

Fenología de la comunidad de mariposas diurnas y su relación con la fenología floral de las plantas y otros factores ambientales

Leticia Moyers-Arévalo y Zenón Cano-Santana

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
laettitia@gmail.com

*Vengo de Huexotzico, a la medianía del agua.
Voy en pos de ellos, voy a conocer a mis vecinos.
El ave preciosa de esmeralda, el azulejo,
la dorada mariposa, el ave de collar...
Canto de Xochiquetzal*

Introducción

La fenología es la distribución temporal de un fenómeno biológico (Wolda, 1987, 1988) y su estudio muestra la relación entre las condiciones meteorológicas y los cambios periódicos en dichos fenómenos (Scott y Epstein, 1987), lo cual genera un patrón de cambio estacional de la estructura y composición de las comunidades (Valverde *et al.*, 2005). El análisis de la fenología de las comunidades de insectos puede reflejar la solución que cada una de las poblaciones que las integran tiene ante las restricciones meteorológicas estacionales (Shapiro, 1975).

Como todos los insectos, las mariposas diurnas (Lepidoptera, Rhopalocera) son ectotermas, además son holometábolos, por lo que presentan un desarrollo indirecto con cuatro fases en su ciclo de vida: huevo, larva, pupa y adulto. Una de las fases del ciclo con mayor relevancia ecológica es la de larva, ya que sólo durante este periodo los individuos incrementan su tamaño corporal al máximo posible y acumulan las reservas necesarias para las siguientes fases del ciclo de vida (Singer, 1984). Por esta razón, las larvas (u orugas) de las mariposas representan uno de los defoliadores principales de las comunidades vegetales (Stehr, 2003). La culminación de la etapa larvaria está marcada por la construcción de un

capullo, en el que las pupas pasarán un periodo de tiempo en el que generalmente hay una baja disponibilidad de recursos y condiciones ambientales desfavorables (Shapiro, 1975; Powell, 2003). Posteriormente, se reanuda la actividad en la última etapa del ciclo de vida, cuando emerge del capullo una mariposa adulta, durante la cual su actividad principal es la búsqueda de pareja, el apareamiento y la oviposición (Chew y Robbins, 1984). Para cumplir con todas estas actividades, las mariposas adultas deben cubrir altos requerimientos energéticos, la inmensa mayoría de ellas alimentándose exclusivamente del néctar de las flores (Barth, 1991; Proctor *et al.*, 1996), cumpliendo al mismo tiempo otro rol ecológico relevante como polinizadores de las plantas (Gilbert y Singer, 1975).

La estructura de una comunidad de mariposas puede estar determinada por el tamaño y el tipo del hábitat (Shreeve y Mason, 1980), o bien puede estar relacionada con la riqueza vegetal del lugar, que guarda una relación positiva con la heterogeneidad ambiental (Gilbert y Smiley, 1978). Estas comunidades están afectadas profundamente por la variación estacional del ambiente, por lo que la presencia de cada población de las distintas especies de mariposas suele estar limitada a una temporada específica durante el año (Scott y Epstein, 1987). Muchas especies alcanzan su máxima abundancia de adultos durante la estación húmeda en regiones tropicales (Wolda, 1988, 1989) y durante la estación cálida en ecosistemas templados (Scott y Epstein, 1987), probablemente en respuesta a cambios en la fisiología y crecimiento de las plantas, particularmente por la abun-

dancia de follaje nuevo y nutritivo (Shapiro, 1975; Wolda, 1988, 1989; Dirham y Springate, 2003).

La comunidad de mariposas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (en lo sucesivo, REPSA, Reserva del Pedregal o Reserva) ha sido estudiada por Katthain-Ducheteau (1971), quien reporta 53 especies del suborden Rhopalocera y ofrece un listado detallado de algunas características taxonómicas por especie y los meses en que cada especie fue colectada. En el caso de algunas especies de las que se pudieron colectar huevos y pupas, reporta la fecha en que se encontraron los organismos en dichos estados de desarrollo.

En esta Reserva, los lepidópteros constituyen un grupo importante de polinizadores (Domínguez y Núñez-Farfán, 1994; Figueroa-Castro, 1997), siendo los principales insectos con dicha actividad durante la noche (Figueroa-Castro, 1997).

La comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal tiene un comportamiento marcadamente estacional, relacionado sobre todo con la estacionalidad en las lluvias, ya que registra un periodo lluvioso que va de junio a octubre y un periodo de sequía que va de noviembre a mayo (César-García, 2002). En general, el mayor número de especies en floración coincide con el incremento en temperatura y precipitación (entre agosto y octubre), ya que ésta está afectada principalmente por la precipitación y secundariamente por la temperatura (César-García, 2002).

