas las especies incluidas en esta investigación. De igual manera, el movimiento sagital de las alas posteriores se presenta en todas las especies de licénidos, con la posible excepción de *Eumaeus* (Robbins, com. pers., 05/05/2015), e incluso se presenta en especies sin falsa cabeza (Robbins, 1980). Riley y Loxdale (1988) demostraron que el movimiento de las colas en *Arawacus aetolus* (Lycaenidae), descrito por Robbins, no se debía únicamente al movimiento de las alas, sino a la forma de las colas que por efecto de las corrientes de convección se agitaban involuntariamente. En ese caso, dicha característica debería ser tomada en cuenta como un aspecto tanto morfológico como conductual. En un artículo reciente, López-Palafox *et al.* (2015) propusieron que el movimiento de las colas para imitar antenas, además de ser resultado del movimiento sagital de las alas posteriores y de la acción mecánica del viento, podía deberse a otras dos causas: la primera, la posición de las colas en forma de cruz, además de provocar un movimiento en el plano horizontal, permite que las colas se muevan cuando las alas se desplazan de manera casi imperceptible; la segunda, algunas especies levantan el abdomen y lo introducen entre los ángulos anales de las alas posteriores cerradas, de tal manera que al moverlo empujan también a las colas y le dan movimiento en varios sentidos, lo que también incrementa la apariencia de antenas.

El aterrizaje con la cabeza apuntando hacia abajo oculta la verdadera cabeza y funciona porque presuntamente la mayoría de las especies se perchan con la cabeza apuntando hacia arriba. No obstante, Robbins (1980) reporta que todas las especies de Nymphalidae, Riodinidae y Lycaenidae que él observó en Panamá se perchan con la cabeza apuntando hacia abajo, de manera que un depredador no debería esperar que una mariposa se perche (o aterrice) con la cabeza apuntando hacia arriba. Esta observación pone en duda la efectividad de esta conducta y debe tomarse con precaución.

Larsen (1982) observó que *Oxylides faunas* (Lycaenidae) daba un giro mayor a 90° (en muchos casos cercano a 180°) justo antes de aterrizar para confundir al depredador acerca de la posición de la cabeza real. Sin embargo, en otras especies el giro ocurre después de aterrizar y la varianza en la frecuencia es muy alta a nivel intra e interespecífico. Por otro lado, caminar al revés después

de aterrizar podría contribuir al engaño del depredador (Wickler, 1968) aunque Larsen no observó dicha conducta en *Oxylides faunas*.

A pesar de que las pautas conductuales antes descritas presentan algunos problemas conceptuales, de inconsistencia en observaciones y de gran variabilidad, es destacable que existan diversos mecanismos que evolucionaron para crear la impresión de una falsa cabeza compleja, cuya función apunta fuertemente a evitar la depredación.

2.3. Función antidepredatoria de las falsas cabezas: cinco hipótesis

Como se mencionó anteriormente, las falsas cabezas en Lycaenidae son una característica cuya función, de acuerdo al consenso, es evitar la depredación. Stevens (2005) remarca la posibilidad de que los ocelos, por sí solos, cumplan un papel en la selección sexual y por tanto sugiere mayor investigación en ese campo. También hace falta comprobar la posible interrelación entre la selección sexual y la selección por depredación en la evolución de los ocelos (Kodandaramaiah, 2011). Sin embargo, existen múltiples estudios en diversos grupos animales que demuestran la función antidepredatoria de los ocelos. Por ejemplo, Lönnstedt *et al.* (2013) demostraron que la presencia de depredadores inducía el incremento en el tamaño de los ocelos en peces damiselas.

Las falsas cabezas comprenden más características que los simples ocelos y aparentemente se presentan de igual manera en machos que en hembras dentro de una misma especie. Asimismo, algunos investigadores han reportado el efecto de la falsa cabeza en la supervivencia de la mariposa y la efectividad del depredador. Por ello, se podría concluir que las falsas cabezas tienen una clara función (quizá la única) de evitar la depredación. Lo que no es tan claro es el mecanismo preciso por el cual las falsas cabezas protegen a los individuos de sus depredadores. Para ello se han propuesto cinco hipótesis, descritas a continuación (ver *Tabla 1*):

2.3.1. Primera hipótesis

De acuerdo con Robbins (1980, ver referencias en él), varios autores como Kirby y Spence, Trimen y Bell sugirieron que la falsa cabeza podría servir para alarmar o amenazar a potenciales depredadores. Una función similar es la que tienen los ocelos grandes, que presuntamente intimidan al depredador, como en el caso de la mariposa *Junonia almana* (Kodandaramaiah, 2009). Un caso concreto que apoya esta hipótesis es el reportado por Krizek (1998), quien observó a tres individuos de una especie del género *Arawacus* sincronizar su posición y movimientos al detectar su cámara como un posible depredador. Al abrir y cerrar el tornus de las alas posteriores, las falsas cabezas de las mariposas daban la apariencia de una boca o un órgano amenazante (al menos a los ojos del investigador).

Sin embargo, existen evidencias en contra de esta hipótesis, principalmente la alta incidencia de ataques fallidos de depredadores, inferidos a partir de marcas de ataques o piezas faltantes de las alas posteriores (Cordero, 2001). Van Someren (1922) observó numerosos ataques de lagartijas dirigidos únicamente a la parte posterior de las mariposas, por lo que evidentemente no

representaban una amenaza. Asimismo, Sourakov (2013) observó repetidos ataques de un saltícido dirigidos a mariposas con falsas cabezas en un modelo experimental.

2.3.2. Segunda hipótesis

Kirby y Spence (1818) y Poulton (1890), citados por Robbins (1980), sugirieron que la aparente presencia de dos cabezas confunde a los potenciales depredadores. Wourms y Wasserman (1985) realizaron un experimento con la especie *Pieris rapae* (Pieridae) y el arrendajo azul como depredador (*Cyanocitta cristata*), para ver el efecto de confusión que los componentes de la falsa cabeza en mariposas vivas y muertas producían en el depredador. En los ejemplares vivos se añadieron artificialmente componentes de la falsa cabeza (colas, ocelos y líneas convergentes) de manera que resultaron seis tratamientos modificados y un control (sin elementos de la falsa cabeza). El resultado fue que todos los tratamientos con componentes de la falsa cabeza fueron mal manipulados por las aves, generando diversos intentos fallidos de depredación, lo que apoya la hipótesis de la confusión.

Las evidencias de ataques dirigidos a la zona posterior, como en los estudios de Van Someren, serían argumentos en contra de la hipótesis de la confusión antes del ataque, pero no de la confusión post-ataque como reportaron Wourms y Wasserman. Sin embargo, el modelo de mariposa utilizado (*Pieris Rapae*) difiere considerablemente de los licénidos en forma, tamaño de las alas y conducta, por lo que los resultados no son contundentes (Cordero, 2001).

2.3.3. Tercera y cuarta hipótesis

La tercera hipótesis establece que la coloración en el ángulo anal, y no su forma, desvía los ataques de los depredadores hacia la zona posterior del organismo (Van Someren, 1922). En contraste, la cuarta hipótesis propone que tanto la coloración como la forma (es decir, la falsa cabeza tal como ha sido descrita) desvían los ataques hacia el extremo menos vulnerable de la mariposa (Robbins, 1980). Esta última hipótesis es la que describe a la falsa cabeza como una estructura parasemática.

Tanto la tercera como la cuarta hipótesis hacen las mismas predicciones acerca de la dirección de los ataques y el efecto en el depredador. En realidad, la distinción de ambas en la práctica requeriría de un diseño experimental fino que separara de manera clara el componente del color del de la forma en la falsa cabeza. Van Someren (1922) propuso que ambas hipótesis eran viables al observar ataques de lagartijas dirigidos únicamente a la parte posterior de las mariposas. Sin embargo, él notó que algunas veces las lagartijas atacaban a las mariposas cuando abrían las alas, ocultando algunos componentes de la falsa cabeza y exponiendo la coloración dorsal de éstas, hecho que apoya la tercera hipótesis.

Pese a las observaciones de Van Someren, la mayoría de los autores ha considerado únicamente la cuarta hipótesis en sus investigaciones (Robbins, 1980; 1981; Tonner *et al.*, 1993; DeVries, 1997). Robbins propone tres tipos de evidencias que apoyan la hipótesis de la falsa cabeza como estructura parasemática:

- 1) La presencia de daño simétrico en la zona de la falsa cabeza demuestra ataques fallidos por parte del depredador, pues el daño por envejecimiento tiene una apariencia diferente (ver *sección 2.4*). De esta forma se puede medir indirectamente la tasa de depredación (aunque existen explicaciones alternativas, ver *Discusión y conclusiones*)
- 2) La comparación de la tasa de ataques dirigidos a la zona posterior entre especies emparentadas con diferentes grados de complejidad de la falsa cabeza. Robbins demostró que las especies con mayor complejidad presentaban mayor cantidad de daño en la falsa cabeza, probablemente debido al efecto de engaño.
- 3) Observaciones directas en campo, como las de Van Someren con lagartijas.

Otra evidencia a favor de la cuarta hipótesis es reportada por Sourakov (2013) en un experimento de laboratorio con mariposas atacadas por la araña *Phidippus pulcherrimus* (Salticidae). La especie *Calycopis cecrops* (Lycaenidae), que presenta atributos de la falsa cabeza, fue expuesta a ataques del saltícido, al igual que otras especies de mariposa que fungieron como controles (por carecer de falsas cabezas y tener el mismo tamaño). El resultado fue que todos los ataques del saltícido a *C. cecrops* fueron dirigidos a la zona de la falsa cabeza. En cambio, todos los ataques de la araña a los controles fueron dirigidos a la cabeza verdadera, la mayoría de ellos resultando en la muerte de la mariposa.

Un ejemplo más a favor de esta hipótesis es presentada por López-Palafox *et al.* (2015), al utilizar un ave disecada como potencial depredador de diversas especies de licénidos. En su experimento, la mayoría de los individuos de licénidos registraron un aumento en la cantidad del movimiento sagital de las alas posteriores (y por tanto el movimiento de las colas que imitan a las antenas) al detectar al ave disecada como posible depredador. Dicha conducta fue realizada presuntamente para provocar que el ataque fuera desviado a esa zona y no a una de vital importancia para la mariposa.

2.3.4. Quinta hipótesis

Cordero (2001) propuso que la cabeza verdadera, en vez de ser la parte más vulnerable del individuo (como asumen las hipótesis anteriores), es en realidad la parte menos vulnerable. Esto es porque los ojos, que son su principal medio de detección de los depredadores, se encuentran en la cabeza y cualquier ataque dirigido a esa zona le dará la oportunidad de escapar o prevenir el ataque más eficientemente. De esta manera, la falsa cabeza sirve como engaño para que el depredador, asumiendo que es la cabeza verdadera y evitando ser descubierto, intente emboscar a su presa y termine atacando la verdadera cabeza. En muchos de estos casos la mariposa podrá huir. Esta hipótesis también había sido considerada por Van Someren (1922), al proponer que las lagartijas que observó estaban atacando la parte posterior de las mariposas no porque se vieran engañadas por la falsa cabeza, sino porque pretendían atacar el punto ciego de su presa.

No existen evidencias contundentes que apoyen esta hipótesis, pues en realidad la mayor parte de experimentos y observaciones han tomado en cuenta principalmente a la cuarta hipótesis. Además, la medición del daño en la zona de la falsa cabeza (como fue propuesto por Robbins)

carecería de sentido para probar esta hipótesis, porque por lo general la mariposa lograría escapar al daño.

Tabla 1. Breve resumen de las hipótesis sobre la función específica de las falsas cabezas.

| Hipótesis | Función |
|-----------|---|
| 1 | Amenazar o intimidar al depredador |
| 2 | Confundir al depredador, ya sea antes del ataque o durante la manipulación de la presa |
| 3 | Desviar los ataques a la zona de la falsa cabeza pero sólo por efecto del color (parasematismo) |
| 4 | Desviar los ataques a la zona de la falsa cabeza por efecto del color y la forma (parasematismo) |
| 5 | Desviar los ataques hacia la verdadera cabeza, permitiendo que el depredador sea detectado y la mariposa huya |

2.4. Daño simétrico como indicador de la tasa de depredación

En concordancia con la cuarta hipótesis, el presente trabajo está enfocado a la medición de daño simétrico como prueba directa de la tasa de ataques fallidos, así como posible prueba indirecta de la tasa de depredación a la que están sometidas distintas especies de licénidos. Existen diferentes evidencias que apoyan el uso del daño simétrico como medida de la depredación.

En primer lugar, en los ataques de lagartijas a los licénidos observados por Van Someren, la huella de daño en la zona de la falsa cabeza tenía una apariencia simétrica o al menos de forma definida, a diferencia del daño que se ocasiona por la descamación natural. Cuando la lagartija atacaba a la mariposa con las alas cerradas, el daño era casi perfectamente simétrico; en cambio, si el ataque ocurría cuando la mariposa estaba a punto de volar, el resultado era daño con forma definida pero en diferente proporción en ambas alas posteriores. En la *Figura 2*, tomada de Van Someren (1922) se observan ejemplares de licénidos que habían sido atacados con las alas cerradas o ligeramente abiertas.

En segundo lugar, Robbins (1980) monitorizó individuos de *Arawacus aetolus* para demostrar si el daño simétrico podía ocurrir por descamación gradual, y el resultado fue que en ningún caso se producían cortes con forma simétrica. Al confinar ejemplares de esta especie en bolsas de red con plantas espinosas y muy ramificadas para provocar daño en las mariposas, el resultado fue que nunca se produjo daño simétrico, por lo que concluyó que la tasa a la que los licénidos experimentan daño simétrico en sus alas posteriores es una medida relativa de la frecuencia de ataques no exitosos de los depredadores.

Finalmente, Ota *et al.* (2014) reportan que las aves son uno de los principales depredadores de las mariposas, y que las marcas simétricas en forma de V en las alas son pruebas de que las mariposas han sido atacadas pero escaparon sin ser comidas. Asimismo, argumentan que las marcas de picos en las alas de las mariposas han sido utilizadas como indicadores de presiones de

depredación debido a que existe una correlación negativa entre la longevidad promedio de las mariposas y la tasa de marcas de pico (Ide, 2006).

Pese a la utilidad de la medición del daño simétrico como indicador de las tasas de depredación, es importante mencionar que únicamente sirve para cuantificar los ataques sin éxito pero no los ataques exitosos. Asumiendo que las distintas especies de mariposas están expuestas a las mismas presiones de depredación, y que la tasa de ataques sin éxito es proporcional a la tasa de ataques absoluta, entonces la tasa de daño simétrico sí sería representativa de la tasa de depredación real. Sin embargo, existen diferencias importantes en las especies que podrían alterar esta representatividad, por ejemplo:

- 1) La complejidad de la falsa cabeza y su efectividad para atraer daño a sí misma.
- 2) La abundancia y densidad de depredadores.
- 3) El sexo de los individuos.

De esos tres aspectos, el sexo de las mariposas nunca ha sido empleado como para variable para evaluar las diferencias en las tasas de depredación. Sin embargo, en la familia Lycaenidae, particularmente en la subfamilia Theclinae, se han reconocido distintas conductas sostenidas por los machos que podrían hacerlos más propensos a la depredación, como se describe a continuación.

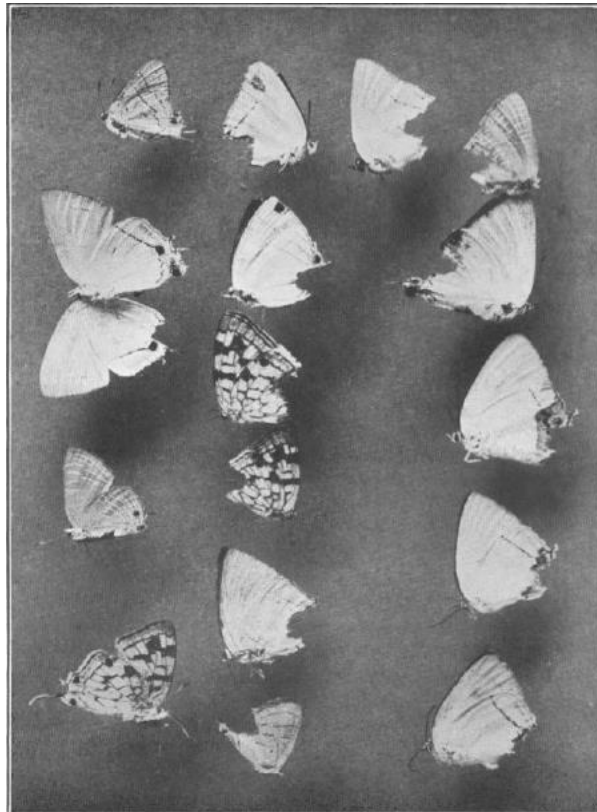


Figura 2. Daño simétrico o con forma definida en licénidos, producido por el ataque de lagartijas. Tomada de Van Someren (1922).

2.5. Diferencias conductuales intersexuales: territorialidad y conductas de riesgo

En diversas especies de mariposas se han observado claras diferencias conductuales entre machos y hembras. Particularmente, en muchas especies de la subfamilia Theclinae se ha reportado que los machos esperan a las hembras, perchando en un mismo sitio (que incluso puede ser utilizado por machos de distintas generaciones, de acuerdo con los datos de Cordero y Soberón 1990) por periodos relativamente prolongados de tiempo (Scott, 1986). Cuando al percharse los machos defienden activamente la zona alrededor del sitio de percha, se puede hablar de territorialidad.

