



El Colegio de la Frontera Sur

Análisis de la Variabilidad Temporal de la Diversidad Beta de  
Mariposas Nocturnas y su Relación con Variables  
Ambientales en la  
Reserva de Kiuic, Yucatán.

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable  
por

Jorge Luis Montero Muñoz

2014

## **CONTENIDO**

<b>CONTENIDO</b> .....	<b>1</b>
<b>RESUMEN GENERAL</b> .....	<b>3</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>4</b>
MARCO CONCEPTUAL: ESTIMACIÓN DEL RECAMBIO DE ESPECIES Y BETA DIVERSIDAD.....	7
EL ENFOQUE CUANTITATIVO DEL GRADIENTE Y LA VARIACIÓN TEMPORAL DEL RECAMBIO DE ESPECIES.....	11
ANÁLISIS PARA ESTIMAR LA VARIACIÓN TEMPORAL DEL RECAMBIO DE ESPECIES .....	13
ANTECEDENTES .....	14
GRUPO TAXONÓMICO DE ESTUDIO .....	15
JUSTIFICACIÓN .....	17
OBJETIVO GENERAL .....	18
OBJETIVOS PARTICULARES .....	18
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	<b>19</b>
CLIMA.....	20
HIDROLOGÍA.....	20
GEOLOGÍA .....	21
SUELOS .....	21
VEGETACIÓN .....	22
FLORA Y FAUNA .....	23
UNIDAD DE GESTIÓN AMBIENTAL .....	23
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>23</b>
MÉTODO DE MUESTREO Y COLECTA DE EJEMPLARES .....	24
ANÁLISIS DE DATOS .....	25
<b>RESULTADOS GENERALES</b> .....	<b>26</b>

<b>CAPITULO I: RECAMBIO TEMPORAL DE ESPECIES DE LEPIDÓPTEROS NOCTURNOS EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD EN UNA ZONA DE SELVA CADUCIFOLIA EN YUCATÁN, MÉXICO .....</b>	<b>28</b>
<b>CAPÍTULO II: APLICACIÓN DEL ANÁLISIS ESPECTRAL PARA EL ESTUDIO DEL RECAMBIO TEMPORAL DE ESPECIES .....</b>	<b>44</b>
<b>DISCUSIÓN GENERAL .....</b>	<b>67</b>
RELACIÓN ENTRE EL RECAMBIO DE ESPECIES DE LEPIDÓPTEROS NOCTURNOS Y LOS GRADIENTES AMBIENTALES DE TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA .....	67
COMPARACIÓN DE LA FAUNA DE LAS FAMILIAS MAS ABUNDANTES DE LEPIDÓPTEROS DE LA RESERVA BIOCULTURAL DE KAXIL KUIC (RBKK) CON LO REPORTADO PARA EL NEOTRÓPICO Y MÉXICO .....	69
USO DEL TIEMPO COMO VARIABLE CONTINUA VS VARIABLE DISCRETA .....	70
USO DE LA SERIE DE FOURIER PARA “SINTONIZAR” LA MÁXIMA FRECUENCIA DE VARIACIÓN TEMPORAL .....	74
<b>CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>75</b>
<b>LITERATURA CITADA GENERAL.....</b>	<b>77</b>

## RESUMEN GENERAL

El principal interés de este trabajo es estimar la escala de máxima variabilidad temporal del recambio de especies de mariposas nocturnas de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK) en el estado de Yucatán, México. Desde la contribución hecha por MacArthur y Wilson (1967), se mantiene la interrogante de cómo el recambio de especies varía a través de diferentes escalas temporales y cómo cuantificar la variabilidad entre estas escalas. En esta tesis se aplicó el análisis de densidad espectral de varianza para estimar la escala de máxima variabilidad temporal del recambio de especies en una comunidad de mariposas nocturnas, lo cual permite conocer la frecuencia y magnitud de dicho cambio. Además, se utilizó una función de correlación cruzada para establecer la asociación temporal del recambio de especies con las variaciones de temperatura y humedad. La máxima variación del recambio de especies de las mariposas nocturnas de la RBKK esta auto-correlacionada, principalmente, con el aumento de la temperatura. Este efecto se presenta en ciclos de 12 meses, y corresponde a los meses más cálidos y secos (marzo a julio) de cada año. En estos meses se alcanza el mayor número de especies exclusivas, principalmente de las familias: Noctuidae, Sphingidae, Crambidae y Geometridae, que marcan el cambio en la composición de especies,. Esta aproximación es útil para entender la dinámica temporal de la comunidad y el potencial impacto de las condiciones ambientales sobre la diversidad. Medir la magnitud y la frecuencia del recambio en la composición de especies tiene implicaciones prácticas en el diseño de muestreo como: planear mejor las sesiones de muestreo, optimizando tiempo y recursos económicos, ya que se detectan cambios no esperados (empíricamente) en los patrones temporales en la estructura de la comunidad.

**Palabras clave:** diversidad, recambio, frecuencia, comunidad, variación.

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

Uno de los problemas ambientales que ha suscitado mayor interés mundial, en el ámbito ecológico, es la pérdida de diversidad de especies como consecuencia del efecto de actividades humanas perjudiciales al medio ambiente, por ejemplo, el calentamiento global y pérdida de hábitat (Yoccoz et al. 2001; Pearson et al. 2002). Dicho interés ha llevado a los ecólogos a aumentar los esfuerzos en dos direcciones: a) desarrollar variables indicadoras de la diversidad y aplicar herramientas y teorías estadísticas (Green et al. 2007) que mejoren los modelos de predicción para la estimación de la abundancia y diversidad de especies (Austin 2002), tales como los empleados en protocolos de monitoreo con enfoque de series de tiempo de causa-efecto, que sirvan para diagnosticar la respuesta de las especies a los cambios ambientales y, b) incrementar el conocimiento sobre la diversidad y sus patrones de variación espacio-temporal mediante la colecta de especies, especialmente de grupos mega diversos como las mariposas nocturnas.

La diversidad es una variable compuesta que representa la frecuencia de ocurrencia de individuos en clases (especies) utilizada para describir la estructura de una comunidad ecológica; esta última es definida como “una unidad que incluye todos los organismos de un área que interactúan entre sí y con el espacio físico, con un flujo de energía bien definido y una diversidad funcional definida” (Odum, 1971). Medir la diversidad de especies es importante ya que permite describir los cambios

que ocurren en una comunidad, debido a perturbaciones naturales y de origen antrópico.

En esta tesis se considera una comunidad como una unidad estructural y funcional (Odum, 1971). Se adopta el criterio de distinción entre comunidad (hace énfasis sobre interacción del ensamble) y ensamble (coexistencia en un espacio y tiempo definidos) siguiendo a Halffter y Moreno (2005), quienes mencionan los dos enfoques complementarios en que se enmarcan los estudios de biodiversidad: ecología mecanicista y macroecología. El primer enfoque, constituye la visión clásica de las primeras décadas del siglo XX, donde se considera a la comunidad como una entidad biológica, cuya estructura y funcionamiento esta determinada por los procesos evolutivos. En el segundo enfoque, macroecológico las especies, factores ambientales y historia biogeográfica, determinan las características de los ensamblajes.

Bajo el esquema de la macroecología, la diversidad es una variable que cambia a diferentes escalas espaciales y temporales como resultado del efecto combinado de procesos ecológicos, evolutivos y biogeográficos (Ricklefs, 2004). Whittaker (1956,1960,1972) reconoce tres componentes de la diversidad de especies: a) la riqueza local, b) riqueza regional y c) recambio espacial de especies o diferenciación de la diversidad. El recambio de especies (espacial y temporal) permite seguir cambios en la dinámica de la biodiversidad basados en la asincronía de la identidad y abundancia de las especies que son reemplazadas, temporal o espacialmente, por otras especies con funciones similares (Magurran y Herderson, 2010).

El estudio del recambio de especies ha sido tradicionalmente enfocado en el plano espacial, en estudios de gradientes latitudinales y riqueza de especies (e.g. Koleff y Gaston, 2002), en los cuales se ha determinado que la relación de la riqueza de especies y el recambio varían sistemáticamente con la escala espacial (Kekola y White, 1999; Lennon et al., 2001; Baselga, 2010). Dicha variación sistemática ha sido explicada mediante el planteamiento de varias hipótesis como: a) un efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la capacidad de respuesta de las especies a los cambios ambientales, b) el efecto de los regímenes de perturbación, c) la competencia y d) los procesos neutrales y estocásticos de dispersión de las especies (Harrison et al., 1992; Hubbell, 2001; Legendre et al., 2005; Veench y Crist, 2007).

En contraste con lo anterior, el recambio temporal de especies, a pesar de que no es un tema nuevo en ecología de comunidades, ha sido a menudo ignorado generando un panorama incompleto sobre la dinámica de la comunidad (Alder y Lauenronth, 2003). Preston (1960) fue el primero en predecir el efecto del tiempo sobre el número de especies de una localidad en tres escalas: efectos del muestreo, cambios ecológicos como la sucesión y cambios evolutivos de las especies. Estos efectos son el reflejo de las fluctuaciones temporales que se dan de manera natural en las poblaciones de todas las comunidades ecológicas (Collins et al., 2000). Ignorar el efecto explícito del tiempo influye en la estimación de la diversidad en general, dado que las poblaciones de animales fluctúan en el tiempo, afectando la probabilidad de captura, ocupación y ocurrencia (Burnham y Overton, 1979; MacKenzie et al., 2005). Algunos estudios han abordado el tema del tiempo en relación con la estimación de la diversidad; entre ellos están el trabajo de Moreno y Halffter (2001) quienes

estimaron la magnitud de la diversidad beta temporal en comunidades de murciélagos; así como el de Summerville y Crist (2005) quienes midieron el efecto del tiempo basado en el esfuerzo de muestreo, sobre la composición de especies de polillas. Otros autores como: Romanuk et al. (2001), Magurran (2007), Korhonen (2010) y Magurran y Henderson (2010) resaltaron la importancia de explorar el papel del tiempo en relación con la variación temporal de la abundancia de las especies para el mantenimiento de la diversidad. Por su parte, Collins et al. (2000) sugirieron que el uso del tiempo como predictor ayuda a entender la dinámica de una comunidad; mientras Kaitala et al. (2001) argumentaron que el recambio de especies es la expresión de las fluctuaciones temporales de las poblaciones.

Recientemente Kampicher y van der Jeugd (2013), basados en el enfoque de serie de tiempo de Collins et al. (2000), proponen el método Time lag Analysis (TLA) para determinar la tasa y el patrón de variabilidad en la composición de especies en las comunidades ecológicas. En este enfoque de análisis se utiliza una medida de disimilitud como variable dependiente y se mide su relación con el tiempo. Esta aproximación sirve para diferenciar entre comunidades con un cambio direccional en la composición de especies, de otras con cambios estocásticos, sin dirección y frecuencias definidas.

### **Marco conceptual: estimación del recambio de especies y beta diversidad**

Cuando se plantean preguntas que abordan la diferenciación en la composición taxonómica de la diversidad, surgen problemas igualmente importantes para definir: a) la escala espacial o temporal particular a la que se refiere la pregunta, b) la

variable que mide el cambio en la composición de especies: diversidad beta vs. recambio de especies, c) el diseño de muestreo, espacial o temporalmente explícito y d) el enfoque de análisis y la limitante en las herramientas estadísticas que se utilicen. En general, enfocar las preguntas de investigación en términos de diversidad beta o recambio de especies es fundamental para definir la estructura del diseño de muestreo y la escala de inferencia espacial o temporal.

Desde la propuesta inicial de Whittaker (1956, 1960, 1972) hasta la última década, se han desarrollado una amplia variedad de medidas (índices), escalas de diversidad y herramientas estadísticas para la estimación de la diversidad beta y el recambio en la composición de especies (Vellend, 2001; Koleff y Gaston, 2002; Legendre et al., 2005, 2008; Anderson, 2006; Tuomisto y Ruokolainen, 2006; Jost, 2007, 2009, 2010; Baselga, 2010; Tuomisto, 2010 a, b y c). Estos trabajos analizan y explican cómo cuantificar la diversidad beta y el recambio en la composición de especies, pero no abordan explícitamente el tema de la escala temporal o espacial.

Por otro lado, la falta de consenso sobre los términos y análisis para cuantificar la diversidad de especies (Jurasinski et al., 2009; Moreno y Rodríguez 2010; Tuomisto, 2010c) ha sido un factor determinante en el planteamiento claro de la variable dependiente (recambio o diversidad beta) y para seleccionar el mejor enfoque de muestreo y análisis estadístico para contestar diferentes preguntas ecológicas. En este trabajo se adopta la postura de Vellend (2001), que plantea que el concepto de recambio de especies "turnover" no puede ser utilizado como sinónimo de beta diversidad a nivel conceptual y metodológico. Este autor plantea que la diferencia conceptual y metodológica se basa en el concepto de beta diversidad de Whittaker

(1960) y sugiere que beta es un enfoque matemático, desde el punto de vista multiplicativo ( $\beta = \gamma / \alpha$ ), pero no mide el cambio en la composición de especies *per se*.

En esencia, la beta diversidad responde la pregunta ¿Cuánto varía la composición de especies entre variables de clasificación como: puntos de muestreo, periodos climáticos, años, tipos de hábitat? Esta pregunta, al incorporar sólo variables discretas, acepta el concepto de discontinuidad espacial y/o temporal ya que no considera el cambio en la composición de especies como un efecto en un gradiente continuo de varianza.

En términos de los métodos de estimación puntual de la diversidad beta, han sido básicamente índices, que expresan la diferencia en la composición de especies de forma adimensional, formando una matriz triangular de disimilitud entre muestras y sin involucrar variables ambientales ni escalas espaciales o temporales. La matriz de disimilitud, que usa datos de presencia-ausencia o de abundancia, se define por el valor de la media y no por la varianza entre sitios (Legendre et al., 2005). Por lo anterior, Baselga (2010) critica el uso de índices que incorporan diferencias en la composición de especies y abundancias como una medida de beta diversidad, ya que distorsionan el patrón de recambio, debido a que introduce variabilidad al aumentar la distancia entre los pares de sitios.

Por otro lado, el recambio de especies o "turnover" mide el cambio direccional asincrónico en la identidad de las especies, biomasa y cobertura vegetal en función de un gradiente ambiental en el eje espacial y temporal (Magurran, 2007; Anderson

et al., 2010). El enfoque del recambio de especies se basa en el cambio direccional de los óptimos de respuesta de las especies en función de un gradiente (Gauch et al., 1974). En términos metodológicos, la respuesta sinusoidal y simultánea de los óptimos de las especies, puede ser estimada por la curva Gaussiana (Gauch y Whittaker, 1972).

Este concepto incorpora tiempo y espacio como gradientes donde las especies tienden a ser más abundantes alrededor de un valor óptimo de respuesta, generando un recambio basado en la sustitución de especies como una función de la variación ambiental y del tiempo. En esencia, el recambio de especies responde a la pregunta ¿Cuánto del recambio en la composición de especies observada es explicada por los gradientes temporal, espacial y ambiental? A diferencia de la beta diversidad esta pregunta incorpora el concepto de continuidad tanto espacial como temporal dado por la frecuencia de muestreo, ya que considera el recambio en la composición de especies como un efecto en un gradiente continuo de varianza.

Actualmente, hay un consenso general sobre dos patrones que pueden causar un cambio en la composición de especies: a) el reemplazo de especies (pérdida y ganancia) en función de un gradiente y b) las diferencias en la riqueza de especies (Balsega, 2010; Almeida-Neto, 2011). Recientemente, Anderson et al. (2010), retomando las ideas de Vellend (2001), distinguen dos tipos de beta diversidad: a) el recambio "turnover", que implica el cambio direccional en la estructura de una comunidad en función de un gradiente espacial, temporal o ambiental; y b) la variación de la estructura de la comunidad, registrada entre muestras, sin cambio direccional. Otros autores como Baselga (2010) también distinguen dos

componentes de la beta diversidad: el recambio de especies a causa de la sustitución de especies en un gradiente espacial y la anidación ("nestedness") dada por la pérdida de especies.

Esta tesis centra su interés en el recambio temporal de especies, enfocado al caso de una comunidad de lepidópteros nocturnos. Se adopta el concepto de Anderson et al. (2010) quienes plantean que el recambio de especies o "turnover" implica el cambio direccional en la estructura de una comunidad como resultado de lo que se observa en función del efecto de un gradiente físico, ambiental o temporal.

### **El enfoque cuantitativo del gradiente y la variación temporal del recambio de especies**

La variación temporal del recambio de especies puede tener diferentes orígenes como los ciclos biológicos, cambios direccionales y procesos estocásticos, generados por un gran número de mecanismos poco entendidos (Collins et al., 2000; Kampichler y van der Jeugd, 2013). El cambio direccional de la comunidad es el resultado de fuerzas internas y externas que modela la respuesta temporal de las especies. Entre las causas del cambio direccional están los gradientes ambientales (Peet y Loucks 1977; Pickett, 1980; ter Braak, 1987a; ter Braak y Prentice, 1988) que influyen en la distribución y abundancia de las especies (Diez y Pulliam, 2007).

El gradiente ambiental fue conceptualizado en el contexto biológico e introducido en la literatura ecológica por Whittaker (1956, 1960, 1972), donde básicamente se plantea que el cambio en la composición de especies ocurre en función de un

gradiente ambiental constituido por una serie de variables que conforman ejes direccionales que explican el cambio direccional en la composición de especies.

ter Braak y Prentice (1988), retoman las ideas de Gauch y Whittaker (1972) y Hill y Gauch (1980), y proponen que las especies responden de forma lineal o unimodal a los efectos de los gradientes ambientales. Bajo este enfoque, la longitud del gradiente indica el aumento en la heterogeneidad ambiental, que influye en la variación del recambio de especies (Oksanen y Tonteri, 1995). Sin embargo, con base en los problemas de la teoría del gradiente expuestos por Austin y Gaywood (1994), se pueden hacer tres críticas importantes sobre la propuesta de ter Braak y Prentice (1988). La primera, cuantificar la estructura de la comunidad como respuesta lineal o unimodal es una regla completamente arbitraria (Oksanen, 2012), ya que no todas las especies responden de forma lineal o unimodal. Por el contrario, lo más común son las respuestas mixtas donde las especies más abundantes, en los extremos de abundancia, máxima y mínima, pueden influir (aumentando la disimilitud entre puntos de muestreo) creando una falsa longitud de gradiente. La segunda crítica es que el gradiente de respuesta conformado por las variables ambientales en principio seleccionadas por el investigador desde un punto de vista ecológico y de historia natural no constituye el gradiente absoluto de respuesta.

Finalmente, la tercera crítica es que la extensión espacial o temporal del muestreo influye en la capacidad de detectar el recambio de especies. En otras palabras, si se desea detectar el recambio de especies, hay que muestrear gradientes que involucren heterogeneidad espacial o temporal. Esta es la base de la propuesta de Whittaker (1972) donde lo que llamó "beta diversidad" mide el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la composición de especies de una comunidad.

## **Análisis para estimar la variación temporal del recambio de especies**

En esta tesis se utilizaron dos enfoques de análisis para estudiar la relación entre el tiempo, los gradientes ambientales y el recambio de especies. Primero, se cuantificó el recambio en la composición de especies entre estaciones climáticas observadas en el área de estudio y su relación con la variación de gradientes ambientales de temperatura y humedad relativa. En este primer enfoque, el tiempo es considerado una variable discreta representada por estaciones climáticas. Para este análisis se utilizó un análisis de ordenación no direccional denominado escalamiento no métrico multidimensional (NMDS por sus siglas en inglés).

