

Estructura de la comunidad de Rhopalocera en ecosistemas boscosos en un gradiente altitudinal en el norte de la Orinoquia colombiana (Lepidoptera: Papilionoidea)

Juan Carlos Agudelo-Martínez, Néstor Pérez-Buitrago, Francisco Mijares-Santana & Fernando Hernández-Baz

Resumen

Se muestrearon Papilionoidea en fragmentos boscosos en un gradiente altitudinal de la Orinoquia colombiana a 132, 300, 500, 700 y 980 metros sobre el nivel del mar con el objetivo de describir la diversidad, los cambios en la estructura de la comunidad y relacionarlos con la composición florística. En cada localidad se utilizaron trampas Van Someren Rydon y capturas directas para recolectar Papilionoidea mientras que el inventario florístico de plantas leñosas se hizo en parcelas de 1.000 m² y las herbáceas en 1 m². Se recolectaron 152 ejemplares de Rhopalocera correspondientes a seis familias, 54 géneros y 66 especies. La riqueza osciló entre siete a 30 especies en los cinco fragmentos, y la similitud fue baja según el índice de Bray-Curtis con valores de 0,76 a 1, indicando baja similitud en la composición de especies de Papilionoidea. Se encontraron diferencias en la riqueza entre altitudes y una correlación del 97,8% entre las comunidades de plantas y Papilionoidea. Adicionalmente, encontramos que *Bunsius oileus* (Linnaeus, 1767), *Anartia amathea* (Linnaeus, 1758) y *A. jatrophae* (Linnaeus, 1763) están asociadas con 132 m s. n. m., mientras que *Rhetus dysonii* (Saunders, 1850) y *Actinote pellenae* (Hübner, [1821]) se asociaron con 980 m s. n. m. Los resultados sugieren que la estructura de la comunidad de Lepidoptera estuvo más influenciada por la estructura de la comunidad de plantas que por los cambios en la altitud. Las asociaciones de especies caracterizadas por una amplia tolerancia a perturbaciones antropogénicas, a 132 y 980 m. s. n. m. podrían indicar que actividades agrícolas y ganaderas generan cambios significativos en los fragmentos de bosque en la Orinoquia colombiana. **Palabras clave:** Lepidoptera, Papilionoidea, Arauca, riqueza de especies, abundancia, Colombia.

Diversity and community structure of Rhopalocera in forest ecosystems along an elevational gradient from the north of Colombia's Orinoco region (Lepidoptera: Papilionoidea)

Abstract

Papilionoidea were sampled in forest fragments along an altitudinal gradient in the Colombian Orinoquia at 132, 300, 500, 700, and 980 meters above sea level with the aim of describing diversity and changes in community structure and relating these to floristic composition. Van Someren Rydon traps and direct captures were used to collect Papilionoidea at each site, and the floristic inventory of woody plants was conducted on 1000 m² plots and herbaceous plants on 1 m² plots. A total of 152 specimens of Rhopalocera corresponding to six families, 54 genera and 66 species were collected. Species richness ranged from seven to 30 species in the five fragments, and the similarity was low according to the Bray-Curtis index, which ranged from 0.76 to 1, indicating low similarity in the species composition of Papilionoidea. Differences in richness were found

between altitudes and a 97.8% correlation between plant communities and Papilionoidea. Additionally, we found that *Bunsius oileus* (Linnaeus, 1767), *Anartia amathea* (Linnaeus, 1758), and *A. jatrophae* (Linnaeus, 1763) are associated with 132 m.a.s.l., while *Rhetus dysonii* (Saunders, 1850) and *Actinote pellenae* (Hübner, [1821]) are associated with 980 m.a.s.l. The results suggest that the Lepidoptera community structure was more strongly influenced by plant community structure than by changes in altitude. The associations of Lepidoptera with a wide range of anthropogenic tolerance at 132 and 980 m.a.s.l. would indicate that agricultural and livestock activities have probably caused changes in forest fragments in the Colombian Orinoquia.

Keywords: Lepidoptera, Papilionoidea, Arauca, abundance, species richness, Colombia.

Introducción

Los gradientes altitudinales son considerados laboratorios biológicos en los que las condiciones cambiantes de los factores ambientales permiten abordar preguntas sobre la relación existente entre los organismos y los ecosistemas que habitan, evaluando hipótesis acerca de los patrones y procesos ecológicos que estructuran la biodiversidad (Szewczyk & McCain, 2016). Una hipótesis ampliamente difundida que relaciona la altitud con la biodiversidad es el efecto de dominio intermedio, que establece la máxima diversidad biológica en las altitudes medias de los gradientes altitudinales debido a factores como la heterogeneidad de hábitats y las interacciones ecológicas (Becker et al. 2007; Szewczyk & McCain, 2016). Entender los factores que influyen sobre la diversidad a lo largo de los gradientes altitudinales es crucial tanto para la implementación de planes de manejo y conservación, así como para comprender como ocurren los cambios en la distribución de la diversidad en los ecosistemas asociados cobrando especial importancia en el escenario actual de cambio climático a nivel global (González et al. 2021; Molina-Martínez et al. 2013; Wilson et al. 2007). En Colombia se encuentran las últimas estribaciones del sistema montañoso de los Andes que surcan el país de sur a norte generando gradientes altitudinales que inducen cambios en factores ambientales y promueven la ocurrencia de gran variedad de ecosistemas propiciando presiones selectivas y adaptaciones en los organismos que los habitan (Schirpke et al. 2019; Willig & Presley, 2016). Este atributo es uno de los factores que hace de Colombia uno de los países megadiversos junto con Ecuador, Perú y Brasil (Mittermeier & Konstant, 2001).

Colombia posee una enorme biodiversidad (Rodríguez-Zapata & Ruiz-Agudelo, 2021). Entre los insectos, sabemos que el número de Papilionoidea registradas del país llega a 3.877 especies correspondiente al 20,7% de las especies descritas a nivel mundial; sin embargo, número que aumenta constantemente a medida que se aumenta el esfuerzo de muestreo en diferentes localidades del país (Garwood & Jaramillo, 2023). Los Lepidoptera diurnos desempeñan roles importantes dentro de los ecosistemas, son la principal fuente de alimento para algunos anfibios y aves, son eficientes polinizadores y por su alta vagilidad contribuyen a la diversidad genética de muchas especies vegetales (Wagner, 2020). Paralelamente, las relaciones Lepidoptera-planta pueden mostrar fidelidad ecológica (Moura et al. 2022) cuando los estados inmaduros dependen nutricionalmente de una sola especie de planta (Beccaloni et al. 2008). Esta estrecha afinidad resulta útil estudiar los cambios que experimentan los ecosistemas producto de actividades naturales o antrópicas y por esta razón algunas especies de Lepidoptera son considerados bioindicadores (Parmesan, 2019).

El uso de Papilionoidea en inventarios rápidos de biodiversidad es una herramienta útil para describir fenómenos ecológicos o eventos antrópicos que modifican los ecosistemas, minimizando los costos (en recursos y tiempo) y maximizando la información que puede aportar para entender las dinámicas en entornos naturales o perturbados (Villareal et al. 2004). El uso de evaluaciones rápidas es apropiado en localidades en las cuales se dificulta realizar estudios con rangos temporales amplios (Agudelo-Martínez & Pérez-Buitrago, 2020; Vanegas, 2010), como la Amazonia, el Chocó biogeográfico o la Orinoquia, cuyas condiciones logísticas restringen el acceso a localidades para la toma de muestras (Suárez et al. 2018).

