Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 22(3): 29-52 (2006)

MOVILIDAD Y ESPECIALIZACIÓN ECOLÓGICA COMO VARIABLES QUE AFECTAN LA ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN DE LEPIDÓPTEROS PAPILIONIDOS EN EL SUMIDERO, CHIAPAS, MÉXICO

Arcángel Molina-Martínez y Jorge Leonel León-Cortés
El Colegio de la Frontera Sur. División de Conservación de la Biodiversidad. Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Carretera Panamericana y Periférico Sur S/N. Barrio de María Auxiliadora. San Cristóbal de las Casas, C.P. 29290. Chiapas, MÉXICO.
amolina@sclc.ecosur.mx; jleon@sclc.ecosur.mx

RESUMEN

Este trabajo explora los patrones de distribución y abundancia de la Familia Papilionidae en un paisaje fragmentado del Sur de México. Basado en la ejecución de transectos fijos distribuidos de forma estratificada en un paisaje heterogéneo, se cuantificaron las asociaciones especie-hábitat y abundancias locales por hábitat para las especies de la comunidad de Papilionidae. Relacionamos los datos de abundancia y ocupación local con datos de distribución nacional, movilidad y especialización ecológica (obtenidos a partir de la consulta a los especímenes depositados o referidos en colecciones entomológicas nacionales y datos publicados) para las especies de Papilionidae registradas en San Fernando, Chiapas. Se ejecutaron un total de 1,319 transectos, durante 18 meses de muestreo entre 2001 y 2002. Durante este periodo se registraron 15 especies de Papilionidae, aunque la información sobre datos de distribución nacional y regional registrados para el grupo sugieren que cuatro especies más (*Battus ingenuus, Parides erithalion, Parides photinus* y *Mimoides thymbraeus*) podrían registrarse en el paisaje de estudio. La abundancia local ejerció un efecto positivo sobre la distribución local (r^2=0.925 y P=0.001). La especialización ecológica ejerció un efecto significativo sobre la distribución nacional (r^2=0.510, P=0.030), pero no sobre la distribución local (r^2=0.409, P=0.092). En contraste, la movilidad no ejerció influencia alguna sobre la distribución nacional o local ni sobre la abundancia local (r^2=0.307, P=0.216; r^2=0.100, P=0.692 y r^2=0.046 P=0.857 respectivamente). En tanto, no se identificó una relación significativa entre la distribución local y la distribución nacional de las especies (r^2=0.313 y P=0.256). Los patrones de distribución-abundancia reconocidos para la comunidad de Papilionidae en San Fernando son comparables con lo citado para otros taxones en otras regiones del mundo. Sin embargo, el efecto de la especialización ecológica y la movilidad sobre la distribución y abundancia es poco claro y puede ser el resultado de un efecto combinado entre la percepción de las especies y la estructura y composición del paisaje actual. El paisaje fragmentado actual puede afectar la distribución de los recursos y áreas de reproducción de los Papilionidae, y con ello modificar la percepción de las especies –aun las móviles y relativamente comunes, respecto de aquellas especies que ocurren en sitios relativamente conservados.

Palabras Clave: Papilionidae, abundancia, distribución, amplitud de nicho, movilidad, San Fernando, Chiapas

ABSTRACT

This paper studies the distribution-abundance relationships of the Family Papilionidae in a fragmented landscape of Southern Mexico. Fixed transect routes were walked throughout a fragmented landscape, and based on this effort species-habitat associations and local abundance per habitat type were assessed

for all species of the Papilionidae community. We related local Papilionidae abundance and distribution data with data on national distribution, mobility and ecological specialization (data obtained from curated specimens or records from National collections and published data). A total of 1,319 transects were walked during 18 months of sampling effort between 2001 and 2002. Fifteen species of Papilionidae butterflies were recorded at the landscape studied, but previous information on national and regional distribution maps, suggested that four additional species (*Battus ingenuus, Parides erithalion, Parides photinus* and *Mimoides thymbraeus*) could be registered in the study area. Local abundance had a positive effect on local distribution (r^2=0.925 P=0.001). Ecological specialization had a significant effect on national distribution data (r^2 =0.510, P=0.030), but not at the local scale (r^2=0.409 P=0.092). In contrast, the mobility had no influence on national or local distribution neither on local abundance (r^2=0.307, P=0.216; r^2=0.100, P=0.692 and r^2=0.046 P=0.857, respectively). We failed to find a significant relationship between the local distribution and the national distribution (r^2=0.313 and P=0.256). The distribution-abundance relationships recognized in this work are comparable with those reported for other taxa in other regions. However, the effects of ecological specialization and mobility on distribution and abundance patterns can be the result of combined effects between species perception and the structure and composition of modern landscapes like San Fernando. Heavily fragmented landscapes could likely affect resource availability and breeding sites for many species including Papilionidae, and hence species perception –even mobile and common species- could particularly be different compared to those species living in relatively pristine habitats.
Key Words: Papilionidae, abundance, distribution, niche breadth, mobility, San Fernando, Chiapas.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los factores que determinan la distribución y la abundancia de las especies ha sido uno de los aspectos mejor estudiados en ecología de comunidades de los últimos 20 años (Gaston y Blackburn 2000). Se ha demostrado que existe una relación positiva entre la distribución y abundancia para una variedad de taxones, por ejemplo insectos (Gaston y Lawton 1988; Hasnki *et al.* 1993; Gutiérrez y Menéndez 1997; Krüger y McGavin 2000), peces (Pyron, 1999), anfibios (Murray *et al.*1998), aves (Gaston y Blackburn, 1996; Blackburn *et al.*1997), mamíferos (Blackburn *et al.*1997; Johnson, 1998). Varias hipótesis, entre ellas, el efecto del muestreo, las relaciones filogenéticas de las especies, la posición del área de estudio dentro del área de distribución, la amplitud de nicho, la disponibilidad del recurso, la selección del hábitat, la dinámica de metapoblaciones y los ciclos de vida se han propuesto como variables que pueden ser auxiliares en la interpretación de las relaciones de distribución y abundancia (Gaston *et al.* 1997). Aunado a esto, se ha demostrado que ciertas variables como el tamaño del cuerpo, la movilidad, la amplitud de nicho y la disponibilidad del recurso, tienen efectos importantes sobre la distribución y abundancia de las especies (Juanes, 1986; Gutiérrez y Menéndez, 1997; Gregory y Gaston, 2000; Brändle *et al.* 2002; Komonen, *et al.* 2004). La gran mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en ambientes paleárticos y neárticos, (Brown, 1984; Gaston y Lawton, 1988; Hanski *et al.* 1993; Cowley *et al.* 2001a; Cowley *et al.* 2001b; Brändle *et al.* 2002; Kotze *et al.* 2003). Sin embargo, en ambientes tropicales, donde la gran mayoría de las especies ocurren y donde la transformación del ambiente potencialmente ha generado cambios profundos en los patrones de distribución y abundancia, los patrones emergentes han sido cuantificados de forma incipiente (sin embargo ver Arita *et al.* 1990; 1997 para una revisión de ejemplos

con mamíferos). Más aún, es sumamente escasa la evidencia acerca de la relación entre la distribución y abundancia y el efecto de ciertas variables ecológicas para los grupos mayoritarios (insectos).

El reconocimiento de los patrones de distribución y abundancia a escalas espaciales y temporales, en ambientes fuertemente fragmentados, es una herramienta útil para conocer: 1. El funcionamiento de las comunidades que allí ocurren. 2. La forma en como la estructura de los paisajes puede generar percepciones distintas en determinadas especies o gremios particulares. 3. La posibilidad de predecir cambios espacio-temporales (para determinados hábitats en el paisaje) de especies o gremios y, 4. La detección de aquellas especies vulnerables o con requerimientos específicos que sugieran estrategias para su conservación o manejo (Gaston y Blackburn, 2000).

Este trabajo evalúa la relación entre la distribución y abundancia de una familia de lepidópteros diurnos que incluye especies con distinto grado de especialización ecológica y capacidad de dispersión. Estudiamos el efecto que la movilidad y la especialización ecológica tienen sobre los patrones de distribución y abundancia del grupo Papilionidae (Insecta: Lepidoptera) a una escala local y nacional; específicamente intentamos responder a las siguientes preguntas: ¿Son las especies de Papilionidae más abundantes, las más ampliamente distribuidas a una escala local y nacional?, ¿el tamaño del cuerpo y la amplitud de nicho son variables que pueden explicar la distribución y abundancia de los Papilionidae? y ¿existe alguna relación entre la distribución local y la distribución nacional de estas mariposas?

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en el sureste de México, en el Municipio de San Fernando, Chiapas (referida en adelante como «San Fernando», Fig. 1). Comprende una extensión aproximada de 22 km^2. La mayor parte del área está cubierta por fragmentos con asociaciones en distinto grado de sucesión vegetal, potreros y sistemas agrosilvopastoriles, aunque persisten fragmentos de selva baja caducifolia, selva tropical subperennifolia y encinares tropicales. León-Cortés *et al.* (2004) y Pinkus Rendón *et al.* (2006) ofrecieron una descripción detallada de los hábitat reconocidos y cuantificados en San Fernando. La designación de los hábitats se ha basado en el reconocimiento de los sitios donde una variedad de artrópodos (incluidos los lepidópteros) ocurren durante la etapa larval o adulta, en éste (Pérez-Espinoza 2001; Molina-Martínez 2002; León-Cortés *et al.* 2004; Rosas-Aguirre 2004) y otros paisajes (Brown *et. al.* 1981; Grill y Clearly 2003).