En el segundo enfoque, se estimó la frecuencia de máxima variación temporal del recambio de especies, que representa el momento en que ocurre la mayor variabilidad del recambio de especies. En otras palabras, qué tan intenso es y qué tan frecuente ocurre el recambio de especies, como un "salto de varianza" y que refleja el periodo de tiempo donde ocurre la mayor ganancia o pérdida de especies. La estimación de la máxima variación temporal del recambio de especies es medida a partir de las observaciones consecutivas, en función de la longitud total del periodo de muestreo, mediante un análisis de serie de tiempo denominado análisis de densidad espectral de varianza (Platt y Denman, 1975).

La selección y correcta aplicación de un análisis de serie de tiempo se basa mayormente en la experiencia que el investigador tenga con estas técnicas (Legendre y Legendre 1998). Pero en general, dos componentes importantes que

influyen en la elección del método y definen la estructura de la serie de tiempo son: la longitud del periodo total de tiempo (T) y la amplitud definida por la frecuencia de muestreo.

## **Antecedentes**

El presente trabajo, efectuado en la Península de Yucatán y en particular en la región Puuc, constituye un importante esfuerzo en el conocimiento de la ecología de lepidópteros nocturnos y aporta nueva información al casi nulo conocimiento de la ecología de comunidades que se tiene para México sobre este grupo taxonómico.

Por otra parte, conviene resaltar que la estimación del recambio temporal de especies en función de las variaciones temporales de factores climáticos, ha sido un aspecto de la diversidad poco explorado bajo con un enfoque de serie de tiempo. Otros autores como Magurran y Henderson (2010) han contribuido en señalar la importancia de estudiar el recambio temporal de especies para mantener la diversidad de los ensamblajes taxonómicos.

En este estudio, se hace un importante aporte metodológico para cuantificar la variación temporal del recambio temporal de especies, basado en el análisis de densidad espectral de varianza  $S(f)$ . Este método permite estimar la frecuencia de máxima variación temporal en el recambio de especies y su correlación temporal con las variaciones de gradientes ambientales (espectro cruzado). Este método ha sido utilizado en ecología para cuantificar la frecuencia y escala de una variable biológica en función del tiempo. Entre las aplicaciones en ecología se puede mencionar el

estudio de comunidades de plantas terrestres (Hill, 1973), la organización espacial del fitoplancton (Platt, 1978), la cuantificación de escalas ecológicas (Denny et al., 2004) y recientemente, el estudio de la prevalencia de parásitos (Pech et al., 2010).

### **Grupo taxonómico de estudio**

Los ordenes Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera y Diptera, se reconocen como los cuatro órdenes hiperdiversos de la clase insecta (Martin-Piera et al., 2000). En particular, la estimación del número de especies para Lepidoptera es variada y depende de la clasificación supragenérica utilizada (Heppner, 1991; Heppner, 1998; Kristensen, et al., 2007; Lafontaine y Schmit 2010).

El orden Lepidoptera cuenta con 45 superfamilias, 15,578 géneros y 157,424 especies (Nieukerken et al., 2011). Se estima que existen un total de 350,000 especies en el mundo (Llorente-Bousquets et al., 1996; Oplern y Powell, 2009), constituyendo el 10% del total de las especies animales (Llorente-Bousquets et al., 1996, 2013; Kristensen et al., 2007).

Para el caso de las mariposas nocturnas, a nivel mundial se han estimado 146,561 especies (Wagner, 2000), lo que representa 42% de las especies esperadas de lepidópteros para el mundo. Para el caso de las mariposas nocturnas, en la zona Neotropical se han descrito 38,440 especies (Heppner, 1991).

Para México, Llorente-Bousquets et al. (2013) estiman que se encuentran representadas 25 superfamilias y 23,742 especies de lepidópteros, y comparado con

otras regiones, Heppner (1998) sugiere que México tiene una fauna de lepidópteros superior a toda la Región Neártica que tiene 11,532 especies descritas y tiene 26.4% de las 90,000 especies de la Región Neotropical.

En México, se tiene un buen conocimiento taxonómico de la fauna de lepidópteros (Michán et al., 2005), principalmente del orden Papilionoidea, el cual, Llorente-Bousquets et al. (2013) llaman el grupo modelo, ya que es el mejor conocido en el país. Sin embargo, estos mismos autores señalan que el conocimiento sobre los lepidópteros es desigual, ya que se han descrito menos de 50% de algunas de las superfamilias, lo que dificulta las estimaciones reales del número de especies y plantea una escasez de conocimiento taxonómico y ecológico para la mayoría de los órdenes encontrados en México. Para las especies de mariposas nocturnas, el número de especies en México se basa en las estimaciones realizadas por Heppner (1991, 1998, 2002), quien estima (Heppner, 2002) que los más altos números de especies son para Noctuoidea, Geometroidea y Pyraloidea, con 10,000; 3,000 y 3,000, respectivamente.

Lepidoptera es el grupo taxonómico propuesto en este trabajo, en particular las palomillas o mariposas nocturnas, las cuales, además de ser un grupo importante a nivel taxonómico, también cumplen un papel importante a nivel ecológico, principalmente como alimento para murciélagos, aves y roedores. Además, son los principales polinizadores de algunas plantas y han sido ampliamente reconocidos como indicadores ecológicos potenciales y sensibles a las influencias ambientales (Kitching et al. 2000; Pozo et al., 2008).

Este potencial como indicadores ecológicos se debe al hecho que los lepidópteros son un grupo taxonómico que presenta una estrecha relación con las variaciones climáticas. Los factores climáticos que influyen en el recambio de especies de mariposas nocturnas en zonas templadas han sido estudiados principalmente la estructura de la vegetación, la temperatura (Virtanen y Neuvonen, 1999; Choi, 2008; Summerville y Crist, 2008; Ober y Hayes, 2010).

En las zonas tropicales los factores que influyen en el recambio de especies han sido menos frecuentemente estudiados. Sin embargo se han considerado como predictores del cambio en la composición de especies factores como: la altitud, estructura de la vegetación (Beck et al., 2002; Gunnar et al., 2003; Beck y Chey, 2007; Beck et al., 2012) y, a nivel temporal, factores climáticos como la precipitación y foto periodos (Kitching et al., 2000; Zahoor et al.; 2003; Aslam, 2009; Axmacher y Fiedler, 2008; Axmacher et al., 2009; Fuentes-Montemayor et al., 2012).

## **Justificación**

Aunque es bien conocido que todas las comunidades ecológicas experimentan un recambio temporal de especies (McArthur y Wilson, 1967; Magurran y Henderson 2010), actualmente existe información limitada sobre cuánto cambia la diversidad especies de mariposas nocturnas a través del tiempo. Conocer la dinámica temporal (estacional) en el recambio de especies permite monitorear y diagnosticar cambios en la estructura de la comunidad que pueden dar información sobre la pérdida (extinción local) o ganancia de especies, mejorando los esfuerzos dirigidos a la conservación.

La metodología de análisis espectral de varianza permite abordar el enfoque de escala, para estimar la frecuencia con la que ocurre el cambio en la composición de especies. En el ámbito de la diversidad, conocer esta frecuencia permite tener una mejor resolución temporal del comportamiento de la comunidad y predecir cambios como respuesta a múltiples factores ambientales, como el cambio climático.

La información obtenida de este estudio permite establecer la línea base enfocada en la detección de los efectos de variables climáticas, a escala temporal, sobre la estructura de la comunidad de mariposas nocturnas. El impacto del cambio climático sobre las poblaciones puede ser puesto en evidencia estudiando la relación entre la estructura de la comunidad, el gradiente de tiempo y los gradientes ambientales. La información aquí presentada puede ser utilizada en el manejo y conservación de la biodiversidad a nivel de agropaisaje.

### **Objetivo General**

Determinar la variación temporal del recambio de especies de una comunidad de lepidópteros nocturnos en el sureste de México y su relación con la variación de gradientes ambientales. Asimismo, demostrar la utilidad del uso del tiempo como una variable continua para conocer la dinámica temporal de la comunidad, mediante el uso del análisis de densidad espectral de varianza.

### **Objetivos particulares**

- 1) Describir la dinámica temporal en la composición de especies de mariposas nocturnas.
- 2) Identificar correlaciones entre el recambio de especies y las variaciones de temperatura y humedad relativa.
- 3) Estimar la frecuencia y periodo de la magnitud de la máxima variación del recambio de especies.
- 4) Estimar la auto-correlación temporal de las frecuencias y periodos de la máxima variación del recambio de especies con la temperatura.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

La RBKK se ubica en el sur del estado de Yucatán, inmersa en la recientemente decretada Reserva Biocultural del Puuc (figura 1). Las coordenadas centrales de la RBKK son 20° 06' 10.8" N; 89° 33' 43.2" O, en el municipio de Oxkutzcab.

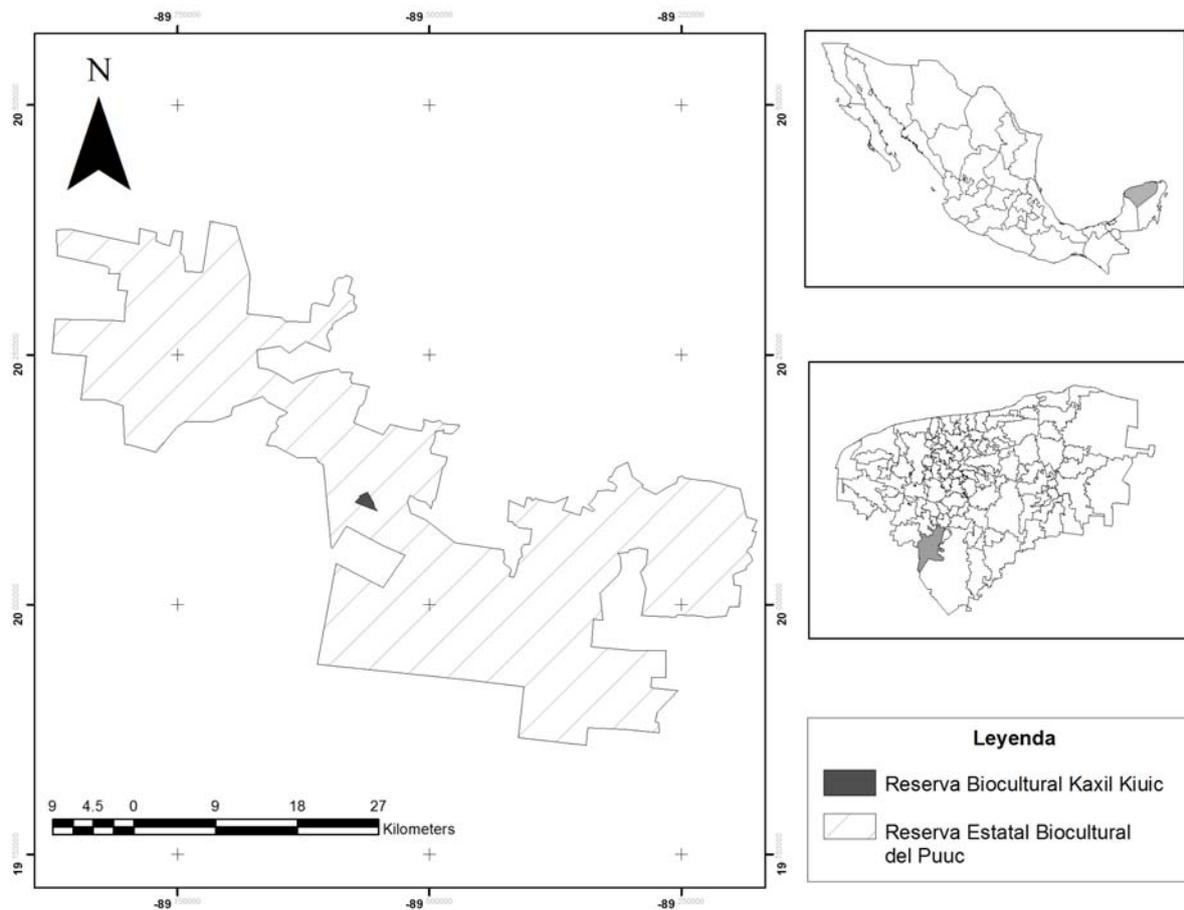


Figura 1. Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK), ubicada en la Reserva Estatal Biocultural del PUUC, municipio de Oxkutzcab en el estado de Yucatán, México

## Clima

El clima de la región es  $AW_0$ , (INEGI 2000) el cual se caracteriza por ser cálido subhúmedo con lluvias en verano y 10% de lluvia invernal. La temperatura media anual es de  $26^{\circ} C$  y la precipitación media asciende a 1,100 mm al año (Flores & Espejel 1994).

## Hidrología

Debido a que la RBKK se ubica en la Región Puuc, se localiza en una zona de escurrimientos y recarga de acuíferos. Sin embargo, como en el resto del estado, no existen ríos superficiales. A pesar que los cenotes son característicos de la Península de Yucatán, en esta área no se presentan; existen escasas aguadas, por lo que los sistemas acuíferos son totalmente subterráneos. El flujo del acuífero es hacia la zona costera y se alimenta, en 90% de las lluvias que, debido a la gran capacidad de infiltración de los suelos y su relieve, favorece a la recarga de los mismos (Duch, 1991; Alcérreca, et al., 2011).

## **Geología**

La RBKK se ubica en una meseta kárstica ondulada con valles intermontanos (30-100 m altitud), que va de plana a ligeramente inclinada (0-2 grados) y desarrollo incipiente de valles kársticos interrumpidos por montículos. Sus suelos son de tipo Rendzina y Litosol en las colinas y de tipo Luvisol en los valles (POETY, 2007).

## **Suelos**

La RBKK se ubica sobre luvisoles, los cuales se caracterizan por tener un alto contenido de arcilla en el subsuelo. Estos suelos se desarrollan en zonas de pendiente suave y en climas donde se presentan estaciones marcadas de lluvias y secas. Las arcillas suelen presentar enrojecimiento debido a la acumulación de óxidos de hierro. Estos suelos presentan fertilidad media, buen drenaje y fácil manejo, suelen ser susceptibles a la erosión bajo actividades agropecuarias, siendo el uso silvícola, el de mejor potencial (IUSS, 2006; CIGG, 1999).

## **Vegetación**

La RBKK presenta vegetación de selva mediana caducifolia y subcaducifolia y es uno de los pocos remanentes originales de la vegetación predominante en esta zona con más de 100 años (Essens y Hernández-Stefanoni, 2013). La principal característica de esta vegetación es la pérdida de las hojas de la mayoría o casi la totalidad de las especies, entre un 50-70% de especies que pierden sus hojas durante la estación seca (Flores y Espejel, 1994) donde la precipitación media anual varía entre 300 y 1,800 mm. (Rzedowski, 2006). Entre la vegetación dominante se encuentran los arbustos y liana, las especies herbáceas son escasas (Carnevali et al. 2003).

La estructura de este tipo de bosque tropical presenta un solo estrato arbóreo. El desarrollo del estrato arbustivo es altamente variable de un sitio a otro y está en función del dosel y la luz que éste deja pasar. Cuando existe poca perturbación el estrato herbáceo está poco desarrollado o casi ausente (Rzedowski, 2006).

Este tipo de selva se considera una comunidad densa y cerrada y en época de lluvias es comparable con la selva perennifolia. El estrato superior forma un dosel homogéneo con elementos emergentes. Sin embargo, su principal característica es que la mitad o más de las especies de árboles pierden sus hojas en la época de secas (entre 1 y 4 meses) (Rzedowski, 2006).

## **Flora y Fauna**

En la RBKK se han registrado 468 especies de plantas. Dentro de las especies endémicas se destacan *Thouinia paucidentata* (k'anchunup o hueso de tigre), *Ceiba schottii* (pochote o ch'ooj) y *Jatropha gaumeri* (pomolché) (Callaghan y Pasos, 2010).

Por otro lado, debido a la vegetación en el sitio, las trepadoras y epífitas son escasas y se desarrollan en sitios protegidos, donde suelen destacarse las bromeliáceas. También se destacan las cactáceas candelabiformes y columnares que son más notorios en la fase más seca. La dominancia suele estar repartida entre pocas especies y ocasionalmente en una sola (Rzedowski, 2006).

## **Unidad de Gestión Ambiental**

Según el Programa de Ordenamiento Ecológico Territorial del Estado de Yucatán (2007), la RBKK se ubica en la Unidad de Gestión Ambiental (UGA) Meseta de Ticul, cuyo uso predominante es el de conservación y manejo de ecosistemas, con actividades compatibles: apicultura, silvicultura, agroforestería, plantaciones forestales comerciales y ecoturismo. Asimismo, se puede desarrollar la agricultura tecnificada, pero bajo ciertas condiciones, mientras que la extracción de materiales pétreos, la industria y la ganadería son actividades incompatibles (POETY, 2007).

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

## **Método de muestreo y colecta de ejemplares**

El objetivo del muestro fue registrar la variación temporal del recambio de especies, por lo que se utilizó un diseño temporalmente explícito, que contempló un período de muestreo de un año (marzo de 2009 a febrero de 2010). Se ubicó una estación de muestreo en la cobertura vegetal de mayor dominancia denominada selva caducifolia. En esta estación de muestreo, se colectó mensualmente por cuatro noches consecutivas, por un periodo de 7 horas continuas en cada noche. Las noches de muestreo correspondieron siempre a las de luna nueva, con el objetivo de que la luz de la luna no influyera en la captura. La colecta de especímenes se realizó mediante el método de trampa de luz blanca (New 2004). Los especímenes se sacrificaron con éter en frascos de vidrio; los de mayor tamaño fueron sacrificados por medio de una inyección de formol al 10% en el abdomen. Todos los especímenes colectados se guardaron en recipientes con naftalina para su conservación durante el transporte. La identificación se llevó a cabo con base en sus características morfológicas externas, mediante la utilización de claves taxonómicas y por comparación directa con ejemplares de museo. Finalmente los ejemplares colectados fueron catalogados y depositados en la colección de Lepidópteros del Museo de Zoología de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal, Chetumal, Quintana Roo, México, con número de registro ante el INE: QNR.IN.018.0497. Los datos meteorológicos de temperatura (°C) y humedad relativa (%) se midieron diariamente cada 30 minutos durante todo el periodo de muestreo utilizando la estación meteorológica del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), ubicada en el sitio de estudio.

## Análisis de datos

El recambio temporal en la composición de especies de mariposas nocturnas entre estaciones climáticas, se midió por medio de un análisis de varianza no paramétrico PERMANOVA, utilizando 999 permutaciones (Anderson y terBraak, 2003) y la prueba de PERMDISP para evaluar la heterocedasticidad entre grupos (Anderson et al. 2008). La matriz de disimilitud se representó gráficamente en un análisis de ordenación multidimensional no métrico (NMDS). Este tipo de ordenación permite visualizar el patrón de dispersión de disimilitud entre muestras. Se utilizó la función *envfit* del paquete de cómputo *vegan* (Oksanen et al. 2012) para el lenguaje R (Development Core Team 2012), para ajustar las variables de temperatura y humedad relativa con la ordenación resultante del NMDS.

Para estimar la frecuencia de máxima variación del recambio de especies y de la temperatura se utilizó el análisis de densidad espectral de varianza  $S(f)$  (Platt y Denman, 1975). El  $S(f)$  (llamado así por su origen en el campo de la electricidad) y se define como una función continua que analiza la frecuencia ( $f=1/T$ ) de cambio de una variable (Legendre y Legendre, 1998). Este método descompone una señal ruidosa (sin un patrón evidente) en sus componentes de frecuencia (armónicos) y mide la intensidad y la frecuencia de la señal que representa la tendencia temporal de la varianza (densidad espectral) (Platt y Denman, 1975; Wei, 1990). El resultado es un gráfico que muestra en el eje de las ordenadas la varianza espectral expresada en unidades de [varianza x frecuencia<sup>-1</sup>] que equivale a un ciclo, y en el eje de las abscisas la frecuencia. La frecuencia con mayor varianza espectral (pico espectral) representa la máxima señal de cambio de una variable a una frecuencia

dada. Este análisis se realizó mediante la aplicación de la función *spectrum* del programa de cómputo R (Development Core Team 2012) propuesta en Cowpertwait y Metcalfe (2009). Para poder evaluar la relación causal entre la tendencia temporal del recambio de especies y la temperatura, se midió la auto-correlación entre las frecuencias de máxima densidad espectral entre las dos series de tiempo. Esta correlación se midió utilizando el coeficiente de correlación cruzada (Olden y Neff 2001), que mide la magnitud y tiempo de respuesta (*lag*), entre la variable dependiente en relación a las fluctuaciones de la variable independiente (temperatura). El *lag* con mayor correlación es interpretado como el punto de máxima relación. Este análisis se realizó mediante el programa de cómputo R (Development Core Team 2012).

