

Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) atraídas por trampas alimenticias en Extremadura (España): patrones de ocupación-abundancia y actividad diaria

Luis M. Torres-Vila ^{1,3}, Emilio Echevarría-León ², Rafael López-Calvo ¹, Francisco Ponce-Escudero ¹, Félix Fernández-Moreno ¹, A. Cristina Echave-Sanabria ¹ & Álvaro Sánchez-González ¹

¹ Servicio de Sanidad Vegetal, Consejería de Agricultura GyDS, Junta de Extremadura. Avda. Luis Ramallo, s/n. E-06800 Mérida (Badajoz, España). e-mails:

luismiguel.torres@juntaex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0650-6243>

rafael.lopezc@juntaex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7303-9107>

francisco.ponce@juntaex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9057-1832>

felix.fernandezm@juntaex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6528-7151>

anacristina.echave@juntaex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0009-0003-2673-5742>

alvaro.sanchez@juntaex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6380-0695>

² Grupo de Investigación Forestal. Centro Universitario de Plasencia, Universidad de Extremadura. Avda. Virgen del Puerto. E-10600 Plasencia (Cáceres, España).

e-mail: echevarria@unex.es - ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5692-4195>

³ Autor para correspondencia.

Resumen: Se ha investigado la atracción de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) hacia trampas alimenticias en Extremadura (España), usando 1.666 trampas, incluidas 15 fototrampas, instaladas a lo largo de siete años (2018-2024). Se registraron 7.440 ejemplares de 19 especies, principalmente de la familia Nymphalidae. Los patrones inter- e intra-específicos de ocupación-abundancia a escala regional mostraron una relación positiva significativa en la mayoría de los casos. Se identificaron tres grupos de especies según su respuesta ocupación-abundancia mediante un análisis de K-medias. Los mapas de ocupación obtenidos con las trampas reflejaron en muchas especies su distribución conocida en la región. El análisis de actividad diaria en las especies más registradas reveló diferencias en los periodos de actividad, con algunas especies activas durante toda la fotofase y otras más activas en las horas centrales del día. Las trampas alimenticias resultaron ser eficaces para el registro de mariposas carpófagas, aunque su uso presenta limitaciones relacionadas con la extendida falta de especialización trófica de esas especies en las regiones templadas.

Palabras clave: Lepidoptera, Papilionoidea, Nymphalidae, ocupación-abundancia, actividad diaria, trampas alimenticias, fototrampas, Extremadura, España.

Abstract: Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) attracted to feeding traps in Extremadura (Spain): occupancy-abundance patterns and diel activity. The attraction of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) to baited traps in Extremadura (Spain) was investigated using 1,666 traps, including 15 phototraps, installed over a seven-year period (2018-2024). A total of 7,440 individuals belonging to 19 species, primarily from the family Nymphalidae, were recorded. Both inter- and intra-specific occupancy-abundance patterns at the regional scale showed a significant positive relationship in most cases. Three groups of species were identified according to their occupancy-abundance response using K-means clustering analysis. The occupancy maps derived from the traps reflected, for many species, their known distribution in the region. Diel activity analysis of the most frequently recorded species revealed differences in activity periods, with some species active throughout the entire photophase and others more active during the central hours of the day. Baited traps were found to be effective for sampling carpophagous butterflies, although their use has limitations related to the widespread lack of trophic specialisation among these species in temperate regions.

Key words: Lepidoptera, Papilionoidea, Nymphalidae, occupancy-abundance, diel activity, baited traps, phototraps, Extremadura, Spain.

Introducción

Los lepidópteros (mariposas y polillas) constituyen uno de los órdenes más diversos del reino animal, con aproximadamente 160.000 especies distribuidas en 43 superfamilias y 133 familias (Van Nieuwerkerken et al., 2011). El auge de los lepidópteros probablemente se produjo a partir del Cretácico (hace más de 100 millones de años), coincidiendo con la radiación evolutiva de las angiospermas, las plantas con flores (Wahlberg et al., 2013). Entre sus adaptaciones morfológicas, quizás la más relevante sea un aparato bucal lamedor-chupador altamente especializado (la espiritrompa), que permite alimentarse sólo de líquidos (Lehnert et al., 2021). La vasta mayoría de los adultos de lepidópteros presentan espiritrompa (> 99% de las especies del suborden Glossata), y sólo las especies más primitivas conservan mandíbulas funcionales (suborden Zeugloptera), con las que se alimentan de polen, hongos y esporas de helechos (Krenn, 2010). La versatilidad y funcionalidad de la espiritrompa, combinadas con la regurgitación de saliva, permiten que algunas especies aprovechen incluso sustratos sólidos. Por ejemplo, los Heliconiinae (Nymphalidae) manipulan y disuelven masas de polen para extraer los aminoácidos del fluido resultante (Krenn, 2010; Híkl & Krenn, 2011). Los Ithomiinae y Danainae (Nymphalidae) disuelven y secuestran compuestos químicos defensivos de las plantas, como los alcaloides de pirrolizidina (Pliske, 1975), empleando además la espiritrompa para raspar la superficie vegetal (Boppré, 1983). En el extremo opuesto, numerosas especies de lepidópteros, en distintas familias, no se alimentan en estado adulto. En estos casos, la espiritrompa ha perdido su funcionalidad, se ha atrofiado o ha desaparecido por completo (Norris, 1936).

Las mariposas diurnas, o simplemente mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) constituyen una de las superfamilias más numerosas de los lepidópteros, con aproximadamente 1.800 géneros y alrededor de 19.000 especies, distribuidas en siete familias (Van Nieuwerkerken et al., 2011). Tradicionalmente se han denominado ropalóceros, debido al suborden homónimo que las agrupaba, ahora obsoleto. Los adultos son mayoritariamente diurnos, aunque este comportamiento también ha surgido en otras superfamilias. La familia Hedyliidae (anteriormente incluida en los Geometridae) se ubica actualmente dentro de los Papilionoidea. Aunque algunas especies presentan actividad diurna, es la única familia de mariposas primariamente nocturna, lo que también sugieren sus órganos timpánicos, posiblemente implicados en la detección de murciélagos depredadores (Mitter et al., 2017; Kawahara et al., 2018).

La inmensa mayoría de las mariposas se alimentan de néctar. Sin embargo, algunas especies se han adaptado a aprovechar otros recursos líquidos, como jugos de frutos, savia de los árboles, exudados vegetales, e incluso melazas excretadas por otros insectos (Fiedler, 1993). Estos recursos incluyen principalmente carbohidratos, y por su elevado poder energético pueden sustituir al néctar. Además, numerosas especies complementan su dieta con minerales (sodio, amonio) y aminoácidos (nitrógeno), obtenidos al libar en barro, arena húmeda, hojarasca en descomposición, heces, orina, estiércol, carroña e incluso secreciones de vertebrados como las lágrimas y el sudor (Norris, 1936; Chermock, 1952; Austin & Riley, 1995; Krenn, 2010; Freitas et al., 2014; Thomas et al., 2025). Este comportamiento es mucho más frecuente en los machos y puede ocurrir de forma agregativa, conociéndose con el término inglés *puddling* (Lamie et al., 2025).

En lo que respecta a los frutos, especialmente cuando están rajados, sobremaduros o en proceso de descomposición, la fermentación de los azúcares y otros compuestos orgánicos libera volátiles como alcoholes y ácido acético, los cuales son utilizados por algunas especies como señales para localizarlos (Ômura & Honda, 2003). En consecuencia, los frutos maduros, zumos, melazas y bebidas alcohólicas, como la cerveza y el vino, han sido empleados desde hace décadas, como cebos directos o en trampas, para la captura de las mariposas que se alimentan de frutos o savia, en general denominadas carpófagas (Norris, 1936; Ford, 1945; Freitas et al., 2014). Éstas pueden ser capturadas también de manera incidental (especies no objetivo) en trampas con un cebo alimenticio destinadas a otros insectos, incluyendo otros lepidópteros (Nagy et al., 2015) o coleópteros (este estudio). Las trampas alimenticias

presentan la ventaja de proporcionar datos homogéneos y comparables en espacio y tiempo, al funcionar como detectores pasivos. En ocasiones, pueden incluso ofrecer mejores resultados que la colecta directa o la inspección mediante transectos estandarizados (Franzén & Johannesson, 2007; Freitas *et al.*, 2014). Además de en estudios faunísticos y de distribución, las trampas alimenticias se han utilizado para evaluar numerosas variables ecológicas, incluyendo la abundancia, densidad poblacional, biodiversidad, estratificación vertical, actividad estacional y diaria, alteración y fragmentación del hábitat, estructura poblacional, longevidad, potencial dispersivo y patrones de extinción (De Vries, 1988; Austin & Riley, 1995; Hughes *et al.*, 1998; Franzén & Johannesson, 2007; Freitas *et al.*, 2014; Ruchin, 2023). Las trampas alimenticias son especialmente útiles para especies de difícil observación debido a su escasez y/o comportamiento críptico o esquivo, como aquellas que frecuentan el dosel en hábitats forestales cerrados (Austin & Riley, 1995). En muchos casos, las trampas alimenticias se emplean junto con técnicas de captura-marcaje-recaptura, habiéndose desarrollado diversos métodos de marcaje, algunos específicos para mariposas (Ehrlich & Davidson, 1960).