La Orinoquia colombiana abarca aproximadamente el 22% del territorio colombiano (Rippstein et al. 2001), sin embargo, persisten vacíos de información sobre su biodiversidad e interacciones entre los organismos con los ambientes que habitan (Arbeláez-Cortés, 2013). Disminuir esta brecha en el conocimiento es fundamental para generar planes de conservación y manejo de la biodiversidad que permitan entender las dinámicas ecosistémicas en esta región del país. El objetivo de este estudio es documentar la riqueza y abundancia de Papilionoidea presentes en ciertos fragmentos de bosque en un gradiente altitudinal y relacionarlo con la diversidad florística de plantas leñosas en el norte de la Orinoquia colombiana.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en un gradiente altitudinal en la vertiente oriental de la Cordillera Oriental de Colombia en el departamento de Arauca. Esta región presenta su mínima altura a 98 metros sobre el nivel del mar (m. s. n. m.) en el municipio de Cravo Norte y alcanza una altura máxima de 5.380 m. s. n. m. en el Ritak'uwa Blanco, el pico más alto de la Sierra Nevada del Cocuy-Güican (Rodríguez et al. 2018). La Orinoquia colombiana, ubicada entre los 98 a los 1.000 m. s. n. m., se denomina Llanos Orientales de Colombia por la predominancia de paisajes de sabana con fragmentos de bosque, bosques riparios y otros ecosistemas (Jaramillo-J. & Rangel-Ch., 2014; Rosales et al. 2010). Cinco fragmentos de bosque con diferentes características fueron muestreados. En el municipio de Arauca a 132 m s. n. m. un bosque ripario continuo asociado al caño El Ruano (6.990, -70.799); en el municipio de Tame los muestreos se llevaron a cabo a 300 m. s. n. m. en un bosque intervenido continuo cercano a la cabecera municipal (6.427, -71.747), a 500 m. s. n. m. en un fragmento de bosque de aproximadamente 30 hectáreas discontinuo rodeado de potreros (6.493, -71.818), a los 700 m. s. n. m. en un bosque ripario continuo asociado al río Cravo Norte (6.4797, -71.8605) y a 980 m. s. n. m. se muestreó un bosque continuo (65.150, -71.8614) en límites con el Parque Nacional Natural (PNN) El Cocuy. Los fragmentos de bosque seleccionados delimitaron el estudio a las unidades fisiográficas de piedemonte, terrazas y llanura aluvial. El clima es de régimen unimodal con una temporada de lluvias de ocho meses desde abril hasta noviembre y una temporada seca de diciembre a marzo; la precipitación media anual es de 2.200 mm. y humedades relativas entre 65% y 80% (Rippstein et al. 2001).

TRABAJO DE CAMPO

Se recolectaron Papilionoidea entre junio y noviembre de 2017 utilizando dos técnicas complementarias. Se instalaron siete trampas Van Someren Rydon (TVSR) cada 30 metros en un transecto perpendicular al borde del fragmento de bosque, cuatro fueron instaladas dentro del fragmento, una en el borde y dos afuera con el fin de asegurar la recolección de Papilionoidea tanto de las coberturas boscosas como de su entorno. Los transectos de TVSR fueron recebados con banano en descomposición y revisados diariamente a las 8:00, 14:00 y 16:00 horas. La segunda técnica consistió la recolección directa de especímenes con redes entomológicas en transectos libres recorridos por dos personas entre las 8:00 a 17:00 horas, para capturar especies no atraídas por el cebo a las TVSR. Los especímenes fueron almacenados en sobres de papel milano, etiquetados y trasladados a la Colección Entomológica de la Universidad Nacional de Colombia Sede Orinoquia CEO (Registro Nacional de Colecciones Biológicas 220) en Arauca para su montaje, identificación y depósito. Las recolecciones se realizaron amparados en el Permiso Marco de Recolección de Especímenes de la Diversidad Biológica de la Universidad Nacional de Colombia y la identificación taxonómica se realizó mediante la comparación con especímenes depositados en la CEO y usando bibliografía especializada (D'Abrera, 1988; D'Abrera, 1987; García-Robledo et al. 2002; Warren et al. 2023).

Además, se usó información de las comunidades vegetales, incluyendo especies leñosas, arbustivas y herbáceas, en los sitios de muestreo que fueron registrados simultáneamente a los inventarios de Papilionoidea. En cada fragmento de bosque se establecieron parcelas de 1.000 m² (50 × 20 m) para muestrear todas las plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm (Melo & Vargas, 2002). Con el fin de describir la comunidad vegetal del estrato herbáceo y de regeneración natural (plántulas de plantas leñosas y lianas) se midieron ejemplares con altura de hasta 1.5 m en 10 parcelas de 1 m² (Vallejo et al. 2005). Las especies de plantas recolectadas fueron procesadas siguiendo técnicas estándar de herbario y depositadas en el Herbario Orinocence (HORI, Registro Nacional de Colecciones Biológicas 219) de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Orinoquia.

ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA

Para describir la composición de la comunidad de Papilionoidea se usó la riqueza de especies por localidad como una representación de la diversidad alfa. La diversidad beta, entendida como el recambio de especies entre altitudes se estimó aplicando el índice de Bray-Curtis para cualquier par posible de localidades

y se representó mediante un dendrograma de distancias (Koleff et al. 2003; Lennon et al. 2001). La diversidad gamma que hace referencia al total de especies colectadas en el área de estudio se calculó implementando los estimadores no paramétricos que proporcionan una estimación robusta de la diversidad de especies incluso con tamaños de muestra pequeños y un esfuerzo de muestreo desigual (Chao et al. 2014; Hsieh et al. 2016; Yue et al. 2022).

Para describir la estructura de la comunidad se usó el análisis de similitud (ANOSIM) con el fin de estimar las diferencias en la riqueza de especies en cada altitud (Clarke, 1993) y las diferencias entre los posibles pares de alturas muestreadas se establecieron mediante un análisis de varianza usando matrices de distancia (ADONIS) (McArdle & Anderson, 2001). Para establecer la similitud de la composición de la comunidad de Papilionoidea entre alturas se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) utilizando la abundancia de especies en cada localidad (Oksanen et al. 2022).

Para evaluar la relación entre la comunidad de Papilionoidea y la comunidad de vegetación dentro de los fragmentos de bosque, se usó el análisis de co-correspondencia (CO-CA). Este análisis combina las ideas del análisis de coinerencia (CoI) con el modelo de respuesta unimodal familiar a los métodos de análisis de correspondencia (CA) o análisis de correspondencia canónico (CCA) (Schaffers et al. 2008). El objetivo es relacionar las dos matrices de abundancia o presencia de especies, de manera que la descomposición resultante en ejes sean aquellas combinaciones que mejor expliquen la covariación entre especies y observaciones en las dos matrices (Ter Braak & Schaffers, 2004). Para implementar el CO-CA, se transformaron las matrices de la comunidad de Lepidoptera y plantas usando el logaritmo del número absoluto de individuos. Se aplicó el método de análisis de especies indicadoras INDVAL (De Cáceres & Legendre, 2009) para establecer la relación entre las especies de Papilionoidea y la altitud a la que fueron registradas (De Cáceres et al. 2010). El cálculo de los estimadores no paramétricos se realizó mediante el programa EstimateS versión 9.1. y los análisis estadísticos restantes realizaron con el software estadístico R 3.5.1 (R Core Team, 2023) usando las librerías: Vegan para estimar la diversidad beta, ANOSIM y NMDS (Oksanen et al. 2022), Cocorresp para el análisis de co-correspondencias (Ter Braak & Schaffers, 2004) e Indicspecies para el análisis de especies indicadoras INDVAL (De Cáceres & Legendre, 2009).

