

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

Tesis presentada para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis
en Zoología.

Efecto de la cobertura vegetal, elevación y estación en la riqueza y diversidad de
mariposas diurnas (Papilionoidea), en Grecia, Costa Rica.

Wendolyn Marianne Matamoros-Calderón

B03779

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2019

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

L.R. Murillo Hiller

M.Sc. Ricardo Murillo Hiller.
Director del trabajo final de graduación.

Quay

Dr. Eduardo Chacón Madrigal.
Miembro del comité asesor.

Paul Hanson

Dr. Paul Hanson Snortun.
Miembro del comité asesor.

Gerardo Ávalos

Dr. Gerardo Ávalos Rodríguez.
Miembro del tribunal.

Federico Muñoz R.

Dr. Federico Muñoz Rojas.
Director del tribunal.

Wendolyn Marianne Matamoros Calderón

Wendolyn Marianne Matamoros Calderón
Postulante

A mi esposo Alvaro Cerdas.
A mis padres Mayela Calderón y Jeiner Matamoros.
A mi hermana Liseth Matamoros.
Por su apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecerle a mi Dios, por prestarme la vida y darme todas las capacidades y guías para llegar hasta aquí.

Gracias a mis padres y hermana por incentivarne a estudiar y por apoyarme en cada paso que dí durante este largo camino, gracias por todo su amor y paciencia, gracias por ser mis compañeros de aventuras y por acompañarme en los muestreos.

A mi esposo por ser un apoyo incondicional en este proceso, por estar a mi lado como asistente de campo y como pareja, brindándome toda su comprensión y amor.

Quiero agradecerle a Rita Vargas, por su apoyo sin su ayuda no hubiera podido continuar estudiando. A Noemi Canet, por ser la persona que me incentivo a introducirme en el mundo tan maravilloso de las mariposas. A Odalisca Breedy y Mitzi Campos, por ser un gran apoyo en mis momentos de crisis tanto económicos como emocionales.

A mi comité de tesis , a Ricardo Murillo por su apoyo y enseñanzas en la identificación de mariposas, a Eduardo Chacón por toda su ayuda y paciencia en el procesamiento de datos y por ser un gran guía, a Paul Hanson por darme todas las facilidades y consejos para que mi proyecto fuera realizable.

Al Museo Nacional y a Bill Haber, por las facilidades y ayuda en la identificación de especímenes.

A todos mis amigos y compañeros de carrera, por apoyarme y por sus críticas constructivas.

Gracias a la Universidad de Costa Rica, por todo el apoyo financiero de mi carrera.

Gracias a la 170, por ser testigo de mis inicios en la entomología.

¡Gracias!

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	4
3. JUSTIFICACIÓN.....	7
4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	9
5. OBJETIVOS.....	10
5.1 Objetivo General.....	10
5.2 Objetivos específicos.....	10
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
6.1. Sitio de estudio.....	11
6.2. Etapa experimental.....	15
6.3 Análisis estadístico.....	18
7. RESULTADOS.....	19
7.1. Abundancia de mariposas según la cobertura vegetal, el gradiente altitudinal y la estacionalidad.....	22
<i>Cobertura vegetal.....</i>	22
<i>Gradiente altitudinal.....</i>	26
<i>Estacionalidad.....</i>	28
<i>Efecto de la cobertura vegetal y altitud en las familias más abundantes. .</i>	30

7.2. Riqueza de especies de mariposas según la cobertura vegetal, el gradiente altitudinal y la estacionalidad.....	31
<i>Cobertura vegetal</i>	31
<i>Gradiente altitudinal</i>	33
<i>Estacionalidad</i>	33
<i>Rarefacción</i>	36
<i>Diversidad beta</i>	38
<i>Riqueza según cobertura vegetal y altitud en las familias más abundantes</i>	40
8. DISCUSIÓN.....	41
9. CONCLUSIONES.....	50
10. RECOMENDACIONES.....	51
11. LITERATURA CITADA.....	52
12. ANEXOS.....	65

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de las estaciones de muestreo en San Miguel, Grecia, Costa Rica.	12
Figura 2. Caracterización de las diferentes coberturas vegetales (P= pastizal; R=río), en las diferentes estaciones (Ll= lluviosa; S=seca) a 1200 m.s.n.m.....	13
Figura 3. Caracterización de las diferentes coberturas vegetales (P= pastizal; R=río), en las diferentes estaciones (Ll= lluviosa; S=seca) a 1500 m.s.n.m.....	14
Figura 4. Caracterización de las diferentes coberturas vegetales (P= pastizal; R=río), en las diferentes estaciones (Ll= lluviosa; S=seca) a 1800 m.s.n.m.....	16
Figura 5. Abundancia (A) y riqueza (B) total de mariposas (Papilionoidea) según familia observada en todo el gradiente altitudinal y en dos hábitats de San Miguel de Grecia.	20
Figura 6. Fotos de especímenes de las especies más comúnmente encontradas en el muestreo. A) <i>Morpho helenor narcissus</i> (Morphinae); B) <i>Hermeutychia hermes</i> (Satyrinae); C) <i>Heliconius erato petiverana</i> (Heliconiinae); D) <i>Celastrina argiolus gozara</i> (Lycaenidae)..	21
Figura 7. Frecuencia de individuos para cada una de las especies de mariposa encontradas ordenadas según su abundancia durante todo el muestreo realizado.	22
Figura 8. Distribución de número de individuos/transecto de mariposas según cobertura vegetal (A) y según elevación y estación (B).	24
Figura 9. Efecto de la cobertura vegetal en la abundancia de las familias de lepidóptera (A) y de las subfamilias de la familia Nymphalidae (B).	25
Figura 10. Efecto de la cobertura vegetal en la abundancia de las familias de lepidóptera (A) y de las subfamilias de la familia Nymphalidae (B).	27
Figura 11. Efecto de la cobertura vegetal en la abundancia de las familias de lepidóptera (A) y de las subfamilias de la familia Nymphalidae (B).	29
Figura 12. Abundancia de individuos de las familias Nymphalidae, Lycaenidae y Pieridae, según elevación (m.s.n.m) en cada uno de los usos de suelo muestreados.....	31

Figura 13. Riqueza de especies según cobertura vegetal: (A) familias y (B) subfamilias de la familia Nymphalidae.	32
Figura 14. Riqueza de especies según gradiente altitudinal: (A) familias y (B) subfamilias de la familia Nymphalidae.	34
Figura 15. Riqueza de especies según estacionalidad: (A) familias y (B) subfamilias de la familia Nymphalidae.	35
Figura 16. Curvas de rarefacción de especies de mariposas: según cobertura vegetal (A), gradiente altitudinal (B) y estación (C). El número de Hill encabeza cada recuadro representando: 0=riqueza, 1=especies comunes, 2= especies abundantes.	37
Figura 17. Análisis de grupos de la composición de mariposas combinando las dos estaciones (seca y lluviosa) y los dos hábitats (pastizal y río) utilizando el índice de similitud de Morisita (A) y el índice de Jaccard (B); y combinando las distintas altitudes (1200 m.s.n.m, 1500 m.s.n.m, 1800 m.s.n.m) y la estaciones (seca y lluviosa), utilizando el índice de similitud de Morisita (C) y el índice de Jaccard (D).	39
Figura 18. Riqueza de especies de la familias Nymphalidae y Pieridae según elevación (m.s.n.m) en cada uno de los usos de suelo muestreados.	41

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro. 1. Días de muestreo en cada mes según los puntos para la toma de datos.	16
Cuadro. 2. Sitios según horario donde se realizaron los muestreos por transecto.	17
Cuadro. 3. Modelos lineares generalizado de la abundancia de mariposas/transecto según cobertura vegetal, gradiente altitudinal y estación.	23
Cuadro. 4. Modelo linear generalizado de la abundancia de mariposas según estación y altura, para las familias más abundantes.	30
Cuadro. 5. Modelos lineares generalizados de mariposas/transecto según cobertura vegetal, gradiente altitudinal y estación.	33
Cuadro. 6. Modelo linear generalizado de la riqueza de mariposas según estación y altura, para las familias con mayor riqueza.	40

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo. 1. Trampa que se empleó para la captura de mariposas frugívoras.....	65
Anexo. 2. Especies encontradas y número de individuos a diferentes alturas, tipo de cobertura vegetal y estacionalidad.....	65
Anexo. 3. Agregaciones de machos de celastrina hecho gozara (Lycaenidae), en lodo....	70

ABREVIATURAS

P	Pastizal
R	Río
S	Estación seca
Ll	Estación lluviosa
Hrs	Horas
H ₀	Hipótesis nula
GLM	Modelo lineal generalizado
Desv. Resi	Desviación residual
Gl	Grados de libertad
Pr	Probabilidad

RESUMEN

La distribución de las especies de mariposas está determinada por la altitud y la composición de la comunidad de plantas. Además, la dinámica de población de los insectos están afectadas por la estacionalidad climática, haciendo que la presencia o ausencia de cada especie esté limitada a una temporada específica durante el año. Sin embargo, en las comunidades de mariposas presentes en los ecosistemas rurales de Costa Rica se han estudiado muy poco esos procesos. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo es describir la variación de abundancia y riqueza de especies de mariposas diurnas (Papilionoidea) de acuerdo con la cobertura vegetal, la elevación y la estacionalidad climática en un entorno rural. Para eso se establecieron seis estaciones de muestreo, ubicadas a los 1200, 1500 y 1800 m.s.n.m. En cada elevación se hicieron dos transectos de 75 m de longitud en dos hábitats clasificados según su cobertura vegetal en pastizal y bosque ripario. Esos transectos se recorrieron durante tres meses lluviosos y tres secos y en ellos se capturaron mariposas con ayuda de una red de golpe y atrayentes frutales. Se utilizó el modelo lineal generalizado para ver el efecto de la estación, la cobertura vegetal y el gradiente altitudinal en la abundancia y riqueza de especies. Se realizó un análisis de agrupamiento utilizando el índice de Morisita y Jaccard mediante el método de unión simple para evaluar cuál de las variables afectan más las comunidades de mariposas. Se hicieron curvas de rarefacción de especies utilizando números de Hill que indican la riqueza total y la riqueza de especies comunes y abundantes. Se analizaron un total de 1421 mariposas que pertenecían a 151 especies, siendo la familia Nymphalidae la que presentó mayor riqueza y abundancia. No hubo efecto de la cobertura vegetal en la abundancia y riqueza de mariposas. Se encontró que a mayor elevación disminuye la abundancia. Sin embargo, en cuanto a riqueza los patrones del ensamblaje son más complejos siendo Pieridae y Nymphalidae los más diversos y abundantes a los 1200 m.s.n.m. También, se observó un efecto de la estacionalidad, habiendo una menor riqueza y abundancia en la época seca. Al

combinar el efecto de la cobertura vegetal y la altitud se determinó que ambos influyen significativamente sobre las familias más abundantes, siendo los individuos de Lycaenidae mayormente encontrados a los 1800 m.s.n.m. Las demás familias encontradas no muestran un efecto significativo en cuanto a riqueza ni abundancia para estos dos factores. Para finalizar, se encontraron más especies raras en los ríos a los 1800 m.s.n.m y en la estación lluviosa. Durante la época seca las coberturas vegetales y las alturas muestreadas son más similares en la composición y riqueza de mariposas. Se concluye que la estacionalidad afecta las poblaciones de mariposas, sin embargo para determinar el efecto que tiene el hábitat y la elevación se recomienda realizar más estudios para comparar con la presente investigación.

1. INTRODUCCIÓN.

A pesar de que los insectos comprenden más del 77% de todas las especies animales conocidas (Groombridge, 1992), este grupo ha sido ignorado en la conservación, por lo que existe la necesidad de generar conocimiento acerca de las poblaciones de los diferentes órdenes pertenecientes a este grupo (Prieto & Constantino, 1996). Dentro de la clase Insecta, uno de los órdenes que ha sido mejor estudiado es el de las mariposas y polillas (Lepidoptera). Esto se debe a que poseen características como facilidad de encuentro, alta abundancia, fácil manejo en el campo, y estabilidad espacio-temporal de las poblaciones. Además la taxonomía de las mariposas está bastante resuelta, lo que permite la realización de múltiples estudios (Erhardt & Thomas, 1989).

Los lepidópteros tienen alta dependencia, tanto de sus estados inmaduros como de los adultos, de las formaciones vegetales (Duque *et al.*, 2013). Además, son altamente sensibles a cambios de temperatura, humedad, y nivel de luminosidad. Estos factores cambian abruptamente en hábitats perturbados, por lo tanto las mariposas son consideradas como un grupo bioindicador de estas perturbaciones (Prieto & Constantino, 1996; Ribera & Foster, 1997; Andrade, 1998; Mahecha-Jiménez, 2011).

Costa Rica es uno de los países más diversos a nivel mundial y para el grupo de las mariposas no es la excepción (Otoya, 2006). Chacón & Montero (2007) mencionan que se ha documentado un total de 1595 especies de mariposas diurnas (Papilionoidea). Las cuales pertenecen a 6 familias: Hesperidae, Lycaenidae, Nymphalidae, Papilionidae, Pieridae y Riodinidae, que se encuentran distribuidas a lo largo del territorio costarricense (DeVries, 1987; DeVries, 1997; Murillo-Hiller, 2008).

Sin embargo, estudios de los efectos del ambiente en la riqueza de especies de mariposas se han realizado en ecosistemas naturales relativamente poco alterados como son los bosques (Vega, 2012; Núñez-Bustos, 2018), mientras que en otros ecosistemas

más alterados y que son de gran valor biológico como en zonas rurales son escasos (Grehan, 2001). Estos estudios serían de gran valor si se hacen a lo largo del tiempo, ya que permiten entender más la dinámica poblacional de la diversidad de especies de una región (Prieto & Constantino, 1996). Asimismo la influencia de diferentes factores como la estacionalidad, el uso del suelo y la altitud, ayudan a determinar la composición los ensamblajes biológicos.

2. ANTECEDENTES.

Los trópicos son más diversos en diferentes grupos taxonómicos en comparación con zonas templadas (Pianka, 1966). Varias razones han sido propuestas para explicar estas diferencias, entre las que se destaca una mayor cantidad de energía solar y mayor disponibilidad de agua en los trópicos (Connell & Orias, 1964). Estos dos factores son limitantes para los productores primarios por lo que al haber una mayor disponibilidad logran mayor productividad, creando más recursos alimenticios para los herbívoros y por consiguiente favoreciendo la diversificación de otros organismos (Hutchinson, 1959; Connell & Orias, 1964; Wright, 1983; Brown, 1997).

Entre los dos factores mencionados, la energía solar juega un papel fundamental en cuanto a la complejidad y heterogeneidad de los ecosistemas tropicales (Halfpter, 2005). La variación en la cantidad de energía solar es determinante de la distribución geográfica de los organismos porque la radiación afecta directamente la temperatura y por lo tanto los requerimientos térmicos de cada organismo; una mayor cantidad de radiación promueve una mayor variación en hábitats disponibles, resultando en una mayor partición del ambiente en dónde puede disminuir la competencia y por lo tanto estimula la diversificación (Turner *et al.*, 1987; Currie, 1991).

Las mariposas no son la excepción a ese patrón de diversidad, se calcula que de un estimado de 18.000 especies de mariposas diurnas que ocurren en el mundo, al menos el 42% de ellas (7500) se encuentran en el Neotrópico (Lamas, 2000). Esto ha

captado la atención de científicos quienes han realizado estudios sobre la riqueza, abundancia y distribución de este grupo de organismos. Estos han determinado que la mayor abundancia en zonas tropicales se debe principalmente a la diversidad de hábitats y a la ocurrencia de temperaturas adecuadas para la reproducción de estos organismos (DeVries, 1988; Raguso, 1993; Prieto & Constantino, 1996; DeVries *et al.*, 1997; Tobar *et al.*, 2006; Hill, 2010; WallisDeVries *et al.*, 2011; DeVries *et al.*, 2012).

La diversidad de mariposas también puede variar a nivel local por distintos factores como los gradientes altitudinales, los distintos usos de suelo y la estacionalidad que componen el paisaje de un sitio (Monteagudo *et al.*, 2001; Camero & Calderón, 2007, Carrero *et al.*, 2013). Por ejemplo, en el oriente de la Cordillera de los Andes, una mayor diversidad y riqueza de especies de mariposas se presentó en la menor elevación evaluada (1200 m.s.n.m) y los valores más bajos en la mayor elevación (2000 m.s.n.m) (Carrero *et al.*, 2013). Diversos estudios han encontrado que la elevación afecta la composición y estructuración de la comunidad de mariposas (Monteagudo *et al.*, 2001; Camero & Calderón, 2007).

Asimismo, se ha registrado en los trópicos una marcada zonificación altitudinal en los 1900 m.s.n.m, que es considerada una franja transicional de la composición faunística y a partir de la cual disminuye el número de especies exclusivas para cada elevación conforme esta aumenta (Monteagudo *et al.*, 2001; Camero & Calderón, 2007). Se sugiere que esta tendencia se debe a que las mariposas regulan su temperatura corporal dependiendo del medio, por lo tanto en alturas medias (1200 m.s.n.m) al ser las temperaturas más cálidas, estos organismos son más activos (Wilson & Maclean, 2011).

La diversidad y riqueza de mariposas se ve afectada por la estructura del paisaje (McCain, 2004; Mahecha *et al.*, 2011), el uso de suelo (Hernández *et al.*, 2012), el tipo de vegetación (Castel, 2005) y las perturbaciones antropogénicas (Tobar & Ibrahim, 2010). Varios estudios han encontrado una mayor diversidad en ambientes poco

perturbados y con mayor cobertura boscosa (Tobar *et al.*, 2006). Sin embargo, otros han encontrado lo contrario, con mayor diversidad en pastizales y cercas vivas (Concha & Parra, 2006). Por lo tanto, se debaten las propuestas de manejo y conservación de mariposas entre los que proponen el mantenimiento del bosque y los que opinan que se debe mantener la heterogeneidad del paisaje para conservar la riqueza de mariposas (Ospina & Reinoso, 2015). Según Tobar & Ibrahim (2010) la principal razón de las variaciones en diversidad de mariposas en los diferentes tipos de uso de suelo se atribuye a la diversidad de las plantas hospederas.

Por último, el factor de la estacionalidad se debe tomar en cuenta en los estudios de diversidad y riqueza de mariposas, ya que este puede afectar los patrones observados. Por ejemplo, la estructura de la comunidad de mariposas adultas en un bosque húmedo tropical en Ecuador, estuvo determinada por la estacionalidad, con mayor diversidad durante los meses de mayor precipitación (Levy, 2013). Asimismo, estudios a más largo plazo han encontrado que durante los meses más lluviosos es donde se registra el número mayor de especies y de individuos en comparación con los meses más secos (Moyers & Cano, 2009; Luna *et al.*, 2010; Cavazón *et al.*, 2016). Este patrón se debe principalmente a que muchas especies tienen periodos de vidas cortos y eclosionan de sus pupas en época lluviosa en donde las plantas producen más flores, por lo tanto hay mayor disponibilidad de alimento (César-García, 2002). Debido a lo anterior la diversidad de mariposas incrementa al inicio de la época lluviosa (Pozo *et al.*, 2008).

