

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS QUÍMICAS**

**Estratificación de mariposas neotropicales: causas y consecuencias**

**Monografía previa a la obtención del título de Biología (Licenciada  
en Ciencias Biológicas)**

**MARÍA SOL CASTRO BATSON**

**Quito, 2025**

Certifico que la Monografía de biología, de la Srta. Castro Batson María Sol ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Firma del tutor de la monografía

Dr. Rafael Enrique Cárdenas Muñoz

Quito, 18 de julio de 2025

## DEDICATORIA

A mi mami Patricia, por ser el pilar más firme de mi vida, por tu amor incondicional que nunca ha conocido límites, y por moldearme con paciencia, ternura y fuerza en la persona que soy hoy. Gracias por cada abrazo que me sostuvo, por cada beso que sanó mis miedos y por cada palabra que me impulsó a seguir adelante. Eres mi ejemplo, mi guía y mi mayor inspiración. La persona más importante en mi vida. Gracias también por ser una mujer valiente, inteligente y llena de luz. Por enseñarme con tu vida lo que significa ser fuerte sin dejar de ser amorosa. Espero algún día parecerme, aunque sea un poco, a ti, y seguir tus pasos con el mismo amor y nobleza con los que has caminado siempre. Tu amor ha sido mi refugio en los días difíciles y mi impulso en los días buenos. Es un amor que no solo me ha sostenido, sino que me ha dado alas. Si alguna vez he sabido lo que significa amar con todo el corazón, ha sido porque tú me lo enseñaste con cada gesto, cada mirada y cada acto. Llevo tu amor tatuado en el alma, y es la fuerza más pura que me habita. Todo lo que soy y todo lo que logro lleva tu huella, y a ti te lo debo.

A mi abuelita, porque siempre te pertencí, como tú a mí. Gracias por envolverme siempre con tu ternura, por hacer de cada beso y abrazo un refugio seguro, por mantener viva la niña que llevo dentro y por dejar en mí la esencia hermosa de tu ser. Cada parte de lo que soy tiene un pedacito tuyo. Gracias por tu amor constante, por cada momento compartido, por ser mi compañera de vida. Gracias por verme crecer, por sostener mi mano cuando más lo necesitaba y por estar siempre a mi lado, sin condiciones. Por este corazón que no te olvida, di si un amor como mi amor tuviste.

A mis tíos: Anita, Waito y Diegui, que han estado conmigo desde mi primer latido. Gracias por ser parte esencial de mi vida, por acompañarme con tanto amor, y por formar conmigo una familia construida desde la ternura, el apoyo y la complicidad. A Anita, por siempre estar a mi lado, por comprender cada locura y brindarme un lugar seguro cuando ningún otro lo fue. Gracias por tus enseñanzas, por marcarme con tu fuerza, tu sensibilidad y tu forma de ver el mundo. A Waito, por ser mi compañía incondicional. Por cada risa, por cada broma compartida, y por los abrazos que me sostuvieron desde que era una bebé. Gracias por ser esa figura paterna constante y amorosa, por enseñarme con tu ejemplo y por ser el mejor hombre que pude tener a mi lado. A Diegui, por tantas enseñanzas cariñosas, por sostener mis sueños con una convicción que me empujó a creer en mí misma. Gracias por comprender esta alma bióloga de una manera única. Gracias a los tres por su amor, por cada momento compartido y por ser mi hogar, siempre. A mi prima y hermana mayor, Mariita, por enseñarme lo que es la verdadera admiración, por cada beso y cada abrazo de oso que me sostuvo e impulsó a ser siempre la mejor versión de mí misma. Gracias por estar presente en cada etapa de mi vida, por motivarme con tu ejemplo y por demostrarme, con tu amor incondicional, que siempre cuento contigo. A mi abuelito Washo, que abrió una puerta y, desde el cielo, me ha guiado para seguir sus pasos. Gracias a él, hoy soy la segunda científica en la familia, y cada logro que alcanzo lleva un beso al cielo. Su ejemplo, su legado y su amor siguen vivos en mí, y me acompañan en cada paso que doy con orgullo y gratitud.

A mis amigos, por ser parte del camino y enseñarme lo que significa una amistad verdadera. Por su compañía, su lealtad y cada gesto que me sostuvo.

A Juni, por ser un compañero fiel, incondicional y lleno de amor silencioso. Por acompañarme sin pedir nada a cambio, por estar en cada momento.

## TABLA DE CONTENIDOS

1	RESUMEN.....	5
2	ABSTRACT.....	6
3	INTRODUCCIÓN.....	7
3.1	MARIPOSAS Y ESTRATIFICACIÓN.....	9
3.2	ESTRATEGIAS DE VIDA.....	10
4	OBJETIVOS.....	14
4.1	OBJETIVO GENERAL:.....	14
4.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS:.....	14
5	DESARROLLO TEORICO.....	15
5.1	ESTRATIFICACIÓN.....	15
5.2	PRESIONES BIÓTICAS Y ABIÓTICAS EN MARIPOSAS.....	23
5.3	PREDACIÓN Y SELECCIÓN SEXUAL.....	34
5.4	ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS.....	41
6	CONCLUSIONES.....	45
7	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48
8	FIGURAS.....	65

# 1 RESUMEN

La estratificación vertical de los bosques neotropicales crea una diversidad de microclimas que influyen directamente en la distribución, comportamiento, adaptaciones y dinámica ecológica de las mariposas. Este trabajo analiza cómo los diferentes estratos forestales, principalmente el dosel y el sotobosque, afectan la biodiversidad y las relaciones ecológicas de las comunidades de mariposas en el bosque húmedo tropical lluvioso y el bosque nublado montano. A través de una revisión teórica detallada, se abordan factores abióticos como la luz, temperatura, humedad, viento y topografía, así como factores bióticos como las plantas hospederas, la estructura vegetal y las interacciones interespecíficas. El trabajo destaca cómo estos elementos estructuran comunidades verticales de mariposas con claras diferencias en composición, abundancia y comportamiento entre estratos. Se exploran adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales que han permitido a distintas especies ocupar nichos específicos, incluyendo especialización alimentaria, mimetismo, tolerancia térmica y estrategias reproductivas. También se examinan sus relaciones coevolutivas con las plantas hospederas y los efectos de los depredadores en función de la altura. A partir de esto, se reconoce que la estratificación es un determinante clave de la biodiversidad funcional de estos insectos, que permite la coexistencia de especies mediante la reducción de competencia directa y la segmentación del hábitat. Asimismo, se evidencian vacíos de información científica sobre el impacto de los microclimas verticales en la ecología de mariposas, especialmente en regiones poco estudiadas del Neotrópico. Se concluye que la comprensión de la ecología vertical de los bosques es esencial para el diseño de estrategias de conservación efectivas, ya que las mariposas no solo cumplen funciones ecológicas clave, sino que también actúan como bioindicadores sensibles del cambio ambiental. El trabajo resalta la necesidad de investigar con mayor profundidad las interacciones entre estratos y sus implicaciones ante la pérdida de hábitat y el cambio climático.

Palabras clave: biodiversidad, bosque neotropical, estratificación, mariposas, microclima.

## **2 ABSTRACT**

The vertical stratification of neotropical forests creates a diversity of microclimates that directly influence the distribution, behavior, adaptations and ecological dynamics of butterflies. This paper analyzes how the different forest strata, mainly the canopy and understory, affect the biodiversity and ecological relationships of butterfly communities in tropical rainforest and montane cloud forest. Through a detailed theoretical review, abiotic factors such as light, temperature, humidity, wind and topography are addressed, as well as biotic factors such as host plants, plant structure and interspecific interactions. The work highlights how these elements structure vertical butterfly communities with clear differences in composition, abundance and behavior between strata. Morphological, physiological and behavioral adaptations that have allowed different species to occupy specific niches are explored, including feeding specialization, mimicry, thermal tolerance and reproductive strategies. Their coevolutionary relationships with host plants and the effects of predators as a function of altitude are also examined. From this, stratification is recognized as a key determinant of the functional biodiversity of these insects, allowing species coexistence by reducing direct competition and habitat segmentation. Furthermore, there are gaps in scientific information on the impact of vertical microclimates on butterfly ecology, especially in poorly studied regions of the Neotropics. It is concluded that understanding the vertical ecology of forests is essential for the design of effective conservation strategies, since butterflies not only fulfill key ecological functions, but also act as sensitive bioindicators of environmental change. The paper highlights the need for further research into the interactions between strata and their implications in the face of habitat loss and climate change.

Key words: biodiversity, neotropical forest, stratification, butterflies, microclimate.

### 3 INTRODUCCIÓN

Las alturas y profundidades del bosque tejen un destino para las mariposas: cada estrato es un capítulo vital de su viaje. El clima de la bioregión neotropical tiene un sistema complejo ya que está influenciado por factores biogeográficos como la cordillera de los Andes y las corrientes oceánicas, caracterizado por sus variaciones estacionales con periodos húmedos y de sequía (Neu et al., 2021). Pero dentro de los bosques, existen diferentes factores, tanto bióticos como abióticos, que determinan tanto su estructura como su función de forma local, provocando una estratificación vertical que favorece una gran biodiversidad al proporcionar una variedad de microclimas, distribuciones de recursos y estructuras de hábitat que, a su vez, impulsan la organización, permitiendo que distintas especies se especialicen en estratos concretos y coexistan (Basham et al., 2022; Basham & Scheffers, 2020; Hoenle et al., 2023).

Estos estratos han evolucionado tras el evento de extinción del Cretácico, que marcó un punto de inflexión en la estructura y composición de los bosques, donde la extinción masiva en el límite Cretácico-Paleógeno provocó una disminución del 45 % en la diversidad vegetal, con pérdidas especialmente elevadas entre las gimnospermas y durante los siguientes seis millones de años, las angiospermas pasaron a ser dominantes y los bosques desarrollaron gradualmente un dosel cerrado, a comparación de los bosques tropicales del Cretácico tardío tenían un dosel abierto, dando como resultado una estructura en estratos por una mayor diversidad de formas de crecimiento de las plantas, lo que hizo que los bosques del Paleoceno se asemejaran a los complejos bosques tropicales que se observan hoy en día en el Neotrópico (M. R. Carvalho et al., 2021).

Eventos históricos como el levantamiento de la cordillera de los Andes y la formación del río Amazonas han generado barreras geográficas, gradientes climáticos y rupturas climáticas, que han promovido la especiación como consecuencia de la radiación adaptativa por los diferentes hábitats y nichos ecológicos creados (Matos-Maraví, 2013; 2016a). Como resultado, el bosque húmedo tropical lluvioso y el bosque nublado montano son parte de la variedad de ecosistemas del neotrópico. Se caracterizan por tener temperaturas elevadas, una humedad considerable y una importante pluviosidad (Armstrong, 2018). Las diferencias entre el bosque húmedo tropical lluvioso y el bosque nublado montano están determinadas principalmente por factores altitudinales, variaciones térmicas diarias y la temperatura media anual. El bosque nublado montano se caracteriza por una temperatura media anual de 14–18 °C, una precipitación que oscila entre 800 y 3500 mm anuales, una menor incidencia de luz solar y una altitud promedio que varía entre los 500 y 2200 m.s.n.m. En cambio, el bosque húmedo tropical lluvioso presenta temperaturas más elevadas, con un rango promedio de 25–27 °C, un régimen de precipitaciones anuales de 2000–3000 mm y una altitud significativamente menor, que se sitúa entre los 300 y 600 m.s.n.m. Todos estos factores distintivos que contribuyen a su singularidad ecológica (Cárdenas, 2016; Jarvis & Mulligan, 2011; Salinas et al., 2021). A nivel microclimático, tanto el bosque húmedo tropical lluvioso como el bosque nublado montano presentan dinámicas ecológicas determinadas por la interacción compleja entre componentes bióticos y abióticos. Entre los factores abióticos clave destacan: las condiciones climáticas, la disponibilidad de agua y los nutrientes, que conjuntamente regulan la productividad primaria del bosque. Esta productividad, a su vez, influye directamente en la composición vegetal y el funcionamiento ecosistémico. Paralelamente los factores bióticos como la estructura del bosque o la cobertura del dosel, influyen en la diversidad de especies, los rasgos funcionales y el crecimiento de la biomasa debido a la alta disponibilidad de agua, entre otros factores

abióticos, como la luz y la calidad del suelo (Begon et al., 2005; Poorter et al., 2017; van der Sande et al., 2017, 2018).