Varios autores han descrito la territorialidad en diferentes familias de lepidópteros. En todos los casos estudiados, el mecanismo de defensa territorial implica una interacción de vuelo entre el residente y el intruso (Cordero, 1986). El vuelo constituye un despliegue ritualizado y es exclusivo de los machos. Esta conducta ha sido ampliamente estudiada en Nymphalidae (Baker, 1972; Davis, 1978) y en Lycaenidae (Robbins 1978; 1980), pero están presentes también en otras familias.

En algunas especies de licénidos los machos defienden territorios, *v. gr. Callophrys xami, Strymon melinus* y *Atlides halesus* (Cordero, 1986). En las tres especies se ha observado que los machos conservan territorios o sitios de percha incluso por más de un día, y la función de esta conducta es probablemente reproductiva.

Aunque no todas las especies incluidas en esta investigación presentan territorialidad, o al menos no hay datos que lo comprueben, es probable que en muchas de ellas se presente la estrategia de “sentarse y esperar” a las hembras por parte de los machos, lo que en sí mismo es una conducta que implica un riesgo mayor de depredación. Por ejemplo, algunos machos presentan la conducta denominada *hilltopping*, la cual consiste en perchar en zonas altas como cerros para inspeccionar a las hembras que pasan, o para proteger su territorio en caso de ser territorial. Este tipo de conductas favorecería que en las colecciones entomológicas hubiera más representación de machos que de hembras, siempre y cuando la proporción de sexos fuera equitativa.

La importancia de hacer la distinción entre la conducta de machos y hembras es fundamental en esta investigación, pues ha sido estudiada la función de las falsas cabezas en licénidos a través de la medición de frecuencia del daño simétrico, pero nunca se ha tomado en cuenta los riesgos en que incurren los machos y que por tanto los podría volver más propensos a ataques de depredadores. Esto se deriva principalmente del hecho de que los principales depredadores de los licénidos se basan en la vista para cazar, y son aves, lagartijas, insectos (mantis) y arácnidos (saltícidos), por lo que al esperar hembras perchados en un mismo sitio o defender un territorio los machos se hacen más evidentes visualmente.

3. Método

3.1. Método

La presente investigación consistió en la revisión y recopilación de datos a partir de ejemplares depositados en las colecciones entomológicas de la UNAM. La primera, la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología, y la segunda la Colección Entomológica del Museo de Zoología “Alfonso Herrera”, perteneciente a la Facultad de Ciencias (MZFC).

Las especies que se consideraron en este estudio debían cumplir con dos requisitos:

- 1) Que contaran con al menos 10 ejemplares.
- 2) Que dichos ejemplares estuvieran montados en alfileres entomológicos.

La primera condición se estableció para elegir únicamente a las especies cuya muestra fuera al menos parcialmente representativa y permitiera que el tratamiento estadístico fuera más pertinente. Asimismo, la segunda condición se estableció para utilizar los datos de identificación taxonómica, sexo y localidad de procedencia, previamente obtenidos por los curadores, para ahorrar este trabajo en la revisión de más de 20 mil ejemplares.

Una vez obtenidas las especies que contaban por lo menos con 10 individuos, se hizo un conteo total de ejemplares por especie y se registró el sexo de cada uno de ellos. No fue posible obtener el sexo de todos los ejemplares debido al mal estado de preservación de algunos y la dificultad de la identificación en otros. Sin embargo, se logró identificar el sexo de los ejemplares en la mayoría de las especies.

Posteriormente, se revisó cada uno de los ejemplares para identificar daño en el área definida como la zona de la falsa cabeza, y cuya forma de daño sugiriera que fue producto del ataque de un depredador (*ver sección 2.4 del marco teórico*). De dichos individuos, se registró la especie a la que pertenecían, el sexo (en la mayoría) y el lugar en el que fueron colectados. Los individuos que **no** se tomaron en cuenta como ejemplares con daño significativo fueron:

- 1) Aquellos que no tuvieran daño en ninguna zona.
- 2) Aquellos que presentaran daño únicamente en la zona anterior, es decir, en la cabeza, el primer par de alas y el tórax.
- 3) Aquellos que carecieran completamente de alas posteriores, y que por tanto no se pudiera apreciar la forma del daño.
- 4) Aquellos cuyo daño fuera evidentemente producto de la descamación natural y/o maltrato por manipulación humana, incluso si estaba localizado en la zona de la falsa cabeza.

El daño producido por descamación natural y manipulación humana tiene una apariencia diferente al ocasionado por un depredador. Los depredadores de los licénidos son principalmente reptiles pequeños (lagartijas), aves, arácnidos (saltícidos) e insectos (mantis). Todos ellos infligen daño con forma definida y al menos parcialmente simétrico.

Una vez elegidas las mariposas con daño significativo (es decir, con forma regular o definida, y localizado exclusivamente en la zona de la falsa cabeza), se fotografiaron y ubicaron en uno de las siguientes dos conjuntos:

- 1) Ejemplares con daño localizado en la zona de la falsa cabeza y con apariencia simétrica.
- 2) Ejemplares con daño localizado en la zona de la falsa cabeza pero con apariencia asimétrica, ya sea porque sólo se presentaba en un ala o bien porque la forma del daño en ambas alas no era complementaria en lo absoluto.

Para evitar un sesgo en la medición del daño producido por depredadores, sólo se tomaron en cuenta para los análisis cuantitativos y las tasas de daño a los individuos del primer conjunto. Es posible que algunos individuos del segundo conjunto hubieran tenido en algún momento daño simétrico y después haber sufrido un segundo evento de daño (ya sea en el momento de la colecta o en la manipulación), pero es imposible estimar esta posibilidad pues los ejemplares de las colecciones provienen de técnicas de recolecta y colectores diferentes.

Una vez obtenidos los datos a partir de los ejemplares útiles, se evaluó el efecto de la complejidad de la falsa cabeza en la tasa de daño simétrico. Para ello se realizaron pruebas no paramétricas de independencia (Chi cuadrada χ^2) agrupando a las especies y a los ejemplares de acuerdo a su categoría. Asimismo, para evaluar el efecto del sexo en la tasa de daño simétrico, se realizaron pruebas de independencia (Chi cuadrada χ^2) utilizando a las especies y los ejemplares de acuerdo al sexo al que pertenecían.

4. Resultados

4.1. Resumen del contenido

El presente capítulo contiene todos los resultados obtenidos de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología y la Colección Entomológica del Museo de Zoología “Alfonso Herrera” de la Facultad de Ciencias, ambas dependencias de la UNAM. A partir de esta sección la primera muestra será abreviada como “CNIN” y la segunda como “MZFC”. Está dividido en cuatro apartados que corresponden a:

- 1) Descripción general de las muestras.
- 2) Descripción de las especies estudiadas de acuerdo a las categorías de complejidad de Robbins (1981, *ver Marco teórico*).
- 3) Correlación entre la complejidad de las falsas cabezas y el daño simétrico.
- 4) Correlación entre el sexo de los individuos y el daño simétrico.

Cada apartado se dividirá a su vez en tres subsecciones, correspondientes a la muestra CNIN, la muestra MZFC y la muestra total, utilizando en esta última a todos los ejemplares revisados de ambas colecciones. En el caso de las especies que se encontraron en ambas colecciones, se sumó el número de ejemplares tomando en cuenta sus características propias (presencia de daño, sexo, etc.).

Los datos completos se encuentran en el *Apéndice A*, pero en esta sección se presentan los más relevantes para el análisis.

4.2. Descripción general de las muestras

En este apartado se muestra de manera puntual el número de especies revisadas, el número total de ejemplares y algunas medidas de tendencia central pertinentes. Asimismo, se presenta el número total de machos y hembras de la muestra y la proporción de sexual. Finalmente, se muestra el número total de individuos con daño y el porcentaje que representa, así como las localidades más frecuentes de las que provienen dichos individuos.

Los individuos de mayor importancia en este apartado son aquellos que presentaron daño simétrico únicamente en la zona de la falsa cabeza. Sin embargo, es importante mencionar que se encontraron diferentes tipos de individuos, los cuales podrían separarse en dos grupos. El primer grupo corresponde a las cuatro categorías de individuos que no presentaron daño significativo (*ver Método*). El segundo grupo corresponde a los individuos con daño significativo, que a su vez se dividen en dos categorías:

- 1) Individuos con daño localizado en la zona de la falsa cabeza y con apariencia simétrica.
- 2) Individuos con daño localizado en la zona de la falsa cabeza pero con apariencia asimétrica, ya sea porque sólo se presentaba en un ala o bien porque la forma del daño en ambas alas no era complementaria en lo absoluto.

Es importante hacer la distinción entre estas últimas dos categorías, porque sólo los individuos que pertenecen a la primera son evidencia de ataques fallidos por parte de un depredador.

Los ejemplares con daño en la zona de la falsa cabeza y de apariencia simétrica presentaron a su vez numerosas variaciones, lo que es congruente por el hecho de que los ataques pueden ocurrir en circunstancias muy diferentes y ser producidos por distintos depredadores. La medición de la simetría fue cualitativa, lo cual significa que no se hizo una medición detallada del área y la forma perdida en ambas alas cuando había daño. Sin embargo, cuando el daño es producto del ataque de un depredador, la forma es altamente conspicua y sugerente, como se muestra en la *Figura 3*.

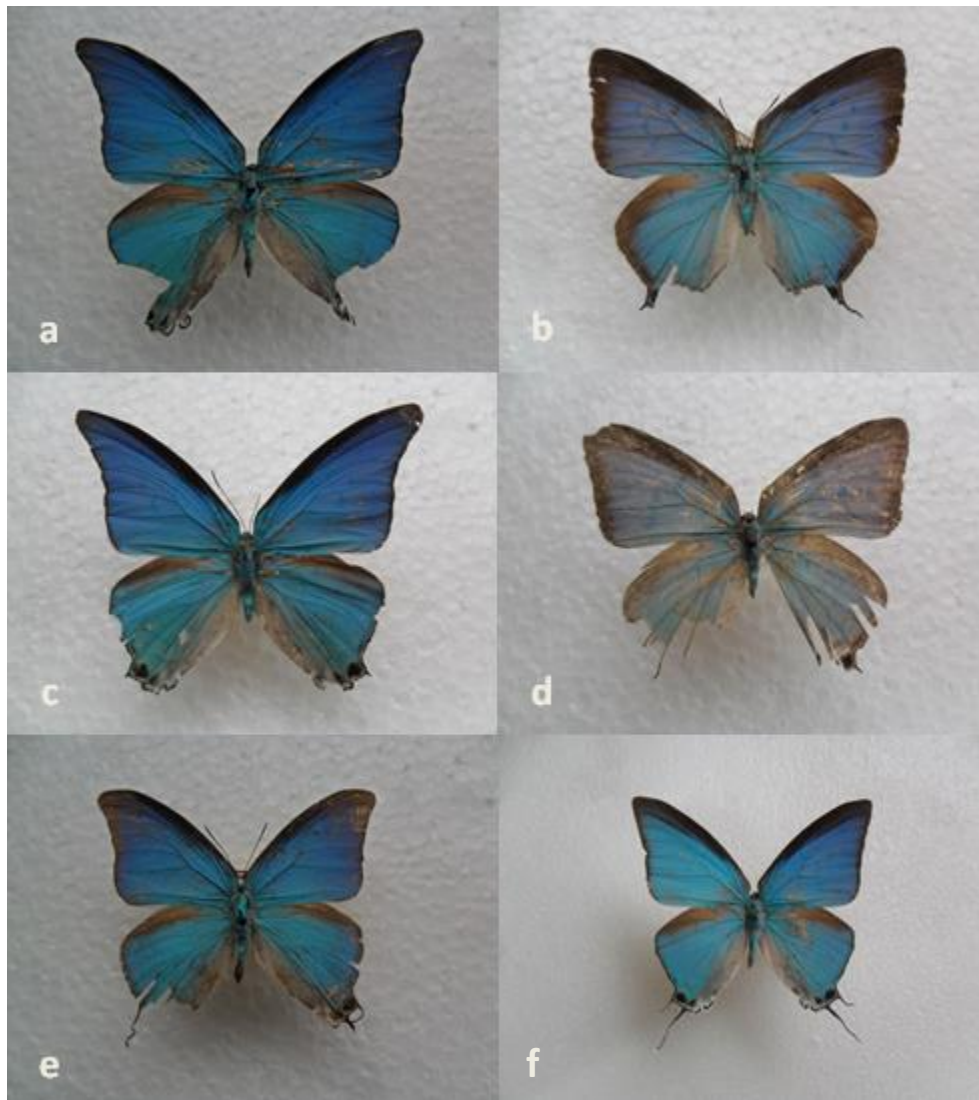


Figura 3. Diferentes tipos de daño en la zona de la falsa cabeza de los ejemplares de *Pseudolycaena damo*. Los primeros tres sugieren el ataque de un depredador **a**. Ejemplar con daño simétrico y con forma definida que sugiere daño de un depredador (probablemente un ave). **b**. Daño simétrico pero de menor magnitud. **c**. Daño simétrico pero más incipiente, sólo hubo pérdida de colas y una parte de los ocelos. **d**. Daño asimétrico, producto del maltrato en la colección. **e**. Daño asimétrico y sin forma definida. **f**. Ejemplar sin ningún tipo de daño.

Los individuos con daño simétrico provienen de distintas localidades, pero en este apartado se reportan las más recurrentes pues pueden servir como un indicio de la densidad de depredadores. Aunque distintas especies presentan individuos provenientes de la misma localidad, y por el contrario, una misma especie presenta individuos de diferentes localidades, no dejan de ser datos útiles. Sin embargo, deben tomarse con precaución pues en algunos casos las especies ocupan distintos nichos y los depredadores no son forzosamente los mismos, así como las conductas específicas pueden variar en un mismo entorno.

4.2.1. Descripción general de la muestra CNIN

En la muestra CNIN se encontraron 3722 ejemplares los que representan 80 especies. La cantidad de ejemplares por especie varió de 11 ejemplares (2 especies) hasta 258 ejemplares (1 especie), con una moda de 34, una mediana de 39 y una media de 46.5 (36.4) ejemplares por especie, aunque estos valores no se distribuyen de manera normal (Shapiro-Wilk $W = 0.74$, $P < 0.00001$).

En 53 especies los machos eran más abundantes que las hembras (porcentaje de hembras: 0%-49.1%), mientras que en 26 especies las hembras eran más abundantes (50.8%-93.3%) y en una especie los sexos estaban distribuidos por igual (*Callophrys xami*, 12 ejemplares por sexo). En total se encontraron 2229 machos (59.9 %) y 1493 hembras (40.1%)

En total se encontraron 32 ejemplares con daño simétrico exclusivamente en la zona de la falsa cabeza, lo que equivale a un 0.85% del total ($32/3722 = 0.0085$). Estos 32 individuos estuvieron distribuidos en 21 especies (26% del total), donde la especie con más individuos con daño tenía cinco, y la especie con menos tenía uno. Las localidades más frecuentes fueron Cerro Blanco y Cuetzalapan, Veracruz, cada una de ellas con siete individuos, seguidas por Chorreadero, Chiapas, y Barranca de Patla, Puebla, cada una con cinco individuos.

4.2.2. Descripción general de la muestra MZFC

Se registraron 17051 ejemplares los cuales representan 119 especies. La cantidad de ejemplares por especie varió de 10 ejemplares (una especie: *Enos thara*) hasta 1180 ejemplares (una especie: *Calycopis isobea*), con una moda de 14, una mediana de 64 y una media de 143.3 (205.7) ejemplares por especie. Estos datos tampoco se distribuyen de manera normal (Shapiro-Wilk $W = 0.62$, $P < 0.00001$).

En algunas especies fue imposible discernir la composición de sexos debido a que una buena parte de los ejemplares estaban dañados en zonas clave para la diferenciación (principalmente en la parte posterior del abdomen y las antenas). En otras especies, a pesar de estar mejor conservadas, la distinción de sexos involucraba una ardua tarea de inspección y clasificación por parte de un experto, lo cual se complicaba mucho al tener más de mil individuos. Por ello, para apegarse al objetivo principal de este proyecto, sólo se tomaron en cuenta 76 especies de las 119 (64%) para el registro de datos sobre la composición de sexos. En 57 especies los machos eran más abundantes que las hembras (porcentaje de hembras: 0%-49.5%), mientras que en 18 las hembras

eran más abundantes (52.4%-100%) y en una especie (*Atlides halesus*) los sexos estaban distribuidos por igual. En total se encontraron 5692 machos (60.04%) y 3785 hembras (39.96%).

En total se encontraron 221 ejemplares con daño simétrico exclusivamente en la zona de la falsa cabeza, lo que equivale a un 1.29% del total ($221/17053 = 0.0129$). Estos 221 individuos estuvieron distribuidos en 61 especies (51%), donde la especie con más individuos con daño tenía 18, y la especie con menos tenía 1. Las localidades más frecuentes de las que provenían los ejemplares con daño simétrico fueron Rancho “El Zorrillo”, Arteaga, Michoacán, con 34 individuos, seguido por Río Santiago, Atoyac de Álvarez, Guerrero, con 15 y Matangarán, Uruapan, Michoacán, con 13.