Establecimiento de transectos fijos

Se establecieron transectos fijos (Pollar y Yates 1993) en cada uno de los 20 tipos de hábitat reconocidos en el área de estudio. El uso de transectos fijos para la cuantificación de los cambios o asociación de las especies respecto del hábitat representa

una herramienta útil en el contexto de las evaluaciones poblacionales y de conservación de especies de lepidópteros (Thomas, 1983; Pollard y Yates, 1993; Caldas y Robbins, 2003; León-Cortés *et al*. 1999; 2000). Consiste en la definición de una ruta (transecto) a lo largo del área o hábitat de muestreo. El transecto puede visitarse de forma periódica (*e.g*. cada semana o diez días). En nuestro estudio procuramos estandarizar la capacidad y habilidad de los observadores para distinguir a las mariposas al vuelo. Para ello, ambos autores ejecutamos transectos previo a los censos definitivos durante un periodo de tres meses durante el verano del año 2000. De este modo, se garantizó que la identificación de los lepidópteros durante los censos fuese adecuada.

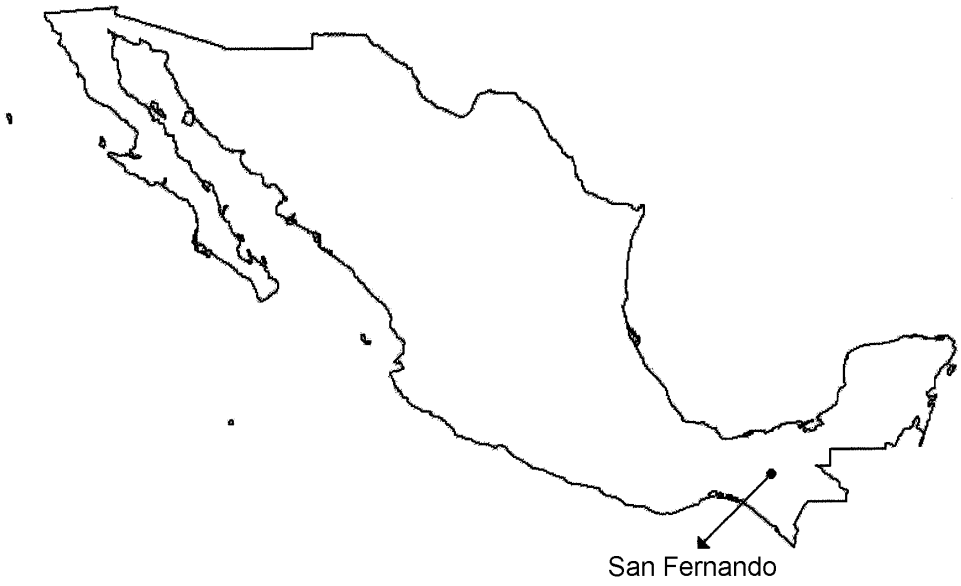


Figura 1
Localización del área de estudio.

Censos poblacionales

Se establecieron de dos a cinco transectos por hábitat, lo que incluyó un total de 63 transectos, se procuró que el número de transectos empleado para cada tipo de hábitat reflejara adecuadamente la variación en abundancia de las especies de Papilionidae. Los transectos fueron ejecutados en 21 ocasiones de Agosto del 2001 a Octubre del 2002, para un total de 1,319 transectos. En nuestra experiencia, este tipo de censos ha sido raramente empleado en México y dada la intensidad del muestreo y que los censos incluyeron de forma completa los ciclos de vida de la comunidad de mariposas en cuestión, los resultados deben reflejar fielmente el patrón de distribución y la abundancia de las mariposas (volveremos a este punto en la discusión). Los censos se llevaron a cabo de

10:00 a 16:00 hrs. bajo condiciones de temperatura y humedad ideales para la observación de mariposas activas (Pollard y Yates, 1993; Tyler *et al.* 1994). Las mariposas se observaron de manera directa o con ayuda de binoculares (Bausch & Lomb® 7 X 26). Eventualmente los individuos fueron capturados con una red entomológica aérea y se identificaron empleando guías de campo especializadas (De Vries, 1987; Llorente-Bousquets *et al.* 1997). La identificación de los organismos no representó mayor dificultad, ya que la mayoría de las mariposas de este grupo son conspicuas y presentan características externas que permiten su identificación. Como parte de una colección de referencia, se sacrificaron de uno a tres ejemplares por especie para prepararlos e ingresarlos a la colección entomológica de ECOSUR, San Cristóbal de las Casas (ECOSC-E).

Distribución local

Para medir la distribución local de los Papilionidae en San Fernando, se obtuvo la proporción ocupada del número total de hábitats por cada especie en el área de estudio. La ocupación de una especie en cada hábitat se determinó cuando al menos se observó, en promedio, a un individuo durante el periodo total de muestreo (Cowley *et al.* 1999; León-Cortés *et al.* 1999, 2000).

Distribución Nacional

Se emplearon los datos de distribución nacional citados por Llorente-Bousquets *et al.* (1997), que incluyeron un total de 16,216 registros curatoriales para México, así como los datos contenidos en la colección entomológica de ECOSUR, San Cristóbal de las Casas (ECOSC-E) que incluyeron un total de 180 registros para el total de las especies de Papilionidae encontradas en el área de estudio. Los datos de distribución a una escala nacional fueron proyectados en una retícula de 100 km x 100 km. Empleamos este tamaño de cuadrícula porque estudios previos en México (Oñate-Ocaña *et al.* 2000) y otras regiones del mundo (Heads, 1997) han sugerido esta escala «gruesa», como una guía adecuada para describir la distribución de especies a una escala geográfica. El número total de cuadros ocupados por cada especie representó una medida de la distribución nacional (Fig. 2).

Abundancia Local

Para disponer de una medida estándar de la densidad de mariposas adultas en cada hábitat, el número de individuos registrado en cada transecto se expresó como el número de individuos por transecto. Cuando en el hábitat se designó más de un transecto se obtuvo el promedio de la abundancia del número de individuos observados (Thomas 1983). Se empleó el promedio de las abundancias por hábitat en San Fernando durante el periodo total del muestreo como una medida ponderada de la abundancia local.

Movilidad

Aunque algunas variables como el desarrollo de los músculos torácicos puede relacionar la capacidad de movimiento para una variedad de insectos, su cuantificación puede ser complicada, por lo tanto es razonable considerar que la medición de algún elemento motriz proporciona información confiable sobre la movilidad de insectos (Gutiérrez

y Menéndez 1997). Se calculó el perímetro del ala superior derecha de por lo menos 30 ejemplares de cada especie de Papilionidae registrada en San Fernando. Los datos fueron obtenidos a partir de la revisión y medición (empleando un Vernier digital Mitutoyo®) de ejemplares de la colección entomológica ECOSUR, San Cristóbal de las Casas (ECOSC-E) y del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Debido a que es posible que el tamaño de los individuos varíe dependiendo de la posición del área de distribución de una especie dada (Miller, 1991), decidimos solo cuantificar la medición de alas de individuos provenientes de la región sur de México.