Sin embargo, la importancia de estos factores que afectan la diversidad de mariposas puede variar de un sitio a otro, de acuerdo con el contexto geográfico e histórico y a la misma composición de la comunidad, por lo que es necesario estudiar a nivel local como estos afectan a la diversidad de mariposas. Conocer estos factores a nivel local puede ayudar al manejo y conservación de las especies y de la diversidad.

La conservación local de la diversidad de mariposas puede representar un beneficio para las comunidades humanas, mediante ingresos económicos por

actividades como la crianza de mariposas (Montero, 2007). Si se conocen los ciclos de vida, la estacionalidad y los factores que afectan la supervivencia de las mariposas de una zona en particular, estas se podrían exportarse de manera exclusiva y evitando riesgos hacia otros países que demandan este producto (ej. Europa y Norte América). Además, las mariposas representan un atractivo para los turistas lo que también podría generar ingresos dentro de la misma comunidad.

3. JUSTIFICACIÓN.

A pesar de su pequeño territorio (51.100 km²), Costa Rica posee una alta diversidad de mariposas (Chacón & Montero, 2007). Se estima que la diversidad de especies de mariposas de este país se encuentra entre 12000 y 14000 especies, es decir, cerca del 8% de los que se han registrado en el planeta (Chacón & Montero, 2007).

Tanto a nivel mundial como en Costa Rica, para conocer y manejar esta diversidad se han hecho estudios generales como claves para la identificación de familias, descripción de comportamiento, registro de nuevas especies, así como estudios de impacto agronómico como lo es el manejo de plagas (Fox, 1956; DeVries, 1976; Phillips & Solis, 1996; Barrantes & Rodríguez, 1996; Murillo-Hiller, 2008; Murillo-Hiller & Montero, 2010; Córdoba & Murillo-Hiller, 2012, Stephen & Sánchez, 2014). Sin embargo, ningún estudio en el país que toma en cuenta la estacionalidad, la influencia del gradiente altitudinal y el tipo de cobertura vegetal.

El investigar la variación poblacional de las mariposas, puede contribuir a extrapolar estas variaciones a otros grupos de invertebrados (Bonebrake *et al.*, 2010; Bonebrake & Deutsch, 2012). Además, verificar si la estacionalidad tiene un efecto en las poblaciones de mariposas podría explicar, a nivel local, cómo influyen los ciclos climáticos en la variación de la lepidopterofauna tropical. Lo que conlleva a mejoras en la predictibilidad de los efectos ecológicos del cambio climático (Parmesan, 2007; DeVries *et al.*, 2011).

Además, establecer la asociación de las especies de mariposas con los distintas variables del ambiente y con los cambios en el hábitat (ej. hábitat más conservados o muy alterados) permite usarlas como un grupo bioindicador (Andrade, 1998; Montero *et al.*, 2009). Este conocimiento puede utilizarse en la aplicación de planes de conservación y manejo para futuros proyectos turísticos o de producción, además de servir como base para estudios comparativos futuros. Estudios de este tipo aportarían a entender el grupo de organismos más diverso del mundo, como son los insectos, y a realizar prácticas para su conservación (Groombridge, 1992; Prieto & Constantino, 1996). Se recalca la necesidad de estudiar tanto los bosques naturales como los ecosistemas alterados aledaños, ya que estos representan sitios de amortiguación y en donde puede ocurrir dispersión (Santos & Tellería, 2006; Gurrutxaga-San Vicente & Valencia, 2012). Las áreas alteradas como las que ocurren en las zonas rurales son uno de los ecosistemas más comunes en Costa Rica y los patrones de diversidad biológica en ellos han sido poco estudiados.

La localidad de San Miguel de Grecia, en Costa Rica, se encuentra en las faldas del Volcán Poás, un área protegida con la categoría Parque Nacional, además de que forma parte de la Reserva Forestal de Grecia. Esta última representa una zona de amortiguamiento para las especies y una zona de protección para el recurso hídrico. Asimismo el sitio cuenta con un gradiente altitudinal amplio, una alta heterogeneidad en el paisaje y además es una zona representativa de las condiciones estacionales de la costa Pacífica de Costa Rica. Estas condiciones son ideales para evaluar los efectos de esa variación paisajística en la comunidad de mariposas. Por lo que en este trabajo se propone evaluar la abundancia y riqueza de mariposas diurnas durante tres meses de la estación seca y tres meses de la estación lluviosa, en un gradiente altitudinal con dos diferentes usos de suelo (pastizal y bosque ribereño).

4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.

Para el presente estudio se considera que la abundancia y riqueza de mariposas está afectada por tres factores a la vez como son la cobertura vegetal, la elevación y la estacionalidad. Se predice que:

- La cobertura vegetal afecta la riqueza y abundancia de mariposas. Debido a que los pastizales sirven de paso para la movilización de especies entre los bosques riparios y presentan además poblaciones características, se espera una mayor abundancia y riqueza de mariposas adultas en los pastizales comparado con el bosque en las riberas de los ríos (bosque ripario).
- La elevación afecta significativamente la diversidad de especies de mariposas porque las alturas mayores presentan temperaturas menores, por lo tanto se espera que haya una mayor diversidad de mariposas a la menor altura muestreada (1200 m.s.n.m).
- La riqueza y abundancia de mariposas es afectada por la estacionalidad de las precipitaciones porque los recursos aumentan en la época lluviosa. Por lo tanto se espera que en los meses que presentan más precipitación (junio-septiembre) la riqueza y abundancia de mariposas sea mayor que en los meses menos lluviosos (febrero-mayo).

5. OBJETIVOS.

5.1 Objetivo General.

- Describir la variación en la riqueza y diversidad de mariposas adultas de acuerdo con la estacionalidad (seca-lluviosa) en un periodo de seis meses, el gradiente altitudinal entre 1200 m.s.n.m. y 1800 m.s.n.m., y diferencias en la cobertura vegetal en San Miguel de Grecia.

5.2 Objetivos específicos.

- Describir la variación en la riqueza y abundancia de mariposas en dos sitios con diferentes tipos de cobertura vegetal, un pastizal y un bosque ribereño, en la zona de San Miguel de Grecia.
- Determinar los patrones de riqueza y abundancia de mariposas a lo largo de un gradiente altitudinal en la zona de San Miguel de Grecia.
- Describir los patrones de abundancia de mariposas de acuerdo con las estaciones, lluviosa y seca, en dos sitios con diferente cobertura vegetal.
- Relacionar el efecto que tiene la cobertura vegetal y el gradiente altitudinal en la riqueza y diversidad de lepidópteros, en la zona de San Miguel de Grecia.

6. MATERIALES Y MÉTODOS.

6.1. Sitio de estudio.

Este estudio se realizó en San Miguel de San Roque, Grecia (10°07'07.85" N 84°17'30.24" O) (Figura 1). El sitio de estudio tiene un gradiente altitudinal entre los 1200 y 1800 m.s.n.m, asimismo se encuentra rodeado del Río Vigía y la quebrada El Monte. El sitio se caracteriza por presentar una temperatura media de 28°C en los meses más cálidos (marzo y abril) y temperaturas de 18 °C en el mes más frío (octubre) (Solano & Villalobos, 1996). El clima es de tipo lluvioso de altura (Instituto Meteorológico Nacional, 2009). La precipitación media máxima es de 3768 mm anuales (Instituto Meteorológico Nacional, 2009). El período con más lluvia ocurre entre los meses de mayo y noviembre, y el período seco entre diciembre a abril; además, de un período corto de poca lluvia en julio (Instituto Meteorológico Nacional, 2009).

El área se encuentra en la zona de vida de bosque muy húmedo montano bajo (Holdridge, 1978), en la vertiente pacífica del país. En el sitio se encuentran plantas de las familias Lauraceae, Melastomataceae, Araliaceae y Asteraceae (Municipalidad de Grecia, 2003). Este lugar presenta un bosque secundario amplio y fragmentos de bosque secundario maduro. Además, presenta zonas de cultivos agrícolas (café, tomate y chile), así como actividad ganadera y se considera que es una zona rural.

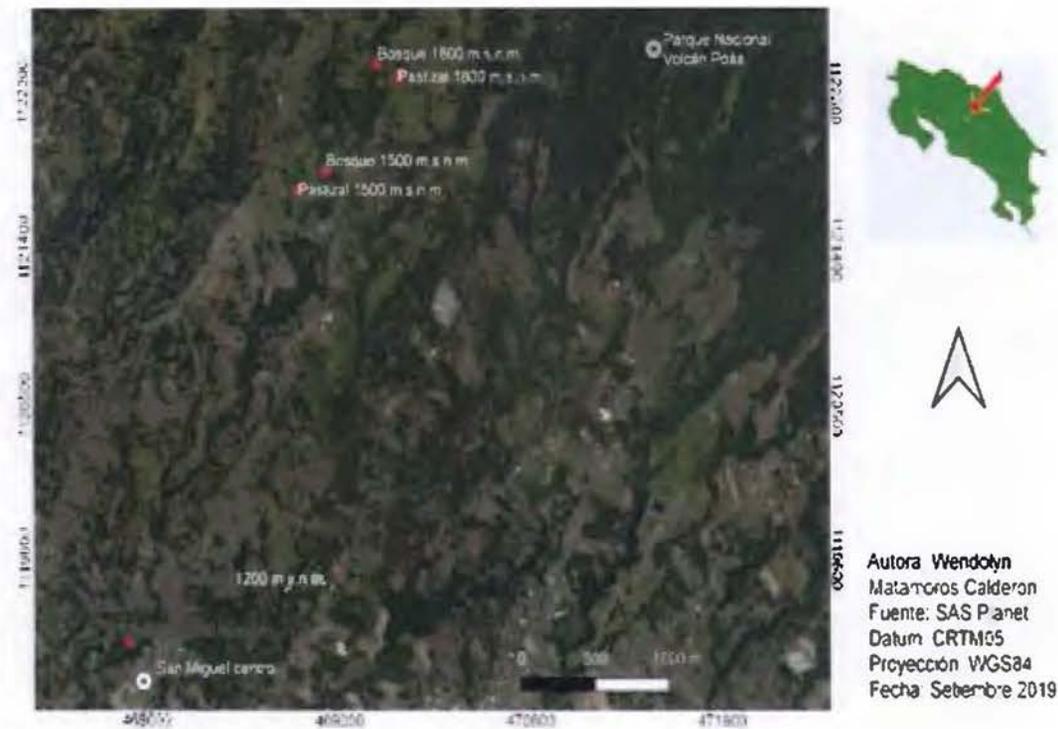


Figura 1. Mapa de las estaciones de muestreo en San Miguel, Grecia, Costa Rica.

Por su parte el sitio identificado como "río" a los 1200 m.s.n.m (Figura 1), se caracteriza por presentar poca vegetación a la orilla del cuerpo de agua, de un lado se encuentra un monocultivo de café (*Coffea arabica*); del otro lado del cauce existe un parche de vegetación donde predominan los robles (*Quercus* sp.), especies de heliconias (*Heliconia* sp.) y árboles pertenecientes a la familia Melastomatacea. Durante el invierno el río lleva un caudal que inunda la llanura de inundación, mientras en época seca el cauce llega inclusive a secarse debido a la extracción de agua con fines de riego agrícola y ganadero.

Por otra parte, el sitio denominado "pastizal" a los 1200 m.s.n.m se encuentra dominado por gramíneas para crianza de ganado bovino, además existen otras hierbas

como *Solanum myriacanthum* (Solanaceae) y árboles dispersos de anona (*Annona cherimola*), limón cidra (*Citrus medica*) y pinos (*Pinus silvestris*). La estructura paisajística de este sitio se ve afectado por la estacionalidad, ya que en época seca la mayoría de las hierbas disminuyen considerablemente su follaje (Figura 2).

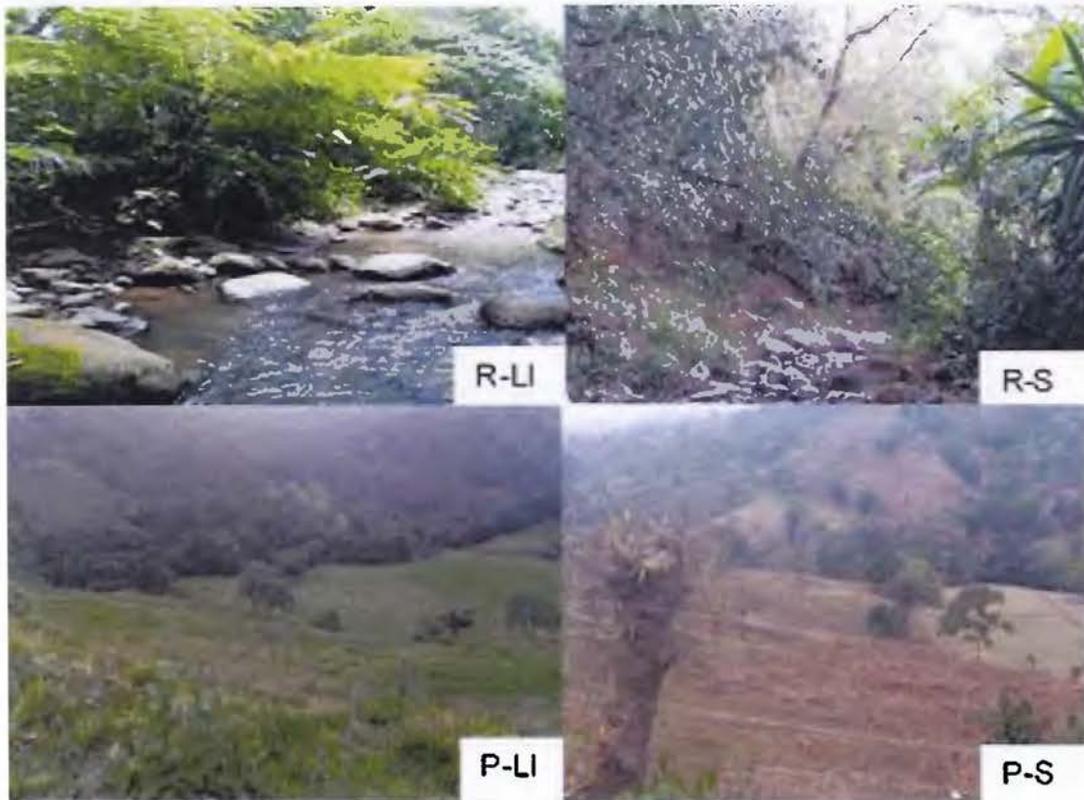


Figura 2. Caracterización de las diferentes coberturas vegetales (P= pastizal; R=río), en las diferentes estaciones (LI= lluviosa; S=seca) a 1200 m.s.n.m.

El sitio identificado como "río" a 1500 m.s.n.m., se caracteriza por presentar una vegetación bastante conservada, presenta árboles que pueden llegar hasta los 15m de altura como lo es el Guarumo (*Cecropia* sp.) y el targuá (*Croton draco*). Además se pueden encontrar especies de la familia Melastomatacea, Piperaceae y Solanaceae, especies características de bosques secundarios o en proceso de regeneración. El caudal

del río en este sitio se ve disminuidos durante la época seca, mas no desaparece.

Por otra parte, el "pastizal" a la altura de 1500 m.s.n.m. presenta en su mayoría pastos (Poaceae), asimismo se pueden encontrar aislados árboles de anona (*Annona cherimola*), higuerones (*Ficus* sp.) y cipreses (*Cupressus* sp.). La estructura paisajística de este sitio se ve afectado por la estacionalidad, ya que en época lluviosa los pastos crecen mucho (Figura 3).



Figura 3. Caracterización de las diferentes coberturas vegetales (P= pastizal; R=río), en las diferentes estaciones (Ll= lluviosa; S=seca) a 1500 m.s.n.m.

Además, el sitio identificado como "río" a los 1800m.s.n.m. (Figura 3) se caracteriza por presentar mucha vegetación riparia, y con un sotobosque compuesto

por plantas de las familias Araceae, Myrtaceae, Poaceae y helechos arbóreos. Además los árboles pertenecientes a la familia Melastomataceae y Fagaceae son particularmente abundantes. Durante el invierno el caudal del río es abundante, mientras en época seca desaparece debido a la toma de agua con fines de riego agrícola.

Por otra parte el "pastizal" a los 1800 m.s.n.m se encuentra dominado por gramíneas, al igual que en el mismo hábitat de los otros sitios anteriormente descritos. Además, posee cercas vivas en las cuales se encuentran especies de higuerones (*Ficus* sp.), anonas (*Annona cherimola*), poró (*Erythrina* sp.), mango (*Mangifera indica*), cedro amargo (*Cedrela odorata*) y se observan hierbas y arbustos dentro de las cuales destacan *Solanum myriacanthum* (Solanaceae), y mora (*Rubus ulmifolius*). La composición de especies vegetales en este sitio varía con la estacionalidad, observándose mucho menos follaje en las plantas herbáceas durante la estación seca (Figura 4).

6.2. Etapa experimental.

El trabajo se realizó entre los meses de febrero y septiembre (Cuadro. 1). Se establecieron, 6 estaciones de muestreo, las cuales estaban ubicadas a los 1200 m.s.n.m, 1500 m.s.n.m y 1800 m.s.n.m., asimismo en cada altitud se muestreo en dos sitios clasificados cualitativamente según su tipo de cobertura vegetal en pastizal y bosque ripario (Figura 1). En cada estación se realizó un muestreo sistemático para la captura de los especímenes, utilizando el método de transectos. Cada transecto a una misma elevación fue de una longitud de 75 m por 4 m de ancho. Los muestreos comenzaron a las 7:00 y terminaron a las 13:00 horas, se hicieron tres días de toma de datos por mes (un día por sitio), procurando muestrear únicamente en días con condiciones cálidas y soleadas.

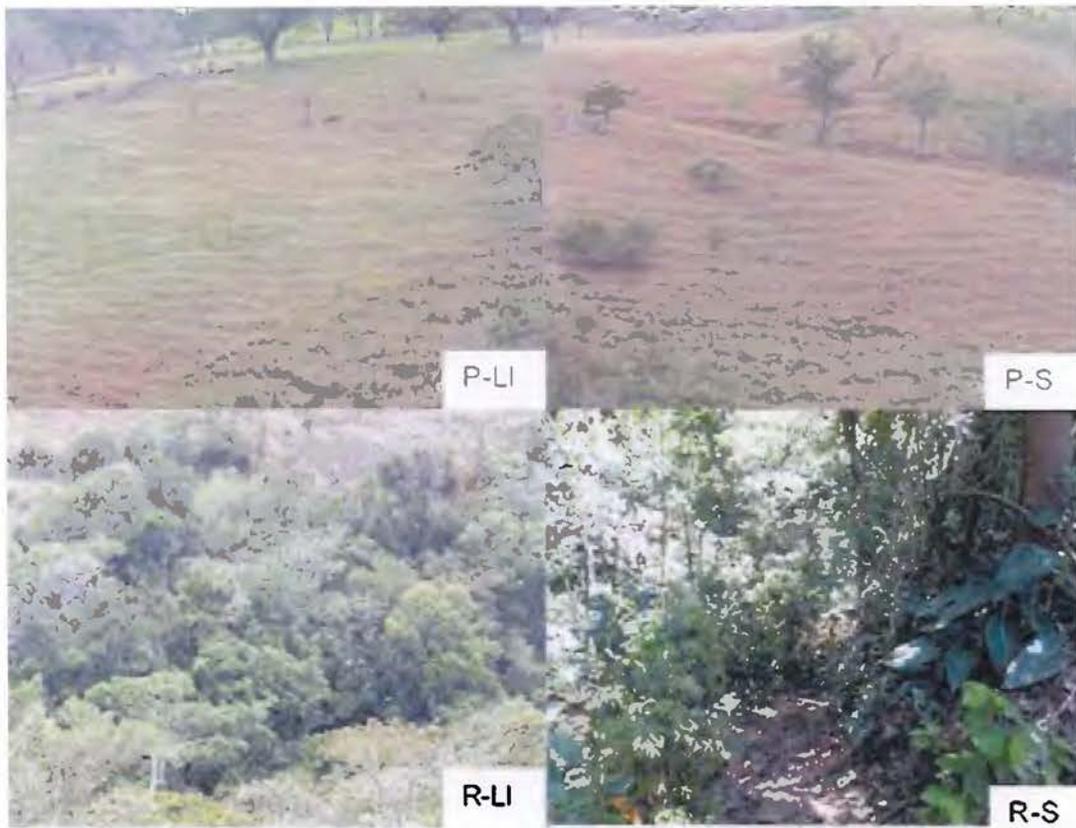


Figura 4. Caracterización de las diferentes coberturas vegetales (P= pastizal; R=río), en las diferentes estaciones (LI= lluviosa; S=seca) a 1800 m.s.n.m.