4.2.3. Descripción general de la muestra total

Se registraron 20775 ejemplares, los cuales representan 128 especies. La cantidad de ejemplares por especie varió de 10 ejemplares (una especie: *Enos thara*) hasta 1438 ejemplares (una especie: *Calycopis isobeon*), con una moda de 12, una mediana de 86 y una media de 162.3 (226.2) ejemplares por especie. Estos valores tampoco se distribuyen de manera normal (Shapiro-Wilk $W = 0.64$, $P < 0.00001$).

Debido a que en algunas especies de la muestra MZFC no fue posible determinar los sexos, se redujo la cantidad de especies de las que se obtuvieron datos sobre la diferencia proporcional de sexos. De esta manera, sólo se tomaron en cuenta 85 especies de las 128 que había en total (66%). En 62 especies los machos eran más abundantes que las hembras (porcentaje de hembras: 0%-49.5%), mientras que en 22 las hembras eran más abundantes (51.8%-100%) y en una especie (*Callophrys xami*) los sexos estaban distribuidos por igual. En total se encontraron 7238 machos (60.25%) y 4755 hembras (39.75%)

En total se encontraron 253 ejemplares con daño simétrico exclusivamente en la zona de la falsa cabeza, lo que equivale a un 1.21% del total ($253/20775 = 0.0121$). Estos 253 individuos estuvieron distribuidos en 67 especies (52%), donde la especie con más individuos con daño tenía 19, y la especie con menos tenía un ejemplar.

En la *Figura 4* se resume la distribución porcentual de sexos en las tres muestras. En todas ellas hay más machos que hembras, hecho que podría sugerir que en general se capturan más machos, lo cual es congruente con la conducta territorial y la mayor cantidad de riesgos en que incurren con respecto a las hembras. Pese a la mayor cantidad de machos en las muestras, en ningún caso se observó una tasa mayor de daño simétrico en machos que en hembras.

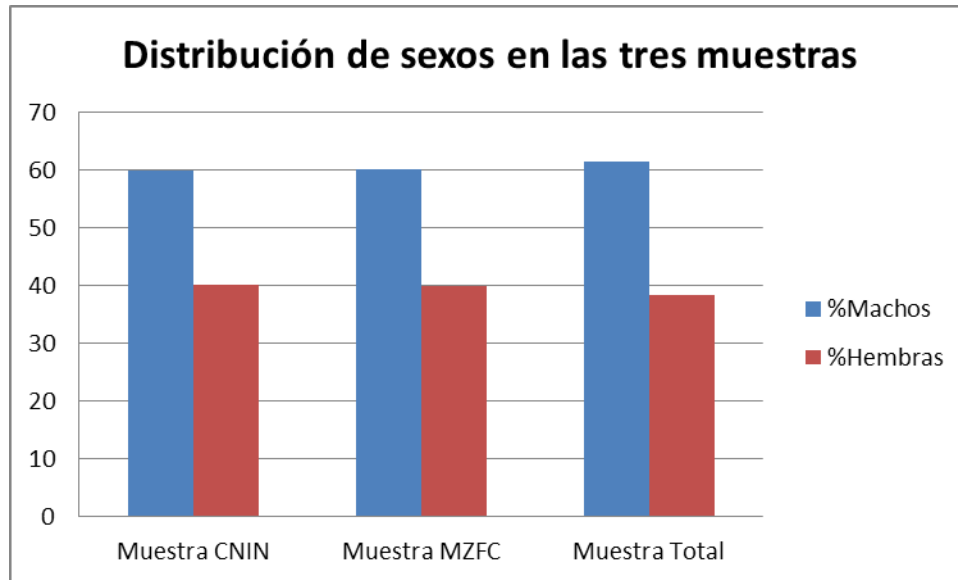


Figura 4. Distribución porcentual de sexos en la muestra CNIN, MZFC y Total. En todos los casos los machos fueron más abundantes que las hembras, en proporciones muy semejantes.

4.3. Descripción de las especies estudiadas de acuerdo a las categorías de complejidad de Robbins

En este apartado se describen las especies estudiadas de acuerdo a las cuatro categorías de complejidad de la falsa cabeza de la clasificación de Robbins (1981), quien utilizó cuatro características clave para agrupar a las especies (*ver Marco teórico*). Las especies incluidas en este estudio se distribuyen en las cuatro categorías, pero la mayoría pertenecen a la categoría 2 y 3.

En la *Figura 5* se muestran cuatro especies, de las cuales cada una representa un grado distinto de complejidad de la falsa cabeza (es decir, cada categoría). Es importante mencionar que no todas las especies se pueden circunscribir perfectamente dentro de una categoría, pues algunos de los estados de carácter utilizados para realizar la clasificación son continuos, y en la práctica esta variación puede resultar ambigua. Sin embargo, el criterio utilizado en este proyecto intenta ser lo más apegado a las características descritas por Robbins.

Asimismo, en esta sección se clasifica a los géneros de acuerdo al número de especies que pertenecen a diferentes categorías de complejidad. Por ejemplo, el género *Arawacus* presenta especies en las categorías 1 y 2, mientras que el género *Rekoa* presenta especies en las categorías 2 y 3.



Figura 5. Especies pertenecientes a las cuatro categorías de complejidad, de acuerdo a la suma de características. **a.** Especie perteneciente al Grupo Gibberosa, categoría de complejidad 1. **b.** Macho de *Rekoa meton*, categoría de complejidad 2. **c.** Macho de *Theclopsis mycon*, categoría de complejidad 3. **d.** Macho de *Erora quaderna*, categoría de complejidad 4.

4.3.1. Categorías de complejidad en la muestra CNIN

De las 80 especies de esta muestra, seis (7.5%) pertenecen a la categoría 1, 21 a la categoría 2 (26.3%), 52 a la categoría 3 (65%) y una a la categoría 4 (1.2%). Las especies están distribuidas en 35 géneros, de los cuales 21 poseen más de una especie. De esos 21 géneros, en 14 (66.7%) las especies se encuentran dentro de la misma categoría, mientras que en siete géneros (33.3%) las especies se distribuyen en dos o más categorías.

4.3.2. Categorías de complejidad en la muestra MZFC

De las 119 especies de esta muestra, siete pertenecen a la categoría 1 (5.9%), 28 a la categoría 2 (23.5%), 77 a la categoría 3 (64.7%) y siete a la categoría 4 (5.9%). Las especies están distribuidas en 46 géneros, de los cuales 24 poseen más de una especie. De esos 24 géneros, en 13 (54.2%) las especies se encuentran dentro de la misma categoría, mientras que en 11 géneros (45.8%) las especies se distribuyen en dos o más categorías.

4.3.3. Categorías de complejidad en la muestra total

La muestra total en esta sección se refiere a la suma total de las especies de la muestra CNIN y la muestra MZFC, restando las que se repiten ($80+119-71 = 128$). De las 128 especies que en total se revisaron durante este estudio, 8 pertenecían a la categoría 1 (6.2%), 29 a la categoría 2 (22.6%), 84 a la categoría 3 (65.6%) y 7 a la categoría 4 (5.4%). Las especies se reparten en 33 géneros, de los cuales 25 poseen más de una especie. De esos 25 géneros, en 14 (56%) las especies se encuentran dentro de la misma categoría, mientras que en 11 géneros (44%) las especies se distribuyen en dos o más categorías.

4.4. Correlación entre la complejidad de las falsas cabezas y el daño simétrico

En este apartado se muestra el efecto de la complejidad de la falsa cabeza en la tasa de daño simétrico presente en los ejemplares de ambas colecciones. Para ello, se realizaron dos pruebas de independencia (Chi cuadrado χ^2) por cada muestra (CNIN, MZFC y CNIN+MZFC), donde se comparan valores observados y valores esperados.

4.4.1. Análisis por especie

En el primer análisis se empleó el número total de especies en las que al menos un ejemplar presentaba daño simétrico para buscar una posible correlación con la categoría de complejidad a la que pertenecían. En otras palabras, se buscaba que el conjunto de las especies de la categoría 1 tuvieran más daño que el conjunto de las categoría 2, y ésta a su vez que la categoría 3 y 4. Sin embargo, en ninguna de las tres muestras se encontró dependencia entre las variables.

En la muestra CNIN no se encontró una asociación significativa entre el nivel de complejidad de la falsa cabeza de cada especie y la presencia de daño simétrico en la zona de la cabeza falsa en al menos un individuo de la especie (Chi cuadrado = 6.2, gl = 3, $P = 0.1$). Este resultado se repitió en la muestra MZFC (Chi cuadrado = 4.5, gl = 3, $P < 0.25$) y en la muestra total (Chi cuadrado = 3.7, gl = 3, $P < 0.5$). Estos valores se observan en la *Tabla 2*.

4.4.2. Análisis por ejemplares

En el segundo análisis se empleó el número total de ejemplares con daño simétrico en la zona de la falsa cabeza para detectar una correlación con la categoría de complejidad a la que pertenecían. Al analizar el número de individuos de cada categoría de complejidad (agrupados independientemente de la especie) que presentaban o no daño simétrico en la cabeza falsa se encontró una asociación significativa en las tres muestras, CNIN (Chi cuadrado = 19.2, gl = 3, $P < 0.001$), MZFC (Chi cuadrado = 54, gl = 3, $P < 0.001$) y en la muestra total (Chi cuadrado = 84.6, gl = 3, $P < 0.001$), lo que indica que la proporción de individuos con daño aumenta cuando la complejidad de la falsa cabeza se incrementa. Estos datos se pueden observar en la *Tabla 3*.

En las tres muestras se puede observar un patrón de mayor tasa de daño simétrico en las especies pertenecientes a la categoría 1, seguidos de la categoría 2, luego la categoría 3 y finalmente la

categoría 4 (ver Apéndice 1). Esto es consistente con los resultados de Robbins (1981) y con la hipótesis de que la falsa cabeza tiene un efecto positivo para atraer los ataques de depredadores a esa zona, es decir, tiene una función parasemática. Sin embargo, esto sólo se puede observar al utilizar a los individuos agrupados y no a las especies.

Tabla 2. Número de especies con presencia de al menos un individuo con daño simétrico en la falsa cabeza en las tres muestras. No hay asociación significativa de las especies con la categoría de complejidad a la que pertenecen (CNIN $\chi^2 = 6.2$, $P = 0.1$; MZFC $\chi^2 = 4.5$, $P < 0.25$; CNIN+MZFC $\chi^2 = 3.7$, $P < 0.5$).

| Muestra CNIN | | | |
|--------------------------|-----------------------|-----------------------|-------|
| Categoría de complejidad | n.º Especies con daño | n.º Especies sin daño | TOTAL |
| 1 | 4 | 2 | 6 |
| 2 | 6 | 15 | 21 |
| 3 | 11 | 41 | 52 |
| 4 | 0 | 1 | 1 |
| TOTAL | 21 | 59 | 80 |
| Muestra MZFC | | | |
| 1 | 6 | 1 | 7 |
| 2 | 16 | 12 | 28 |
| 3 | 36 | 41 | 77 |
| 4 | 3 | 4 | 7 |
| TOTAL | 61 | 58 | 119 |
| Muestra total | | | |
| 1 | 6 | 2 | 8 |
| 2 | 18 | 11 | 29 |
| 3 | 40 | 44 | 84 |
| 4 | 3 | 4 | 7 |
| TOTAL | 67 | 61 | 128 |

Tabla 3. Número de ejemplares con daño simétrico en la falsa cabeza en las tres muestras. En todos los casos hay una asociación significativa con la categoría de complejidad a la que pertenecen (CNIN $\chi^2 = 19.2$, $P < 0.001$; MZFC $\chi^2 = 54$, $P < 0.001$; CNIN+MZFC $\chi^2 = 84.6$, $P < 0.001$)

| Muestra CNIN | | | |
|--------------------------|---------------------|---------------------|-------|
| Categoría de complejidad | Ejemplares con daño | Ejemplares sin daño | TOTAL |
| 1 | 10 | 332 | 342 |
| 2 | 8 | 1022 | 1030 |
| 3 | 14 | 2305 | 2319 |
| 4 | 0 | 31 | 31 |
| TOTAL | 32 | 3690 | 3722 |
| Muestra MZFC | | | |
| 1 | 39 | 1240 | 1279 |
| 2 | 83 | 4559 | 4642 |
| 3 | 94 | 10363 | 10457 |
| 4 | 5 | 670 | 675 |
| TOTAL | 221 | 16830 | 17053 |
| Muestra total | | | |
| 1 | 49 | 1572 | 1621 |
| 2 | 91 | 5581 | 5672 |
| 3 | 108 | 12668 | 12776 |
| 4 | 5 | 701 | 706 |
| TOTAL | 253 | 20522 | 20775 |

4.5. Correlación entre el sexo de los individuos y el daño simétrico

En este apartado se muestra el posible efecto del sexo en la tasa de daño simétrico en la zona de la falsa cabeza. Las diferencias conductuales entre machos y hembras en la subfamilia Theclinae hacen que los sean machos más proclives a la depredación y por tanto que sea más probable encontrar daño simétrico como evidencias de ataques fallidos (*ver Marco Teórico*). Asimismo, de acuerdo a la hipótesis de la dependencia de la complejidad de la falsa cabeza y la tasa de daño simétrico, se prevé que los machos de la categoría 1 de complejidad tendrán proporcionalmente más huellas de ataques fallidos que los machos de las demás categorías.

Al igual que en el anterior, en este apartado se presentan dos tipos de análisis, uno utilizando a los ejemplares de todas las especies, y otro utilizando a los ejemplares de las especies en las cuales había por lo menos un individuo con daño; por tanto, la muestra del segundo análisis fue más reducida en ejemplares totales pero con la misma cantidad de ejemplares con daño. Debido a que en la muestra MZFC había algunas especies en las que no se pudo determinar la composición de sexos de los ejemplares revisados, se tomaron únicamente en cuenta para ambos análisis a las especies donde sí se conocía dicha proporción sexual. Por tanto, también en la muestra total (MZFC+CNIN) hubo una reducción de especies empleadas para su análisis.

4.5.1. Primer análisis de correlación entre sexo y tasa de daño simétrico

Al igual que en las pruebas de independencia de la categoría de complejidad con la tasa de daño simétrico, en este análisis se realizó una prueba de Chi cuadrado para evaluar la correlación entre el sexo de los individuos y la tasa de daño simétrico. En las tres muestras no se encontró una asociación significativa entre el sexo y la tasa de daño simétrico: CNIN (Chi cuadrado=0.003, $gl = 1$, $P < 0.975$), MZFC (Chi cuadrado= 0.014, $gl = 1$, $P < 0.95$) y muestra total (Chi cuadrado= 0.048, $gl = 1$, $P < 0.9$). (Tabla 4).

Tabla 4. Número de ejemplares con daño y sin daño en todas las especies donde se conocía la composición de sexos. No hay asociación significativa entre el sexo y la tasa de daño simétrico en ninguna de las tres muestras (CNIN $\chi^2 = 0.003$, $P < 0.975$; MZFC $\chi^2 = 0.014$, $P < 0.95$; CNIN+MZFC $\chi^2 = 0.048$, $P < 0.9$).

| Muestra CNIN | | | |
|----------------------|---------------------|---------------------|-------|
| Sexo | Ejemplares con daño | Ejemplares sin daño | TOTAL |
| Machos | 19 | 2210 | 2229 |
| Hembras | 13 | 1480 | 1493 |
| TOTAL | 32 | 3690 | 3722 |
| Muestra MZFC | | | |
| Machos | 84 | 5608 | 5692 |
| Hembras | 57 | 3728 | 3785 |
| TOTAL | 141 | 9336 | 9477 |
| Muestra total | | | |
| Machos | 102 | 7136 | 7238 |
| Hembras | 65 | 4710 | 4775 |
| TOTAL | 167 | 11846 | 12013 |

4.5.2. Segundo análisis de correlación entre sexo y tasa de daño simétrico

Debido a la enorme cantidad de ejemplares sin daño en las especies utilizadas en el análisis anterior, se realizó un segundo análisis en donde se utilizaran únicamente a las especies donde había por lo menos un ejemplar con daño. Esto se realizó con la finalidad de reducir la cantidad de ejemplares sin daño pero conservar el mismo número de individuos con daño, a pesar de lo cual se encontró el mismo resultado que en el análisis anterior para las tres muestras, en donde no se encontró una asociación entre el sexo de los especímenes y la tasa de daño simétrico: CNIN (Chi cuadrado= 0.0001, $gl = 1$, $P = 0.99$), MZFC (Chi cuadrado= 0.09, $gl = 1$, $P < 0.9$) y en la muestra total (Chi cuadrado= 0.37, $gl = 1$, $P < 0.75$). (Tabla 5).