Durante los últimos años, el Servicio de Sanidad Vegetal (SSV) de la Junta de Extremadura ha mantenido la Red Regional de Muestreo con trampas alimenticias para el censo y seguimiento de especies del género *Cerambyx* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Cerambycidae), algunas consideradas una plaga emergente en las dehesas del suroeste peninsular. En las trampas se registraron numerosas especies de insectos no objetivo, incluidos los lepidópteros, entre los cuales las mariposas constituyeron un grupo especialmente relevante, objeto de este estudio. La Red se complementó con fototrampas, asociadas al mismo cebo, que permitieron registrar la hora del día en la que los ejemplares acudían a alimentarse. El objetivo de este estudio es presentar esta valiosa información colateral y, específicamente: (1) señalar las especies de mariposas atraídas por las trampas alimenticias, (2) identificar diferencias entre especies en los patrones de ocupación y abundancia a escala regional, y (3) analizar la actividad diaria de las especies más registradas en las fototrampas.

Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio abarcó toda la región de Extremadura (41.634 km²), la cual comprende más de 1,2 millones de hectáreas de dehesa y bosque mediterráneo dominadas por especies del género *Quercus* L., principalmente encina (*Quercus ilex* L.), alcornoque (*Quercus suber* L.) y melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.). El clima es típicamente mediterráneo, caracterizado por veranos secos y cálidos, con temperaturas máximas que superan los 40°C, e inviernos suaves y lluviosos. La temperatura media anual es de aproximadamente 16°C (rango: 10-18°C) y la precipitación media anual oscila en torno a los 700 mm (rango: 360-1.500 mm). La altitud varía desde menos de 200 m en los valles de los ríos Guadiana y Tajo hasta más de 2.000 m en el Sistema Central, en el norte de la provincia de Cáceres (Torres-Vila *et al.*, 2023a).

Red Regional de Muestreo

Las trampas se instalaron entre 2018 y 2024 por toda la región, principalmente en dehesas y bosques dominados por encina, alcornoque y melojo, abarcando un amplio gradiente altitudinal, aproximadamente entre 180 y 1.550 m (Fig. 1). En los sitios adyacentes a cursos de agua era habitual la presencia de vegetación riparia. En total, se instalaron 1.666 trampas, de las cuales 1.651 fueron trampas alimenticias convencionales y 15 fototrampas (véase descripción más abajo). Las trampas y fototrampas permanecieron activas desde mediados de mayo hasta principios de agosto. Todas las trampas fueron georreferenciadas en el momento de su instalación (WGS84, latitud y longitud en formato decimal). Para la representación gráfica se utilizó el software libre QGIS (2024).

1



Fig. 1. (cont.)-. Los códigos de las comarcas (número de trampas por comarca entre paréntesis) son los siguientes:

- 1: Sierra de Gata (n = 83)
- 2: Las Hurdes (n = 31)
- 3: Trasierra-Tierras de Granadilla (n = 32)
- 4: Valle del Ambroz (n = 28)
- 5: Valle del Jerte (n = 30)
- 6: La Vera (n = 49)
- 7: Valle del Alagón (n = 57)
- 8: Plasencia (n = 11)
- 9: Tajo-Salor-Almonte (n = 44)
- 10: Monfragüe (n = 56)
- 11: Campo Arañuelo (n = 68)
- 12: Sierra de San Pedro-Los Baldíos (n = 93)
- 13: Llanos de Cáceres (n = 66)
- 14: Sierra de Montánchez-Tamuja (n = 56)
- 15: Llanos de Trujillo-Miajadas (n = 111)
- 16: Villuercas-Ibores-Jara (n = 160)
- 17: Tierra de Badajoz-Mérida-Vegas Bajas (n = 126),
- 18: Vegas Altas (n = 73)
- 19: La Siberia (n = 74)
- 20: Llanos de Olivenza (n = 68)
- 21: Sierra Grande-Tierra de Barros (n = 79)
- 22: La Serena (n = 62)
- 23: Sierra Suroeste (n = 46)
- 24: Zafra-Río Bodión (n = 30)
- 25: Tentudía (n = 67)
- 26: Campiña Sur (n = 66)

Fig. 1. - Ubicación de las 1.666 trampas alimenticias instaladas en Extremadura a lo largo de siete años (2018-2024), incluyendo trampas convencionales (n = 1.651, círculos blancos) y fototrampas (n = 15, círculos rojos). Los círculos pueden superponerse debido a la escala del mapa. Se muestran las 26 comarcas histórico-administrativas utilizadas en el análisis de los patrones de ocupación-abundancia.

Trampas alimenticias

Se emplearon trampas de caída a las que se añadió un cebo alimenticio compuesto por una mezcla de vino tinto, vinagre, azúcar y sal (2 l, 100 ml, 500 g y 500 g, respectivamente), completando con agua el volumen resultante hasta completar 5 l de disolución. Cada trampa se fabricó a partir de un bidón cilíndrico de plástico PET de 5 l, al que se le cortó la parte superior por el cuello y se colocó en posición invertida para formar un embudo. Las trampas se fijaron al tronco de los árboles a una altura de 1,4-1,5 m sobre el nivel del suelo, preferentemente en orientación norte, con el fin de evitar la insolación directa y minimizar la evaporación excesiva del cebo (para más detalles véase Torres-Vila et al., 2017). Las trampas se revisaron con una frecuencia variable según el año, el tipo de trampa y su uso en otros estudios paralelos. A cada trampa se le añadió un volumen de cebo de entre 0,5 y 2,5 l, en función del intervalo de revisión establecido. En total, se instalaron 1.651 trampas (Fig. 1). Los ejemplares capturados fueron recolectados en botes de plástico o bolsas etiquetadas y trasladados al laboratorio para su identificación. La determinación taxonómica se basó principalmente en la coloración de las alas y la morfología general; no obstante, se recurrió al estudio de la genitalia para su correcta identificación cuando los especímenes presentaron un estado de conservación deficiente.

Fototrampas

Además de las trampas alimenticias convencionales descritas, en algunos sitios y años se emplearon fototrampas, originalmente diseñadas *ad hoc* para el estudio del comportamiento de las especies de *Cerambyx*, las cuales resultaron ser también muy efectivas para otros insectos, en particular las mariposas. La instalación en los árboles, el cebado y el manejo de las fototrampas fue similar al de las trampas convencionales. Se utilizaron dos modelos de fototrampas: el modelo PT1, con captura (Fig. 2), y el modelo PT2, sin captura (Fig. 3), cuyo diseño, configuración y manejo han sido descritos previamente (Torres-Vila *et al.*, 2023b, 2024). Debido a las diferencias de funcionamiento de cada modelo (con o sin captura), la fototrampa PT1 se configuró para tomar una foto cada 5 minutos, mientras que la PT2 lo hacía cada minuto. En total se instalaron 15 fototrampas a lo largo de cuatro años de estudio (2020-2023) en cuatro ubicaciones (Fig. 1). En 2020, se colocaron tres fototrampas PT1 en la sierra de Montánchez (Cáceres) (melojar). En 2021, se colocaron seis fototrampas PT2: dos en la sierra de Montánchez (Cáceres) (melojar), dos en Cancho Blanco (Zarza de Montánchez, Cáceres) (melojar) y dos en La Jara (Almendral, Badajoz) (encinar). En 2022, se instalaron cuatro fototrampas PT2: dos en La Jara (Almendral, Badajoz) (encinar) y dos en el Parque Natural de Cornalvo (encinar). Finalmente, en 2023, se instalaron dos fototrampas PT2: una en La Jara (Almendral, Badajoz) (encinar) y otra en el Parque Natural de Cornalvo (encinar) (Fig. 1). El número de imágenes a procesar fue considerable (más de 10.000 por trampa y semana en el caso de las fototrampas PT2), por lo que los archivos digitales se almacenaron en discos duros sólidos para optimizar la velocidad de acceso. Las imágenes se visualizaron con el software IrfanView®, registrando la fecha y hora de cada ejemplar fotografiado.