Cuadro. 1. Días de muestreo en cada mes según los puntos para la toma de datos.

1200 m.s.n.m	1500 m.s.n.m	1800 m.s.n.m
24-II-2018	14-II-2018	10 II-2018
24-III-2018	30-III-2018	9-III-2018
24-IV-2018	22-IV-2018	28-IV-2018
30-VI-2018	3-VI-2018	1-VI-2018
24-VII-2018	29-VII-2018	27-VII-2018
1-IX-2018	30- IX -2018	16- IX -2018

Para la toma de datos se hicieron recorridos de 15 minutos en cada uno de los sitios (pastizal y río), intercalados por periodos de 30 minutos para desplazarse entre un sitio y otro. El sitio inicial de muestreo en cada altitud se intercaló cada día, para homogenizar el esfuerzo de muestreo en cada tipo de cobertura vegetal (Cuadro. 2).

Cuadro. 2. Sitios según horario donde se realizaron los muestreos por transecto.

Hora	Pastizal	Bosque
7:00-7:15	X	
7:45-8:00		X
8:00-8:15		X
8:45-9:00	X	
9:00-9:15	X	
9:45-10:00		X
10:00-10:15		X
10:45-11:00	X	
11:00-11:15	X	
11:45-12:00		X
12:00-12:15		X
12:45-1:00	X	

Cada uno de los seis hábitats fue muestreado 18 horas (hrs) en un total de seis días. Al finalizar la investigación el tiempo efectivo de muestreo fue de 108 hrs. Los muestreos fueron realizados por dos personas al mismo tiempo para garantizar la recolecta y observación de la mayor cantidad de individuos posible, estas personas fueron las mismas durante toda la investigación con el fin de homogenizar el método y esfuerzo de muestreo. Se capturaron todos los individuos posibles y se pusieron en una bolsa de tela temporalmente, al finalizar el muestreo únicamente se recolectó

únicamente las especies que no se pudieron identificar en el campo (Levy, 2013).

Para la captura de los especímenes se emplearon dos técnicas: una fue la red de golpe de 2 m de largo y 0.5 m de diámetro; la otra consistió en un poste con un plátano como atrayente (Baker & Baker, 1975; Prieto & Constantino, 1996); el cual fue colgado en cada poste y fue dejado madurar por quince días antes de ser utilizado (Ricardo Murillo com. pers) (Anexo.1). La red se utilizó como método activo atrapando todo lo que se acercara hasta 2m de distancia a cada lado de la línea central del transecto, para un total de 4m de ancho. Se caminó atrapando a todas las mariposas a una velocidad constante que tomara los 15 minutos en recorrer ida y vuelta el transecto. Los postes con plátano maduro se clavaron al suelo con un martillo cada día antes de comenzar el muestreo. Se colocaron dos postes por transecto: uno a los 0 m y otro a los 75 m. Esta distancia es necesaria para evitar que un atrayente tenga influencia sobre otro (Camero & Calderón, 2007). Se utilizó

Todos los ejemplares capturados se guardaron en sobres de papel reciclado para su montaje y posterior identificación en el Laboratorio de Entomología de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. El arreglo taxonómico que se siguió corresponde a Lamas (2004).

6.3 Análisis estadístico.

Se hicieron resúmenes de los datos por cobertura vegetal, por gradiente altitudinal y por estación (seca o lluviosa). Para cada especie se estimó la abundancia en cada una de esas condiciones. Además para cada condición de cada factor se resumió el número de especies observadas y la abundancia de individuos.

Para comparar la riqueza entre elevaciones, cobertura vegetal y estaciones se hicieron estimaciones de la riqueza esperada de acuerdo a la observada usando análisis de rarefacción con los números de Hill de orden 0, 1, 2. Respectivamente, los números de Hill de orden 0, 1, 2 representan la riqueza total de especies (0), la riqueza de

especies comunes basándose en el índice de Simpson (1) la riqueza de especies abundantes basándose en el índice de Shannon (2). Además se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) con distribución de Poisson, para ver el efecto de hábitat y elevación en la abundancia y riqueza de especies de mariposas, usando el total de datos y por familia. Para el análisis de abundancia por familia se seleccionaron las que tuvieran más de 20 individuos y para el de riqueza las que tuvieran más de 5 especies. Además se hicieron GLMs para ver el efecto de la estación (seca o lluviosa) en la abundancia y riqueza total de mariposas. Se probó la significancia de cada variable (hábitat, gradiente altitudinal y estacionalidad) en los modelos usando pruebas máxima verosimilitud.

Para analizar la similitud en la estructura de las comunidades de cada sitio y por estación se utilizaron análisis de agrupamiento con el índice de Morisita y el índice de Jaccard por medio del método de unión simple. Todos los análisis se hicieron usando el programa R (versión 3.5.3) (R Core Team, 2013).

7. RESULTADOS

En total se contabilizaron 1421 mariposas pertenecientes a 6 familias, 20 subfamilias, 96 géneros y 151 especies. De dichas observaciones fueron recolectados 316 especímenes. La familia Nymphalidae fue la más representativa con un total de 936 individuos distribuidos en 85 especies y 55 géneros, representando el 56% del total de especies encontradas y el 66% del total de individuos contabilizados (Figura 5). En esta familia la especie más abundante fue *Hermeuptychia hermes* (Satyrinae), con un total de 119 individuos, siendo esta misma especie la más abundante en todo el muestreo, seguida de *Celastrina argiolus gozara* (Lycaenidae) con 115 individuos (Figura 6).

Algunos ninfálicos se encontraron en todos los hábitats y épocas de año; como fue el caso de las especies *Heliconius erato petiverana*, *Morpho helenor narcissus*,

Dryas iulia siendo las dos primeras especies mencionadas las más abundantes. De igual forma fueron encontradas especies de piéridos como *Catantixia nimbice bryson*, *Eurema* sp., *Phoebis neocypris rurina*, *Phoebis philea philea* (Figura 6).

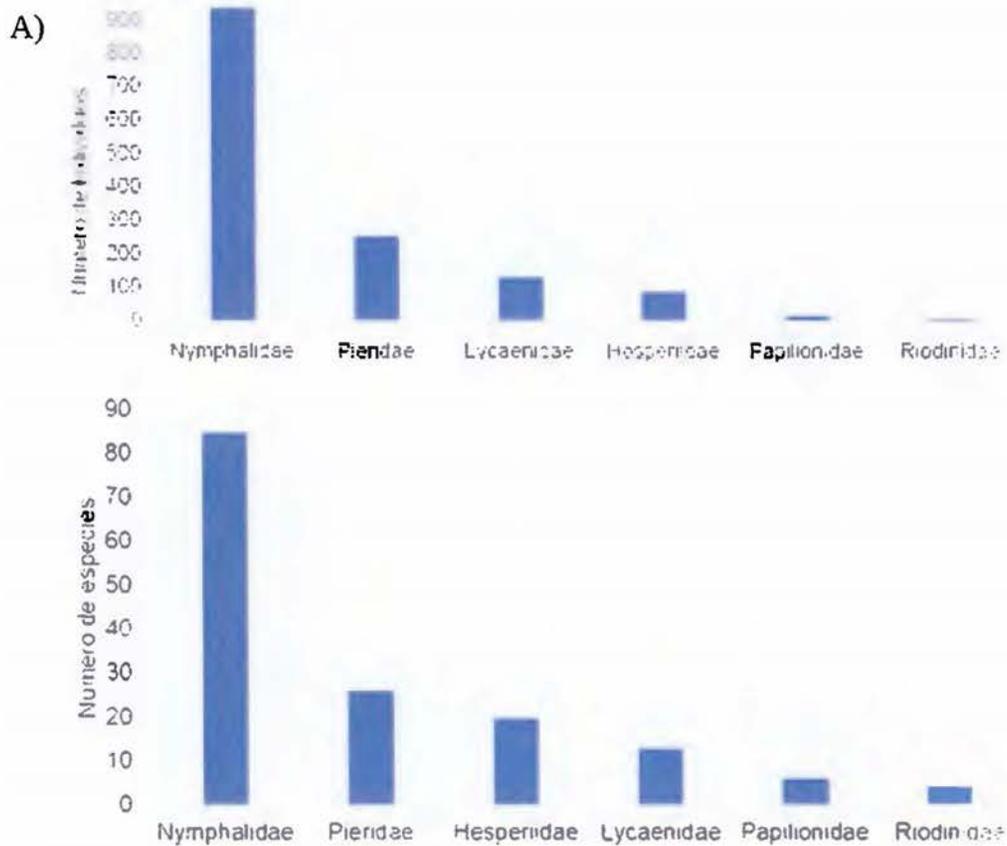


Figura 5. Abundancia (A) y riqueza (B) total de mariposas (Papilionoidea) según familia observada en todo el gradiente altitudinal y en dos hábitats de San Miguel de Grecia.

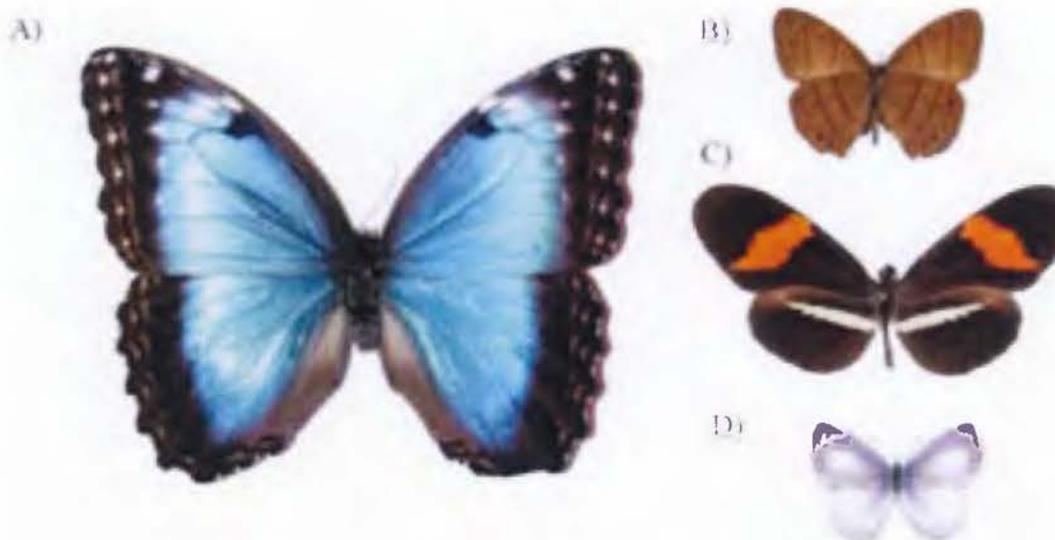


Figura 6. Fotos de especímenes de las especies más comúnmente encontradas en el muestreo. A) *Morpho helenor narcissus* (Morphinae); B) *Hermeutychia hermes* (Satyrinae); C) *Heliconius erato petiverana* (Heliconiinae); D) *Celastrina argiolus gozara* (Lycaenidae). Imágenes con fines ilustrativos tomadas y modificado de: Warren *et al.*, 2013.

La mayoría de las especies (133 especies) presentaron una abundancia baja, entre 1-10 individuos durante los seis meses de muestreo, mientras que solo 16 especies presentaron abundancias de más de 10 individuos (Figura 7). Solamente las dos especies ya mencionadas presentaron abundancias mayores a 100 individuos y por último se encontraron 14 especies con abundancias intermedias que iban entre los 19 y 67 individuos (Figura 3. A-B). Para 57 especies solamente se tuvo un registro durante todo el muestreo.

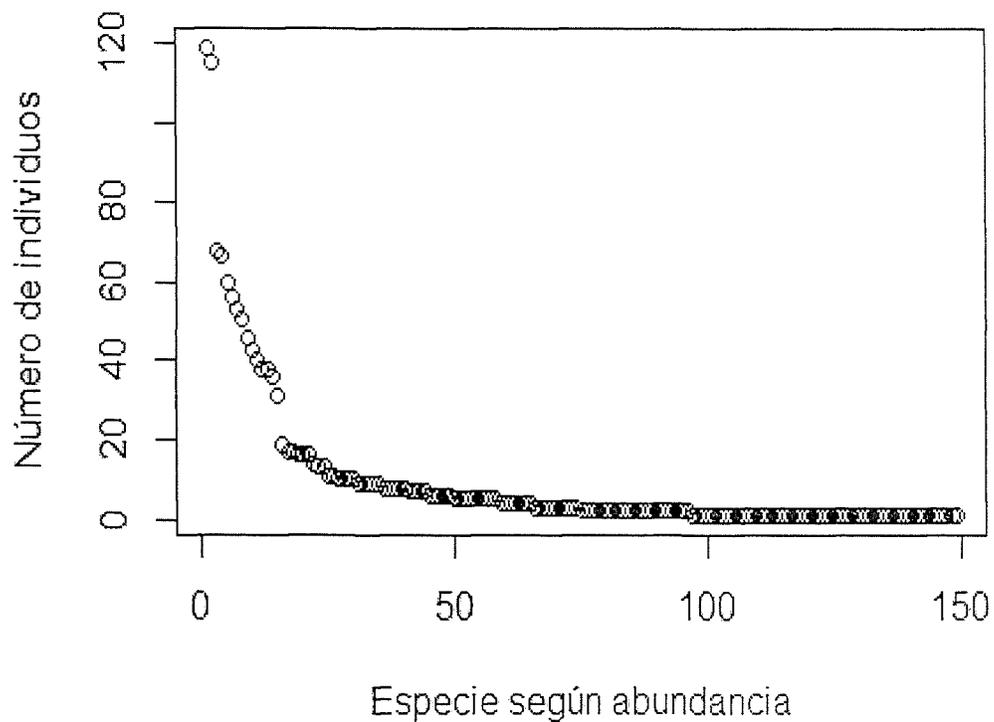


Figura 7. Frecuencia de individuos para cada una de las especies de mariposa encontradas ordenadas según su abundancia durante todo el muestreo realizado.

7.1. Abundancia de mariposas según la cobertura vegetal, el gradiente altitudinal y la estacionalidad.

Cobertura vegetal.

En total se encontraron 706 individuos para el hábitat caracterizado como río, mientras que para el pastizal se contabilizaron 698 individuos. No se observó diferencia significativa en la abundancia de mariposas por transecto según la cobertura vegetal (Cuadro.3, Figura 8). Para ambos hábitats se encontró que la familia más abundante fue Nymphalidae. Sin embargo, en el río hubo mayor abundancia de la familia Lycaenidae con un total de 121 individuos, pertenecientes en su mayoría a la especie

Celastrina argiolus gozara. Mientras que en el pastizal se encontró un mayor número de individuos de la familia Hesperidae, en comparación al río (Figura 9A).

Por otra parte, dentro de la familia Nymphalidae, la subfamilia Heliconiinae fue más abundante en el río en donde se encontraron 157 individuos. En contraste, en el pastizal la subfamilia más abundante fue Satyrinae siendo *Hermeuptychia hermes* la más representativa con un total de 102 individuos (Figura 9B). Además, se observó una dominancia de individuos de la subfamilia Nymphalinae en el pastizal, en donde la especie más característica fue *Anartia fatima* con 51 individuos.

Cuadro. 3. Modelos lineares generalizado de la abundancia de mariposas/transecto según cobertura vegetal, gradiente altitudinal y estación.

	Variable	Desv.Resi	gl	Pr (>Chi)
Abundancia	H ₀	591.10	35	
	Cobertura vegetal	591.05	34	0.8323
	H ₀	591,1	35	
	Estación	389,6	34	p<0.001
	Altitud	351,31	32	p<0.001

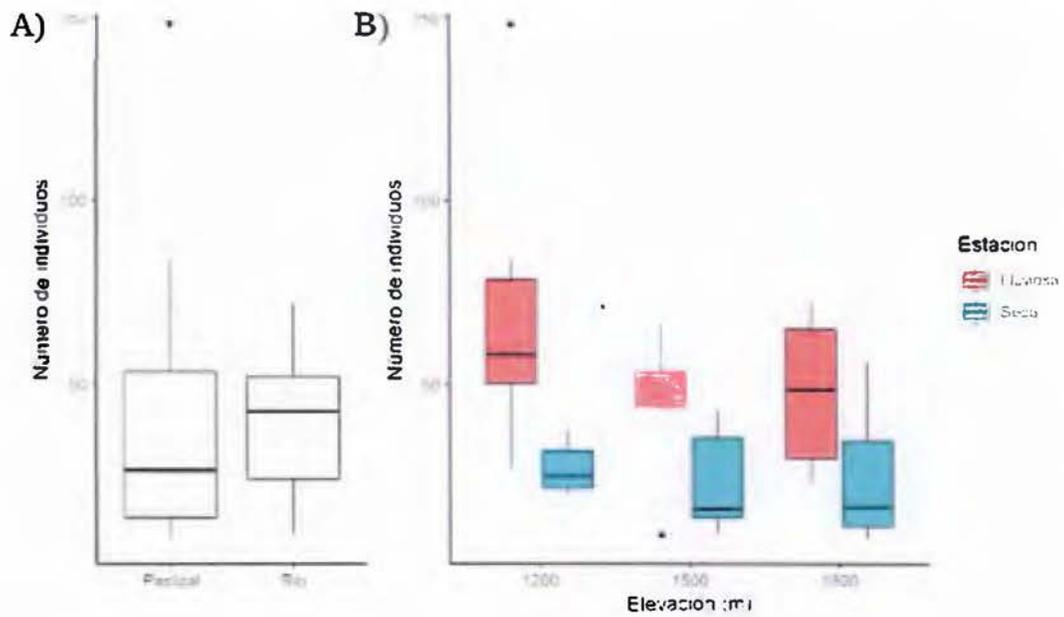


Figura 8. Distribución de número de individuos/transecto de mariposas según cobertura vegetal (A) y según elevación y estación (B).