### **3.1 MARIPOSAS Y ESTRATIFICACIÓN**

Entre la diversa gama de organismos influenciados por la estratificación de los bosques y, por ende, por sus microclimas, se encuentran las mariposas. Casi 20 000 especies de mariposas se han descrito en todo el mundo, de las cuales alrededor del 40 % se encuentran en el Neotrópico (Lamas, 2004). La historia evolutiva de las mariposas revela una amplia diversificación impulsada por adaptaciones a diversos nichos ecológicos, como la especialización en distintas plantas hospedadoras, el mimetismo y su alometría (Pereira et al., 2017). Todos estos factores ecológicos han influido directamente en la segregación, tanto espacial como temporal de las distintas especies de mariposas, así como en su distribución vertical entre el sotobosque y el dosel, los cuales ofrecen disponibilidad de fuentes de alimento y sitios de cría (Checa et al., 2014a; Mahata et al., 2023; A. Richter et al., 2023a).

Su rol en la ecología es esencial para los ecosistemas donde habitan. Son importantes polinizadoras, ya que visitan las flores para alimentarse de néctar y, en el proceso, transfieren el polen entre las plantas, lo que promueve la diversidad genética de las poblaciones vegetales, al establecer relaciones mutualistas con las especies de planta con flor (Antil et al., 2025; Ghazanfar, 2016). En las redes tróficas su papel es tanto como presas como consumidoras primarias, ya que proporcionan una fuente de alimento para aves, reptiles y otros animales, mientras que para muchas especies sus larvas son herbívoras, lo que influye en la dinámica de las comunidades vegetales, al crear una presión selectiva al influir en el crecimiento de las plantas y la composición de las comunidades al alimentarse selectivamente de determinadas especies vegetales y por ende provocar

cambios en su abundancia y distribución, y en el ciclo de los nutrientes al retribuirlos tanto al ser presas y transferir nutrientes hacia arriba en la cadena alimentaria, vinculando a los productores primarios con los niveles tróficos superiores como al descomponerse, añadiendo materia orgánica al suelo, lo que mejora la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Bengtsson et al., 1996; Ghazanfar, 2016; Yang & Gratton, 2014). Además, las mariposas constituyen bioindicadores críticos de la estabilidad ambiental, dada su alta sensibilidad a alteraciones en las condiciones del hábitat. Su presencia y dinámica poblacional responden directamente a variaciones en temperatura, humedad y, especialmente, a la disponibilidad de plantas hospedadoras específicas, de las cuales dependen para completar sus ciclos de vida. Esta estrecha relación las convierte en indicadores confiables de cambios en la estructura vegetal y, por extensión, en la salud de los ecosistemas. (Doré et al., 2022; A. V. L. Freitas et al., 2024; Uehara-Prado & Freitas, 2009).

### **3.2 ESTRATEGIAS DE VIDA**

Las mariposas han desarrollado estrategias únicas de supervivencia y reproducción que les han permitido prosperar en estos ecosistemas (Dennis et al., 2004; Hartshorn, 1980; Simons et al., 2023; Van Bergen et al., 2017). Las adaptaciones morfológicas juegan un papel crucial en su evolución: los intrincados patrones y colores de sus alas no solo cumplen funciones como el camuflaje y la atracción de parejas, sino que también reflejan las presiones evolutivas a las que se enfrentan, como la depredación, factores ambientales o su interacción con plantas hospederas (DeVries et al., 2010; Karl et al., 2008; Mena et al., 2020; Suzuki et al., 2014). Las variaciones en el tamaño y la forma del cuerpo en conjunto con las alas contribuyen a mejorar la eficacia del vuelo y el éxito reproductivo ya que una forma más aerodinámica puede mejorar el rendimiento del vuelo al aumentar la sustentación y la maniobrabilidad, lo cual es crucial para escapar de los depredadores,

encontrar pareja y acceder a los recursos (Berwaerts et al., 2006, 2008; Trager & Daniels, 2011).

Las mariposas, al igual que otros taxones, han desarrollado sofisticadas adaptaciones comportamentales que reflejan la complejidad de su evolución. En particular, las estrategias de apareamiento muestran una notable diversidad y especialización. Muchas especies emplean exhibiciones visuales durante el cortejo, como vuelos elaborados o patrones de color, que sirven para atraer y convencer a las parejas potenciales. Otras recurren a señales químicas, como la emisión de feromonas por parte de las hembras o machos, que permiten la identificación de individuos compatibles dentro de su misma especie, incluso a distancia. Estas estrategias, moldeadas por la selección sexual, han evolucionado para maximizar el éxito reproductivo en entornos específicos, lo que a su vez contribuye a la diversificación y aislamiento reproductivo entre especies cercanas (Darragh et al., 2017; Jiggins et al., 2001; Papke et al., 2007; Pinzari, 2009).

Los comportamientos migratorios también evidencian notables respuestas evolutivas a los cambios ambientales, permitiendo a muchas especies evitar condiciones climáticas extremas, como sequías o bajas temperaturas, que podrían comprometer su supervivencia y reproducción. Esta estrategia les permite desplazarse hacia hábitats más favorables donde los recursos, como néctar, sitios de oviposición y plantas hospederas, están temporalmente disponibles. La migración no solo es una respuesta adaptativa al cambio ambiental, sino también una conducta compleja que requiere coordinación fisiológica, orientación espacial y sincronización con ciclos fenológicos. Estas capacidades migratorias, que han evolucionado independientemente en múltiples linajes de mariposas, reflejan una alta plasticidad ecológica y un refinado ajuste a los pulsos estacionales del ambiente (Schroeder et al., 2020).

De igual manera, las interacciones ecológicas entre las mariposas y sus plantas hospederas influye en sus preferencias alimenticias y en su comportamiento social en su estadio larvario, e incluso en etapas adultas como el apareamiento. Algunas especies utilizan señales químicas emitidas por las plantas para localizar parejas o sincronizar sus actividades reproductivas (Cahenzli & Erhardt, 2012; Estrada & Gilbert, 2010; McLellan & Montgomery, 2024). Más allá de su función inmediata, estas relaciones planta-insecto han sido fundamentales en la historia evolutiva de muchas mariposas, dando lugar a procesos de especialización y coevolución.

Existen especies que se han adaptado a alimentarse exclusivamente de determinadas plantas, lo que ha generado dinámicas coevolutivas que promueven la diversificación. Un ejemplo emblemático es la interacción entre la tribu Heliconiini y el género *Passiflora*, en la que ambas partes han desarrollado adaptaciones recíprocas: las plantas han evolucionado defensas como compuestos tóxicos, variabilidad morfológica en las hojas y estructuras que imitan huevos para disuadir la oviposición, mientras que las larvas de mariposas han desarrollado mecanismos para desintoxicar o incluso secuestrar estos compuestos, utilizándolos como defensa propia. Este tipo de relaciones íntimas impulsa procesos de radiación adaptativa tanto en las mariposas como en sus plantas hospederas (Cahenzli & Erhardt, 2012; de Castro et al., 2018; Ehrlich & Raven, 1964; Ferrer-Paris et al., 2013; Kurze et al., 2017; Nyman et al., 2006; Pocius et al., 2022).

Si bien las diferencias entre los factores abióticos y bióticos entre el dosel y sotobosque están bien documentadas, su impacto directo en la estratificación de mariposas no está claro. La importancia del microclima en los ecosistemas se reconoce desde hace casi un siglo, con estudios ecológicos fundamentales a principios del siglo XX, como los

realizados por Shirley & L. (1929; 1945) que destacaron el microclima como un factor clave que influye en las comunidades vegetales y animales, así como en procesos como el crecimiento y la mortalidad (Chen et al., 1999). La investigación ecológica moderna considera ahora que el microclima es esencial para comprender su interacción con ciertas especies que pueden llegar a ser más vulnerables a ciertos parámetros como el de la temperatura, especialmente ahora que los bosques se enfrentan a perturbaciones cada vez mayores (De Frenne et al., 2021). En el caso de las mariposas siguen existiendo importantes vacíos de conocimiento en cuanto al impacto de la estratificación de los bosques en las comunidades de mariposas, aunque sabemos que la estratificación crea microclimas que determinan la distribución de las especies y contribuyen a las interacciones ecológicas (Checa et al., 2014; Ewing et al., 2020). Se sabe muy poco sobre la variación microclimática a pequeña escala dentro de áreas reducidas o aisladas, lo que constituye un sesgo geográfico importante. Esta falta de información contribuye a una visión incompleta de los ensamblajes de mariposas en toda la región neotropical y en los diversos ecosistemas que la conforman (Checa et al., 2014a; Sobral-Souza et al., 2021). Otros factores, como la estructura vertical de la vegetación y la distribución de recursos a lo largo de los diferentes estratos del bosque, pueden desempeñar un papel aún más determinante en la conformación de las comunidades de mariposas. La estratificación forestal genera gradientes marcados de luz, temperatura, humedad, viento y composición vegetal, lo que crea microhábitats contrastantes entre el dosel y el sotobosque. Esta heterogeneidad influye directamente en la disponibilidad de recursos clave, como néctar, sitios de oviposición y plantas hospedadoras, así como en la exposición a depredadores y condiciones abióticas. En consecuencia, muchas especies de mariposas muestran preferencias específicas por ciertos estratos, adaptándose morfológica, fisiológica y comportamentalmente a las condiciones particulares de cada capa del bosque. Así, la estratificación no solo organiza el espacio físico, sino que actúa como un filtro ecológico que modula la distribución, diversidad y especialización de las mariposas neotropicales (Oye & Hill, 2025). Un tema fundamental y del cual falta información es el cómo las interacciones entre estratos, como el flujo de

nutrientes y la conectividad entre el dosel y el sotobosque, afectan a la dinámica comunitaria de las mariposas y a su capacidad para hacer frente al cambio ambiental. Este vacío de conocimiento es especialmente crítico en los ecosistemas neotropicales, donde la alta biodiversidad y la complejidad estructural del bosque ofrecen una variedad de nichos que probablemente no estén suficientemente muestreados para incluir variables bióticas y abióticas a la vez (Checa et al., 2014; Mahata et al., 2023). Es necesario profundizar en la investigación que vincule la ecología vertical del bosque con el fin de comprender las consecuencias de la pérdida de estos microhábitats sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proporcionan, cómo pueden afectar a gran escala a todo el ecosistema.

## **4 OBJETIVOS**

### **4.1 OBJETIVO GENERAL:**

4.1.1 Analizar el impacto de la estratificación forestal en el bosque húmedo tropical lluvioso y el bosque nublado subtropical del neotrópico y su influencia en la biodiversidad y las dinámicas ecológicas de las comunidades de mariposas.