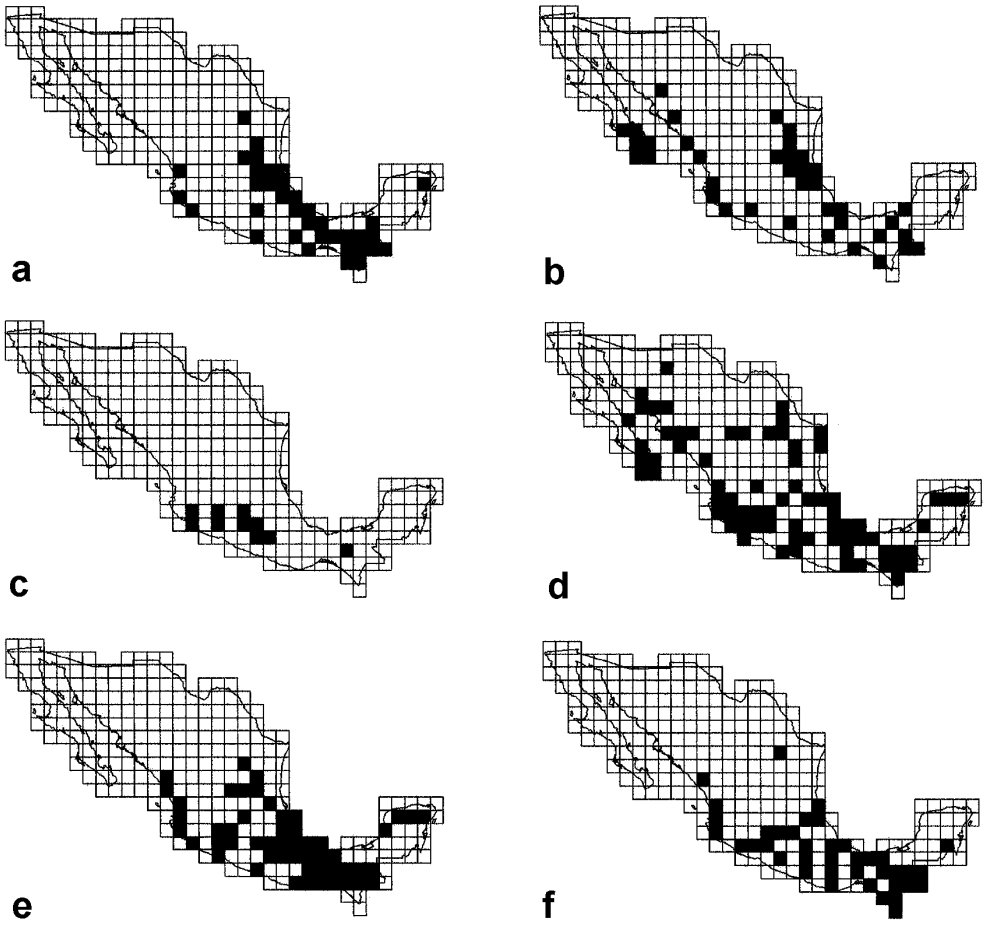


Figura 2
Distribución nacional de las Papilionidae registradas en este trabajo en México. a) *Heraclides anchisiades*, b) *Papilio astyalus*, c)*Baronia brevicornis*, d)*Heraclides cresphontes*, e) *Protographium epidaus*, f) *Parides eritalion.*

Especialización Ecológica

Para obtener una medida de la especialización ecológica por especie, se cuantificó el número de huéspedes empleado por cada especie a lo largo del área de distribución geográfica. Los datos del número de especies de plantas registradas como huéspedes para la comunidad de Papilionidae fueron obtenidos de Tyler *et al.* (1994) y De Vries (1987). Se calculó la proporción del número de plantas huéspedes utilizadas por cada especie con respecto al número total de huéspedes registrados para la comunidad de Papilionidae de San Fernando (Gutiérrez y Menéndez, 1995; Cowley *et al.* 2001b).

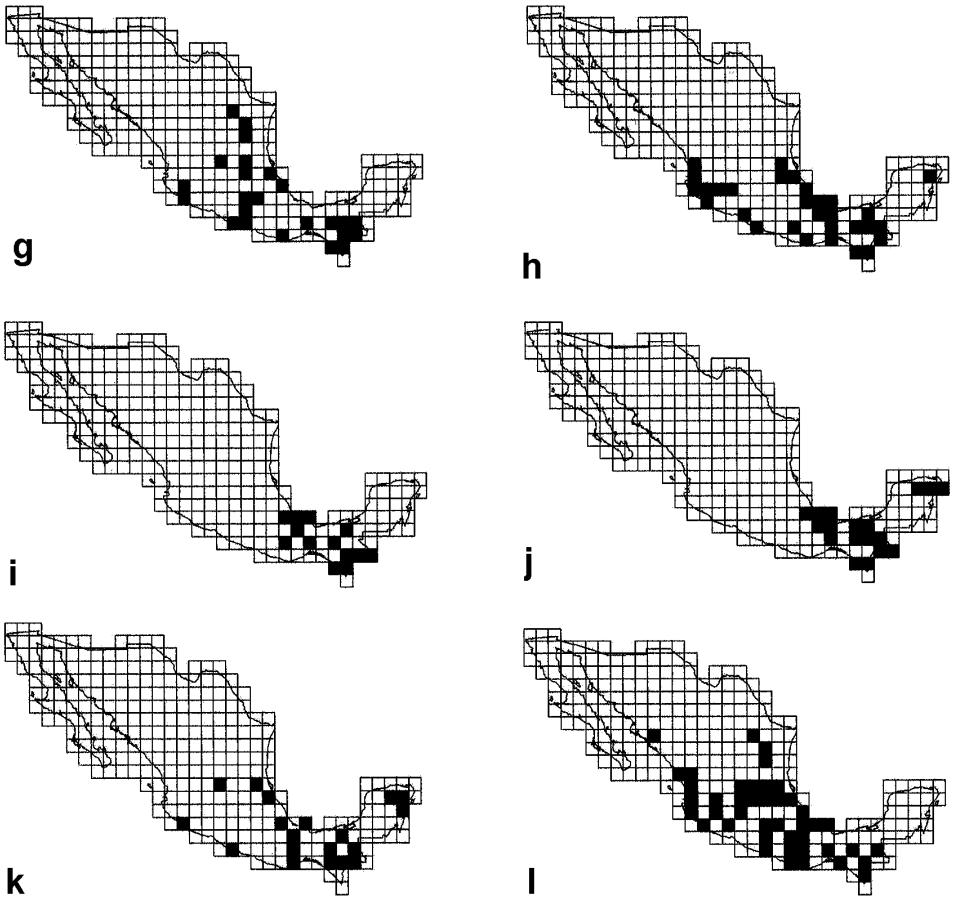


Figura 2

Continuación. g) *Heraclides erostratus*, h) *Mimoides ilus*, i) *Battus ingenuus*, j) *Parides iphidama*s, k) *Protesilaus macrosilaus pentesilaus*, l)) *Heraclides pharnaces*

Especies ausentes

Durante los últimos 30 años, *Battus ingenuus*, *Parides erithalion*, *Parides photinus* y *Mimoides thymbraeus*, han sido citadas como especies residentes para la región de la Depresión Central de Chiapas y en particular para el área de estudio (Llorente-Bousquets *et al.* 1997). Sin embargo, estas especies no han sido avistadas durante nuestros censos. Consideramos a tales especies como especies ausentes del área de estudio –si bien se calcularon los valores de especialización ecológica y movilidad para cada caso.

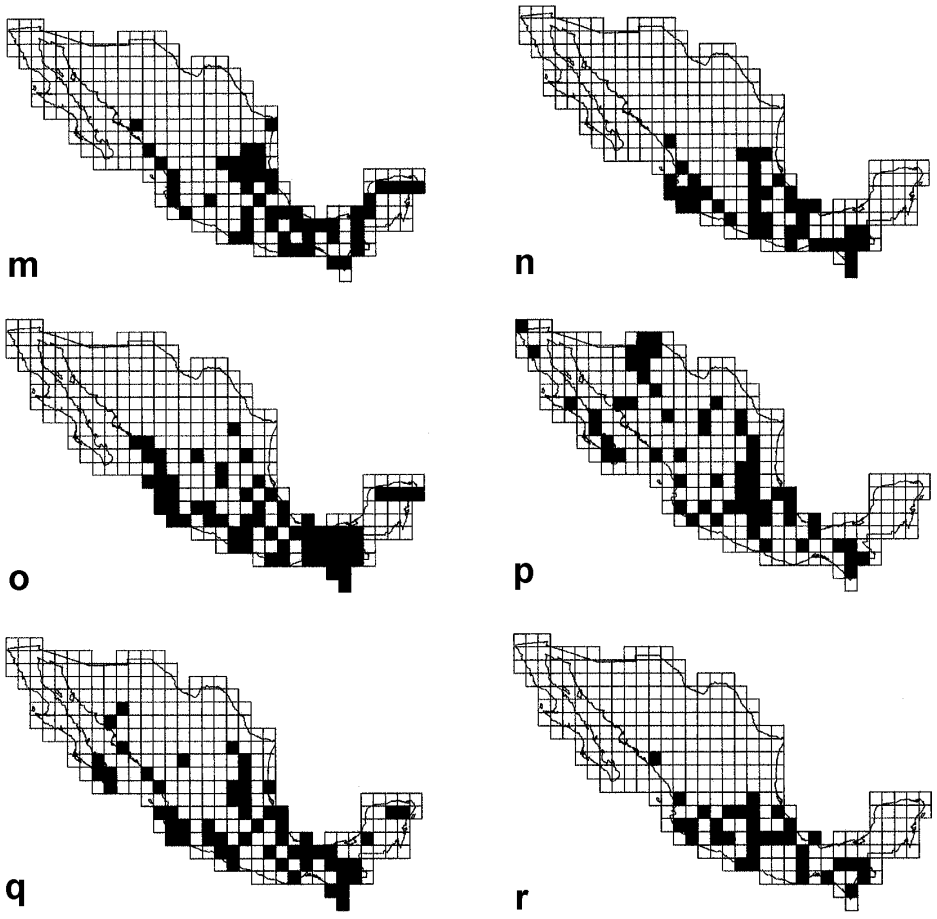


Figura 2

Continuación. m) *Protographium philolaus* n) *Parides photinus*, o) *Battus polydamas*, p) *Papilio polyxenes*, q) *Heraclides thoas*, r) *Mimoides tymbraeus.*

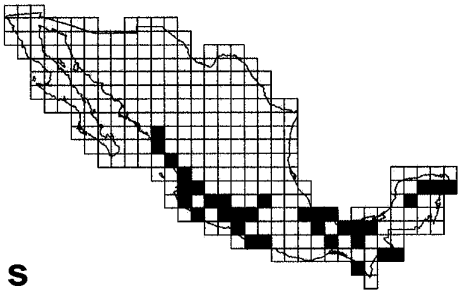


Figura 2
Continuación. s) *Battus laodamas*.