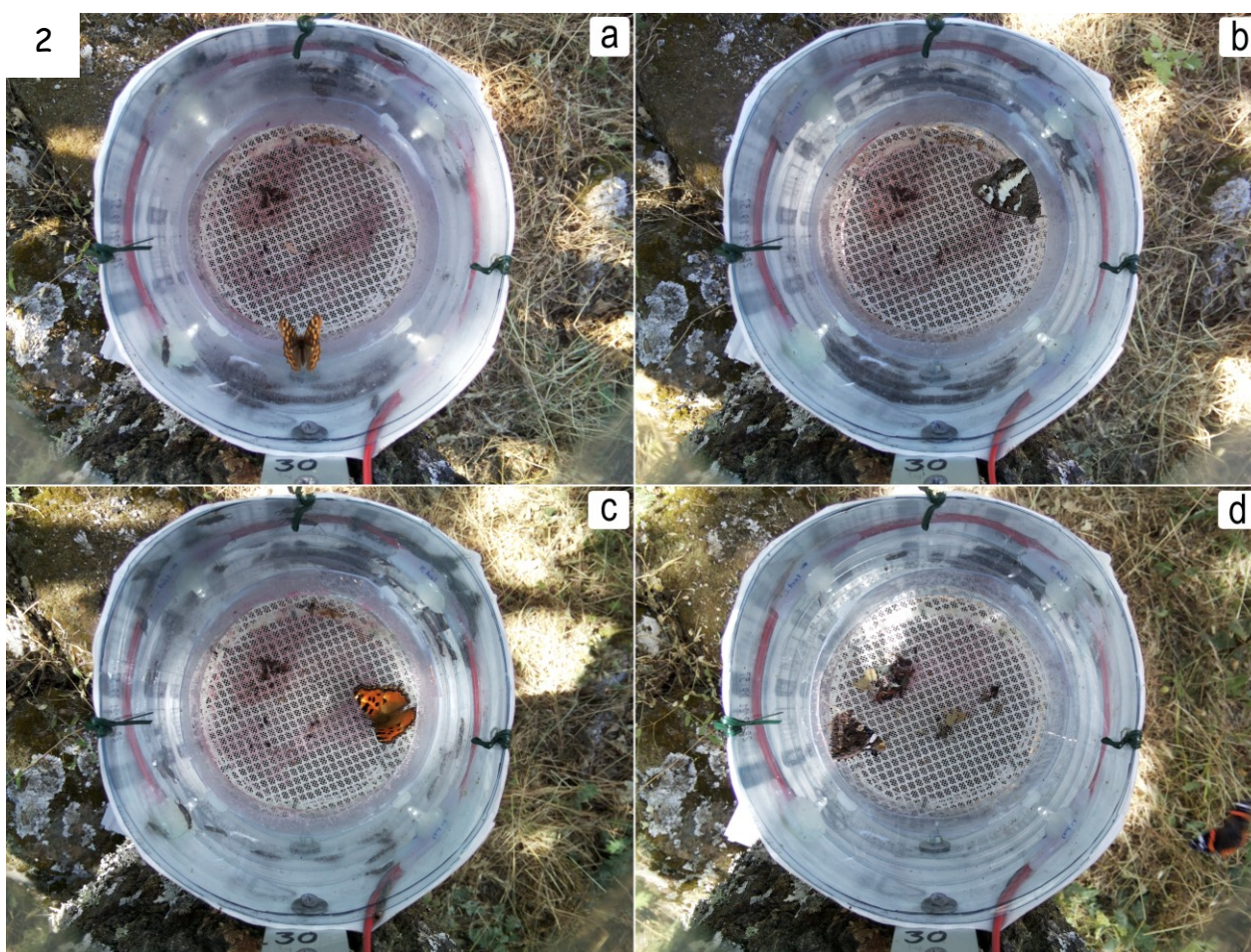


Fig. 2.- Ejemplares de algunas de las especies de mariposas atraídas por las fototrampas modelo PT1 en Extremadura. a.- *Pararge aegeria*. b.- *Brintesia circe*. c.- *Nymphalis polychloros*. d.- *Vanessa atalanta*. En la foto d se observan dos ejemplares, uno dentro de la trampa y otro volando en la esquina inferior derecha (Montánchez, 11 de junio de 2020).

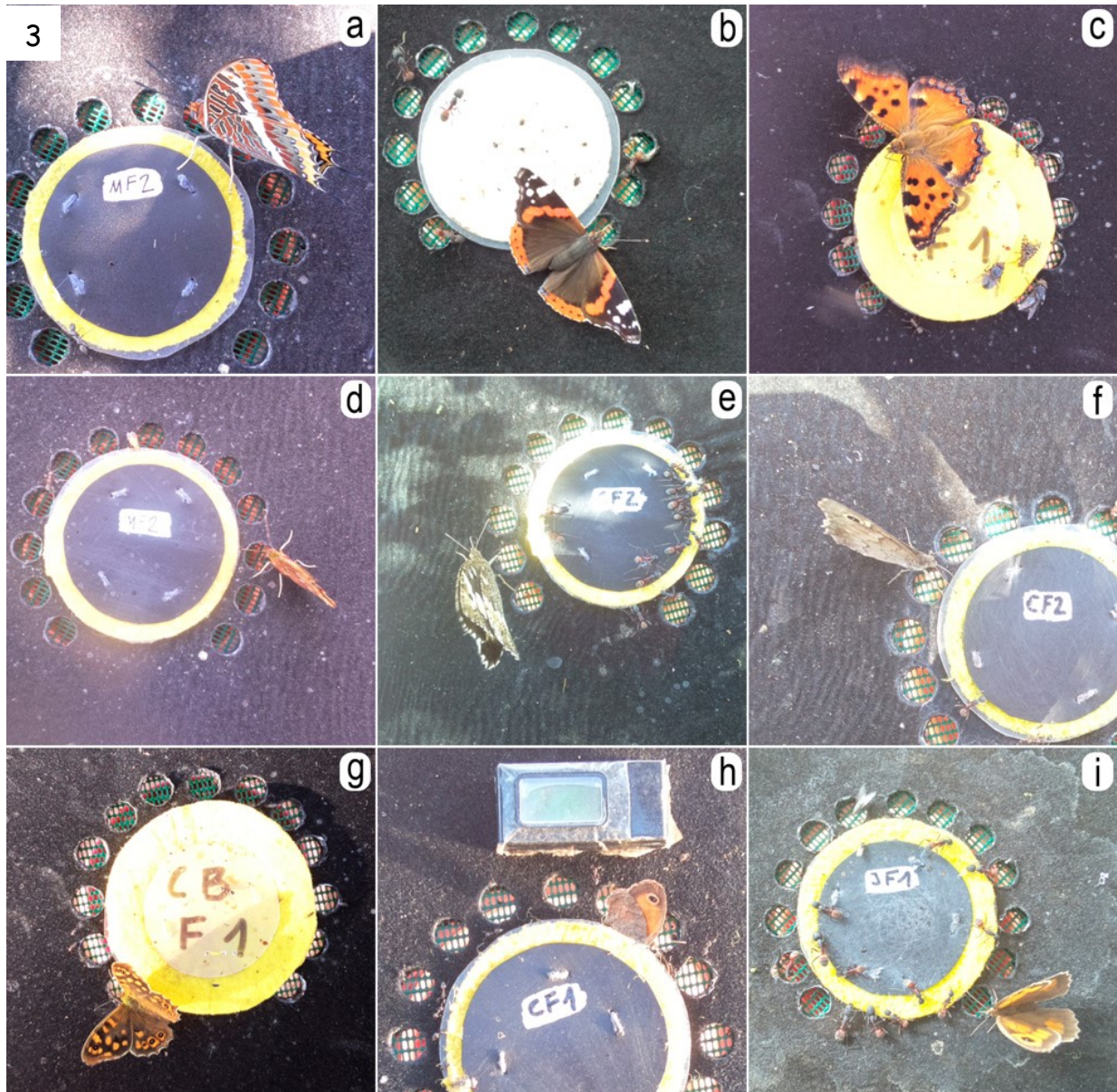


Fig. 3.- Ejemplares de algunas de las especies de mariposas atraídas por las fototrapas modelo PT2 en Extremadura. a.- *Charaxes jasius*. b.- *Vanessa atalanta*. c.- *Nymphalis polychloros*. d.- *Polygonia c-album*. e.- *Brintesia circe*. f.- *Hipparchia statilinus*. g.- *Pararge aegeria*. h.- *Pyronia cecilia*. i.- *Maniola jurtina*.

Patrones de ocupación-abundancia

Se calcularon las rectas de regresión a escala regional con las 19 especies registradas entre: (1) la ocupación y el número total de capturas, y (2) la ocupación y la abundancia. La ocupación se expresa como el porcentaje de trampas con al menos una captura y la abundancia como la media de capturas por trampa y año en el subconjunto de trampas con capturas (abundancia condicional) (Gaston et al., 2000; Torres-Vila et al., 2022). Asimismo, se calcularon las regresiones entre la ocupación y la abundancia para cada una de las doce especies más registradas. Para ello, los valores de ambas variables se calcularon para cada especie en cada una de las 26 comarcas histórico-administrativas que componen Extremadura (Fig. 1).

Actividad diaria

Los datos horarios de captura de las nueve especies más registradas en las fototrapas se clasificaron

en periodos de una hora (hora local, GMT +2) y se calcularon las frecuencias horarias de actividad para cada especie a lo largo de la fotofase (agrupando fototampas y años).

Análisis estadísticos

Se emplearon el test del codo (método de Elbow) y el test de K-medias para agrupar las especies con patrones similares de ocupación-abundancia. Para ello se utilizaron los valores normalizados de las pendientes y ordenadas en el origen de las rectas de regresión que resultaron significativas. Los análisis estadísticos se efectuaron con R 4.4.0 (R Core Team, 2024).