## **RESULTADOS GENERALES**

Los resultados generales de este trabajo se presentan en dos capítulos. El primero, que aborda los tres primeros objetivos específicos, describe y cuantifica el recambio temporal de la composición de especies de mariposas nocturnas y aborda el tema del gradiente ambiental de temperatura y humedad relativa como predictores del recambio de especies, entre estaciones climáticas. En este enfoque, el tiempo es utilizado como una variable discreta representada por las estaciones climáticas. También se presentan los resultados de riqueza y abundancia de especies de las familias de lepidópteros nocturnos que resultaron del muestreo de un año, así como el análisis de los datos climáticos de temperatura y humedad relativa obtenidos en el área de estudio. Este artículo fue aceptado en la revista *Acta Zoológica Mexicana Nueva Serie* en el número 3 del Volumen 29, publicado en 2013, 614-628pp.

El segundo capítulo aborda los objetivos específicos cuatro y cinco. Este capítulo se centra en la aplicación de la serie de Fourier, que se basa en análisis de densidad espectral de varianza, para estimar el recambio temporal de lepidópteros nocturnos. Se compara este método con el enfoque tradicional de análisis del recambio de especies, donde se utiliza el tiempo como una variable discreta. Debido a que la temperatura es uno de los mejores predictores del recambio de especies, se estimó la auto-correlación temporal de las frecuencias y periodos de la máxima variación del recambio de especies con esta variable. Este artículo fue enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad.

**CAPITULO I: RECAMBIO TEMPORAL DE ESPECIES DE LEPIDÓPTEROS  
NOCTURNOS EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD EN UNA  
ZONA DE SELVA CADUCIFOLIA EN YUCATÁN, MÉXICO**

## RECAMBIO TEMPORAL DE ESPECIES DE LEPIDÓPTEROS NOCTURNOS EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD EN UNA ZONA DE SELVA CADUCIFOLIA EN YUCATÁN, MÉXICO

JORGE L. MONTERO-MUÑOZ,<sup>1\*</sup> CARMEN POZO,<sup>1</sup> M. FERNANDA CEPEDA-GONZÁLEZ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Chetumal Quintana Roo, Mexico. <cpozo@ecosur.mx>, <lostrinosdeldiablo@gmail.com>

<sup>2</sup>Capacitación y Asesorías Ambientales, Yucatán, México. <mafercepeda@hotmail.com>  
\*Autor de correspondencia <lostrinosdeldiablo@gmail.com>

**Montero-Muñoz, J. L., Pozo, C. & Cepeda-González, M. F.** 2013. Recambio temporal de especies de lepidópteros nocturnos en función de la temperatura y la humedad en una zona de selva caducifolia en Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 29(3): 614-628.

**RESUMEN.** El principal objetivo de este trabajo es cuantificar el recambio temporal de mariposas nocturnas y su relación con dos gradientes ambientales: temperatura (° C) y humedad relativa (%). Utilizando una trampa de luz se realizó un muestreo por un periodo de 12 meses de una comunidad de mariposas nocturnas en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuc (RBKK), ubicada en Yucatán, México. Se observó que el recambio de especies exhibe un marcado patrón temporal en relación con la variación de la temperatura y humedad relativa entre periodos climáticos. El periodo cálido y seco (marzo a julio) presentó la mayor disimilitud en la composición de especies, determinada principalmente por las familias: Noctuidae, Crambidae y Geometridae. Los resultados obtenidos tienen implicaciones para la conservación de la biodiversidad de mariposas nocturnas, ya que permiten establecer una línea base enfocada a detectar la influencia de las variaciones climáticas sobre la composición de especies.

**Palabras clave:** recambio de especies, temperatura, humedad, mariposas nocturnas, México.

**Montero-Muñoz, J. L., Pozo, C. & Cepeda-González, M. F.** 2013. Temporal turnover of nocturnal Lepidoptera species with respect to temperature and humidity gradients in an zone of deciduous forest, in Yucatán, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 29(3): 614-628.

**ABSTRACT.** The aim of this paper is to estimate the temporal of turnover pattern of moths species in relation to two environmental gradients: temperature (° C) and relative humidity(%). Using a light trap method, a community of moths were sampled for a period of 12 months, in the Kaxil Kiuc Biocultural Reserve located in Yucatán, Mexico. It was demonstrated that species turnover exhibits a strong temporal pattern in relation to temperature and relative humidity variation between climatic periods. The warm

---

*Recibido: 12/11/2012; aceptado: 26/06/2013.*

and dry period (March to July) had the highest dissimilarity in species composition, determined mainly by families: Noctuidae, Geometridae and Crambidae. This study provides information on the temporal pattern of temporal species turnover for families with high species richness of Neotropical moths. The results obtained have implications for conservation of moth biodiversity, since they allow a base line to be established, focused on detecting the effects of climatic variations on species composition.

**Key words:** species turnover, temperature, humidity, moths, México.

## INTRODUCCIÓN

El recambio de especies (*turnover*) denota el cambio direccional en la composición de especies como resultado de lo que observamos en función del efecto de un gradiente físico, ambiental o temporal y mide la magnitud del cambio en la identidad, abundancia relativa, biomasa y/o cobertura de individuos entre muestras en un gradiente (Oksanen & Tonteri 1995, Nekola & White 1999, Vellend 2001, Legendre 2007, Anderson *et al.* 2010). Se han planteado diferentes hipótesis para explicar el cambio en la composición de especies que pueden ser interpretadas en el plano espacial y temporal, entre ellas: el efecto de la heterogeneidad ambiental, la capacidad de respuesta de las especies a los cambios ambientales, el régimen de perturbación, la competencia, los procesos neutrales y estocásticos de dispersión de las especies (Hubbell 2001, Legendre *et al.* 2005).

Analizar el recambio temporal de especies con relación a la variación de gradientes climáticos, permite incorporar especies que son sensibles a los cambios a través del tiempo (Alder & Lauenroth 2003). Para las comunidades de insectos como las mariposas nocturnas, los cambios climáticos como la estación seca y húmeda, afectan a las poblaciones (Wolda 1988), exhibiendo marcados patrones de variación temporal (Summerville & Crist 2005).

Los factores climáticos que influyen en el recambio de especies de mariposas nocturnas, han sido estudiados principalmente en ambientes templados (Virtanen & Neuvonen 1999, Axmacher *et al.* 2009, Choi 2008, Summerville & Crist 2008, Ober & Hayes 2010) y poco frecuentemente en zonas tropicales (Beck *et al.* 2002, Beck & Chey 2007, Beck & Chey 2008, Beck *et al.* 2012). Los factores que más frecuentemente han sido considerados predictores del cambio en la composición de especies son: la elevación, estructura de la vegetación y, a nivel temporal, factores climáticos como la precipitación y fotoperiodos (Kitching *et al.* 2000, Beck *et al.* 2002, Gunnar *et al.* 2003, Zahoor *et al.* 2003, Beck & Chey 2007, Aslam 2009, Axmacher & Fiedler 2008, Axmacher *et al.* 2009, Ober & Hayes 2010, Fuentes-Montemayor *et al.* 2012, Beck *et al.* 2012).

Entre los factores climáticos que influyen en la composición de especies de mariposas nocturnas se han reportado la temperatura y la humedad relativa, tanto en zonas templadas como tropicales (Roy *et al.* 2001, Gunnar *et al.* 2003). Axmacher & Fiedler (2008), sugieren que en zonas tropicales, los cambios de temperatura y hume-

dad condicionan la diversidad local y el recambio de especies exhibiendo marcados patrones de variación temporal. La rápida respuesta de las mariposas nocturnas a las variaciones climáticas y su alta diversidad permiten estudiar el efecto de la temperatura y humedad sobre el cambio en la composición de especies.

En México, a pesar de que se tiene un buen conocimiento taxonómico de la fauna de lepidópteros (Michán *et al.* 2005), los trabajos de ecología para mariposas nocturnas son prácticamente nulos. Buscando contribuir a un mayor conocimiento de la ecología de dicho grupo, este trabajo se enfoca a estudiar el efecto de dos gradientes ambientales: temperatura (°C) y humedad relativa (%), sobre el recambio temporal en la composición de especies de una comunidad de lepidópteros nocturnos en una selva caducifolia. En este estudio se plantean los siguientes objetivos: a) describir la dinámica temporal en la composición de especies de mariposas nocturnas, b) detectar diferencias en la composición de especies entre periodos climáticos y c) establecer correlaciones entre el recambio de especies con las variaciones de temperatura y humedad relativa.

## MATERIAL Y MÉTODOS

**Área de estudio.** El estudio se llevó a cabo en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK), ubicada en el estado de Yucatán, México (20° 06' 10.8" N; 89° 33' 43.2" O) (Fig. 1). El área de estudio tiene una extensión de 1,642 hectáreas de selva baja y mediana caducifolia, donde se han registrado más de 450 especies y 98 familias de plantas. La principal característica de la vegetación caducifolia es la pérdida de las hojas de las plantas por un periodo entre 5 a 8 meses (durante la época seca). Esta pérdida afecta a la mayoría de las especies (Rzedowzki 2006).

La vegetación presenta mas de 50 años de regeneración, aunque en el pasado fue utilizada para actividades agrícolas. El clima de la región es AW<sub>0</sub>, el cual se caracteriza por ser cálido subhúmedo con lluvias en verano y 10% de lluvia invernal. La temperatura media anual es de 26° C y la precipitación media asciende a 1,100 mm al año (Flores & Espejel 1994).

**Muestreo.** Se muestrearon las mariposas nocturnas de forma mensual por un periodo de un año (marzo de 2009 a febrero de 2010), utilizando una trampa de luz blanca (New 2004) por cuatro noches consecutivas en la selva mediana caducifolia, por un período de 7 horas cada noche. Las noches de muestreo correspondieron siempre a las noches de luna nueva, con el objetivo de que la luz de la luna no influyera en la captura.

**Determinación y preservación.** Se llevó a cabo la identificación de los especímenes con base en sus características morfológicas. La bibliografía utilizada para la identificación fue: Carter (1992), Pescador-Rubio (1994), Gómez & Gómez (1995),

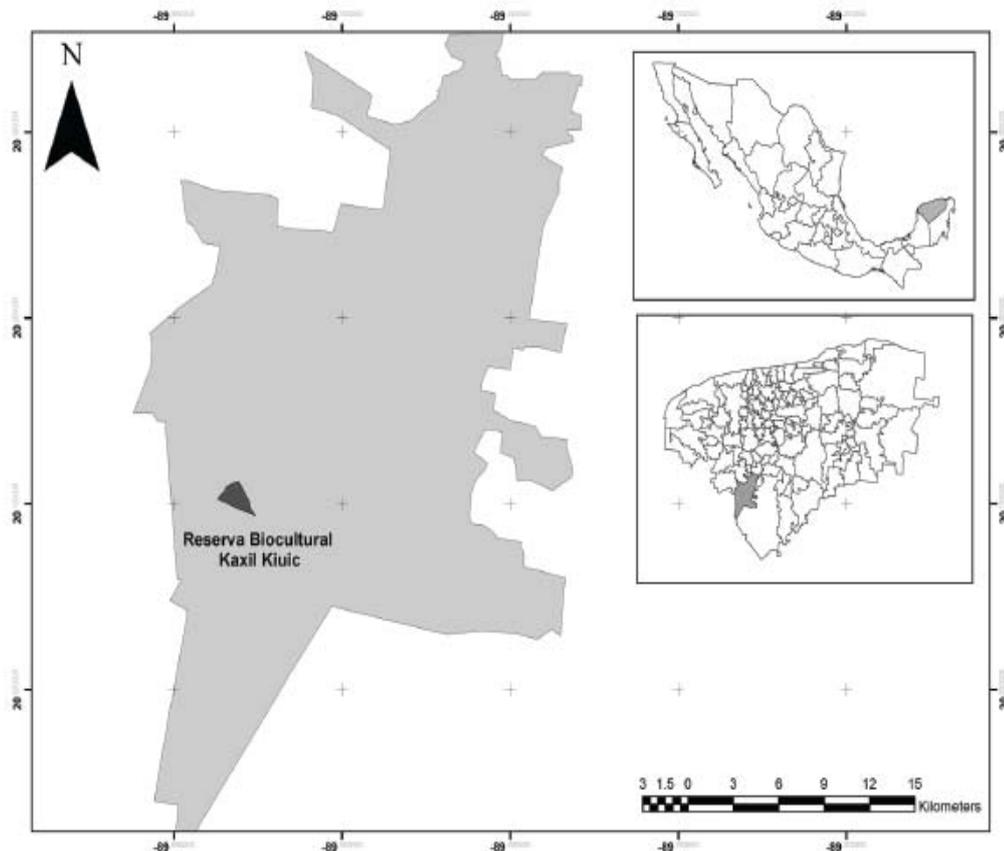


Figura 1. Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK), ubicada en el estado de Yucatán, México ( $20^{\circ} 06' 10.8''$  N;  $89^{\circ} 33' 43.2''$  O).

Balcazar & Beutelspacher (2000), Piñas *et al.* (2000), Barnes (2002), Covell (2005), Mississippi Entomological Museum (2006), Janzen & Hallwachs (2009), Opler & Powell (2009), Walsh (2011), Barcode of Life Systems (2012). Sin embargo, aún existe una porción de especímenes sin identificar. Para el listado de este trabajo, se siguió la clasificación taxonómica de Lepidoptera Barcode for Life-Lepidoptera Species Checklist for North America (iBOL 2009) y Barcode of Life Systems (2012).

Los especímenes se sacrificaron por medio de morgues de vidrio y posteriormente se guardaron en recipientes con naftalina para su conservación durante la transportación. El material fue depositado en la colección de Lepidópteros del Museo de Zoología de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidad Chetumal, Chetumal, Quintana Roo, México, con número de registro ante el INE: QNR.IN.018.0497.

**Periodos climáticos.** Para definir los periodos climáticos se tomaron datos de temperatura ( $^{\circ}$  C) y humedad relativa (%). Ambos parámetros se midieron diariamente cada

30 minutos durante todo el periodo de muestreo utilizando la estación meteorológica del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), ubicada en el sitio de estudio. Para el análisis de los datos se trabajó con el promedio mensual de temperatura y humedad relativa.

**Eficiencia de muestreo.** Para la evaluación de la eficiencia de muestreo se utilizó la pendiente asintótica del modelo de acumulación de especies basado en la ecuación de Clech (Soberón & Llorente 1993, León-Cortés *et al.* 1998, Hortal & Lobo 2005). La ventaja de este método es que permite establecer un valor de referencia para determinar la tasa en que se adjuntan nuevas especies a las muestras, lo que sugiere una medida comparativa de eficiencia de muestreo (Soberón & Llorente 1993).

El modelo de Clench está recomendado para estudios realizados en largos periodos de tiempo y para áreas grandes de estudio y se prefiere sobre los estimadores no paramétricos de riqueza, debido a que no debe cumplir el supuesto de que la probabilidad de captura de la especie es constante a lo largo del periodo del estudio (Burnham & Overton 1979). En este estudio se consideró que las familias con un adecuado esfuerzo de muestreo alcanzan  $\geq 80\%$  del número de especies esperadas (González-Valdivia *et al.* 2012). Para eliminar la arbitrariedad en el orden de las muestras, éstas fueron aleatorizadas (Colwell & Coddington, 1994, Moreno & Halffter, 2000) usando el programa EstimateS (Colwell, 2009).

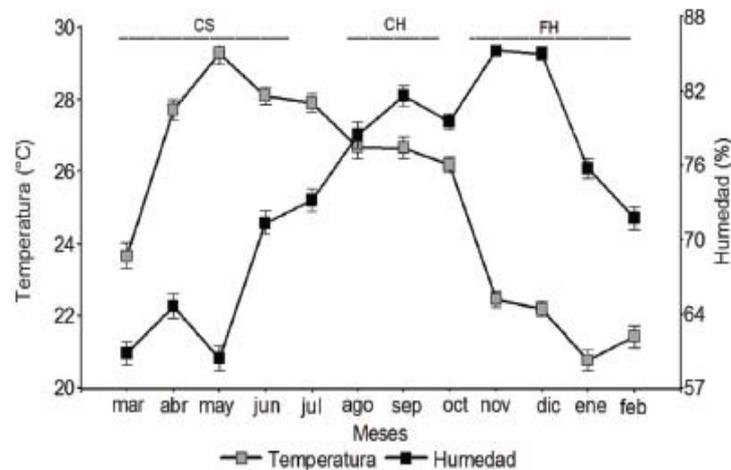
**Recambio temporal en la composición de especies.** El recambio temporal en la composición de especies de mariposas nocturnas entre periodos climáticos, se midió por medio de un análisis de varianza no paramétrico PERMANOVA, utilizando 999 permutaciones y la prueba de PERMDISP para evaluar la heterocedasticidad entre grupos (Anderson *et al.* 2008). Este análisis permite probar, para cualquier diseño de ANOVA, la respuesta simultánea de una o más variables entre uno o varios factores mediante la partición de la varianza (Anderson 2001, McArdel & Anderson 2001), creando un estadístico de distribución basado en permutaciones (Anderson & terBraak 2003). El resultado es una matriz triangular que muestra la distancia entre pares de muestras, lo cual permite evaluar la disimilitud entre factores y la distancia entre centroides de grupo (Kruskal & Wish 1978, Anderson 2001).

La medida utilizada para crear la matriz triangular fue la disimilitud del coeficiente cuantitativo asimétrico de Bray-Curtis (Legendre & Legendre 1998), utilizando el ajuste de Clark *et al.* (2006). Estos mismos autores, señalan las ventajas que ofrece este índice: es de fácil interpretación ya que las muestras toman valores de cero cuando son idénticas, por otro lado, muestra su disimilitud cuando las muestras no tienen especies en común; además, es asimétrico, ya que no incluye las coausencias en las muestras.

La matriz de disimilitud se representó gráficamente en un análisis de ordenación multidimensional no métrico (NMDS). Este tipo de ordenación permite visualizar el patrón de dispersión de disimilitud entre muestras y ajustar las variables de temperatura y humedad relativa con la función *envfit* del paquete de cómputo para el lenguaje R (Development Core Team 2012), *vegan* (Oksanen *et al.* 2012). Dicha función relaciona los vectores (temperatura y humedad) con la ordenación resultante del NMDS. De forma adicional, la contribución de cada familia a la disimilitud en la composición de especies entre periodos climáticos, se evaluó mediante la cuantificación del número de especies exclusivas de cada periodo y número de especies compartidas.

## RESULTADOS

**Peridos climáticos.** El análisis de los datos de temperatura y humedad relativa permitió distinguir tres periodos climáticos: a) Cálido-Seco (CS): de marzo a julio, con un promedio de temperatura de  $27.11^{\circ}\text{C} \pm 2.01$  DE, con un intervalo de  $23.66$  a  $28.94^{\circ}\text{C}$  y de humedad relativa promedio de  $65.99\% \pm 2.81$  DE, con un intervalo de  $59.96$  a  $73.55\%$ ; b) Cálido-Húmedo (CH): de agosto a octubre, con un promedio de temperatura de  $26.34^{\circ}\text{C} \pm 0.27$  DE, con un intervalo de  $26.03$  a  $26.51^{\circ}\text{C}$  y humedad relativa promedio de  $80.63\% \pm 1.72$  DE, con un intervalo de  $79.13$  a  $82.50\%$  y c) Frío-Húmedo (FH): de noviembre a febrero con un promedio de temperatura de  $21.82^{\circ}\text{C} \pm 0.73$  DE, con un intervalo de  $20.92$  a  $22.53^{\circ}\text{C}$  y una humedad relativa promedio de  $80.19\% \pm 7.22$  DE, con un intervalo de  $72.00$  a  $86.44\%$  (Fig. 2). El mes de febrero y julio se clasifican en épocas diferentes a pesar de presentar valores similares de humedad debido a la temperatura, la cual es mayor en julio.