Diversidad e importancia relativa del hábitat en San Fernando

Con el fin de estimar la magnitud registrada del número de especies en San Fernando, se construyeron curvas de acumulación de especies para cada hábitat estudiado, asimismo, construimos una curva de acumulación de especies basándonos en el programa estadístico EstimateS© versión 7.5 (Colwell, 2005) para el paisaje de San Fernando. Lo anterior permitió examinar visual y estadísticamente el nivel de registro de especies para cada hábitat y para el paisaje como un todo. En adición, empleamos los datos de abundancia por especie y la riqueza específica registrada por hábitat para construir índices de diversidad de Shannon – Wiener (Magurran, 1988), y examinar la importancia relativa de cada hábitat en cuanto a la diversidad de Papilionidae contenida.

Relaciones de distribución-abundancia

Se construyeron regresiones lineales simples para determinar el efecto relativo de la abundancia local sobre la distribución local. Del mismo modo, relacionamos los valores estimados para el tamaño del cuerpo y la especialización ecológica y los de abundancia y distribuciones local y nacional. Por último, relacionamos los valores estimados de distribución local con aquellos estimados para la distribución nacional de los Papilionidae. Previo a los análisis, los valores de las variables dependientes e independientes fueron normalizados mediante transformaciones logarítmicas (Zar, 1999). Los análisis fueron ejecutados en el programa estadístico SPSS©.

RESULTADOS

Diversidad de Papilionidae e importancia relativa de los hábitats

Se registraron 15 especies de mariposas de la familia Papilionidae en San Fernando (Cuadro 1), en 1,319 transectos durante 90 días de muestreo en el periodo 2001 - 2002. Los valores observados ± los intervalos de confianza (95%) obtenidos para las curvas de acumulación de especies por tipo de hábitat se muestran en el cuadro 2.

La curva de acumulación de especies en el paisaje sugiere que el esfuerzo de muestreo en el paisaje de San Fernando ha sido suficiente para alcanzar un porcentaje

importante de la riqueza de Papilionidae incluida en el paisaje. La tendencia de la curva de acumulación de especies es asintótica y probablemente la adición esperada de especies nuevas representaría la ocurrencia de aquellas especies que hasta ahora hemos considerado como ausentes (Fig. 3). Hemos continuado el monitoreo de las poblaciones de Papilionidae en el área de estudio por espacio de por lo menos 24 meses posterior a los censos sistemáticos de este estudio, sin que hasta tal fecha se haya registrado ninguna especie nueva (León-Cortés *et al.* datos no publicados).

Cuadro 1

Número total de individuos avistados para 15 especies registradas y 4 especies potenciales en 20 tipos de hábitat en San Fernando, Chiapas, durante 2001 – 2002

Especie	# de individuos por 100 mts. de transecto	Especialización ecológica	Perímetro del ala en cm.	# de hospederos	Ocupación nacional	Ocupación en el paisaje
Baronia brevicornis	6.94	0.027	79	1	6	0.2
Battus laodamas	0.79	0.055	109.9	2	33	0.2
Battus polydamas	2.45	0.166	108.09	6	63	0.15
Calaides astyalus	0.44	0.083	123.90	3	38	0.1
Heraclides cresphontes	13.04	0.111	129.19	4	72	0.65
Heraclides thoas	10.55	0.083	125.61	3	56	0.70
Mimoides ilus	1.89	0.083	98.37	3	30	0.15
Parides iphidamas	13.32	0.138	97.30	5	18	0.65
Protesilaus macrosialus	2.68	0.027	121.92	1	19	0.05
Protographium epidaus	15.46	0.083	97.97	3	52	0.65
Protographium philolaus	0.58	0.138	96.46	5	52	0.05
Papilio polyxenes	20.31	0.166	102.60	6	61	0.55
Priamides anchisiades	5.12	0.083	111.17	3	36	0.3
Priamides erostratus	0.15	0.083	128.86	3	24	0.05
Priamides pharnaces	2.59	0.083	117.99	3	43	0.2
Battus ingenuus	0	0.083	112.65	3	13	0
Parides erithalion	0	0.055	95.25	2	39	0
Parides photinus	0	0.055	102.82	2	43	0
Mimoides thymbraeus	0	0.055	107.16	2	33	0

Por otra parte, el hábitat que contuvo mayor diversidad de Papilionidae fue la vegetación sabanoide, seguido por los «Quebrachales», el bosque secundario y el potrero arbolado (Cuadro 3). La vegetación nativa remanente que contuvo hábitats como el bosque tropical mediano y hábitats riparios –aunque registraron valores de diversidad relativamente bajos- albergaron especies más sensibles a la perturbación (*Priamides erostratus, Protesilaus mascrosilaus*).

Cuadro 2
Valores de riqueza y de intervalos de confianza (95%) para cada uno de los hábitats en San Fernando, Chiapas, obtenidos a partir de EstimateS versión 7.5 (Colwell, 2005)

Hábitat	Especies observadas	IC (95%) -	IC (95%) +
Cafetal	1	1	1
Suburbano	5	4.22	5.78
Camino de terracería	6	3.69	8.31
Bosque tropical mediano	3	0.61	5.39
Cerca viva	4	2.27	5.3
Bosque secundario	8	5.29	10.71
Sistemas agropastoriles	5	2.74	7.26
Quebrachal	8	6.17	9.83
Acahual arbustivo	6	4.19	7.81
Urbano	6	5.05	6.95
Potrero arbolado	8	3.88	12.12
Acahual arbóreo	4	1.63	6.37
Cultivo	3	1.31	4.69
Potrero	2	0.77	3.23
Cantera	1	1	1
Ripario	6	3.87	8.13
Encinar tropical	3	0.86	5.14
Vegetación sabanoide	8	6.17	9.83
Fondo de cañada	1	1	1
Bosque tropical bajo	3	0.86	5.14

Distribución de los Papilionidae en San Fernando

La distribución local, medida como la proporción de ocupación en el paisaje de la comunidad de Papilionidae se observa en la figura 4. Especies generalistas como *Heraclides thoas, Heraclides cresphontes*, *Protographium epidaus* y *Papilio polyxenes,* ocuparon una mayor proporción del paisaje (0.7, 0.65, 0.65, 0.55 respectivamente), mientras que especies como *Protesilaus macrosialus* y *Priamides erostratus*, que han sido citadas como especies relativamente sensibles a la perturbación (*P*. *macrosilaus* asociada con hábitats riparios, De Vries, 1987; *P. erostratus* asociada con bosques maduros, Tyler *et al.* 1994),

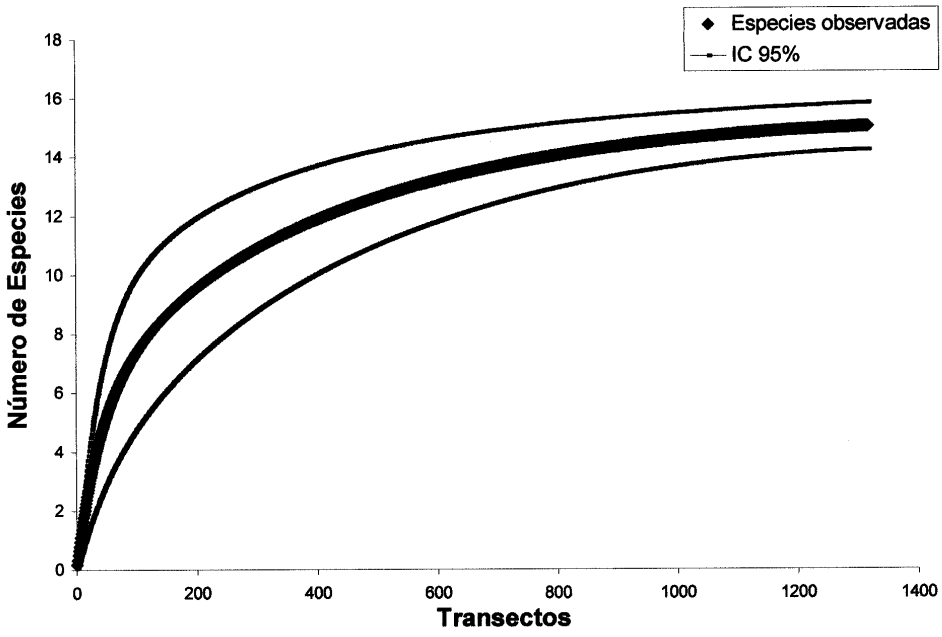


Figura 3
Curva de acumulación de especies en el paisaje de San Fernando.