### **4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:**

4.2.1 Evaluar cómo los diferentes estratos del bosque (dosel y sotobosque) afectan la distribución, abundancia, comportamiento y adaptaciones de las mariposas en los bosques nublados y tropical lluviosos de la región neotropical.

4.2.2 Explorar las interacciones ecológicas entre las mariposas y las plantas hospederas en distintos estratos del bosque.

## 5 DESARROLLO TEORICO

### 5.1 ESTRATIFICACIÓN

#### 5.1.1 FACTORES ABIÓTICOS

La estratificación se refiere a la composición de comunidades de plantas y animales en capas o estratos verticales (Allee et al., 1949), que en los bosques es fundamental para la biodiversidad ya que diferentes organismos, como aves, insectos y plantas, ocupan nichos verticales específicos, lo que da lugar a composiciones comunitarias variadas entre estratos debido a la distribución de recursos y distintas condiciones ambientales, permitiendo la coexistencia de un varias de especies en un mismo bosque (Mensah et al., 2018; Schulze et al., 2001; Thiel et al., 2021). La estratificación del bosque puede dividirse en varios niveles principales, como el suelo, el sotobosque, el subdosel, el dosel y, en algunos casos, el emergente. En estos estratos influyen diferentes factores como los abióticos. Sin embargo, en mariposas la atención se centra a menudo en los estratos del sotobosque y el dosel, ya que estas capas representan los hábitats verticales primarios donde se encuentran la mayoría de las especies de mariposas y donde se producen diferencias significativas en la composición, abundancia y diversidad de las especies (de Brito Freire et al., 2024; Silva et al., 2024).

El dosel es la capa superior de un ecosistema forestal, formada por las copas de los árboles maduros y una densa red de copas de árboles que crean una capa continua de follaje (Ozanne et al., 2003). Esta estructura permite la máxima interceptación de la luz solar y lluvia. El dosel actúa como aislante climático, moderando la temperatura y los niveles de humedad en las capas inferiores en forma de mosaico. Las condiciones más cálidas y secas del dosel superior crean un sotobosque más fresco y húmedo (ver figura 1) (Swanson & Weishampel, 2019).

El sotobosque es una capa vital de vegetación que se encuentra bajo las copas de los bosques y que se caracteriza por estar formado por árboles más pequeños, arbustos y plantas herbáceas que prosperan en las condiciones de poca luz creadas por los árboles más altos, por ende, suele recibir sólo un pequeño porcentaje de la luz solar (2% a 10%) que penetra en el dosel húmedo (ver figura 1) (Gomes-Westphalen et al., 2012; Motzer, 2005; Parker et al., 2019a).

### 5.1.2 TEMPERATURA

La temperatura en los bosques tropicales se mantiene constante de forma relativa ya que recibe radiación constante debido a que los rayos solares descienden en ángulos pronunciados, provocando mínima de la duración del día y temperaturas constantes durante todo el año y está controlado en gran medida por las masas de aire ecuatoriales y tropicales, que mantienen las temperaturas medias mensuales por encima de 18°C durante todo el año, eliminando la presencia de una estación invernal (Bailey, 2014; M. Richter, 2016). Estos presentan estaciones lluviosas y secas diferenciadas, que cuyo calendario y duración varían de una región a otra debido a factores climáticos y topográficos locales (Bombardi et al., 2019; Takano-Rojas et al., 2023). En el Ecuador, el bosque húmedo tropical lluvioso, la estación seca ocurre entre diciembre y febrero, caracterizada por una leve disminución en las precipitaciones, las cuales alcanzan un promedio mensual de 160-190 mm. El resto del año corresponde a la estación húmeda, donde los registros pluviométricos mensuales frecuentemente superan los 200 mm y, en muchos casos, los 500 mm. Por el contrario, en el bosque nublado montano, la estación seca se extiende de junio a noviembre, con precipitaciones inferiores a 300-350 mm en promedio. En cambio, entre diciembre y mayo tiene lugar la estación húmeda, durante la cual las lluvias pueden exceder los 500 mm mensuales (Pourrut, 1983). Estos factores climáticos influyen significativamente en la dinámica ecológica de estos ecosistemas y por ende en su estratificación ya que por sus microclimas que afectan directamente al comportamiento y a la distribución de

especies. Como resultado, en la estación seca muchas especies se desplazan a estratos inferiores mientras que en la época lluviosa migran a estratos más altos buscando condiciones más favorables (C. J. Lee et al., 2014). Asimismo, se observa una variación térmica entre los estratos: en el dosel, las temperaturas pueden exceder en hasta 7 °C la temperatura ambiental, mientras que en el sotobosque tienden a ser hasta 1,6 °C más bajas (Ismaeel et al., 2024; Pau et al., 2018).

### 5.1.3 HUMEDAD

Al igual que la temperatura, la humedad presenta variaciones verticales significativas. La variación diurna de estos parámetros está determinada principalmente por la estructura y composición del bosque. Durante el día, la eficiente mezcla turbulenta en las capas superiores del dosel mantiene condiciones relativamente homogéneas de humedad y temperatura por un intercambio activo de temperatura del aire, humedad y otras, mientras que el sotobosque permanece aislado de estos procesos, debido a que la densa capa de dosel por encima del sotobosque actúa como una barrera significativa, impidiendo la penetración eficiente del viento y la turbulencia atmosférica en las capas inferiores. Como resultado, el aire del sotobosque se intercambia menos con la atmósfera superior, lo que provoca su aislamiento. Por el contrario, durante la noche, el enfriamiento radiativo induce un descenso rápido de la temperatura en el dosel, generando capas atmosféricas estables con perfiles verticales marcados de humedad y temperatura (Szarzynski & Anhuf, 2001). En cuanto a la variación estacional, durante la estación húmeda la elevada humedad del suelo favorece una fotosíntesis activa y un crecimiento vegetal sostenido. En cambio, la estación seca se caracteriza por una disminución en la humedad edáfica, una reducción del potencial hídrico foliar y un incremento en la producción de hojarasca, debido a que numerosos árboles pierden sus hojas como mecanismo de adaptación para evitar el estrés hídrico (Holbrook et al., 1995; Janssen et al., 2020; Santiago et al., 2005).

#### 5.1.4 LUMINOSIDAD

La disponibilidad de luz es un factor primordial en el desarrollo de estratos verticales. Como consecuencia de la estratificación, se optimiza la utilización de la luz, dado que los distintos estratos están adaptados a diversas intensidades de luminosidad (Smith, 1973). La luz es abundante en el dosel superior y en los grandes claros a nivel del suelo, pero escasa en el sotobosque debido a la interceptación y filtrado de la estructura vegetal (Bongers et al., 2001). De este modo, la estructura vertical del bosque se alinea con las distintas condiciones de luz, lo que favorece la biodiversidad al minimizar la competencia directa entre especies al permitir que las especies se especialicen en distintos entornos lumínicos (Laurans et al., 2014; Saito et al., 2016). Por ende, la calidad espectral de la luz bajo el dosel está fuertemente influenciada por el denso follaje, que absorbe gran parte de las longitudes de onda azules y rojas para la fotosíntesis, dejando la luz del sotobosque enriquecida en longitudes de onda verdes y rojas lejanas y empobrecida en rojas y azules, lo que influye en el desarrollo y la señalización de las plantas (D. W. Lee, 1987)

#### 5.1.5 VIENTO

El viento desempeña un papel clave en la estructura y estratificación de los bosques tropicales. Su velocidad aumenta significativamente con la altura dentro del dosel, siguiendo un patrón diurno en el que alcanza valores máximos por la tarde y mínimos poco después del amanecer. La dirección del viento también varía con la altura: mientras que en el dosel suele ser más organizada, por debajo de este se vuelve altamente aleatoria y está influenciada por la topografía local. Factores como la densidad y estructura de la vegetación, así como características geográficas más amplias, por ejemplo, la presencia de valles, modifican tanto la velocidad como la dirección del viento, generando patrones de

flujo complejos y desorganizados en los estratos bajos (Baynton et al., 1965). Además, la exposición constante a vientos crónicos no severos, con velocidades entre 17 y 21 m/s, puede limitar la altura y modificar la estructura del dosel, incluso reduciéndola, debido al estrés mecánico constante sobre los árboles, que afecta su crecimiento vertical. Sin embargo, esta exposición frecuente y sostenida no afecta la rugosidad del dosel, a diferencia de eventos extremos y esporádicos como tormentas severas (Ankori-Karlinsky et al., 2024).

#### 5.1.6 TOPOGRAFÍA

Las características topográficas como la elevación y la pendiente son fundamentales para determinar la diversidad de tipos de bosques y su estructuración al formar un mosaico de unidades biofísicas del paisaje, cada una de las cuales soporta diferentes conjuntos de especies arbóreas y rasgos funcionales. Existe una fuerte correlación entre la altitud y la distribución de estos tipos de bosque, ya que dan lugar a sus respectivas variaciones en los niveles de temperatura y humedad, además de que la elevación y la curvatura del terreno influyen en la altura y la estructura del dosel (Diogo et al., 2021; Jucker et al., 2018; Muscarella et al., 2020). De igual manera la pendiente junto a la altitud influyen en la penetración de luz, determinando que zonas más empinadas tengan menos disponibilidad de esta (Quevedo-Rojas et al., 2024).

#### 5.1.7 ESTACIONALIDAD

Esta interacción dinámica entre factores microclimáticos y topográficos se ve profundamente modulada por la estacionalidad. Durante la estación lluviosa, el incremento de las precipitaciones favorece el lavado de las hojas, lo que desobstruye los estomas, mejora la incidencia de luz y elimina patógenos. Estas condiciones, junto con una mayor disponibilidad de agua, incrementan la actividad fotosintética del dosel, lo que se traduce en

doseles más densos y en un crecimiento más activo del sotobosque (Leigh, 2019). Por el contrario, la estación seca suele provocar la caída de hojas en algunas especies provocando que penetre más luz solar en el suelo del bosque. También la reducción en la disponibilidad de agua disminuye las tasas fotosintéticas y limita el crecimiento vegetal, especialmente en los estratos superiores. Al mismo tiempo, se reduce la actividad de los insectos, lo que altera los patrones de polinización y dispersión de semillas (Borchert, 1998; Leigh, 2019; Tang & Dubayah, 2017). El sotobosque experimenta extremos microclimas que se vuelven más pronunciados durante la estación seca, con temperaturas más altas y menor humedad, pero los bosques con copas bien desarrolladas pueden amortiguar estos efectos, manteniendo unas condiciones más estables en el sotobosque, siendo beneficioso para apoyar la biodiversidad, ayudar a la regeneración de los árboles y proporcionar refugio a las especies sensibles a la temperatura (Rankine et al., 2024).

#### 5.1.8 ESTRATIFICACIÓN VEGETAL

Los patrones espaciales de la vegetación varían significativamente entre los estratos del bosque. Mientras las plantas y arbustos del sotobosque suelen mostrar distribuciones agrupadas a pequeña escala, los árboles del dosel están más uniformemente espaciados, lo que refleja diferentes procesos ecológicos y dinámicas de competencia (D'Andrea et al., 2020; Myster & Malahy, 2012). Esta diferenciación estructural se asocia también con adaptaciones morfológicas y funcionales específicas, determinadas por el contraste entre los entornos que caracterizan a cada estrato (Siefert, 2005). En consecuencia, las respuestas fotosintéticas del dosel y el sotobosque en los bosques neotropicales difieren notablemente, principalmente como resultado de variaciones en la disponibilidad de luz, temperatura y condiciones microclimáticas (Chazdon et al., 1996; Messier et al., 2009).