**Figura 2.** Promedio mensual e intervalo de confianza (95%) de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%) para cada periodo climático, para la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic. Donde: CS=cálido-seco, CH=cálidos-húmedo y FH=frio húmedo.

**Eficiencia de muestreo.** Se capturaron 11,956 individuos, de 546 especies y 17 familias. Sin embargo, sólo las familias que presentaron más de 10 especies en total, fueron consideradas para este trabajo. Por lo anterior, el número total de especies analizadas es de 322 distribuidas en 7 familias.

La eficiencia de muestreo refleja el nivel de representatividad del número de especies por familia, siendo: Noctuidae, Crambidae y Geometridae, las que presentaron, en total, el mayor número de especies y una eficiencia de muestreo mayor a 80%, por lo que fueron consideradas las mejores representadas en el muestreo. A nivel familiar, en cada periodo climático se observó que: Noctuidae, Geometridae, Sphingidae y Saturniidae, presentaron el mayor número de individuos y especies en el período CS y el menor en el período FH. La familia Noctuidae mostró el mayor número de especies y especies exclusivas en cada periodo, destacando su aportación con poco más del 40% para el periodo de CS. Las familias Arctiidae y Notodontidae, son las únicas que registraron un aumento en el número de especies y especies exclusivas del período CH al FH. La familia Crambidae fue la única que presentó la mayor riqueza de especies en el período CH (Cuadro 1).

A lo largo del estudio se registraron: 200 especies (62.3%) con menos de 10 individuos; 81 especies (25.2%) con una abundancia entre 11 y 50 individuos; 17 especies (5.3%) presentaron registros entre 51 y 100 individuos y; 24 especies (7.5%) tuvieron más de 100 individuos. Las especies con mayor abundancia total fueron: *Diphthera festiva* (317 individuos), *Hypsoropha adeona* (561 individuos), *Toxonphrucha diffundens* (422 individuos), *Eacles imperialis quintanensis* (385 individuos). A nivel de géneros, los más abundantes fueron: *Epidromia* sp. (1,533 individuos), *Iridopsis* sp. (602 individuos) y *Psara* sp. (714 individuos) (Cuadro 2).

**Recambio temporal en la composición de especies de la comunidad.** Se observaron diferencias en la composición de especies de lepidópteros nocturnos entre los tres periodos climáticos ( $n=12$ ,  $F=2.467$ ,  $gl=9$ ,  $p=0.0059$ ). El promedio de disimilitud para cada período climático fue: a) CS  $63.66\% \pm 9.90$  DE, con un intervalo de 46.88 a 71.04 %; b) CH  $57.91\% \pm 3.68$  DE, con un intervalo de 53.84 a 61.01 % y c) FH  $43.96\% \pm 2.49$  DE, con un intervalo de 40.35 a 46.05 %.

En el análisis de ordenación NMDS (Fig. 3) se muestra la disimilitud en la composición de especies de la comunidad de lepidópteros nocturnos entre periodos climáticos, con relación a los vectores de temperatura y humedad relativa. El valor de disimilitud entre centroides de los tres periodos fue: CS vs. FH=92.27%, CS vs. CH=90.64% y FH vs. CH=81.31%. El período CS presenta mayor disimilitud en comparación con los períodos CH y FH, que se relacionan de forma significativa con el aumento de temperatura y disminución de la humedad relativa ( $r^2=0.96$ ,  $p=0.001$ ). Por el contrario, el período FH presenta menor disimilitud que CH, la cual se relacio-

**Cuadro 1.** Riqueza de especies y número de individuos por familia de lepidópteros nocturnos en cada periodo climático. Donde: EM(%)=porcentaje de eficiencia en el muestreo, CS=cálido-seco, CH=cálido-húmedo y FH=frio húmedo.

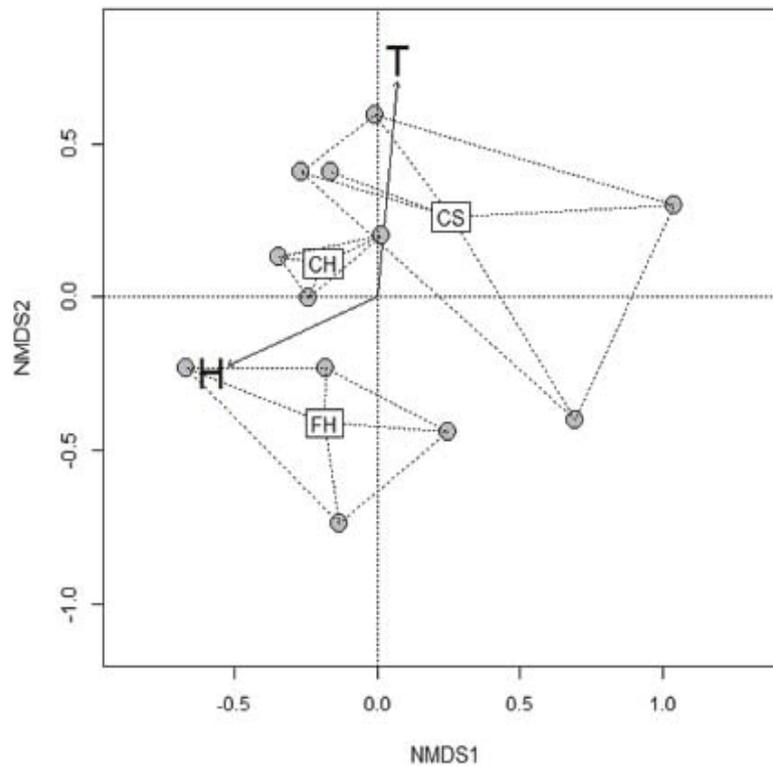
Familia	Número total de especies	EM(%)	Número de especies compartidas entre periodos climáticos	Período climático	Número de especies en cada periodo climático	Número de especies exclusivas	Número de individuos
Noctuidae	131	99	70	CS	90	32	4876
				CH	78	18	914
				FH	62	11	185
Crambidae	47	98	27	CS	28	7	849
				CH	34	9	265
				FH	28	4	98
Geometridae	43	86	31	CS	37	7	1389
				CH	29	2	340
				FH	25	3	118
Notodontidae	34	73	17	CS	18	11	309
				CH	15	2	44
				FH	18	4	65
Sphingidae	30	75	14	CS	20	10	328
				CH	17	5	292
				FH	12	2	37
Arctiidae	27	71	13	CS	17	7	103
				CH	11	1	136
				FH	18	5	124
Saturniidae	10	79	5	CS	7	3	529
				CH	5	0	34
				FH	6	2	15

**Cuadro 2.** Especies de lepidópteros nocturnos con mayor abundancia total. Donde: CS=cálido-seco, CH=cálido-húmedo y FH=frio húmedo.

Familia	Especies	CS	CH	FH	Total
Noctuidae	<i>Anticarsia gemmatalis</i> (Hübner 1818)	119	54	27	200
	<i>Ascalapha odorata</i> (Linnaeus 1758)	117	2	3	122
	<i>Baniana veluticollis</i> (Hampson 1898)	119	5	1	125
	<i>Coenipeta bibitrix</i> (Hübner 1823)	96	6	0	102
	<i>Diphthera festiva</i> (Fabricius 1775)	8	284	25	317
	<i>Drasteria pallescens</i> (Grote & Robinson 1866)	79	19	9	107
	<i>Epidromia</i> sp. (Guenée 1852)	1490	36	7	1533
	<i>Hypsoropha adeona</i> (Druce 1889)	561	0	0	561
	<i>Melipotis jucunda</i> (Hübner 1818)	161	3	2	166
	<i>Melipotis perpendicularis</i> (Guenée 1852)	112	0	0	112
	<i>Mocis latipes</i> (Guenée 1852)	3	110	4	117
	<i>Obrima cymbae</i> (Pogue 1998)	181	0	0	181
	<i>Obrima pyraloides</i> (Walker 1865)	113	0	1	114
	<i>Toxonprucha diffundens</i> (Walker 1858)	422	0	0	422
Crambidae	<i>Psara</i> sp. (Snellen 1875)	683	26	5	714
Geometridae	<i>Holochroa ochra</i> (Rindge 1970)	285	0	1	286
	<i>Iridopsis</i> sp. (Warren 1894)	567	31	4	602
	<i>Macaria</i> sp. (Curtis 1826)	144	21	2	167
	<i>Thyrinteima arnobia</i> (Stoll 1782)	14	67	33	114
Sphingidae	<i>Cautethia yucatanana</i> (Clark 1919)	225	12	2	239
	<i>Manduca</i> sp. (Hübner 1807)	20	227	1	248
Arctiidae	<i>Hypercompe caudata</i> (Walker 1855)	47	84	23	154
Saturniidae	<i>Eacles imperialis quintanensis</i> (Lemaire 1971)	385	0	0	385
	<i>Ptiloscota wellingi</i> (Lemaire 1971)	117	18	6	141

na de forma significativa con el aumento de la humedad relativa y disminución de la temperatura ( $r^2=0.93$ ,  $p=0.001$ ).

Del total de especies observadas, las especies exclusivas representaron el 45% (145 especies). De esta proporción, la contribución por periodo climático fue: CS 53.10 % (77 especies), CH 25.51% (37 especies) y FH 21.37 % (31 especies); la proporción de especies compartidas entre dos o más periodos fue del 55.28% (177 especies).



**Figura 3.** Ordenación NMDS donde se muestra la disimilitud en la composición de especies de la comunidad de lepidópteros nocturnos entre periodos climáticos, con relación a la temperatura=T y humedad relativa=H. Donde: CS=cálido-seco, CH=cálidos-húmedo y FH=frío húmedo.

### DISCUSIÓN

En una zona tropical de selva caducifolia, como la RBKK, las variaciones temporales de temperatura y humedad relativa, entre periodos climáticos, son buenos predictores del recambio en la composición de especies de mariposas nocturnas. Los resultados obtenidos apoyan a Axmacher & Fiedler (2008), quienes sugieren que en zonas tropicales, los cambios de temperatura y humedad condicionan la diversidad local y el recambio de especies de mariposas nocturnas. Estos factores crean condiciones térmicas que influyen en la capacidad de respuesta ecofisiológica de las especies como la capacidad de vuelo y la tasa de crecimiento (Virtanen y Neuvonen 1999, Kitching *et al.* 2000). Estas características reflejan la heterogeneidad del ambiente, lo cual apoya dos de la hipótesis planteadas por Hubbell (2001) y Legendre *et al.* (2005) para explicar el cambio en la composición de especies.

En este estudio se observaron tres periodos climáticos basados en las variaciones de temperatura y humedad relativa, los cuales coinciden con los reportados por Capurro (2002) para la Península de Yucatán. En el período CS se registró la mayor

temperatura y la menor humedad relativa, y es cuando se registró la mayor riqueza de especies y abundancia, con un aumento del número de especies exclusivas, lo que se ve reflejado en el aumento en la disimilitud. Por el contrario, en el periodo FH se registró la menor temperatura y la mayor humedad relativa, y es cuando se observa una disminución en la disimilitud.

El patrón de disimilitud temporal ocurre por sustitución de especies entre los periodos climáticos, influenciado por especies que fueron registradas únicamente en el periodo CS y, que presentaron las mayores abundancias, como: *Eacles imperialis quintanensi*, *Toxonprucha diffundens*, *Hypsoropha adeona*, *Melipotis perpendiculari*, *Obrima cymbae*.

Sin embargo, las diferencias en la disimilitud entre los tres periodos climáticos no sólo se deben al efecto directo de las variaciones climáticas, sino, también al efecto de la temperatura y humedad sobre la vegetación (Axmacher *et al.* 2009). Para la selva caducifolia, la temperatura y la humedad son factores que determina la distribución y diversidad de la vegetación (Rzedowski 2006). Los cambios en la vegetación son predictores de la diversidad de mariposas nocturnas (Beck *et al.* 2002); la disponibilidad de plantas hospederas y de recursos alimenticios, también influye en el recambio de especies (Gunnar *et al.* 2003, Fuentes-Montemayor *et al.* 2012).

Al analizar el patrón temporal en la composición de especies, especies exclusivas, especies compartidas y número de individuos, por familia, se observó que la Noctuidae es la mejor representada en la zona de estudio. Este resultado era de esperarse ya que es una de las más diversas del Neotrópico (New 2004). Para los noctuidos, la temperatura elevada es un factor determinante para el aumento en su diversidad y abundancia (Zahoor *et al.* 2003, Choi 2008), condición registrada en el periodo CS. Asimismo, para algunas especies de la familia Sphingidae también se reporta el aumento de la riqueza en temperaturas superiores a los 26.5° C (León-Cortés 2000), tal como se observó para *Cautethia yucatanana*.

Otras familias como Crambidae y Geometridae, también bien representadas en zonas tropicales (Barlow & Woiwod 1989), registraron un porcentaje de eficiencia de muestreo mayor al 80%. Así, estas dos familias, junto con los noctuidos, se registraron a lo largo de todo el año. Sin embargo, a pesar de que pueden ser encontradas en los tres periodos climáticos, también muestran una marcada temporalidad, influyendo fuertemente en el recambio temporal de la comunidad. El registro de familias con eficiencias de muestreo entre el 71 y 79%, sugiere que es posible que en la RBKK hayan más especies de las que se registraron en este estudio y que un mayor recambio de especies se puede dar a una mayor escala, tal como los observaron Summerville *et al.* (2001).

Las especies exclusivas de cada periodo climático muestran una estrecha tolerancia a las variaciones climáticas en que pueden ocurrir, reflejando su estacionalidad. Este comportamiento se observó en las especies con mayor abundancia, principal-

mente en el periodo CS. Por el contrario, las especies compartidas entre dos o más períodos, presentan una mayor capacidad de tolerancia a dichas variaciones, permaneciendo de forma constante a lo largo del año y manteniendo una diversidad base en el sitio de estudio y que conforma la fauna que es más probable de encontrar en muestreos realizados en cualquiera de los tres periodos climáticos.

Considerando que por primera vez se hace un muestreo sistemático de este grupo en la región y por un periodo de muestreo de un año, y que el número de familias con menos de 10 especies es alto, se sugiere aumentar el esfuerzo de colecta para enriquecer el análisis del recambio temporal en la composición de especies de la comunidad, en función de las variaciones de temperatura y humedad relativa.

La RBKK forma parte de un agropaisaje y contribuye a la conservación de una gran cantidad de especies de lepidópteros nocturnos. Los resultados obtenidos en este trabajo pueden tener implicaciones para la conservación de la biodiversidad de mariposas nocturnas tropicales, ya que brindan información para construir una línea base enfocada en la detección de los efectos de las variaciones climáticas sobre la composición de especies y aportando una primera aproximación del comportamiento de la diversidad. En el caso particular de las mariposas nocturnas, el impacto del cambio climático sobre las poblaciones puede ser puesto en evidencia monitoreando el recambio temporal de la composición de especies de la comunidad y los gradientes ambientales de temperatura y la humedad relativa. Esta información, puede ser utilizada en el manejo y conservación de la biodiversidad, así como para la evaluación y aprovechamiento de los servicios ambientales por polinización de una gran variedad de plantas (de selva y de cultivo), que se lleva a cabo por lepidópteros nocturnos.

**AGRADECIMIENTOS.** El presente estudio forma parte de la tesis doctoral de Jorge Luis Montero Muñoz, la cual se realizó gracias a la beca doctoral del CONACYT no. 248216/213322. Agradecemos el apoyo de la fuente financiadora SEP-CONACYT Proyectos de Ciencia Básica 84127 (México). Se agradece a Blanca Prado Cuellar y Estela Domínguez Mucul de ECOSUR, por su contribución en la identificación de los especímenes; a Juan Manuel Dupuy Rada del CICY por su contribución con los datos climáticos y a James Callaghan de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic por su ayuda en la logística del trabajo de campo.

#### LITERATURA CITADA

- Alder, P.B. & Lauenroth, W.K. 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6: 749-756.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32-46.
- Anderson M. J. & terBraak, C. J. F. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 73:85-113.
- Anderson, M. J., Gorley, R. N. & Clarke, K. R. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods*. PRIMER-E. Plymouth, UK.

- Anderson, M. J., Crits, T. O., Chase, J. M., Velled, M., Inoué, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J., Stegen, J. C. & Swenson, N. G. 2010. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14:19-28.
- Aslam, M. 2009. Diversity, species richness and evenness of moth fauna of Peshawar. *Pakistan Entomology*, 2: 99-102.
- Axmacher, J.C. & Fiedler, K. 2008. Habitat type modifies geometry of elevational diversity gradients in geometrid moths (Lepidoptera Geometridae) on Mt Kilimanjaro, Tanzania. *Tropical Zoology*, 21:243-251.
- Axmacher, J.C., Brehm, G., Hemp, A., Tunte, H., Lyaruu, H. V. M., Muller-Hohenstein, K. & Fiedler, K. 2009. Determinants of diversity in afro-tropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factor *Journal of Biogeography*, 36: 337-349.
- Balcázar, L. M. A. & Beutelspacher, C. R. B. 2000. Saturniidae (Lepidoptera), pp. 501-513. In: Llorente Bousquets, J., González Soriano, E. & Papaveri, N. (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*. Volumen II. Facultad de Ciencias, UNAM, CONABIO y BAYER, México.
- Barcode of Life Systems. 2012. International Barcode of Life. en. [www.barcodinglife.com](http://www.barcodinglife.com)
- Barnes, M. 2002. Moths of Belize. en [www.mbarne.force9.co.uk/belizemoths/belizehome.htm](http://www.mbarne.force9.co.uk/belizemoths/belizehome.htm)
- Barlow, H. S. & Woiwod, I. P. 1989. Moth diversity of a tropical forest in peninsular Malaysia. *Journal Tropical Ecology*, 5: 37-50.
- Beck, J., Schulze, C. H., Linsenmair, K. E. & Fieldler, K. 2002. From forest to farmland: diversity and community structure of geometridae moths along two habitat gradients on Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 17:33-51.
- Beck, J. & Chey, V. K. 2007. Beta-diversity of geometrid moths from northern Borneo: effects of habitat, time and space. *Journal of Animal Ecology*, 76: 230-237.
- Beck, J. & Chey, V. K. 2008. Explaining the elevational diversity pattern of geometrid moths from Borneo: a test of five hypotheses. *Journal of Biogeography*, 35: 1452-1462.
- Beck, J., Holloway, J. D., Chey, V. K. & Kitching, I. J. 2012. Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist*, 180: 64-74.
- Burnham, K. P. & Overton, W. S. 1979. Robust estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60: 927-936.
- Capurro, L. 2002. A large coastal ecosystem: the Yucatan Peninsula. *Advances and Perspectives (Spanish)*. 22:69-75.
- Carter, D. 1992. *Manuales de Identificación. Mariposas diurnas y nocturnas*. Ediciones Omega, España.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J. & Chapman, M. G. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.
- Covell, C. V. Jr. 2005. *A Field Guide to Moths of Eastern North America*. Virginia Museum of Natural History & Smithsonian Institution. 12a Edición, USA.
- Choi, S.W. 2008. Effects of weather factors on the abundance and diversity of moths in a temperate deciduous mixed forest of Korea. *Zoological Science*, 25: 53-58.
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. In: Hawksworth, D. L. (Ed.). *Biodiversity: measurement and estimation*. Chapman and Hall. London.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application. <http://purl.oclc.org/estimates>

- Flores, J. S. & Espejel, C. I. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense*. Vol 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J. M. & Park, K. J. 2012. Factors influencing moth assemblages in woodland fragments on farmland: implications for woodland management and creation schemes. *Biological Conservation*, 153: 265-275.
- González-Valdivia, N. A., Arriaga-Weiss, S. L., Ochoa-Gaona, S., Ferguson, B. F., Kampicler, C. & Pozo, C. 2012. Ensamble de aves diurnas a través de un gradiente de perturbación en un paisaje en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 28: 237-269.
- Gómez y Gómez, B. 1995. *La familia Geometridae (Insecta: Lepidoptera) en Rancho Nuevo, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes del estado de Chiapas, México.
- Gunnar, B., Homeier, J. & Fiedler, K. 2003. Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9: 351-366.
- Hortal, J. & Lobo, J. M. 2005. An ED-based protocol for the optimal sampling of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 14: 2913-2947.
- Hubbell, S. J. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- iBOL. 2009. International Barcode of Life. En [www.lepbarcoding.org](http://www.lepbarcoding.org)
- Janzen, D. H. & Hallwachs, W. 2009. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservación Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica (nn-SRNP-nnnnn voucher codes). <http://janzen.sas.upenn.edu>
- Kitching, R. L., Orr, A. G., Thalib, L., Mitchell, H., Hopkos, M. S. & Graham, A.W. 2000. Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. *Journal of Applied Ecology*, 37: 284-297.
- Kruskal J.B. & Wish, M. 1978. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Ecological resemblance. *Developments in Environmental Modelling*, 20: 247-302.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, R. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75: 435-450.
- Legendre, P. 2007. Study beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 1: 3-8.
- León-Cortés, J. L., Soberón-Mainero, J. & Llorente Bousquets, J. 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diversity and Distribution*, 4: 37-44.
- León-Cortés, J. L. 2000. Sphingoidea (Lepidoptera). pp. 483-500. In: Llorente-Bousquets, J., González-Soriano, E. & Papavero, N. (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol II. UNAM, México, D.F.
- McArdle, B. H. & Anderson, M. J. 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82: 290-297.
- Michán, L., Llorente-Bousquets, J., Luis-Martínez, A. & Castro, D. J. 2005. Breve historia de la taxonomía de lepidoptera en México durante el siglo XX. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 29: 101-132.
- Mississippi Entomological Museum. 2006. Monograph-type Plates-Moth Identification Series. Mississippi State University. <http://mothphotographersgroup.msstate.edu/Plates.shtml>
- Moreno, C. E. & Halffter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
- Nekola, J.C. & White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867-878.