A pesar de los estudios realizados en la REPSA, no es posible describir aún la fenología de las mariposas diurnas. Por otro lado, es deseable hacer un estudio que permita establecer la relación que guarda la fenología floral de las plantas y la fenología de vuelo de las mariposas diurnas en la Reserva del Pedregal.

Por lo anterior, en este trabajo se describe la fenología de las mariposas diurnas de la REPSA y su relación con la fenología floral de la comunidad de plantas con flores entomófilas, con la precipitación y con la temperatura.

Métodos

Fenología de mariposas

Se llevaron a cabo muestreos quincenales de mariposas con redes aéreas en dos zonas de la REPSA (la Zona Núcleo Oriente y la Zona Núcleo Poniente) de octubre de 2005 a septiembre de 2006. Los muestreos de mariposas se llevaron a cabo por tres personas de 10:00 a 16:00 h, ya que este intervalo había sido reportado por Figueroa-Castro (1997) como el de mayor actividad de este grupo de insectos en la Reserva del Pedregal. En total se acumuló un esfuerzo de colecta de 18 h colector por muestreo. El muestreo se hacía por vagabundeo, recorriendo los senderos y caminos abiertos de cada una de las zonas de estudio, abarcando una distancia aproximada de 5 km. Durante las caminatas se registraba el número de avistamientos de cada especie de mariposas, y en sólo en caso de tratarse de ejemplares de especies no reconocidas al vuelo o bien, no identificadas, éstas se colectaban para su identificación posterior.

Para la identificación de las especies de mariposas colectadas se visitó la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM y se utilizaron claves y listas de Beutelspacher (1980), Llorente-Bousquets *et al.* (1997) y Luis-Martínez *et al.* (2003)

Fenología floral

Se registró la fenología floral de la comunidad vegetal tomando en cuenta las plantas en floración presentes en dos parcelas de 15 × 100 m (una localizada en la zona núcleo oriente y otra en la zona núcleo poniente), así como las encontradas en el recorrido por los senderos de estudio. En caso de que la planta no fuera identificada, ésta se herborizaba para su posterior identificación. Para este estudio de fenología floral se excluyeron de este estudio las plantas de la familia Poaceae y Cyperaceae por carecer de flores entomófilas. Las especies vegetales en floración, se identificaron con base en el trabajo de Castillo-Argüero *et al.* (2007).

Análisis de datos

Se obtuvieron los datos meteorológicos de temperatura, humedad relativa y precipitación de todo el periodo de estudio en la Estación Meteorológica de la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM. Para estimar si existía un efecto del número de especies vegetales en floración, la temperatura media mensual, humedad relativa promedio mensual y la precipitación acumulada mensual sobre la riqueza y la abundancia de mariposas adultas, se realizaron dos análisis de regresión múltiple por el método hacia atrás, utilizando el programa Statistica 7.0. Según Zar (1999), este análisis es el más indicado para variables correlacionadas entre sí, que es el caso de las que aquí se manejan.

Resultados

Se registraron 40 especies de mariposas diurnas en un total de 2877 avistamientos. Los patrones temporales de cambio de riqueza específica y abundancia fueron muy similares (Figs. 1 y 2). Los valores máximos de riqueza y abundancia se registraron en noviembre y diciembre, descendieron entre enero y abril, y volvieron a incrementarse entre mayo y septiembre. Se registraron dos picos de riqueza y abundancia, mismos que corresponden con el momento del año en que se desarrollan algunas especies univoltinas muy abundantes, como *Dione moneta poeyii* Butler (Fig. 3) y *Agraulis vanillae incarnata* Riley (Nymphalidae). Durante la temporada seca se presentó un comportamiento más o menos estable en términos de riqueza y