La vegetación del dosel representa una parte desproporcionadamente grande de la diversidad de especies, llegando hasta el 70% de las especies en algunos bosques y la mayor parte de la biomasa aérea, lo que las convierte en influenciadores clave de la productividad en el bosque (Bohlman, 2015; V. Meyer et al., 2018). Estos cuentan con adaptaciones estructurales como su altura y una ramificación compleja que permite el acceso de intensa luz solar e influye en la riqueza de especies epífitas y hemiepífitas al proporcionarles un soporte (Meyer et al., 2020). Sus hojas, por otra parte, suelen tener formas e inclinaciones con una reflectividad para optimizar el intercambio de gases y la fotosíntesis, además el desarrollo y el aumento del grosor de la cutícula que ayuda a reducir el riesgo de sobrecalentamiento y evitar la pérdida de agua por las condiciones más secas de este estrato (Ariano et al., 2022; Givnish, 1984; Luo et al., 2022). Estas reciben luz solar intensa y directa, lo que da lugar a tasas fotosintéticas saturadas y conductancia estomática más altas en comparación con los estratos inferiores, absorbiendo así alrededor del 92% de la luz. Durante episodios de extremo calor esto provoca que las hojas superen su óptimo térmico fotosintético limitando la absorción de carbono y, por tanto, reduce la eficiencia fotosintética (ver figura 2) (K. R. Carter et al., 2021; Miller et al., 2021; Parker et al., 2019b; Vera et al., 1999). Evolutivamente el desarrollo de esta organización cerrada y multicapa del dosel ha aumentado la estratificación vertical y la diversidad de plantas como las angiospermas (Carvalho et al., 2021).

Por su parte, el sotobosque alberga una comunidad única y diversa de hierbas, arbustos, árboles pequeños y árboles jóvenes, que a menudo constituyen entre el 20 y el 45% de las especies vegetales de una zona determinada y proporcionan recursos fundamentales para la fauna especializada (Denslow et al., 2019; Gentry & Emmons, 1987). En ambos ecosistemas, las diferentes especies de plantas cuentan con hojas se caracterizan generalmente por áreas foliares más grandes, sus hojas son más delgadas y contienen mayor clorofila, lo cual les permite alcanzar una mayor eficiencia fotosintética en

condiciones de poca luz (Blanc, 1992). Sin embargo, también hay hojas más pequeñas y una alta densidad de tejidos, características que favorecen una eficiente asignación de biomasa (Mulkey et al., 1993; Svenning, 2000). Además, presentan un grosor reducido del tallo y poca ramificación (Blanc, 1992). Todo este conjunto de adaptaciones permite obtener tasas fotosintéticas máximas y conductancia estomática más bajas, pero lo compensan con características como la rápida inducción, lo que les permite maximizar la fotosíntesis durante condiciones fluctuantes o de poca luz, además de lograr obtener una cantidad significativa de carbono, aportando así hasta a un tercio de radiación fotosintéticamente activa diaria (Pearcy, 1988; Rundel et al., 2020; Valladares et al., 1997).

#### 5.1.9 RELACIÓN CON LAS MARIPOSAS

En el caso de las mariposas, éstas muestran fuertes preferencias por habitar en el dosel o el sotobosque, lo que reduce su solapamiento. Esto explica la alta diversidad beta en el dosel en comparación con el sotobosque, lo que indica una mayor variación en la composición de especies en el tiempo y el espacio en la capa del dosel (Devries & Walla, 2001; Fordyce & DeVries, 2016). Respecto a su diversidad, el dosel suele albergar una mayor variedad de clados principalmente Charaxinae y Nymphalinae, mientras que el sotobosque suele estar dominado por grupos específicos como Satyrinae, Brassolinae y Morphinae, reflejando adaptaciones a diferentes condiciones microclimáticas distintas, las cuales influyen aún más en la abundancia y composición de los ensamblajes de mariposas, teniendo las fluctuaciones diurnas más pronunciadas en el dosel (Devries & Walla, 2001; A. Richter et al., 2023b). De igual manera, los cambios estacionales pueden provocar inversiones en la riqueza y abundancia de especies entre estratos, especialmente al inicio de las épocas de lluvias donde las comunidades de mariposas presentan una mayor abundancia y diversidad durante las estaciones húmedas, siendo la precipitación un factor clave que influye en estos patrones (Checa et al., 2014b, 2019; Devries & Walla, 2001). Por ende, estas preferencias de estratos no solo determinan dónde se alimentan e interactúan

las mariposas, sino también las diferencias en el comportamiento de vuelo y la morfología de las alas que se adaptan al dosel abierto o al sotobosque más denso (Devries & Walla, 2001; Fordyce & DeVries, 2016; Le Roy et al., 2021). Además, existen interacciones mutualistas, como el mimetismo mülleriano, que estructuran los ensamblajes de mariposas entre estratos, promoviendo la coexistencia y la convergencia de nichos entre las especies miméticas (Doré et al., 2023). Sin embargo, en bosques perturbados, algunas especies del dosel pueden descender al sotobosque, alterando los patrones de interacción, mientras que otras están ausentes, lo que indica su sensibilidad a los cambios del hábitat (Oye & Hill, 2025).

## 5.2 PRESIONES BIÓTICAS Y ABIÓTICAS EN MARIPOSAS

### 5.2.1 PLANTAS HOSPEDERAS

Esta interacción presenta un espectro que va de las relaciones especializadas a las generalistas. Muchas especies de mariposas muestran un alto grado de especialización, ya que sus larvas dependen de una variedad restringida de plantas hospedadoras para alimentarse, mientras que las mariposas hembras suelen elegir sitios de oviposición que mejoran la supervivencia de las larvas y desarrollo general que están estrechamente ligados a las propiedades químicas y físicas de estas plantas, como se ejemplifica en *Mechanitis polymnia casabranca*, donde las hembras demuestran una preferencia por las plantas hospedadoras que favorezcan un mejor crecimiento y supervivencia de las larvas (M. R. M. Carvalho & Vasconcellos-Neto, 2021). Esta especialización puede impulsar la diversificación, ya que el acceso a plantas hospedadoras nuevas o tóxicas, como las solanáceas o las cícadás, puede abrir nuevos nichos ecológicos y promover la radiación adaptativa, como se observa en géneros como *Adelpha* y *Eumaeus* (Ebel et al., 2015; Sierra-Botero et al., 2023). Sin embargo, esta especialización también hace que tanto las especies raras como las comunes sean susceptibles a amenazas como el cambio climático,

la pérdida de hábitat y los cambios en la distribución de la planta hospedadora, que pueden provocar la reducción del área de distribución o incluso la extinción si la planta hospedadora deja de estar disponible (Bellaver et al., 2022; Ramírez-Fischer et al., 2016). En cambio, las mariposas generalistas presentan una amplia variedad de plantas hospederas, lo que les permite aprovechar múltiples recursos, por lo que tienden a tener áreas de distribución geográfica más amplias y una mayor resistencia a los cambios ambientales. Por ejemplo, *Battus polystictus*, un generalista muy extendido, lo que le permite persistir en diversos hábitats y adaptarse con mayor flexibilidad a los cambios climáticos o de disponibilidad de plantas (Bellaver et al., 2022). También podemos ver casos como *Adelpha serpa celerio* que se alimenta de hasta 11 familias de plantas, donde este comportamiento generalista contrasta con otras especies dentro del grupo serpa, que muestran evidencias de especies crípticas y especialización potencial (Rush et al., 2023). También existen casos de mariposas que pueden mostrar plasticidad fisiológica o conductual, como la capacidad de utilizar diferentes plantas hospedadoras estacionalmente o en respuesta a la abundancia local, como Heliconiini que muestra patrones estacionales en el uso de plantas hospedadoras (Ramos et al., 2021), lo que puede amortiguar aún más su variabilidad ambiental (McClure & Elias, 2016). Esta flexibilidad, sin embargo, puede conllevar contrapartidas, como un rendimiento larvario ligeramente inferior en hospedadores menos preferidos o una mayor competencia con otras especies (McClure & Elias, 2016; Ramos et al., 2021). En algunos géneros, como *Melinaea*, las especies generalistas muestran evidencias de adaptación local a nuevas plantas hospedadoras, lo que puede facilitar la diversificación y el éxito ecológico (McClure & Elias, 2016). Entonces se puede inferir que la relación entre la disponibilidad de plantas hospedadoras y la abundancia de mariposas es mayor en el caso de las especialistas, cuyas poblaciones están estrechamente vinculadas a sus plantas preferidas, mientras que las generalistas están menos limitadas por la abundancia de plantas hospedadoras (Curtis et al., 2015) y que en el caso de las generalistas también pueden enfrentarse a *trade-offs*, como la disminución del rendimiento larvario o el peligro potencial de ovipositar en plantas hospedadoras subóptimas, sin

embargo, pueden compensarlo mediante adaptaciones conductuales, como concentrar sus esfuerzos de búsqueda en un solo hospedador cada vez para mejorar la eficiencia general (Gamberale-Stille et al., 2019; Wiklund, 1981).

La estrecha interacción con la planta hospedera también involucra a las sustancias fitoquímicas y metabolitos secundarios que proporcionan. Varias especies de mariposas tienen la capacidad de secuestrar compuestos vegetales tóxicos, como las de la tribu Heliconiini que secuestran compuestos tóxicos como glucósidos cianogénicos de sus plantas hospedadoras, principalmente especies de *Passiflora*, que al metabolizarse liberan cianuro, estas acumulaciones pueden variar según la especie de *Passiflora* que consuman, lo que afecta a sus niveles de toxicidad a lo largo de sus etapas vitales (Morrison et al., 2023; Sculfort et al., 2020) o de igual manera la tribu Melitaeini que plantas hospedadoras de varias familias, con preferencia por las que contienen iridoides, que actúan como estimulantes de la alimentación y para la defensa de las larvas, indicando una historia evolutiva estable de esta asociación, a pesar de cambios ocasionales a plantas que no los contienen (Wahlberg, 2001). Existen diferentes mecanismos de secuestro; la captación selectiva donde absorben de forma específica toxinas vegetales; por ejemplo, *Danaus plexippus* secuestra cardenólidos, como la ouabaína, de plantas de algodóncillo utilizando un sistema de transporte activo a través del epitelio del intestino medio, que estos compuestos al ser polares se no se difunden fácilmente a través de las biomembranas y pueden acumular en tejidos específicos como el tegumento y las alas (Dreisbach et al., 2023; Frick & Wink, 1995). Esta estrategia de almacenamiento garantiza que las toxinas estén fácilmente disponibles para disuadir a los depredadores (Dreisbach et al., 2023; Frick & Wink, 1995). Además del secuestro, algunas mariposas pueden biosintetizar sus propias defensas químicas. Por ejemplo, las mariposas *Heliconius* poseen la capacidad de secuestrar y sintetizar compuestos cianogénicos, lo que les permite mantener sus defensas químicas incluso en condiciones de disponibilidad limitada de plantas hospedadoras o

concentraciones variables de compuestos cianogénicos, y en los casos en que las plantas hospedadoras carecen de estos compuestos, muestran una mayor biosíntesis para compensar, lo que ilustra la plasticidad fenotípica en sus mecanismos de defensa química, lo que puede resultar *trade-offs* de aptitud que afectan negativamente a su crecimiento y desarrollo (ver figura 3) (De Castro et al., 2021; Mattila et al., 2020). En el caso de *Heliconius melpomene* los terpenos como el monoterpeno (E)- $\beta$ -ocimeno son sintetizados de novo por enzimas especializadas llamadas terpeno sintasas (TPSs) (ver figura 4), este compuesto sirve como una feromona antiafrodisíaca, transferida de los machos a las hembras durante el apareamiento para disuadir de nuevos intentos de apareamiento por parte de otros machos (Darragh et al., 2019). Las etapas de desarrollo también influyen en la biosíntesis de defensas químicas. A medida que las mariposas envejecen, continúan sintetizando glucósidos cianogénicos, lo que conduce a un aumento de los niveles de toxicidad con el tiempo y presenta un potencial de heredabilidad de las capacidades de esta síntesis. Además de presentar variabilidad en otros factores intrínsecos como especie, el sexo y factores genéticos (Sculfort et al., 2021). Todo esto con el fin de volverse desagradables o tóxicas para los depredadores, reduciendo así la probabilidad de ser devoradas (Trigo, 2000). Además de favorecer al mimetismo donde las especies no tóxicas imitan la apariencia de las tóxicas, existiendo casos en los que algunas mariposas no pueden sintetizar niveles detectables de toxinas a pesar de alimentarse de plantas tóxicas, lo que sugiere un complejo equilibrio entre los beneficios y los costos del secuestro estas sustancias (Dimarco & Fordyce, 2017). Sin embargo, esta capacidad de evitar depredadores también lleva un costo fisiológico ya que también pueden comprometer las respuestas inmunes, aumentando la vulnerabilidad al parasitismo y el aumento de la mortalidad de las larvas cuando hay altos niveles de toxinas presentes en la dieta (Dimarco & Fordyce, 2017; Kelly & Bowers, 2018).