- New, T. R. 2004. Moths (Insecta: Lepidoptera) and conservation: background and perspective. *Journal of Insect Conservation*, 8: 79-94.
- Ober, H. K. & Hayes, J. P. 2010. Determinants of nocturnal Lepidopteran diversity and community structure in a conifer-dominated forest. *Biodiversity and Conservation*, 19: 761-774.
- Oksanen, J. & Tonteri, T. 1995. Rate of Compositional turnover along gradients and total gradient length. *Journal of Vegetation Science*, 6: 815-824.
- Oksanen, J. O., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. & Wagner, H. 2012. *Vegan: idem Community ecology package*. R. Package Versión 2.15.1, <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Opler, A. & Powell, J. A. 2009. *Moths of Western North America*. University of California, USA.
- Pescador-Rubio, A. 1994. *Manual de identificación para las mariposas de la familia Sphingidae (Lepidoptera) de la estación de biología "Chamela", Jalisco, México*. Cuadernos del Instituto de Biología 22, México.
- Piñas, F. R., Rab-Green, S., Onore, G. & Manzano, I. P. 2000. *Mariposas del Ecuador. Familia: Arctiidae. Subfamilias: Arctiinae & Pericopinae*. Vol. 20. Museo de Zoología Centro de Biodiversidad y ambiente, departamento de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Ecuador.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1º edición. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Roy, D. B., Rothery, P., Moss, D., Pollard, E. & Thomas, J. A. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future of climate change. *Journal Animal Ecology*, 70: 201-217.
- Soberón, J. & Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Summerville, K. S., Metzler, E. H. & Crist, T. O. 2001. Diversity of Lepidoptera in Ohio Forests at Local and Regional Scales - How Heterogeneous is the Fauna? *Annals of the Entomological Society of America*, 94: 583-591.
- Summerville, K. S. & Crist, T. O. 2005. Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in abeech-maple forest. *Biodiversity and Conservation*, 14: 3393-3406.
- Summerville, K. S. & Crist, T. O. 2008. Structure and conservation of Lepidopteran communities in managed forests of northeastern North America: a review. *Canadian Entomology*, 140: 475-494.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover?. *Journal of Vegetation Science*, 12: 545-552.
- Virtanen, T. & Neuvonen, S. 1999. Climate change and macrolepidoptera biodiversity in Finland. *Chemosphere: Global Change Science*, 1: 439-448.
- Walsh, B. 2011. The Moths of Southeastern Arizona. [nitro.biosci.arizona.edu/zeeb/butterflies/mothlist.html](http://nitro.biosci.arizona.edu/zeeb/butterflies/mothlist.html).
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 1-18.
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D. & Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 446-453.
- Zahoor, M. K., Suhail, A., Iqbal, J., Zulfaqar, Z. & Anwar, M. 2003. Biodiversity of Noctuidae (Lepidoptera) in agro-forest area of Faisalabad. *International Journal of Agricultura & Biology*, 4: 560-563.

**CAPÍTULO II: APLICACIÓN DEL ANÁLISIS ESPECTRAL PARA EL ESTUDIO  
DEL RECAMBIO TEMPORAL DE ESPECIES**

Montero et al. Recambio temporal de especies

## **Aplicación del análisis espectral para el estudio del recambio temporal de especies**

### **Applying spectral analysis to study the temporal of species turnover**

Jorge L. Montero-Muñoz<sup>1\*</sup>, Carmen Pozo<sup>1</sup>, & M. Fernanda Cepeda-González<sup>2</sup>

<sup>1</sup>El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Chetumal Quintana Roo, Mexico;

cpozo@ecosur.mx; <sup>2</sup>Capacitación y Asesorías Ambientales, Yucatán, México;

stardust.cepeda@gmail.com, \*Autor de correspondencia lostrinosdeldiablo@gmail.com

**Resumen.** El objetivo principal de este trabajo es identificar la frecuencia y magnitud de la máxima variación del recambio de especies. Para lo cual se utilizó como caso de estudio una comunidad de especies de lepidópteros nocturnos muestreada de forma sistemática en el tiempo. El recambio de especies se expresa mediante un coeficiente de disimilitud, al que se le aplica el análisis de densidad espectral de varianza basado en la serie de Fourier. Se estimó que la frecuencia de máxima variación del recambio de especies de mariposas nocturnas fue de 0.08 ciclos mes<sup>-1</sup> y mostró una correlación temporal con la máxima variación de la temperatura ( $r=0.95$ ,  $p < 0.001$ ). Esta frecuencia sugiere que el cambio mayor en la composición de especies es un evento que ocurre en un ciclo de 12 meses, influenciado por las variaciones de temperatura. La variación temporal de temperatura es un buen predictor del recambio de especies de lepidópteros nocturnos. Conocer la frecuencia del recambio de especie permite actualizar el conocimiento de los patrones de variación temporal de las comunidades.

**Palabras clave:** frecuencia, magnitud, periodo, gradiente, temperatura, mariposas nocturnas.

**Abstract.** The main objective of this work is to identify the frequency and magnitude of the maximum variation of species turnover. The species turnover is expressed as a coefficient of dissimilarity, which is applied to the spectral analysis of variance based on the spectral

analysis. It was estimated that the maximum frequency variation of species turnover of moths was 0.08 cycles moth<sup>-1</sup> and showed a temporal correlation with maximum temperature variation ( $r=0.95$ ,  $p<0.001$ ). This frequency suggests that the greatest change in species composition is an event that occurs in a cycles of 12 months influenced by temperature variations. The temporal variation of temperature is a good predictor of moth's species turnover. Knowing the frequency of species turnover to update the knowledge of temporal patterns of communities.

Key words: frequency, magnitude, period, gradient, temperature, moths.

### ***Introducción***

La diversidad es una variable que cambia a diferentes escalas espaciales y temporales, como resultado del efecto de procesos ecológicos, evolutivos y biogeográficos (Ricklefs, 1987; 2000). Estos procesos generan una variación en la composición de especies, la cual puede ser interpretada en términos de un recambio de especies a lo largo de un gradiente (Legendre et al., 2005). El recambio mide el cambio direccional en la identidad de las especies, biomasa y cobertura en función de un gradiente de tipo a) espacial, b) ambiental o c) temporal (Anderson et al., 2010). El cambio direccional implica la acción de fuerzas internas y externas que modifican la respuesta de las especies (Kampichler y van der Jeugd, 2013).

Se han planteado diferentes hipótesis para explicar la variación del recambio de especies, desde el plano espacial y temporal, entre ellas: la heterogeneidad ambiental, la capacidad de respuesta de las especies a los cambios ambientales, regímenes de disturbio, competencia y procesos neutrales y estocásticos de dispersión de las especies (Harrison et al., 1992; Hubbell, 2001; Koleff y Gaston, 2002; Veech y Crist, 2010). Retomando las ideas de Vellend (2001), Anderson et al.(2010) hacen un aporte metodológico importante al estudio de los gradientes y el recambio de especies, al plantear que el recambio "*turnover*" implica el cambio direccional en la estructura de una comunidad como resultado de lo que observamos

en función del efecto de un gradiente físico, ambiental o temporal. Esta idea retoma el principio de Oksanen y Tonteri (1995), donde se expone que los gradientes, que cambian en tiempo y espacio, modelan la respuesta de las especies.

Los gradientes espaciales y ambientales han sido los más estudiados en comparación con el gradiente de tiempo, para describir el recambio de especies (Rosenzweig, 1995; Austin, 2002; Magurran, 2007; Diez y Pulliam, 2007; Green y Plotkin, 2007; Barton et al., 2013). Así, la escala de variabilidad temporal del recambio de especies ha sido mayormente ignorada, ofreciendo un panorama incompleto sobre la dinámica de la comunidad (Adler y Lauenronth, 2003; Magurran y Henderson, 2010). Algunos estudios abordan el tema de la variación temporal en la composición de especies, utilizando el tiempo de forma no direccional como una variable discreta de agrupación en meses, años e incluso temporalidad climática (Moreno y Halffter, 2001; Romanuk y Kolasa, 2001, Pozo et al., 2008; Swenson et al., 2012). La comparación entre estas unidades discretas de tiempo, aunque es útil, no permite cuantificar la frecuencia y la magnitud en que ocurre el cambio temporal en la composición de especies de una comunidad.

A pesar de que el comportamiento temporal de las especies en la comunidades es evidente, son pocos los estudios que se han enfocado en evaluar el efecto del tiempo de forma explícita en la variación temporal del recambio de especies (Collins et al., 2000; Kaitala et al., 2001; Magurran, 2007; Magurran y Henderson, 2010; Kampichler y van der Jeugd, 2013). Preston (1960) fue el primero en predecir el efecto del tiempo sobre el número de especies de una localidad a tres escalas: efectos del muestreo, cambios ecológicos como la sucesión y cambios evolutivos como la especiación. Estos efectos son el reflejo de las fluctuaciones temporales que se dan en las poblaciones de todas las comunidades ecológicas de manera natural (Collins et al., 2000), en relación con gradientes ambientales que influyen en la respuesta de las especies (Austin y Gaywood, 1994).

La respuesta de las especies a los gradientes ambientales, en el plano temporal, ocurre con una frecuencia, magnitud y dirección determinada; medir dicha frecuencia permite detectar y predecir el momento en que ocurre el máximo recambio de especies. Bajo este enfoque de estudio, el tiempo es considerado como un gradiente continuo, donde la intensidad del recambio es medido por unidad de tiempo (señal de cambio). Lo que indica qué tan intenso y frecuente ocurre el recambio de especies. En el ámbito del estudio del recambio de especies, el conocer la frecuencia en que se dan los cambios en la composición y abundancia de las especies, ofrece una mejor resolución del comportamiento temporal de la comunidad, como respuesta a múltiples factores ambientales como el cambio climático.

Este enfoque de serie de tiempo, puede ser abordado mediante el análisis espectral basado en la serie de Fourier (Platt y Denman, 1975). Entre las aplicaciones que se le ha dado en ecología a la serie de Fourier se pueden mencionar: el estudio de comunidades de plantas terrestres (Hill, 1973), la organización espacial del fitoplancton (Platt, 1978), la cuantificación de escalas ecológicas (Denny et al., 2004) y el estudio de la prevaencia de parásitos (Pech et al., 2010).

El objetivo principal de este trabajo es mostrar cómo identificar la frecuencia y magnitud de la máxima variación del recambio de especies, mediante la aplicación del análisis espectral de varianza basado en la Serie de Fourier. Se utiliza como caso de estudio una comunidad de especies de lepidópteros nocturnos (Montero et al., 2013). Este enfoque de análisis puede ser utilizado por manejadores de vida silvestre y ecólogos, para el diseño de programas de monitoreo con una frecuencia y amplitud de muestreo que permita optimizar recursos y detectar la escala de tiempo en la que ocurre el mayor incremento en el número de especies.

## **Materiales y métodos**

Se utilizó la base de datos de mariposas nocturnas y la de datos de temperatura media mensual de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic (RBKK) ubicada en el estado de Yucatán, México (20° 06' 10.8" N; 89° 33' 43.2" O) (Fig. 1). La base de datos de mariposas tiene información relativa a 12 meses de muestreo (de marzo de 2009 a febrero de 2010) en selva mediana caducifolia, utilizando luz blanca durante 4 días por mes (Montero et al., 2013). Los datos de la base de temperatura se obtuvieron de la estación meteorológica del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), ubicada en el sitio de estudio.

El recambio de especies fue expresado como  $\Delta y$  (Anderson et al., 2010) que denota el cambio en la composición de especies entre unidades de muestreo. Este recambio fue calculado mediante el método de “pairwise”, con valores de disimilitud de Bray-Curtis (Legendre y Legendre, 1998; Velled 2001).

La disimilitud estimada se relacionó con el periodo de muestreo para observar la estructura temporal de la serie mediante dos enfoques diferentes. En el primer caso, el mes representó una unidad discreta de tiempo, que agrupó las 4 sesiones de muestreo que se realizaron en cada mes, así la comparación se hace entre los doce meses de muestreo. La disimilitud se calculó entre meses y se representó gráficamente en un análisis de ordenación multidimensional no métrico (NMDS), utilizando el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2012) del lenguaje R (Development Core Team, 2012).

En el segundo caso, para la disimilitud y la temperatura se utilizó el tiempo como una variable continua. Por lo que se definió una serie de tiempo formada por las 48 observaciones (cuatro sesiones por 12 meses), que constituyen la longitud total del periodo (T), y fueron representadas gráficamente en periodogramas, utilizando la función *ts* (serie de tiempo) del lenguaje R propuesta en Cowpertwait y Metcalfe (2009).

Para extraer el patrón de variación del recambio de especies y de la temperatura observado en los periodogramas, se utilizó el análisis espectral,  $S(f)$  (Platt y Denman 1975).

El  $S(f)$  se define como una función continua que analiza la frecuencia ( $f=1/T$ ) de cambio de una variable (Legendre y Legendre, 1998). Este método descompone una señal ruidosa (sin un patrón evidente) en sus componentes de frecuencia (armónicos), y mide la fuerza de la señal que representa la tendencia temporal de la varianza (Platt y Denman, 1975). Esto le permite actuar como un “sintonizador” de la frecuencia de cambio que caracteriza a una variable. El resultado es un gráfico denominado espectrograma, que muestra en el eje de las ordenadas la varianza espectral expresada en unidades de varianza x frecuencia<sup>-1</sup> que equivale a un ciclo, y en el eje de las abscisas la frecuencia (ciclos mes<sup>-1</sup>). La frecuencia con mayor varianza espectral (pico espectral) representa la máxima señal de cambio de una variable a una frecuencia dada. Este análisis se realizó mediante la aplicación de la función *spectrum* (análisis de densidad espectral) del lenguaje R (Development Core Team, 2012) propuesta en (Cowpertwait y Metcalfe, 2009).

Para evaluar la relación causal entre la tendencia temporal de la disimilitud ( $\Delta y$ ) en relación con la temperatura, se midió la autocorrelación entre las frecuencias de máxima densidad espectral entre las dos series de tiempo. Esta correlación se midió utilizando el coeficiente de correlación cruzada (Olden y Neff, 2001), que mide la magnitud y tiempo de respuesta (*lag*) entre la variable dependiente ( $\Delta y$ ) en relación a las fluctuaciones de la variable independiente (temperatura). El *lag* con mayor correlación es interpretado como el punto de máxima relación. Este análisis se realizó mediante la aplicación de la función *acf* (función de autocorrelation) del lenguaje R (Development Core Team, 2012) propuesta en Cowpertwait y Metcalfe (2009).

## **Resultados**

En el primer enfoque, es decir utilizando el tiempo como variable discreta, el NMDS muestra que los meses forman una estructura de arco en el espacio de ordenación (Fig. 2). El mes de mayo y el mes de junio presentan la menor disimilitud (distancia) entre ellos, siendo

los mas similares en composición de especies, el mes de julio presenta mayor disimilitud con respecto a los meses de mayo a junio y agosto a octubre, lo que sugiere que en el mes de julio ocurre un cambio en la composición de especies. Los meses de agosto, septiembre y octubre presentan menor disimilitud entre ellos, pero mayor con respecto a los meses de mayo a julio. A partir del mes de noviembre y hasta los meses de marzo y abril, se incrementa la dispersión en el patrón de disimilitud, donde las distancias entre los meses son mayores que con respecto a los meses de mayo a septiembre.

Por otra parte, con el segundo enfoque, el patrón temporal del recambio de especies de las mariposas nocturnas y de la temperatura muestran una señal de variación irregular (no filtrada) (Fig. 3a y b), donde para ambas variables, los valores más altos coinciden entre el cuarto y sexto mes (junio-agosto). El recambio de especies (Fig. 3a) muestra un aumento en la disimilitud que inicia en el cuarto mes de muestreo (junio) donde se registra 80% de disimilitud aproximadamente, siendo este el mayor valor en toda la serie, los valores altos de disimilitud se mantiene hasta el sexto mes (agosto). A partir del cual se registra una disminución marcada en la disimilitud llegando al 20%, que luego se incrementa y se mantiene de forma irregular pero no sobrepasa el 60% de disimilitud.

La temperatura (Fig. 3b) muestra que el mayor valor se observa entre el cuarto y sexto mes de muestreo, donde se alcanzan hasta 30 °C. A partir del sexto mes (agosto), hay una disminución de la temperatura con valores de aproximadamente 20 °C en el décimo mes (diciembre), a partir de este mes la temperatura se incrementa pero mostrando un comportamiento irregular con valores que oscilan entre los 20 y los 25 °C, incluso se registró un valor puntual de 28 °C, el cual es un valor atípico mayor que la media anual reportada de 26 °C (Flores y Espejel 1994) para el doceavo mes (febrero) en el área de muestro.

Al aplicar el análisis espectral a la señal mostrada por el recambio de especies y la temperatura, se elimina el ruido y se obtiene la frecuencia espectral de máxima variación.

Donde los valores mas altos de densidad espectral (pico espectral) se registraron en frecuencias inferiores a  $0.1 \text{ ciclos mes}^{-1}$  ( $0.083 \text{ ciclos por } 12 \text{ meses} = 1 \text{ ciclo por año}$ ) (Fig. 4a y b). La tendencia mostrada sugiere que los valores consecutivos en las series son relativamente similares y presentan un cambio relativamente suave, lo que significa que los espectros son dominados por las bajas frecuencias de variación. La frecuencia encontrada corresponde a que en un ciclo de aproximadamente 12 meses ocurre el mayor recambio de especies y de temperatura.