Resultados

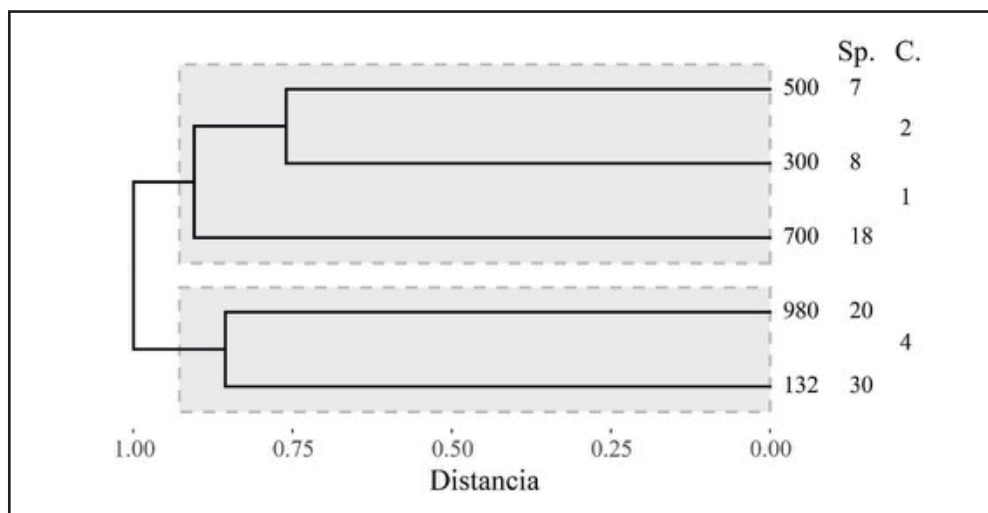
En el gradiente altitudinal se recolectaron 152 ejemplares de seis familias, 54 géneros y 66 taxones. La familia mejor representada fue Nymphalidae con 41 especies (62,1%), seguida por Hesperidae con 10 (15,2%), mientras que las familias Pieridae, Riodinidae, Papilionidae y Lycaenidae estuvieron representadas por cinco especies o menos (< 8%). La diversidad por géneros sigue la misma tendencia, con Nymphalidae y Hesperidae en los primeros lugares con 34 y siete géneros respectivamente, seguidos por Riodinidae con cinco, Pieridae con cuatro, Papilionidae y Lycaenidae con dos géneros cada uno. La altura con mayor número de especies únicas fue 132 m. s. n. m. con 19, seguida de 980 m. s. n. m. y 700 m. s. n. m. con 14 y 12 especies respectivamente, mientras que 300 m. s. n. m. y 500 m. s. n. m. tuvieron tres y dos especies únicas respectivamente. La diversidad alfa, representada como el número de especies en cada localidad osciló entre siete y 30 especies (promedio = $16,6 \pm 9,5$) (Tabla 1).

Respecto a la vegetación de los fragmentos se registraron en total 2.490 individuos, 1.667 correspondientes al estrato rasante y arbustivo y 823 al estrato arbóreo que pertenecen a 75 familias, 173 géneros y 253 especies. En todo el muestreo las cinco familias que presentaron el mayor número de géneros y especies fueron: Fabaceae con 17 géneros y 26 especies; Rubiaceae (10; 17), Bignoniaceae (10; 13), Sapindaceae (6; 10) y Myrtaceae (5; 10). El muestreo a 132 m.s.n.m. registró 45 especies, la especie arbórea más abundante fue *Allophylus amazonicus* (Mart.) Radlk. (Sapindaceae) con 43 unidades; la especie arbustiva más abundante fue *Tabernaemontana siphilitica* (L. f.) Leeuwenb. (Apocynaceae) con 47 individuos y la especie herbácea con mayor número de individuos fue *Opismenus* cf. *hirtellus* (L.) P. Beauv. (Poaceae) con 37. En el muestreo localizado a 300 m.s.n.m. se encontraron 69 especies, la más abundante fue una palma *Oenocarpus minor* Mart. (Arecaceae) con 26 individuos; la especie arbustiva más abundante fue *Piper metanum* Trel. & Yunck. (Piperaceae) con siete individuos y herbácea fue *Ischnosiphon leucophaeus* (Poepp. & Endl.) Körn. (Marantaceae) con siete individuos. El fragmento a 500 m.s.n.m. presentó 71 especies. La especie arbórea más abundante fue *Rudgea crassiloba* (Benth.) B. L. Rob. (Rubiaceae) con 22 individuos, la especie arbustiva más abundante fue *Pombalia prunifolia* (Willd.) Paula-Souza (Violaceae) con 64 individuos

y la especie herbácea más abundante fue *Calathea* cf. *villosa* Lindl. (Marantaceae) con 23 individuos. En el muestreo a 700 m.s.n.m. se encontró la mayor riqueza de especies con un total de 85, siendo la especie arbórea más abundante *Psidium* cf. *oligospermum* DC. (Myrtaceae) con 68 individuos, la especie arbustiva más abundante fue *P. metanum* (Piperaceae) con 23 individuos y la especie herbácea más abundante fue *Selaginella* cf. *horizontalis* (C.Presl) Springcon (Selaginellaceae) con 20 individuos. En el de 980 m.s.n.m se encontraron 55 especies. La especie arbórea más abundante fue *Apeiba* aff. *glabra* Aubl. (Malvaceae) con 88 individuos, la especie arbustiva más abundante fue *Cleidion castaneifolium* Müll. Arg.con (Euphorbiaceae) con 63 individuos y la especie herbácea más abundante fue *Adiantum pulverulentum* L. (Pteridaceae) con 16 individuos.

El cálculo del índice de Bray-Curtis entre localidades oscilo entre 0,76 y 1 indicando baja similitud en la composición de especies de Lepidoptera. La representación gráfica de este índice mediante un dendrograma generó dos nodos determinados por la riqueza de especies en cada una de las estaciones de muestreo (Figura 1). En uno de los nodos se agruparon los extremos del gradiente altitudinal 132 y 980 m. s. n. m. con riquezas de 30 y 20 especies respectivamente y en segundo nodo se agruparon las alturas intermedias del gradiente 300, 500 y 700 m. s. n. m. con ocho, siete y 18 especies respectivamente (Figura 1). La diversidad gamma indicó que la riqueza de especies en el gradiente altitudinal puede oscilar entre 172 (Chao 2) y 84 especies (Bootstrap) respectivamente. Así, las 66 especies colectadas representan entre el 38,3% y el 78,7% de las especies de Papilionoidea presentes en la zona.

Figura 1. Dendrograma mostrando la similitud del índice de Bray-Curtis entre las localidades del gradiente altitudinal del Norte de la Orinoquía colombiana. Sombreado en gris se señalan dos grupos, uno agrupando las altitudes intermedias y el otro los extremos del gradiente. Sp. Riqueza de especies por altura. C. número de especies compartidas.