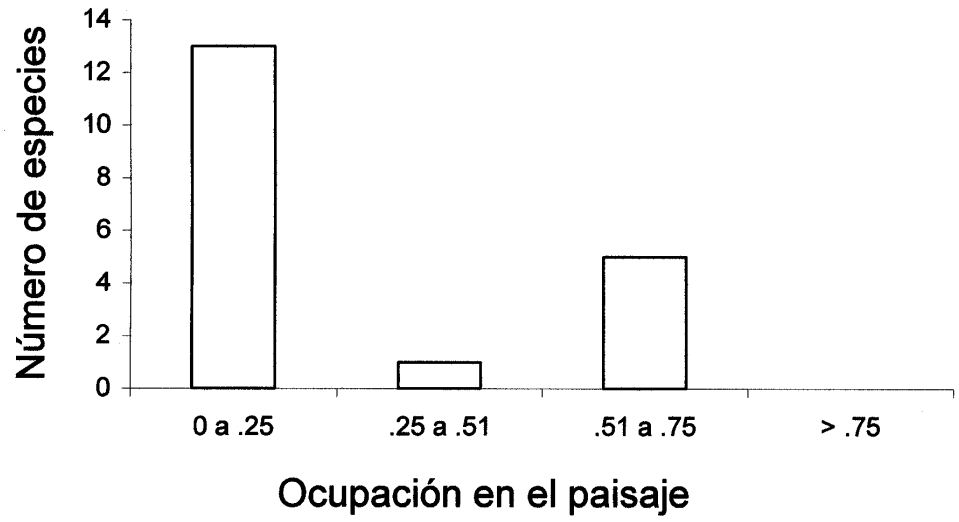


Figura 4
Proporción de ocupación en el paisaje por la comunidad de Papilionidae de San Fernando.

presentaron valores de ocupación en el paisaje relativamente bajos (0.05 para ambas especies).

Cuadro 3

Diversidad de especies de mariposas, abundancia, riqueza, área y número de transectos para cada tipo de hábitat en San Fernando durante 2001 – 2002.

Hábitat	Índice de Diversidad de (Shannon)	Abundancia total	Riqueza	Área (Ha)	No. de transectos
Cafetal	0.066	1	1	5	42
Suburbano	0.811	20	5	145	84
Camino de terracería	0.833	17	6	41	82
Bosque tropical mediano	0.199	3	3	57	42
Cerca viva	0.397	7	4	30	63
Bosque secundario	1.423	49	8	106	105
Sistemas agropastoriles	0.425	7	5	569	105
Quebrachal	1.520	39	8	39	62
Acahual arbustivo	0.908	20	6	162	84
Urbano	0.956	21	6	71	63
Potrero arbolado	1.032	21	8	118	84
Acahual arbóreo	0.265	4	4	87	42
Cultivo	0.318	6	3	46	63
Potrero	0.132	2	2	170	84
Cantera	0.112	2	1	19	42
Ripario	0.669	12	6	22	42
Encinar tropical	0.422	9	3	114	83
Vegetación sabanoide	1.782	91	8	40	42
Fondo de cañada	0.112	2	1	24	63
Bosque tropical bajo	0.318	6	3	243	84

Más del 60% del total de las especies mostraron abundancias totales iguales o menores a cuatro individuos por transecto / hábitat, en tanto que solo una especie (*Papilio polyxenes*) registró más de 20 individuos por transecto (Fig. 5).

Relaciones de distribución – abundancia.

Se identificó un efecto positivo de la abundancia local sobre la distribución local de los Papilionidae (Fig. 6). Los valores de especialización ecológica de las especies de estudio se relacionaron de forma positiva con la distribución nacional (r^2 = .510 y P = .030, Fig. 7a), de forma marginal con la distribución local (r^2 = .409 y P = .092, Fig. 7b), pero no con la abundancia (r^2 = .371 y P = .129, Fig. 7c). Los valores de movilidad no se relacionaron con la distribución nacional de las especies de Papilionidae (r^2 = .307, P = .216, Fig. 8a), o la distribución local (r^2 = .100, P = .692, Fig. 8b), ni con la abundancia (r^2 = .046, P = .857, Fig. 8c). Los valores de la distribución local de los Papilionidae no

se relacionaron de forma significativa con los valores de distribución nacional (r^2=0.313 y P=0.256, Fig. 9). Sin embargo, la forma de la regresión sugiere una tendencia positiva, lo que es comparable con los resultados registrados para mariposas en otros ambientes.

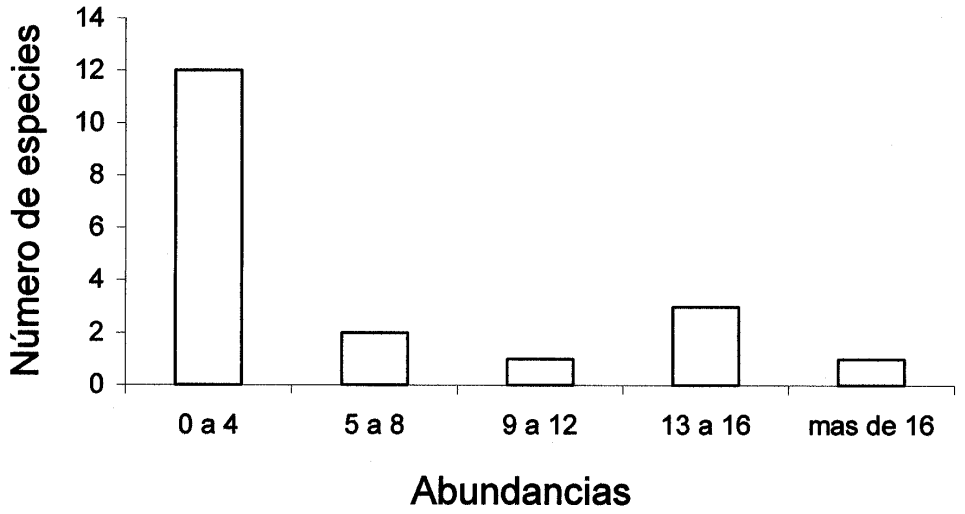


Figura 5
Abundancias registradas para la comunidad de Papilionidae de San Fernando durante el periodo 2001-2002.

DISCUSIÓN

Relaciones de distribución-abundancia.

La relación positiva entre la distribución y abundancia registrada para los Papilionidae de San Fernando es comparable con lo citado para otros taxones, por ejemplo: mamíferos, aves y peces (Blackburn *et al.*1997; Pyron, 1999). Gaston y Blackburn (1997), han propuesto que el error de muestreo y la posición dentro del área de distribución geográfica, podrían ser variables que influyen sobre las relaciones de distribución–abundancia. No consideramos que las relaciones citadas hayan sido producto de algún artefacto del muestreo o de la posición del área geográfica. Primero, el esfuerzo de muestreo en San Fernando (1,319 transectos en dos años) sugiere que no existen sesgos en los valores de abundancia relativa registrados para los Papilionidae. Los censos se llevaron a cabo durante los picos poblacionales de las especies de estudio al menos durante un par de años (quizás más de dos generaciones). Segundo, la posición del área de estudio con respecto al área geográfica de distribución de las especies estudiadas no parece generar variaciones importantes en cuanto a la dinámica poblacional de las Papilionidae de San Fernando. La mayoría de las especies estudiadas alcanza sus límites de distribución hacia el centro y norte de la República

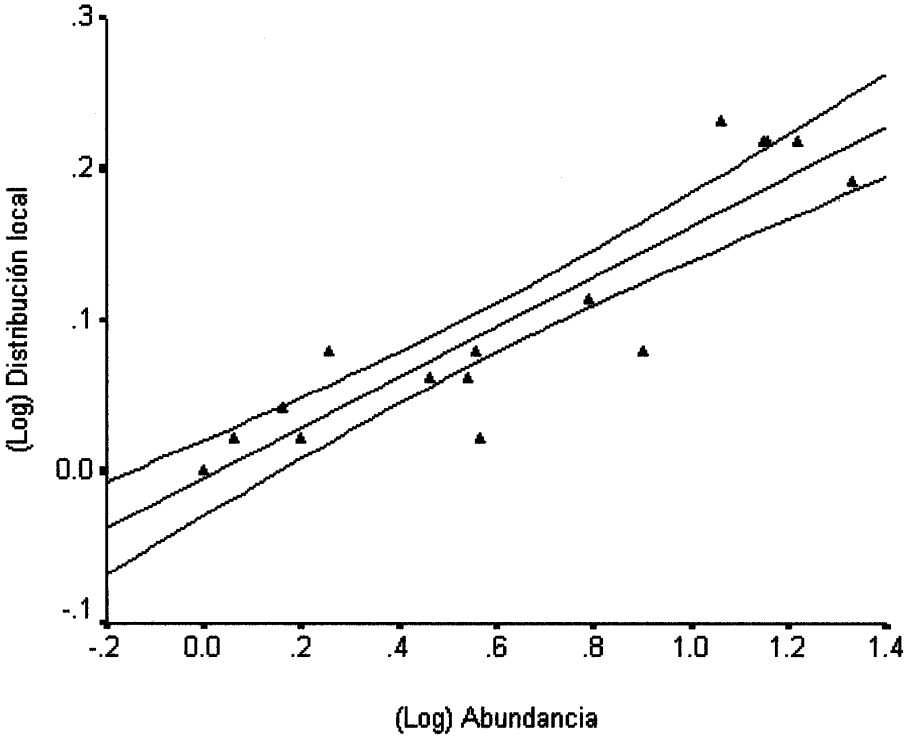


Figura 6
Relación entre la distribución y la abundancia de los Papilionidae en San Fernando (r^2 = .925 y P < .001).