La función de auto correlación muestra que las frecuencias de máxima variación espectral entre las dos series de tiempo se encuentran correlacionadas en el mismo periodo de tiempo ( $r=0.95$ ,  $p=0.0017$ ) en el *lag* cero, lo que significa que los cambios en la composición de especies responden de forma inmediata a los cambios de temperatura.

### **Discusión**

Los dos enfoques metodológicos aplicados en este estudio logran detectar la variación temporal en la composición de especies de mariposas nocturnas.

Encontrar una distribución que sigue un patrón de arco en el enfoque de ordenación donde se utiliza el tiempo como una variable discreta, sugiere que el cambio en la composición de especies ocurre por el efecto de un gradiente, como lo describen Gunnar et al. (2003) en un estudio del recambio de Geométridos en función de la altura en los Andes. En nuestro caso, el gradiente puede ser explicado por el efecto de los cambios de temperatura a lo largo del año, los cuales influyen en el recambio de especies. Los meses donde la disimilitud es menor entre ellos muestra una composición similar de especies (con 26% de especies compartidas) y algunas de ellas dominantes en la comunidad como son *Hypsoropha adeona*, *Melipotis perpendicularis*, *Baniana veluticollis*, *Cautethia yucatanana*, *Psara sp.*, *Epidromia sp.*, *Iridopsis sp.* y *Macaria sp.*, bajo las condiciones ambientales mostradas en estos meses. La dispersión observada entre los meses de noviembre a abril, es consecuencia de la

disimilitud ocasionada por la alta presencia de especies raras (25% presentes en uno de estos meses). A pesar de que se tiene una idea del efecto de un gradiente ambiental en este enfoque de análisis, no es posible determinar cuando ocurre el mayor recambio de especies, ni si éste se da por ganancia o pérdida de especies entre meses, ya que solo es una medida de qué tan distinta es la composición de especies entre ellos. Como tal, esta información no da orientación que permita diseñar un programa de monitoreo que optimice los recursos económicos y humanos, debido a que no da información sobre la periodicidad en la que se deben realizar evaluaciones de la biodiversidad para detectar cambios en el patrón esperado.

En el enfoque por medio del análisis espectral, se pueden filtrar las señales irregulares exhibidas en los periodogramas y conocer la frecuencia y la magnitud de máxima variación (densidad espectral) de la serie de tiempo. En el caso mostrado en este estudio, se observa claramente como se eliminó el “ruido” o puntos del periodograma que no permiten detectar el ciclo de los cambios. El espectograma obtenido para el recambio de especies permitió reconocer que el ciclo de mayor recambio de especies de la comunidad de mariposas nocturnas en la RBKK se da en un periodo anual. Así mismo, el espectograma de la temperatura muestra un pico espectral que denota que la máxima variación exhibida ocurre en una baja frecuencia y periodicidad, además de indicar que la variación ocurre un ciclo anual.

El uso del análisis espectral para *sintonizar* la máxima frecuencia de variación temporal del recambio de especies puede ser de gran ayuda en estudios biológicos con enfoque temporal, para visualizar el patrón de comportamiento de la variable de interés. Sin embargo, ver este patrón desde los datos crudos es difícil, debido a la cantidad de ruido (variabilidad) que impide *sintonizar* la frecuencia que describe el comportamiento de una variable. Descifrar esta señal ruidosa significa, descubrir los componentes de frecuencia (espectros) que caracteriza el comportamiento temporal del recambio de la comunidad.

Esta situación es análoga a tratar de escuchar la radio sin sintonizar una estación en particular, por lo que sólo se escucharía el ruido producido por la estática. En analogía, para una variable biológica como el recambio de especies, sucede lo mismo que con la señal de radio. Para representar el comportamiento temporal del recambio de especies es necesario *sintonizar* correctamente la señal que representa su frecuencia, cambio y magnitud de variación, que es básicamente lo que el análisis de densidad espectral mide. Cowpertwait y Metcalfe (2009) recomiendan el análisis de densidad espectral de varianza para detectar señales de la composición de especies que son corrompidas por el ruido, para conocer la frecuencia que describe el periodo de mayor variación en la composición de especies como respuesta a un gradiente temporal.

El valor de correlación mostrado por el análisis de correlación cruzada entre los dos espectogramas y el *lag* presentado indican una fuerte señal de cambio direccional en el recambio de especies, el cual es directamente afectado por el cambio de temperatura. En términos del análisis de densidad espectral, significa que la señal encontrada para el recambio de especies no es ruido blanco (mezcla de frecuencias), el cual asume que los valores de la serie no tienen estructura temporal (Kampichler y van der Jeugd 2013).

La temperatura y humedad son de los factores climáticos que influyen en la composición de especies de mariposas nocturnas tanto en zonas templadas como tropicales (Gunnar et al., 2003; Beck y Chey, 2008; Janzen y Hallwachs, 2009; Beck et al., 2012). En las zonas tropicales los cambios de temperatura condicionan la diversidad local y el recambio de especies de mariposas nocturnas (Axmacher y Fiedler, 2008).

En este estudio, enfocado particularmente en la temperatura, las bajas frecuencias espectrales en que se correlacionan ésta variable y el recambio de especies describe, a nivel ecológico, eventos que presentan una duración de entre seis meses a un año (Halley, 1996; Halley y Inchausti, 2004), lo cual coincide con lo encontrado por Montero et al. (2013).

Estos resultados muestran que la inclusión del tiempo como una variable continua, contribuye a la identificación de la magnitud y dirección del recambio temporal de especies. Por lo que se propone el uso del análisis de densidad de varianza basado en la serie de Fourier como una técnica de análisis adecuada para cuantificar la variabilidad temporal del recambio de especies.

Conocer la frecuencia y el periodo con la que cambia una variable permite describir y predecir su comportamiento en el tiempo. En el ámbito del estudio de la estructura de la comunidad, conocer la frecuencia en que se dan cambios en la composición y abundancia de la especies, permite tener una mejor resolución temporal del comportamiento de la comunidad, y poder predecir cambios como respuesta a múltiples factores ambientales, como el cambio climático. Tener este conocimiento, permite planear mejor las sesiones de muestreo, optimizando tiempo y recursos económicos, ya que se detectan cambios no esperados (empíricamente) en los patrones temporales en la estructura de la comunidad. Esto ayuda a actualizar los patrones de variación temporal de las comunidades y su respuesta a las variaciones ambientales, lo cual es un tema esencial en el monitoreo para la conservación de la biodiversidad.

Para estudiar la frecuencia y magnitud de variación temporal del recambio de especies es necesario tener un diseño temporalmente explícito, donde la amplitud y frecuencia de muestreo permitan capturar la periodicidad de la variable de interés en estudio. Sin embargo, el método de análisis espectral de varianza tiene como limitantes: el muestreo debe de ser equidistante en el tiempo y series distribuidas normalmente.

Para el estudio del recambio de especies de mariposas nocturnas, aquí se recomienda seguir la metodología antes propuesta como una guía de análisis en protocolos de muestreo temporalmente explícitos, para describir y monitorear la frecuencia de variación de la diversidad temporal. Se sugiere que, como complemento en los estudios de diversidad, se

considere monitorear el recambio temporal, no sólo considerando la presencia, sino, también la abundancia ya que permite tener una visión dinámica de la biodiversidad y adoptar estrategias para evaluar la respuesta temporal de las especies en relación a los gradientes espaciales y temporales.

### **Agradecimientos**

El presente estudio forma parte de la tesis doctoral de Jorge Luis Montero Muñoz, con apoyo de beca doctoral del CONACYT no. 248216/213322. Agradecemos el financiamiento SEP-CONACYT Proyectos de Ciencia Básica, Proyecto # 84127 (México).

### **Literatura citada**

Adler, P.B. y W.K. Lauenroth. 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* 6:749-756.

Anderson, M.J., T.O. Crits, J.M. Chase, M. Velled, B.D. Inoue, A.L. Freestone, N.J. Sanders, H.V. Cornell, L.S. Comita, K.F. Davies, S.P. Harrison, N.J. Kraft, J.C. Stegen, y N. G. Swenson. 2010. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.

Austin, M.P. y M.J. Gaywood. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of vegetation Science* 5:473-482.

Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101-118.

Axmacher, J.C. y K. Fiedler. 2008. Habitat type modifies geometry of elevational diversity gradients in geometrid moths (Lepidoptera Geometridae) on Mt Kilimanjaro, Tanzania. *Tropical Zoology* 21: 243-251.

Barton, P.S., S.A. Cunningham, A.D. Manning, H. Gibb, D.B. Lindenmayer y R.K. Didham. 2013. The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 22: 639-647.

Beck, J. y V.K. Chey. 2008. Explaining the elevation diversity pattern of geometrid moths from Borneo: a test of five hypotheses. *Journal of Biogeography* 35:1452-1462.

Beck, J, J.D. Holloway, V.K. Chey y I.J. Kitching. 2012. Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist* 180:64-74.

Collins, S.L., F. Micheli y L. Hartt. 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91: 285-293.

Cowpertwait, P.S. y A.V. Metcalfe. 2009. *Introduction time series with R*. Springer, New York. 254p.

Denny, M.W., B. Helmuth, G.H. Leonard, C.D. G. Harley, L.J.H. Hunt y E.K. Nelson. 2004. Quantifying scale in ecology: Lessons from a wave-swept shore. *Ecological Monographs* 73: 513-532.

Diez, J.M. y H.P. Pulliam. 2007. Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology* 88: 3144-3152.

Flores, J.S. & C.I. Espejel. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense*. Vol 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.

Green, J.L. y J.B. Plotkin. 2007. A statistical theory for sampling species abundance. *Ecology Letters* 10: 1037-1045.

Gunnar. B., J. Homeier y K. Fiedler. 2003. Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions* 9: 351-366.

Halley, J. M. 1996. Ecology, evolution and 1/f-noise. *Tree* 11: 33-37.

Halley, J. M. y P. Inchausti. 2004. The increasing importance of 1/f-noise as model of ecological variability. *Fluctuation and Noise Letters* 4: 2. 1-26.

Harrison, S., S.J. Ross y J.H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal Animal Ecology* 61: 151-158.

Hill, M.O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal Ecology* 61: 225-235.

Hubbell, S.J. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 448p.

Janzen, D.H. y W. Hallwachs. 2009. Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservación Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica (nn-SRNP-nnnnn voucher codes).  
<http://janzen.sas.upenn.edu>

Kaitala, V., S. Alaja y E. Ranta. 2001. Temporal self-similarity created by spatial individual-based population dynamics. *Oikos* 94: 273-278.

Kampichler, C. y H.P van der Jeugd. 2013. Determining patterns of variability in ecological communities: time lag analysis revisited. *Environmental Ecological Statistic* 20:271-284.

Koleff, P y K. Gaston. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology & Biogeography* 11:363-375.

Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.

Legendre, P., D. Borcard y R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.

Magurran, A.E. 2007. Species Abundance distributions over time. *Ecology Letters* 10:347-354.

Magurran, A.E. y P.A. Henderson. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie A*. 365:3611-3620.

Montero-Muñoz, J., C. Pozo y M.F. Cepeda-González. 2013. Recambio temporal de especies de lepidópteros nocturnos en función de la temperatura y la humedad en una zona de selva caducifolia en Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexica*. **29** (3): 613-627.

Moreno, E.C. y G. Halffter. 2001 Spatial and temporal analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversities of bat in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* 10:367-382.

Oksanen, J. y T. Tonteri. 1995. Rate of Compositional turnover along gradients and total gradient length. *Journal of Vegetation Science* 6:815-824.

Oksanen, J.O., R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H. Stevens y H. Wagner. 2012. *Vegan: idem Community ecology package. R. Package Versión 2.15.1*, <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Olden, J.D. y B.D. Neff. 2001 Cross-correlation bias in lag analysis of aquatic time series. *Marine Biology* 138:1063-1070.

Pech, D., M.L. Aguirre-Macedo, J.W. Lewis y V.M. Vidal-Martínez. 2010. Rainfall induces time-lagged changes in the proportion of tropical aquatic host infected with metazoan parasites. *International Journal for Parasitology* 40:937-944.

Platt, T. y K. Denman. 1975. Spectral analysis in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:189-210.

Platt, T. 1978. Spectral analysis of spatial structure in phytoplankton population. *in*. Spatial pattern in plankton communities, J. H. Steele (ed.). Plenum Press, New York. P. 73-84.

Pozo, C., A. Luis-Martinez, J. Llorente-Bousquets, N. Salas-Suárez, A. Maya-Martinez, I. Vargas-Fernández y A.D. Warren. 2008. Seasonality and Phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul region. *Florida Entomologist* 91:407-422.

Preston, F.W. 1960. Time space and variation of species. *Ecology* 41:611-627.

R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.

Ricklefs, R.E. 2000. The relationship between local and regional species richness in birds of the Caribbeans Basin. *Journal of Animal Ecology*.69:1111-1116.

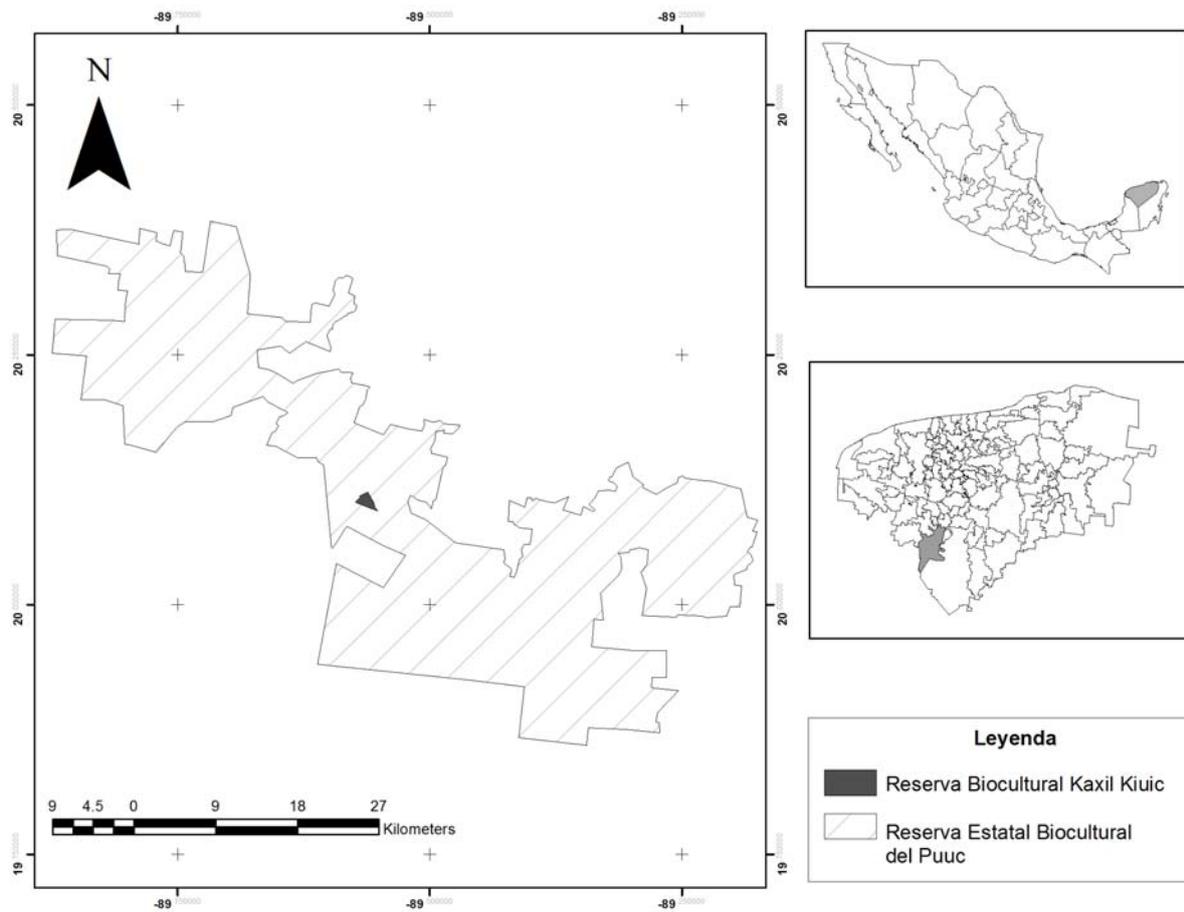
Romanuk, T.N. y J. Kolasa. 2001 Simplifying the complexity of temporal diversity dynamic: A differentiation approach. *Écoscience*. 8:259-263.

Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Chicago. 436p.

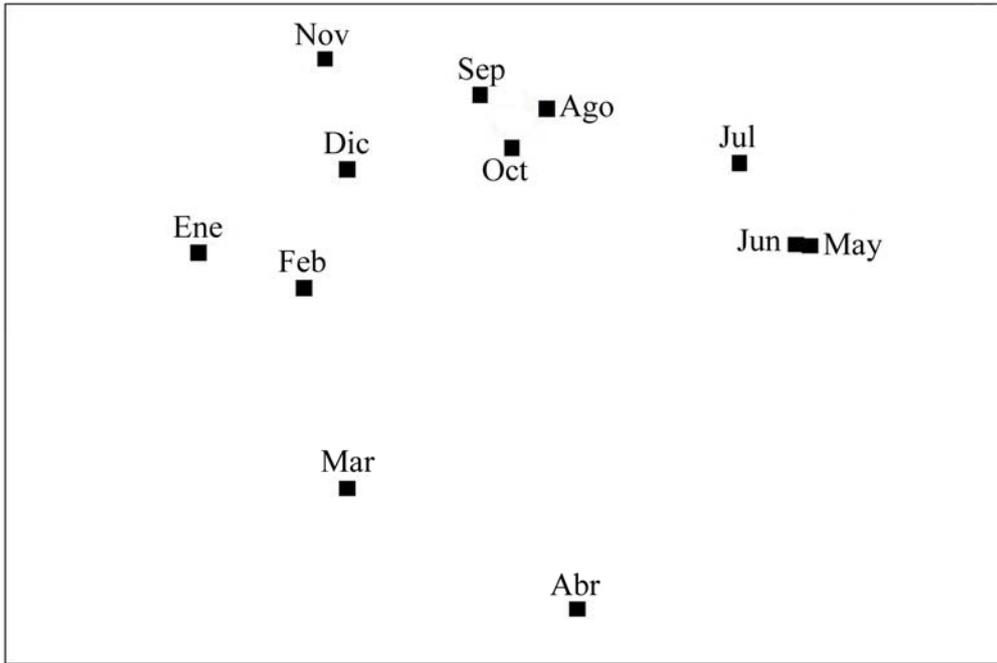
Swenson, N.G., J.C. Stegen., S.J. Davies., D.L. Erickson., J. Forero-Montaña., A.H. Hurlbert., W.J. Kress., J. Thompson., M. Uriarte., S.J. Wright y J.K. Zimmerman. 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology* 93:490-499.

Veech, J.A. y T.O. Crist. 2010. Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91:1988-1992.