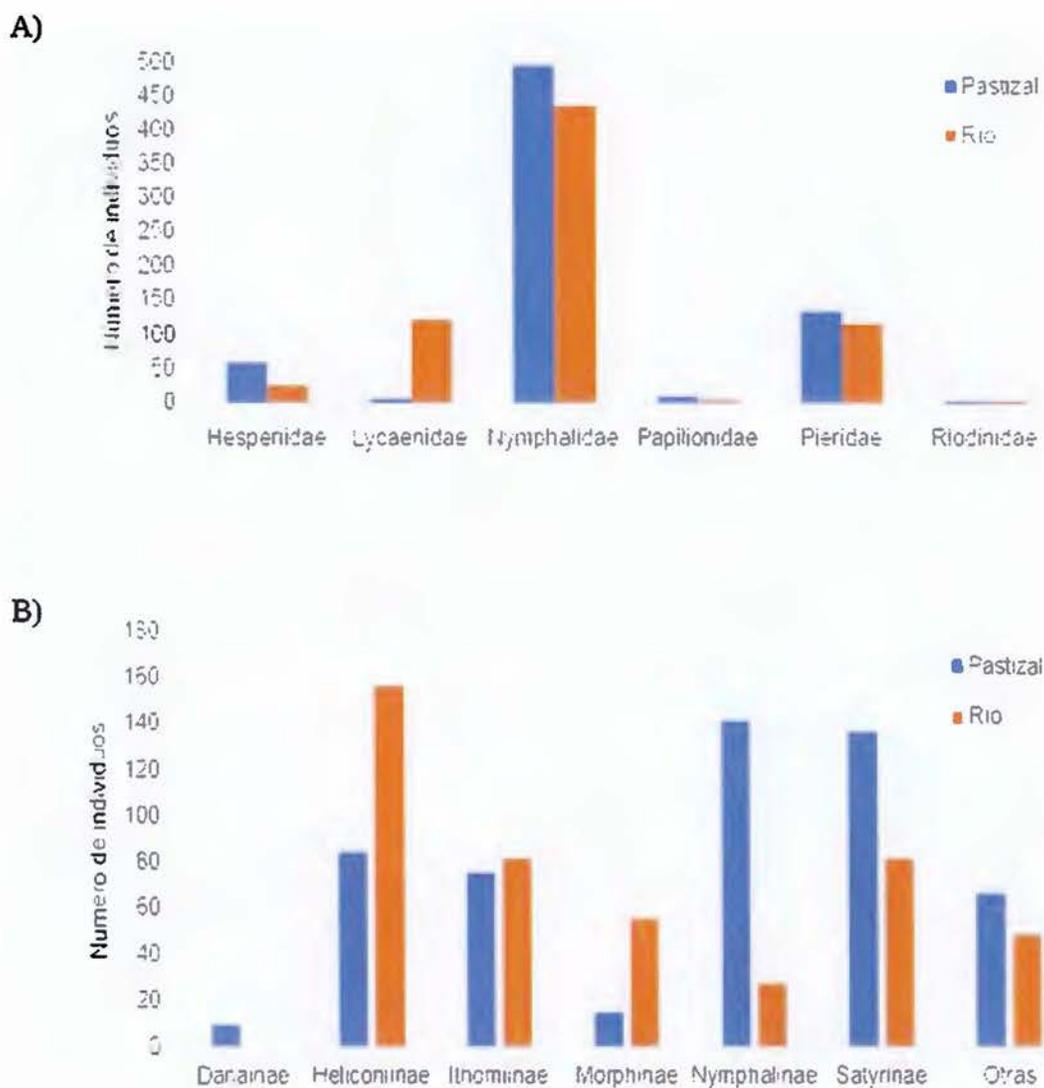


Figura 9. Efecto de la cobertura vegetal en la abundancia de las familias de lepidóptera (A) y de las subfamilias de la familia Nymphalidae (B).

Gradiente altitudinal.

En total se encontraron 587 individuos para los 1200 m.s.n.m, siendo esta la altura con mayor abundancia, seguida de los 1800 m.s.n.m en la que se registraron 433 individuos y de último los 1500 m.s.n.m donde se contabilizaron 401 individuos. Sin embargo, se obtuvo una diferencia significativa en la abundancia de mariposas por transecto según el gradiente altitudinal (Cuadro 3, Figura 8), donde a mayor altitud menor abundancia de mariposas. Para todas las alturas se encontró que la familia más abundante fue Nymphalidae, siendo los 1200 m.s.n.m donde hubo la mayor cantidad de individuos. A la altura de 1800 m.s.n.m se encontró una mayor abundancia de la familia Lycaenidae con un total de 128 individuos, pertenecientes en su mayoría a la especie *Celastrina argiolus gozara*. Las familias Papilionidae y Riodinidae no se observaron a los 1500 m.s.n.m (Figura 10A).

En términos generales, la familia Nymphalidae fue la más abundante en las tres elevaciones. Dentro de la misma, Nymphalinae y Heliconiinae, Satyrinae e Ithomiinae fueron los grupos que presentaron mayor abundancia a los 1200 m.s.n.m, 1500 m.s.n.m y 1800 m.s.n.m respectivamente (Figura 10B).

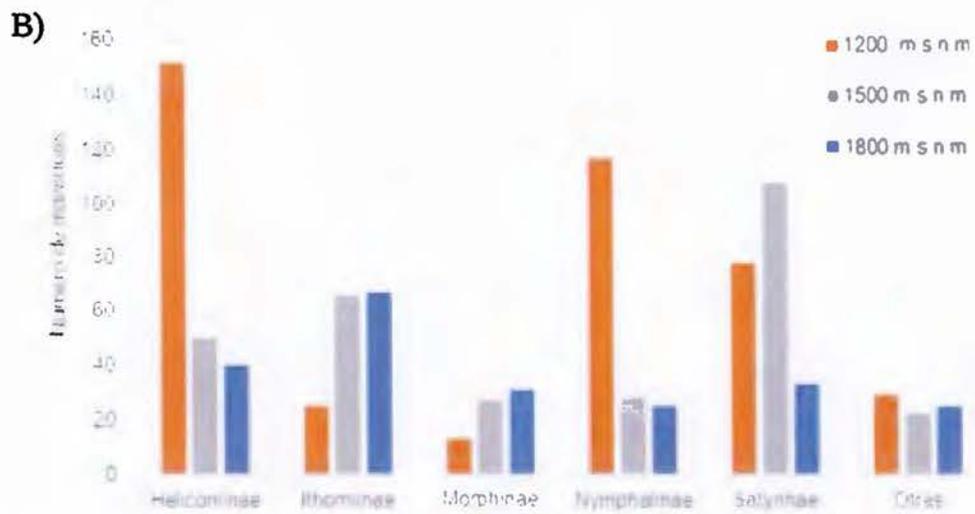
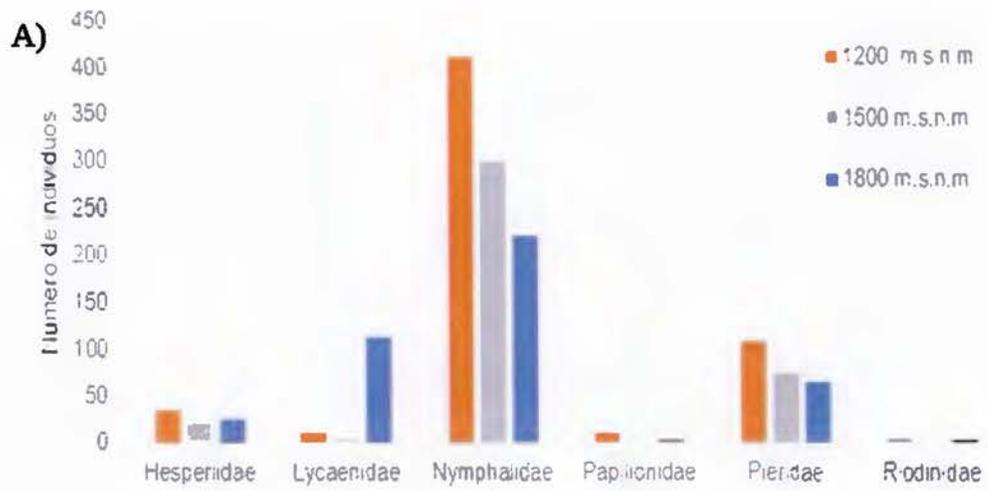


Figura 10. Efecto de la cobertura vegetal en la abundancia de las familias de lepidóptera (A) y de las subfamilias de la familia Nymphalidae (B).

Estacionalidad.

En total se encontraron 972 individuos para la estación lluviosa, mientras que para la seca se contabilizaron 449. Se obtuvo una diferencia significativa en la abundancia de mariposas por transecto según la estacionalidad (Cuadro 3, Figura 8b), se obtuvo menor abundancia de mariposas en la estación seca. En ambas estaciones se encontró que la familia más abundante fue Nymphalidae. En la estación seca se registró una mayor abundancia de individuos pertenecientes a la familia Lycaenidae y en esta misma estación no se encontraron especímenes de la familia Riodinidae (Figura 11A).

Por otra parte, dentro de la familia Nymphalidae se encontró que las subfamilias Apaturinae, Biblidinae y Limenitidinae, no se encuentran presentes durante la estación seca; pero la familia Satyrinae fue la única que se mantuvo constante durante las dos estaciones. Con un total de 166 individuos, la subfamilia Heliconiinae fue la más abundante durante la estación de lluvias y *Dryas iulia* fue la especie más representativa. En esta misma estación se contabilizaron 142 individuos de la subfamilia Ithomiinae, siendo *Ithomia heraldica* la especie más abundante, contrastando con únicamente ocho individuos encontrados durante la estación seca (Figura 11B).

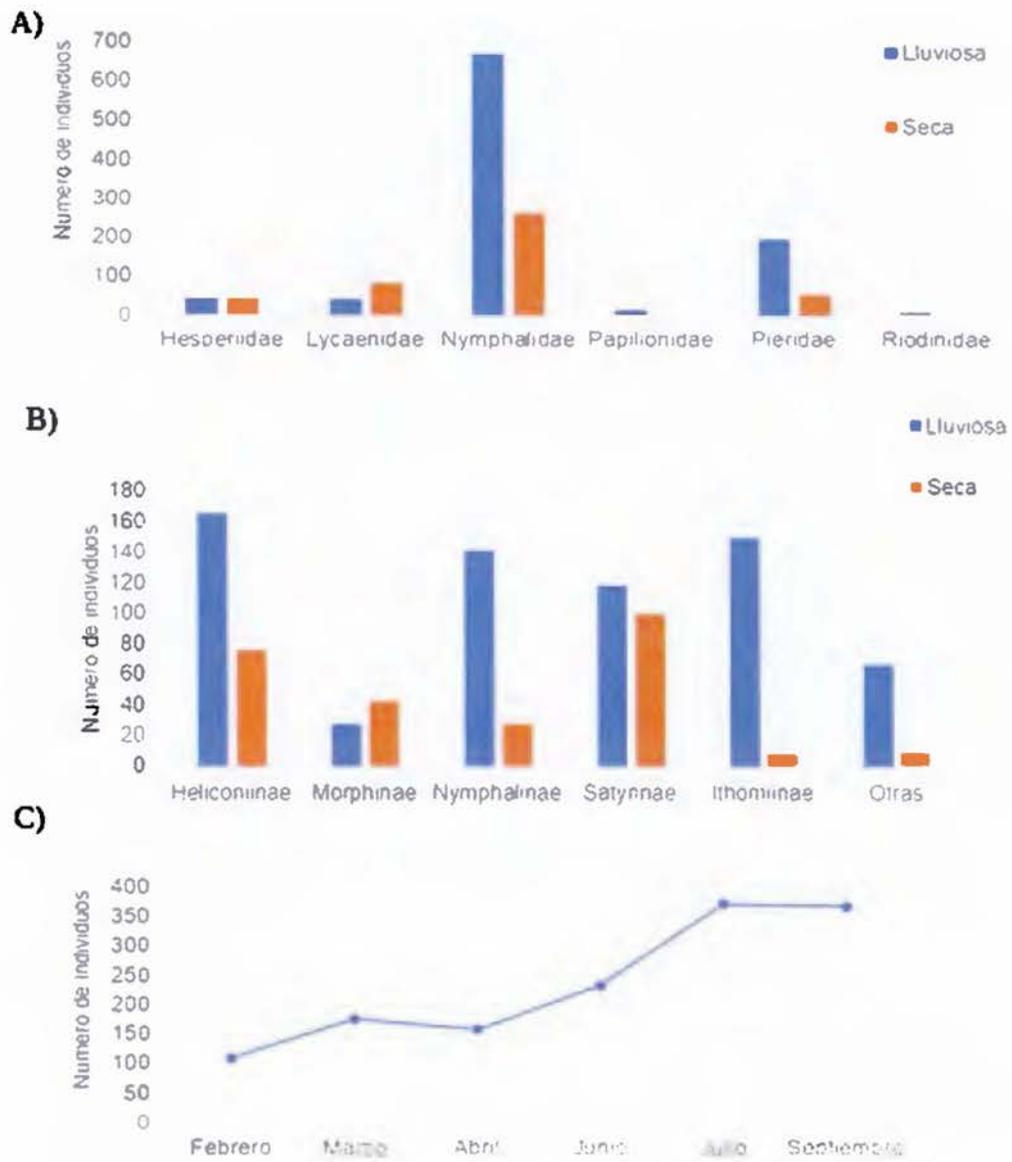


Figura 11. Efecto de la cobertura vegetal en la abundancia de las familias de lepidóptera (A) y de las subfamilias de la familia Nymphalidae (B).

Efecto de la cobertura vegetal y altitud en las familias más abundantes.

En forma general Nymphalidae, Lycaenidae, Pieridae fueron las familias más abundantes. Sin embargo solo en Lycaenidae se puede decir que la cobertura vegetal y la altitud generan un efecto sobre su abundancia (Cuadro. 4, Figura 12). Asimismo esta última familia es más abundante en zonas altas cercanas a los ríos, y en los otros sitios de muestreo la abundancia fue muy baja. La altitud afecta la abundancia de la familia Nymphalidae y Pieridae, dado que se encontró mayor número de individuos a los 1200 m.s.n.m. Sin embargo, no se encontró un efecto de la cobertura vegetal a ninguna elevación (Cuadro. 4, Figura 12).

Cuadro. 4. Modelo lineal generalizado de la abundancia de mariposas según estación y altura, para las familias más abundantes.

Familia	Variable	Desv.Res	gl	Pr (>Chi)
Nymphalidae	H ₀	556.01	35	
	Cobertura vegetal	552,16	34	0.0497
	Altura	491,97	32	p<0.001
Lycaenidae	H ₀	411.12	35	
	Cobertura vegetal	287.97	34	p<0.001
	Altura	116.61	32	p<0.001
Pieridae	H ₀	232.04	35	
	Cobertura vegetal	230.30	34	0.230
	Altura	218.12	32	p<0.001

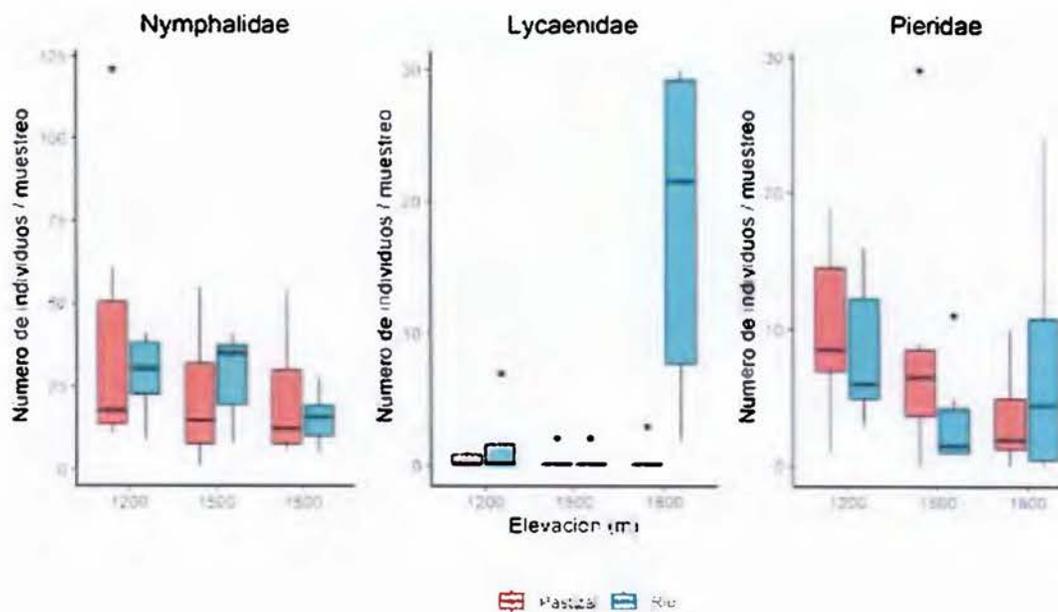


Figura 12. Abundancia de individuos de las familias Nymphalidae, Lycaenidae y Pieridae, según elevación (m.s.n.m) en cada uno de los usos de suelo muestreados.

7.2. Riqueza de especies de mariposas según la cobertura vegetal, el gradiente altitudinal y la estacionalidad.

Cobertura vegetal.

Se encontraron 110 especies para el hábitat caracterizado como pastizal, mientras que para el río se contabilizaron 113 especies, por lo que no se encontró un efecto de la cobertura vegetal sobre la riqueza (Cuadro. 5). En ambos sitios se encontró que la familia más diversa fue Nymphalidae. En los ríos la segunda familia más diversa fue Pieridae, mientras que en los pastizales fue Hesperidae (Figura 13). Por otra parte, dentro de la familia Nymphalidae, las subfamilias Apaturinae y Danainae solamente se encontraron en el hábitat caracterizado como pastizal, mientras que Satyrinae a pesar de ser más abundante en el pastizal se encontraron más especies en el río (Figura 13).