Resultados

Tanto las trampas convencionales como las fototampas mostraron ser muy efectivas con las mariposas (Figs. 2 y 3). En total se registraron 7.440 ejemplares pertenecientes a tres familias, cinco subfamilias y 19 especies (Tabla 1), aunque el número de registros varió ostensiblemente entre familias y especies. En total, 977 de las 1.666 trampas (casi un 60%) registraron al menos un ejemplar de alguna especie (Tabla 1).

Tabla 1. - Listado de las 19 especies de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) atraídas por trampas alimenticias en Extremadura, indicando el número total de ejemplares por especie, así como el número y porcentaje de trampas con registros¹.

Especie	Familia	Subfamilia	Ejemplares ² (n)	TA ³ (n)	TA ⁴ (%)
<i>Charaxes jasius</i> (Linnaeus, 1767)	Nymphalidae	Charaxinae	518	188	11,3
<i>Nymphalis polychloros</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Nymphalinae	1.754	433	26,0
<i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Nymphalinae	60	44	2,6
<i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Nymphalinae	824	387	23,2
<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Nymphalinae	37	25	1,5
<i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Nymphalinae	310	92	5,5
<i>Brintesia circe</i> (Fabricius, 1775)	Nymphalidae	Satyrinae	2.154	464	27,9
<i>Hipparchia alcyone</i> (Den. y Schiff., 1775)	Nymphalidae	Satyrinae	122	44	2,6
<i>Hipparchia semele</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Satyrinae	146	61	3,7
<i>Hipparchia statilinus</i> (Hufnagel, 1766)	Nymphalidae	Satyrinae	534	174	10,4
<i>Hipparchia fidia</i> (Linnaeus, 1767)	Nymphalidae	Satyrinae	9	7	0,4
<i>Lasiommata megera</i> (Linnaeus, 1767)	Nymphalidae	Satyrinae	6	5	0,3
<i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Satyrinae	860	132	7,9
<i>Hyponephele lupinus</i> (Costa, 1836)	Nymphalidae	Satyrinae	18	11	0,7
<i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Satyrinae	67	49	2,9
<i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	Nymphalidae	Satyrinae	13	3	0,2
<i>Pyronia cecilia</i> (Vallantin, 1894)	Nymphalidae	Satyrinae	5	2	0,1
<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	Pieridae	Pierinae	2	2	0,1
<i>Satyrrium esculi</i> (Hübner 1804)	Lycaenidae	Lycaeninae	1	1	0,1
Total	3	5	7.440	977	58,6

¹ Datos procedentes de la Red Regional de Muestreo con trampas alimenticias (n = 1.666) implementada durante siete años (2018-2024) por el Servicio de Sanidad Vegetal (SSV) de la Junta de Extremadura para el censo y seguimiento de especies del género *Cerambyx* (Coleoptera: Cerambycidae) (ver texto).

² Número total de ejemplares registrados por especie.

³ Número de trampas alimenticias (TA) con al menos un registro.

⁴ Porcentaje de trampas alimenticias (TA) con al menos un registro.

La regresión entre la ocupación y el número de ejemplares (abundancia absoluta) en el conjunto de las 19 especies registradas fue positiva y altamente significativa (Fig. 4a). Las especies más atraídas por las trampas, tanto en número ($n > 800$ ejemplares) como en ocupación ($> 20\%$), fueron *B. circe*, *N. polychloros* y *V. atalanta*. A continuación, un grupo de tres especies formado por *P. aegeria*, *H. statilinus* y *C. jasius*, fueron también muy atraídas ($n > 500$ ejemplares) y relativamente frecuentes (8-12%). Las demás especies se registraron en menor medida, destacando entre ellas *P. c-album* ($n > 300$ ejemplares y 5,5% de ocupación) (Fig. 4a). El patrón inter-específico de ocupación-abundancia fue significativo, aumentando la abundancia al hacerlo la ocupación (Fig. 4b). Las tres especies que se desviaron más de la línea de regresión fueron *P. aegeria*, *C. pamphilus* (con mayor abundancia de lo esperado) y *V. atalanta* (con menor abundancia de lo esperado) (Fig. 4b).

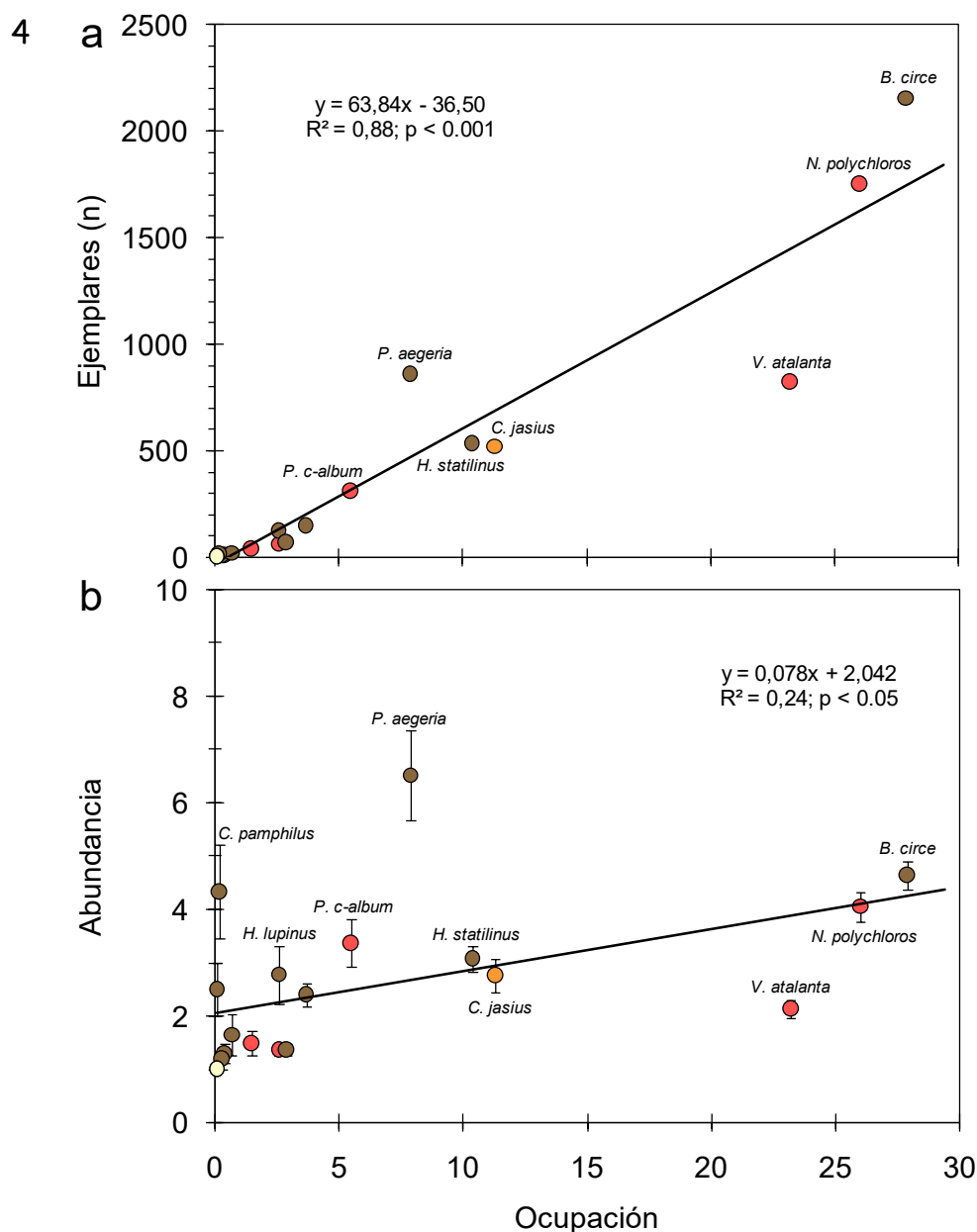


Fig. 4. - Relación entre la ocupación (%) y el número total de ejemplares (a), y entre la ocupación (%) y la abundancia (\pm error estándar) (b) en las 19 especies de mariposas registradas a lo largo del periodo de estudio (2018-2024). La ocupación se expresa como el porcentaje de trampas con al menos una captura y la abundancia como la media de capturas por trampa y año en el subconjunto de trampas con capturas. En cada panel se muestra la recta de regresión junto con el coeficiente de determinación (R^2) y la significación estadística (p). Código de colores según la (sub)familia: Charaxinae (naranja), Nymphalinae (rojo), Satyrinae (marrón), Pieridae y Lycaenidae (amarillo). Se indican también los nombres de las especies más abundantes.

Los mapas de ocupación de las doce especies más capturadas en las trampas ($n > 35$ ejemplares) reflejaron mayoritariamente su distribución conocida en la región (Fig. 5), especialmente los de *N. polychloros*, *V. atalanta*, *B. circe* y *C. jasius*. En esta última, la ocupación se ajustó mucho a la distribución de su principal hospedador, el madroño (*Arbutus unedo* L.). Otras, como *M. jurtina* se registraron relativamente poco, a pesar de ser abundantes y frecuentes en Extremadura. Varias especies mostraron una mayor ocupación en zonas montañosas (especialmente en Cáceres), como *I. io*, *P. c-album* y *P. aegeria*. En general, los registros fueron más abundantes en Cáceres que en Badajoz, siendo *P. aegeria* y, sobre todo, *B. circe*, buenos ejemplos (Fig. 5). Por otro lado, los datos obtenidos con las trampas alimenticias proporcionaron nuevos registros para varias especies en numerosas cuadrículas UTM de 10 x 10 km.