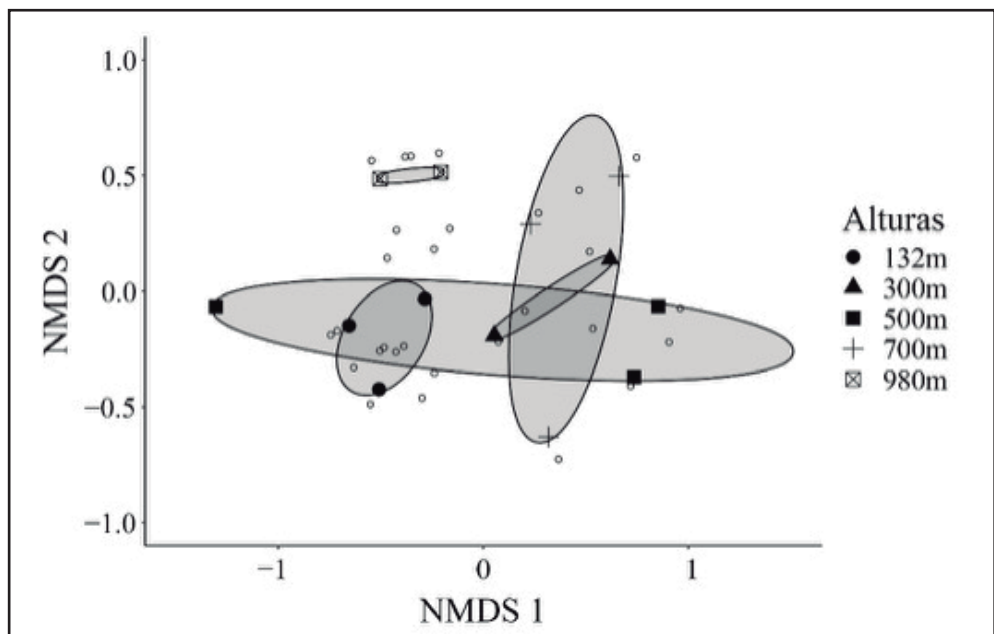
El análisis de similitud (ANOSIM) estableció que existen diferencias en la riqueza de especies en cada altitud ($R = 0.53$, $p > 0.01$). La prueba ADONIS indicó que la altura de 132 m. s. n. m. es diferente al resto de las demás alturas (valores de R entre 0.42 y 0.44, $p = 0.1$). Este análisis también detectó que las localidades 700 - 980 m. s. n. m. son diferentes en la composición de especies ($R = 0.37$, $p = 0.1$) y de igual manera las localidades de 500 y 980 también presentaron diferencias en la composición ($R = 0.44$, $p = 0.1$).

El análisis NMDS para evaluar la composición de especies con respecto a las alturas generó un ordenamiento donde se distinguen dos grupos, el primero en el que están las unidades muestrales de 980 m. s. n. m. y el segundo en donde se agrupan los muestreos del resto de las alturas muestreadas (Estrés = 0.09) (Figura 2).

El análisis de co-correspondencia usado para explorar si la composición de la comunidad de plantas

en los bosques muestreados influía sobre la composición de la comunidad de Papilionoidea en cada una de las localidades detecto una alta correlación entre las comunidades (Inercia total = 5.70), con una variación explicada (Inercia explicada) de 5.58, lo que indica una correspondencia del 97.8% entre la comunidad de plantas y Papilionoidea. Los dos primeros ejes de los 14 calculados explicaron el 28.2% de la variación en la composición de la comunidad de Papilionoidea con respecto a la comunidad de plantas presentes en cada una de las localidades muestreadas (Figura 3). El análisis de especies indicadoras reveló la afinidad de cinco especies a diferentes alturas. Las especies *Burnsius oileus* (Linnaeus, 1767) ($S = 0.91$, $p = 0.04$), *Anartia amathea* (Linnaeus, 1758) ($S = 0.885$, $p = 0.04$) y *A. jatrophae* (Linnaeus, 1763) ($S = 0.864$, $p = 0.05$) se asociaron a los 132 m. s. n. m. y las especies *Rhetus dysonii* (Saunders, 1850) ($S = 1$, $p = 0.03$) y *Actinote pellenae* Hübner, [1821] ($S = 0.937$, $p = 0.03$) presentaron afinidad a los 980 m. s. n. m. Las 61 especies restantes no mostraron afinidades significativas a ninguna de las localidades muestreadas ($p > 0.05$).

Figura 2. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para la comunidad de Papilionoidea en el gradiente altitudinal en el norte de la Orinoquia colombiana. Los óvalos representan cada una de las alturas muestreadas y los puntos vacíos representan las especies de Papilionoidea. Estrés 0.09.

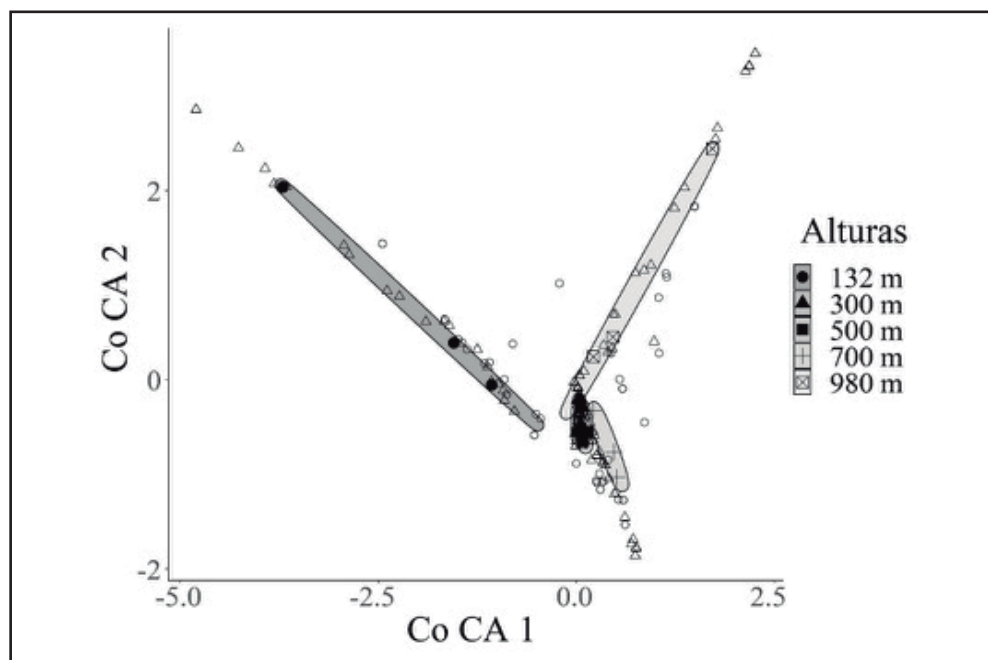


Discusión

La riqueza de especies calculada mediante estimadores no paramétricos reveló que la eficiencia del muestreo estuvo entre el 38.3% y el 78.7% indicando que las técnicas empleadas fueron relativamente efectivas para documentar la riqueza de especies de Papilionoidea en el gradiente altitudinal. Las 66 especies recolectadas comparadas con las 1.115 conocidas de la Orinoquia Colombiana (Gantiva-Quintero & Andrade-Correa, 2022) representan una pequeña fracción de la riqueza de dicha región biogeográfica. La baja representatividad se explica teniendo en cuenta que fueron muestreados sólo cinco fragmentos de bosque correspondientes a un área muy pequeña respecto a la región (Rippstein et al. 2001). Aun así, la riqueza de especies reportada es similar a otros trabajos en gradientes altitudinales semejantes metodológicamente como el de Olarte-Quiróñez et al. (2016) que reportó 69 especies en un gradiente altitudinal entre los 2.400 a 3.700 m. s. n. m. en Norte de Santander, o el de Combita et al. (2022) que registró 101 especies para un gradiente altitudinal entre los 300 y 1.500 m. s. n. m. en el departamento de Santander. En cuanto a la composición de

especies por familia, las familias mejor representadas fueron Nymphalidae (41 especies), Hesperidae (10 especies) y Pieridae (cinco especies), similar a la reportado en otras localidades en las cordilleras Oriental y Occidental de Colombia (Henao-Bañol et al. 2018; Henao-Bañol & Stiles, 2018; Ramírez-Restrepo et al. 2007). Sin embargo, la composición de especies con el patrón: Nymphalidae, Hesperidae, Pieridae no es constante cuando se compara con otras localidades del Neotrópico más al sur en la cordillera de los Andes en el cual predominan las familias Heperiidae y Pieridae en los primeros lugares de riqueza de especies (Farfán Larico, 2018; Pires et al. 2020; Zelada, 2004).