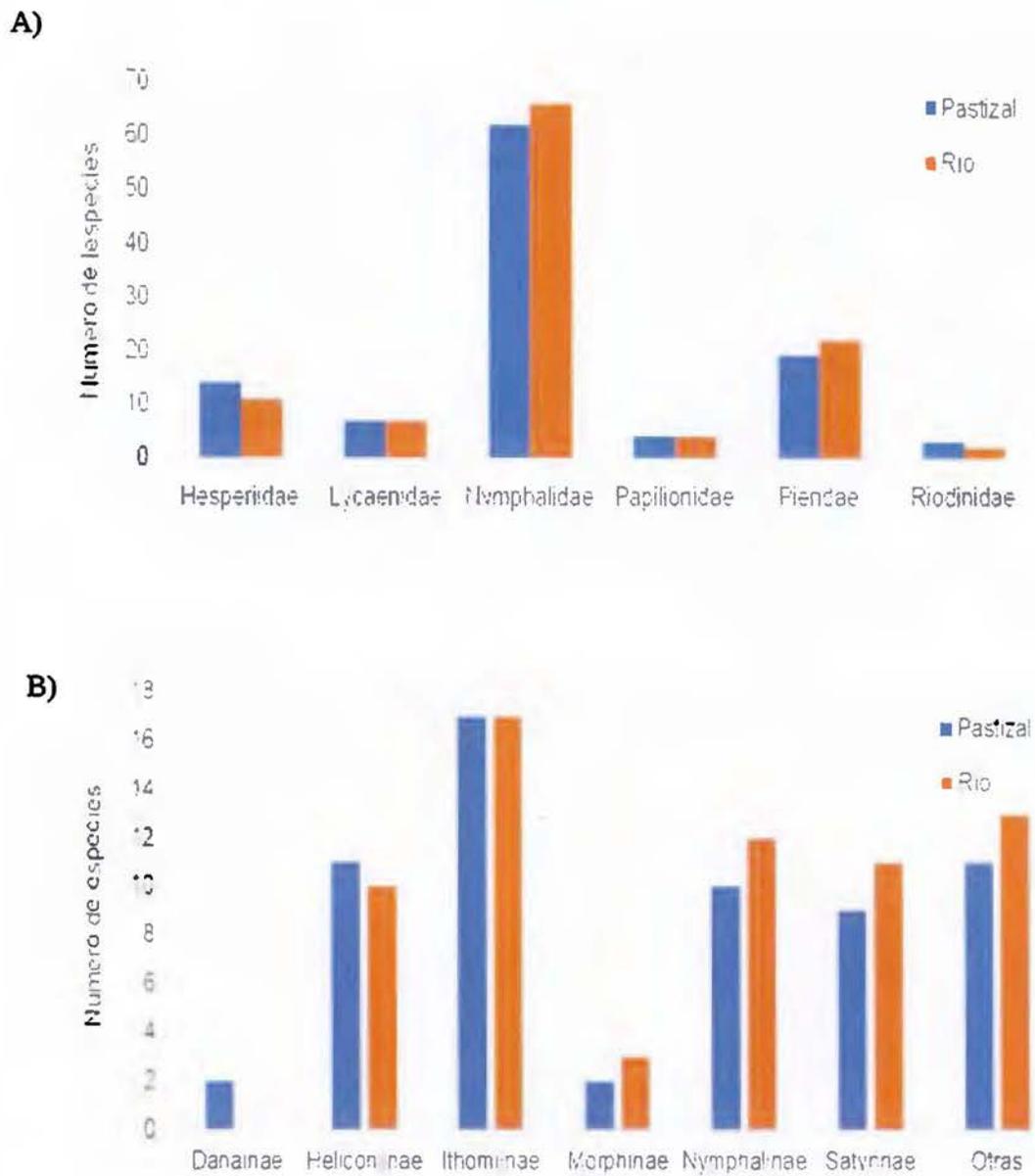


Figura 13. Riqueza de especies según cobertura vegetal: (A) familias y (B) subfamilias de la familia Nymphalidae.

Gradiente altitudinal.

En el gradiente de altitud se encontraron 94 especies para la elevación más baja, mientras que a los 1500 m.s.n.m y 1800 m.s.n.m se encontraron 77 y 81 respectivamente, resultado en un efecto significativo de la altitud sobre la riqueza (Cuadro.5). Dentro de las familias hayadas la familia Pieridae y Nymphalidae presentaron una mayor riqueza en los 1200 m.s.n.m. Además, no se encontraron especies de las familias Riodinidae y Papilionidae a los 1500 m.s.n.m; y la familia Lycaenidae fue mayormente encontrada a los 1800 m.s.n.m (Figura 14). Para todas las alturas se halló que la familia con mayor número de especies fue Nymphalidae, dentro de la misma, la subfamilia Ithomiinae fue encontrada mayormente en alturas medias y altas, mientras que para Biblidinae y Heliconiinae se encontraron más especies a los 1200 m.s.n.m (Figura 14).

Cuadro. 5. Modelos lineares generalizados de mariposas/transecto según cobertura vegetal, gradiente altitudinal y estación.

	Variable	Desv.Resi	gl	Pr(>Chi)
.Riqueza	H ₀	313,39	35	
	Cobertura vegetal	313.23	34	0.987
	H ₀	313,394	35	
	Estación	112,313	34	p<0.001
	Altura	96,614	32	p<0.001

Estacionalidad.

Según la estacionalidad se encontraron 142 especies para la estación lluviosa, mientras que para la seca se contabilizaron 52 especies, encontrándose un efecto de la estacionalidad sobre la riqueza (Cuadro.5). Las familias Pieridae y Nymphalidae presentaron una mayor riqueza en la estación lluviosa. En contraste, la familia Papilionidae únicamente presentó una especie más en la época lluviosa que en la época

seca (Figura 15A).

En ambas estaciones se halló que la familia con mayor número de especies fue Nymphalidae, dentro de la cual, las subfamilias Apaturinae y Limenitidinae no se encontraron en la época seca. Por otra parte, la familia Ithomiinae fue la que mostró el mayor aumento en la riqueza de especies en la época de mayor precipitación (Figura 15B).

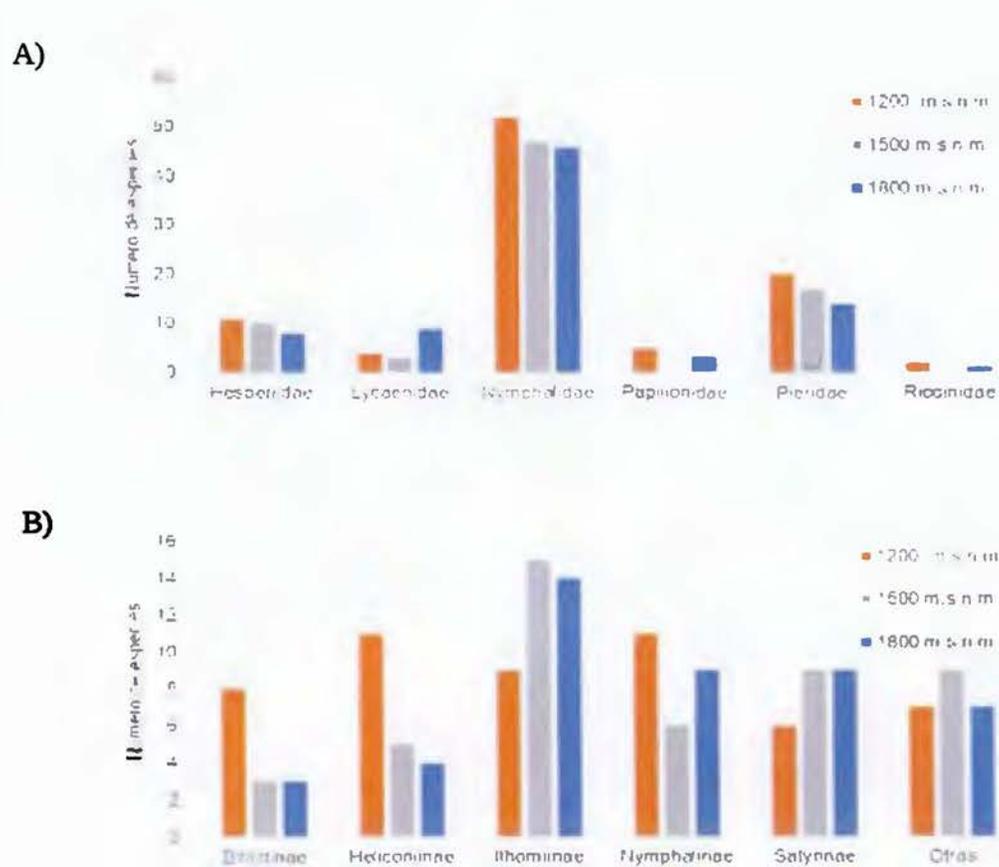


Figura 14. Riqueza de especies según gradiente altitudinal: (A) familias y (B) subfamilias de la familia Nymphalidae.

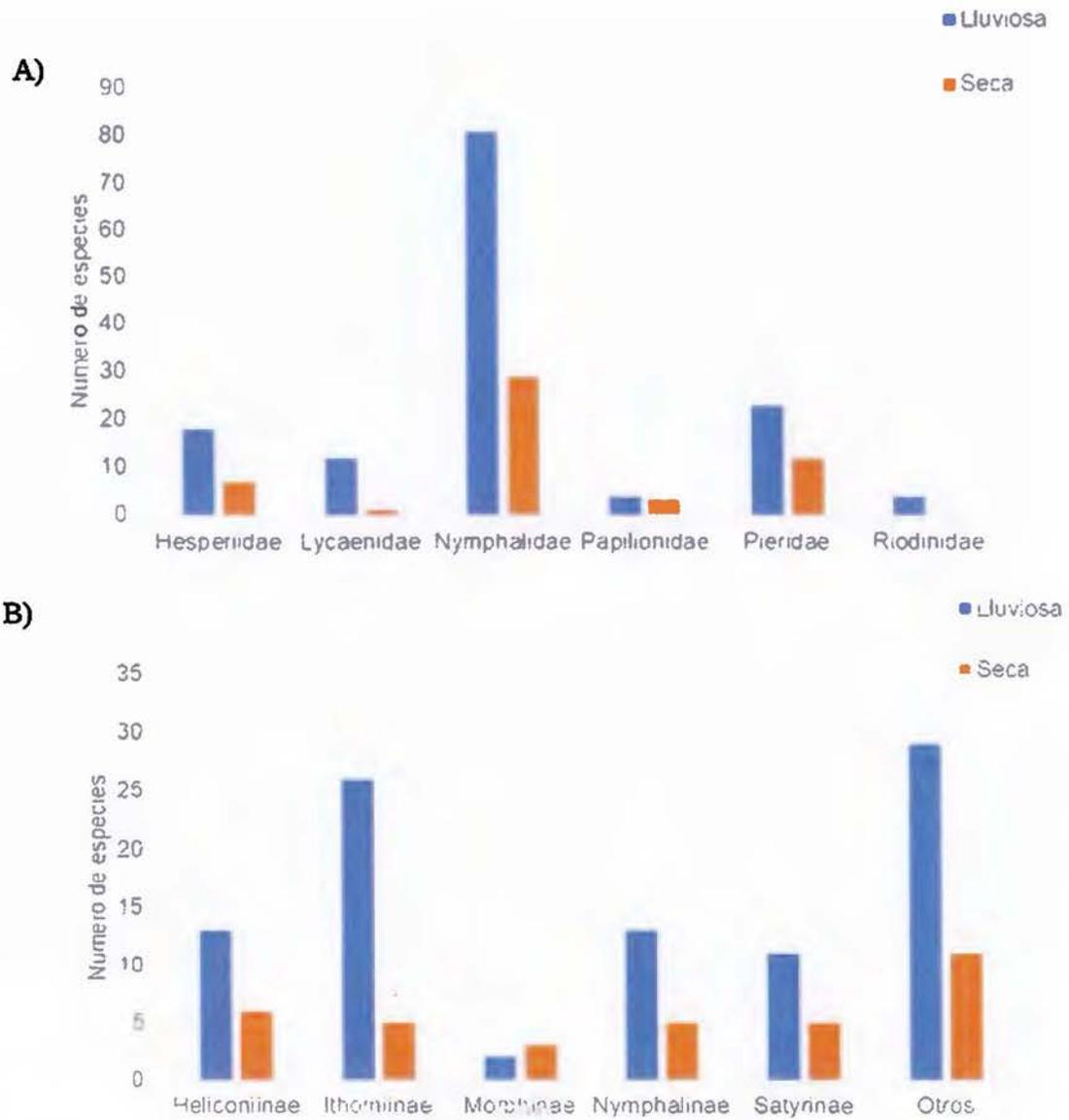


Figura 15. Riqueza de especies según estacionalidad: (A) familias y (B) subfamilias de la familia Nymphalidae.

Rarefacción.

Según el análisis de rarefacción usando el número de Hill de orden 0, que representa la riqueza total de especies, se encontró que no hay diferencia entre los hábitats de río y pastizal (Figura 16A). No obstante, el pastizal tiende a tener mayor número de especies comunes y abundantes (números de Hill 1 y 2) en comparación con el río, en donde hay más especies raras. Se debe mencionar que se encontraron 39 especies únicas para el río que no se reportaron en el pastizal y 40 especies únicas para el pastizal que no se encontraron en el río.

Por otra parte, se encontró que los 1200m.s.n.m y los 1800 m.s.n.m son las alturas más parecidas en términos de diversidad de especies, difiriendo de los 1500 m.s.n.m. Además, a los 1800 m.s.n.m se encuentran especies más raras y menos abundantes en comparación con las demás alturas (Figura 16B). También las especies más abundantes y comunes se presentaron a los 1200 m.s.n.m y 1500 m.s.n.m con similar número de especies en ambas altitudes.

Además, se encontró que existen diferencias significativas de riqueza entre la estación seca y la lluviosa (Figura 16 C). Aunado a esto, hay más especies raras en la época lluviosa y además las comunes son más abundantes en comparación a la estación seca (Figura 16 C). Cabe destacar que durante la época lluviosa se encontraron las especies *Pteronymia hara* (Ithomiinae), *Dynamine paulina thalassina* (Biblidinae) y *Forsterinaria neonympha* (Satyrinae), de las cuales se han reportado muy pocos individuos para Costa Rica.

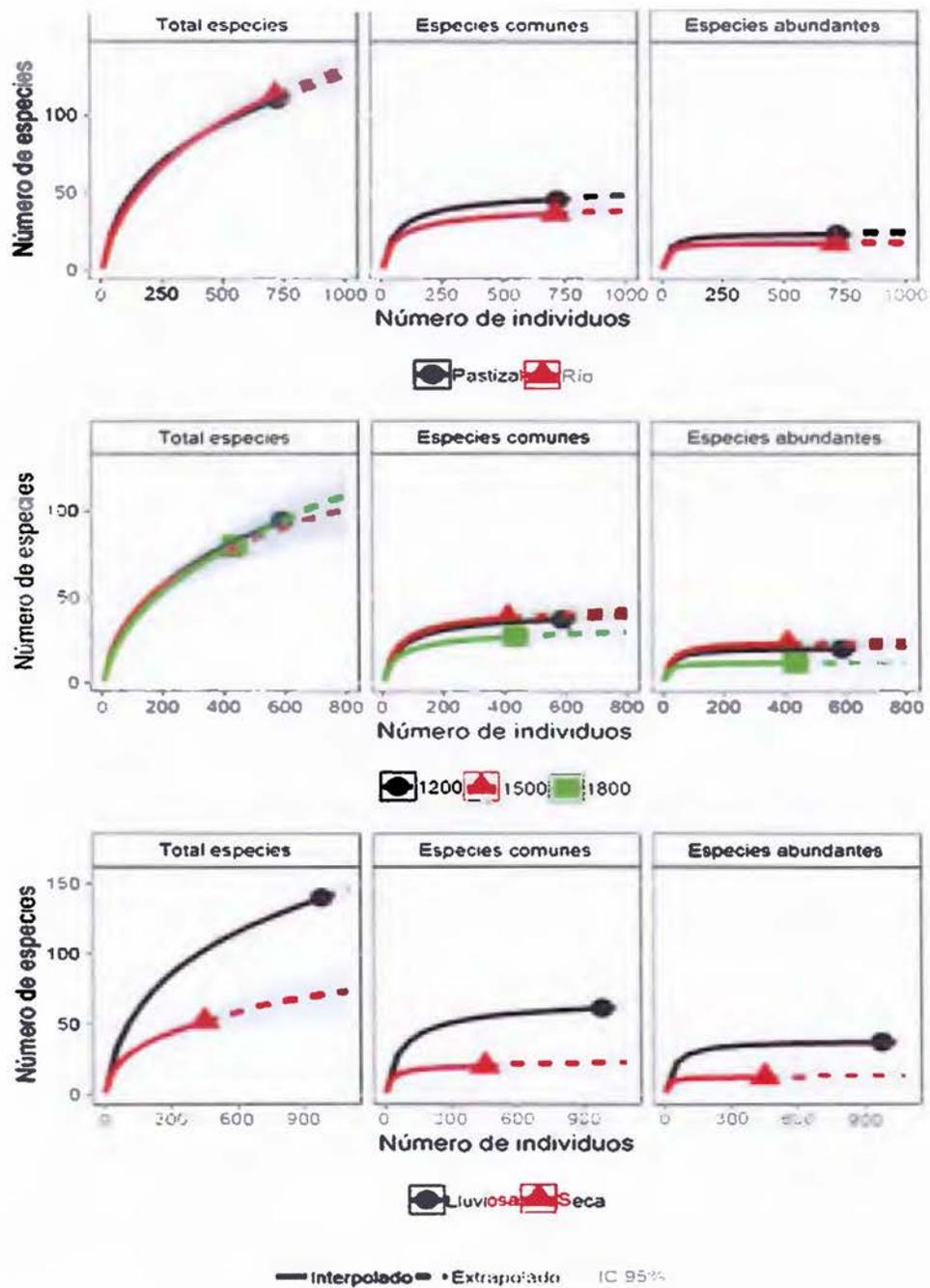


Figura 16. Curvas de rarefacción de especies de mariposas: según cobertura vegetal (A), gradiente altitudinal (B) y estación (C).

Diversidad beta.

Se encontró que en cuanto a la abundancia de mariposas los hábitats son más similares entre sí, a pesar de que las estaciones climatológicas sean diferentes, determinándose que los sitios clasificados como pastizal tienen una similitud mayor al 50% entre sí, a diferencia de los ríos que poseen una similitud menor al 50% (Figura 17A). Por otra parte en cuanto a presencia y ausencia de especies, la composición del ensamblaje está determinada más por la estacionalidad que por el hábitat, siendo las especies presentes en la época seca más similares entre los dos sitios (Figura 17B).

Encontrándose que las especies presentes en la época seca son similares entre las diferentes alturas muestreadas, también siendo similares las especies que se encuentran en las alturas mayores (1500 m.s.n.m y 1800m.s.n.m) (Figura 17C). Por otra parte en cuanto a presencia y ausencia de especies, la composición está determinada más por la estacionalidad que por la altura (Figura 17 D). Además en las alturas mayores se capturaron especies que reflejan buen estado de conservación en bosques como lo son *Manataria hercina maculata*, *Leptophobia caesia*, *Pronophila* sp. y *Catantix* sp. (DeVries, 1987).



Figura 17. Análisis de grupos de la composición de mariposas combinando las dos estaciones (seca y lluviosa) y los dos hábitats (pastizal y río) utilizando el índice de similitud de Morisita (A) y el índice de Jaccard (B); y combinando las distintas altitudes

(1200 m.s.n.m, 1500 m.s.n.m, 1800 m.s.n.m) y la estaciones (seca y lluviosa), utilizando el índice de similitud de Morisita (C) y el índice de Jaccard (D).

Riqueza según cobertura vegetal y altitud en las familias más abundantes.

Por otra parte en cuanto a la riqueza dentro de las familias más diversas se encontró que en la familia Nymphalidae hay más especies a los 1200 m.s.n.m en comparación a los 1800 m.s.n.m. Sin embargo, no existe diferencias en la riqueza de especies encontradas en los diferentes hábitats. Además la familia Pieridae presenta más especies a los 1200 m.s.n.m en comparación con las otras alturas muestreadas y no hay un efecto del hábitat en cuanto a su riqueza (Cuadro.6, Figura 18). También hay que mencionar que las otras cuatro familias identificadas en el muestreo no mostraron diferencias de riqueza según la altura y el hábitat.

Cuadro. 6. Modelo lineal generalizado de la riqueza de mariposas según estación y altura, para las familias con mayor riqueza.