Tabla 5. Número de ejemplares con daño y sin daño en las especies donde había por lo menos un individuo con daño. No hay asociación significativa entre el sexo y la tasa de daño simétrico en ninguna de las tres muestras (CNIN $\chi^2 = 0.0001$, $P = 0.99$; MZFC $\chi^2 = 0.09$, $P < 0.9$; CNIN+MZFC $\chi^2 = 0.37$, $P < 0.75$).

| Muestra CNIN | | | |
|----------------------|---------------------|---------------------|-------|
| Sexo | Ejemplares con daño | Ejemplares sin daño | TOTAL |
| Machos | 19 | 814 | 833 |
| Hembras | 13 | 559 | 572 |
| TOTAL | 32 | 1373 | 1405 |
| Muestra MZFC | | | |
| Machos | 84 | 4345 | 4429 |
| Hembras | 57 | 3112 | 3169 |
| TOTAL | 141 | 7457 | 7598 |
| Muestra total | | | |
| Machos | 102 | 5512 | 5614 |
| Hembras | 65 | 3876 | 3941 |
| TOTAL | 167 | 9388 | 9555 |

4.5.3. Correlación entre sexo y tasa de daño simétrico de acuerdo a la categoría de complejidad

En este apartado se presentan datos adicionales de manera descriptiva, en donde se incluye la categoría de complejidad de las especies además del sexo de los individuos y la tasa de daño simétrico. En la *Tabla 6* se compara el número de especies en donde el daño se distribuyó únicamente en machos, únicamente en hembras, o bien en ambos sexos en las tres muestras. En todas ellas fue posible incluir a todas las especies (a pesar de que en la muestra CNIN y la total no se conocía la composición de sexos de todas las especies) debido a que se identificó el sexo de todos los ejemplares que presentaron daño simétrico en la zona de la falsa cabeza, incluso cuando no se identificó el sexo en los ejemplares que **no** tuvieron daño.

En la mayoría de los casos el daño ocurrió únicamente en machos o en ambos sexos, pero las especies con daño únicamente en hembras son menos de la mitad que en machos en la muestra total. Sin embargo, el daño en ambos sexos es casi tan recurrente como el daño únicamente en machos.

Si se compara el porcentaje total de machos y hembras con daño, los resultados son muy similares a pesar de que las muestras tenían aproximadamente un 20% más de machos en total. No se puede observar una diferencia significativa en la proporción de daño por sexo, aunque sí se conserva la significancia en la correlación de la tasa de daño simétrico y la categoría de complejidad a la que pertenecen los individuos. Esto se puede apreciar en la *Tabla 7*.

Tabla 6. Distribución del daño entre los sexos en todas las especies de las tres muestras. La mayoría de las especies concentran daño en ambos sexos o únicamente en machos.

| Muestra CNIN | | | | | |
|--------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|-------------------|------------|
| Categoría de complejidad | Especies con daño en ambos sexos | Especies con daño sólo en machos | Especies con daño sólo en hembras | Especies sin daño | TOTAL |
| 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 6 |
| 2 | 1 | 3 | 2 | 15 | 21 |
| 3 | 1 | 6 | 4 | 41 | 52 |
| 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| TOTAL | 4 | 10 | 7 | 59 | 80 |
| Muestra MZFC | | | | | |
| 1 | 5 | 1 | 0 | 1 | 7 |
| 2 | 6 | 4 | 6 | 12 | 28 |
| 3 | 11 | 19 | 6 | 41 | 77 |
| 4 | 1 | 2 | 0 | 4 | 7 |
| TOTAL | 23 | 26 | 12 | 58 | 119 |
| Muestra total | | | | | |
| 1 | 5 | 1 | 0 | 2 | 8 |
| 2 | 10 | 4 | 4 | 11 | 29 |
| 3 | 12 | 20 | 8 | 44 | 84 |
| 4 | 1 | 2 | 0 | 4 | 7 |
| TOTAL | 28 | 27 | 12 | 61 | 128 |

Tabla 7. Porcentaje de machos y hembras con daño de acuerdo a la categoría en las tres muestras. Los porcentajes son muy similares a pesar de existir aproximadamente 20% más de machos en todas las muestras.

| Muestra CNIN | | | | | | |
|----------------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|-------------------|--------------------|
| Categoría | Machos con daño | Machos sin daño | Hembras con daño | Hembras sin daño | % Machos con daño | % Hembras con daño |
| 1 | 6 | 200 | 4 | 132 | 2.91 | 2.94 |
| 2 | 5 | 559 | 3 | 463 | 0.88 | 0.64 |
| 3 | 8 | 1435 | 6 | 870 | 0.55 | 0.68 |
| 4 | 0 | 16 | 0 | 15 | 0 | 0 |
| TOTAL | 19 | 2210 | 13 | 1480 | 4.34 | 4.26 |
| Muestra MZFC | | | | | | |
| 1 | 21 | 800 | 13 | 382 | 2.55 | 3.29 |
| 2 | 22 | 1764 | 28 | 1441 | 1.23 | 1.9 |
| 3 | 39 | 2843 | 16 | 1843 | 1.35 | 0.86 |
| 4 | 2 | 201 | 0 | 62 | 0.98 | 0 |
| TOTAL | 84 | 5608 | 57 | 3728 | 6.11 | 6.05 |
| Muestra total | | | | | | |
| 1 | 27 | 1000 | 17 | 514 | 2.62 | 3.2 |
| 2 | 27 | 2191 | 28 | 1763 | 1.21 | 1.56 |
| 3 | 46 | 3744 | 20 | 2371 | 1.21 | 0.83 |
| 4 | 2 | 201 | 0 | 62 | 0.98 | 0 |
| TOTAL | 102 | 7136 | 65 | 4710 | 6.02 | 5.59 |

5. Discusión y conclusiones

5.1. Resumen del contenido

Los resultados de esta investigación fueron obtenidos a partir de la revisión de ejemplares de museo en dos colecciones entomológicas de la UNAM. En ellas se contabilizó el número total de mariposas que presentaron daño simétrico en la zona de la falsa cabeza (como indicio del ataque de un depredador), y mediante una prueba de independencia de variables Chi cuadrado, se buscó una correlación con la categoría de complejidad de las falsas cabezas y el sexo de los individuos.

De acuerdo con el estudio realizado por Robbins (1981), se encontró una correlación entre la tasa de daño simétrico y la categoría de complejidad de las falsas cabezas, lo cual apoya la hipótesis de la función parasemática de las falsas cabezas. Sin embargo, el daño total hallado en esta investigación fue mucho menor proporcionalmente al descrito por Robbins. Por otro lado, la inclusión del sexo como variable es un aspecto novedoso, pues en la subfamilia Theclinae existen diferencias conductuales respecto a la territorialidad y conservación de un sitio de percha entre machos y hembras. Sin embargo, no se halló una correlación entre el sexo y la tasa de daño simétrico, lo cual sugiere que las hembras son igualmente propensas al ataque de los depredadores.

A continuación se discuten las ventajas y desventajas del método de revisión de ejemplares de museo, así como el análisis de la complejidad de las falsas cabezas y el sexo en relación a la tasa de daño simétrico. Finalmente, se añaden perspectivas propias respecto a la función específica de las falsas cabezas y se proponen algunos estudios complementarios.

5.2. Análisis de la calidad de las muestras y de la baja tasa de daño simétrico registrado

En ambas colecciones los ejemplares montados provenían de entornos muy diversos y cada uno contaba con características muy diferentes. En primer lugar, la antigüedad de los ejemplares (es decir, la fecha en que fueron montados) y su procedencia fue muy variable, e incluso varios de ellos habían pertenecido previamente a colecciones particulares o de otras instituciones. En segundo lugar, la localidad en la que fueron colectados también varió considerablemente de individuo a individuo, así como la fecha del año en la que ocurrió dicho evento. Finalmente, las condiciones microecológicas en las que se encontraba cada uno de los ejemplares capturados (humedad, altura, densidad de vegetación, etc.) pudieron haber tenido un efecto en el estado final del individuo.

Lo anteriormente descrito sirve para resaltar la gran heterogeneidad de las muestras utilizadas para la obtención de los datos. Esto es particularmente importante porque la tasa de daño simétrico en la zona de la falsa cabeza fue mucho más baja de lo esperado, tomando en cuenta los reportes que otros autores han presentado de este fenómeno (Robbins, 1981; Tonner *et al.*, 1993). La expectativa de encontrar una tasa mayor de daño simétrico fue principalmente formulada a partir de los resultados de Robbins, quien realizó observaciones en campo para correlacionar la tasa de daño simétrico con la complejidad de la falsa cabeza en varias especies. En su estudio, Robbins colectó 1024 especímenes pertenecientes a 125 especies en un lapso de 5 semanas, en Villavicencio, Meta, Colombia (*Tabla 8*).

Tabla 8. Número y porcentaje de especímenes con daño simétrico en las alas posteriores para los rangos de engaño predichos. Tomada de Robbins (1981).

| Rango | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---------------------------|------|------|-----|-----|
| n°. especímenes sin daño | 51 | 257 | 528 | 107 |
| n°. especímenes con daño | 15 | 36 | 26 | 4 |
| % de especímenes con daño | 22.7 | 12.3 | 4.7 | 3.6 |

Los datos mostrados en la *Tabla 8* son considerablemente diferentes a los reportados en esta investigación. El porcentaje de especímenes con daño en el rango 1 (lo cual ha sido llamado categoría de complejidad 1) es de 22.7%, mientras que en la muestra total de este estudio, el porcentaje de especímenes con daño en la categoría 1 fue de apenas 3.02% (*Tabla 3*). De igual manera, los porcentajes de especímenes con daño en las categorías 2, 3 y 4 son contrastantes con los hallados en esta investigación, que fueron 1.6%, 0.84% y 0.7% respectivamente, para la muestra total. En cambio, las proporciones en las que encontró individuos de cada categoría de complejidad fueron muy similares, excepto en la categoría 4, la cual presentó el menor número de ejemplares.

¿Por qué, entonces, la tasa de daño simétrico en esta investigación es tan baja comparada con los datos obtenidos por Robbins? Esto probablemente se deba a múltiples causas que se pueden separar en ‘artificiales’ y ‘naturales’. Las causas artificiales se relacionan con el uso y manejo que se le dio a los ejemplares por parte de los colectores y los curadores de la colección, mientras que las causas naturales son aquellas que pudieron haber ocurrido sin la intervención humana. A continuación se describe a detalle cada una de ellas.

5.2.1. Causas artificiales

La actividad humana en la elaboración de una colección entomológica inevitablemente introduce un sesgo en cualquiera de sus fases, desde la captura de los especímenes hasta su montaje y exposición final en el museo. Sin embargo, no se puede estimar con exactitud la influencia que éste pudo haber tenido en los resultados.

El primer tipo de sesgo que puede existir es al momento de la captura. El método de colecta empleado para cada una de las especies incluidas en esta investigación pudo variar, y en algunos casos incluso pudo haber tenido un mal diseño. Por ejemplo, es posible que los colectores eligieran áreas de fácil acceso (zonas con asentamientos humanos, zonas de amortiguamiento, etc.) donde la cantidad de depredadores fuera baja como para encontrar un gran número de ataques fallidos en las mariposas. A su vez, si el diseño del método varió considerablemente en cada una de las colectas (algunos utilizando cuadrantes, otros muestreo *ad libitum*), entonces el resultado sería muy heterogéneo, a veces favoreciendo la captura de ejemplares en entornos con mala representatividad de depredadores. Otra posibilidad es que los colectores capturaran únicamente a las mariposas más conspicuas y que por lo tanto eran más fáciles de perseguir. De existir daño dirigido a la zona de la falsa cabeza, puede ocurrir que en numerosos ejemplares su

capacidad de vuelo se vea mermada, o bien toda su actividad en general, y por tanto pasen desapercibidos para el colector.

Asumiendo que todos los muestreos realizados para capturar a los ejemplares que ahora se encuentran en ambas colecciones fueron sistemáticos y adecuados, aún existe una gran posibilidad de que al momento del montaje éstos sufrieran otro tipo de sesgo. Por ejemplo, que por cuestiones de orden e incluso estéticas, el curador seleccionara solamente a los ejemplares mejor preservados para ser montados en alfileres entomológicos, mientras que los demás especímenes podrían ser empleados en otros fines.

Finalmente, la manipulación que los ejemplares reciben desde el momento de la colecta hasta su consulta por investigadores puede introducir otro sesgo. Durante la elaboración de este trabajo, se pudo apreciar repetidamente la fragilidad de cada una de las mariposas y las condiciones a las que están sujetas, y es por tanto plausible pensar que una parte de los especímenes observados no tuvieron daño simétrico porque la zona de la falsa cabeza sufrió daño *a posteriori* por mala manipulación, dejando una huella asimétrica. Esto es aún más probable si se toma en cuenta que la zona de la falsa cabeza es más endeble y por tanto más susceptible de romperse que el resto del organismo (Robbins, 1980). Más aún, en algunas especies se contabilizó el número de individuos que tuvieron daño asimétrico en la zona de la falsa cabeza como referencia. Por ejemplo, en *Pseudolycaena damo* 27 mariposas presentaron daño, pero en nueve el daño no era simétrico, mientras que en *Theritas mavors* seis presentaron daño, en todas asimétrico o de forma no claramente definida.

5.2.2. Causas naturales

Además de las eventuales causas artificiales que pudieron haber afectado la tasa de daño simétrico encontrada, otro tipo de factores deben tomarse en cuenta en esta discusión. Al no tratarse de un método experimental donde las variables están controladas, cabe la posibilidad de que algunas condiciones ecológicas afectaran el desempeño de los depredadores para realizar un ataque efectivo, o bien el de las mariposas para escapar en mayor cantidad de ocasiones. También puede ser que las mariposas escaparan menos y que por tanto no hubiera rastro de ataques fallidos, sino únicamente ataques exitosos que no se pueden cuantificar con este método. Un análisis profundo de estos aspectos sería útil pero se encuentra fuera de los objetivos de la presente investigación, debido al tiempo y recursos necesarios. Sin embargo, vale la pena explicar brevemente algunas conjeturas al respecto.

Una posibilidad es que algunas especies incluidas en esta investigación presenten coloración aposemática que evite que sus depredadores las ataquen con frecuencia. La presencia de toxinas, el sabor desagradable y el mimetismo batesiano son relativamente comunes en las diversas familias de lepidópteros. Sin embargo, DeVries (2001) señala que pese al gran porcentaje que representan los licénidos del total de mariposas, muy pocas especies están documentadas que son aposemáticas, en contraste con los papiliónidos, piéridos y ninfálidos donde aproximadamente son el 20-25%. Algunas especies de licénidos de las que se tiene registro de aposematismo pertenecen al género *Eumaeus*, como *E. childrenae* (Contreras-Medina et al., 2003), *E. atala*

(Bowers y Larin, 1989) *E. minyas* (Castillo-Guevara, 2002), así como la especie *Erikssonina acraeina* (Henning, *et al.*, 1993). Todas ellas consiguen las toxinas a partir de las plantas que consumen cuando son larvas, como cícadras en el caso de las especies del género *Eumaeus* (New, 1993). Sin embargo, se argumenta que precisamente la baja frecuencia de aposematismo entre los licénidos se debe principalmente al hecho de que la falsa cabeza actúa como estrategia alternativa para evitar la depredación, por lo que el parasematismo ha sustituido al aposematismo en su función. De cualquier manera, ninguna de las especies antes mencionadas está incluida en este trabajo, por lo que estas consideraciones deberían tomarse en cuenta sólo si se retomara este método con un número aumentado de especies, incluyendo a los pocos licénidos aposemáticos.

Otra posibilidad es que sólo algunas de las localidades en las que fueron colectados los especímenes tuvieran una gran abundancia de depredadores. Por ejemplo, la mayor parte de los individuos con daño simétrico en la muestra MZFC (34/221) provenían del “Rancho el Zorrillo”, en Arteaga, Michoacán. Dicha localidad puede ser similar ecológicamente a Villavicencio, Colombia (donde Robbins realizó su estudio) y por tanto aportar datos semejantes.

En suma, no es posible determinar en qué grado las causas naturales y artificiales afectaron la presencia de daño al momento de la revisión de los ejemplares, pero la observación de algunos ejemplares con daño asimétrico, la fragilidad que mostraron las mariposas durante su revisión y la antigüedad de algunos especímenes sugieren que no todos los individuos registrados se encontraron en su estado original, y que información como el daño simétrico pudo haber desaparecido desde el momento de su colecta e incluso posteriormente.

El estudio hecho en Colombia por Robbins está respaldado por otro elaborado por él mismo en Panamá, donde se distribuyen las mismas especies en general. En cambio, el presente trabajo es novedoso en el sentido de que no se habían utilizado colecciones de museo para cuantificar el daño.

El método de revisión de ejemplares de museo, a pesar de sus limitantes, cuenta con las siguientes ventajas:

- 1) El número de especies que se pueden analizar, en función al tamaño de la colección y su antigüedad es mucho mayor, debido a que provienen de diferentes localidades, estados e incluso países.
- 2) La cantidad de ejemplares que se pueden muestrear es también mucho mayor, basta comparar este trabajo con el de Robbins en Colombia, donde el tamaño de muestra es 20 veces menor.
- 3) Los recursos económicos y de tiempo pueden reducirse considerablemente, pues el trabajo de campo y curación ya está hecho.
- 4) Pese al sesgo inducido por la manipulación humana, el método todavía es sensible para detectar diferencias estadísticamente significativas en las tasas de daño de acuerdo al grado de complejidad de las falsas cabezas.

El punto 4 es quizá el más importante para suponer la efectividad del método al momento de medir otro tipo de variables, como el sexo en relación a la complejidad de las falsas cabezas, aunque lo ideal sería añadir observaciones de campo y pruebas experimentales para obtener resultados concluyentes.