Los patrones intra-específicos de ocupación-abundancia fueron significativos en nueve de las doce especies estudiadas, aumentando la abundancia al hacerlo la ocupación (Fig. 6). En las tres en las que la regresión no fue significativa (*A. urticae*, *H. statilinus* y *M. jurtina*), las pendientes no difirieron significativamente de cero (Fig. 6), un resultado inesperado que se explicó tentativamente por su baja atracción hacia las trampas (ver Discusión). Las pendientes y las ordenadas en el origen de las rectas oscilaron en una magnitud aproximada de 1:7 y 1:6, respectivamente. El test del codo mostró un agrupamiento óptimo de las nueve especies en tres grupos, y el test de K-medias las agrupó de la siguiente manera (Fig. 7): el primer grupo incluye únicamente a *P. aegeria* (con pendiente y ordenada en el origen altas); el segundo grupo a *H. alcyone*, *H. semele*, *N. polychloros* y *C. jasius*, (con pendientes medio-altas y ordenadas bajas); y el tercer grupo a *P. c-album*, *I. io*, *B. circe* y *V. atalanta* (con pendientes bajas y ordenadas intermedias) (Figs. 6 y 7).

El análisis horario de los registros de las fototampas reveló un amplio periodo de actividad a lo largo del día en las nueve especies estudiadas (Fig. 8), si bien los patrones de actividad fueron algo diferentes. Especies como *N. polychloros*, *V. atalanta*, *B. circe* y *P. aegeria* extendieron su actividad a lo largo de toda la fotofase, desde después del alba hasta antes del ocaso, un periodo de unas 14 horas. No obstante, mientras que en *N. polychloros* la actividad aumentó sensiblemente en las horas centrales del día, en *V. atalanta* fue llamativamente constante durante toda la fotofase. En el caso de *C. jasius*, la actividad se concentró en las horas más cálidas, mientras que *C. pamphilus* pareció mostrar mayor actividad vespertina, si bien en ambos casos los resultados deben interpretarse con cautela debido al reducido tamaño muestral (Fig. 8). Ninguna especie se mostró activa entre las 22:00 y las 8:00 horas.

Discusión

El cebo alimenticio utilizado en las trampas resultó ser muy atractivo para varias especies de mariposas. La práctica totalidad de los registros correspondieron a Nymphalidae, incluyendo las subfamilias Charaxinae, Nymphalinae y Satyrinae. Algunas de las especies registradas son bien conocidas desde antiguo por alimentarse de azúcares en fermentación procedentes de frutos y savia, incluyendo *V. atalanta*, *N. polychloros*, *I. io* y *P. c-album* (Christy, 1921; Norris, 1936; Godfrey & Whitehead, 2001; Wolton & Luff, 2016). Los representantes de las otras dos familias, *P. rapae* (Pieridae) y *S. esculi* (Lycaenidae) acudieron a las trampas muy raramente y los registros se consideraron accidentales.

La gran mayoría de las mariposas carpófagas pertenecen a la familia Nymphalidae, la más numerosa y diversa dentro de los Papilionoidea. No obstante, a pesar de estar estrechamente emparentadas, las especies carpófagas no forman un grupo monofilético (Freitas *et al.*, 2014). En las regiones tropicales, entre el 50% y el 75% de las especies de Nymphalidae presentan hábitos carpófagos (Santos *et al.*, 2011; Freitas *et al.*, 2014). Además, en los trópicos la mayoría dependen casi exclusivamente de frutos y savia como fuente de alimento, mientras que en las regiones templadas y de alta montaña predominan las especies nectarípagas facultativas, las cuales emplean los frutos y savia como recursos complementarios al néctar (De Vries, 1988; Freitas *et al.*, 2014; Orta *et al.*, 2022). Las mariposas carpófagas presentan adaptaciones relacionadas con la morfología de la espiritrompa (más corta y robusta) y la olfacción (Molleman *et al.*, 2005; Krenn, 2010), aunque la carpofoagia explica tan sólo un 4% de la variación en la flora intestinal (Ravenscraft *et al.*, 2019).

5a

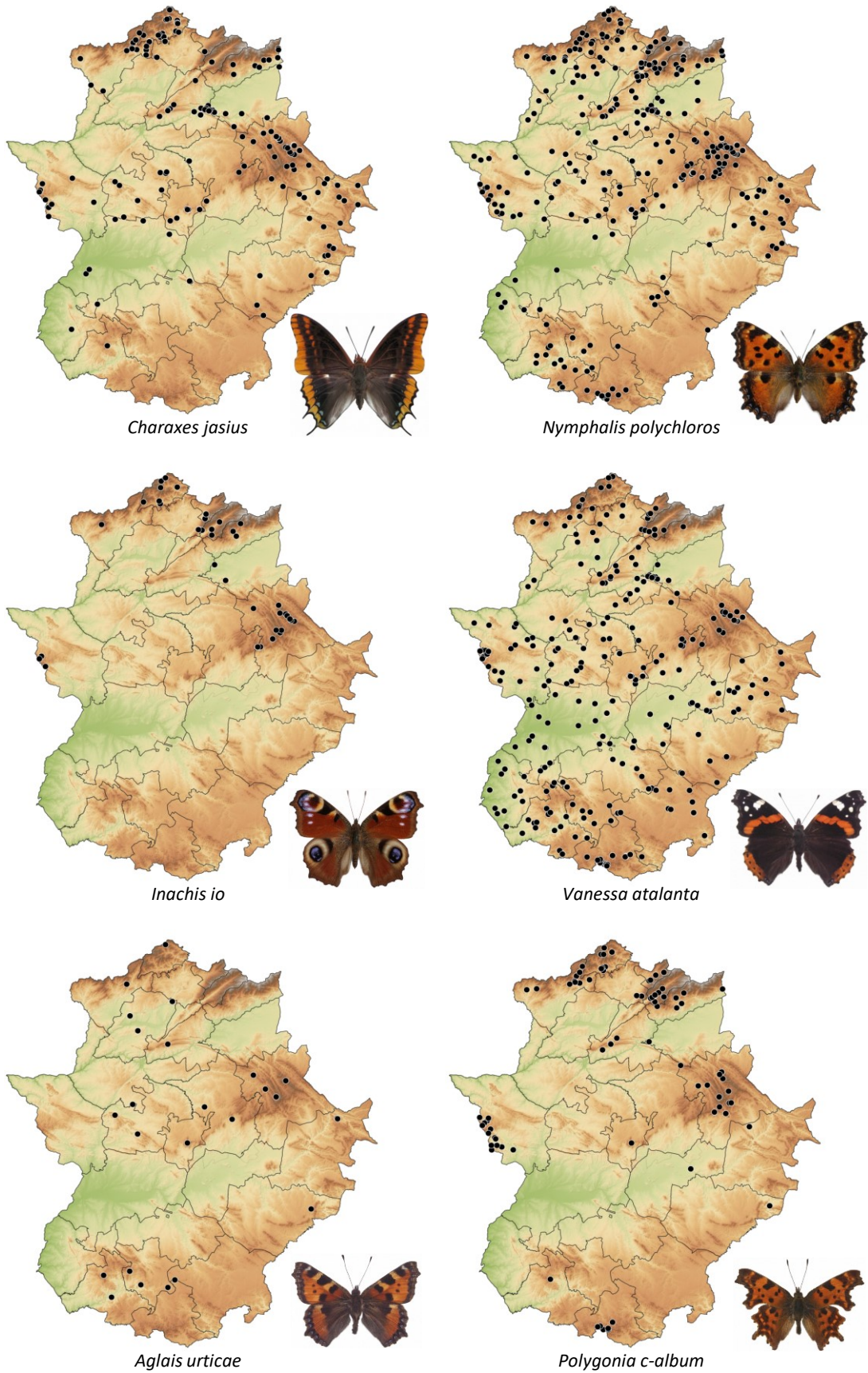


Fig. 5a. - Especies de mariposas más atraídas por las trampas alimenticias en Extremadura. Los círculos negros señalan las trampas donde se registró al menos una captura. Cada mapa muestra las 26 comarcas utilizadas en el análisis de los patrones intra-específicos de ocupación-abundancia (ver Fig. 1).