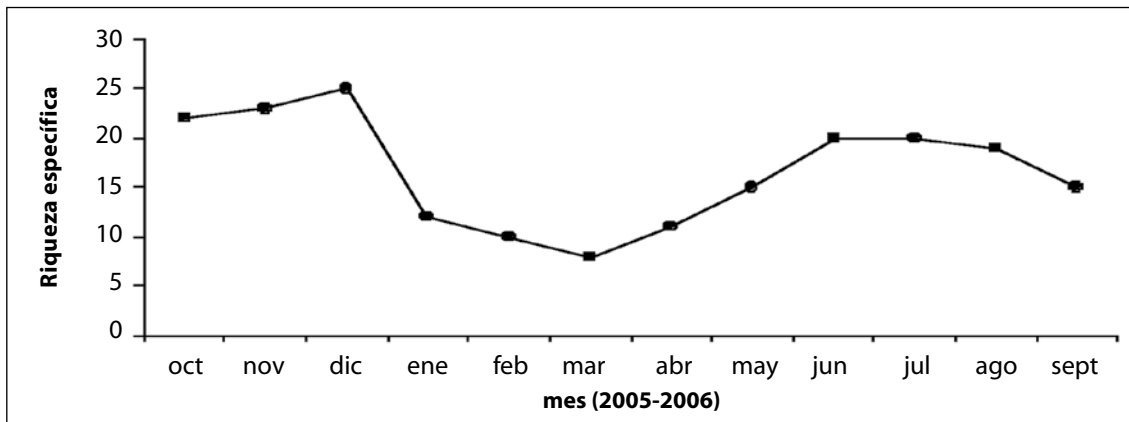


FIG. 1. Patrón anual de riqueza de la comunidad de mariposas diurnas en la Reserva del Pedregal.

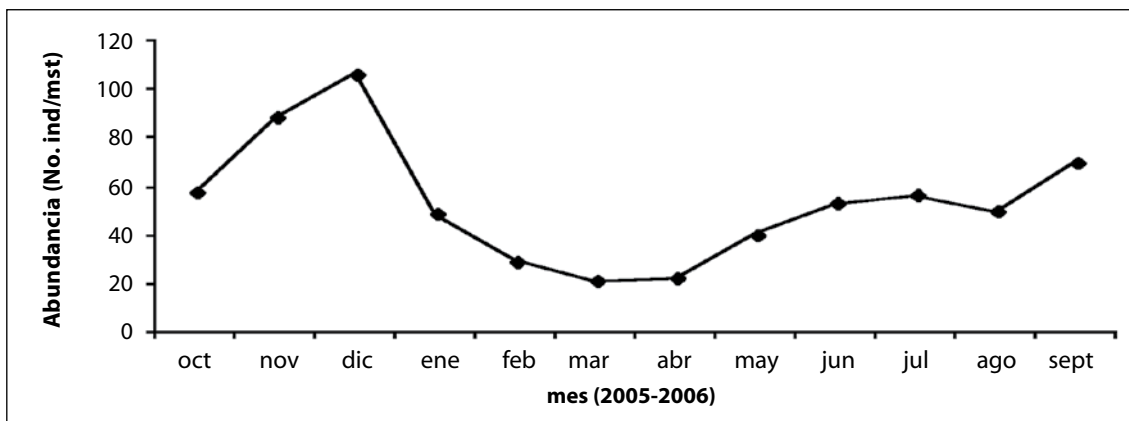


FIG 2. Patrón anual de abundancia de la comunidad de mariposas diurnas en la Reserva del Pedregal. N = 2877.



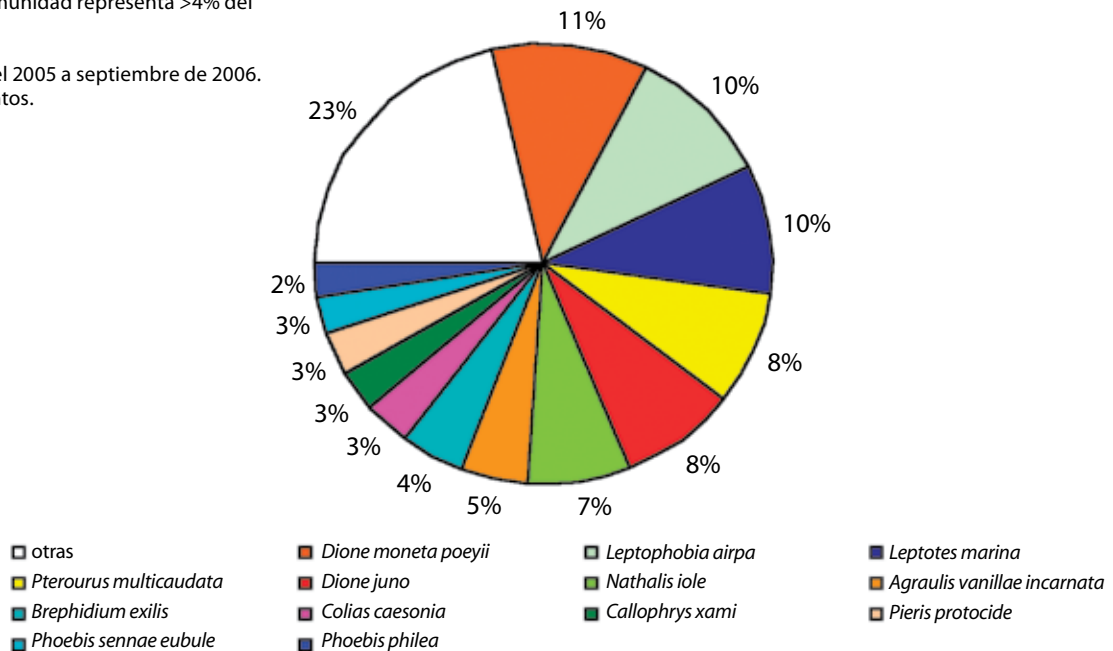
FIG 3. Aspecto de *Dione moneta poeyii* Butler (Nymphalidae).