Mexicana (Tyler *et al.* 1994), lo que hace suponer que la disponibilidad del recurso y su dinámica particular no ejerzan un efecto significativo sobre las abundancias que se registraron en San Fernando. En todo caso, suponemos que la estructura y composición modificadas del paisaje en San Fernando pueden generar dinámicas particulares sobre las poblaciones de estudio, por ejemplo, en cuanto a la disponibilidad y localización del hábitat y su persistencia (ver adelante). No consideramos que la posición geográfica de la zona de estudio imponga restricciones importantes sobre las dinámicas poblacionales específicas. Estudios similares con escarabajos (Carabidae) europeos han citado que la amplitud de nicho se relacionó de forma positiva con la distribución y la abundancia, descartando el efecto del muestreo, la dependencia filogenética de las especies, y la posición dentro del rango de distribución (Kotze *et al.* 2003), mientras que la disponibilidad y uso del recurso (probablemente afectada por la estructura y composición del paisaje) y los ciclos de vida (por ejemplo, para el caso de ciertos grupos de ranas australianas) pueden explicar los patrones de distribución y abundancia (Murray *et al.* 1998).

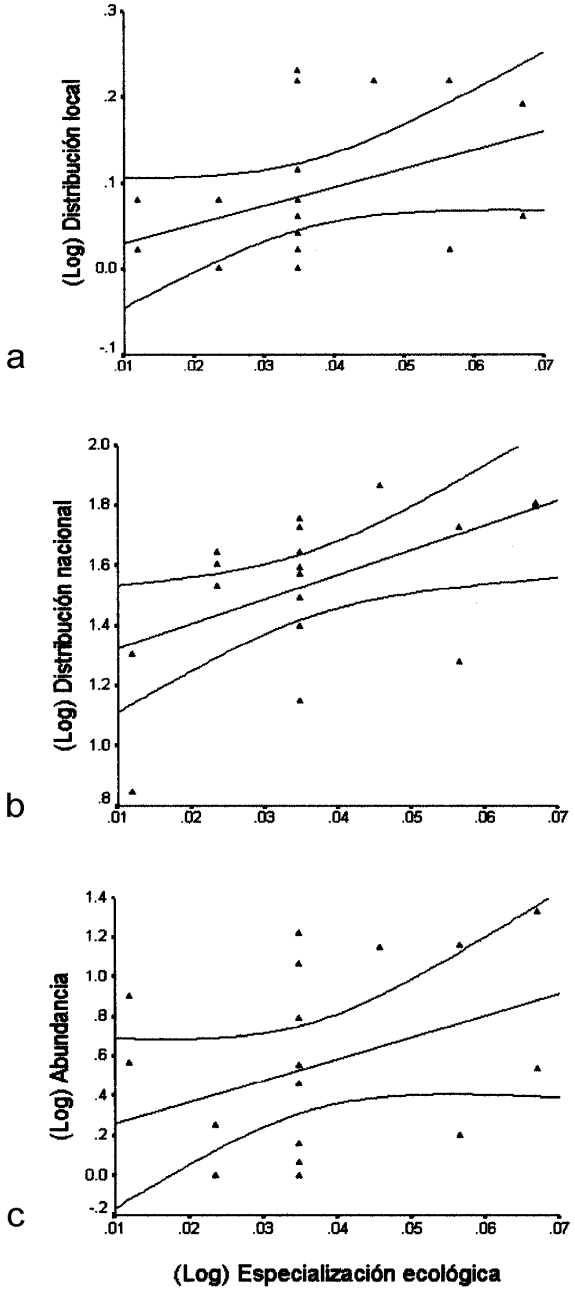


Figura 7

Relación de la especialización ecológica con: a) la distribución nacional, b) la distribución local y c) la abundancia de los Papilionidae de San Fernando.

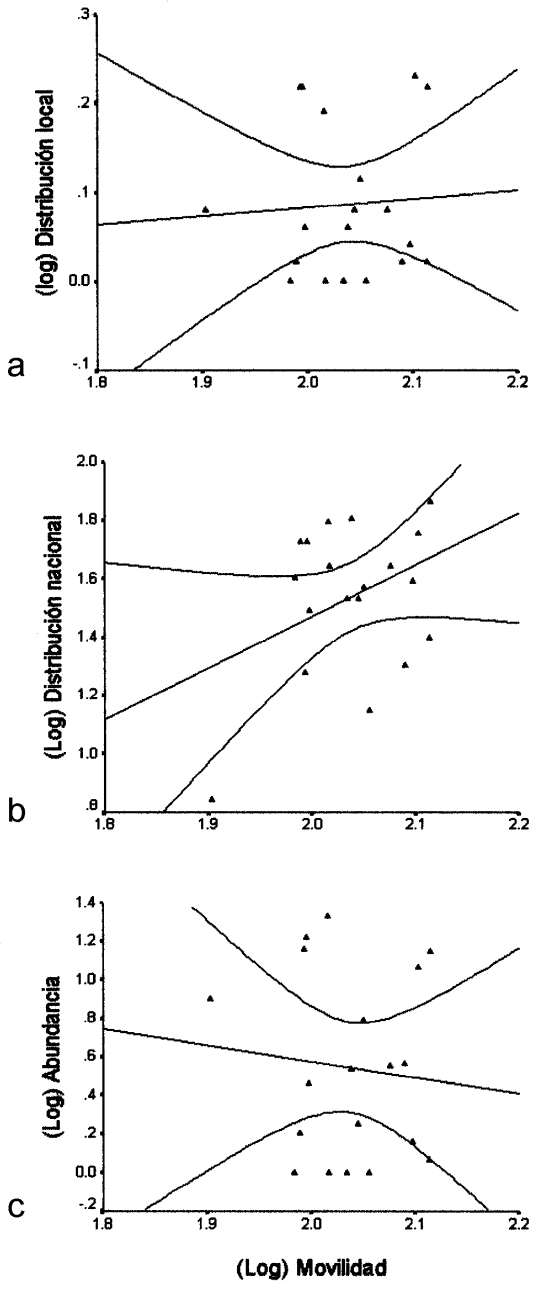


Figura 8

Relación de la movilidad con: a) La distribución nacional, b) Distribución local y c) Abundancia de los Papilionidae de San Fernando.

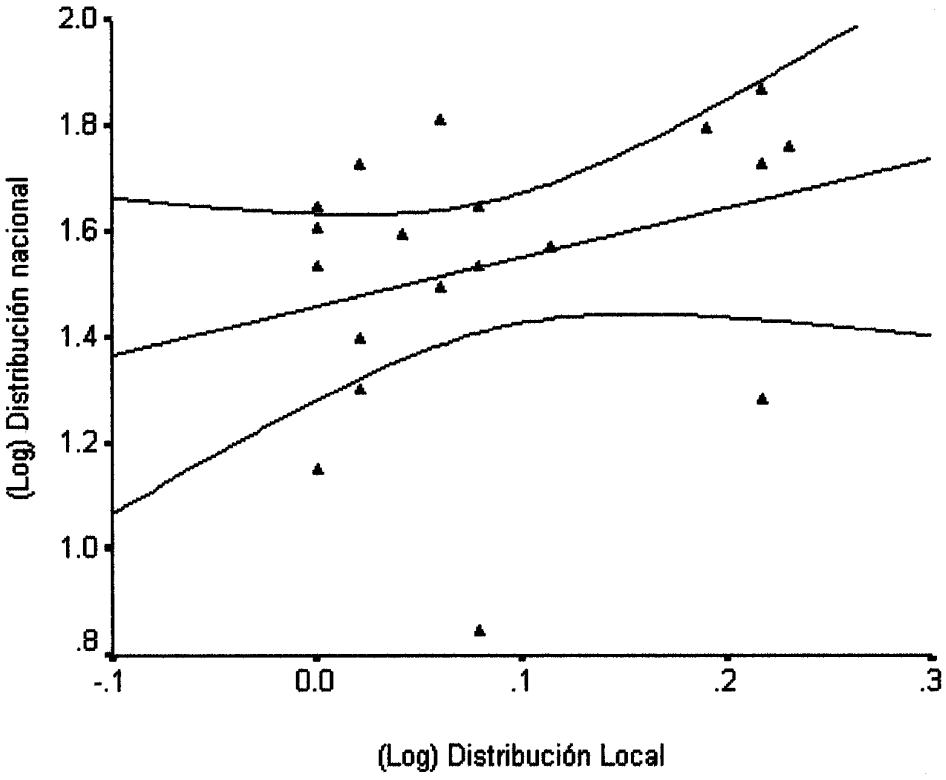


Figura 9
Relación entre la distribución local y la distribución nacional de los Papilionidae registrados en San Fernando (r^2 = .313 y P = .256)

Por otra parte, la movilidad y la especialización ecológica no parecen estar relacionadas con la distribución ni con la abundancia. El efecto de la amplitud de nicho sobre la distribución y abundancia de mariposas ha sido bien documentado (Gutiérrez y Menéndez, 1995; Quinn *et al.* 1997; Cowley *et al.* 2001b). Nuestros resultados sugieren que la especialización ecológica tiene un efecto significativo sobre la distribución nacional de la comunidad de Papilionidae, aunque no fue el caso a una escala local. Brown (1984) ha sugerido que las especies con nichos amplios (en este caso aquellas especies cuyas larvas se alimenten de varias especies de plantas huéspedes), tendrían una mayor abundancia y distribución que aquellas especies que posean nichos más reducidos. Sin embargo, esto también puede indicar que otras variables ligadas a la amplitud de nicho, tales como el uso del recurso, la disponibilidad del recurso y la adaptación local de los organismos, influyen de manera importante sobre la abundancia y distribución local de estas mariposas (Brown *et al.* 1981; Quinn *et al.* 1997; Gregory y Gaston, 2000).