Sin embargo, los procesos de secuestro y biosíntesis de los metabolitos secundarios requieren un equilibrio entre la obtención de nutrientes esenciales, lo que convierte a la alimentación en un elemento fundamental para optimizar la inversión a su defensa. Las preferencias y comportamientos alimentarios también pueden verse influidos por las condiciones microclimáticas y la estratificación vertical dentro de los bosques, como en el caso de las mariposas frugívoras (A. Richter et al., 2023b). Las mariposas presentan comportamientos alimentarios especializados suelen estar asociados a distintas adaptaciones morfológicas de la probóscide y las piezas bucales, lo que permite a las mariposas explotar distintas fuentes de alimento (HALL & WILLMOTT, 2000; Krenn, 2008). Se dividen en dos grupos principales: nectarívoras y frugívoras. Las mariposas que se alimentan de néctar tienen probóscides adaptados para extraerlo. Tal como, las mariposas de la especie *Eurybia lycisca* o de la familia Hesperidae que han desarrollado probóscides extremadamente largas, que se han desarrollado independientemente varias veces dentro de la familia (Bauder et al., 2011, 2014, 2015). Esta adaptación les permite acceder al néctar de flores con tubos profundos, que de otro modo son inaccesibles para especies con probóscides más cortos. La evolución de las probóscides largas en estas mariposas está vinculada a una escala alométrica con el tamaño corporal, similar a la de las polillas halcón. Esta relación de escala sugiere que las mariposas más grandes pueden soportar probóscides más largas, que son necesarios para alcanzar nectarios florales profundos, además de agrandando el área transversal de sus canales alimenticios, lo que compensa la mayor resistencia al flujo de néctar, haciendo que sea un sistema eficiente. Las limitaciones por otro lado, se ven durante la fase de pupa pueden limitar su alcance en que las probóscides pueden evolucionar aún más (Bauder et al., 2014, 2015). También existen cambios en la forma de la probóscide, donde las mariposas que visitan flores su probóscide se caracterizan por ser más suaves y cónicas además de sensilas estilocónicas reducidas o ausentes, lo que contribuía a reducir las fuerzas de fricción, mayor proporción de quitina logrando que esta sea más rígida, volviéndolas menos propensas a doblarse y con una forma circular, todo esto siendo ventajoso para la inserción profunda en los tubos florales.

Por el contrario, las mariposas que no visitan flores tenían puntas de probóscide con forma de cepillo debido a la presencia de sensilas estilocónicas, forma elíptica y todo el cuerpo de la probóscide era más flexible por la presencia de la proteína elastomérica resilina, resultando en un aumento de la fricción, lo que dificulta la entrada suave en los tubos estrechos (ver Figura 5) (Lehnert et al., 2021). Sin embargo, generalmente no contribuyen a la polinización, ya que se dedican principalmente al robo de néctar, tomando néctar sin polinizar las flores, como la mariposa *Eurybia lycisca* que se observó no es un polinizador efectivo a pesar de sus frecuentes visitas a las flores y de los largos tiempos que pasa manipulándolas para extraer néctar, las flores de *Calathea crotalifera* no pudieron liberar el mecanismo de activación del polen (Bauder et al., 2011). Existen especies que sí contribuyen a la polinización como las del género *Heliconius*, que además de alimentarse de néctar, tienen una capacidad única al poder alimentarse de forma activa del polen, siendo un comportamiento poco común en los lepidópteros. El proceso consiste en raspar las anteras con su probóscide para recoger el polen, que luego se incuba en un líquido, posiblemente saliva o néctar regurgitado, para extraer los nutrientes como aminoácidos y proteínas de los granos de polen, que son cruciales para su reproducción y longevidad (Cardoso, 2001; Eberhard et al., 2009; Gilbert, 1972). Por otro lado, tenemos a las mariposas frugívoras que presentan una gran diversidad en la familia Nymphalidae y las subfamilias Biblidinae, Charaxinae, Satyrinae (Devries & Walla, 2001). Suelen alimentarse de diferentes sustratos como frutas en descomposición, heces y savia que les permite sobrevivir a periodos a periodos de baja abundancia de flores (E. P. Barbosa, 2013). Desde una perspectiva nutricional, estas mariposas muestran una mayor receptibilidad a los aminoácidos, que son más abundantes en la fruta que en el néctar, y muestran una menor inclinación hacia el sodio en comparación con las especies nectívoras, lo que refleja las distintas limitaciones nutricionales inherentes a sus respectivas dietas (Ravenscraft & Boggs, 2016). Su microbiota intestinal también presenta adaptaciones funcionales: las especies frugívoras poseen comunidades microbianas que son más eficientes en la degradación de los aminoácidos, los ácidos carboxílicos y los ácidos dicarboxílicos,

sustancias que presentes en la fruta fermentada, mientras que el microbiota intestinal de las especies nectarívoras está más especializada en el catabolismo del azúcar (Ravenscraft et al., 2019). Además Molleman et al. (2005) documentó que estas mariposas poseen dos técnicas diferentes de alimentación y por ende cambios en morfológicos de su probóscide: la técnica de perforación de la fruta, se caracteriza por una probóscide ancha con sensilas estilocónicas cortas y escasas que se encuentran sólo en la punta y su estructura es más rígida y fuerte, como las probóscides de los género *Charaxes* y *Euxanthe* de la subfamilia Charaxinae, haciendo que esta al momento de introducirla en la fruta giren su cuerpo para lograr la perforación mientras probóscide se mantiene recta. La técnica del barrido por otra parte, las probóscides poseen puntas de cepillo que presentan una larga región de la punta con numerosas sensilas estilocónicas que les sirve para alimentarse sobre la superficie del fruto de su jugo en forma de gotas (ver figura 6). Esta técnica se vio en la familia Nymphalidae, con mayor frecuencia en mariposas de la subfamilia Satyrinae, en géneros como *Euphaedra*. En el este del Amazonas, las mariposas fructívoras, que a menudo se solapan con las que se alimentan de néctar, muestran patrones comunitarios alterados debido a la deforestación, lo que pone de relieve el impacto de la alteración del hábitat en la diversidad (Martins et al., 2017).

## 5.2.2 DESARROLLO ONTOGENÉTICO EN MARIPOSAS

Desde la fase larvaria hasta el adulto, es un proceso moldeado por la interacción sinérgica entre varios factores, como los nutricionales, plantas hospederas, entre otros, que definen su éxito en el ambiente. El comportamiento de ovoposición empieza con las hembras seleccionando los lugares en función de factores como las condiciones de luz, la calidad de la planta hospedadora y la estructura del microhábitat, mostrando a menudo preferencia por plantas hospedadoras específicas en semisombra que ofrecen condiciones óptimas para la supervivencia de las larvas (Braem & Van Dyck, 2023), como indica el patrón de ovoposición de *Heliconius erato phyllis* que escogen de forma específica su planta

hospedera *Passiflora suberosa*, ponen sus huevos principalmente en las yemas terminales de los brotes asegurando que sus larvas estén cerca de tejidos jóvenes de la planta, tendiendo a rechazar brotes dañados. También evalúan la carga de huevos y larvas existentes en la planta, y reducen sus tasas diarias de oviposición cuando la disponibilidad de la planta hospedera es baja intentando reducir la competencia intraespecífica (Ramos et al., 2012). No obstante, existen especies como *Olelia onega* que demuestra una estrategia de puesta de huevos lejos de su planta hospedera para reducir el riesgo de depredación por el acaro que afecta a las plantas del género *Solanum* (de-Silva et al., 2011). De igual forma, existen plantas como las de la familia Lauraceae que estimulan la oviposición mediante compuestos específicos, entre ellos el ácido 3-cafeoilmucoquínico, aunque este metabolito por sí solo resulta insuficiente, lo que evidencia la existencia de una compleja relación interespecífica (M. Carter & Feeny, 1999). La morfología de los huevos presenta una gran variación entre diferentes poblaciones y hábitats, como se observa en el género *Lycaeides* en las especies *L. idas* y *L. melissa*, implicando que estas diferencias pueden ser respuestas adaptativas a las condiciones ambientales locales. Estas adaptaciones podrían incluir cambios en el tamaño de los huevos y en la estructura de la superficie para mejorar la supervivencia y el éxito de la eclosión en hábitats específicos (Forister et al., 2006). Al eclosionar los huevos y pasa a su fase larvaria que es crítica de su ciclo vital. En esta fase presentan varios estadios larvarios que, según la especie, pueden variar de tres a siete, con posibles cambios de tamaño, coloración y, en algunos casos, de forma o marcas corporales. Los primeros estadios suelen ser más crípticos, mientras que los últimos pueden desarrollar marcas o estructuras distintivas para camuflarse o defenderse (K. V. C. Barbosa & Costa, 2013; A. Freitas, 2017; A. Freitas et al., 2021). Sin embargo, están sujetos a la plasticidad ya que pueden variar tanto en el número de estadios como el momento de transición, influidos por variables como las condiciones térmicas, la calidad nutricional y el estado fisiológico de las larvas (Saastamoinen et al., 2013). *Taygetis acuta* presenta cuatro estadios larvarios solitarios en las que además de presentar cambios de tamaño por su crecimiento, cambian de coloración de tonos verdes a un color café claro con marcas