Figura 3. Análisis de co-correspondencia con una variación total (Inercia total) de 5.70. Biplot basado en los dos primeros ejes generados (Co CA 1 y Co CA 2). Elipses y puntos sólidos representan las localidades de muestreo. La relación entre las especies de Papilionoidea (Círculos vacíos) y las especies de plantas (triángulos vacíos) muestra una variación explicada (Inercia explicada) de 5.58, indicando una correspondencia del 97.8% entre la comunidad de plantas y la comunidad de Papilionoidea.



Respecto a la diversidad beta, el dendrograma de similitud generó dos grupos en respuesta a la riqueza de especies. El primero agrupó las dos localidades de los extremos del gradiente altitudinal (132 y 980 m. s. n. m.) con mayores riquezas reportadas, mientras que en el segundo se encuentran las alturas intermedias del gradiente (300, 500 y 700 m. s. n. m.) con riquezas entre siete y 18 especies. Los resultados de las pruebas de ANOSIM y ADONIS ratifican este resultado indicando que las diferencias en la composición de la comunidad de Lepidoptera se dan entre los extremos del gradiente altitudinal (132 y 980 m. s. n. m.) respecto a las alturas intermedias. El registro de mayores riquezas de especies en los extremos del gradiente altitudinal contradice la hipótesis de rango medio que plantea la disminución de la riqueza de especies a medida que aumenta o disminuye la elevación, mostrando un incremento en la riqueza las elevaciones medias del gradiente (Becker et al. 2007). La falta de ajuste de nuestros resultados a esta hipótesis de gradientes altitudinales se suma a una lista ampliamente documentada para trabajos con Lepidoptera (Cómbita et al. 2022; Molina-Martínez et al. 2013; Wilson et al. 2007) y otros grupos taxonómicos como ciempiés, Coleoptera de la familia Staphylinidae (Gilgado et al. 2022) e incluso pequeños mamíferos terrestres (McCain, 2005). Dentro de los factores que contribuirían a la falta de ajuste con el patrón de rango de riqueza medio en las comunidades se encuentran

el clima (Wilson et al. 2007, Molina-Martínez et al. 2013 McCain, 2005), microclima, topografía y cobertura vegetal (Cómbita et al. 2022; Gilgado et al. 2022). El reemplazo de especies en función del incremento de la altitud es común para diferentes ordenes de insectos como Formicidae (Longino & Colwell, 2011) y Heterocera, (Brehm et al. 2007), sin embargo, los trabajos de gradientes altitudinales no son concluyentes en cuanto a la influencia de la altura como un factor preponderante en la estructuración de las comunidades biológicas y por lo tanto deberían tenerse en cuenta otros factores microclimáticos correlacionados (*i.e.* humedad relativa, temperatura) que contribuyen a explicar cómo se estructuran las comunidades biológicas de forma más eficiente (Becker et al. 2007).

En este estudio, el análisis de co-correspondencia demostró que un 97.8% de la variación en la comunidad de Papilionoidea fue explicada por la composición en la comunidad vegetal en las localidades estudiadas. El mecanismo subyacente involucra la amortiguación microclimática generada por la vegetación (Montejo-Kovacevich et al. 2020) y teniendo en cuenta que el gradiente evaluado es moderado (848 m de altitud), las diferencias pequeñas de temperatura podrían permitir el movimiento de los Papilionoidea como se ha descrito particularmente en zonas ecuatoriales (Montejo-Kovacevich et al. 2020). Este resultado concuerda con otros estudios que plantean que las comunidades vegetales pueden ser el principal agente estructurador de las comunidades de Lepidoptera (Molina-Martínez et al. 2013; Pires et al. 2020; Valtonen et al. 2013) por aspectos alimenticios, reproductivos y fisiológicos (Grundel et al. 2020; Montejo-Kovacevich et al. 2020; Steigenga & Fischer, 2009), y otros grupos como escarabajos coprófagos (Nunes et al. 2016) y hormigas (Castro et al. 2020).

El análisis de INDVAL usado para evaluar la asociación de las especies a diferentes alturas indicó que existen cinco especies que se encuentran fuertemente relacionadas a ciertas altitudes. Por ejemplo, *B. oileus*, *A. amathea* y *A. jatrophae* se asocian a 132 m. s. n. m., especies de hábitos de vuelo muy activos usualmente encontradas en zonas abiertas (García-Robledo et al. 2002) como la sabana, ambiente que constituye la matriz de paisaje en el ecosistema en el bosque donde se registraron estas especies. *B. oileus* ha sido asociadas con plantas de la familia Malvaceae (Beccaloni et al. 2008), sin embargo, en los muestreos realizados de vegetación no se reportó esta familia botánica. Lo mismo ocurre con *A. amathea* y *A. jatrophae*, que reportan asociación con plantas de las familias Acanthaceae, Asteraceae, Lamiaceae y Verbenaceae, pero que no fueron registradas en el inventario botánico a 132 m. s. n. m.

Dos especies están asociadas a alturas de 980 m. s. n. m., *R. dysonii* (Riodinidae) suele encontrarse libando cerca de cuerpos de agua o ambientes húmedos (Ríos-Málaver, 2007) y aunque se trata de una especie comúnmente avistada, no se encontraron reportes de asociaciones conocidas con plantas. La segunda especie fue *A. pellenea*, que habita en zonas montañosas y húmedas, donde presenta un comportamiento gregario y generalmente se encuentran cerca de arbustos en flor de bordes de bosques cercanos a cursos de agua, e incluso, puede ocupar áreas como zonas residenciales de grandes ciudades (Núñez-Bustos, 2020).

A. pellenea cuenta con reportes de asociación a plantas de las familias Amaranthaceae (*Amaranthus*), Asteraceae (*Chromolaena*, *Clibadium*, *Eupatorium*, *Helianthus*, *Mikania*, *Senecio*, *Tessaria*), Fabaceae (*Acacia*, *Mimosa*) y Verbenaceae (*Lantana*) (Beccaloni et al. 2008), aunque ninguno de estos registros coincide, con las especies de plantas encontradas en la zona de estudio, es posible encontrar plantas de la familia Asteraceae (*Clibadium*) y Fabaceae (*Inga*, *Swartzia* y *Pterocarpus*) que podrían estar asociadas a esta especie.

La asociación de las especies de Papilionoidea con plantas encontradas en este trabajo no coincide con los registros consultados. Esto podría explicarse por el hecho que nuestro muestreo fue realizado en el interior del bosque, con arbustos y hierbas diferentes a las encontradas en ambientes abiertos y que este tipo de estudios en ecosistemas en la Orinoquia son escasos. Así, este estudio contribuye a las asociaciones que los Papilionoidea tienen con especies de plantas no registradas en el catálogo de plantas huésped de especies neotropicales (Beccaloni et al. 2008), reflejando que la biodiversidad de la Orinoquia colombiana ha sido poco estudiada y es relativamente poco conocida (Arbeláez-Cortés, 2013).