5b

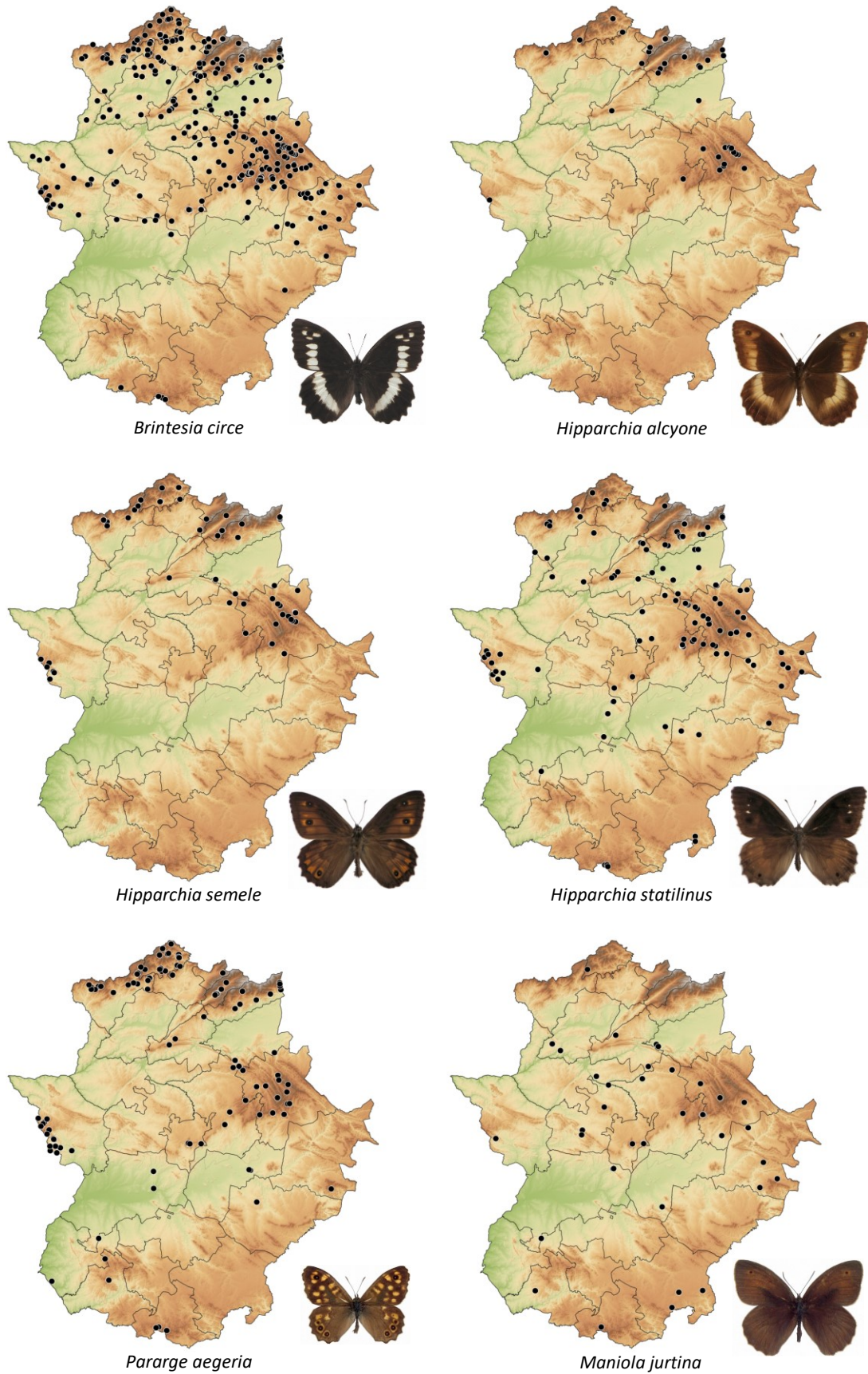


Fig. 5b.- Especies de mariposas más atraídas por las trampas alimenticias en Extremadura. Los círculos negros señalan las trampas donde se registró al menos una captura. Cada mapa muestra las 26 comarcas utilizadas en el análisis de los patrones intra-específicos de ocupación-abundancia (ver Fig. 1).

Se desconocen las razones exactas que expliquen la evolución del comportamiento carpófago. Se ha sugerido que pudo haber surgido como respuesta a la baja disponibilidad de flores en ciertos períodos del año. En las regiones templadas, varias especies de Nymphalinae hibernan en estado adulto, de modo que los frutos son un valioso recurso alimenticio a finales del invierno y principios de primavera, cuando los adultos reinician la actividad y todavía no hay flores disponibles (Rea & Lindgren, 2009). En hábitats tropicales, el principal motivo pudiera haber sido la gran abundancia de frutos disponibles durante todo el año (Thomas et al., 2025). Grupos taxonómicos completos de origen tropical y subtropical, como los Charaxinae, se alimentan de frutos en lugar de flores (Molleman et al., 2005). De hecho, la única especie de las aquí estudiadas considerada carpófaga estricta es *C. jasius* (Abós & Stefanescu, 1999).

La falta de especialización trófica es la principal razón por la que, en las regiones templadas, las trampas alimenticias no se emplean habitualmente en estudios de ecología poblacional. Incluso dentro de los Nymphalidae, algunas especies nunca son capturadas, y entre las capturadas, unas son más atraídas que otras. Influye además la disponibilidad temporal de recursos florales, la cual puede provocar sesgos en la estimación de los patrones intra- e inter-específicos de ocupación-abundancia (Hughes et al., 1998; Freitas et al., 2014). No obstante, a pesar de estos condicionantes, en este estudio se obtuvieron interesantes resultados sobre la distribución y los patrones de ocupación-abundancia. En la mayoría de las especies, especialmente en las más registradas, la distribución obtenida con las trampas alimenticias reflejó bastante bien su distribución conocida en Extremadura (García-Barros et al., 2004; Blázquez-Caselles, 2014). En otras especies, especialmente en *M. jurtina*, los registros fueron mucho menores de lo esperado (dada su frecuencia y abundancia en la región), un desajuste que sugiere una baja atracción por las trampas.

La abundancia aumentó con la ocupación, es decir, las especies más frecuentes tendieron a ser más abundantes, un patrón generalizado en las poblaciones animales incluyendo los insectos (Gaston et al., 2000; Torres-Vila et al., 2022). No obstante, el patrón intra-específico de ocupación-abundancia depende de numerosos factores, incluyendo la amplitud del nicho ecológico, el comportamiento dispersivo o las interacciones bióticas. Otros aspectos relevantes a considerar son el voltinismo y la variación estacional de la fauna local (Freitas et al., 2014). Las especies polivoltinas (como *C. jasius*, *V. atalanta* y *P. c-album*) podrían estar algo sobreestimadas en términos de abundancia si los dos vuelos coinciden (total o parcialmente) con el periodo de actividad de las trampas. Por el contrario, las especies univoltinas que inician el vuelo más temprano en primavera, o las bivoltinas con un segundo vuelo tardío a principios de otoño, podrían estar algo infraestimadas.

Los patrones de ocupación-abundancia resultaron ser bastante específicos. En algunas especies el aumento de la abundancia por unidad de ocupación fue notable (*P. aegeria*, *H. alcyone*, *H. semele* y *C. jasius*), mientras que en otras fue considerablemente menor (*P. c-album*, *B. circe*, *I. io* y *V. atalanta*). Esto sugiere que las especies del primer grupo responden mejor en términos de abundancia poblacional ante incrementos equivalentes de ocupación. Además, especies como *P. aegeria*, *B. circe* o *V. atalanta* mostraron abundancias moderadas cuando la ocupación fue muy baja, lo que sugiere que pueden mantener poblaciones relativamente numerosas a escala local. Las especies generalistas con alta capacidad dispersiva suelen mostrar mayores valores de ocupación y abundancia que las especies especialistas y territoriales.

La mayoría de las especies estudiadas acudieron a las fototrampas en prácticamente cualquier momento de la fotofase, un comportamiento ya descrito en *V. atalanta* (Chermock, 1952). No obstante, en algunas especies, como *N. polychloros*, la actividad aumentó sensiblemente en las horas centrales del día. Muchas mariposas se muestran más activas a determinadas horas, pudiendo existir importantes diferencias entre especies dependiendo de la temperatura ambiente o de las condiciones lumínicas (Chermock, 1952; Frazer, 1973; Meyer & Sisk, 2001; Wikstroem et al., 2009). Entre las mariposas estudiadas, *C. jasius* fue el mejor ejemplo, ya que este Charaxinae mostró mayor actividad durante las horas de más calor, no siendo registrado nunca a primeras horas de la mañana o a últimas de la tarde.