dorsales alargadas que imitan el aspecto de las manchas con bordes amarillentos causadas por hongos en las hojas de bambú sugiriendo una forma de camuflaje (ver figura 7) (A. Freitas, 2017). *Methona themisto* presenta cinco estadios larvarios en las que mantienen su color negro con diez franjas amarillas, la cual sirve como señal aposemática, advirtiendo a los posibles depredadores de su sabor desagradable por la presencia de compuestos químicos derivados de su planta hospedera *Brunfelsia uniflora* (ver figura 8) (K. V. C. Barbosa & Costa, 2013; Massuda & Trigo, 2009). Su comportamiento muestra estrategias gregarias o solitarias que podemos observar fácilmente en la naturaleza. Esto influye en su termorregulación, beneficiando a las orugas gregarias ya que les permite mantener una temperatura corporal óptima para un desarrollo más rápido, especialmente en condiciones soleadas, mientras que las larvas solitarias dependen más de la temperatura ambiental y pueden desarrollarse a un ritmo más lento (Bryant et al., 2000). El comportamiento gregario y la evolución repetida en diferentes linajes de mariposas indica una evolución convergente, impulsada por presiones ecológicas similares (Cicconardi et al., 2025). En las mariposas de la tribu Heliconiini que muestran una tendencia a alimentarse de una gama limitada de plantas hospederas pertenecientes a la familia Passifloracea, lo que sugiere que rasgos específicos de la planta hospedadora pueden favorecer la agregación larvaria (McLellan & Montgomery, 2024). Otro factor para la evolución de gregarismo es la coloración aposemática ya que sirve para disuadir a los depredadores ya que las larvas poco apetecibles se benefician de ser llamativas en grupo, lo que mejora la evasión de los depredadores mediante señales de advertencia colectivas (McLellan et al., 2023b; Sillen-Tullberg, 1988). Esta práctica resulta beneficiosa puesto que crean un efecto de dilución como en la especie *Ascia monuste orseis* que se comprobó que reduce el riesgo de ser depredadas per cápita y por ende aumentando a supervivencia de las larvas, brindando más protección a los grupos más grandes en comparación con los más pequeños (Santana et al., 2017). Además, se benefician de una mayor eficiencia alimentaria debido al forrajeo colectivo y a la facilitación de las actividades de alimentación, siendo ventajoso en las primeras etapas de desarrollo, sin embargo, esto conduce a una mayor competencia por los

recursos y a mayores riesgos de transmisión de patógenos (Qian et al., 2024; Reader & Hochuli, 2003). Estos *trade-offs* influye en el tamaño del grupo y en la dinámica de la agregación larvaria (Qian et al., 2024). Los *trade-offs* influyen en ciertas especies en las que se no se rigen a este comportamiento durante toda su fase larvaria y a medida que maduran transicionan a ser solitarias ya que esto ayuda a una mayor locomoción por ende depender menos de señales del grupo (Despland & Hamzeh, 2004). El comportamiento solitario en sí, se caracteriza por una coloración críptica, generalmente con patrones de rayas longitudinales para lograr ser menos detectable frente a un depredador (McLellan et al., 2023a). En algunos casos, también se ve acompañado de una coloración aposemática, pero en las larvas solitarias suelen mostrar un patrón más complejo que las gregarias, posiblemente para potenciar su efecto disuasor (McLellan et al., 2023a; Wang et al., 2021). Esta conducta también se ve influenciada por su dieta, como la mariposa *Alesa amesis* que al ser entomófagos necesitan cazar a ninfas de Homópteros, ya que una convivencia en grupo podría dar lugar a competencia por los limitados recursos de presas (DeVries & Penz, 2000). Otro factor que interviene es el microclima, se han observado orugas de especies de mariposas como *Euphydryas editha*, que se desplazan a diferentes microhábitats buscando entornos térmicos óptimos y recursos para un desarrollo óptimo (Weiss et al., 1987). Al terminar este estadio, pupan para preparar a la mariposa para la etapa adulta mediante cambios tanto morfológicos como fisiológicos. Esta fase está marcada por cambios celulares drásticos, como una elevada actividad metabólica, diferenciación celular y el desarrollo de estructuras adultas como las alas, en las que la expresión génica especializada y la regulación por microARN desempeñan un papel clave en la formación del patrón alar y la pigmentación (Ohno & Otaki, 2015; Prakash et al., 2024; Surridge et al., 2011). Los factores ambientales pueden afectar a la duración de la pupa, la supervivencia y la coloración. Por ejemplo, en pupas de *Mycalesis mineus*, una mayor humedad tiende a favorecer las pupas verdes, mientras que una menor humedad y determinados sustratos, como el suelo, favorecen las pupas marrones, mejorando el camuflaje y la supervivencia, todo esto muestra una plasticidad fenotípica en respuesta al ambiente adoptando una

estrategia de crípsis e influyendo en el tiempo de pupación, donde las pupas marrones tuvieron un desarrollo más rápido en comparación de las verde (ver figura 9) (Mayekar & Kodandaramaiah, 2017). En cambio, en cuando a variación de temperatura la etapa pupal mostró una resiliencia relativa en términos de supervivencia a las variaciones de temperatura en comparación con las etapas de huevo y larva, aunque las temperaturas más altas tuvieron un impacto negativo en el peso de las pupas que lograron alcanzar esta etapa (Huang et al., 2022). Al terminar la metamorfosis y llegar a la etapa adulta, existen adaptaciones que reflejan las diferentes condiciones microambientales que experimentaron frente a la estratificación. En el dosel se ven especies como del género *Morpho* han desarrollado morfología alar les facilitan realizar patrones de vuelo asociadas a la eficiencia de planeo en condiciones abiertas y variables en estratos superiores de los bosques, mientras que las especies del sotobosque tienden a tener diferentes estrategias de vuelo adaptadas a una vegetación más densa asociada con un aleteo más potente (Le Roy et al., 2021). Además de que existe una gran relación entre la altura de su vuelo con su planta hospedera, en la subtribu Ithomiinae, las hembras suelen volar a alturas que maximizan su probabilidad de encontrar plantas hospederas, que identifican a los hospedadores mediante señales químicas y características de las hojas y los machos tienden a volar a alturas similares a las de las hembras para maximizar la probabilidad de encontrar posibles parejas. En caso de que exista un cambio de planta hospedera, las mariposas son más propensas a cambiar de hospedador a especies de plantas de altura similar a la de sus plantas hospedadoras actuales, lo que puede limitar los cambios de planta hospedadora (Beccaloni, 1997).

## 5.3 PREDACIÓN Y SELECCIÓN SEXUAL

### 5.3.1 DEPREDADORES

Las mariposas se enfrentan a una amplia gama de depredadores a lo largo de sus etapas vitales, como aves, lagartos, ranas y diversos artrópodos (Hermann et al., 2019; Stefanescu et al., 2025). Las mariposas adultas de los bosques neotropicales se enfrentan a la depredación de diversos animales, y los tipos de depredadores suelen variar según el estrato forestal. Las aves se encuentran entre los depredadores más importantes de las mariposas adultas, ejerciendo una fuerte presión selectiva sobre el comportamiento, la coloración y la morfología de las mariposas, a menudo buscando alimento a distintas alturas, desde el sotobosque hasta el dosel (Brown & Neto, 1976; Pinheiro & Cintra, 2017; Quinata, 2022). En el Neotrópico, se han observado al menos 36 especies de aves de 15 familias atacando mariposas, siendo las aves insectívoras y omnívoras, como los papamoscas, las tangaras y los abejarucos, depredadores especialmente notables (Pinheiro & Cintra, 2017). Los sistemas visuales de aves están adaptados para detectar el color y el movimiento, con una visión tetracromática que incluye sensibilidad ultravioleta (Baumhardt et al., 2014). Esto les permite discernir sutiles diferencias en los patrones de las alas de las mariposas, lo que puede ser crítico para identificar presas potenciales. Muchas aves, como las diurnas, tienen una visión sensible al ultravioleta (UVS), que les permite distinguir mejor los colores blancos y amarillos, o al violeta (VS), que son menos sensibles a estos colores, lo que les permite distinguir sutiles diferencias en la coloración y los dibujos de las alas de las mariposas, incluidos los utilizados en señales de mimetismo y advertencia. Por ejemplo, en las mariposas del género *Heliconius*, se ha demostrado que la capacidad de las aves para distinguir entre especies co-miméticas y congéneres, así como el color específico del patrón, varía significativamente según su sistema visual (UVS vs. VS). Estos resultados indican que la visión aviar, en particular la sensibilidad al ultravioleta (UVS), influye directamente en la percepción de los patrones miméticos. Aunque las aves pueden detectar diferencias sutiles en ciertos colores o áreas del cuerpo, la similitud general entre los

patrones de los co-miméticos suele ser suficiente para inducir una generalización en los depredadores, quienes tienden a evitar a ambas especies. Esto contribuye a mantener la eficacia del mimetismo de Müller (ver figura 10) (Dell'Aglio et al., 2018). En cambio, en condiciones de poca luz con componentes ultravioleta potenciado, como al amanecer en las bajas temperaturas ambientales pueden imposibilitar su huida en vuelo, es más probable que las aves se dejen engañar por los puntos oculares marginales de las alas de las mariposas, como *Lopinga achine*, y ataquen estas zonas menos vitales en lugar de la cabeza, lo que puede aumentar la supervivencia de las mariposas. esto puede crear un *trade-off* en el que las marcas llamativas pueden aumentar el riesgo de detección, el beneficio de una mayor supervivencia tras un ataque erróneo (ver figura 11) (Olofsson et al., 2010). Además, algunas mariposas han evolucionado hacia la transparencia o la coloración críptica para reducir la detección por parte de las aves, ya que las especies con alas transparentes tienen menos probabilidades de ser detectadas y capturadas, en el caso de la especie de mariposa más transparente del estudio, *Brevioleria seba*, fue la menos detectada por los carboneros comunes silvestres, mientras que la especie más opaca y colorida, *Hypothesis ninonia*, fue la más detectada ya que el contraste acromático entre las manchas de color de las mariposas y el fondo de hojas verdes permitía a las aves poder encontrarlas más fácilmente (ver figuras 12 y 13) (Arias et al., 2019). Asimismo, existen mariposas que utilizan su coloración estructural en las que su iridiscencia es resultado de como la luz interactúa con microestructuras físicas en sus alas o escamas que refractan y reflejan la luz de manera específica, creando el efecto de color brillante. En *Morpho helenor* se observó que su principal función es para utilizarlo como mecanismo de defensa contra depredadores, es especial aves ya que, durante el vuelo, la alternancia entre el azul iridiscente de la parte dorsal de las alas y el patrón críptico marrón de la parte ventral crea un efecto de destello, creando un parpadeo dinámico hace que sea difícil para los depredadores visuales seguir la trayectoria de vuelo de la mariposa, confundiéndolos y reduciendo la probabilidad de captura, proporcionando un nivel de protección similar al de la coloración críptica durante el vuelo. Cuando las mariposas estaban inmóviles y

descansando en el suelo del bosque, su coloración azul no provocaba un aumento de los intentos de depredación, por lo que el efecto protector está vinculado al aspecto del movimiento de la coloración brillante, y no solo al color en sí (Vieira-Silva et al., 2024). Al igual que existen variaciones de patrones y colores para evitar a los depredadores, existen modificaciones morfológicas de las alas de las mariposas está estrechamente relacionada con sus patrones de vuelo, que son cruciales para evitar a los depredadores. Las especies que dependen de la velocidad y la agilidad suelen tener alas más redondeadas, que facilitan las maniobras rápidas y evasivas. Por el contrario, las alas alargadas se asocian a un planeo eficiente, que puede verse favorecido en entornos con una presión de depredación reducida, como en Guam, donde los depredadores están ausentes (C. Quinata, 2022). Las tasas de depredación están influenciadas por la abundancia, comportamiento y palatabilidad de las mariposas; por ejemplo, se ha documentado que las tangaras depredan selectivamente mariposas Ithomiine aposemáticas durante las mañanas frías, cuando las mariposas están menos activas, a pesar de su coloración de advertencia y defensas químicas (Brown & Neto, 1976). De igual manera, pueden variar temporalmente, y las tasas de ataque a las mariposas y sus estadios inmaduros fluctúan con los cambios estacionales en la abundancia de presas. Esto sugiere que los depredadores pueden programar sus actividades para que coincidan con los picos de disponibilidad de presas, influyendo así en la dinámica de las poblaciones de mariposas (Molleman et al., 2016).