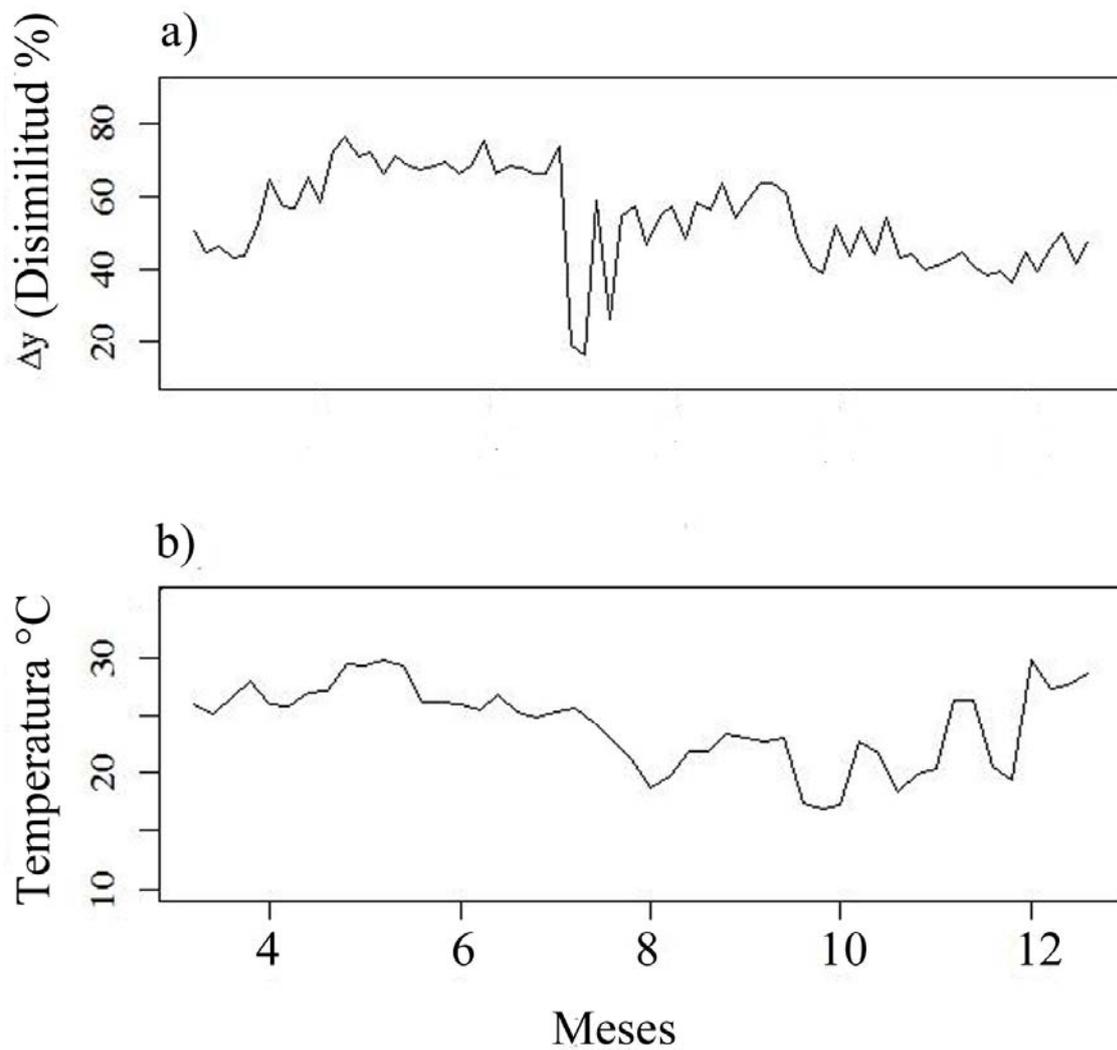
Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12:545-552.



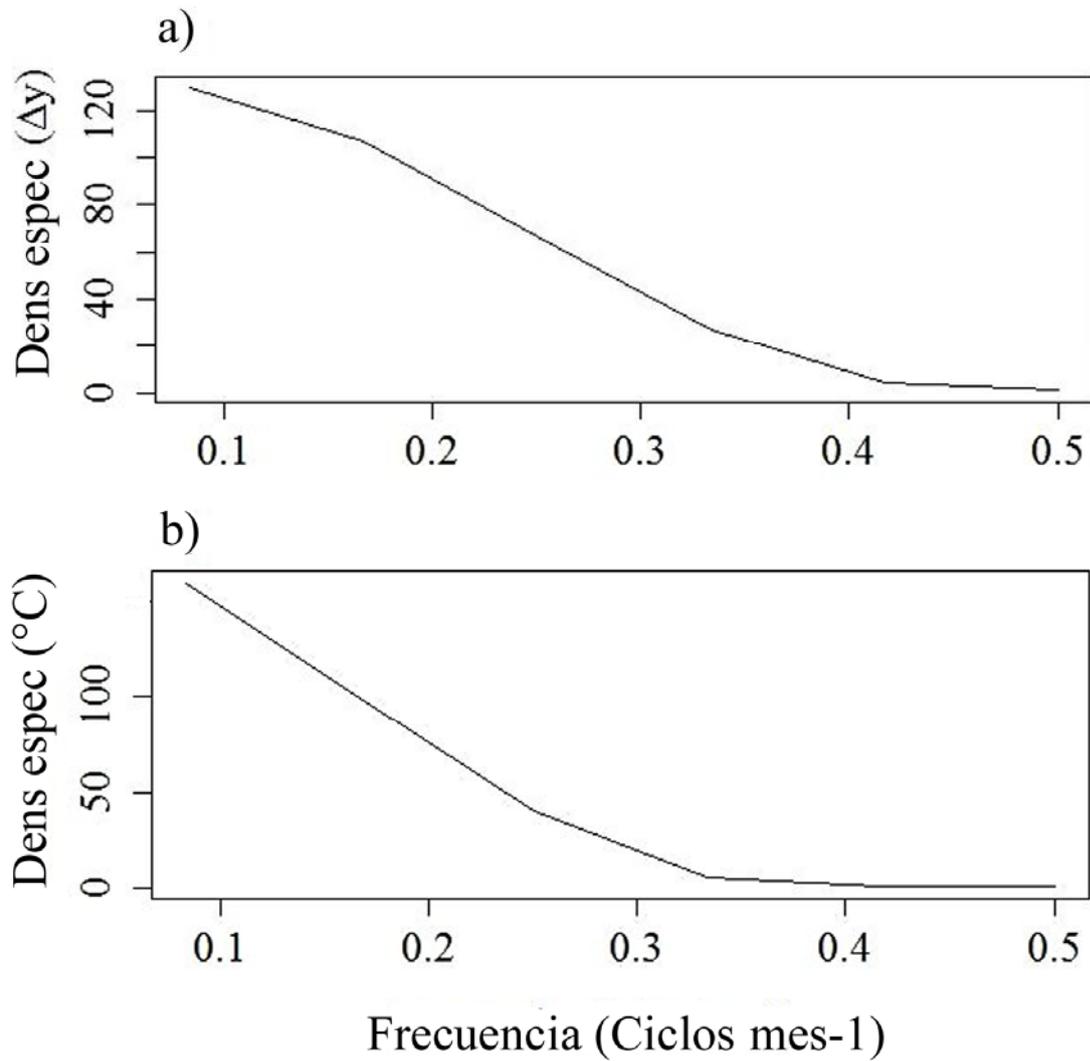
**Figura. 1.** Reserva Biocultural Kaxil Kiuic (RBKK), ubicada en la Reserva Estatal Biocultural del PUUC, municipio de Oxkutzcab en el estado de Yucatán, México



**Figura. 2.** Ordenación NMDS (2D, Stress=0.04) que muestra la disimilitud (Bray-Curtis) en la composición de especies de lepidópteros nocturnos entre los meses de muestreo. Se observa que los meses forman una estructura de arco y de izquierda a derecha están ordenados de forma cronológica.



**Figura. 3.** Periodogramas que muestran el patrón de variación temporal de: a) disimilitud ( $\Delta y$ ) y b) temperatura, en relación con la longitud total del periodo de 12 meses (48 observaciones en el tiempo).



**Figura 4.** Espectrogramas donde se muestran los picos espectrales de a) disimilitud ( $\Delta y$ ) y b) temperatura. La máxima variación espectral en ambos casos ocurre a frecuencias menores de  $0.1 \text{ ciclos mes}^{-1}$ .

## **DISCUSIÓN GENERAL**

### **Relación entre el recambio de especies de lepidópteros nocturnos y los gradientes ambientales de temperatura y humedad relativa**

En una zona tropical de selva caducifolia como la encontrada en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuc (RBKK), las variaciones temporales de temperatura y humedad relativa son buenos predictores del recambio en la composición de especies de la comunidad de mariposas nocturnas. Estos resultados apoyan a varios otros estudios (Roy et al., 2001; Gunnar et al., 2003; Axmacher y Fiedler, 2008; Axmacher et al., 2009; Ober y Hayes, 2010; Fuentes-Montemayor et al., 2012; y Beck, 2012), que sugieren que en zonas tropicales, los cambios de temperatura y humedad condicionan la diversidad local y el recambio de especies de mariposas nocturnas. En México, al mejor de mi conocimiento, solo un estudio sobre mariposas nocturnas reporta la relación entre temperatura y número de especies, encontrando la mayor riqueza de especies en un rango de temperatura de 26 a 28°C en la Reserva de Montes Azules (León-Cortés, 1998).

Para las mariposas nocturnas, las condiciones climáticas dadas por la temperatura y humedad, influyen en su diversidad y condicionan la disponibilidad del recurso alimenticio y de plantas hospederas, así como otros aspectos ecofisiológicos como la capacidad de vuelo y la tasa de reproducción (Kitching et al., 2000).

Al analizar la contribución de las especies exclusivas, especies compartidas y número de individuos, al recambio temporal de la comunidad de mariposas nocturnas, se observó que el mayor recambio de especies ocurre hacia finales del periodo cálido-seco (CS) en los meses de junio-julio. En estos meses y al principio del periodo cálido-húmedo (CH) se da el inicio de las primeras lluvias, por lo que aumenta la humedad relativa y es donde aparecen los primeros rebrotes de plantas hospederas para la puesta de huevos. En el periodo CS estos factores pueden influir en las especies que fueron exclusivas en este periodo con abundancias altas, principalmente de la familia Noctuidae, como *Eacles imperialis quintanensi*, *Toxonprucha diffundens*, *Hypsoropha adeona*, *Melipotis perpendiculari*, *Obrima cymbae*, las cuales son favorecidas por la elevada temperatura (Zahoor, et al., 2003; Choi, 2008), y posiblemente por la disponibilidad de recurso alimenticio (floración) que brinda este periodo.

Otro aspecto que está relacionado con las variaciones de la temperatura, son los cambios de presión barométrica. Recientemente, Pellegrino et al. (2013) encuentran que para los insectos, los cambios de presión barométrica asociados a cambios de temperatura afectan aspectos conductuales como la actividad reproductiva. Aunque en el presente estudio no se midió la presión barométrica, para futuros estudios, se podría plantear la hipótesis de que los cambios en la presión barométrica entre temporadas climáticas influyen en la frecuencia y magnitud del recambio de especies de mariposas nocturnas.

## **Comparación de la fauna de las familias más abundantes de lepidópteros de la Reserva Biocultural de Kaxil Kuic (RBKK) con lo reportado para el Neotrópico y México**

Actualmente, Llorente et al. (2013) y Heppner (2002) son las referencias más actualizadas sobre la riqueza de Lepidoptera para México, a nivel superfamilia y familia respectivamente. Sin embargo, estos trabajos muestran la necesidad de tener estudios recientes que permitan actualizar las listas de las especies conocidas para las diferentes familias presentes en nuestro país. Tomando como referencia estos trabajos, comparamos la situación de las familias más abundantes de la RBKK con respecto a México y al Neotrópico.

A nivel de familia, Heppner (2002) sugiere que México, con 90,000 especies, representa 26.4% de todas las especies de mariposas de la Región Neotropical. En esta región, se reportan 24,038 especies y para México 9,196; principalmente para las familias: Noctuidae, Geometridae, Notodontidae, Arctiidae, Saturnidae y Sphingidae. Considerando que las familias antes mencionadas están bien representadas en la RBKK de acuerdo al esfuerzo de colecta reportado en el presente estudio, la reserva contiene 3% de lo esperado para México. Sin embargo, al comparar a México con la región Neotropical, refleja un nivel bajo de representatividad, tal vez ocasionado en parte por la falta de registros puntuales para los diferentes tipos de hábitat representados en México.

La proporción de cada una de las seis familias consideradas, muestra a Noctuidae como la familia más diversa, tanto a nivel del Neotrópico, como de México y de la

RBKK; estos dos últimos son muy similares en porcentaje (48.9 y 47.6% respectivamente). Sin embargo, la RBKK presenta una proporción notablemente mayor de Sphingidae (10.9%) a lo reportado para México (2.2%) y el Neotrópico (1.3%). Al contrario, Geometridae es la familia más pobremente representada en la RBKK, (15.6%) con menos de la mitad del porcentaje que representa tanto para el Neotrópico como para México (27% y 27.2%, respectivamente).

### **Uso del tiempo como variable continua vs variable discreta**

Los dos enfoques metodológicos aplicados en este estudio muestran que existe una variación temporal en la composición de especies de mariposas nocturnas de la RBKK. En la ordenación NMDS, el tiempo es utilizado como una variable discreta, éste es el enfoque de análisis que tradicionalmente es utilizado por los ecólogos para referirse a “variaciones temporales”. En este caso, los meses representan a la unidad discreta de tiempo. En el NMDS, la ordenación de los meses es no direccional, por lo que no se respeta la estructura cronológica del muestreo. En el resultado del NMDS, los meses son agrupados en relación a las estaciones climáticas, mostrando diferencias en la composición de especies entre estaciones, pero no como producto de la secuencia temporal en el orden cronológico del muestreo. La comparación entre estaciones está basada en la idea de la disimilitud entre centroides de grupo, lo cual plantea que el tiempo utilizado como variable discreta no es direccional y, por ende, no es un gradiente. En otras palabras, existe la misma distancia entre centroides en cualquier dirección en el espacio de ordenación, lo que muestra la diferencia entre estaciones, pero no indica con qué frecuencia ocurre el cambio en la composición de especies. Por el contrario, el

tiempo considerado como gradiente es continuo y unidireccional, considerar estas dos características en el análisis permite cuantificar la frecuencia con que ocurre el cambio en la composición de especies.

Los meses donde la disimilitud es menor entre ellos muestran una composición similar de especies, posiblemente debido a la presencia de algunas especies que son dominantes en la comunidad bajo las condiciones ambientales de temperatura y humedad registradas. Los meses que muestran dispersión en el patrón de disimilitud son los donde se presentan más especies raras. A pesar de que en este enfoque de análisis se tiene una vaga idea del efecto de un gradiente ambiental, no es posible determinar cuándo ocurre el mayor recambio de especies, ni si éste se da por ganancia o pérdida de especies entre meses. Sólo es una medida de qué tan distinta es la composición de especies entre unidades (fechas) de muestreo.

Por otra parte, el enfoque del análisis espectral, donde el tiempo es una variable continua, permite filtrar las señales ruidosas obteniendo la frecuencia y magnitud de máxima variación (densidad espectral) del recambio de especies. Los resultados indican que la máxima variación exhibida por las dos series de tiempo (temperatura y recambio de especies) son eventos que ocurren con la misma baja frecuencia y periodicidad. Esto sugiere que, para los lepidópteros nocturnos, la temperatura influye en la magnitud de variación del recambio de especies, situación corroborada por la significancia de la alta correlación obtenida entre estas dos series de tiempo. Para el caso de la humedad relativa, no mostró tener una correlación temporal con el recambio de especies, en esta serie de tiempo. Sin embargo, esta variable sí se correlacionó con el patrón de disimilitud utilizando el enfoque discreto del tiempo por

medio de los periodos climáticos. Esta diferencia en el resultado, se debe a las características de los datos utilizados en serie de tiempo de humedad relativa; el análisis espectral los datos de humedad corresponde a la frecuencia de muestreo (48 días) mientras que en el enfoque discreta de periodos climáticos se utilizó el valor promedio del mes.

Las bajas frecuencias espectrales en que se correlacionan el recambio de especies y la temperatura describen, a nivel ecológico, eventos que presentan un ciclo en una escala de tiempo entre seis meses a un año (Halley, 1996; Halley y Inchausti, 2004). Esto coincide con los resultados de este trabajo, donde la tendencia mostrada sugiere que los valores consecutivos en las series son relativamente similares y presentan un cambio relativamente suave, lo que significa que los espectros son dominados por las bajas frecuencias de variación.

La comunidad de mariposas nocturnas estudiada, tiene un recambio temporal caracterizado por ser un evento que ocurre a baja frecuencia, lo que sugiere que el momento de mayor cambio en la composición de especies, con una periodicidad predecible en el tiempo, no es un evento al azar o producto de un disturbio ambiental. Esto es un punto importante, ya que la comunidad estudiada se encuentra en una zona con pocas alteraciones (mayormente, roza, tumba y quema) en la estructura original del bosque, y se caracteriza por tener una vegetación remanente de selva mediana subcaducifolia y caducifolia con una edad sucesional de más de 100 años (Essens y Hernández-Stefanoni, 2013). Por lo que la baja frecuencia describe el recambio de especies de una comunidad de mariposas nocturnas de un área cuya vegetación posee una edad avanzada de sucesión; donde dicha

comunidad esta conformada por aquellas especies que se esperarían encontrar en una etapa de sucesión clímax de la vegetación. Por el contrario se esperaría frecuencia altas en áreas con alteraciones importantes en la vegetación y diferentes etapas de sucesión; donde el recambio de especies por sustitución se esperaría que fuese mayor. Otros factores que pueden modificar la frecuencia encontrada entre ellos son el incremento del estrés ambiental y los cambios meteorológicos, como la sequía o el exceso de lluvia e incluso el cambio climático, que pueden producir modificaciones en la composición de especie en periodos cortos de tiempo (altas frecuencias espectrales), aquí el recambio se puede dar por la pérdida de especies como respuesta a las modificaciones abruptas en los patrones de cambios ambientales y meteorológicos. Por el contrario, el menor estrés refleja estados de menor tasa de recambio de especies, aunque no necesariamente es una comunidad en equilibrio.

Describir la frecuencia de recambio de especies, puede tener importantes implicaciones para los estudios ecológicos de dinámica temporal de comunidades en general, ya que incorpora la dinámica temporal como un factor que sirve para predecir cambios en la estructura de la comunidad, medir la intensidad y el momento de la respuesta de la comunidad a cambios de origen natural o antropológicos. Estudiar esta señal en el tiempo permite conocer la variabilidad natural de un sistema y conocer, en el rango de variación de un monitoreo, bajo que condiciones se esperaría un cambio en la estructura de la comunidad.

## **Uso de la serie de Fourier para “sintonizar” la máxima frecuencia de variación temporal**

Una de las metas de los estudios ecológicos con enfoque temporal es visualizar el patrón de comportamiento de la variable de interés. Sin embargo, ver claramente dicho patrón desde los datos crudos es difícil debido, en primer lugar, al uso generalizado del tiempo como una variable discreta y, en los casos en los que se usa como variable continua, a la cantidad de ruido (causado por la variabilidad de la serie) que impide “sintonizar” la frecuencia adecuada para identificar el momento de mayor recambio de especies. Para conocer el comportamiento temporal del recambio de especies, es necesario “sintonizar” correctamente la señal que representa su frecuencia y magnitud de variación. En este trabajo se muestra cómo el análisis de densidad espectral de varianza puede ser utilizado para “limpiar” señales periódicas que son veladas por el ruido (Cowpertwait y Metcalfe, 2009) y actúa como un “sintonizador” que muestra la frecuencia que describe el periodo de mayor variación en la composición de especies como respuesta a un gradiente temporal. Descifrar esta señal ruidosa significa descubrir los componentes de frecuencia (espectros) que caracterizan el comportamiento temporal del recambio de la comunidad. El recambio de especies “emite una señal” basada en su variabilidad, la cual tiene una intensidad y frecuencia, que es lo que mide el análisis de densidad espectral. La suma de la variación de las frecuencias de cada especie permite poder detectar con nitidez el cambio como el resultado de observar, conjuntamente y sin ruido, los componentes del recambio de especies; es decir, que representa correctamente el patrón del recambio temporal y depende de la detección en conjunto de la frecuencia de variación de cada especie que conforma la comunidad.