Por último, no encontramos una relación estadísticamente significativa entre la distribución local y la distribución nacional para los Papilionidae de San Fernando. Cowley *et al.* (2001a) y Brandle *et al.* (2002), demostraron que gremios de mariposas en dos regiones de Europa han registrado una relación significativa entre la distribución local y la distribución nacional, aunque tal relación parece ser menos clara al incluir escalas espaciales mayores (datos de distribución de las especies a una escala continental). Creemos que a un nivel geográfico, la estimación de las áreas de distribución en áreas complejas como las de nuestro país (debido a la topografía accidentada y la consecuente variedad de ambientes) y a que el esfuerzo de registro para ciertas regiones de nuestro país ha sido diferencial, hace muy difícil disponer de mapas de distribución lo suficientemente confiables para un número importante de especies de mariposas y otros insectos (Llorente-Bousquets *et al.* 1996, 2000; Llorente-Bousquets y Morrone, 2002). Es probable que la inconsistencia de los datos de distribución a la escala nacional genere «ruido» en cuanto a la identificación de una posible relación para la distribución de los organismos. Es necesario enfatizar que los mapas de distribución a escalas locales y regionales requieren de un muestreo intenso y sistemático y que ciertas características biológicas de grupos de mariposas como los Papilionidae hacen difícil su cuantificación, por ejemplo, las abundancias relativas registradas para algunas especies de Papilionidae en San Fernando han sido incipientes [abundancia mínima registrada: *P. erostratus* 0.15 ± 0.007 EE (Error Estándar) organismos por transecto; abundancia máxima: *P. polyxenes* 20.31 ± 0.558 EE organismos por transecto; N= 1,329 transectos], los individuos viven en promedio de una a dos semanas y presentan poblaciones abiertas en las que los machos pueden patrullar áreas de hasta 10 km^2 (Brown *et al.* 1981), las abundancias absolutas no suelen pasar de algunas decenas o en algunas ocasiones de pocos cientos de organismos. Todo ello supone que en poblaciones abiertas y con individuos de gran movilidad, el número de individuos avistados puede ser relativamente bajo y que nuestro quehacer debe centrarse en completar los «huecos» en la distribución local (que determina el nivel de confiabilidad de los mapas de distribución geográfica) registrada para aquellas especies relativamente comunes y raras, antes de intentar examinar su relación con otras variables a una escala local.

La estructura del paisaje y su efecto sobre la distribución espacial de mariposas.

Los patrones de distribución local de organismos sensibles a la perturbación y fragmentación del hábitat (como los lepidópteros) deben experimentar cambios en su arreglo espacial cuando por razones de especificidad de hábitat y capacidad de movimiento, no suelen localizar todo el hábitat disponible en un ambiente fragmentado; este último puede localizarse en fragmentos diminutos y aislados. De este modo, la distribución observada de los adultos de las Papilionidae en San Fernando, puede ser más amplia que la distribución del éxito reproductivo (ver el caso de otro ejemplo de otras mariposas móviles y con el recurso distribuido de forma fragmentada: León-Cortés *et al*. 2000).

Dado que la mayoría de los paisajes actuales presentan altos niveles de fragmentación, la movilidad es una característica importante para la supervivencia de los organismos, ya que en teoría las especies de mayor movilidad tendrían la capacidad de llegar a lugares relativamente remotos y explotar recursos más distantes que las especies con intervalos de movilidad bajos; lo anterior determina el tamaño de las áreas de distribución de los organismos (Morse *et al.* 1988; Hanski *et al.* 1993; Komonen *et al.* 2004). Cowley *et al.* (2001a), demostraron para las mariposas británicas que las especies de mayor movilidad presentan abundancias menores y distribuciones mayores que las mariposas de menor movilidad, lo que es consistente con lo citado por Gutiérrez y Menéndez (1997) para los escarabajos carábidos de la península Ibérica. Sin embargo, en el caso de *Hamearis lucina* una mariposa británica especialista con estructura metapoblacional, León-Cortés *et al.* (2003), demostraron que un incremento en la movilidad puede tener un efecto negativo cuando las condiciones de fragmentación de paisajes actuales y artificiales sugieren que los individuos tienen mayores posibilidades de ser depositados en una matriz de hábitat inhóspita, a consecuencia de un incremento en las tasas de movilidad. En San Fernando, hemos identificado que *Baronia brevicornis*, una especie con requerimientos de hábitat específicos y cuyo hábitat está propenso a una dinámica constante por las actividades humanas presenta atributos (meta) poblacionales (León-Cortés *et al.* 2004; Pérez-Espinoza 2005). *Baronia brevicornis* no debe necesariamente ser el único caso donde el hábitat y su dinámica determine la dinámica espacio-temporal de las poblaciones de Papilionidae; es necesario recolectar mayores datos sobre la autoecología de especies que aparentemente persisten en paisajes fragmentados pero se conoce poco sobre su estrategia de supervivencia. Así, la dinámica de colonización y extinción de ciertas especies, influenciada por la aparición infrecuente del hábitat de reproducción adecuado, puede determinar la fracción ocupada del hábitat en un paisaje –es necesario considerar la dinámica particular de cada especie para interpretar los patrones de distribución y abundancia de especies en ambientes fragmentados. Sin embargo, la estructura poblacional típica identificada para este grupo de lepidópteros ha sido la «población abierta» (Tyler *et al.* 1994), lo que hace suponer que los individuos pueden tener la capacidad de movimiento a grandes distancias y que las tasas de recambio entre poblaciones son relativamente constantes. ¿Esto es cierto?

San Fernando es un paisaje dinámico que presenta cambios constantes generados en mayor medida por los patrones de uso de suelo de la región, y en menor medida por la dinámica y creación de hábitats a través de procesos de sucesión en el paisaje. Tales eventos pueden mermar poblaciones de especies poco tolerantes a la perturbación. Nuestros resultados demuestran que la distribución y abundancia de las Papilionidae de San Fernando no son variables independientes, que para organismos muy móviles y de amplia distribución como estas mariposas, la amplitud de nicho y la movilidad parecen tener poco poder explicativo de la distribución y abundancia en paisajes fragmentados. Como se ha registrado para otras especies de Papilionidae en otros ambientes (Brommer y Fred, 1999; Auckland *et al.* 2004), quizá la disponibilidad del recurso (néctar y plantas huéspedes) podría ser una variable que indicara de forma más aproximada cómo las

Papilionidae se agrupan y distribuyen en un paisaje determinado. Los hábitats de mayor importancia (en cuanto a su valor relativo de diversidad) para las Papilionidae en San Fernando incluyeron hábitats abiertos y/o fuertemente perturbados (Cuadro 2). Esto no implica que las acciones de conservación deban dirigirse hacia la implementación de este tipo de ambientes en el área de San Fernando, pues una proporción importante de las especies registradas incluyó a especies generalistas y recurrentes en ambientes relativamente perturbados: *Heraclides cresphontes, H. thoas, Papilio polyxenes, Priamides pharnaces* (Tyler *et al.* 1994). En tanto, las especies de Papilionidae menos abundantes y más sensibles a la perturbación registradas en el área como *Protesilaus macrosilaus* y *Priamides erostratus*, solo se registraron en ambientes primarios (vegetación riparia y bosque tropical mediano). Esto indica que para mantener una comunidad de Papilionidae relativamente estable, debemos poner énfasis en la conservación de los remanentes de hábitats original para albergar a especies sensibles, y dado que estos organismos son capaces de tolerar cambios a menor escala como la rotación en el uso de suelo, que a su vez promueve la desaparición y aparición de parches de hábitat, sería posible recomendar un manejo específico para los remanentes con hábitats naturales o semi-naturales; de esta manera podríamos prever que una proporción importante de la comunidad de Papilionidae de San Fernando pueda ser persistente en el largo plazo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al apoyo del CONACyT a JLL-C a través de los proyectos: Disminución y extinción poblacional de insectos en paisajes fragmentados (CONACYT J35230V) y Dinámica espacial y temporal de especies raras en paisajes fragmentados: *Baronia brevicornis* (Lepidoptera: Papilionidae) (CONACYT I32866-N). Agradecemos a ECOSUR el apoyo logístico y financiero a través de la línea de investigación Dinámica de Poblaciones y Comunidades de Insectos. M. Girón, F. Pérez, L. Marín, M. Ramírez. G. Ramírez, G. Domínguez-Vázquez y H. Chacón-Sol brindaron ayuda en el campo. A. Luis-Martínez amablemente permitió la revisión de ejemplares de Papilionidae del Museo de Zoología de la UNAM. Jorge Llorente-Bousquets y un revisor anónimo hicieron acertadas sugerencias al manuscrito. Agradecemos a R. Hernández y V. Jiménez el invaluable apoyo durante el trabajo en el campo y a los ejidatarios del municipio de San Fernando por permitir el acceso a sus parcelas.