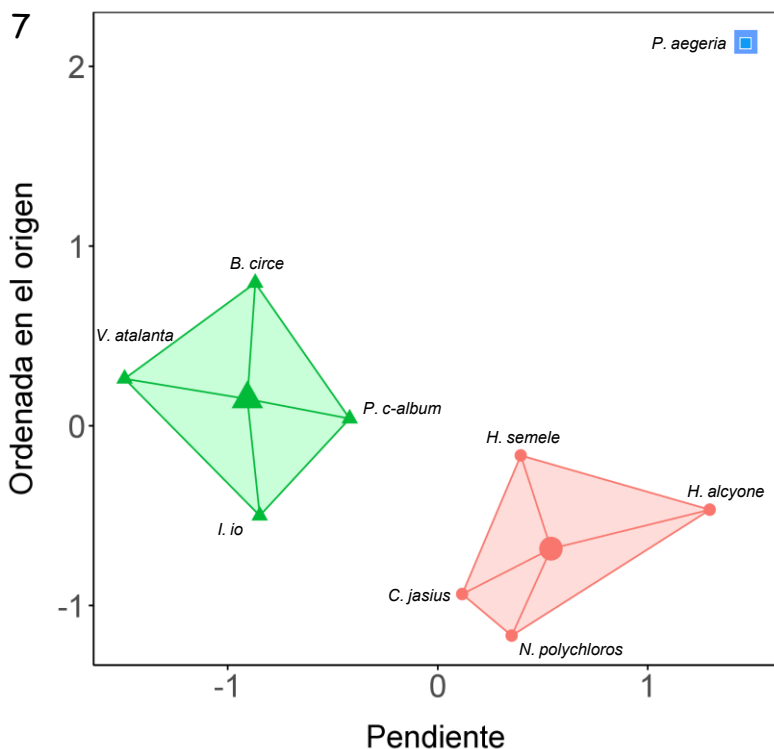


Fig. 7.- Agrupamiento de las nueve especies en las que la regresión ocupación-abundancia fue significativa según el test de K-medias (K = 3 grupos), en función de la pendiente y la ordenada en el origen (valores normalizados).

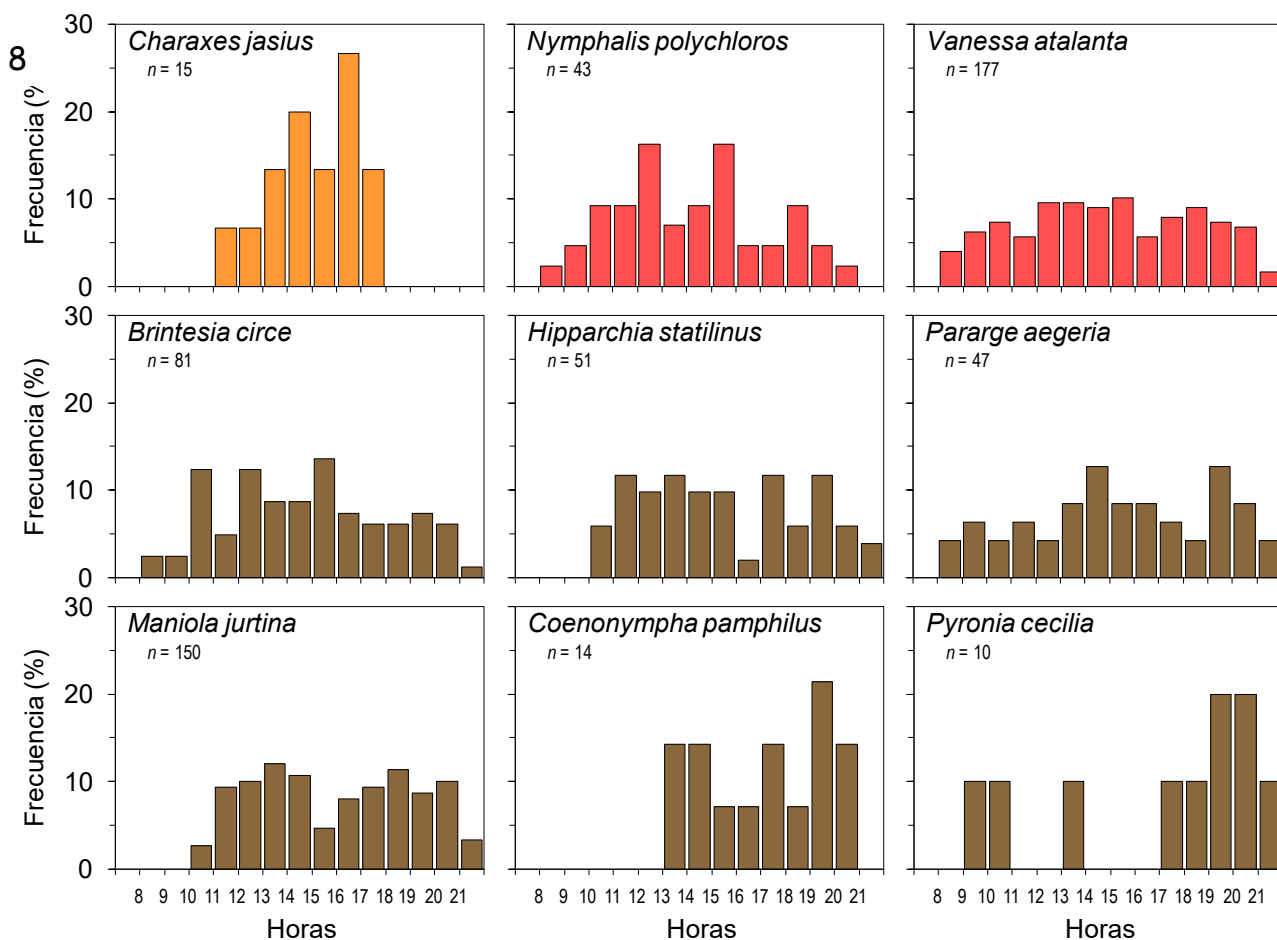


Fig. 8.- Patrón de actividad diaria de las doce especies de mariposas más atraídas por las fototampas. La frecuencia de actividad (%) se representa en función de la hora del día (GMT + 2). En cada panel se indica el número de registros por especie. Los datos provienen de las 15 fototampas instaladas a lo largo de 4 años (2020-2023) (ver Fig. 1). Código de colores según la subfamilia: Charaxinae (naranja), Nymphalinae (rojo), Satyrinae (marrón).

En conclusión, las trampas y fototruampas alimenticias de la Red Regional de Muestreo resultaron ser muy atractivas para varias especies de mariposas no objetivo, la práctica totalidad en la familia Nymphalidae. Los registros obtenidos fueron, en general, consistentes con la distribución conocida de estas especies en Extremadura y permitieron estudiar los patrones de ocupación-abundancia y la actividad diaria. No obstante, es importante señalar que las trampas alimenticias convencionales utilizadas no son un método adecuado para el muestreo de mariposas, tanto por su naturaleza destructiva como por la baja especificidad alimentaria de las especies carpófagas en nuestra latitud. Al contrario, las fototruampas podrían ser útiles en determinados contextos para la detección, censo o seguimiento de especies carpófagas.

Agradecimientos

Los autores agradecen su ayuda a todos los compañeros y colegas que prestaron asistencia técnica en el campo, en especial a F. Javier Mendiola, Carlos Zugasti, José M. de Juan, Yónatan Cáceres, Raúl Bonal y Álvaro Gaytán, así como a Enrique García-Barros por la revisión constructiva del manuscrito. Esta investigación contó con el apoyo del Servicio de Sanidad Vegetal (SSV) de la Junta de Extremadura.

Referencias

- ABÓS, L. & STEFANESCU, C. 1999. Phenology of *Charaxes jasius* (Nymphalidae: Charaxinae) in the north-east Iberian Peninsula. *Nota Lepidopterologica*, **22**: 162-182.
- AUSTIN, G.T. & RILEY, T.J. 1995. Portable bait traps for the study of butterflies. *Tropical Lepidoptera Research*, **6**: 5-9.
- BLÁZQUEZ-CASELLES, Á. 2014. Análisis de la información conocida sobre los lepidópteros de Cáceres (España), con aportación de nuevos datos (Insecta: Lepidoptera). *Archivos Entomológicos*, **11**: 3-130.
- BOPPRÉ, M. 1983. Leaf-scratching: a specialized behavior of danaid butterflies (Lepidoptera) for gathering secondary plant substances. *Oecologia*, **59**: 414-416.
- CHERMOCK, R.L. 1952. The use of bait to attract butterflies. *The Lepidopterists' News*, **6**: 32-33.
- CHRISTY, M. 1921. Hornets, wasps and flies sucking the sap of trees. *Essex Naturalist*, **19**: 10-14.
- DE VRIES, P. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **26**: 98-108.
- EHRlich, P.R. & DAVIDSON, S.E. 1960. Techniques for capture-recapture studies of Lepidoptera populations. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **14**: 227-229.
- FIEDLER, K. 1993. The remarkable life history of two Malaysian lycaenid butterflies. *Nature Malaysiana*, **18**: 35-43.
- FORD, E.B. 1945. *Butterflies*. Collins. London, 368 pp.
- FRANZÉN, M. & JOHANNESSON, M. 2007. Predicting extinction risk of butterflies and moths (Macrolepidoptera) from distribution patterns and species characteristics. *Journal of Insect Conservation*, **11**: 367-390.
- FRAZER, J.F.D. 1973. Estimating butterfly numbers. *Biological Conservation*, **5**: 271-276.