La causa de la variación en el recambio de especies puede tener varios orígenes, entre ellos, los efectos ambientales, y los efectos intrínsecos de la comunidad. Por ello, el mayor pico de varianza espectral puede estar reflejando cambios que fluctúan temporalmente y responden a diferentes factores ambientales que provocan estrés en la comunidad e influyen en la fenología de las especies. Un aumento del estrés ambiental, como la sequía o la lluvia e incluso el calentamiento global, pueden producir modificaciones en la composición de especie en periodos cortos de tiempo (altas frecuencias espectrales).

## **CONCLUSIONES GENERALES**

El estudio de las mariposas nocturnas en la RBKK es una contribución importante a la escasa información existente para este grupo en México y en particular para la Península de Yucatán. En la RBKK, hasta el momento, los datos de las familias más abundantes indican que la comunidad de mariposas está estructurada de manera similar a lo que se reporta para México y el Neotrópico, con algunas particularidades en la que se recomienda profundizar, como es el caso de geométridos, sphingidos y notodontidos. Además de otras familias que presentaron menos de 10 especies.

Conocer la frecuencia y el periodo con la que cambia una variable permite describir y predecir su comportamiento en el tiempo. En el ámbito del estudio de la estructura de la comunidad, conocer la frecuencia con que se dan cambios en la composición y abundancia de la especies permite tener una mejor resolución temporal del comportamiento de la comunidad, y predecir cambios como respuesta a múltiples

factores ambientales, como el cambio climático. Tener este conocimiento de antemano permite: actualizar los patrones de variación temporal de las comunidades y su respuesta a las variaciones ambientales, y planear mejor las sesiones de muestreo, optimizando tiempo y recursos económicos. Ambos aspectos son un tema esencial en el monitoreo para la conservación de la biodiversidad.

Por otro lado, se recomienda seguir la metodología antes propuesta como una guía de análisis en protocolos de muestro para describir y monitorear la frecuencia de variación de la diversidad temporal. Se sugiere que, como complemento en los estudios de diversidad sobre mariposas nocturnas, se considere monitorear el recambio temporal, no sólo considerando la presencia o ausencia de especies, sino, también su abundancia, ya que permite evaluar la respuesta temporal de las especies y su fenología en relación a los gradientes espaciales y temporales.

Por todo lo anterior, es importante que, en los estudios sobre comunidades de mariposas, se considere en el proceso de muestreo en el tiempo no sólo con la finalidad de documentar la diversidad de este grupo en determinado sitio, sino como un insumo para el monitoreo a corto y mediano plazo, es decir para estudiar las fluctuaciones del cambio en la composición de especies en el tiempo (serie temporal). Una vez obtenidos los datos de un determinado periodo de muestreo, para el monitoreo, se requiere de la planeación de un diseño temporalmente explícito que debe hacerse analizando con cuidado el periodo, la frecuencia de muestreo a intervalos fijos (ventana de observación) y la escala de la unidad de tiempo necesarios, para detectar la frecuencia de máximo cambio de la comunidad que se desea estudiar.

## LITERATURA CITADA GENERAL

- Alcérreca, C., J. González, J. Pereira y L. Flores. 2011. Estudio previo justificativo para valorar la factibilidad de designar a la región conocida como Sierrita de Ticul como área natural protegida por parte del Gobierno del Estado. Reporte final. *Biocenosis*. 118 p.
- Almeida-Neto, M. & W. Ulrich. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling* 26: 173-178.
- Adler, P.B. & W.K. Lauenroth. 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* 6:749-756.
- Anderson M.J. & C.J.F. terBraak. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation* 73:85-113.
- Anderson, M.J., R.N. Gorley & K.R. Clarke. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods*. PRIMER-E. Plymouth, UK. 199p.
- Anderson, M.J., T.O. Crits, J.M. Chase, M. Velled, B.D. Inoué, A.L. Freestone, N.J. Sanders, H.V. Cornell, L.S. Comita, K.F. Davies, S.P. Harrison, N.J. Kraft, J.C. Stegen, & N. G. Swenson. 2010. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Aslam, M. 2009. Diversity, species richness and evenness of moth fauna of Peshawar. *Pakistan Entomology* 2: 99-102.
- Austin, M.P. & M.J. Gaywood. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of vegetation Science* 5:473-482.

- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157:101-118.
- Axmacher, J.C. & K. Fiedler. 2008. Habitat type modifies geometry of elevational diversity gradients in geometrid moths (Lepidoptera Geometridae) on Mt Kilimanjaro, Tanzania. *Tropical Zoology* 21: 243-251.
- Axmacher, J.C., G. Brehm, A. Hemp, H. Tunte, H.V.M. Lyaruu, K. Muller-Hohenstein, & K. Fiedler. 2009. Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factor. *Journal of Biogeography* 36:337-349.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Beck, J., C.H. Schulze, K.E. Linsenmair & K. Fieldler. 2002. From forest to farmland: diversity and community structure of Geometridae moths along two habitat gradients on Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 17:33-51.
- Beck, J. & V.K. Chey. 2007. Beta-diversity of geometrid moths from northern Borneo: effects of habitat, time and space. *Journal of Animal Ecology* 76:230-237.
- Beck, J. & V.K. Chey. 2008. Explaining the elevational diversity pattern of geometrid moths from Borneo: a test of five hypotheses. *Journal of Biogeography* 35:1452-1462.
- Beck, J., J.D. Holloway, V.K. Chey & I.J. Kitching. 2012. Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist* 180:64-74.
- Burnham, K.P. & W.S. Overton. 1979. Robust estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60:927-936.

- Callaghan, J. y R. Pasos. 2010. Reserva Biocultural Kaxil Kiuic. En Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. (Eds) Durán R. y M. Méndez. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 435-439 p.
- Carnevali, G., I.M. Ramirez & J.A. González-Iturbe. 2003. Flora y vegetación de la Península de Yucatán. (Eds). P. Colunga y A. Larque. En Naturaleza y Sociedad en el área maya: Pasado, Presente y Futuro. Academia Mexicana de Ciencias y Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 53-68 pp.
- Centro de Investigación en Geografía y Geomática. 1999. Atlas cibernético de Chapala. (Eds) Tamayo, J.L. (Centro Geo) SEP-CONACYT, México. En [www.centrogeo.org.mx/](http://www.centrogeo.org.mx/)
- Choi, S.W. 2008. Effects of weather factors on the abundance and diversity of moths in a temperate deciduous mixed forest of Korea. *Zoological Science* 25: 53-58.
- Collins, S.L., F. Micheli & L. Hartt. 2000. A method to determine rates and patterns of variability in ecological communities. *Oikos* 91: 285-293.
- Cowpertwait, P.S. & A.V. Metcalfe. 2009. Introduction to time series with R. Springer, New York. 254 p.
- Denny, M.W., Helmut, B., Leonard, G.H., Harley, C.D.G., Hunt, L.J.H. & Nelson, E.K. 2004. Quantifying scale in ecology: Lessons from a wave-swept shore. *Ecological Monographs* 73: 513-532.
- Diez, J.M. & Pulliam H.P. 2007. Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology* 88: 3144-3152.
- Duch, G.J. 1991. Fisiografía del Estado de Yucatán. Universidad Autónoma de Chapingo, Texcoco, México. 229 pp.

- Essens, T & J.L. Hernández-Stefanoni. 2013. Mapping Lepidoptera and plant alpha-diversity across a heterogeneous tropical dry forest using field and remotely sensed data with spatial interpolation. *Journal Insect Conservation*. DOI 10.1007/s10841-013-9556-x
- Fuentes-Montemayor, E., D. Goulson, L. Cavin, J.M. Wallace & K.J. Park. 2012. Factors influencing moth assemblages in woodland fragments on farmland: implications for woodland management and creation schemes. *Biological Conservation* 153:265-275.
- Flores, J.S. & C.I. Espejel. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense*. Vol 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Gauch, Jr.H.G. & R.H. Whittaker, 1972. Coenocline Simulation. *Ecology* 3: 446-451.
- Gauch H.G., G.B. Chase & R.H. Whittaker 1974. Ordinations of vegetation samples by gaussian species distributions. *Ecology* 55: 1382-1390.
- Green, J.L. & J.B. Plotkin. 2007. A statistical theory for sampling species abundance. *Ecology Letters* 10: 1037-1045.
- Gunnar. B., J. Homeier & K. Fiedler. 2003. Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions* 9:351-366.
- Halffter G. & C. Moreno 2005. Significado Biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. En Halffter G; J. Soberón; P. Koleff y A. Melic. (eds), Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta, Gamma. m3m-Monografías 3er Milenio vol. 4. SEA, CONABIO, Grupos DIVERITAS & CONACYT, Zaragoza. p. 5-18.
- Halley, J.M. 1996. Ecology, evolution and 1/f-noise. *Tree* 11: 33-37.

- Halley, J.M. & P. Inchausti. 2004. The increasing importance of 1/f-noise as model of ecological variability. *Fluctuation and Noise Letters* 4: 1-26.
- Harrison, S., S.J. Ross & J.H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal Animal Ecology* 61: 151-158.
- Heppner, J.B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera* 2(Suppl. 1): 1-85
- Heppner, J.B. 1998. Classification of Lepidoptera Part 1. *Holarctic Lepidoptera* 5. 1-148.
- Heppner, J.B. 2002. Mexican Lepidoptera biodiversity. *Insecta Mundi* 16:171-190.
- Hill, M.O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61: 225-235.
- Hill, M.O., H.G. Gauch.1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58
- Hubbell, S.J. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, New Jersey. 448p.
- INEGI. 2000. Diccionario de datos climáticos. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México. 57 pp.
- IUSS. 2006. World reference base for soil resources 2006. IUSS Working Group. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Italia. 128 pp.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- Jost, L. 2009. Mismeasuring biological diversity: response to Hoffmann and Hoffman (2008). *Ecological Economics* 68: 925-992.
- Jost, L., P. DeVries., T. Walla., H. Greeney., A. Chao. & C. Ricotta. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65-76.

- Jurasinski, G., Retzer, V. and Beierkuhnlein, C., 2009. Inventory, differentiations, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* 159: 15-26.
- Kaitala, V., S. Alaja & E. Ranta. 2001. Temporal self-similarity created by spatial individual-based population dynamics. *Oikos* 94: 273-278.
- Kampichler, C. & H.P van der Jeugd. 2013. Determining patterns of variability in ecological communities: time lag analysis revisited. *Environmental Ecological Statistics* 20:271-284.
- Kitching, R. L., A.G. Orr, L.Thalib, H. Mitchell, M.S. Hopkos & A.W. Graham. 2000. Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. *Journal of Applied Ecology* 37:284-297.
- Koleff, P & K. Gaston. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology & Biogeography* 11:363-375.
- Koleff, P., J. Lennon & K.J. Gaston. 2003. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology & Biogeography* 12: 483-498.
- Korhonen, J.J., J. Soininen & H. Hillebrand. 2010. A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology* 91: 508-517.
- Kristensen, N.P. & A.W. Skalski. 2007. Phylogeny and palaeontology. En Lepidopteran: Moths and butterflies, Vol 1. Evolution, systematics and biogeography. (Ed) Kristensen, N.P.. Handbook of Zoology. 4 Part 35. Walter de Gruyter, Berlin. 7-25pp.
- Lafontaine, J.D. & B.C. Schmidt. 2010. Annotated check list of the Noctuidea (Insecta, Lepidoptera) of North America north of Mexico. *Zookeys* 40:1-239.

- Legendre, P & L. Legendre. 1998. Ecological resemblance. *Developments in Environmental Modelling* 20:247-302.
- Legendre, P., D. Borcard & R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.
- Legendre, P. 2008. Study beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology* 1:3-8.
- Lennon, J.J. 2000. Red-shifts and red herrings in geographical ecology. *Ecography* 23:101-103.
- León-Cortés, J.J. 1998. The Sphingidae of Chajul, Chiapas, Mexico. *Journal of Lepidopterists* 50: 105-114.
- Llorente-Bousquets, J., Luis-Martínez, A., Vargas I. y J. Soberón. 1996. Papilionoidea (Lepidoptera). En Llorente-Bousquets, J., García, A. y E. González (Eds.) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento Vol I. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 531-548.
- Llorente-Bousquets, J., I. Vargas-Fernández ; A. Luis-Martínez; M. Trujado-Ortega; B.C. Hernández-Mejía & A.D. Warren. 2013. Biodiversidad de Lepidoptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* DIO: 10.7550/rmb.31830
- Magurran, A.E. 2007. Species Abundance distributions over time. *Ecology Letters* 10:347-354.
- Magurran, A.E. & P.A. Henderson. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie A.* 365:3611-3620.

- Martin-Piera, F., J.J. Morrone & A. Melic. 2000. Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica in Iberoamérica: PRIBES 2000. m3m-Monografías Tercer Milenio 1. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 326pp.
- McArthur, R.L. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. 234 pp.
- MacKenzie, D.I., J.D. Nichols., N. Sutton., K. Kawanishi & L.L. Bailey. 2005. Improving inference in population studies of rares species that are detected imperfectly. *Ecology* 86: 1101-1113.
- Michán, L., J. Llorente-Bousquets., A. Luis-Marinez & D. J. Castro. 2005. Breve historia de la taxonomía de lepidoptera en México durante el siglo XX. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*. 29:101-132.
- Montero-Muñoz, J., C. Pozo & M.F. Cepeda-González. 2013. Recambio temporal de especies de lepidópteros nocturnos en función de la temperatura y la humedad en una zona de selva caducifolia en Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexica* 29:3. [www.inecol.edu.mx/azm](http://www.inecol.edu.mx/azm).
- Moreno, C.E., Rodríguez, P. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia* 63:279-282.
- Moreno, C.E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversities of bat in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology* 10:367-382.
- Nekola, J.C. & P.S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- New, T.R. 2004. Moths (Insecta: Lepidoptera) and conservation: background and perspective. *Journal of Insect Conservation* 8:79-94.

- Nieukerken, E.J., L. Kaila, I.J. Kitching, N.P. Kristensen, D.C. Lees, J. Minet, C.Mitter, M.Mutanen, J.C.Regier, T.J. Simonsen, N. Wahlbert, S-H. Yen, R. Zahiri, D. Adamski, J. Baixeras, D.Bartsch, B.A.Bengtsson, J.W. Brown, S.R. Bucheli, D.R. Davis, J.D. Prins, W.D. Prins, M.E. Epstein, P. Gentili-Poole, C. Gielis, P. Hattenschwile, A. Hausmann, J.D. Holloway, A. Kallies, O.Karsholt, A.Y. Kawahara, S.(J.C.) Koster, M.V. Kozlov, J.D. Lafontaine, G. Lamas, J.F. Landry, S. Lee, M. Nuss, K-T. Park, C. Penz, J. Rota, A. Schintlmeister, B.C. Schmit, J-C. Sohn, M.A. Solis, G.M. Tarmann, A.D. Warren, S.Weller, R.V. Yakovlev, V.V. Zolotuhin & A. Zwick. 2011. Orden Lepidoptera Linnaeus, 1758. En Zhang, Z.-Q. (eds). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 212-221.
- Ober, H.K. & J.P. Hayes. 2010. Determinants of nocturnal Lepidopteran diversity and community structure in a conifer-dominated forest. *Biodiversity and Conservation* 19:761-774.
- Odum, E.P. 1971. Fundamentals of Ecology. W. B. Saunders Company, Philadelphia. 574 p.
- Oksanen, J. & T. Tonteri. 1995. Rate of Compositional turnover along gradients and total gradient length. *Journal of Vegetation Science* 6:815-824.
- Oksanen, J.O., R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H. Stevens & H. Wagner. 2012. *Vegan: idem Community ecology package*. R. Package Versión 2.15.1, <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olden, J.D. & B.D. Neff. 2001. Cross-correlation bias in lag analysis of aquatic time series. *Marine Biology* 138: 1063-1070.
- Opler, P.A. & J.A Powell. 2009. *Moths of Western North America*. University of California, EE.UU.A. 383p.

- Pearson, R.G, T.P. Dawson, P.M. Berry & P.A. Harrison. SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154: 289-300p.
- Pech D, M.L. Aguirre-Macedo., J.W. Lewis. & V.M. Vidal-Martínez. 2010. Rainfall induces time-lagged changes in the proportion of tropical aquatic host infected with metazoan parasites. *International Journal for Parasitology* 40: 937-944.
- Peet, R.K. & O.L. Loucks. 1977. A Gradient Analysis of Southern Wisconsin Forests. *Ecology* 58: 485-499.
- Pellegrino, A.C., M.F. Gomes Villalba Peñaflor., C. Nardi., W. Beznerker., C.G. Guglielmo., J.M. Simoes Bento & J.N. Macneil. 2013. Weather forecasting by insects: Modified sexual behaviour in response to atmospheric pressure changes. *PLoS One* 8: 1-4.
- Pickett, S.T.A. 1980. No-equilibrium coexistence of Plants. *Bulletin of the Torrey Botanic Club* 107: 238-248.
- Pozo C, Luis-Martinez A, Llorente-Bousquets J, Salas-Suárez N, Maya-Martinez A, Vargas-Fernández I, Warren AD (2008) Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul region. *Florida Entomologist* 91:407-422.
- POETY. 2007. Programa de Ordenamiento Ecológico Territorial del Estado de Yucatán. Diario Oficial del Gobierno del Estado de Yucatán. Jueves 26 de julio de 2007, Decreto 793. Mérida, Yucatán.
- Platt, T. & K. Denman. 1975. Spectral analysis in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 189-210.

- Platt, T. 1978. Spectral analysis of spatial structure in phytoplankton population. In: Steele JA, editors. Spatial pattern in plankton communities. New York: Plenum Press. 73-84 p.
- Preston, F.W. 1960. Time and space and variation of species. *Ecology* 29: 254-283.
- R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Romanuk T.N. & J. Kolasa. 2001. Simplifying the complexity of temporal diversity dynamic: A differentiation approach *Écoscience* 8:259-263.
- Roy, D.B., P. Rothery, D. Moss, E. Pollard & J. A. Thomas. 2001. Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future of climate change. *Journal of Animal Ecology* 70:201-217.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1-15.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1° edición. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 417 p.
- Summerville, K.S. & T.O. Crist. 2005. Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest. *Biodiversity and Conservation* 14: 3393–3406.
- Summerville, K.S. & T.O. Crist. 2008. Structure and conservation of Lepidopteran communities in managed forests of northeastern North America: a review. *Canadian Entomologist* 140:475-494.
- ter Braak, C.J.F. 1987a. The analysis of vegetation, environmental relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.

- ter Braak, C.J.F. & I.C. Prentice. 1988. A Theory of Gradient Analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271-317.
- Tuomisto H., 2010a. A diversity of beta diversities. Straightening up a concept gone awry. Part 1. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography* 33:2-22.
- Tuomisto, H., 2010b. A diversity of beta diversities. Straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography* 33: 23-45.
- Tuomisto, H., 2010c. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164: 853-869.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12: 545-552.
- Virtanen, T. & S. Neuvonen. 1999. Climate change and macrolepidoptera biodiversity in Finland. *Chemosphere: Global Change Science* 1:439-448.
- Wagner D. L. 2000. The Biodiversity of moths. En Levin, S. et. al., (Eds), The Encyclopedia of Bioersivity. Academic Press San Diego California. Pp. 249-270.
- Wei, W.W.S. 1990. Time Series Analysis: Univariate and Multivariate Methods. New York, USA: Adisson-Wesley. 614 p.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 1: 1-80.
- Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolutions and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

- Whittaker R. H., K. J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: toward a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- White, E.P. 2004. Two-phase species time relationship in North American land birds. *Ecology Letters* 7: 329-336.
- Yoccoz, N.G., J.D. Nichols & T. Boulinier. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 446-453.
- Zahoor, M.K., A. Suhail, J. Iqbal, Z. Zulfaqar & M. Anwar. 2003. Biodiversity of Noctuidea (Lepidoptera) in agro-forest area of Faisalabad. *International Journal of Agriculture & Biology* 4:560-563.