LITERATURA CITADA

Arita, H., T. F. Figueroa. A. Frisch. P. Rodríguez & K. Santos-del-Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology*. 11:92–100.

Arita, H., T. J. G. Robinson & K. H. Redford. 1990. Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology*. 4:181 – 192.

Auckland, J. N., D. M. Debinsky & W. R. Clark. 2004. Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*. *Ecological Entomology*. 29:139–149.

Blackburn, T., K. J. Gaston. R. M. Quinn. H. Arnold & R. D. Gregory. 1997.Of mice and wrens: the relation between abundance and geographic range size in British mammals and birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.* 352:419–427.

Brändle, M., S. Öhlschläger & R. Brandl. 2002. Range size in butterflies: correlation across scales. *Evolutionary Ecology Research.* 4:993-1004.

Bromer, J. E. & M. S. Fred. 1999. Movement of the Apollo butterfly *Parnassius apollo* related to host plant and nectar plant patches. *Ecological Entomology*. 24:125-131.

Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. 124:255–279.

Brown, K. S., A. J. Damman. & P. Feeny. 1981. Triodine swallowtails (Lepidoptera:Papilionidae) in Southeastern Brazil: Natural history and foodplant relationships. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 19:199-226.

Caldas, A. & R. K. Robbins. 2003. Modified Pollard transects for assessing tropical butterfly abundance and diversity. *Biological Conservation*. 110:211–219.

Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.

Cowley, M. J. R., C.D. Thomas. D.B. Roy. R.J. Wilson. J.L. León – Cortés. D. Gutiérrez. C. Bulman. R. Quinn. D. Moss. & K.J. Gaston. 2001a. Density distribution relationships in British butterflies. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*. 70:410–425.

Cowley. M. J. R., C. D. Thomas. J. A. Thomas. & M. S. Warren. 1999. Flight areas of British Butterflies: assessing species status and decline. *Proceedings of the Royal Society of London B.* 266:1587–1592.

Cowley, M. J. R., C.D. Thomas. R.J. Wilson. J.L. León – Cortés. D. Gutiérrez. & C. Bulman. 2001b. Density – distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 70:426–441.

De Vries, P. 1987. *The Butterflies of Costa Rica and their natural history / Volume I: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae*. Princeton University Press. United Kingdom 327 pp.

Gaston, K.J. & Blackburn. T.M. 2000. Patterns and process in macroecology. Blackwell Science. London 377 pp.

Gaston, K. J. & T. Blackburn. 1996. Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology*. 65: 701 – 714.

Gaston, K. J., T. Blackburn. & J.H. Lawton. 1997. Interspecific abundance – range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 66:579–601.

Gaston, K.J. & J.H. Lawton. 1988. Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature.* 331:709–712.

Gregory, R. & K.J. Gaston. 2000. Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos.* 88:515-526.

Grill, A. & D.F.R. Clearly. 2003. Diversity patterns in butterly communities of the Greek nature reseve Dadia. *Biological Conservation*. 114:427–436.

Gutiérrez, D. & R. Menéndez. 1995. Distribution and abundance of butterflies in a mountain area in the northern Iberian peninsula. *Ecography*. 18:209–216.

_____ 1997. Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography*. 24:903–914.

Hanski, I., J. Kouki. & A. Halkka. 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. Pp. 108-116 In: Ricklefs, R. and D. Schluter (eds). *Species diversity in ecological communities: Historical and Geographical perspectives*. Chicago University Press.

Heads, M. 1997. Regional patterns of biodiversity in New Zealand: one degree grid analysis of plant and animal distributions. *Journal of the Royal Society of New Zealand*. 27:337–54.

Johnson, C. N. 1998. Rarity in the tropics: latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*. 67:689–698.

Juanes, F. 1986. Population density and body size in birds. *The American Naturalist*. 128: 921–919

Komonen, A., A. Grapputo. V. Kaitala. J. S. Kotiaho. & J. Päivinen. 2004. The role of niche breadth, resource availability and range position on life history of butterflies. *Oikos*. 105:41-54.

Kotze, D. J., J. Niemelä. R. B. O'Hara. & H. Turín. 2003. Testing abundance-range size relationships in European carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography*. 26: 553–566.

Krüger, O. & G. C. McGavin. 2000. Macroecology of local insects communities. *Acta Oecologica*. 21:21–28.

León-Cortés, J. L., M. Cowley & C. Thomas. 1999. Detecting decline in a formerly widespread species: how common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus*? *Ecography* 22:643–650.

_____ 2000. The distribution and decline of a widespread butterfly *Lycaena phlaeas* in a pastoral landscape. *Ecological Entomology*. 25:285–294.

León-Cortés J.L., J.J. Lennon & C.D. Thomas. 2003. Ecological dynamics of extinct species in empty habitat networks. 1. The role of habitat pattern and quantity, stochasticity and dispersal. *Oikos*. 102:449–464.

León-Cortés, J. L., F. Pérez-Espinoza. L. Marín & A. Molina-Martínez. 2004. Complex habitat requirements and conservation needs of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly. *Animal Conservation*. 7:241–250.

Llorente-Bousquets, J. E., A. N. García. & E. González. 1996. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM – CONABIO. México D.F 660 pp.

Llorente-Bousquets, J. E., E. González. & N. Papavero. 2000. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento Volumen II. UNAM – CONABIO – BAYER. México D.F 676 pp.

Llorente-Bousquets, J. E. & J. J. Morrone. 2002. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento Volumen III. CONABIO-ECOSUR-Las Prensas de Ciencias-BAYER-UNAM 690 pp.

Llorente-Bousquets, J. E., L. Oñate-Ocaña. A. Luis-Martínez & I. Vargas-Fernández. 1997 Papilionidae y Pieridae de México: Distribución Geográfica e ilustración. UNAM- CONABIO. México 226 pp.

Magurran. A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton N. J 179 pp.

Miller, W. E. 1991. Body size of North American Lepidoptera as related to geography. *Journal of Research on the Lepidoptera*. 45:158–168.

Molina-Martínez, A. 2002. Distribución, abundancia y posibles cambios en las abundancias poblacionales de los Papilionidae (Insecta:Lepidoptera) en un paisaje fragmentado de «El Sumidero» Chiapas, México. Tesis Profesional Benemérita Universidad Autónoma de Puebla 42 pp.

Morse, D. R., N. E. Stork & J.H. Lawton. 1988 Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*. 13:25-37.

Murray, B. R., C. R. Fonseca & M. Westoby. 1998. The macroecology of Australian frogs. *Journal of Animal Ecology*. 67:567-579.

Oñate-Ocaña, L., J. J. Morrone y J. E. Llorente-Bousquets. 2000. Una evaluación del conocimiento de la distribución de las papilionidae y pieridae mexicanas (Insecta:Lepidoptera). *Acta Zoológica Mexicana Nueva Serie*. 81:117-132.

Pérez–Espinoza, F. 2001. Distribución y especialización ecológica de *Baronia brevicornis* en un paisaje fragmentado de «El Sumidero» Chiapas México. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México 64 pp.

_____ 2005. Condición del hábitat y variabilidad genética: Implicaciones en la dinámica poblacional de *Baronia brevicornis* Salvin. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur 35 pp.

Pinkus-Rendón, M. A., J. L. León-Cortés. & Ibarra-Núñez. G. 2006. Spider diversity in a tropical habitat gradient in Chiapas, México. *Diversity and Distributions*. 12:61 – 69.

Pollard, E. & T. Yates. 1993. *Monitoring butterflies for ecology and conservation*. Chapman & Hall. United Kingdom 274 pp.

Pyron, M. 1999. Relationships between geographical range size, body size, local abundance, and habitat breath in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography*. 26:549–558.

Quinn, R., K. J. Gaston. T. Blackburn. & B. Eversham. 1997. Abundance – range size relationships of macrolepidoptera in Britain: the effects of taxonomy and life history variables. *Ecological Entomology*. 22:453–461.

Rosas-Aguirre, F. 2004. Relación entre la estructura del paisaje y la movilidad de *Heliconius charitonius* (*Lepidoptera:Nymphalidae*) en un paisaje fragmentado de «El Sumidero» Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur 22 pp.

Thomas, J. A. 1983. A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. *Biological Conservation*. 27:195–211.

Tyler, H., K. Brown & K. Wilson. 1994. *Swallowtail butterflies of the Americas / A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics and conservation.* Scientific Publishers. United States of the Americas 376 pp.

Zar, J.H. 1999. *Bioestatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall. New Jersey 123 pp.

Recibido: 3 de marzo 2005
Aceptado: 23 de junio 2006