En el sotobosque, más cercano al suelo podemos encontrar depredadores como las lagartijas. En climas cálidos como en el neotrópico se las considera un importante depredador de mariposas (Halali et al., 2019). Poseen en su mayoría, al igual que las aves, una visión tetracromática, que les permite detectar una amplia gama de colores, lo que es crucial para identificar presas como las mariposas (Pérez I De Lanuza & Font, 2014). También, son muy sensibles al movimiento, su sistema visual incluye detectores de movimiento elementales que son sensibles a patrones de movimiento relevantes, como los

que muestran las mariposas en movimiento, como el del género *Anolis* esto le permite una capacidad inherente para distinguir entre movimientos importantes y no importantes (Pallus et al., 2010). Las investigaciones indican, de igual manera, que los lagartos presentan lateralización en su procesamiento visual, como *Podarcis muralis* que demuestra una preferencia por utilizar el ojo derecho durante las tareas depredadoras, lo que puede mejorar su capacidad para detectar y capturar presas y el ojo izquierdo se relaciona con comportamientos antipredatorios y exploratorios (Bonati et al., 2013). Todo esto ejerce una presión selectiva sobre las mariposas, influyendo en la evolución de sus patrones de color, como los puntos oculares marginales. Al igual que en las aves, este patrón puede desviar los ataques de las lagartijas de partes vitales del cuerpo, lo que sugiere con más certeza que las señales visuales forman parte integral de las estrategias de depredación y defensa (Halali et al., 2019). Los depredadores, como reptiles y aves, emplean diversas estrategias de caza, como las tácticas de sentarse y esperar, para capturar mariposas (Sulakhe, 2002). Asimismo, el tamaño de la mariposa también influye en el riesgo de depredación, ya que las mariposas de mayor tamaño son más susceptibles de sufrir ataques, posiblemente debido a su mayor visibilidad y a su menor velocidad de vuelo (Stefanescu et al., 2025).

### 5.3.2 VISIÓN EN MARIPOSAS

Sus ojos están compuestos por numerosas unidades repetitivas llamadas ommatidios y cada uno de estos contiene varias células fotorreceptoras que contribuye a su visión general. Su anatomía del ojo de mariposa, particularmente la de sus conos cristalinos y la disposición de los ommatidios, es compleja y varía tanto dentro de un mismo ojo como entre diferentes individuos y especies ya que están distribuidos aleatoriamente, lo cual es una característica común entre las mariposas, y se cree que esta aleatoriedad es el resultado de procesos evolutivos que optimizan la discriminación del color y la detección del movimiento (Arikawa, 2017; Paukner et al., 2024). Tienen seis clases de fotorreceptores: ultravioleta (UV), violeta, azul, verde, rojo y de banda ancha, aunque pueden ir variando también según

la especie y su sensibilidad (Arikawa, 2017). Como la mariposa *Colias erata*, que posee un conjunto único de fotorreceptores, que incluye una clase ultravioleta, cuatro violeta-azul, dos verdes y dos rojos, haciendo que su disposición le permita detectar la luz polarizada en diferentes orientaciones, como el cielo, para navegación y orientación. Además, en mariposas, esto podría ser crucial para la detección de congéneres, flores o plantas hospedadoras (Pirih et al., 2010). Las variaciones morfológicas oculares pueden presentar una divergencia adaptativa por la selección debido a diferentes condiciones de hábitat, como en las mariposas del género *Heliconius*, donde *H. cydno chioneus*, que habita en bosques de dosel cerrado, posee ojos más grandes con más facetas que *H. melpomene rosina*, que reside en el borde del bosque, como resultado principalmente a un aumento del número de ommatidios, más que a un mayor tamaño de los ommatidios individuales, que se cree que este aumento de los ommatidios contribuye a una mayor agudeza visual (ver figura 14) (Wright et al., 2024). Esto también se puede observar en grupos más grandes, como en la subtribu Ithomiini, donde se demuestra que las condiciones de luz del entorno son una potente fuerza selectiva que impulsa la convergencia sensorial adaptativa en las mariposas miméticas, influyendo tanto en los componentes periféricos como en los centrales de sus sistemas visuales. En el estudio se reveló que la arquitectura forestal crea un mosaico de microhábitats luminosos distintos y las especies en entornos con mayor iluminación o aquellas con alas delanteras adaptadas para un vuelo más rápido evolucionaron de forma convergente hacia ojos más grandes y por ende más número de ommatidios, los cuales son más anchos para maximizar la captura de luz (ver figura 15) (Wainwright et al., 2024). Esto indica que la estructura física del ojo ha evolucionado repetidamente en respuesta al aumento de la abundancia de luz en microhábitats forestales más abiertos.

### 5.3.3 COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

La estructura en capas del bosque tropical, en particular la presencia de claros soleados en el dosel en contraste con el sotobosque sombreado, cumple un rol clave en la

configuración de la actividad de las mariposas. En los claros, donde el dosel no está completamente cerrado, se observó que los comportamientos agonísticos, el calentamiento al sol, el patrullaje y el descanso ocurren con mayor frecuencia. El patrullaje, a menudo asociado con la búsqueda de pareja por parte de machos no territoriales, fue el comportamiento más común y prolongado registrado en general; mientras que el cortejo, aunque poco frecuente, se manifestó con mayor incidencia en estos claros que en las zonas de dosel cerrado. En contraste, en el sotobosque, estos comportamientos fueron notablemente menos frecuentes. Aunque la alimentación fue poco común, se observó que muchas mariposas se alimentaban en las partes superiores del dosel, donde se concentran las flores y los frutos, lo que sugiere que tanto las actividades reproductivas como otras conductas clave están fuertemente influenciadas por los microclimas específicos y la disponibilidad de recursos a lo largo de la estructura vertical del bosque (Pryke et al., 2012). En regiones con temperatura constante y humedad regular, como en el neotrópico, las mariposas pueden mostrar periodos reproductivos más largos y sistemas de apareamiento territoriales, ya que estas condiciones favorecen la asincronía de las parejas sexualmente receptivas. Esto favorece la evolución de los sistemas de apareamiento territoriales, por lo que, si la densidad de población es alta, la territorialidad puede implicar altos costos. En tales escenarios, los machos podrían tener más oportunidades de encontrar pareja adoptando una estrategia de búsqueda activa en lugar de defender un territorio. Las hembras, debido a mayor incidencia de interacciones bióticas, se vuelven más selectivas, eligiendo machos que muestren señales honestas de bajo parasitismo, provocando una intensa competencia entre machos y aumente los costes asociados a las disputas territoriales, ya que el coste reproductivo de no establecer un territorio puede ser aún mayor (Peixoto & Mendoza-Cuenca, 2013).

#### 5.3.4 TERMORREGULACIÓN Y SEÑALES ÓPTICAS EN EL APAREAMIENTO

Las mariposas son ectotérmicas y dependen de fuentes externas de calor para termorregularse. Adoptan comportamientos como asolearse para aumentar la temperatura corporal, que es crucial para las actividades de vuelo y apareamiento (Clench, 1966). Las temperaturas más cálidas pueden conducir a un aprendizaje inadecuado de las preferencias sexuales, como en *Bicyclus anynana* que reduce potencialmente la aptitud de las hembras y afectando al éxito reproductivo en escenarios de calentamiento climático y la producción reproductiva, las temperaturas más bajas producen menos huevos, pero más grandes. Esto sugiere una compensación entre el tamaño y el número de huevos, influida por la plasticidad mediada por la temperatura (Holveck et al., 2023; Steigenga & Fischer, 2007). La luz ultravioleta también desempeña un papel importante en el comportamiento de apareamiento de las mariposas. Por ejemplo, *Eurema hecabe*, las mariposas hembra muestran preferencia por los machos con iridiscencia UV brillante, que les sirve como señal sexual. Esta preferencia es evidente en experimentos controlados en los que la reducción de la reflectancia UV en los machos provocó una disminución del éxito del apareamiento (ver figura 16) (Kemp, 2008). En las mariposas *Heliconius*, la iluminancia local afecta a la percepción de los patrones de advertencia, que sirven como señales de apareamiento. Las diferencias en la atracción visual bajo condiciones de luz variables pueden conducir al apareamiento asortativo y contribuir al aislamiento reproductivo. La diferencia en la preferencia entre los machos de *H. heurippa* y *H. timareta linaresi* por las hembras de *H. heurippa* montadas aumentó con una mayor iluminancia, indicando una interacción entre las preferencias innatas a nivel de población y el entorno sensorial inmediato en el que se encuentra la señal femenina (Hausmann et al., 2021).

## 5.4 ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS

### 5.4.1 ALOMETRÍA CORPORAL

Las relaciones alométricas en las mariposas, como la carga alar y la masa corporal, están positivamente correlacionadas con la velocidad de vuelo, lo que indica que los rasgos morfológicos están adaptados a las demandas específicas de vuelo de cada estrato (Dudley & Srygley, 1994). Mena et al. (2020) observó que las comunidades de mariposas en los estratos del dosel y del sotobosque eran significativamente diferentes en cuanto a composición y abundancia, lo que es coherente con investigaciones previas sobre mariposas neotropicales. De las 64 especies estudiadas, 29 estaban significativamente asociadas con el dosel, incluidas 11 Biblidinae y 9 Charaxinae. Seis especies de Limenitidinae también se clasificaron como especies del dosel. Por el contrario, 22 especies mostraron una preferencia significativa por el sotobosque, 13 de las cuales pertenecían a Satyrinae y 30 especies explicaban más del 75 % de la variación entre estratos, mientras que las especies restantes no mostraron una estratificación significativa. El estudio encontró diferencias significativas en las relaciones alométricas entre el área alar (WA) y el volumen torácico (TV) de las mariposas del dosel y del sotobosque. Las especies del dosel mostraron pendientes alométricas más pronunciadas, lo que refleja un mayor énfasis en la potencia y la velocidad de vuelo. Estas mariposas tenían ratios WA:TV más bajos, lo que indica alas más pequeñas en relación con el tamaño de su tórax. Esta morfología es consistente con un vuelo y aleteo rápido, lo que es ventajoso en el entorno más cálido y abierto del dosel. Las temperaturas más altas y la mayor disponibilidad de luz en el dosel favorecen una mayor actividad metabólica, lo que permite a las mariposas mantener modos de vuelo que requieren mucha energía. Por el contrario, las mariposas del sotobosque tenían pendientes alométricas menos pronunciadas y ratios WA:TV más altos, lo que sugiere que las alas son más grandes en relación con el tamaño de su tórax. Esta adaptación favorece un vuelo más lento y planeador, que es más eficiente desde el punto de vista energético en el microclima más fresco, oscuro y húmedo del sotobosque. El vuelo