abundancia debido a la presencia de especies que, aunque poco abundantes, son multivoltinas y se encuentran durante todo el año, como es el caso de *Pterourus multicaudata* Kirby (Papilionidae), *Nathalis iole* Boisduval (Pieridae) y *Leptotes marina* Reakirt (Lycaenidae), entre otras.

De todas las especies presentes en la comunidad, sólo ocho registran una abundancia relativa mayor al 4% (Fig. 4).

FIG 4. Porcentajes de abundancia de mariposas diurnas de la REPSA, con detalle en aquellas cuyo porcentaje en la comunidad representa >4% del total.

Datos de octubre del 2005 a septiembre de 2006. N = 2877 avistamientos.



La fenología floral del periodo de estudio indica que los meses en los que florece la mayoría de especies en la localidad son los que corresponden a la temporada lluviosa, es decir, de julio a octubre (Fig. 5).

La ecuación de regresión múltiple que mejor explica la riqueza específica mensual de mariposas en vuelo (S_m) es: $S_m = 1.750 (S_f) - 1.161 (PP)$ ($r^2=0.70$, $F_{2,8} = 10.76$, $P = 0.004$), donde S_f es la riqueza mensual de especies vegetales en floración y PP es la precipitación acumulada mensual. En general, los meses en los que se registra mayor número de especies vegetales en floración son aquellos en los que la riqueza de mariposas adultas es alta (Fig. 6).

También se observa que en los meses de mayor precipitación (agosto y septiembre) el número de especies de mariposas en vuelo se reduce (Fig. 6).

La ecuación de regresión múltiple que mejor explica abundancia mensual de mariposas en vuelo (N_m) es: $N_m = 0.679 (HR) - 0.666 (T)$ ($r^2=0.659$, $F_{2,9} = 8.708$, $p = 0.008$), donde: HR es el porcentaje de humedad relativa promedio mensual y T es la temperatura promedio mensual. En general, los meses en los que se registran los niveles

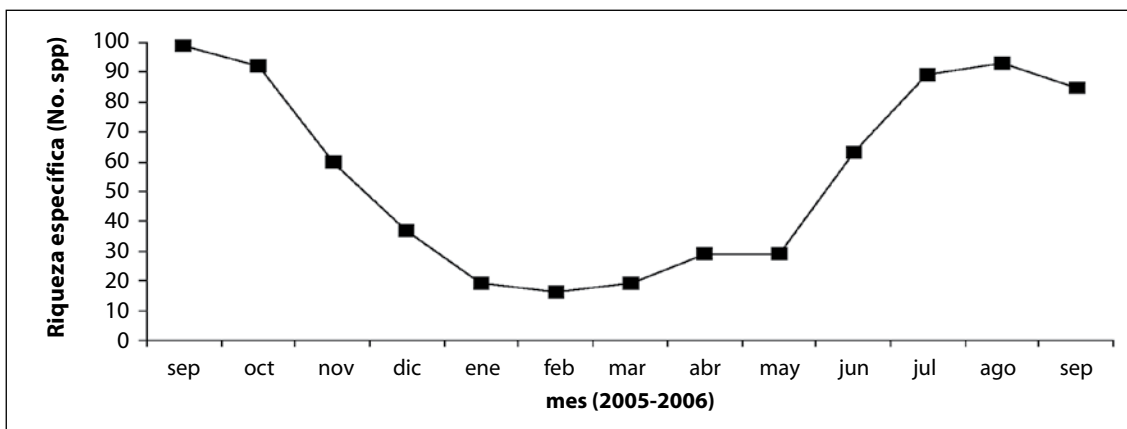


FIG 5. Patrón estacional de cambio en la riqueza de especies vegetales en floración de la Reserva del Pedregal.