La presencia y asociación de especies con tolerancia a ambientes transformados como *A. pellenea* en 980 m. s. n. m., podría indicar que en alturas intermedias y altas del gradiente (desde 300 hasta 980 m. s. n. m.) las coberturas boscosas podrían estar sufriendo fuertes cambios antropogénicos, impulsados por actividades como la ganadería o la agricultura que transforman las coberturas originalmente boscosas en potreros o cultivos (Etter et al. 2006).

Aquí exploramos el efecto del cambio en la altitud sobre la comunidad de Papilionoidea en los Llanos

Orientales de Colombia. Nuestros resultados contrastan con la hipótesis del patrón de elevación media, mostrando precisamente el efecto contrario con mayor riqueza y abundancia de especies en los extremos del gradiente. Esta discrepancia podría sugerir que la estructura de la comunidad de Papilionoidea pudiera ser promovida por la comunidad vegetal, más que por la altitud. Se encontraron asociaciones estrechas entre cinco especies de Papilionoidea con diferentes alturas en el gradiente altitudinal, evidenciando la utilidad de los Lepidoptera como bioindicadores. Este hallazgo plantea la posibilidad de emplear estas especies como bioindicadores en procesos de monitoreo ecológico, con el fin de evaluar la relación entre la transformación de la cobertura boscosa y el incremento de las actividades antrópicas.

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento a Carlos Hernán Gantiva Quintero y Efraín Reinel Henao Bañol por su ayuda en la identificación de algunas especies y a Evelin María Gómez Tapia por su ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo fue financiado por medio de la “Convocatoria de proyectos para promover el fortalecimiento de semilleros de investigación en la Sede Orinoquia 2016-ii” de la Universidad Nacional de Colombia.

Conflicto de interés

Los autores declaran que no tienen ningún interés financiero conocido, ni relaciones personales, que pudieran haber influido en el trabajo que se presenta en este artículo.

Referencias

- Agudelo-Martínez, J. C., & Pérez-Buitrago, N. (2020). Riqueza estacional y estructura de la comunidad de hormigas epígeas en fragmentos de bosque de sabanas inundables, Orinoquia Colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 68(3), 947-958. <https://doi.org/DOI10.15517/RBT.V68I3.40546>
- Arbeláez-Cortés, E. (2013). Knowledge of Colombian biodiversity: Published and indexed. *Biodiversity and Conservation*, 22(12), 2875-2906. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0560-y>
- Beccaloni, G. W., Viloria, Á. L., Hall, S. K., & Robinson, G. S. (2008). *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies* (Vol. 8). Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Becker, A., Körner, C., Brun, J.-J., Guisan, A., & Tappeiner, U. (2007). Ecological and Land Use Studies Along Elevational Gradients. *Mountain Research and Development*, 27(1), 58-65. <https://doi.org/10.1659/0276-4741>
- Brehm, G., Colwell, R. K., & Kluge, J. (2007). The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2), 205-219. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00281.x>
- Castro, F. S. D., Da Silva, P. G., Solar, R., Fernandes, G. W., & Neves, F. D. S. (2020). Environmental drivers of taxonomic and functional diversity of ant communities in a tropical mountain. *Insect Conservation and Diversity*, 13(4), 393-403. <https://doi.org/10.1111/icad.12415>
- Carrero-Sarmiento, D. A., Sánchez-Montaña, L. R., & Tobar L, D. E. (2013). Diversidad y distribución de mariposas diurnas en un gradiente altitudinal en la región nororiental andina de Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 17(1), 168-188.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Cómbita, J. L., Giraldo, C. E., & Escobar, F. (2022). Environmental variation associated with topography explains butterfly diversity along a tropical elevation gradient. *Biotropica*, 54(1), 146-156. <https://doi.org/10.1111/btp.13040>
- D'Abrera, B. (1988). *Butterflies of the Neotropical Region. Part V. Nymphalidae (conc.) & Satyridae*. Hill House.
- D'Abrera, B. (1987). *Butterflies of the Neotropical Region. Part IV. Nymphalidae (partim)*. Hill House.
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: Indices and statistical

- inference. *Ecology*, 90, 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10), 1674-1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S., & Possingham, H. (2006). Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114(2-4), 369-386. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.013>
- Farfán Larico, J. (2018). Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) de Arequipa, Perú: Lista preliminar con dos nuevos registros para Perú. *Revista Peruana de Biología*, 25(4), 357-370. <https://doi.org/10.15381/rpb.v25i4.15536>
- Gantiva-Quintero, C. H., & Andrade-Correa, M. G. (2022). Las mariposas diurnas en la Orinoquía Colombiana. *Caldasia*, 44(3), 514-523. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n3.92499>
- García-Robledo, C., Constantino, L. M., Heredia, M. D., & Kattan, G. (2002). *Mariposas Comunes de la Cordillera Central de Colombia*. Wildlife Conservation Society. Feriva editores.
- Garwood, K., & Jaramillo, J. G. (2023). *Foto guía de Mariposas de Colombia/ Photo guide to the Butterflies of Colombia (Lepidoptera: Papilionoidea)*. BioButterfly Database. Edición 1 Congreso Colombiano de Lepidopterología. <https://www.butterflycatalogs.com/colombia.html>
- Gilgado, J. D., Rusterholz, H.-P., Braschler, B., Zimmermann, S., Chittaro, Y., & Baur, B. (2022). Six groups of ground-dwelling arthropods show different diversity responses along elevational gradients in the Swiss Alps. *Plos One*, 17(7), e0271831. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271831>
- González, V. H., Cobos, M. E., Jaramillo, J., & Ospina, R. (2021). Climate change will reduce the potential distribution ranges of Colombia's most valuable pollinators. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(2), 195-206. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.02.010>
- Grundel, R., Dulin, G. S., & Pavlovic, N. B. (2020). Changes in conservation value from grasslands to savannas to forests: How a temperate canopy cover gradient affects butterfly community composition. *Plos One*, 15(6), e0234139. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0234139>
- Henao-Bañol, E. R., Páez, A., & Rodríguez-M., J. V. (2018). Inventario de mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea-Papilionoidea) de la reserva forestal productora protectora de la cuenca alta del río Bogotá (RFPP-CARB). *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 22(2), 144-171. <https://doi.org/10.17151/bccm.2018.22.2.11>
- Henao-Bañol, E. R., & Stiles, F. G. (2018). Un inventario de las mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea-Papilionoidea) de dos reservas altoandinas de la Cordillera Oriental de Colombia. *Revista de la Facultad de Ciencias*, 7(1), 71-87. <https://doi.org/10.15446/rev.fac.cienc.v7n1.67837>
- Hernández-Baz, F., López-L., J. D., & Hernández-G., A. L. (2022). Visitantes florales o polinizadores: No son iguales. *Revista La Ciencia y El hombre*, 35(3), 58-59.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jaramillo-J., A., & Rangel-Ch, J. O. (2014). Las unidades del paisaje y los bloques del territorio de la Orinoquía. En J. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquía de Colombia* (pp. 101-152). Universidad Nacional de Colombia - Instituto de Ciencias Naturales.
- Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>
- Le Crom, J. F., Llorente-Bousquets, J. E., Constantino, L. M., & Salazar, J. (2004). Pieridae. *Mariposas de Colombia* (Vol. 2). Carlec Ltda.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D., & Gaston, K. J. (2001). The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 966-979. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x>
- Longino, J. T., & Colwell, R. K. (2011). Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, 2(3), 1-20. <https://doi.org/10.1890/ES10-00200.1>
- Måsviken, J., Marquina, D., Norén, K., Dalén, L., & Dalerum, F. (2023). Elevational variation of spider and insect communities in the Swedish mountains. *Ecosphere*, 14(6), e4540. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4540>
- McArdle, B. H., & Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82(1), 290-297. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- McCain, C. M. (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86(2), 366-372. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>