5.3. Análisis de la correlación entre la complejidad de las falsas cabezas y la tasa de daño simétrico

Como se mencionó anteriormente, el método de revisión de ejemplares de museo fue efectivo para hallar una correlación entre la categoría de complejidad de las falsas cabezas y la tasa de daño simétrico, al igual que en el estudio de Robbins en Colombia. Antes de hacer un análisis profundo de los resultados, es conveniente discutir la validez de la complejidad como variable independiente y de los criterios utilizados para definir cada uno de los rangos o categorías de complejidad.

5.3.1. Clasificación de Robbins y criterios empleados

Respecto a la validez de la complejidad de las falsas cabezas como variable independiente, Robbins (1981) menciona que, al existir una gran variación en la presencia y tipos de componentes de la falsa cabeza, es probable que el engaño de los diferentes tipos de falsas cabezas ejercen sobre los depredadores varíe en consecuencia. Asimismo, establece que el conteo de especímenes con daño simétrico (al igual que se realizó en esta investigación) es válido debido a que las especies pertenecientes a diferentes categorías de complejidad no difieren considerablemente a nivel conductual. Todas, o al menos la gran mayoría de las especies utilizadas tanto en esta investigación como en la de Robbins, realizan el movimiento sagital de las alas posteriores que atrae la atención de los depredadores.

Sobre los criterios utilizados para realizar la clasificación en las distintas categorías de complejidad (ocelos, colas, ángulo anal evertido y líneas convergentes al ángulo anal), es importante mencionar que los cuatro tenían el mismo nivel de ponderación. Sin embargo, Robbins (1981) reconoce que normalmente las especies tienen los caracteres agrupados de tal forma que los de la categoría 2 carecen de la eversión del ángulo anal, mientras que los de la categoría 3 además carecen de las líneas convergentes (ver *Marco teórico*). Asimismo, las características empleadas para la clasificación no estaban perfectamente definidas en cada una de las especies; por ejemplo, en *Pseudolycaena damo* no existen líneas convergentes (por lo que fue catalogada como categoría de complejidad 2), pero sí franjas discontinuas de manchas que, desde ciertos ángulos, pareciera que sí conducen la atención a la parte posterior del individuo.

De cualquiera manera, existe la posibilidad de que en la naturaleza estas características, si se toman por separado, no engañen con la misma magnitud a los depredadores; dicho de otra forma, puede ser que con la presencia únicamente de ocelos y las conductas asociadas a la falsa cabeza (por ejemplo, percheo con alas cerradas y movimiento sagital de las alas posteriores) se obtenga un efecto muy similar al de poseer todos los componentes.

Los ocelos por sí solos pueden servir para atraer daño de depredadores, como demostró Carpenter (1942) al observar ataques de aves dirigidos específicamente a los ocelos en mariposas de la familia Satyrinae. Asimismo, Wourms y Wasserman (1985) reportaron ataques de arrendajo azul a patrones alares con únicamente ocelos (artificiales) en la mariposa *Pieris rapae* (Pieridae). Por otro lado, Kodandaramaiah (2011) sugiere que los ocelos marginales (los que son abundantes a lo largo del margen alar en distintas especies, especialmente de la familia Nymphalidae) atraen la atención de los depredadores por el hecho de ser más conspicuos que el resto del ala. Esta última explicación podría ser válida también para los ocelos presentes en las falsas cabezas, aún si no cumplen el rol de imitar perfectamente una cabeza, sino de ser más conspicuo que el resto del individuo.

Los resultados en el estudio de Robbins y los obtenidos aquí no apoyan esta última hipótesis, pues el daño simétrico fue más frecuente en especies que presentaban todos los componentes de la falsa cabeza. Sin embargo, la presencia de múltiples especies pertenecientes a las categorías de complejidad 2 y 3, plantean una pregunta que el mismo Robbins ya había destacado: ¿por qué existen cuatro categorías y no todas tienden a ser categoría 1? A esta pregunta, él ofrece las siguientes respuestas (ver Robbins, 1981 y referencias en él):

- 1) Retraso en la evolución de los patrones alares por causas genéticas, como falta de variación en el acervo genético o por pleiotropía.
- 2) Los factores ecológicos pueden ser responsables de la variación de distintas maneras.
 - a) El contraste de colores que existe en especies pertenecientes a la categoría uno de complejidad, en particular el blanco y negro (como en *Arawacus*), puede ser más conspicuo para los depredadores que cazan mediante la vista, pero más engañoso una vez que la mariposa es detectada. Así, la capacidad de engaño compensa la desventaja de ser conspicuo.
 - b) Los patrones alares pueden estar correlacionados con la palatabilidad o sabor agradable de una mariposa. Si algunos licénidos son capaces de capturar toxinas, pueden ocasionar que el depredador coma únicamente las alas posteriores y aprenda a evitar alimentarse de ellos.
 - c) La hipótesis de diversidad de aspectos y la hipótesis de anomalía predicen que la diversidad de patrones alares reduce la eficiencia de los depredadores porque se confunden o sorprenden.
 - d) Los patrones alares pueden ser producto de presiones de selección adicionales a la depredación, como termorregulación o selección sexual.

Respecto a la causa genética, Robbins establece que es poco factible que esta sea una explicación generalizada debido a que los patrones alares, que conducen a la categoría de complejidad 1 de las falsas cabezas, han evolucionado independientemente en el Neotrópico (Robbins, 1981). Además, especies muy relacionadas filogenéticamente tienen diferentes patrones alares, e incluso muchas especies representan patrones intermedios, como en el caso del género *Rekoa* (Robbins, 1991). Por tanto, parece ser más factible que los factores ecológicos sean la respuesta a esta cuestión. Con respecto al punto de la correlación entre los patrones alares y la palatabilidad o

presencia de toxinas, se discutió anteriormente que en la mayoría de licénidos no existe aposematismo o presencia de toxinas en adultos porque las falsas cabezas cumplen con el rol antidepredatorio de diferente manera. Sin embargo, las otras tres explicaciones dentro de los factores ecológicos tienen un mejor sustento.

Ricklefs y O'Rourke (1975) establecen que la selección apostática (es decir, selección dependiente de las frecuencias inducida por la presión de un depredador) tiende a provocar el incremento en la diversidad de una población de presas. Por su parte, algunos investigadores han comprobado el papel de algunos patrones alares, particularmente de los ocelos grandes en la selección sexual. Por ejemplo, Breuker y Bakerfield (2002) demostraron que las hembras de *Bicyclus anynana* (Nymphalidae) preferían a los machos con ocelos más grandes, mientras que Robertson y Monteiro (2005) demostraron que las hembras preferían los ocelos con mayor reflectancia de luz ultravioleta durante la temporada de lluvias. En cuanto a la termorregulación, Kingsolver (1985) propone un modelo en el que diferentes especies del género *Pieris* (Pieridae) controlan su temperatura corporal de acuerdo al grado de melanización de las alas, algunas utilizando dicha proteína para absorber y otras para disipar el calor.

Si bien los ejemplos anteriores sirven para demostrar que los patrones alares también están determinados por presiones selectivas de termorregulación y selección sexual, son nulos los estudios que utilicen licénidos con falsas cabezas como modelos para explicar dicha función. Las posibles explicaciones planteadas por Robbins siguen siendo especulativas, y en ese sentido se plantean en esta investigación otras posibilidades. Respecto a los costos que implica pertenecer a la categoría de complejidad 1, podría añadirse un posible costo metabólico para producir los componentes de la falsa cabeza o incluso para volar. La presencia de varias especies pertenecientes a la categoría 4 (con una o cero características de la falsa cabeza) pueden servir como indicio para explicar los *trade-offs* a los que pueden estar sometidas las diferentes especies de licénidos.

Es posible también que todas las explicaciones antes mencionadas actúen al mismo tiempo en ciertas especies, pues no son mutuamente excluyentes. De cualquier manera, es necesario conducir otro tipo de experimentos y observaciones para poder responder la pregunta de la existencia de diferentes categorías de complejidad. Por lo pronto, la clasificación ideada por Robbins fue útil en los estudios de Colombia y Panamá, y también resultó ser eficiente en el método empleado en esta investigación, donde las especies pertenecientes a la categoría de complejidad 1 registraron una mayor tasa de daño simétrico con respecto a las demás categorías.

5.3.2. Categorías de complejidad en los distintos géneros

Un aspecto notable, derivado de la clasificación de Robbins, es la pertenencia de diversas especies de un mismo género a las distintas categorías de complejidad. En la muestra CNIN, del total de géneros en los que había más de una especie, el 33.3% estaban distribuidas en más de una categoría de complejidad. Dicho porcentaje es aún mayor en la muestra MZFC (45.8%) y en la muestra total (44%). El hecho de que una tercera parte de las especies, o casi la mitad pertenezcan

a distintas categorías de complejidad, habla de la rapidez con que los caracteres relacionados con las cabezas falsas evolucionan.

Robbins (1985) señaló la evolución convergente de los patrones alares en licénidos (al menos 20 veces en el Neotrópico), y en riodínidos, donde se presentan conducta asociadas a las falsas cabezas de manera ligeramente. Por ello, y por los porcentajes antes mencionados, es que es factible que los caracteres asociados a las falsas cabezas estén bajo continuas presiones de selección, principalmente depredación, y por ello evolucionen rápidamente en distintas especies.

5.3.3. Correlación entre complejidad y tasa de daño simétrico en las especies

En los resultados se muestra una correlación entre la tasa de daño simétrico y la complejidad de las falsas cabezas únicamente cuando se utiliza a los ejemplares agrupados y no a las especies. Este resultado proviene del hecho de que el daño observado estuvo concentrado en algunas especies, mientras que en otras no se halló un solo ejemplar con daño. Al observar la *Tabla 2*, se puede apreciar que aunque en la muestra MZFC y la muestra total la mayoría de las especies tuvieron al menos un ejemplar con daño, el número de especies con daño no varió de manera proporcional con respecto al total por cada categoría de complejidad. La pregunta que surge a partir de esta observación es: ¿por qué en algunas especies se concentran muchos ejemplares con daño, mientras que en otras no hay ni uno solo, independientemente de la categoría de complejidad a la que pertenecen?

Una posible respuesta es que la cantidad de ejemplares observados por especie fue muy variable, desde 10 en *Enos thara* hasta 1438 en *Calycopis isobea* en la muestra total. Estas dos especies, que representan el mínimo y el máximo en cantidad de individuos, son además ejemplos de la presencia de daño, pues en la primera no se observó un solo ejemplar y en la segunda había 13. Esta diferencia abrupta puede deberse a que en la segunda especie había 140 veces más ejemplares, por lo que la probabilidad de encontrar uno con daño es tanto mayor. Sin embargo, también hubo especies con un elevado número de ejemplares en las que ninguno presentó daño, como es el caso de *Theritas mavors* (293 ejemplares), y otras con pocos ejemplares donde sí se encontró al menos uno con daño, como *Laspis castimonia* (15 ejemplares). De cualquiera manera, la regla es que en la mayoría de las especies con 100 ejemplares o más (57 especies), al menos un individuo sí tuvo daño (44 especies, ver *Apéndice A*).

Otra posibilidad es que algunas especies presenten más daño que otras debido a atributos no relacionados con las falsas cabezas, como el tamaño del individuo. Ohsaki (2005) propone que las especies de mariposas que poseen un tórax grueso son más atacadas por aves, de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo. Asimismo, Kiritani *et al.* (2013) compararon la longitud de las alas anteriores con la tasa de daño por aves, y encontraron que había más daño en especies con las alas más grandes. Estos resultados sugieren que la tasa de depredación absoluta no es igual para todas las especies, y que por tanto es probable hallar más daño simétrico en especies con individuos más grandes, independientemente de la complejidad de las falsas cabezas. Si esto es cierto, la presencia de individuos con daño simétrico en una colección entomológica de museo se puede deber tanto a la complejidad de las falsas cabezas (como sugiere la mayor tasa de daño en

la categoría de complejidad 1) como al tamaño (como sugiere la distribución diferencial del daño entre las especies). Por ejemplo, las especies pertenecientes a la categoría 1 de complejidad de este estudio son hasta cinco veces más grades en superficie alar que algunas especies de la categoría 3. También es posible que las especies con individuos muy chicos, cuando son atacadas, sean consumidas por completo. Esto significa que el ataque de un ave o de cualquier otro depredador matará a la mariposa y por tanto no podrá ser capturada posteriormente.

5.3.4. Correlación entre complejidad y tasa de daño simétrico en los ejemplares

Cuando se utilizaron los ejemplares agrupados por categoría de complejidad, sin hacer una distinción de la especie a la que pertenecían, se detectó una correlación entre la tasa de daño simétrico y la complejidad de las falsas cabezas. Este resultado comprueba los hallazgos de Robbins (1981), a pesar de diferir considerablemente en la metodología empleada.

La cuarta hipótesis sobre la función específica de las falsas cabezas establece que éstas sirven para desviar los ataques de los depredadores, y así evitar la pérdida de una parte vital del organismo. Bajo esta hipótesis, y como se ha planteado anteriormente, las especies pertenecientes a la categoría 1 tendrían más daño que las de otras categorías. En la *Tabla 3* se puede apreciar que la proporción de daño en la categoría 1 es mayor que en las demás, así como la tasa de daño en la categoría 2 es mayor que en las categorías 3 y 4. La mayor cantidad de daño absoluto se concentra en la categoría 3 debido a que es donde más especies se agrupan, pero en las tres muestras el daño total es semejante respecto a las especies de la categoría 2.

La prueba no paramétrica de asociación, Chi cuadrado (*Tabla 3*) es efectiva para hacer la distinción en la tasa de daño simétrico para las tres primeras categorías de complejidad, pero es imprecisa si se emplea la categoría 4 porque en ésta hubo muy pocos ejemplares. Sin embargo, aun con las cuatro categorías se cumplió la predicción de la correlación entre el daño y la complejidad de las falsas cabezas.

Una forma adicional en que se podría realizar este cálculo sería eligiendo al azar un determinado número de especies de cada categoría, para incrementar la sistematización del método. Por ejemplo, tomar cinco especies de cada categoría (procurando que en todas los individuos tengan un tamaño similar) y medir la tasa de daño simétrico. De esta manera, en la categoría de complejidad 1 habría probablemente una proporción mucho mayor de daño respecto a las otras categorías, pues en casi todas las especies observadas hubo una frecuencia más elevada de daño.

5.4. Análisis de la correlación entre el sexo y la tasa de daño simétrico en las falsas cabezas

En contraste con la asociación entre la tasa de daño y la categoría de complejidad en los ejemplares, no se encontró una correlación entre el sexo de los individuos y la proporción de daño simétrico. En los dos análisis realizados, uno tomando en cuenta a todas las especies (de las que se conocía la composición exacta de sexos) y otra utilizando únicamente a las especies con al menos un individuo con daño (*Tabla 4* y *Tabla 5*), no se encontró significativamente más daño en machos que en hembras. Debido a que los machos ocupan territorios o zonas de percheo por periodos

prolongados para buscar a las hembras, se esperaba una mayor tasa de daño simétrico en machos. Aunque la cantidad absoluta de daño sí fue mayor en machos, también lo fue la proporción de este sexo en las tres muestras. Con base en este hallazgo se plantea la pregunta: ¿por qué hubo una diferencia significativa en la tasa de daño entre los sexos, si sí las hay a nivel conductual?

Una posible respuesta a esta pregunta es que los depredadores ataquen con igual frecuencia a ambos sexos, y que la aparente visibilidad de los machos al “sentarse y esperar” en un mismo territorio no es en realidad un factor que determine el riesgo de depredación. Aunque a la vista del investigador los machos incurran en más riesgos por parecer más conspicuos, puede ser que las hembras también estén ocupando una misma zona de percheo durante un periodo prolongado aunque de manera aparentemente críptica.

En la mayoría de las especies de insectos fitófagos existen diferentes conductas y procesos que determinan la elección de una planta hospedera por parte del insecto, como inspección de la calidad de las hojas, tamaño, posición y reconocimiento de señales químicas. En el caso particular de las hembras, las plantas son un recurso tanto alimenticio como de oviposición. Por ejemplo, la especie *Euphydryas editha* (Nymphalidae) puede permanecer más de una hora en una sola planta evaluando su calidad antes de ovipositar (Singer, 1982), lo que podría convertirla en blanco para un depredador. Asimismo, Rausher (2012) observó que en *Battus philenor* y *B. polydamus* (Papilionidae), las hembras colocaban más huevos en plantas ubicadas en campo abierto e iluminadas, en lugar de en zonas con sombra y más protegidas, debido a la capacidad de las hembras de encontrar al hospedero adecuado en ambos tipos de hábitats. Si este fenómeno ocurre también en diferentes especies de licénidos, podrían las hembras ser igualmente fáciles de localizar por los depredadores.

Otra posibilidad es que los depredadores ataquen preferentemente a las hembras, y debido a la representatividad de las tres muestras empleadas en este estudio, donde la mayoría de los ejemplares eran machos, no se pudiera detectar esta diferencia. Ohsaki (1995) comparó las marcas de daño simétrico producido por aves y la proporción de sexos en especies de Pieridae y Papilionidae que presentaban mimetismo batesiano, y descubrió que las hembras eran más atacadas que los machos en general.