Familia	Variable	Desv.Res	gl	Pr(>Chi)
Nymphalidae	H ₀	352.21	47	
	Cobertura vegetal	352.20	46	0.9562
	Altura	345.60	44	p<0.05
Pieridae	H ₀	121.66	47	
	Cobertura vegetal	121.20	46	0.4944
	Altura	114.14	44	p<0.05

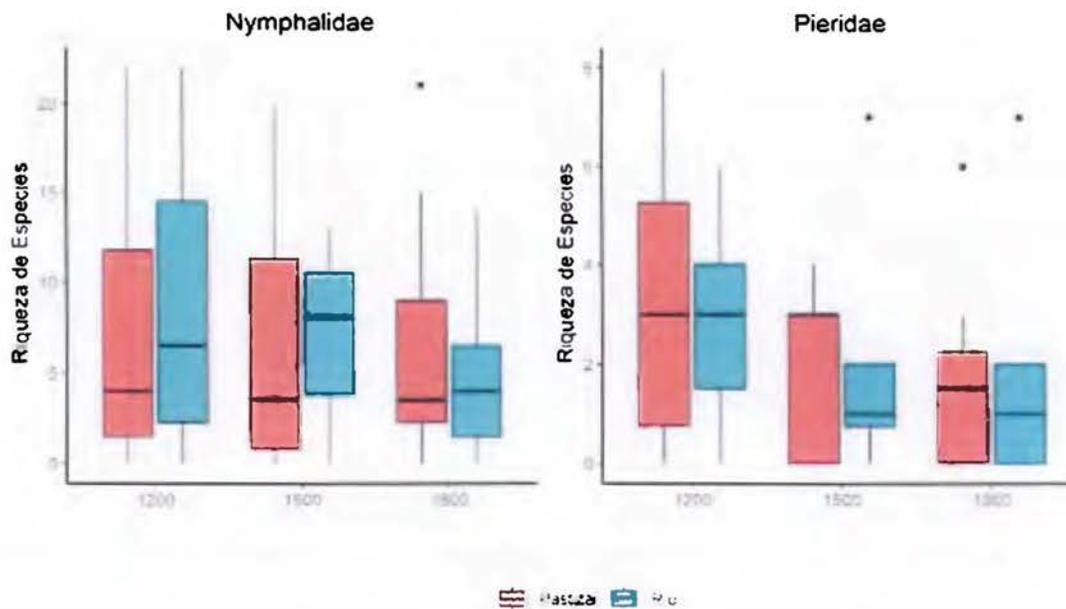


Figura 18. Riqueza de especies de la familias Nymphalidae y Pieridae según elevación (m.s.n.m) en cada uno de los usos de suelo muestreados.

8. DISCUSIÓN.

En Costa Rica se han realizado estudios en donde se determina la diversidad de especies de mariposas diurnas en sitios específicos como: Corcovado, Santa Rosa, Monteverde (DeVries, 1991), Montes de Oca (Córdoba-Alfaro, 2011), y Esparza (Tobar *et al.*, 2006). Al comparar dichos estudios con el número de especies que se encontró en San Miguel de Grecia, se puede recalcar posee una gran diversidad de mariposas.

Al ser Nymphalidae una de las familias más diversas (Chacón & Montero, 2007), y de gran tamaño alar (Murillo-Hiller, 2008), se puede explicar que fuera la familia más representativa encontrada en el presente estudio. De las 151 especies identificadas en total, únicamente las pertenecientes a la familia Nymphalidae, estuvieron presentes durante todo el muestreo. Las mismas fueron: *Anartia fatima*,

Dryas iulia, *Heliconius clysonymus montanus*, *H. erato petiverana*, *Hermeuptychia hermes*, *Morpho helenor narcissus*, y *Vanessa virginiensis*. La mayoría de estas especies tienen ámbitos de tolerancia muy amplios y pueden soportar condiciones ambientales cambiantes, por lo que se explica su presencia durante los seis meses de muestreo.

Dentro de las especies más abundantes destaca *H. hermes* (Nymphalidae) y *Celastrina argiolus gozara* (Lycaenidae), para las que se contabilizaron más de 100 individuos para cada una. Por su parte, *H. hermes* es una especie que tiene como planta hospedera las gramíneas (Poaceae) (Janzen & Hallwachs, 2009); estas plantas son el componente principal de los pastizales, lo que explica la abundancia del lepidóptero. Por su lado, *C. argiolus gozara* se reportó únicamente en el hábitat caracterizado como río y se presentó mayoritariamente en la época seca. Lo anterior concuerda con patrones reportados en Oregon (Estados Unidos), en donde su abundancia y presencia es altamente estacional (Warren, 2005). Además, el mismo estudio reportó que los machos hacen agregaciones en lodo y excremento húmedo, tal como fue observado en la presente investigación (Anexo 3). Cabe mencionar que se notaron migraciones de esta especie río abajo durante finales de la época seca.

En los bosques tropicales se ha sugerido que el orden Lepidoptera está representados por una alta riqueza de especies, pero con una abundancia baja (Owen, 1971); estas especies se han denominado como especies raras, y son determinantes en la riqueza de especies de cada región. Lo que constituye un factor importante para la modulación de los cambios fenológicos en una zona determinada (Pozo *et al.*, 2008). Lo anterior concuerda con lo encontrado en el presente estudio en donde un 35.6% de la muestra total, fue representada por especies que tuvieron una abundancia igual a un individuo durante todo el período de estudio. En promedio se encontraron entre cuatro y diez especies únicas para cada mes aproximadamente. Coincidiendo con Pozo *et al.* (2008), que señalan que la variación mensual en riqueza de especies está determinada por especies raras.

Dentro de las especies raras que se encontraron destaca *Forsterinaria neonympha*, la cual es una mariposa que se encuentra poco en las colecciones de Costa Rica. Sin embargo, se ha encontrado que esta especie prefiere el dosel del bosque (Montero, 2014), lo que podría explicar su poca presencia en colecciones. Por otra parte se encontraron especímenes de la especie *Dynamine paulina thalassina*, la cual también es una especie poco representada en colecciones y considerada muy rara. Ella es conocida únicamente por pocos especímenes del Plamar (Puntarenas) y Limón (DeVries, 1987), ambas zonas bajas del país y muy alejadas de la localidad aquí estudiada. También, se encontraron dos individuos de *Pteronymia hara*, la cual es una mariposa que únicamente se había reportado en Costa Rica en Monteverde (Haber com.pers). El hallazgo de estos individuos recalca la importancia que tiene el estudiar sitios nuevos, ya que se pueden reportar ampliaciones de ámbitos de distribución, generando más conocimiento para futuros estudios de conservación o poblacionales.

Dentro de los dos diferentes tipos de cobertura vegetal que se estudiaron se conoce que los pastizales son sitios en donde se realiza manejo de la vegetación debido al pastoreo de ganado, uso de herbicidas, podas y chapeas. Lo que ocasiona cambios en la composición de especies, conllevando a una alteración en el crecimiento y diversidad de la vegetación (Tobar *et al.*, 2006).

A pesar de la alta abundancia de arvenses que presentan el pastizal, en comparación con el río, su diversidad no resultó ser significativamente mayor. Lo anterior, podría deberse a que en los pastizales estudiados existen elementos como las cercas vivas y una alta riqueza de plantas herbáceas, que proporcionan conectividad entre fragmentos con bosques más conservados. Esta diversidad en la vegetación genera sitios para la reproducción y alimentación de ciertas especies que aunque siendo más representativas del río, también se pueden encontrar en el pastizal. Ejemplo de esto es que se observaron individuos de *Mechanitis menapis saturata* (Ithomiinae) poniendo huevos en plantas de *Solanum myricanthum* (Solanaceae). Además se visualizaron individuos de *Ithomia heraldica heraldica* (Ithomiinae) que durante la época seca salían

de los bosque riparios a este tipo de cobertura vegetal, para alimentarse de plantas de Santa Lucía (*Ageratum conysoides*).

La especie más abundante en el muestreo (*H. hermes*) se encontró mayormente en los pastizales, alimentándose de flores de *Bidens pilosa* (Asteraceae) (Obs.pers); y concordando con Janzen & Hallwachs (2009) que reportan que ovipositan en plantas de la familia Poaceae (Owen, 1971). Se observó que muchas de las especies que se capturaron utilizaban este tipo de cobertura vegetal como rutas de paso, probablemente porque son áreas abiertas en donde pueden volar con mayor facilidad ayudando a disminuir el consumo de energía para trasladarse de un sitio a otro, a pesar de que en los pastizales exista un mayor riesgo de depredación (López-Barrera, 2004).

Se ha propuesto que las mariposas presentes en los pastizales tienen requerimientos alimenticios y reproductivos más generalistas, en comparación a especies de bosque que son especialistas (Tobar, 2000). Tobar (2000) sugiere que las especies generalistas están asociadas a estructuras vegetativas menos desarrolladas y que presentan una mayor variedad de flores. Sin embargo, en este estudio no se encontró ninguna diferencia en cuanto a número de especies entre el bosque ripario y el pastizal; lo que pudo deberse a que los sitios muestreados no estaban lo suficientemente apartados el uno del otro y que los parches no fueron suficientemente grandes. Además, en la metodología empleada no se tomó en cuenta el dosel, y se ha reportado que en los bosques existe una mayor riqueza en ese hábitat (Cook *et al.*, 1971; DeVries, 1987;). Lo anterior, puede explicar la poca presencia de especies de las familias Riodinidae y Papilionidae durante el muestreo. Como menciona Owen (1972) estas podrían ser familias con poca abundancia, cuyas especies aparecerían si se aumentase el esfuerzo de muestreo, ya que anteriormente se han registrado otras especies de estas dos familias en este sitio (Murillo-Hiller, 2018; W. Matamoros-Calderón Obs. pers).

Los márgenes de ríos o arroyos son zonas que se ven altamente modificadas a causa de inundaciones y material arrastrado por la corriente, lo que afecta la vegetación

de la rivera. Como resultado, la cantidad de luz y temperatura están en constante cambio. Todas estas alteraciones provocan que las especies que dependen de la flora aledaña al cauce se vuelvan más especialistas y además la llegada de algunas generalistas, haciendo que los bosques riparios posean una gran riqueza de mariposas (Naiman *et al.*, 1993; Naiman & Decamps, 1997).

Ejemplo de algunas especies únicas para los sitios caracterizados como bosque ripario que se encontraron en este estudio son: *C. argiolus gozara*, *Apuelca maeonis* y *Atlides* sp. (Lycaenidae); *Manataria hercyna maculata*, *Heliconius ismenius clarescens*, *Greta andromica lyra*, *Oleria paula*, *Olyras crathis staudingeri*, *Pteronymia hara*, *Satyrotaygetis satyrina*, *Dynamine paulina thalassina* (Nymphalidae); *Dismorphia amphione praxinoe*, *Dismorphia eunoe desine* (Pieridae) y *Creonpyge creon creon* (Hesperiidae). Todas las especies anteriormente mencionadas son potenciales bioindicadores de una buena calidad del hábitat, ya que no se encontraron en el pastizal. Por otro lado en el pastizal se encontró *Pyrgus oileus*, la cual tiene como planta hospedera a *Sida* spp. (Malvaceae), y no estuvo presente en el río por lo que puede servir como indicadora de hábitats no tan preservados.

Al presentarse especies únicas en cada tipo de cobertura vegetal, se demuestra que a pesar de que no se encontraron diferencias significativas en cuanto a riqueza y abundancia en cada uno de los sitios, la conservación de estas dos zonas es de suma importancia. Ambos, pastizal y bosque ripario, son únicos en cuanto a abundancia y riqueza de especies, juntos aportan en la conservación adecuada del ecosistema. La alteración, en especial habitats frágiles como los bosques riparios, pueden afectar las poblaciones que dependen de él.

En general los patrones de distribución a lo largo de un gradiente altitudinal en los trópicos son afectados por diferentes factores abióticos, por lo que suelen ser muy complejos (Janzen *et al.*, 1976; Monteagudo *et al.*, 2001). Sin embargo, la tendencia general de la riqueza es disminuir con el aumento altitudinal, aunque cada familia

puede mostrar variaciones independientes de distribución elevacional (Andrade, 2002). Lo que concuerda con los resultados encontrados en el presente estudio, en donde se ven patrones complejos dependiendo de la familia e inclusive de la especie. Un ejemplo de esto se observó en la familia Lycaenidae, la cual fue más abundante a los 1800 m.s.n.m. Se ha reportado que a mayores altitudes aumenta el porcentaje de exclusividad y endemismo de las especies (Camero *et al.*, 2007). Por ejemplo especies como *Celastrina argiolus gozara* fueron más abundantes en zonas altas, ya que es donde se presenta una mejor conservación de los bosques riparios.

Las familias Pieridae y Nymphalidae mostraron patrones elevacionales diferentes, ya que presentaron una mayor riqueza y abundancia a los 1200 m.s.n.m. Además, las especies *Manataria hercyna maculata*, *Pronophila timanthes* y *Mechanitis menapis saturata* tuvieron una mayor presencia de individuos a los 1500 m.s.n.m. Demostrándose así la que existe una complejidad en la distribución elevacional del ensamblaje de mariposas en estudio.

Para América se han realizado pocos estudios que tomen en cuenta el efecto de la elevación sobre la abundancia y riqueza de mariposas. Sin embargo, las investigaciones realizadas han encontrado que para la superfamilia Papilionoidea, en general, existe una mayor diversidad de especies a elevaciones intermedias (Willmott, 2001; Palacios & Constantino, 2006; Camero *et al.*, 2007). Concordando con lo encontrado en el presente estudio en donde la altitud tiene un efecto sobre la riqueza encontrándose más número de especies a los 1200 m.s.n.m.

Además en cuanto a la abundancia, se encontraron aproximadamente 150 individuos más a los 1200 m.s.n.m, en comparación a las otras dos altitudes. Lo cual concuerda con lo que se esperaba, ya que al aumentar la altura la temperatura baja. Al ser las mariposas organismos ectotermos, algunas especies se han adaptado mejor que otras a los ambientes más fríos. En consecuencia, en este estudio la abundancia general mostró diferencias significativas entre altitudes con diferentes temperaturas. Este

patrón también puede deberse a que al hay menor diversidad de plantas a mayor altitud (Moreno *et al.*, 2018), la abundancia de mariposas podría disminuir por falta de variedad en los recursos alimenticios. Sin embargo al analizar los grupos taxonómicos más específicamente, la familia Lycaenidae resultó ser más abundante a altitudes más frías.

En cada altura se registraron especies únicas, pero cabe recalcar la importancia de los sitios muestreados a los 1800 m.s.n.m. En donde se encontraron 22 especies características dentro de las que destacan: *Ithomia heraldica*, *Adelpha tracta*, *Olyras crathis staudingeri*, *Catasticta teutila flavomoaculata*, *Laparus doris* y *Creonpyge creon creon*. Como se mencionó anteriormente fue el sitio que presentó mayor abundancia de Lycaenidae (Anexo 2). No se sabe a que se debe la abundancia de esta ultima familia en el sitio más alto, lo que podría servir para una futura investigación. Una razón podría ser que al ser este sitio parte de la Reserva Forestal de Grecia, cumple con el papel de zona de amortiguamiento; por lo que se señala el interés en la conservación de este sitio. Además, permite un cambio paulatino del hábitat entre el Parque Nacional Volcán Poás y el centro de la comunidad de San Miguel.

En cuanto a la estacionalidad en el presente estudio se determinó que existe una mayor abundancia y riqueza en la época lluviosa. Siendo el mes de julio en donde se encuentra mayor número de especies. Lo que concuerda con estudios realizados en otros países neotropicales (Checa, 2006; Pozo *et al.*, 2008; Checa *et al.*, 2009) y en Costa Rica para la vertiente Pacífica (Murillo-Hiller *et al.*, 2019; Janzen, 1993). Sin embargo, en la vertiente Atlántica se ha encontrado lo contrario en donde la mayor abundancia se da en la época seca (Grøtan *et al.*, 2014).

El patrón encontrado de mayor riqueza y abundancia de especies en época lluviosa, se explica debido a que existe evidencia de que en el período seco la mayoría de las especies se encuentran en estado de pupa (Janzen, 1987). Siendo esta una de las formas en que pueden resistir la baja humedad y la falta de recursos alimenticios

disponibles (Janzen, 1987); y provocando que se observe un menor número de individuos y especies en estado adulto. Por el contrario, en la estación lluviosa el aumento abundancia y riqueza de estados reproductivos se debe a que estos emergen de sus pupas estimulados por el aumento de lluvias. Todo lo anterior, parece estar sincronizado con el aumento de follaje y por ende a la aparición de más recursos para reproducirse (Syrgeley *et al.*, 2010).

Se sabe que la alimentación adecuada de los lepidópteros adultos es un factor que beneficia su fecundidad y longevidad (Boggs & Ross, 1993; Fisher & Fielder, 2001). Se conoce que estos cubren sus requerimientos alimentándose del néctar de las flores y de frutos en descomposición (Barth, 1991; Proctor *et al.*, 1996). La disponibilidad de recursos alimenticios puede ser otra razón por la cual se observa más abundancia y riqueza de especies en época lluviosa. Se ha documentado que los máximos picos de floración coincide con el incremento en la precipitación (Frankie *et al.*, 1976; Williams-Linera & Meave, 2002). Además, al aumentar la humedad las frutas se descomponen mas rápido, ofreciendo más recursos para mariposas frugívoras.

En el presente estudio se demuestra que los patrones fenológicos suelen ser complejos y no se pueden generalizar, ya que no todas las especies presentan mayor abundancia en la época lluviosa. Ejemplo de esto fue la familia Lycaenidae, la cual tuvo mayor número de especies y abundancia de individuos en la época seca. Las especies de menor tamaño tienen menos resistencia a la desecación y menor longevidad, viviendo menos tiempo en estado adulto, por lo que se encuentran solo pocos individuos en las estación lluviosa (Pozo *et al.*, 2008).

Se encontró que los ninfálicos poseen las fluctuaciones más variables, determinándose que los especímenes de la subfamilia Satyrinae no se ven afectados por la estacionalidad. Esta estabilidad se debe a que son especies asociadas a pastos (Poaceae), los cuales se encontraron presentes durante todo el período de muestreo. Sin embargo, otras subfamilias como Apaturinae, Biblidinae o Danainae fueron casi

exclusivas de la época lluviosa. Durante los meses más lluviosos la abundancia de las plantas hospederas como las solanáceas, acantáceas y asteráceas aumentan significativamente (Fenner, 1998), lo que pudo colaborar a la presencia de estas mariposas.

Además, dentro de los organismos más abundantes se encontró que la subfamilia Heliconiinae, presentó mayor número de individuos durante los meses de mayor precipitación. Se conoce que la disponibilidad de néctar es clave en determinar los patrones fenológicos de esta subfamilia (Gilbert & Singer, 1975), por lo que se puede relacionar su mayor abundancia y riqueza en época lluviosa con un aumento en la disponibilidad de alimento producto de la floración de muchas hierbas (Fenner, 1998).

Se debe de considerar que la competencia inter e intraespecífica por recursos alimenticios y hábitat también puede afectar la fenología de los lepidópteros, además de los factores abióticos que ejercen influencia en estas poblaciones. Considerando las variables es un contexto espacio-temporal, en la época de lluvias surgen gran cantidad de recursos en una mayor densidad, lo que permite el aumento significativo de las poblaciones. Sin embargo, estos recursos no están repartidos homogéneamente, si no que presentan una distribución aleatoria que provoca diferentes concentraciones de individuos tanto en el mismo momento como a lo largo de las estaciones. Este dinamismo promueve la diversidad y abundancia de mariposas encontradas en los sitios de muestreo de este estudio en todas las épocas.