- org/10.1890/03-3147
- Melo, O., & Vargas, R. (2002). *Libro Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos* (I). Universidad del Tolima, CRQ.
- Mittermeier, R. A., & Konstant, W. R. (2001). Biodiversity conservation: Global priorities, trends, and the outlook for the future. In I. A. Bowles & G. T. Prickett (Eds.), *Footprints in the Jungle: Natural Resource Industries, Infrastructure, and Biodiversity Conservation*. Oxford University Press.
- Montejo-Kovacevich, G., Martin, S. H., Meier, J. I., Bacquet, C. N., Monllor, M., Jiggins, C. D., & Nadeau, N. J. (2020). Microclimate buffering and thermal tolerance across elevations in a tropical butterfly. *Journal of Experimental Biology*, jeb.220426. <https://doi.org/10.1242/jeb.220426>
- Moura, P. A., Corso, G., Montgomery, S. H., & Cardoso, M. Z. (2022). True site fidelity in pollen feeding butterflies. *Functional Ecology*, 36(3), 572-582. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13976>
- Nunes, C. A., Braga, R. F., Figueira, J. E. C., Neves, F. D. S., & Fernandes, G. W. (2016). Dung Beetles along a Tropical Altitudinal Gradient: Environmental Filtering on Taxonomic and Functional Diversity. *Plos One*, 11(6), e0157442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157442>
- Núñez-Bustos, E. O. (2020). *Aspectos de historia natural de las especies de Actinote Hübner (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae: Acraeini) en la Provincia de Buenos Aires, Argentina*. University of Florida. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.4317587>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Cáceres, M. D., Durand, S., Antoniazzi-Evangelista, H. B., Rich-Fitz, J., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., O. Hill, M., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M. H., Ribeiro-Cunha, E., Smith T., Stier A., Ter-Braak, C. J. F., & Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package*. Cran. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olarte-Quinonez, C. A., Acevedo-Rincón, A. A., Ríos-Málaver, I. C., & Carrero-Sarmiento, D. A. (2016). Diversidad de mariposas (Lepidoptera, Papilionoidea) y su relación con el paisaje de alta montaña en los Andes nororientales de Colombia. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 14, 233-255. <https://doi.org/10.32800/amz.2016.14.0233>
- Parmesan, C. (2003). Butterflies as Bioindicators for Climate Change Effects. In C. Boggs, W. Watt & P. Ehrlich (Ed.), *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight* (pp. 541-560). University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226063195-027>
- Pires, A. C. V., Barbosa, M., Beiroz, W., Beirão, M. V., Marini-Filho, O. J., Duarte, M., Mielke, O. H. H., Ladeira, F. A., Nunes, Y. R. F., Negreiros, D., & Fernandes, G. W. (2020). Altitudinal variation in butterfly community associated with climate and vegetation. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 92(suppl 2), e20190058. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020190058>
- R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Restrepo, L., Chacón-De Ulloa, P., & Constantino, L. M. (2007). Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) en Santiago de Cali, Valle del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 33(1), 54-63. <https://doi.org/10.25100/socolen.v33i1.9316>
- Ríos-Málaver, C. (2007). Riqueza de especies de mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) de la quebrada “El águila” cordillera central (Manizales, Colombia). *Boletín Científico - Centro de Museos - Museo de Historia Natural*, 11(2), 272-291.
- Rippstein, G., Escobar, Germán., & Motta, F. M. (2001). *Agroecología y biodiversidad de las sabanas en los Llanos Orientales de Colombia*. CIAT.
- Rodríguez, M. A., Angueyra, A., Cleef, A. M., & Van Andel, T. (2018). Ethnobotany of the Sierra Nevada del Cocuy-Güicán: Climate change and conservation strategies in the Colombian Andes. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 14(1), 34. <https://doi.org/10.1186/s13002-018-0227-6>
- Rodríguez-Zapata, M. A., & Ruiz-Agudelo, C. A. (2021). Environmental liabilities in Colombia: A critical review of current status and challenges for a megadiverse country. *Environmental Challenges*, 5, 100377. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100377>
- Rosales, J., Suárez, S., & Lasso, C. A. (2010). Descripción del medio natural de la cuenca del Orinoco. Capítulo 3. In C. A. Lasso, J. S. Usma, F. Trujillo & A. Rial (Eds.). *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: Bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad* (pp. 51-

- 73). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquía (Universidad Nacional de Colombia). <http://repository.humboldt.org.co/handle/20.500.11761/34982>
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sykora, K. V., & Ter Braak, C. J. F. (2008). Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, 89(3), 782-794. <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>
- Schirpke, U., Candiago, S., Egarter Vigl, L., Jäger, H., Labadini, A., Marsoner, T., Meisch, C., Tasser, E., & Tappeiner, U. (2019). Integrating supply, flow and demand to enhance the understanding of interactions among multiple ecosystem services. *Science of The Total Environment*, 651, 928-941. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.235>
- Steigenga, M. J., & Fischer, K. (2009). Fitness consequences of variation in developmental temperature in a butterfly. *Journal of Thermal Biology*, 34(5), 244-249. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2009.03.001>
- Suárez, A., Arias-Arévalo, P. A., & Martínez-Mera, E. (2018). Environmental sustainability in post-conflict countries: Insights for rural Colombia. *Environment, Development and Sustainability*, 20(3), 997-1015. <https://doi.org/10.1007/s10668-017-9925-9>
- Szewczyk, T., & McCain, C. M. (2016). A Systematic Review of Global Drivers of Ant Elevational Diversity. *Plos One*, 11(5), e0155404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155404>
- Ter Braak, C. J. F., & Schaffers, A. P. (2004). Co-Correspondence Analysis: A new ordination method to relate two community compositions. *Ecology*, 85(3), 834-846. <https://doi.org/10.1890/03-0021>
- Vallejo, M., Londoño, A., López, R., Galeano, G., Álvarez, E., & Devia, W. (2005). *Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia*. Bogotá. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Valtonen, A., Molleman, F., Chapman, C. A., Carey, J. R., Ayres, M. P., & Roininen, H. (2013). Tropical phenology: Bi-annual rhythms and interannual variation in an Afrotropical butterfly assemblage. *Ecosphere*, 4(3), art36. <https://doi.org/10.1890/ES12-00338.1>
- Vanegas, B. M. Á. (2010). *Efecto de la complejidad del hábitat en la composición de la comunidad de hormigas en bosques premontanos en el área de influencia de la central hidroeléctrica "Porce II"* [Trabajo de Grado]. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/7106>
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M., & Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Wagner, D. L. (2020). Insect Declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65, 457-480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- Warren, A. D., Davis, K. J., Strangeland, E. M., Pelham, J. P., Willmoth, K. R., & Grishin, N. V. (2023). *North and South American Butterflies. Butterflies of America*. <https://www.butterfliesofamerica.com/L/Neotropical.htm>
- Willig, M. R., & Presley, S. J. (2016). Biodiversity and metacommunity structure of animals along altitudinal gradients in tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32(5), 421-436. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000589>
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., & Monserrat, V. J. (2007). An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13(9), 1873-1887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x>
- Yue, J. C., Clayton, M. K., & Hung, C.-R. (2022). Comparing Nonparametric Estimators for the Number of Shared Species in Two Populations. *Diversity*, 14(4), 243. <https://doi.org/10.3390/d14040243>
- Zelada, W. H. (2004). Las mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) del Bosque de Cuyas, Ayabaca, Piura, Perú. *Revista Peruana de Entomología*, 44(1), 37-41.