Ide (2006) observó mayor frecuencia de daño producido por aves en las hembras de dos especies del género *Lethe* (Nymphalidae) con respecto a los machos, y propuso que las hembras son menos ágiles al volar debido al tamaño reducido de su tórax que implica una musculatura más débil, lo que las hace presas más fáciles de atrapar. La reducción del tórax en las hembras se puede explicar por la asignación de mayor masa al abdomen, para poder producir una mayor cantidad de huevos (Berwaerts *et al.*, 2002). Asimismo, Pinheiro *et al.* (2014) sugieren que las hembras tienen una desventaja en el vuelo por cargar huevos en el abdomen, lo que las limita en su habilidad para escapar de los depredadores. En su estudio, realizado con *Junonia evarete* (Nymphalidae), observaron que la mayoría de los ataques dirigidos a los ocelos de esta mariposa fueron dirigidos a hembras.

Aunque los estudios antes mencionados sugieren que los depredadores, especialmente las aves, pueden atacar con la misma frecuencia o incluso preferentemente a las hembras que a los machos, en ningún caso se utilizaron especies de licénidos para mostrar dicho fenómeno. Debido a que en Lycaenidae se presentan conductas particulares, como el percheo con alas cerradas, el movimiento sagital de las alas posteriores y la conducta de “sentarse y esperar” por parte de los machos de algunas especies, no se puede concluir que el daño en esta familia de mariposas ocurre preferentemente en alguno de los sexos o por igual. Una forma de probar la hipótesis del daño diferencial de acuerdo al sexo sería mediante observaciones de campo como las de Robbins (1978; 1981) o con experimentos como el de Sourakov (2013), sólo que en vez de emplear distintas especies de mariposas, utilizar especies de licénidos de un mismo tamaño aproximado y de la misma categoría de complejidad de la falsa cabeza.

5.5. Perspectiva acerca de las cinco hipótesis sobre la función específica de las falsas cabezas

Aunque los datos obtenidos en esta investigación no permiten discernir entre la viabilidad de las cinco hipótesis sobre la función específica de las falsas cabezas, es pertinente añadir a la discusión algunas perspectivas propias. En los análisis que se habían hecho previamente respecto a la factibilidad de las hipótesis, se había asumido que las cinco eran mutuamente excluyentes, o que alguna de ellas explicaba mejor la función de las falsas cabezas. En este estudio se utilizó la cuarta hipótesis como fundamento teórico para su realización, aunque no se descartó la posibilidad de que otras hipótesis fueran comprobables mediante otros métodos.

En este trabajo se propone que las cinco hipótesis no son mutuamente excluyentes, y que todas pueden funcionar como estrategias alternativas para evitar la depredación. La función parasemática de las falsas cabezas está sustentada por los estudios de Robbins (1980; 1981) y por esta investigación. Sin embargo, las observaciones de Krizek (1998) y las de Wourms y Wasserman (1985) apoyan la primera y segunda hipótesis, respectivamente, y en ningún caso puede la cuarta hipótesis explicar de manera absoluta los fenómenos observados por estos autores. La hipótesis que quizá plantea una interpretación distinta de la función de las falsas cabezas es la quinta, propuesta por Cordero (2001), para la cual no existe evidencia sólida aún. No obstante, ésta tampoco puede quedar desacreditada por el tipo de pruebas que se han mostrado hasta el momento.

La primera hipótesis, la cual plantea que la función de la falsa cabeza es amenazar o intimidar al depredador, parece ser una explicación válida cuando la estructura va ligada a conductas de amenaza, como describió Krizek (1998) al observar tres individuos de *Arawacus* que abrieron y cerraron sus alas posteriores para presuntamente “amenazar” a un posible depredador (*ver Marco teórico*). Durante la realización de esta investigación, se consultó un gran número de fotos para cotejar algunos datos sobre las especies empleadas, y en una de ellas se pudo apreciar la posible función mimética de la falsa cabeza, incluso sin presentar conductas asociadas. En dicha imagen un individuo de *Atlides gaumeri* tiene un gran parecido con un zigóptero visto de frente, como se puede apreciar en la *Figura 6*. Los odonatos son insectos carnívoros que podrían alarmar a un potencial depredador pequeño, por lo que mimetizarlos podría ser una estrategia efectiva.

Por otro lado, López-Palafox *et al.* (2015) reportaron observaciones del movimiento sagital de las alas posteriores en algunos individuos de la mayoría de las especies de teclinos incluidos en su investigación, mas no en todas. La variación que se observa en estos individuos puede ser interpretado como una forma diferente de utilizar la falsa cabeza: a veces para amenazar (primera hipótesis), a veces para desviar ataques hacia sí misma u otras para confundir al depredador. Aunque esto es especulativo, sirve para ejemplificar las posibles funciones múltiples y simultáneas de una misma estructura.



Figura 6. Vista posterior de un individuo de *Atlides gaumeri* que aparenta a un zigóptero visto de frente. Tomada de Bill Berthet, 2011. (http://butterfliesofamerica.com/atlides_gaumeri_live1.htm)

Por la evidencia antes mencionada, es que todas las hipótesis hasta ahora planteadas tienen validez teórica y requieren de experimentos detallados para confirmarlas. En un mismo individuo, pueden actuar todas las funciones específicas de las falsas cabezas (amenazar, confundir, desviar ataques hacia sí misma y desviar el ataque hacia la verdadera cabeza) dependiendo de la estrategia que cada depredador utilice. Ya que los depredadores de Theclinae son diversos (arácnidos, insectos, aves y reptiles), es plausible pensar que la función específica de la falsa cabeza podría ser diferente con cada uno de ellos.

5.6. Estudios alternativos

Gran parte de los estudios utilizados como antecedentes de esta investigación fueron realizados en especies no incluidas en este trabajo, principalmente de las familias Nymphalidae y Pieridae. En consecuencia, aunque sirven como orientación, podrían no cumplir los mismos principios para las especies de licénidos.

Por otro lado, las falsas cabezas, cuyos atributos se encuentran principalmente en la familia Lycaenidae (también Riodinidae y Nymphalidae), pueden estar cumpliendo una función apenas significativa respecto a otras especies que no las poseen. Durante la elaboración de este trabajo, se previó que la existencia de daño simétrico dirigido a la zona posterior de las mariposas no era fenómeno único en las especies con falsas cabezas. Para probar esta hipótesis podrían realizarse estudios similares a éste y al de Robbins (1981), pero utilizando a especies que no tengan falsas cabezas y a otras especies que presenten atributos como ocelos y coloración llamativa. Asimismo, podrían realizarse experimentos como el de Sourakov (2013), pero en vez de utilizar licénidos con falsa cabeza, emplear especies con ocelos marginales y otras características. Para procurar reproducir las condiciones reales de una mariposa, podrían realizarse dichos experimentos en ambientes donde se permitiera a los depredadores emboscar a sus presas.

Una ampliación del estudio aquí presentado involucraría la revisión de múltiples especies de mariposas diurnas pertenecientes a familias diferentes a Lycaenidae y Riodinidae, y evaluar la tasa de daño simétrico en los individuos seleccionados. En el estudio realizado por Ota *et al.* (2014), la mayor parte del daño simétrico en forma de V ocurrió en especies de la familia Pieridae, seguida por la familia Nymphalidae. La familia Lycaenidae, a pesar de ser la más numerosa, presentó un porcentaje menor de marcas de picos como prueba de daño. Si al revisar más especies de museo, ocurriera que la tasa de daño simétrico en otras especies fuera similar a la encontrada en este estudio, debería reevaluarse la función de la falsa cabeza como estructura parasemática.

5.7. Conclusión y trabajo futuro

Al analizar los ejemplares montados en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología y la el Museo de Zoología “Alfonso Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM, se encontró una correlación entre la complejidad de las falsas cabezas en los individuos estudiados y la tasas de daño simétrico dirigido a esa zona. Dicha correlación sólo se presentó al utilizar a los ejemplares agrupados por categoría, pero no cuando además fueron clasificados por especie. Esto puede deberse a múltiples causas, principalmente a la preferencia de los depredadores por determinadas especies, basada en el tamaño de la mariposa. La correlación utilizando a los ejemplares concuerda con el estudio realizado por Robbins (1981) en Colombia, y sustenta la cuarta hipótesis de la función específica de las falsas cabezas, que es la de desviar los ataques de los depredadores a la zona menos vulnerable de la presa.

Por otro lado, no se encontró una correlación entre el sexo de los individuos y la tasa de daño simétrico, a pesar de las diferencias conductuales intersexuales, donde los machos de algunas especies de la subfamilia Theclinae presentan la conducta de “sentarse y esperar” a las hembras en zonas de buena visibilidad, lo que presuntamente los expone a los depredadores en mayor medida. La proporción similar de daño en ambos sexos puede deberse a múltiples causas: las hembras pueden ser igualmente susceptibles que los machos al percharse por largo tiempo en una misma planta para evaluar su calidad como hospedera, o bien pueden ser más atacadas por sus características morfológicas que las hacen más vulnerables e incapaces de huir.

El método de revisión y análisis de los ejemplares de museo presenta varios inconvenientes que se deben al método y sesgo de las recolectas, además de que el montaje puede influir en el estado de conservación de los ejemplares. Sin embargo, también ofrece múltiples ventajas, como la facilidad de revisión de los ejemplares, la capacidad de trabajar con muchas especies y la reducción de tiempo y costos. Mediante este método se pudo corroborar los resultados de Robbins (1981) respecto a la correlación entre las categorías de complejidad y la tasa de daño simétrico. Sin embargo, no se encontró ninguna asociación entre ésta y el sexo de los individuos.

Debido a la aún escasa información que existe sobre la función de las falsas cabezas en la subfamilia Theclinae, es necesario realizar más estudios y experimentos que apoyen las hipótesis aquí propuestas, así como aquéllas sobre la función específica de las falsas cabezas. Estas investigaciones deberán ser enfocadas específicamente a los licénidos, pues esta familia de mariposas presenta algunas características particulares a nivel morfológico y conductual que no pueden inferirse a partir de estudios en otras familias.

Una buena forma de ampliar este tipo de estudios es utilizar mariposas vivas y realizando observaciones de campo como las de Robbins (1981), incluyendo otras variables como el sexo y tamaño de los individuos. Asimismo, realizar experimentos como los de Wourms y Wasserman (1985) y Sourakov (2013), incluyendo estas mismas variables, utilizando exclusivamente licénidos para evitar sesgos relativos a las especies. En contraste, se pueden ampliar los estudios con ejemplares de museo al aumentar el número de especies empleadas, el número de colecciones revisadas, e incluyendo a otras familias que no presenten atributos asociadas a las falsas cabezas para comparar las tasas de daño y así formar una idea más completa sobre la función de estas estructuras.

6. Referencias

- Baker, R.R. (1972) Territorial behavior of the nymphalid butterflies *Aglais urticae* and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology*, 41: 453-469.
- Bateman, P.W., Fleming, P.A., Rolek, B. (2014) Bite me: Blue tails as a “risky-decoy” defense tactic for lizards. *Current Zoology*. 60(3): 333 – 337.
- Berwaerts, K., Van Dyck, H., Aerts, P. (2002) Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, 16: 484-491.
- Bowers, M.D., Larin, Z. (1989) Acquired chemical defense in the lycaenid butterfly *Eumaeus atala* (Lycaenidae). *Journal of Chemical Ecology*, 15: 1133-1146.
- Breuker, C.J., Brakefield, P.M. (2002) Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269: 1233-1239.
- Carpenter, G.D.H. (1942) Observations and experiments in Africa by the late C.F.M. Swynnerton on wild birds eating butterflies and the preference shown. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 154(1): 10-46.
- Castillo-Guevara, C., Rico-Gray, V. (2002) Is cycasin in *Eumaeus minyas* (Lepidoptera: Lycaenidae) a predator deterrent? *Interciencia*, 28(9): 465-470.
- Clay, W.M. (1953) Protective Coloration in the American Sparrow Hawk. *Wilson Bulletin*, 65 (3):129-134
- Contreras-Medina, R., Ruiz-Jiménez, C.A., Luna-Vega, I. (2003) Caterpillars of *Eumaeus childrenae* (Lepidoptera: Lycaenidae) feeding on two species of cycads (Zamiaceae) in the Huasteca region, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 51(1): 201-203.
- Cooper, W.E. (1998) Conditions favoring anticipatory and reactive displays deflecting predatory attack. *Behavioral Ecology*, 9 (6): 598-604.
- Cordero, C. (1986) Defensa territorial en la Mariposa *Sandia xami*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cordero, C., Soberón, J. (1990) Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Behavior*, 3: 719-732.
- Cordero, C. (2001) A different look at the false head of butterflies. *Ecological Entomology*, 26: 106–108.
- Davis, N.B. (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behavior*, 26: 138-147.

DeVries, P.J. (1997) *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History, Vol. II: Riodinidae*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

DeVries, P.J. (2001) Diversity of Butterflies. En *Encyclopedia of Biodiversity*, S. Levin (ed.) Academic Press, San Diego.

Glassberg, J. (1999) *Butterflies through Binoculars: The West*. Oxford University Press, Nueva York.

Henning, S.F., Henning, G.A., Samways, M.J. (1993) *Erikssonia acraeina* Trimen; Subfamily Theclinae, Tribe Aphnaeini. En *Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies)*, T.R. New (ed.). IUCN Species Survival Commission No. 8, Gland, Suiza.

Ide, J.Y. (2006) Sexual and seasonal differences in the frequency of beak marks on the wings of two *Lethe* butterflies. *Ecological research*, 21: 453-459.

Kingsolver, J. (1985) Thermoregulatory Significance of Wing Melanization in *Pieris* Butterflies (Lepidoptera: Pieridae): Physics, Posture, and Pattern. *Oecologia*, 66 (4):546-553.

Kiritani, K., Yamashita, H., Yamamura, K. (2013) Beak marks on butterfly wings with special reference to Japanese black swallowtail. *Population Ecology*, 55: 451-459.

Kodandaramaiah, U. (2009) Eyespot evolution: phylogenetic insights from *Junonia* and related butterfly genera (Nymphalidae: Junoniini). *Evolution & Development*, 11: 489-497.

Kodandaramaiah, U. (2011) The evolutionary significance of butterfly eyespots. *Behavioral Ecology*, 22 (6): 1264-1271.

Krizek, G. (1998) Tri-dimensionality of the “false heads” of lycaenid hindwings (Lepidoptera: Lycaenidae). *Holarctic Lepidoptera*, 5 (2): 47-48.

Larsen, T.B. (1982) False head butterflies: the case of *Oxylides faunas* Drury (Lycaenidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 36: 238-239.

Lönnstedt, O.M., McCormick, M.I., Chivers, D.P. (2013) Predator-induced changes in the growth of eyes and false eyespots. *Scientific Reports*, 2259: 1-5.

López-Palafox, T.G., Luis-Martínez, A., Cordero, C. (2015) The movement of “false antennae” in butterflies with “false head” wing patterns. *Current Zoology*, 61 (4): 758-764.

New, T.R. (1993) Introduction to the biology and conservation of the Lycaenidae. En *Conservation Biology of Lycaenidae (Butterflies)*, T.R. New (ed.). IUCN Species Survival Commission No. 8, Gland, Suiza.

Ohsaki, N. (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of Batesian mimicry. *Nature*, 378: 173-175.

Ohsaki, N. (2005) A common mechanism explaining the evolution of female-limited and both-sex Batesian mimicry in butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 74: 728-734.

Ota, M., Yuma, M., Mitsuo, Y., Togo, Y. (2014) Beak marks on the wings of butterflies and predation pressure in the field. *Entomological Science*, 17 (4): 371-375.

Pinheiro, C.E.G., Antezana, M.A., Machado, L.P. (2014) Evidence of the Deflective Function of Eyespots in Wild Junonia evarete Cramer (Lepidoptera, Nymphalidae). *Neotropical Entomology*, 43: 39-47.

Rausher, M. (2012) Ecology of host selection behavior in phytophagous insects. En *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, R. Denno, M. S. McClure (eds.), Elsevier, Nueva York.

Ricklefs, R.E., O'Rourke, K. (1975) Aspect diversity in moths: a temperate-tropical comparison. *Evolution*, 29: 313-324.

Riley, A.M., Loxdale, H. (1988) Possible adaptive significance of "tail" structure in "false head" Lycaenid Butterflies. *Entomologist's Record*, 100: 59-61.

Robbins, R.K. (1978) Behavioral Ecology and Evolution of Hairstreak Butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). Ph. D. thesis. Tufts University.

Robbins, R.K. (1980) The lycaenid 'false head' hypothesis: historical review and quantitative analysis. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 34: 194-208.

Robbins, R.K. (1981) The 'false head' hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid butterflies. *American Naturalist*, 118: 770-775.

Robbins, R.K. (1985) Independent evolution of 'false head' behavior in Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 39: 224-225.

Robbins, R.K. (1991) Evolution, Comparative Morphology, and Identification of the Emaeine Butterfly Genus *Rekoa* Kaye (Lycaenidae: Theclinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 498: 1-64.

Robertson, K.A., Monteiro, A. (2005) Female *Bicyclus anynana* butterflies choose males on the basis of their dorsal UV-reflective eyespot pupils. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 1541-1546.

Ruxton, G., Sherratt, T., Speed, M. (2004) *Avoiding Attack. The evolutionary ecology of crypsis warning signals, and mimicry*. Oxford University Press, Oxford, New York.