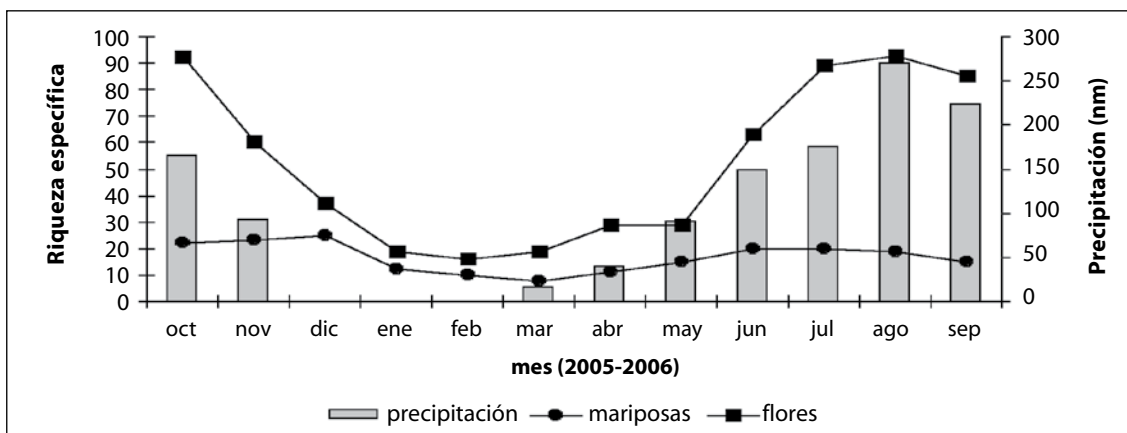


FIG 6. Patrón estacional de cambio en la riqueza de mariposas diurnas, la precipitación acumulada mensual (PP) de la Reserva del Pedregal y la riqueza mensual de especies vegetales en floración.

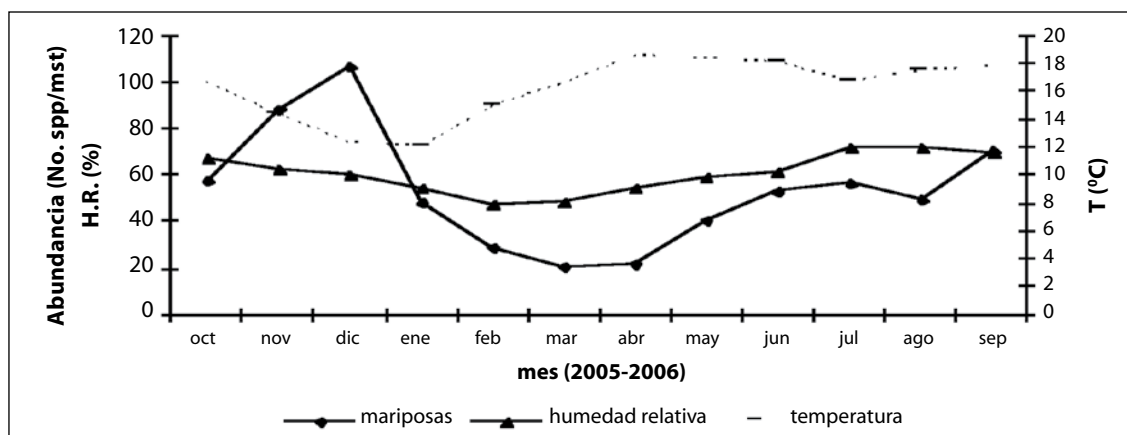


FIG 7. Patrón estacional de cambio en la abundancia de mariposas diurnas (número de individuos por muestreo), la humedad relativa promedio mensual (H.R.) y la temperatura promedio mensual (T) de la Reserva del Pedregal.

mayores de humedad relativa son en los que la abundancia de mariposas adultas es alta (Fig. 7). También se observa que en los meses en que se incrementa la temperatura (de febrero a julio) la abundancia de mariposas adultas se reduce.

Discusión

La riqueza de mariposas diurnas de la Reserva fue afectada positivamente por la riqueza de especies vegetales en floración. Hay una gran cantidad de estudios que documentan un efecto similar (Intachat *et al.*, 2001; Kitahara *et al.*, 2008), e incluso refieren que ésta puede ser un factor limitante para la densidad de poblaciones de mariposas (Clench, 1967; Ehrlich y Gilbert, 1973; Scott y Epstein, 1987). Al respecto, se sabe que la alimentación adecuada de los lepidópteros adultos es un factor que beneficia su fecundidad y su desempeño (Boggs y Ross, 1993; Fisher y Fielder, 2001).