- FREITAS, A.V.L., ISERHARD, C.A., SANTOS, J.P. dos, CARREIRA, J.Y.O., RIBEIRO, D.B., MELO, D.H.A., ROSA, A.H.B., MARINI-FILHO, O.J., ACCACIO, G.M. & UEHARA-PRADO, M. 2014. Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología*, **40**: 203-212.
- GARCÍA-BARROS, E., MUNGUIRA, M.L., MARTÍN CANO, J., ROMO BENITO, H., GARCIA-PEREIRA, P. & MARAVALHAS, E.S. 2004. *Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea)*. Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 11. Zaragoza, 228 pp.
- GASTON, K.J., BLACKBURN, T.M., GREENWOOD, J.J., GREGORY, R.D., QUINN, R.M. & LAWTON, J.H. 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 39-59.
- GODFREY, A. & WHITEHEAD, P.F. 2001. The Diptera, Coleoptera and other invertebrates recorded from oak sap-flows at Brayton Barff, North Yorkshire. *British Journal of Entomology and Natural History*, **14**: 65-84.
- HIKL, A.L. & KRENN, H.W. 2011. Pollen processing behavior of *Heliconius* butterflies: A derived grooming behavior. *Journal of Insect Science*, **11**: 99.
- HUGHES, J.B., DAILY, G.C. & EHRLICH, P.R. 1998. Use of fruit bait traps for monitoring of butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Revista de Biología Tropical*, **46**: 697-704.
- KAWAHARA, A.Y., PLOTKIN, D., HAMILTON, C.A., GOUGH, H., St LAURENT, R., OWENS, H.L., HOMZIAK, N.T. & BARBER, J.R. 2018. Diel behavior in moths and butterflies: a synthesis of data illuminates the evolution of temporal activity. *Organisms Diversity and Evolution*, **18**: 13-27.
- KRENN, H.W. 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: structure, function, and evolution of the mouthparts. *Annual Review of Entomology*, **55**: 307-327.
- LAMIE, E., MORTON, E.R. & PARZER, H.F. 2025. Puddling in butterflies: current knowledge and new directions. *Annals of the Entomological Society of America*, **118**: 110-118.
- LEHNERT, M.S., JOHNSON, D.D., WU, J., SUN, Y., FONSECA, R.J., MICHELS, J., SHELL, J.S. & REITER, K.E. 2021. Physical adaptations of butterfly proboscises enable feeding from narrow floral tubes. *Functional Ecology*, **35**: 1925-1937.
- MEYER, C.L. & SISK, T.D. 2001. Butterfly response to microclimatic conditions following ponderosa pine restoration. *Restoration Ecology*, **9**: 453-461.
- MITTER, C., DAVIS, D.R. & CUMMINGS, M.P. 2017. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **62**: 265-283.
- MOLLEMAN, F., KRENN, H.W., VAN ALPHEN, M.E., BRAKEFIELD, P.M., DE VRIES, P.J. & ZWAAN, B.J. 2005. Food intake of fruit-feeding butterflies: evidence for adaptive variation in proboscis morphology. *Biological Journal of the Linnean Society*, **86**: 333-343.
- NAGY, A., SZARUKÁN, I., GÉM, F., NYITRAI, R., FÜSTI-MOLNÁR, B., NÉMERTH, A., KOZÁK, L., MOLNÁR, A., KATONA, K., SZANY, S., VARGA, Z. & TÓTH, M. 2015. Preliminary data on the effect of semi-synthetic baits for Noctuidae (Lepidoptera) on the non-target Lepidoptera species. *Acta Agraria Debreceniensis*, **66**: 71-80.
- NORRIS, M.J. 1936. The feeding-habits of the adult Lepidoptera Heteroneura. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **85**: 61-90.

- ÔMURA, H. & HONDA, K. 2003. Feeding responses of adult butterflies, *Nymphalis xanthomelas*, *Kaniska canace* and *Vanessa indica*, to components in tree sap and rotting fruits: synergistic effects of ethanol and acetic acid on sugar responsiveness. *Journal of Insect Physiology*, **49**: 1031-1038.
- ORTA, C., REYES-AGÜERO, J.A., LUIS-MARTÍNEZ, M.A., MUÑOZ-ROBLES, C.A. & MÉNDEZ, H. 2022. Mariposas bioindicadoras ecológicas en México. Artículo de revisión. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, **38**: 1-33.
- PLISKE, T.E. 1975. Attraction of Lepidoptera to plants containing pyrrolizidine alkaloids. *Environmental Entomology*, **4**: 455-473.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM 2024. *QGIS Geographic Information System. Version 3.34* Prizren. Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.org>.
- R CORE TEAM 2024. *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- RAVENSCRAFT, A., BERRY, M., HAMMER, T., PEAY, K. & BOGGS, C. 2019. Structure and function of the bacterial and fungal gut microbiota of neotropical butterflies. *Ecological Monographs*, **89**: e01346.
- REA, R.V. & LINDGREN, B.S. 2009. Beaver labor serves up spring sweets for butterflies. *Wildlife Afield*, **6**: 170-172.
- RUCHIN, A.B. 2023. Spatial distribution of Lepidoptera in forest ecosystems of central european Russia: studies using beer traps. *Forests*, **14**: 680.
- SANTOS, J.P. DOS, ISERHARD, C.A., TEIXEIRA, M.O. & ROMANOWSKI, H.P. 2011. Fruit-feeding butterflies guide of subtropical atlantic forest and Araucaria moist forest in state of Rio Grande do Sul, Brazil. *Biota Neotropica*, **11**: 256-274.
- THOMAS, A.N., FREITAS, A.V.L., ROSA, A.H.B., SCHUNEMANN, B.L.B., SIEMIONKO, E.T., MENDONÇA, M. de S. Jr, ZACCA, T. & ISERHARD, C.A. 2025. 'I am going hungry': natural history notes of adult butterflies exploiting unusual food sources. *Austral Ecology*, **50**: e70028.
- TORRES-VILA, L.M., LÓPEZ-CALVO, R., PONCE-ESCUADERO, F., MENDIOLA-DÍAZ, F.J., FERNÁNDEZ-MORENO, F. & SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, Á. 2024. Phototrap-assessed diel activity of *Cerambyx cerdo* and *Cerambyx welensii* sympatric populations in the wild: Does extreme drought boost diurnality? *Agricultural and Forest Entomology*, **26**: 485-495.
- TORRES-VILA, L.M., MENDIOLA-DÍAZ, F.J. & CANELO, T. 2023a. *Cerambyx cerdo* and *Cerambyx welensii* oak-living sympatric populations exhibit species-specific responses to face ecological factors in the wild. *Diversity*, **15**: 545.
- TORRES-VILA, L.M., MENDIOLA-DÍAZ, F.J. & SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, Á. 2017. Dispersal differences of a pest and a protected *Cerambyx* species (Coleoptera: Cerambycidae) in oak open woodlands: a mark-recapture comparative study. *Ecological Entomology*, **42**: 18-32.
- TORRES-VILA, L.M., MENDIOLA-DÍAZ, F.J., MORAL-GARCÍA, F.J. & CANELO, T. 2022. Large-scale geostatistical mapping and occupancy-abundance patterns of *Cerambyx* species threatening SW Spain oak forests. *European Journal of Forest Research*, **141**: 1045-1057.
- TORRES-VILA, L.M., MENDIOLA-DÍAZ, F.J., LÓPEZ-CALVO, R., PONCE-ESCUADERO, F., SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, A. & FERNÁNDEZ-MORENO, F. 2023b. Ad-hoc devised phototraps unravel *Cerambyx miles* diel activity in the wild (Coleoptera: Cerambycidae). *Fragmenta Entomologica*, **55**: 101-116.

VAN NIEUKERKEN, E.J., KAILA, L., KITCHING, I.J., KRISTENSEN, N.P., LEES, D.C., MINET, J., MITTER, C., MUTANEN, M., REGIER, J.C., SIMONSEN, T.J., WAHLBERG, N., YEN, S.-H., ZAHIRI, R., ADAMSKI, D., BAIXERAS, J., BARTSCH, D., BENGTSSON, B.Å., BROWN, J.W., BUCHELI, S.R., DAVIS, D.R., DE PRINS, J., DE PRINS, W., EPSTEIN, M.E., GENTILI-POOLE, P., GIELIS, C., HÄTTENSCHWILER, P., HAUSMANN, A., HOLLOWAY, J.D., KALLIES, A., KARSHOLT, O., KAWAHARA, A.Y., KOSTER, S. (J.C.), KOZLOV, M.V., LAFONTAINE, J., LAMAS, G., LANDRY, J.-F., LEE, S., NUSS, M., PARK, K.-T., PENZ, C., ROTA, J., SCHINTLMEISTER, A., SCHMIDT, B.C., SOHN, J.-C., SOLIS, M.A., TARMANN, G.M., WARREN, A.D., WELLER, S., YAKOVLEV, R.V., ZOLOTUHIN, V.V. & ZWICK, A. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. En: Zhang, Z.-Q. (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, **3148**: 212-221.

WAHLBERG, N., WHEAT, C.W. & PEÑA, C. 2013. Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (butterflies and moths). *PLOS ONE*, **8**: e80875.

WIKSTROEM, L., MILBERG, P. & BERGMAN, K.O. 2009. Monitoring of butterflies in semi-natural grasslands: diurnal variation and weather effects. *Journal of Insect Conservation*, **13**: 203-211.

WOLTON, R. & LUFF, M. 2016. Observations on the Diptera and other insects frequenting sap exudations on an oak tree in Devon, south-west England. *Dipterists Digest*, **23**: 119-136.