*Juan Carlos Agudelo Martínez
Facultad de Ciencias Agrícolas-Xalapa
Universidad Veracruzana
Zona Universitaria
Circuito Gonzalo Aguirre Beltrán, S/N
CP 91000, Xalapa
Veracruz
MÉXICO / MEXICO
E-mail: jucagudeloma@unal.edu.co
<https://orcid.org/0000-0002-1655-621X>

Nestor Pérez-Buitrago
Grupo de Investigación en Ciencias de la Orinoquia (GICO)
Universidad Nacional de Colombia Sede Orinoquia
km 9 vía Arauca-Tame
Arauca
COLOMBIA / COLOMBIA
E-mail: nfperezb@unal.edu.co
<https://orcid.org/0000-0003-3738-8187>

Francisco Javier Mijares-Santana
Grupo de Investigación en Ciencias de la Orinoquia (GICO)
Universidad Nacional de Colombia Sede Orinoquia
km 9 vía Arauca-Tame
Arauca
COLOMBIA / COLOMBIA
E-mail: fjmijaess@unal.edu.co
<https://orcid.org/0000-0003-3794-9722>

Fernando Hernández-Baz
Facultad de Biología-Xalapa
Universidad Veracruzana
Zona Universitaria
Circuito Gonzalo Aguirre Beltrán, S/N
CP 91000, Xalapa
Veracruz
MÉXICO / MEXICO
E-mail: ferhbmex@yahoo.com
<https://orcid.org/0000-0001-7768-6934>

*Autor para la correspondencia / *Corresponding author*

(Recibido para publicación / *Received for publication* 6-XII-2024)
(Revisado y aceptado / *Revised and accepted* 30-IV-2025)
(Publicado / *Published* 30-VI-2026)

Derechos de autor: El autor(es). Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia de Reconocimiento 4.0 Internacional de Creative Commons (CC BY 4.0) que permite el uso, distribución y reproducción sin restricciones en cualquier medio, siempre que se cite al autor original y la fuente. / **Copyright:** The author(s). This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Tabla 1. Listado de especies y presencia por altura en el gradiente altitudinal del norte de la Orinoquia colombiana de acuerdo con la propuesta taxonómica de Warren et al. (2023).

Familia/subfamilia	Especie	Altura				
		132	300	500	700	980
Papilionidae / Papilioninae	<i>Heraclides homothoas</i> (Rothschild & Jordan, 1906)	X				X
	<i>Parides lysander</i> (Cramer, [1775])					X
	<i>Parides eurimedes</i> (Stoll, [1782])					X
Pieridae / Coliadinae	<i>Eurema albula</i> (Cramer, [1776])				X	
	<i>Eurema daira</i> (Godart, 1819)		X	X	X	
	<i>Pyrisitia leuce</i> (Boisduval, 1836)	X				
	<i>Pyrisitia venusta</i> (Boisduval, 1836)	X	X			
Pieridae / Pierinae	<i>Itaballia demophile centralis</i> Joicey&Talbot, 1928	X				
Nymphalidae / Danainae	<i>Lycorea halia</i> (Hübner, 1816)	X	X			
	<i>Ceratinia tutia</i> (Hewitson, 1852)	X				
	<i>Mechanitis menapis</i> Hewitson, 1856			X		
	<i>Mechanitis polymnia</i> (Linnaeus, 1758)	X				X
Nymphalidae / Heliconiinae	<i>Actinote pellenea</i> Hübner, [1821]					X
	<i>Actinote stratonice</i> (Latreille, [1813])					X
	<i>Dryas iulia</i> (Fabricius, 1775)	X				
	<i>Eueides isabella</i> (Stoll, 1781)					X
	<i>Heliconius antiochus</i> (Linnaeus, 1767)	X				
	<i>Heliconius erato</i> (Linnaeus, 1758)	X	X		X	X
	<i>Heliconius sara</i> (Fabricius, 1793)					X
	<i>Adelpha alala</i> (Hewitson, 1847)			X	X	
Nymphalidae / Limenitidinae						
Nymphalidae / Biblidinae	<i>Biblis hyperia</i> (Cramer, 1779)	X				
	<i>Nessaea aglaura</i> (E. Doubleday, [1848])					X
	<i>Eunica anna</i> (Cramer, 1780)		X			
	<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)	X		X	X	
	<i>Callicore pitheas</i> (Latreille, [1813])	X				
	<i>Catagramma pyracmon</i> (Godart, [1824])	X				
	<i>Historis odius</i> (Fabricius, 1775)				X	
	<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)					X
Nymphalidae / Nymphalinae	<i>Anartia amathea</i> (Linnaeus, 1758)	X				
	<i>Anartia jatrophae</i> (Linnaeus, 1763)	X	X			X
	<i>Siproeta stelenes</i> (Linnaeus, 1758)					X

Nymphalidae / Charaxinae	<i>Junonia evarete</i> (Cramer, 1779)	X			X	X
	<i>Castilia ofella</i> (Hewitson, [1864])					X
	<i>Tegosa anieta</i> (Hewitson, 1864)				X	
	<i>Hypna clytemnestra</i> (Cramer, 1777)					X
	<i>Zaretis ellops</i> (Ménétriés, 1855)				X	
	<i>Memphis acidalia</i> (Hübner, [1819])				X	X
	<i>Morpho helenor</i> (Cramer, 1776)					X
	<i>Morpho deidamia neoptolemus</i> Wood, 1863					X
	<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775)		X	X		
	<i>Opsiphanes cassina</i> C. Felder & R. Felder, 1862	X				
Nymphalidae / Satyrinae	<i>Manataria maculata</i> (Hopffer, 1874)				X	
	<i>Forsterinaria neonympha</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)		X			
	<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	X	X	X	X	X
	<i>Magneuptychia libye</i> (Linnaeus, 1767)			X		
	<i>Megeuptychia antonoe</i> (Cramer, 1775)					
	<i>Satyrotaygetis iris</i> (C. Felder & R. Felder, 1867)				X	
	<i>Modica fugitiva</i> (Lamas, [1997])				X	
	<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)				X	X
	<i>Eurybia elvina</i> Stichel, 1910				X	
	<i>Mesosemia nyctea</i> (Hoffmansegg, 1818)				X	
Riodinidae / Riodininae	<i>Melanis electron</i> (Fabricius, 1793)	X				
	<i>Calephelis laverna</i> (Godman & Salvin, 1886)	X				
	<i>Rhetus dysonii</i> (Saunders, 1850)					X
	<i>Calycopisi sobeon</i> (A. Butler & H. Druce, 1872)	X				
	<i>Terenthina terentia</i> (Hewitson, 1868)				X	
Lycaenidae / Theclinae	<i>Cecropterus (Cecropterus) zarex</i> (Hübner, 1818)				X	
	<i>Cecropterus (Thorybes) dorantes</i> (Stoll, 1790)	X				
	<i>Spicauda teleus</i> (Hübner, 1821)	X		X		
	<i>Cogia calchas</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	X				
	<i>Eantis thraso</i> (Hübner, [1807])	X				
Hesperiidae / Pyrginae	<i>Tiana niger</i> (R. Williams & E. Bell, 1940)	X				
	<i>Burnsius adepta</i> (Plötz, 1884)	X				
	<i>Burnsius oileus</i> (Linnaeus, 1767)	X				
	<i>Burnsius orcus</i> (Stoll, 1780)	X			X	
	<i>Cumbre</i> sp.		X			
Hesperiidae / Hesperinae						