Finalmente, las poblaciones también están influenciadas por fenómenos climatológicos de mayor escala que los patrones normales anuales de un hábitat. Grøtan *et al.* (2014), demostraron que la diversidad de mariposas aumenta en ciclos bianuales, afectadas por la abundancia del recurso vegetal, que a su vez es afectada por la precipitación. Durante el presente estudio, el fenómeno de la niña influyó las condiciones climatológicas del muestreo (Zhang *et al.*, 2019). Entre los efectos que este

fenómenos ejerce se encuentra el aumento de las precipitaciones, por lo que el ensamblaje de mariposas pudo variar su fenología. Se demuestra que investigar el efecto que las condiciones climatológicas ejercen sobre las poblaciones de mariposas es muy importante, ya que puede ayudar a conservar las especies y a entender las afectaciones que conlleva el cambio climático sobre las mismas.

9. CONCLUSIONES.

Se concluye que en el sitio de estudio, el tipo de cobertura vegetal no afectó la diversidad de especies. Sin embargo, cada hábitat posee especies características, por lo que es de suma importancia la conservación de ambos tipos de cobertura. Además, se encuentran más especies raras en los bosques en las orillas de los ríos, siendo sitios que ayudan a conservar la riqueza de mariposas menos comunes.

La elevación tiene un efecto significativo sobre la riqueza de mariposas. Encontrándose mayor similitud de especies entre los 1200 m.s.n.m y 1500 m.s.n.m, en comparación a los 1800 m.s.n.m. Sin embargo, los patrones de distribución elevacional son complejos y no se pueden generalizar. No obstante, la abundancia es mayor en zonas más bajas, pero a nivel más específico como familia se encontró más abundancia de Nymphalidae y Pieridae a los 1200 m.s.n.m. Por el contrario, los individuos de la familia Lycaenidae son más abundantes y se encuentran más número de especies en zonas altas (1800m.s.n.m).

La estacionalidad afecta significativamente la abundancia y riqueza de las especies de mariposas, siendo más diversa la época lluviosa. Sin embargo, depende de cada familia e incluso de cada especie. Las poblaciones de mariposas diurnas (Papilionoidea), se pueden ver afectadas producto del cambio climático, ya que se alteran sus patrones fenológicos.

A pesar de que el hábitat y la altura no tuvieron por si solos un efecto en la

riqueza de especies, se encontró que conjuntamente hay familias que prefieren el zonas bajas (Nymphalidae, Pieridae). Además, hay taxones que predominan en las zonas altas en los bosque riparios (Lycaenidae). Es de suma importancia mantener las dos coberturas vegetales estudiadas a diferentes alturas para la conservación de las mariposas.

10. RECOMENDACIONES.

Se recomienda para futuros estudios que los tipos de cobertura vegetal, estén más distanciados y además sean parches más grandes, con el fin de evitar el efecto de borde. También utilizar trampas para dosel, ya que se sabe que hay especies específicas de este nicho y por lo tanto fueron las menos representadas en este estudio. También se puede realizar en futuras investigaciones una caracterización florística detallada en cada una de las estaciones en estudio, para determinar la dependencia en cuanto a plantas hospederas y nectíferas. Igualmente, se sugiere estudiar los grupos funcionales de las mariposas presentes en cada uno de los hábitats para ver si estas se ven afectadas por las especies vegetales de los sitios en estudio.

Por otra parte, se recomienda realizar un estudio en un gradiente altitudinal más amplio. Tomar en cuenta factores como precipitación, humedad y temperatura, podrían ayudar a determinar cuáles factores abióticos influyen la distribución de la comunidad de mariposas. Además, llevar a cabo estudios de seguimiento a largo plazo, podrían demostrar cómo cambian las poblaciones de mariposas a lo largo del tiempo y como se ven afectadas por el cambio climático.

Se recalca que se encontraron especies comunes en la zona como los ninfálidos *Marpesia zerynthia*, *Heliconius clysonymus montanus*, *Ithomia heraldica heraldica* y *Vanessa virginiensis*, además del piérido *Dismorphia zathoe pallidula*, las cuales actualmente no se crían en cutiverio. Por lo que se recomienda la investigación de dichas especies con el fin de comercializarlas en los mariposarios. También la

conservación de las especies *Dynamine paulina thalassina*, *Forsterinaria neonympha* y *Pteronymia hara* que actualmente no se conoce el estado de sus poblaciones en el país y son muy pocos los registros que se encuentran en las colecciones nacionales.

En general, este es el primer estudio sistematizado sobre la diversidad en San Miguel de Grecia. Al ser esta localidad un posible futuro acceso al Parque Nacional Volcán Poás, se recomienda realizar más estudios de flora y fauna ya que más información de la diversidad a nivel local podría promover el turismo. Además es recomendable realizar otras investigaciones, antes de que se realicen alteraciones en el ecosistema que provoquen una pérdida de diversidad, ya que pueden inclusive existir especies aun no descritas.

Finalmente, se recomienda realizar programas de acción social, como charlas o talleres en la comunidad, para difundir la información generada por este y futuros estudios. Lo anterior, debido a que las personas que viven en los alrededores al bosque y dueñas de los pastizales, son las encargadas principales de generar los espacios que sirvan de paso y albergue para las poblaciones de mariposas.

11. LITERATURA CITADA.

- Abós, F. A. (2005). Análisis de las comunidades de mariposas en los agrosistemas en Aragón, España (Lepidóptera: Papilionoidea y Herperioidea). *Revista de Lepidopterología*, 33(131), 247-263.
- Andrade, G. (1998). Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, 22(84), 407-421.
- Baker, H. G., & Baker, I. (1975). Studies of nectar constitution and pollinator-plant coevolution. En L. E. Gilbert, & P. H. Raven, *Coevolution of animal and plants*. Austin, Texas: University of Texas Press.

- Barrantes, A., & Rodríguez, V. (1996). Abundancia estacional y daño de *Plutellaxylostella* (L)(Lepidoptera: Plutellidae) y el cultivo de repollo, durante la época seca en Alfaro Ruiz, Alajuela, Costa Rica. *Manejo Integrado de Plagas*, 39, 17-24.
- Barth, F. G. (1991). *Insects and flowers: The biology of a partnership*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Boggs, C. L., & Ross, C. L. (1993). The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ecology*, 74(2), 433-441.
- Bonebrake, T., & Deutsch, C. (2012). Climate heterogeneity modulates impact of warming on tropical insects. *Ecology*, 93(3), 449-455.
- Bonebrake, T., Ponisio, L., Boggs, C., & Ehrlich, P. (2010). More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143, 1831–1841.
- Brown, K. S. (1997). Diversity, disturbance and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation*, 1(1), 10-18.
- Camero, E., & Calderón, C. (2007). Comunidad de mariposas diurnas (Lepidóptera: Rhopalocera) en un gradiente altitudinal del Cañón del Río Combeima – Tolima, Colombia. *Acta biológica de Colombia*, 21(2), 95-109.
- Carrero, D. A., Montaña, L. R., & Tobar, D. E. (2013). Diversidad y distribución de mariposas diurnas en un gradiente altitudinal en la región nororiental andina de Colombia. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 17(1), 168-188.
- Cavanzón, L., Pozo, C., Hénaut, Y., Legal, L., Salas, N., & Machkour, S. (2016). Complex population patterns of *Eunicatatila* Herrich-Schäffer (Lepidoptera: Nymphalidae), with special emphasis on sexual dimorphism. *Neotropical*

Entomology, 45(2), 148-158.

- César-García, S. F. (2002). *Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, DF (México)*. Tesis de Bachillerato, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, DF.
- Chacón, I., & Montero, J. (2007). *Mariposas de Costa Rica/Butterflies and Moths of Costa Rica*. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Checa, F. (2006). *Patrones de diversidad, fluctuación poblacional y correlaciones climáticas de comunidades de mariposas carroñeras (Lepidoptera: Nymphalidae) en la Estación 45 Científica Yasuní, Amazonia ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Checa, M. F., Barragán, A., Rodríguez, J., & Christman, M. (2009). Temporal abundance patterns of butterfly communities (Lepidoptera:Nymphalidae) in the and their relationship with climate. *Annals of the Entomological Society of France*, 45(4), 470-486.
- Cook, L. M., Frank, K., & Brower, L. P. (1971). Experiments on the demography of tropical butterflies. I. Survival rate and density in two species of Parides. *Biotropica*, 3,17-20.
- Concha, I., & Parra, L. (2006). Análisis cualitativo y cuantitativo de la diversidad de mariposas de la estación biológica Senda Darwin, Chiloé, X Región, Chile. *Gayana*, 70(2), 186-194.
- Connell, J. H., & Orias, E. (1964). The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist*, 98(903), 399-414.
- Córdoba-Alfaro, J. (2011). Diversidad de Mariposas (Lepidoptera: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae) en Mansiones de Montes de Oca, San José, Costa

- Rica. *Brenesia*, 75(76), 121-123.
- Córdoba, J., & Murillo Hiller, L. R. (2012). The first record of the butterfly *Memphis d. dia* (Lepidoptera: Nymphalidae, Charaxinae) in Costa Rica. *Revista Peruana de Biología*, 19(3), 327-328.
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal-and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137(1), 27-49.
- DeVries, P. J. (1976). Notes on the behavior of *Eumaeus minyas* (Hubn) (Lepidoptera: Lycaenidae) in Costa Rica. *Brenesia*, 8, 103-107.
- DeVries, P. J. (1987). *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae* (Vol. I). Princeton, N.J., Estados Unidos: Princeton University Press.
- DeVries, P. J. (1988). Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26, 98-108.
- DeVries, P. J. (1997). *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Riodinidae*. (Vol. II). Princeton, N.J., Estados Unidos: Princeton University Press.
- DeVries, P. J. (1991). Lista de mariposas. En: Janzen, D. H. (Ed.). *Historia natural de Costa Rica*. University of Chicago Press.
- DeVries, P. J., Alexander, L., Chacón, I. A., & Fordyce, J. A. (2012). Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*, 81(2), 472-482.
- DeVries, P. J., Murray, D., & Lande, R. (1997). Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 62, 343-364.
- Duque, P. V., Velez, A. B., Flores, E. B., Castillo, D. L., & Wolff, M. (2013). Estadios inmaduros e historia natural de la mariposa de los Andes *Altinote trinacria* cf

- unicolor (Nymphalidae: Heliconiinae: Acraeini). *Tropical Lepidoptera Research*, 23(1), 44-53.
- Erhardt, A., & Thomas, J. A. (1989). Lepidoptera as indicators of change in the semi-natural grasslands of lowland and upland Europe. En N. M. Collins, & J. A. Thomas (Ed.), *15th Symposium of the Royal Entomological Society of London* (págs. 213-236). London: Academic Press.
- Fisher, K., & Fielder, K. (2001). Effects of adult feeding and temperature regime on fecundity and longevity in the butterfly *Lycaena hippothoe* (Lycaenidae). *Journal of Lepidopterologist Society*, 54(3), 91-95.
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, 1(1), 78-91.
- Fox, R. M. (1956). *A monograph of the Ithomiidae (Lepidoptera)* (Vol. 111). Bulletin of the American Museum of Natural History.
- Frankie, G. W., Opler, P. A., & Bawa, K. S. (1976). Foraging behaviour of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 64(3), 1049-1057.
- Gilbert, L. E., & Singer, M. C. (1975). Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 365-397.
- Grehan, J. (2001). Atlas of Biodiversity: Mapping the spatial structure of life. *Biodiversity*, 1. 1(4), 21-24.
- Groombridge, B. (1992). *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living resources*. London: Chapman & Hall.
- Grøtan, V., Lande, R., Chacon, I. A., & DeVries, P. J. (2014). Seasonal cycles of diversity and similarity in a Central American rainforest butterfly community. *Ecography*, 37(5), 509-516.
- Gurrutxaga-San Vicente, M., & Lozano-Valencia, P. J. (2012). Efectos de la

- fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Polígonos. Revista de Geografía*, 16, 35-54.
- Halfpeter, G. (2005). Conservación de la biodiversidad: un reto del fin de siglo. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 62, 137-146.
- Hernández, B., Maes, J. M., Harvey, C. A., Vílchez, S., Medina, A., & Sánchez, D. (2012). Diversidad y abundancia de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado en el departamento de Matiguas (Matagalpa, Nicaragua). *Revista Ecosistemas*, 15, 3-16.
- Hill, R. I. (2010). Habitat segregation among mimetic ithomiine butterflies (Nymphalidae). *Evolutionary Ecology*, 24(2), 273-285.
- Holdridge, L. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145-159.
- Instituto Meteorológico Nacional. (2009). *Instituto Meteorológico de Costa Rica*. Recuperado el 22 de Junio de 2016, de http://www.imn.ac.cr/imn/MainAdmin.aspx?__EVENTTARGET=ClimaCiudad&CIUDAD=7
- Islas, A., Pérez, R., González, A., Romero, M. E., & Velasco, E. (2015). Riesgo del hábitat de la Mariposa Monarca (*Danaus plexippus*) ante escenarios de cambio climático. *Ra Ximhai*, 11(5), 49-59.
- Janzen, D. H. (1987). How moths pass the dry season in a Costa Rican dry forest. *International Journal of Tropical Insect Science*, 8(4-5-6), 489-500.
- Janzen, D. H. (1993). Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. En: N. E. Stamp & T. M. Casey (Eds). *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*, Chapman and Hall, New York, pp. 448-477.

- Janzen, D., & Schoener, T. (1968). Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49(1), 96-110.
- Janzen, D. H., & Hallwachs, W. (2009). *Caterpillars, pupae, butterflies and moths*. Obtenido de <http://janzen.sas.upenn.edu/caterpillars/database.lasso>
- Lamas, G. (2000). Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. *Monografías tercer milenio*, 1, 253-260.
- Lamas, G. (2004). Checklist of Neotropical Lepidoptera, Part 4A, Hesperioidea-Papilionoidea HEPPNER, J. (ed.) . : Association for Tropical Lepidoptera, xxxiv. En J. Heppner, *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Florida, Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera XXXIV.
- Levy, E. M. (2013). *Patrones fenológicos de comunidades de mariposas (Lepidoptera: Ropalocera) en un bosque húmedo tropical, Reserva Río Canandé, Esmeraldas (Chocó ecuatoriano)*. Tesis de grado, Universidad católica de Ecuador, Ecuador.
- López-Barrera, F. (2004). Estructura y función en bordes de bosques. *Revista Ecosistemas*, 13(1), 67-77.
- Luna, M. D., Llorente, L. M., Martínez, J., & Vargas, I. (2010). Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera: Papilionoidea) de Cañón de Lobos, Yauatepec, Morelos, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(2), 315-342.
- Maheca, O. J., Dumar, J. C., & Pyrcz, T. W. (2011). Efecto de la fragmentación del hábitat sobre las comunidades de Lepidoptera de la tribu Pronophilini a lo largo de un gradiente altitudinal en un bosque andino en Bogotá (Colombia)(Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Revista de Lepidopterología*, 39(153), 117-126.

- McCain, C. M. (s.f.). The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica, 31, . *Journal of Biogeography*, 31, 19-31.
- Monteagudo, D., Martínez, A. L., Vargas, I., & Llorente, J. (2001). Patrones altitudinales de diversidad de mariposas en la Sierra Madre del Sur (México) (Lepidoptera: Papilionoidea). *Revista Lepidopterologica*, 29(115), 207-237.
- Montero, F., Moreno, M., & Gutiérrez, L. C. (2009). Mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) asociadas a fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín Científico del Museo de Historia Natural*, 13(2), 157-173.
- Montero, J. R. (2007). *Manual Para el Manejo de Mariposarios*. Santo Domingo, Heredia, Costa Rica: Editorial INBio.
- Montero, J. R. (2014). *Estructura y diversidad de especies de una comunidad de mariposas diurnas frugívoras ninfálicas en un bosque secundario avanzado de tierras medias del Caribe de Costa Rica en una dimensión espacial y temporal*. Tesis de pregrado, Universidad Latina de Costa Rica, Costa Rica.
- Moreno-Cavazos, M. P., Soto-Medina, E. A., Torres-González, A. M., & Llano-Almario, M. (2018). Patrones altitudinales de las comunidades vegetales en el Chocó biogeográfico del Valle del Cauca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 42(164), 269-279.
- Moyers, L., & Cano, Z. (2009). Fenología de la comunidad de mariposas diurnas y su relación con la fenología floral de las plantas y otros factores ambientales. En A. Lot, & Z. Cano (Edits.), *Biodiversidad del Pedregal de San Ángel* (págs. 411-419). Distrito Federal, México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Municipalida de Grecia. (2003). *Plan Regulador Urbano y Rural del cantón de Grecia*.

Grecia, Alajuela. Recuperado el 2019, de http://www.grecia.go.cr/images/PlanRegulador/capitulo3/diagnostico_biofisico.pdf

- Murillo-Hiller, L. R. (2018). Memoria de gira a San Miguel de Grecia. *Revista de la Asociación Costarricense de Lepidopterología*, 1, 7-9
- Murillo-Hiller, L. R. (2008). Clave dicotómica para la identificación de las familias de mariposas (Rhopalocera) pertenecientes a las superfamilias Papilionoidea y Hesperioidea. *MES*, 3(2), 6-11.
- Murillo-Hiller, L. R. (2008). Notas sobre el comportamiento y migración de *Urania fulgens* (Lepidoptera, Uraniidae) en Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana*, 24(1), 239-241.
- Murillo-Hiller, L. R., & Montero, J. J. (2010). The first records of *Prepona d. dexamenus* from Costa Rica and new records of *P. pylenegnorima* (Nymphalidae: Charaxinae). *Zootaxa*, 2668, 66-68.
- Murillo-Hiller, L. R., Segura-Bermúdez, O. A., Barquero, J. D., & Bolaños, F. (2019). The skipper butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea) of the Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, San José, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 67(2) Suplemento, S228-S248.
- Naiman, R. J., & Decamps, H. (1997). The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual review of Ecology and Systematics*, 28(1), 621-658.
- Naiman, R. J., Decamps, H., & Pollock, M. (1993). The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications*, 3(2), 209-212.
- Núñez-Bustos, E., & Volkmann, L. (2011). Mariposas diurnas escasas y asociadas a determinados ambientes de montaña de Argentina central con nuevos registros para el área de estudio (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). *Revista de Lepidopterología*, 39(155), 245-262.

- Ospina, L. A., & Reinoso, G. (2015). Diversidad de mariposas y su relación con el paisaje en la cuenca del río Lagunillas, Tolima, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(153), 455-474.
- Otoya, M. (2006). Turismo, motor de crecimiento y desarrollo de Costa Rica. *Revista de Ciencias Ambientales*, 31(1), 21-26.
- Owen, D. F., Owen, J., & Chanter, D. O. (1972). Seasonal changes in relative abundance and estimates of species diversity in a family of tropical butterflies. *Oikos*, 23, 200-205.
- Owen, D. F. (1971). Species diversity in butterflies in a tropical garden. *Biological Conservation*, 3(3), 191-198.
- Palacios, M., & Constantino, L. M. (2006). Diversidad de lepidópteros Rhopalocera en un gradiente altitudinal en la Reserva Natural El Pangan, Nariño, Colombia., 10. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 10, 258-278.
- Parmesan, C. (2007). Influence of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9), 1860-1872.
- Phillips, R. E., & Solís, M. (1996). *Neurophyseta* (Lepidoptera: Crambidae) of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(2), 693-717.
- Pianka, E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100(910), 33-46.
- Pozo, C., Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Salas-Suárez, N., Maya-Martínez, A., Vargas-Fernández, I., & Warren, A. (2008). Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea of Mexico's calakmul region. *Florida Entomologist*, 91(3), 407-422.