Scott, J. (1986) *The Butterflies of North America*. Stanford University Press, Stanford, California.

Singer, M. (1982) Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia*, 52(2): 224-229.

Sourakov, A. (2013) Two heads are better than one: false head allows *Calycopis cecrops* (Lycaenidae) to escape predation by a Jumping Spider, *Phidippus pulcherrimus* (Salticidae). *Journal of Natural History*, 47 (15-16): 1047-1054.

Stevens, M. (2005) The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80(4): 573-88.

Tonner, M., Novotny, V., Leps, J., Komaňek, S. (1993) False head wing pattern of the Burmese jungle queen butterfly and the deception of avian predators. *Biotropica*, 25: 474-478.

Van Someren, V.G.L. (1922) Notes on certain color patterns in Lycaenidae. *Journal of the East Africa and Uganda Natural History Society*, 17: 18-21.

Wickler, W. (1968) *El Mimetismo en las Plantas y en los Animales*. Biblioteca para el Hombre Actual no. 29. McGraw- Hill, Madrid.

Wourms, M.K., Wasserman, F.E. (1985) Butterfly wing markings are more advantageous during handling than during the initial strike of an avian predator. *Evolution*, 39: 845-851.

6.1. Fuentes de Internet

Berthet, Bill. Atlides Gaumeri Live Adult. 2011. Oaxaca, Sierra Madre Del Sur, NE of Teotitlan Del Valle. Butterflies of America. Web. 10 June 2015. www.butterfliesofamerica.com/atlides_gaumeri_live1.htm

"Theclinae Thumbnails." *Butterflies of America*. Butterflies of America Foundation, 01 Jan. 2013. Web. 05 Feb - 15 Jun, 2015. www.butterfliesofamerica.com/L/t/Theclinae_a.htm

Apéndice A.

En este apéndice se muestran todas las especies incluidas en este estudio, separadas en tres tablas de acuerdo a la muestra a la que pertenecían (CNIN, MZFC o total). Las tablas aportan información como la cantidad de ejemplares revisados, la proporción de sexos y la tasa de daño en términos de promedio y porcentaje. Las especies están divididas por categoría de complejidad, por presencia y ausencia de daño y en orden alfabético para su rápida identificación.

A1. Tabla correspondiente a la muestra CNIN*

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 1 | <i>Arawacus sito</i> | 115 | 80 | 35 | 3 | 2 | 0.04347826 | 0.023637 | 2.36 % |
| | <i>Laothus barajo</i> | 42 | 25 | 17 | 0 | 1 | 0.02380952 | | |
| | <i>Laothus erybathis</i> | 39 | 16 | 23 | 2 | 0 | 0.05128205 | | |
| | <i>Panthiades bathildis</i> | 86 | 38 | 48 | 1 | 1 | 0.02325581 | | |
| | <i>Arawacus togarna</i> | 45 | 38 | 7 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Panthiades phaleros</i> | 15 | 9 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 6 especies | 342 | 206 | 136 | 6 | 4 | -- | -- | -- |
| 2 | <i>Janthecla janthodonia</i> | 20 | 17 | 3 | 1 | 0 | 0.05 | 0.00990755 | 0.1 % |
| | <i>Panthiades ochus</i> | 41 | 33 | 8 | 2 | 0 | 0.04878048 | | |
| | <i>Pseudolycaena damo</i> | 72 | 34 | 38 | 1 | 0 | 0.01388888 | | |
| | <i>Strymon yojoa</i> | 90 | 33 | 57 | 0 | 1 | 0.011 | | |
| | <i>Theritas augustinula</i> | 27 | 11 | 16 | 1 | 1 | | | |
| | <i>Tmolus echion</i> | 98 | 62 | 36 | 0 | 1 | 0.01020408 | | |
| | <i>Arawacus jada</i> | 18 | 5 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides polybe</i> | 52 | 24 | 28 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Evenus batesii</i> | 34 | 22 | 12 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Evenus regalis</i> | 62 | 38 | 24 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Micandra cyda</i> | 11 | 8 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon arola</i> | 68 | 51 | 17 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon clytie</i> | 24 | 8 | 16 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon leda</i> | 34 | 25 | 9 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Oenomaus ortygnus</i> | 62 | 21 | 41 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Rekoa meton</i> | 61 | 38 | 23 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Rekoa palegon</i> | 94 | 41 | 53 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon ziba</i> | 44 | 15 | 29 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla lyde</i> | 39 | 28 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas theocritus</i> | 34 | 12 | 22 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Tmolus crolinus</i> | 45 | 38 | 7 | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 21 especies | 1030 | 564 | 466 | 5 | 3 | -- | -- | -- |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|--------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Atlides gaumeri</i> | 21 | 12 | 9 | 0 | 1 | 0.04761904 | 0.00892057 | 0.09% |
| | <i>Atlides halesus</i> | 11 | 5 | 6 | 0 | 1 | 0.09090909 | | |
| | <i>Calycopis isobea</i> | 258 | 156 | 102 | 0 | 2 | 0.00775193 | | |
| | <i>Chalybs jantias</i> | 34 | 19 | 15 | 1 | 0 | 0.02941176 | | |
| | <i>Chlorostrymon telea</i> | 71 | 49 | 22 | 2 | 0 | 0.02816901 | | |
| | <i>Cyanophrys herodotus</i> | 156 | 91 | 65 | 1 | 0 | 0.00641025 | | |
| | <i>Panthiades bitias</i> | 95 | 66 | 29 | 1 | 0 | 0.01052631 | | |
| | <i>Parrhasius orgia</i> | 20 | 12 | 8 | 1 | 1 | 0.1 | | |
| | <i>Rekoa zebina</i> | 14 | 5 | 9 | 1 | 0 | 0.07142857 | | |
| | <i>Theclopsis mycon</i> | 78 | 63 | 15 | 1 | 0 | 0.01282051 | | |
| | <i>Thereus ortalus</i> | 17 | 6 | 11 | 0 | 1 | 0.05882352 | | |
| | <i>Allosmaitia strophius</i> | 41 | 27 | 14 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Arcas cypria</i> | 37 | 12 | 25 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides carpasia</i> | 35 | 17 | 18 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides inachus</i> | 30 | 14 | 16 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas carthaea</i> | 18 | 15 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas jetus</i> | 12 | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas neora</i> | 49 | 36 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Bussa busa</i> | 16 | 11 | 5 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Callophrys xami</i> | 24 | 12 | 12 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis clarina</i> | 18 | 12 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis demonassa</i> | 43 | 30 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Chalybs hassan</i> | 27 | 12 | 15 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Chlorostrymon simaethis</i> | 54 | 24 | 30 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Contrafacia ahola</i> | 14 | 1 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Cyanophrys miserabilis</i> | 59 | 29 | 30 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon canus</i> | 28 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon mathewi</i> | 24 | 14 | 10 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon sangala</i> | 44 | 44 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Lamprospilus collucia</i> | 54 | 48 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Magnastigma elsa</i> | 19 | 11 | 8 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Michaelus hecate</i> | 40 | 27 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Michaelus jebus</i> | 34 | 24 | 10 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Michaelus vibidia</i> | 19 | 8 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Ministrymon azia</i> | 57 | 29 | 28 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Ocaria ocrisia</i> | 63 | 49 | 14 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Ocaria thales</i> | 16 | 9 | 7 | 0 | 0 | 0 | | | |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|-----------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Parrhasius polibetes</i> | 58 | 31 | 27 | 0 | 0 | 0 | 0.00892057 | 0.09% |
| | <i>Rekoa marius</i> | 101 | 48 | 53 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Siderus gnosis</i> | 19 | 13 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon albata</i> | 38 | 23 | 15 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon istapa</i> | 53 | 32 | 21 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla arza</i> | 20 | 9 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla phobe</i> | 15 | 1 | 14 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla tephraeus</i> | 41 | 28 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thereus cithonius</i> | 15 | 12 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thereus oppia</i> | 65 | 40 | 25 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas lisus</i> | 59 | 24 | 35 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas mavors</i> | 39 | 28 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ziegleria hesperitis</i> | 43 | 26 | 17 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Ziegleria syllis</i> | 27 | 18 | 9 | 0 | 0 | 0 | | | |
| SUBTOTAL | 52 especies | 2319 | 1443 | 876 | 8 | 6 | -- | -- | -- |
| 4 | <i>Ministrymon phrutus</i> | 31 | 16 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0% |
| SUBTOTAL | 1 especie | 31 | 16 | 15 | 0 | 0 | -- | -- | -- |
| TOTAL | 80 especies | 3722 | 2229 | 1493 | 19 | 13 | -- | -- | -- |

*De todas las especies se conocía la composición exacta de sexos

A2. Tabla correspondiente a la muestra MZFC*

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 1 | <i>Arawacus sito</i> | 408 | 298 | 110 | 4 | 1 | 0.012254902 | 0.0431467773 | 4.31% |
| | <i>Arawacus togarna</i> | 176 | 144 | 32 | 5 | 2 | 0.039772727 | | |
| | <i>Laothus barajo</i> | 130 | 45 | 85 | 3 | 1 | 0.030769231 | | |
| | <i>Laothus erybathis</i> | 69 | 49 | 20 | 5 | 3 | 0.115942029 | | |
| | <i>Panthiades bathildis</i> | 418 | 276 | 142 | 4 | 6 | 0.023923445 | | |
| | <i>Grupo Gibberosa**</i> | 63 | ¿? | ¿? | 5 | 0 | 0.079365079 | | |
| | <i>Thaeides theia</i> | 15 | 9 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 7 especies | 1279 | 821 | 395 | 21 | 13 | -- | -- | -- |
| 2 | <i>Atlides polybe</i> | 103 | 57 | 46 | 2 | 1 | 0.029126214 | 0.022176851 | 2.21% |
| | <i>Hypostrymon critola</i> | 13 | 9 | 4 | 0 | 1 | 0.076923077 | | |
| | <i>Ministrymon clytie</i> | 818 | 481 | 337 | 1 | 0 | 0.001222494 | | |
| | <i>Oenomaus ortygnus</i> | 74 | 38 | 36 | 0 | 1 | 0.013511351 | | |
| | <i>Panthiades ochus</i> | 35 | 22 | 13 | 0 | 2 | 0.057142857 | | |
| | <i>Pseudolycaena damo</i> | 550 | 249 | 301 | 8 | 10 | 0.032727273 | | |
| | <i>Rekoa meton</i> | 385 | 223 | 162 | 8 | 7 | 0.038961039 | | |
| | <i>Rekoa palegon</i> | 376 | 178 | 198 | 2 | 5 | 0.018617021 | | |
| | <i>Strymon ziba</i> | 184 | 76 | 108 | 1 | 0 | 0.005434783 | | |
| | <i>Tmolus echion</i> | 273 | 141 | 132 | 0 | 1 | 0.003663004 | | |
| | <i>Arawacus jada</i> | 545 | ¿? | ¿? | 15 | 0 | 0.027522936 | | |
| | <i>Bussa tolmides</i> | 13 | ¿? | ¿? | 1 | 1 | 0.153846154 | | |
| | <i>Contrafacia bassania</i> | 65 | ¿? | ¿? | 2 | 2 | 0.061538462 | | |
| | <i>Evenus regalis</i> | 153 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.006535948 | | |
| | <i>Micandra cyda</i> | 110 | ¿? | ¿? | 0 | 10 | 0.090909091 | | |
| | <i>Strymon yojoa</i> | 306 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.003267974 | | |
| | <i>Aubergina paetus</i> | 47 | 19 | 28 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Enos thara</i> | 10 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Janthecla janthodonia</i> | 17 | 14 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon arola</i> | 46 | 13 | 33 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon leda</i> | 65 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Paiwarría umbratus</i> | 31 | 25 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon megarus</i> | 24 | 19 | 5 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla ligurina</i> | 49 | 33 | 16 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla lyde</i> | 11 | 8 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas augustinula</i> | 64 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas theocritus</i> | 56 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Tmolus crolinus</i> | 219 | 181 | 38 | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 28 especies | 4642 | 1786 | 1469 | 22 | 28 | -- | -- | -- |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|---------------------------|--------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Atlides haesus</i> | 14 | 7 | 7 | 0 | 1 | 0.071428571 | 0.010248319 | 1.02% |
| | <i>Calycopis clarina</i> | 154 | 89 | 65 | 0 | 1 | 0.006493506 | | |
| | <i>Celmia celmus</i> | 86 | 75 | 11 | 1 | 0 | 0.011627907 | | |
| | <i>Chalybs hassan</i> | 144 | 87 | 57 | 2 | 1 | 0.020833333 | | |
| | <i>Chalybs janias</i> | 53 | 27 | 26 | 2 | 0 | 0.037735849 | | |
| | <i>Cyanophrys longula</i> | 304 | 94 | 210 | 3 | 4 | 0.023026316 | | |
| | <i>Electrostrymon sangala</i> | 106 | 84 | 22 | 1 | 0 | 0.009443396 | | |
| | <i>Electrostrymon spp.**</i> | 149 | 0 | 149 | 0 | 2 | 0.013422819 | | |
| | <i>Ignata gadira</i> | 45 | 39 | 6 | 1 | 0 | 0.022222222 | | |
| | <i>Laspis castimonia</i> | 15 | 12 | 3 | 1 | 0 | 0.066666667 | | |
| | <i>Michaelus hecate</i> | 103 | 52 | 51 | 1 | 0 | 0.009708738 | | |
| | <i>Ocaria ocrisia</i> | 120 | 95 | 25 | 1 | 0 | 0.008333333 | | |
| | <i>Panthiades bitias</i> | 217 | 134 | 83 | 1 | 1 | 0.00921659 | | |
| | <i>Parrhasius moctezuma</i> | 173 | 91 | 82 | 7 | 1 | 0.046242775 | | |
| | <i>Parrhasius polibetes</i> | 212 | 118 | 94 | 2 | 0 | 0.009433962 | | |
| | <i>Rekoa marius</i> | 349 | 198 | 151 | 1 | 0 | 0.00286533 | | |
| | <i>Rekoa zebina</i> | 200 | 54 | 146 | 1 | 4 | 0.025 | | |
| | <i>Strephonota tephraeus</i> | 261 | 192 | 69 | 1 | 0 | 0.003831418 | | |
| | <i>Thecopsis mycon</i> | 383 | 316 | 67 | 9 | 0 | 0.023998695 | | |
| | <i>Thereus cithonius</i> | 21 | 10 | 11 | 1 | 0 | 0.047619048 | | |
| | <i>Thereus oppia</i> | 91 | 74 | 17 | 2 | 1 | 0.032967033 | | |
| | <i>Ziegleria denarius</i> | 121 | 92 | 29 | 1 | 0 | 0.008264463 | | |
| | <i>Calycopis isobeaon</i> | 1180 | ¿? | ¿? | 9 | 2 | 0.009322034 | | |
| | <i>Chlorostrymon simaethis</i> | 42 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.023809524 | | |
| | <i>Cyanophrys agricolor</i> | 43 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.023255814 | | |
| | <i>Cyanophrys fusius</i> | 17 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.058823529 | | |
| | <i>Cyanophrys herodotus</i> | 825 | ¿? | ¿? | 1 | 2 | 0.003636264 | | |
| | <i>Cyanophrys miserabilis</i> | 314 | ¿? | ¿? | 3 | 2 | 0.015923567 | | |
| | <i>Iophanus pyrrhias</i> | 66 | ¿? | ¿? | 1 | 1 | 0.03030303 | | |
| | <i>Ministrymon azia</i> | 1138 | ¿? | ¿? | 2 | 0 | 0.001757469 | | |
| | <i>Strymon istapa</i> | 275 | ¿? | ¿? | 2 | 0 | 0.007272727 | | |
| | <i>Strymon rufofusca</i> | 722 | ¿? | ¿? | 3 | 0 | 0.004155125 | | |
| | <i>Symbiosis spp.**</i> | 38 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.026315789 | | |
| <i>Thecla sethon</i> | 37 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.027027027 | | | |
| <i>Ziegleria guzanta</i> | 215 | ¿? | ¿? | 1 | 4 | 0.023255814 | | | |
| <i>Ziegleria hoffmani</i> | 41 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.024390244 | | | |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|-------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Allosmaitia strophius</i> | 60 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | 0.010248319 | 1.02% |
| | <i>Arcas cypria</i> | 46 | 28 | 18 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides carpasia</i> | 100 | 53 | 47 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides gaumeri</i> | 55 | 34 | 21 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides inachus</i> | 47 | 22 | 25 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas carthaea</i> | 14 | 10 | 4 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas neora</i> | 114 | 72 | 42 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Bussa busa</i> | 42 | 34 | 8 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis calus</i> | 28 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis demonassa</i> | 91 | 51 | 40 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis susanna</i> | 40 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis trebula</i> | 39 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Chlorostrymon telea</i> | 56 | 42 | 14 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Contrafacia ahola</i> | 56 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Cyanophrys amyntor</i> | 14 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Dicya carnica</i> | 54 | 50 | 4 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon canus</i> | 27 | 9 | 18 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon joya</i> | 73 | 70 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon mathewi</i> | 110 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Erora nitetis</i> | 30 | 16 | 14 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ignata spp.</i> | 24 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Lamprospilus collucia</i> | 41 | 36 | 5 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Michaelus jebus</i> | 35 | 14 | 21 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon zilda</i> | 12 | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ocaria thales</i> | 12 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ostrinotes keila</i> | 38 | 18 | 20 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Parrhasius orgia</i> | 63 | 50 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Rekoa stagira</i> | 11 | 3 | 8 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon albata</i> | 94 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon bebrycia</i> | 115 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon melinus</i> | 75 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon serapio</i> | 21 | 9 | 12 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla caninius</i> | 14 | 4 | 10 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Thecla thoria</i> | 13 | 5 | 8 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Thereus orasus</i> | 12 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Thereus ortalus</i> | 28 | 15 | 13 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Theritas lirus</i> | 48 | 30 | 18 | 0 | 0 | 0 | | | |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|-----------------------------|------------|---------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Theritas mavors</i> | 252 | 181 | 71 | 0 | 0 | 0 | 0.010248319 | 1.02% |
| | <i>Tmolus conoveria</i> | 12 | 10 | 2 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ziegleria hesperitis</i> | 108 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ziegleria syllis</i> | 59 | 43 | 16 | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 77 especies | 10457 | 2882 | 1871 | 39 | 16 | -- | -- | -- |
| 4 | <i>Erora quaderna</i> | 64 | 47 | 17 | 1 | 0 | 0.015625 | 0.005726932 | 0.57% |
| | <i>Strymon bazochii</i> | 201 | 156 | 45 | 1 | 0 | 0.004975124 | | |
| | <i>Ministrymon phrutus</i> | 218 | ¿? | ¿? | 1 | 2 | 0.013761468 | | |
| | <i>Cyanophrys goodsoni</i> | 58 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Erora Carla</i> | 18 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Erora subflorens</i> | 25 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon cestri</i> | 91 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 7 especies | 675 | 203 | 62 | 2 | 0 | -- | -- | -- |
| TOTAL | 119 especies | 17053 | 5692*** | 3787*** | 84/134*** | 57/87*** | -- | -- | -- |

*No se conocía la composición exacta de sexos en todas las especies. Por esta razón, se ordenaron a las especies en tres grupos: 1) las que presentaron daño y se conocía la proporción de sexos, 2) las que presentaron daño y no se conocía la proporción de sexos, 3) las que no tuvieron daño, independientemente de si se conocía o no la proporción de sexos. Todas ellas en orden alfabético para su fácil identificación.