Por otra parte, el número de especies de mariposas en esta comunidad fue afectado negativamente por la precipitación. Es posible que la lluvia sea un factor negativo asociado al peligro de daño o muerte que conlleva volar durante un evento de lluvias copiosas (Shapiro, 1975; Pollard, 1988), por otro lado, se ha reportado que cuando hay periodos intermitentes de nubosidad pueden ocasionar la disminución acelerada de la temperatura corporal y reducir su capacidad de vuelo (Kingsolver, 1983), ya que los insectos acumulan calor gracias a la exposición a la radiación solar, lo que les permite aumentar su temperatura corporal y llevar a cabo actividades como el vuelo (Heinrich, 1986).

A pesar de que varios trabajos reportan un efecto similar de la lluvia sobre las comunidades de mariposas y otros insectos (Boinski y Scott, 1988; Kato *et al.*, 1995), existen varios estudios a largo plazo donde han encontrado que durante los años en que se registran altos niveles de precipitación, la abundancia de mariposas disminuye, sin embargo, en el año subsiguiente a aquellos, se registran altos niveles de abundancia (Denlinger, 1980; Pollard, 1988; Roy *et al.*, 2001). De igual forma, algunos estudios realizados a escala regional muestran que las localidades con mayores niveles de precipitación poseen la mayor diversidad (Janzen y Schoener, 1968; Hawkins *et al.*, 2003). Por otro lado, Devoto *et al.* (2005) estudiaron los sistemas planta-polinizador, en un gradiente re-

gional de aridez-humedad en la región de la Patagonia, Argentina y encontraron que el nivel de precipitación fue el principal factor que explicó el funcionamiento de los sistemas de polinización. Los patrones observados a estas escalas podrían explicarse debido a que las regiones y los periodos en que se presentan altos niveles de precipitación favorecen la productividad primaria de los sistemas y esto proporciona un beneficio indirecto a las comunidades de insectos debido a la alta disponibilidad de recursos alimenticios y de sustratos para oviposición (Wolda, 1978; Pollard, 1988).

En la Reserva del Pedregal, la humedad relativa se relaciona de manera positiva con la abundancia de las mariposas. Existen pocos estudios sobre el efecto de la humedad sobre las comunidades y poblaciones de mariposas, y muestran resultados contrastantes. Kemp (2001) estudió las poblaciones de la mariposa *Hypolimnas bolina* del norte de Australia y encontró que hubo mayor abundancia y actividad de estos insectos a mayor humedad; sin embargo, Intachat *et al.* (2001) reportan, para una comunidad de palomillas de un bosque tropical de Malasia, que la abundancia de lepidópteros disminuye conforme los niveles de humedad son más altos, debido al incremento en la probabilidad de infestación por patógenos (hongos y bacterias). En la REPSA, es posible que cuando se registra una baja humedad relativa del aire, las mariposas pierdan agua y se deshidraten afectando sus actividades, tal como se ha reportado para otros artrópodos (ver, p. ej., Warburg, 1965; Loveridge, 1968). En necesario, sin embargo, hacer estudios sobre el desempeño de las mariposas a diferentes niveles de humedad relativa del aire.

En esta comunidad, la temperatura es un factor que afecta de manera negativa la abundancia de las mariposas en vuelo, a diferencia de la mayoría de las comunidades en que se ha estudiado el efecto de la temperatura sobre los atributos comunitarios de insectos. Hay una extensa lista de estudios que reportan que la temperatura es un factor positivo determinante en la fenología de insectos (Sparks y Yates, 1997; Roy *et al.*, 2001; Forister y Shapiro, 2003; Stefanescu *et al.*, 2003; Gordo y Sanz, 2006). Esta relación corresponde más bien a comunidades de zonas templadas, ya que en estas latitudes existen variaciones más extremas en la temperatura y durante la temporada fría suele haber escasez de recursos (Scott y Epstein, 1987). Es probable que el efecto de la temperatura presente en esta comunidad se deba a que cuando

hay altas temperaturas suele haber bajos niveles de humedad relativa en el aire (como en la temporada seca), limitando las actividades de las mariposas por el riesgo de deshidratación.

Se sugiere que las mariposas requieren de cuatro condiciones para llevar a cabo sus actividades de vuelo:

(1) bajos niveles de precipitación que reduzcan el riesgo de daño mecánico y aseguren ciertos niveles de radiación solar,

(2) altos niveles de humedad relativa,

(3) un ambiente templado, que reduzca el riesgo de deshidratación, y

(4) una alta variedad de plantas en floración (i.e. de recursos alimenticios) para que se exploten distintos nichos por las mariposas (ver Gilbert y Singer, 1975).