- Prieto, A. V., & Constantino, L. M. (2011). Abundancia, distribución y diversidad de mariposas (Lep. Rophalocera) en el río Tatabro, Buenaventura (Valle-Colombia). *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 4, 11-18.
- Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. (1996). *The Natural History of Pollination*. Londres: Harper Collins Publishers.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raguso, R. A. (1993). Preliminary checklist and field observations of the butterflies of the Maquipucuna Field Station (Pichincha Province, Ecuador). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 32(2), 135-161.
- Ribera, I., & Foster, G. (1997). El uso de artrópodos como indicadores biológicos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 20, 265-276.
- Robbins, R. K., Lamas, G., Mielke, O. H., Harvey, D. J., & Casagrande, M. M. (1996). Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú. En D. E. Wilson, & A. Sandoval (Edits.), *Manu: the biodiversity of southeastern Perú* (págs. 217-252). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Santos, T., & Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies, 2,3-12. *Revista Ecosistemas*, 15(2), 3-12.
- Solano, J., & Villalobos, R. (1996). *Regiones y subregiones climáticas de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Instituto Meteorológico Nacional, Gestión de Desarrollo.
- Srygley, R. B., Dudley, R., Oliveira, E. G., Aizprúa, R., Pelaez, N. Z., & Riveiros, A. J. (2010). El Niño and dry season rainfall influence hostplant phenology and an annual butterfly migration from Neotropical wet to dry forests. *Global Change*

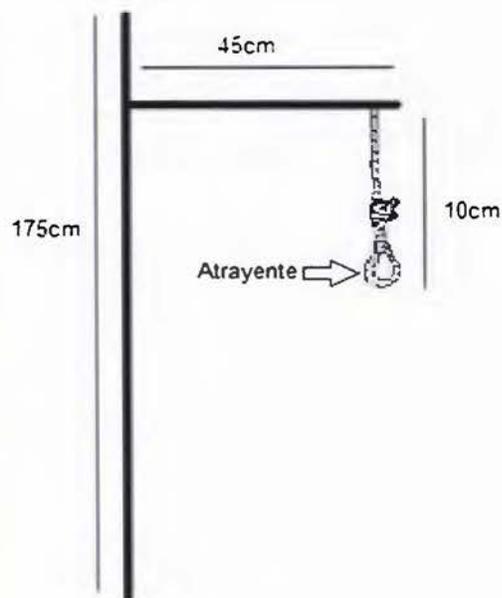
Biology, 16(3), 936–945.

- Stephen, C., & Sánchez, R. (2014). Species richness and relative species abundance of Nymphalidae (Lepidoptera) in three forests with different perturbations in the North-Central Caribbean of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62(3), 919-928.
- Tobar, D. E., & Ibrahim, M. (2010). ¿Las cercas vivas ayudan a la conservación de la diversidad de mariposas en paisajes agropecuarios? *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 447-463.
- Tobar, D., Ibrahim, M., & Casasola, F. (2006). Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario del Pacífico Central de Costa Rica. , 45. *Agroforestería en las Américas*, 45, 58-65.
- Turner, J. R., Gatehouse, C. M., & Corey, C. A. (1987). Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 48(2), 195-205.
- Vega, G. (2012). Mariposas diurnas de El Rodeo: diversidad y composición. *Brenesia*, 77, 271-296.
- WallisDeVries, M. F., Baxter, W., & Van Vliet, A. (2011). Beyond climate envelopes: effects of weather on regional population trends in butterfly. *Oecologia*, 167, 559-571.
- Warren, A. D. (2005). *Lepidoptera of North America 6. Butterflies of Oregon. Their taxonomy, distribution, and biology*. Contributions of the C.P. Gillette Museum of Arthropod Diversity, Colorado State University, Ft. Collins, CO, USA.
- Warren, A. D., K. J. Davis, E. M. Stangeland, J. P. Pelham & N. V. Grishin. (2013). Illustrated Lists of American Butterflies. Recuperado el 21 de junio del 2019 de: <http://www.butterfliesofamerica.com/>
- Williams-Linera, G., & Meave, J. (2002). Patrones fenológicos. *Ecología y*

- conservación de bosques neotropicales. En R. M. Guariguata, & G. H. Kattan (Edits.), *Libro Universitario Regional* (págs. 591-624). San José.
- Willmott, K. R. (2001). *The Genus Adelpha: Its Systematics, Biology and Biogeography (Lepidoptera: Nymphalidae: Limenitidini)*. Gainesville, Estados Unidos: Scientific Publishers.
- Wilson, R. J., & Maclean, I. (2011). Recent evidence for the climate change threat to Lepidoptera and other insects. *Journal of Insect Conservation*, *15*, 259-268.
- Wright, D. H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, *41*(3), 496-506.
- Zhang, C., Luo, J. J., & Li, S. (2019). Impacts of Tropical Indian and Atlantic Ocean Warming on the Occurrence of the 2017/2018 La Niña. *Geophysical Research Letters*, *46*(6), 3435-3445.

12. ANEXOS.

Anexo. 1. Trampa que se empleó para la captura de mariposas frugívoras.



Anexo. 2. Especies encontradas y número de individuos a diferentes alturas , tipo de cobertura vegetal y estacionalidad.

Familia	Subfamilia	Especie	1200 m.s.n.m		1500 m.s.n.m				1800 m.s.n.m					
			P		R		P		R		P		R	
			Ll	S	Ll	S	Ll	S	Ll	S	Ll	S	Ll	S
Hesperiidae	Hesperiinae	<i>Ancyloxypha</i> cf.					2							
		<i>Copaeodes</i> cf.					1		1					
		<i>Poanes zabulon</i>											2	3
		<i>Thespies dalman</i>	1											
	Pyrginae	<i>Anastrus tolimus</i>								1	1			1
		<i>luctuosus</i>												
<i>Anchlyodes pallida</i>				1		2						2	1	

		<i>Astrartes alardus</i>		1							
		<i>Atalopedes campestris</i>				3					
		<i>Autochton vectilucis</i>						2			
		<i>Celaenorrhinus approximatus</i>		1			1				
		<i>Epargyreus clavicomis</i> cf.	2								
		<i>Heliopetes</i> sp.	1								
		<i>Pyrgus communis adepta</i>	2			1					
		<i>Pyrgus orcus</i>	1				1				
		<i>Pyrgus</i> sp.	2			1		1	1	1	
		<i>Urbanus proteus</i>		1						1	
		<i>Urbanus tanna</i>				1					
		<i>Urbanus viterboana</i> cf.						1			
		<i>Xenophanes tryxus</i>		1							
	Pyrropyginae	<i>Creonpyge c. creon</i>								1	
Lycaenidae	Polyommatainae	<i>Celastrina argiolus gozara</i>		1	1			2		4	3
	Theclinae	<i>Apuecla maeonis</i>		1							
		<i>Atlides</i> sp.								1	
		<i>Calycopis</i> sp.	1								
		<i>Contrafacia bassania</i>								1	
		<i>Cyanophrys longula</i>								1	
		<i>Cyanophrys</i> sp.							1		
		<i>Oenomaus ortygnus</i>							1		
		<i>Ostrinotes keila</i> cf.	1								
		<i>Strymon istapa</i>				1					1
		<i>Strymon</i> sp.				1					1
		<i>Strymon yojoa</i> cf.							1		
Nymphalidae	Apaturinae	<i>Doxocopa cyane</i>	1								
	Biblidinae	<i>Catonephele mexicana</i>		2							
		<i>Diaethria pandama tertia</i>		1					1		
		<i>Diaethria</i> sp.				1					
		<i>Dynamine paulina thalassina</i>		1				1			
		<i>Epiphile adrasta</i>		1							
		<i>Hamadryas</i> sp.	2	2					1		
		<i>Marpesia petreus</i>	2			1					
		<i>Marpesia zerynthia</i>	2	2				1	2		

Charaxinae	<i>Archaeoprepona</i> sp.				1				1	
	<i>Consul e. electra</i>	1								
	<i>Fountainea g. glycerium</i>	1			2	2	2		1	
	<i>Memphis</i> sp.								1	
Danainae	<i>Danaus gilippus thersippus</i>				1					
	<i>Danaus plexippus</i>	2			2	2				
Heliconiinae	<i>Actinote anteus</i>				1					
	<i>Altinote ozomene nox</i>			1						
	<i>Dione juno huascuma</i>				2	2				
	<i>Dryas iulia</i>	2	2	2	3	3	1	1		
	<i>Eueides aliphera</i>	1		2						
	<i>Heliconius clysonymus montanus</i>	1		3	3	3	3	1	1	
	<i>Laparus Doris</i>							1		
	<i>Heliconius erato petiverana</i>	3	1	3	3					
	<i>Heliconius hecale zuleika</i>	1		1						
	<i>Heliconius hecalesia formosus</i>	1								
	<i>Heliconius ismenius clarescens</i>			3	1			1		
	<i>Heliconius ismenius telchinia</i>			1						
	<i>Heliconius melpomene rosina</i>		1		1					
	Ithomiinae	<i>Ithomia heraldica heraldica</i>			4	3	2	1	3	2
		<i>Ithomia patilla</i>	1		3				1	
		<i>Ithomia xenos xenos</i>					3		1	1
<i>Ceratinia tutia dorilla</i>		1								
<i>Dircenna klugii</i>							2	2		
<i>Dircenna olyras relata</i>								1		
<i>Episcada salvinia</i>							5	1	1	
<i>Godyris nero</i>					1					
<i>Greta andromica lyra</i>							1			
<i>Greta annette</i>							4	1		
<i>Hyalyris excelsa decumana</i>				1						
<i>Hypothyris lycaste callispila</i>				1						

	<i>Mechanitis menapis saturata</i>			5			5	2	1	
	<i>Melinaea lilis imitata</i>	1								
	<i>Oleria paula</i>			3						
	<i>Oleria vicina</i>						1			
	<i>Olyras crathis staudingeri</i>									1
	<i>Pteronymia artena artena</i>						1	1		
	<i>Pteronymia fulvimargo cf.</i>					1				
	<i>Pteronymia hara</i>						2			
	<i>Pteronymia latilla fulvescens</i>					2		1		
	<i>Pteronymia picta notilla</i>	1		4			1	2	1	
	<i>Pteronymia simplex simplex</i>					7	2	2	4	
	<i>Pteronymia sp.</i>								1	
Limnitiidinae	<i>Adelpha demialba</i>					1	1	1	3	
	<i>Adelpha sp.</i>	1		1		2	1	1	2	
	<i>Adelpha tracta</i>							2	1	
Morphinae	<i>Caligo telamonius memnom</i>				1	1				
	<i>Morpho helenor narcissus</i>	2		2	2	3	2	3	2	3
	<i>Opsiphanes sp.</i>							1		
Nymphalinae	<i>Anartia fatima</i>	3	2	1				1		
	<i>Anthanassa ardys</i>	1		1				1		
	<i>Anthanassa otanes fulviplaga</i>			1						
	<i>Anthanassa otanes otanes</i>			1						
	<i>Anthanassa sp.</i>	1	1			1	2		1	
	<i>Chlosyne janais</i>	2				1	1			
	<i>Hypanartia dione arcae cf.</i>									1
	<i>Hypanartia lethe</i>	1		1						1
	<i>Siproeta epaphus</i>	5		1		2				1
	<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>			2		1		3		
	<i>Smyrna blomfieldia datis</i>	3		2		1		1	1	
	<i>Tegosa anieta anieta</i>								2	2
	<i>Vanessa virginiensis</i>	3				1	1		2	1

	Satyriinae	<i>Cyllopsis argentella</i>				2	1	1						
		<i>Drucina leonata</i>	2		1	2			1	1				
		<i>Forsterinaria neonympha</i>		1					2					
		<i>Hermeuptychia hermes</i>	5	3	1	2	7	1	1	1	3	1	2	1
		<i>Manataria hercyna maculata</i>							3					1
		<i>Oxeoschistus</i> sp.						1						
		<i>Oxeoschistus tauropolis tauropolis</i>					1							
		<i>Pareuptychia ocirrhoe</i>			1									
		<i>Pedaliodes dejecta</i>					2	2		1				
		<i>Pedaliodes manis</i>					1							
		<i>Pronophila timanthes</i>					2		2	1			1	
		<i>Satyrotaygetis satyrina</i>			1									1
		<i>Ypthimoides renata</i>	2		3					1			1	
Papilionidae	Papilioninae	<i>Battus polydamas polydamas</i>	2	1	1					1				
		<i>Heraclides androgeus epidaurus</i>											1	
		<i>Papilio polyxenes stabilis</i>	1											
		<i>Papilio thoas neacles</i>			1									
		<i>Parides iphidamas</i>				1								
		<i>Parides</i> sp.	2		2						1			
Pieridae	Coliadinae	<i>Eurema albula</i>			1									
		<i>Eurema arbela boisduvaliana</i>			1									
		<i>Eurema दौरa</i>	3							1				
		<i>Eurema salome</i>	9		3				1			1		
		<i>Eurema</i> sp.		2	1	3	1				1		2	
		<i>Eurema xanthochlora</i>	3		6									1
		<i>Phoebis neocypris rurina</i>	1	1	1	2	1	2			1	1	1	
		<i>Phoebis philea philea</i>	2	1	1	2		2						
		<i>Phoebis sennae</i>	4	2			2							
		<i>Phoebis</i> sp.				1								
		<i>Pyrisitia dina</i>		1									1	
		<i>Pyrisitia nise</i>	2	1			1							
		<i>Pyrisitia proterpia</i>	1		1		1							
	Dismorphiinae	<i>Dismorphia amphione praxinoe</i>			1				1					

		<i>Dismorphia crisis lubina</i>				1	2		
		<i>Dismorphia eunoe desine</i>		1					
		<i>Dismorphia sp.</i>			2	1			1
		<i>Dismorphia zathoe pallidula</i>	1	3	1	4	1		
		<i>Lieinix nemesis</i>			1				
	Pierinae	<i>Ascia monuste</i>		1		2	2		
		<i>Catasticta nimbice bryson</i>				3	1	3	2
		<i>Catasticta sp.</i>							1
		<i>Catasticta teutila flavomaculata</i>							1
		<i>Leptophobia aripa</i>	3		2	2	1		
		<i>Leptophobia caesia tenuicornis</i>	1	1		1			1
		<i>Pereute charops</i>	1				1		1
Riodinidae	Riodininae	<i>Calephelis cf.</i>	1						
		<i>Emesis tenedia</i>		1					
		<i>Thisbe lycorias</i>	1						

Anexo. 3. Agregaciones de machos de *Celastrina argiolus gozara* (Lycaenidae), en lodo



MARIPOSAS DE SAN MIGUEL.
GUIA ILUSTRADA.

B.Sc. Wensolya Mariamne Matamoros Calderon



NYMPHALIDAE



Doxocopa cyane



Marpesia zerynthia



Marpesia petreus



Consul electa electa



Fountainea glycerium glycerium



Sipraeta stelenes biplagata



Siproeta epaphus epaphus



Smyrna blomfildia datis

NYMPHALIDAE



Hypanartia dione arcae



Anortia fatima



Chlosyne janais



Hypanartia lethe



Anthanassa otones fulviplaga



Vanessa virginiensis



Anthanassa otones sapolis



Anthanassa ardys



Dioethria pondamo



Catonephele mexicana



Epiphile adrastra

NYMPHALIDAE



Episcada salvinia



Dirceana kiugi



Greta annette



Hyaliris excelsa decumana



Hypothyris lycaste callispila



Godyris nero



Ithomia patilla



Ithomia heraldica heraldica



Ithomia xenos



Mechanitis menopsis saturata



Pteronymia latilla fulvescens



Oleria paula



Melinaea filis imitata



Pteronymia fulvimargo

NYMPHALIDAE



Pteronymia artema artema



Pteronymia picta notillo



Olyrius crathis staudingeri



Pteronymia simplex simplex



Pteronymia hura



Dircenna olyras relata



Ceratonia tuta dorilla



Altinote ozomene nox



Dynamine paulina thalassina



Eucides alpheru



Heliconius hecale zuleika



Heliconius hecalesio formosus

NYMPHALIDAE



Heliconius ismenius clarescens



Heliconius melpomene rosina



Diane juna huascona



Dryas iulia moderata



Laparus doris



Heliconius erato petiverano



Actinote ontas

NYMPHALIDAE



Adelpha demialba



Adelpha tracta



Drucina leonata



Marpha helenor narcissus



Pronophila timanthes



Oxeoschistus tauropolis tauropolis



Monataria hercyna maculata

NYMPHALIDAE



Pedaliodes dejecta dejecta



Cyllopsis argentella



Forsterinaria neonympho



Satyrotaygetis satyrina



Parcuphychia acirrhoe



Ypthimoides renata



Hermouphychia hermes

PIERIDAE



Catasticta nimbice bryson



Catasticta teutilo flavomaculato



Leptophobia caesia tenuicornis

PIERIDAE



Ascia monuste



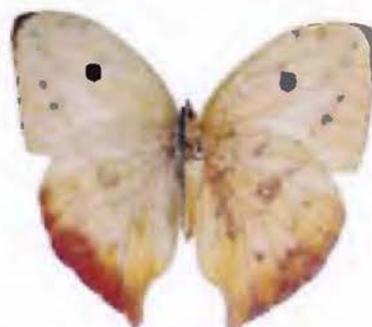
Leptophaba aripa



Pereute charops



Phoebis philea philea



Phoebis neocypris rurina



Phoebis sennae



Phoebis sennae



Eurema albula



Eurema daira



Eurema salome



Eurema xanthochlora



Pyrisitia dino



Pyrisitia nise



Pyrisitia proterpia



Dismorphia rothor pallidula



Dismorphia crisia lubina



Dismorphia amphione proxinoe



Liniex nemesis



Dismorphia eunoe desine

PAPILIONIDAE



Battus polydamas polydamas



Papilio polyxenes stablis



Parides iphidamas



Autochthon vectilucis



Astraptes alardus



Epargyreus cavicarnis



Atalopedes campestris



Urbanus proteus proteus



Urbanus tanna



Urbanus viterboana

HESPERIIDAE



Creonpyge creon creon



Pyrgus orcus



Anchiyodes pallida



Xenophanes tryxus



Pyrgus adapta



Ceiaenorrhinus approximatus



Helioptes sp.



Anastrus luctuosus



Poanes zabulon



Thespis dalmata

LYCAENIDAE



Celastrina argiolus gozara



Apuelca maeonis



Oenomanus ortygnus



Cyanophrys longula



Ostrinotes keila



Strymon alea

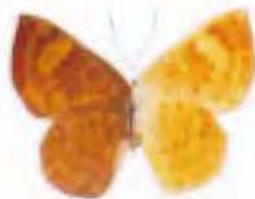


Strymon istapa



Contrafacia bossaria

RIODINIDAE



Emesis tenedia



Thisbe lycorias