**Algunas especies estuvieron identificadas sólo hasta el nivel de género, por lo que no se pudieron agrupar con otras especies. El "Grupo Gibberosa", corresponde a una especie semejante a *Laothus erybathis* de la cual no hay identificación precisa.

***La suma en el Subtotal de cada categoría y en el Total de la tabla corresponde únicamente a las especies en las que se conocía la composición exacta de sexos, y por tanto que se utilizaron para el análisis de Chi cuadrado para detectar una asociación entre el sexo y la tasa de daño simétrico. El segundo valor en la fila de Total al final de la tabla corresponde a la suma de todos los individuos con daño, independientemente de si se conocía la proporción de sexos en toda la especie.

A3. Tabla correspondiente a la muestra total (CNIN+MZFC)*

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|----------------------------|------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 1 | <i>Arawacus sito</i> | 523 | 378 | 145 | 7 | 3 | 0.019120459 | 0.034453954 | 3.44% |
| | <i>Arawacus togarna</i> | 221 | 182 | 39 | 5 | 2 | 0.031674208 | | |
| | <i>Lathous barajo</i> | 172 | 70 | 102 | 3 | 2 | 0.029069767 | | |
| | <i>Laothus erybathis</i> | 108 | 65 | 43 | 7 | 3 | 0.092592593 | | |
| | <i>Panthiades bathildis</i> | 504 | 314 | 190 | 5 | 7 | 0.023809524 | | |
| | <i>Gpo. Gibberosa**</i> | 63 | ¿? | ¿? | 5 | 5 | 0.07936508 | | |
| | <i>Panthiades phaleros</i> | 15 | 9 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Thaeides theia</i> | 15 | 9 | 6 | 0 | 0 | 0 | | | |
| SUBTOTAL | 8 especies | 1621 | 1027 | 531 | 27 | 17 | -- | -- | -- |
| 2 | <i>Atlides polybe</i> | 155 | 81 | 74 | 2 | 1 | 0.019354839 | 0.021713047 | 2.17% |
| | <i>Hypostrymon critola</i> | 13 | 9 | 4 | 0 | 1 | 0.076923077 | | |
| | <i>Janthecla janthodonia</i> | 37 | 31 | 6 | 1 | 0 | 0.027022702 | | |
| | <i>Ministrymon clytie</i> | 842 | 489 | 353 | 1 | 0 | 0.001187648 | | |
| | <i>Oenamaus ortygnus</i> | 136 | 59 | 77 | 0 | 1 | 0.007352941 | | |
| | <i>Panthiades ochus</i> | 76 | 55 | 21 | 2 | 2 | 0.052631579 | | |
| | <i>Pseudolycaena damo</i> | 622 | 283 | 339 | 9 | 10 | 0.030546624 | | |
| | <i>Rekoa meton</i> | 446 | 261 | 185 | 8 | 7 | 0.033632287 | | |
| | <i>Rekoa palegon</i> | 470 | 219 | 251 | 2 | 5 | 0.014893617 | | |
| | <i>Strymon ziba</i> | 228 | 91 | 137 | 1 | 0 | 0.004385965 | | |
| | <i>Tmolus echion</i> | 371 | 203 | 168 | 1 | 1 | 0.005390836 | | |
| | <i>Arawacus jada</i> | 563 | ¿? | ¿? | 15 | 0 | 0.026642984 | | |
| | <i>Bussa tolmides</i> | 13 | ¿? | ¿? | 1 | 1 | 0.153846154 | | |
| | <i>Contrafacia bassania</i> | 65 | ¿? | ¿? | 2 | 2 | 0.061538462 | | |
| | <i>Evenus regalis</i> | 215 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.004651163 | | |
| | <i>Micandra cyda</i> | 121 | ¿? | ¿? | 0 | 10 | 0.082644628 | | |
| | <i>Strymon yojoa</i> | 396 | ¿? | ¿? | 1 | 1 | 0.005050505 | | |
| | <i>Theritas augustinula</i> | 91 | ¿? | ¿? | 1 | 1 | 0.021978022 | | |
| | <i>Aubergina paetus</i> | 47 | 19 | 28 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Enos thara</i> | 10 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Evenus batesii</i> | 34 | 22 | 12 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon arola</i> | 114 | 64 | 50 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon leda</i> | 99 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Paiwarria umbratus</i> | 31 | 25 | 6 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon megarus</i> | 24 | 19 | 5 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Thecla ligurina</i> | 49 | 33 | 16 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Thecla lyde</i> | 50 | 36 | 14 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Theritas theocritus</i> | 90 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | | |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|--------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 2 | <i>Tmolus crolinus</i> | 264 | 219 | 45 | 0 | 0 | 0 | 0.021713047 | 2.17% |
| SUBTOTAL | 29 especies | 5672 | 2218 | 1791 | 27 | 28 | -- | -- | -- |
| 3 | <i>Atlides gaumeri</i> | 76 | 46 | 30 | 0 | 1 | 0.013157895 | 0.009585637 | 0.095% |
| | <i>Atlides halesus</i> | 25 | 12 | 13 | 0 | 2 | 0.08 | | |
| | <i>Calycopis clarina</i> | 172 | 101 | 71 | 0 | 1 | 0.005813953 | | |
| | <i>Celmia celmus</i> | 86 | 75 | 11 | 1 | 0 | 0.011627907 | | |
| | <i>Chalybs hassan</i> | 171 | 99 | 72 | 2 | 1 | 0.01754386 | | |
| | <i>Chalybs janius</i> | 87 | 46 | 41 | 3 | 0 | 0.034482759 | | |
| | <i>Chlorostrymon telea</i> | 127 | 91 | 36 | 2 | 0 | 0.015748031 | | |
| | <i>Cyanophrys longula</i> | 304 | 94 | 210 | 3 | 4 | 0.023026316 | | |
| | <i>Electrostrymon sangala</i> | 150 | 128 | 22 | 1 | 0 | 0.006666667 | | |
| | <i>Electrostrymon spp. **</i> | 149 | 0 | 149 | 0 | 2 | 0.013422819 | | |
| | <i>Ignata gadira</i> | 45 | 39 | 6 | 1 | 0 | 0.022222222 | | |
| | <i>Laspis castimonia</i> | 15 | 12 | 3 | 1 | 0 | 0.066666667 | | |
| | <i>Michaleus hecate</i> | 143 | 79 | 64 | 1 | 0 | 0.006993007 | | |
| | <i>Ocaria ocrisia</i> | 183 | 144 | 39 | 1 | 0 | 0.005464481 | | |
| | <i>Panthiades bitias</i> | 312 | 200 | 112 | 2 | 1 | 0.009615385 | | |
| | <i>Parrhasius moctezuma</i> | 173 | 91 | 82 | 7 | 1 | 0.046242775 | | |
| | <i>Parrhasius orgia</i> | 83 | 62 | 21 | 1 | 1 | 0.024096386 | | |
| | <i>Parrhasius polibetes</i> | 270 | 149 | 121 | 2 | 0 | 0.007407407 | | |
| | <i>Rekoa marius</i> | 450 | 246 | 204 | 1 | 0 | 0.002222222 | | |
| | <i>Rekoa zebina</i> | 214 | 59 | 155 | 2 | 4 | 0.028037383 | | |
| | <i>Strephonota tephraeus</i> | 302 | 220 | 82 | 1 | 0 | 0.003311258 | | |
| | <i>Theclopsis mycon</i> | 461 | 379 | 82 | 10 | 0 | 0.021691974 | | |
| | <i>Thereus cithonius</i> | 36 | 22 | 24 | 1 | 0 | 0.027777778 | | |
| | <i>Thereus oppia</i> | 156 | 114 | 42 | 2 | 1 | 0.019230769 | | |
| | <i>Thereus ortalus</i> | 45 | 21 | 24 | 0 | 1 | 0.022222222 | | |
| | <i>Ziegleria denarius</i> | 121 | 92 | 29 | 1 | 0 | 0.008264463 | | |
| | <i>Calycopis isobeon</i> | 1438 | ¿? | ¿? | 9 | 4 | 0.009040334 | | |
| | <i>Chlorostrymon simaethis</i> | 96 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.010416667 | | |
| | <i>Cyanophrys agricolor</i> | 43 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.023255814 | | |
| | <i>Cyanophrys fusius</i> | 17 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.058823529 | | |
| | <i>Cyanophrys herodotus</i> | 981 | ¿? | ¿? | 2 | 2 | 0.004077472 | | |
| | <i>Cyanophrys miserabilis</i> | 373 | ¿? | ¿? | 3 | 2 | 0.013404826 | | |
| <i>Iophanus pyrrhias</i> | 66 | ¿? | ¿? | 1 | 1 | 0.03030303 | | | |
| <i>Ministrymon azia</i> | 1195 | ¿? | ¿? | 2 | 0 | 0.00167364 | | | |
| <i>Strymon istapa</i> | 328 | ¿? | ¿? | 2 | 0 | 0.006097561 | | | |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|-------------------------------|------------|--------|---------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Strymon rufofusca</i> | 722 | ¿? | ¿? | 3 | 0 | 0.004155125 | 0.009585637 | 0.095% |
| | <i>Symbiopsis spp.**</i> | 38 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.026315789 | | |
| | <i>Thecla sethon</i> | 37 | ¿? | ¿? | 0 | 1 | 0.027027027 | | |
| | <i>Ziegleria guzanta</i> | 215 | ¿? | ¿? | 1 | 4 | 0.023255814 | | |
| | <i>Ziegleria hoffmani</i> | 41 | ¿? | ¿? | 1 | 0 | 0.024390244 | | |
| | <i>Allosmaitia strophius</i> | 101 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Arcas cypria</i> | 83 | 40 | 43 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides carpasia</i> | 135 | 70 | 65 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Atlides inachus</i> | 77 | 36 | 41 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas carthaea</i> | 32 | 25 | 7 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas neora</i> | 163 | 108 | 55 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Brangas jetus</i> | 12 | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Bussa busa</i> | 58 | 45 | 13 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Callophrys xami</i> | 24 | 12 | 12 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis callus</i> | 28 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis demonassa</i> | 134 | 81 | 53 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis susanna</i> | 40 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Calycopis trebula</i> | 39 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Contrafacia ahola</i> | 70 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Cyanophrys amyntor</i> | 14 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Dicya carnica</i> | 54 | 50 | 4 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon canus</i> | 55 | 37 | 18 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon joya</i> | 73 | 70 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Electrostrymon mathewi</i> | 134 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Erora nitetis</i> | 30 | 16 | 14 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ignata spp.**</i> | 24 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Lamprospilus collucia</i> | 95 | 84 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Magnastigma elsa</i> | 19 | 11 | 8 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Michaelus jebus</i> | 69 | 38 | 31 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Michaelus vibidia</i> | 19 | 8 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ministrymon zilda</i> | 12 | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ocaria thales</i> | 28 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ostrinotes keila</i> | 38 | 18 | 20 | 0 | 0 | 0 | | |
| <i>Rekoa stagira</i> | 11 | 3 | 8 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Siderus gnosis</i> | 19 | 13 | 6 | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Strymon albata</i> | 132 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | | |
| <i>Strymon bebrycia</i> | 115 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | | |

Continuación:

| Categoría de complejidad | Especie | Individuos | Machos | Hembras | Machos con daño simétrico | Hembras con daño simétrico | Proporción de daño | Proporción promedio de daño | Porcentaje promedio de daño |
|--------------------------|-----------------------------|--------------------|----------------|----------------|---------------------------|----------------------------|--------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 3 | <i>Strymon melinus</i> | 151 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | 0.009585637 | 0.095% |
| | <i>Strymon serapio</i> | 21 | 9 | 12 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla arza</i> | 20 | 9 | 11 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla caninius</i> | 14 | 4 | 10 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla phobe</i> | 15 | 1 | 14 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thecla thoria</i> | 13 | 5 | 8 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Thereus orasus</i> | 12 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas lissus</i> | 107 | 54 | 53 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Theritas mavors</i> | 291 | 209 | 82 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Tmolus conoveria</i> | 12 | 10 | 2 | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ziegleria hesperitis</i> | 151 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Ziegleria syllis</i> | 86 | 61 | 25 | 0 | 0 | 0 | | |
| | SUBTOTAL | 84 especies | 12776 | 3790 | 2391 | 46 | 20 | -- | -- |
| 4 | <i>Erora quaderna</i> | 64 | 47 | 17 | 1 | 0 | 0.015625 | 0.004664045 | 0.46% |
| | <i>Strymon bazochii</i> | 201 | 156 | 45 | 1 | 0 | 0.004975124 | | |
| | <i>Ministrymon phrutus</i> | 249 | ¿? | ¿? | 1 | 2 | 0.012048193 | | |
| | <i>Cyanophrys goodsoni</i> | 58 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Erora carla</i> | 18 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Erora subflorens</i> | 25 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| | <i>Strymon cestri</i> | 91 | ¿? | ¿? | 0 | 0 | 0 | | |
| SUBTOTAL | 7 especies | 706 | 203 | 62 | 2 | 0 | -- | -- | -- |
| TOTAL | 128 especies | 20775 | 7238*** | 4775*** | 102/154*** | 65/99*** | -- | -- | -- |

* Debido a que la muestra global incluye a la muestra MZFC, no se conocía la composición exacta de sexos en todas las especies. Por esta razón, se ordenaron a las especies en tres grupos: 1) las que presentaron daño y se conocía la proporción de sexos, 2) las que presentaron daño y no se conocía la proporción de sexos, 3) las que no tuvieron daño, independientemente de si se conocía o no la proporción de sexos. Todas ellas en orden alfabético para su fácil identificación.

** Algunas especies estuvieron identificadas sólo hasta el nivel de género, por lo que no se pudieron agrupar con otras especies. El "Grupo Gibberosa", corresponde a una especie semejante a *Laothus erybathis* de la cual no hay identificación precisa.

*** La suma en el Subtotal de cada categoría y en el Total de la tabla corresponde únicamente a las especies en las que se conocía la composición exacta de sexos, y por tanto que se utilizaron para el análisis de Chi cuadrado para detectar una asociación entre el sexo y la tasa de daño simétrico. El segundo valor en la fila de Total al final de la tabla corresponde a la suma de todos los individuos con daño, independientemente de si se conocía la proporción de sexos en toda la especie.

Apéndice B.

En este apéndice se muestran algunas fotos de especímenes para ejemplificar el daño simétrico o evidencia del ataque de un depredador. La columna izquierda representa la vista dorsal y la columna derecha la vista ventral.



Hembra de *Atlides polybe*



Categoría de complejidad 2



Hembra de *Micandra cyda*



Categoría de complejidad 2



Hembra de *Thereus oppia*



Categoría de complejidad 3



Hembra de *Rekoa meton*



Categoría de complejidad 2



Macho de *Arawacus jada*



Categoría de complejidad 2



Macho de *Laothus barajo*



Categoría de complejidad 1



Macho de *Contrafacia bassania*



Categoría de complejidad 2



Macho de *Erora quaderna*



Categoría de complejidad 4