Agradecimientos

Agradecemos a Luisa Alejandra Domínguez Álvarez y a Rebeca Velázquez López por su apoyo para la realización de este trabajo. A la M. en C. Leticia Chávez por facilitar la información meteorológica utilizada en este estudio. Al Sr. Adolfo Ibarra le agradecemos su valiosa ayuda en el montaje e identificación de las mariposas. A Ernesto Navarrete Arauz por facilitar sus fotografías aquí utilizadas y a la Biól. Yuriana Martínez Orea por su ayuda en la identificación de las plantas. A Marco Romero Romero le agradecemos su apoyo técnico.

Literatura citada

- BARTH, F. 1991. Insects and flowers. The biology of a partnership. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- BEUTELSPACHER, C. R. 1980. Mariposas diurnas del Valle de México. Ediciones Científicas La Prensa Médica Mexicana, México.
- BOGGS, C. L. Y C. L. ROSS. 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: *Nymphalidae*). *Ecology*, **74**: 433-441.
- BOINSKY, S. Y P. E. SCOTT. 1988. Association of birds with monkeys in Costa Rica. *Biotropica*, **20**: 136-143.
- CASTILLO-ARGÜERO S., Y. MARTÍNEZ-OREA, M. A. ROMERO-ROMERO, P. GUADARRAMA-CHÁVEZ, O. NUÑEZ-CASTILLO, I. SÁNCHEZ-GALLÉN. Y J. A. MEAVE. 2007. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Aspectos florísticos y ecológicos. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- CÉSAR-GARCÍA, F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- CHEW, F. S. Y R. K. ROBINS. 1984. Egg-laying in butterflies. Pp. 65-80, en: van Wright, R.I. y P. R. Ackery (eds.). The biology of butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London. Academic Press, Londres.
- CLENCH, H. K. 1967. Temporal dissociation and population regulation in certain hesperiine butterflies. *Ecology*, **48**: 1000-1006.
- DENLINGER, D. 1980. Seasonal and annual variation of insect abundance in Nairobi National Park, Kenya. *Biotropica*, **12**: 100-106.
- DEVOTO, M., D. MEDAN Y N. MALDONADO. 2005. Patterns of interaction between plants and pollinators in an environmental gradient. *Oikos*, **119**: 461-472.
- DIDHAM, R. K. Y N. D. SPRINGATE. 2003. Determinant of temporal variation in community structure. Pp. 28-39, en: Basset, Y., V. Novotny, S. E. Millar y R. L. Kithing (eds.). Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge.
- DOMÍNGUEZ, C. A. Y J. NÚÑEZ-FARFÁN. 1994. Las mariposas diurnas del Pedregal de San Ángel como vectores de polen. Pp. 313-322, en: Rojo, A. (comp.). Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel: ecología, historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- EHRlich, P. R. Y L. E. GILBERT, 1973. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. *Biotropica*, **5**: 69-82.
- FIGUEROA-CASTRO, D. M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas

- del Pedregal de San Ángel, D. F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- FISHER, K. Y K. FIELDER, 2001. Effects of adult feeding and temperature regime on fecundity and longevity in the butterfly *Lycaena hippothoe* (Lycaenidae). *Journal of Lepidopterologist Society*, **54**: 91-95.
- FORISTER, M. L. Y A. M. SHAPIRO. 2003. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global Change Biology*, **9**: 1130-1135.
- GILBERT, L. E. Y M. C. SINGER. 1975. Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**: 365-397.
- GILBERT, L. E. Y J. T. SMILEY. 1978. Determination of local diversity in phytophagous insects: host specialists in tropical environments. *Symposium of the Royal Entomological Society of London*, **9**: 89-104.
- GORDO, O. Y J. SANZ. 2006. Temporal trends in phenology of the honey bee *Apis mellifera* and the small white *Pieris rapae* in the Iberian Peninsula (1952-2004). *Ecological Entomology*, **31**: 261-168.
- HAWKINS, B. A., R. FIELD, H. V. CORNELL, D. J. CURRIE, J. F. GUÉGAN, D. M. KAUFMAN, J. T. KERR, G. G. MITTELBACH, T. OBERDOFF, E. M. O'BRIEN, E. P. PORTER Y J. R. G. TURNER. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**: 3105-3117.
- HEINRICH, B. 1986. Thermoregulation and flight activity of a satyrine, *Coenonympha inornata* (Lepidoptera: Satyridae). *Ecology*, **67**: 593-597.
- INTACHAT, J., J. HOLLOWAY Y H. STAINES. 2001. Effects of weather and phenology on the abundance and diversity of geometroid moths in a natural Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 411-429.
- JANZEN, D. Y T. SCHOENER. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, **49**: 96-110.
- KATO M., T. INOUE, A. A. HAMID, T. NAGAMITSU, M. B. MERDEK, A. R. NONA, T. ITINO, S. YAMANE Y T. YUMOTO. 1995. Seasonality and vertical structure of a light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Research in Population Ecology*, **37**: 59-79.
- KATTHAIN-DUCHETEAU, K. 1971. Estudio taxonómico y datos ecológicos de especies del suborden Rhopalocera (Insecta, Lepidoptera) en un área del Pedregal de San Ángel, D. F. México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- KEMP, D. 2001. Reproductive seasonality in the tropical butterfly *Hypolimnas bolina* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Northern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 483-494.
- KINGSOLVER, J. G. 1983. Thermoregulation and flight in *Colias* Butterflies: elevational patterns and mechanistic limitations. *Ecology*, **64**: 534-545.
- KITAHARA, M., M. YUMOTO Y T. KOBAYASHI. 2008. Relationships of butterfly diversity with nectar plant species richness in and around the Aokigahara primary woodland of Mount Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation*, **17**: 2713-2734.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., L. OÑATE-OCAÑA, A. LUIS-MARTÍNEZ E I. VARGAS-FERNÁNDEZ. 1997. *Papilionidae y Pteridae* de México. Distribución geográfica e ilustraciones. CONABIO y Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- LOVERIDGE, J. P. 1968. The control of water loss in *Locusta migratoria migratorioides* R. + F. I. cuticular water loss. *Journal of Experimental Biology*, **49**: 1-13.
- LUIS-MARTÍNEZ, A., J. LLORENTE-BOUSQUETS E I. VARGAS-FERNÁNDEZ. 2003. *Nymphalidae* de México I (*Danainae*, *Apaturinae*, *Biblidinae* y *Neliconiinae*). Distribución geográfica e ilustraciones. CONABIO y Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- POLLARD, E. 1988. Temperature, rainfall and butterfly numbers. *The Journal of Applied Ecology*, **25**: 819-828.
- POWELL, J. 2003. Lepidoptera (moths, butterflies). Pp. 793-841, en: Resh, V. y R. Cardé (eds.). *Encyclopedia of insects*. Academic Press, San Diego.
- PROCTOR, M., P. YEO, Y A. LACK. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, Portland.
- ROY, D. B., P. ROHTERY, D. MOSS, E. POLLARD Y J. A. THOMAS. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 201-217.
- SCOTT, J. A. Y M. E. EPSTEIN. 1987. Factors affecting phenology in a temperate insect community. *The American Midland Naturalist*, **117**: 103-118.
- SHAPIRO, A. 1975. The temporal component of butterfly species diversity. Pp. 181-195, en: Cody, M.L. y J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- SHREEVE, T. G. Y C. F. MASON. 1980. The number of butterfly species in woodlands. *Oecologia*, **45**: 414-418.
- SINGER, M. C. 1984. Butterfly host-plant relationships: Host quality, adult choice and larval success. Pp. 81-88, en:

- Van-Wright, R.I. y P.R. Ackery (eds.). The biology of butterflies. Symposium of the Royal Entomological Society of London. Academic Press, Londres.
- SPARKS, T. H. Y T. J. YATES. 1997. The effects of spring temperature on the appearance dates of British butterflies 1883-1993. *Ecography*, **20**: 368-374.
- STEFANESCU, C., J. PEÑUELAS E I. FILELLA. 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the Northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, **9**: 1494-1506.
- STEHR, F. 2003. Caterpillars. Pp. 237-245, en: Resh, V. y R. Cardé (eds.). Encyclopedia of insects. Academic Press, San Diego.
- VALVERDE, T., Z. CANO-SANTANA, J. MEAVE Y J. CARABIAS. 2005. Ecología y Medio Ambiente. Pearson, México.
- WARBURG, M. R. 1965. Water relations and internal body temperature of isopods from mesic and mesic habitats. *Physiological Zoology*, **38**: 99-109.
- WOLDA, H. 1978. Seasonal fluctuation in rainfall, food and abundance of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology*, **47**: 369-381.
- WOLDA, H. 1980. Seasonality of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology*, **49**: 277-290.
- WOLDA, H. 1987. Seasonality and the community. Pp. 69-95, en: Gee, J.H.R. y P.S. Giller (eds.). Organization of communities, Past and present. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**: 1-18.
- WOLDA, H. 1989. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! *Oecologia*, **80**: 437-442.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.