planeado requiere menos energía metabólica y se adapta bien a la disponibilidad limitada de calor en el sotobosque. Las alas más grandes también pueden ayudar a la termorregulación al aumentar la superficie de absorción de calor, compensando las temperaturas más bajas en este estrato (ver figura 17). También se vio la relación de aspecto (AR), entre la longitud del ala y su anchura, donde las mariposas del dosel tenían un AR más altas, lo que indica alas más largas y estrechas que reducen la resistencia y mejoran la eficiencia aerodinámica. Esta característica se asocia con un vuelo más rápido y ágil, lo que puede ser ventajoso en el dosel, donde la abundancia de depredadores es mayor. En cambio, las mariposas del sotobosque suelen tener AR más bajos, lo que sugiere que sus adaptaciones de vuelo dan prioridad a áreas alares más grandes en relación con el tamaño del tórax para la termorregulación y el planeo lento y energéticamente eficiente. En el caso de la distancia relativa al centroide del ala (RDC) no se encontró ninguna relación significativa con la estratificación, que, aunque es una característica relacionada con el rendimiento del vuelo batido, no desempeña un papel importante en la diferenciación del rendimiento de vuelo entre las mariposas del dosel y las del sotobosque. Con todo esto podemos observar una señal filogenética significativa para la estratificación, así como para rasgos morfológicos clave del vuelo como la relación área alar/volumen torácico (WA:TV), la relación de aspecto (AR), dando como resultado las especies de mariposas estrechamente emparentadas dentro de la comunidad tienden a ocupar estratos verticales similares y a compartir adaptaciones de vuelo parecidas. Siendo la estratificación no es aleatoria, sino que está determinada por limitaciones y adaptaciones evolutivas, y, por ende, desempeñando un papel importante como mecanismo de partición de nichos. Sin embargo, el estudio también observó divergencias dentro de los géneros, donde especies estrechamente emparentadas ocupan estratos diferentes, lo que sugiere que los cambios en la altura de vuelo pueden dar lugar a diversificación ecológica y radiación adaptativa. Se puede ver con el estudio de Nice et al. (2019), donde *Archaeoprepona demophon* se encuentra casi con la misma probabilidad tanto en el dosel del bosque, a más de 20 m de altitud, como en el sotobosque, 1 m por encima del suelo del bosque. Se realizaron

muestreos en Ecuador y Perú, se analizaron datos genómicos para evaluar la diferenciación ecológica y genética entre poblaciones en estos entornos verticalmente estratificados. Se observó que los patrones demográficos entre las poblaciones del dosel y del sotobosque no estaban correlacionados, lo que indica una dinámica poblacional independiente. En el análisis genómico de 43.799 loci de polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) se reveló una diferenciación genética baja pero significativa entre las poblaciones del dosel y del sotobosque, comparable a la diferenciación entre poblaciones separadas por aproximadamente 1.500 km, entre Ecuador y Perú. Los valores del estudio indican una divergencia genética mensurable, aunque no se observaron diferencias morfológicas entre los individuos del dosel y los del sotobosque.

#### 5.4.2 MORFOMETRÍA ALAR

La morfometría cuantificar y analizar la forma, el tamaño y la forma de las estructuras biológicas. Las especies de mariposas que habitan el dosel, como algunas del género *Morpho*, suelen presentar alas más largas y estrechas, junto con una menor relación entre la superficie alar y el volumen torácico. Estas características morfológicas incrementan su capacidad para planear y ascender con rapidez, facilitando el aprovechamiento de los espacios abiertos y de las corrientes de aire dinámicas propias de los estratos superiores del bosque (Le Roy et al., 2021; Mena et al., 2020; Roy et al., 2022). La evolución de estas estructuras alares se ha vinculado estrechamente con los patrones de comportamiento de vuelo y la estratificación vertical característica de los bosques neotropicales. DeVries et al. (2010) compararon dos clados de *Morpho*: el grupo *achilles*, conformado por especies del sotobosque, y el grupo *hecuba*, integrado por especies del dosel. Los resultados mostraron que las especies que planean en el dosel, especialmente los machos, exhiben relaciones de aspecto (AR) significativamente más altas y centros alares más bajos. Estas modificaciones morfológicas reducen la resistencia al avance y aumentan la sustentación, favoreciendo un vuelo energéticamente eficiente durante el patrullaje territorial a gran escala. Las alas con

alta relación de aspecto son aerodinámicamente más eficientes para el planeo, mientras que las de baja relación de aspecto, más cortas y anchas, proporcionan mayor maniobrabilidad, una ventaja crucial para el vuelo con aleteo en ambientes densos como el sotobosque. Estudios recientes sustentan que las mariposas del dosel alcanzan altos niveles de eficiencia en el planeo a través de una diversidad de formas alares y estrategias de vuelo, lo que sugiere múltiples trayectorias evolutivas hacia el éxito en este tipo de microhábitat (Le Roy et al., 2021). También se vio un dimorfismo sexual en la morfología alar también resulta evidente, particularmente en el grupo hecuba. En estos casos, los machos presentan transformaciones en la forma de las alas que no están correlacionadas con el tamaño corporal, lo cual refleja adaptaciones específicas para vuelos de patrullaje territorial y cortejo basados en el planeo. En contraste, las hembras mantienen una morfología alar más conservada, posiblemente condicionada por factores como el comportamiento de oviposición, una mayor presión de depredación y la inversión en tejido reproductivo. Además, especies extremas dentro del grupo hecuba, como *Morpho cypris* y *Morpho rhetenor*, presentan alas anteriores excepcionalmente alargadas y un marcado dimorfismo tanto sexual como cromático. Estos rasgos apuntan a presiones selectivas adicionales, posiblemente derivadas de la selección sexual y la evasión de depredadores, más allá de las adaptaciones necesarias para el vuelo en el dosel (DeVries et al., 2010).

Las especies del sotobosque, como las de la tribu Haeterini y algunas mariposas *Morpho*, suelen tener alas más anchas y con una mayor superficie alar en relación con el tamaño corporal, lo que favorece un vuelo lento y maniobrable con aleteo, necesario para navegar entre la vegetación y en condiciones de poca luz (Cespedes et al., 2015; DeVries et al., 2010; Mena et al., 2020) . Estas formas de ala están asociadas a compensaciones de rendimiento que favorecen el planeo cerca del suelo y el control preciso en lugar de la velocidad o el planeo a larga distancia, que es más común en las especies de dosel (Cespedes et al., 2015; Mena et al., 2020). El estudio de DeVries et al. (2010) indicó que el

grupo *achilles* dependen principalmente del vuelo con aleteo, un comportamiento que exige mucha energía pero que es crucial para maniobrar en el desordenado sotobosque por lo que presentan alas relativamente cortas y anchas, caracterizadas por una menor relación de aspecto y un mayor centroide alar. Estos rasgos están optimizados para un vuelo de aleteo preciso y controlado, necesario para navegar por la vegetación densa. Las mediciones revelaron una marcada igualdad morfológica entre machos y hembras dentro de este grupo, sin diferencias significativas en la longitud del ala anterior, la relación de aspecto o el centroide del ala. Esto sugiere que ambos sexos comparten comportamientos de vuelo similares y se enfrentan a limitaciones ecológicas comparables en el sotobosque, a pesar de ocupar papeles comportamentales ligeramente diferentes: los machos tienden a patrullar y defender territorios, mientras que las hembras dan prioridad a la localización de plantas hospedadoras para la oviposición. La evolución de estos rasgos alares está impulsada por el microclima específico y los retos estructurales del sotobosque, como el espacio limitado, las temperaturas más bajas y la mayor humedad, que seleccionan la maniobrabilidad y el vuelo energéticamente eficiente por el espacio reducido, que limitan la gama de adaptaciones morfológicas viables, esto se refleja en la filogenia que sugiere que la forma del ala de las mariposas del sotobosque se ha mantenido evolutivamente estable debido a las fuertes restricciones funcionales impuestas por su hábitat (ver figura 18).

## 6 CONCLUSIONES

1. La estratificación vertical de los bosques neotropicales es un determinante fundamental de la biodiversidad y estructura ecológica de las mariposas. Esta organización en capas, principalmente el dosel y el sotobosque, genera gradientes de luz, temperatura y humedad que definen nichos diferenciados y

permiten la coexistencia de especies con requerimientos ecológicos específicos. La presencia de microclimas particulares en cada estrato actúa como un filtro ecológico que condiciona la adaptación, distribución y comportamiento de las mariposas.

2. Las mariposas responden a esta estratificación mediante adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales altamente especializadas. Las diferencias en la forma de vuelo, el tamaño y estructura de las alas, así como en sus mecanismos de termorregulación, reflejan una evolución adaptativa a las condiciones ambientales de cada estrato. Las especies del dosel muestran estrategias de planeo y tolerancia térmica, mientras que las del sotobosque desarrollan maniobrabilidad en microhábitats más densos y húmedos.
3. El uso diferencial de plantas hospederas según el estrato es clave en la biología de las mariposas. Muchas especies presentan un alto grado de especialización hacia ciertas plantas que se distribuyen verticalmente. Esta relación no solo afecta el éxito reproductivo, sino que también influye en la distribución espacial y temporal de las mariposas. Las plantas hospedadoras aportan nutrientes y compuestos químicos esenciales que condicionan el desarrollo larval y las defensas frente a depredadores.
4. La interacción mariposa-planta hospedera implica procesos coevolutivos complejos que refuerzan la diferenciación entre especies. El secuestro o la biosíntesis de metabolitos secundarios permiten a las mariposas desarrollar defensas químicas que aumentan su supervivencia. Estas capacidades están estrechamente ligadas a la disponibilidad y tipo de hospedero, generando presiones selectivas que pueden derivar en radiaciones adaptativas.
5. La dieta de las mariposas también está estratificada, lo que refuerza la segmentación ecológica. En el dosel predominan las especies nectarívoras, con adaptaciones morfológicas en la probóscide para acceder al néctar floral. En el sotobosque son más frecuentes las frugívoras, que aprovechan frutas en

descomposición y otras fuentes de nutrientes ricos en aminoácidos. Estas diferencias alimentarias también se reflejan en su fisiología, microbiota intestinal y hábitos reproductivos.

6. La variación microclimática estacional promueve movimientos verticales en las comunidades de mariposas. Durante la estación seca, muchas especies descienden al sotobosque en busca de mayor humedad, mientras que en la estación lluviosa ascienden al dosel. Este desplazamiento estacional evidencia la importancia de los microclimas en la dinámica poblacional y distribución temporal de las especies.
7. El ciclo ontogenético de las mariposas está estrechamente condicionado por la estratificación forestal. Desde la elección del sitio de oviposición hasta el desarrollo pupal, cada etapa del ciclo vital responde a factores microambientales como la luz, la humedad, la disponibilidad del hospedero y la presión de depredación. Las estrategias de oviposición, camuflaje larval, gregarismo y coloración aposemática son respuestas adaptativas al ambiente estratificado.
8. La presión de los depredadores varía entre estratos, influenciando directamente la evolución de defensas visuales y conductuales. Aves y reptiles ejercen selecciones diferenciadas según la visibilidad, movilidad y palatabilidad de las mariposas. Esto ha promovido la aparición de mecanismos como el mimetismo Mülleriense, la transparencia, la iridiscencia y los patrones de coloración que confunden o disuaden a los depredadores.
9. Las comunidades de mariposas presentan una alta diversidad beta entre estratos, especialmente en el dosel. Esto indica que la composición de especies varía significativamente entre capas verticales del bosque, lo que subraya la importancia de estudiar cada estrato de manera diferenciada y con metodologías específicas para comprender la estructura real de la biodiversidad.
10. La conservación efectiva de mariposas neotropicales debe considerar la dimensión vertical del bosque. Preservar tanto el dosel como el sotobosque, junto

con su conectividad e integridad estructural, es esencial para proteger los servicios ecosistémicos que brindan, como la polinización, el control biológico y su valor como bioindicadores del estado de los ecosistemas tropicales.

## 7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allee, W., Park, O., Emerson, A., Park, T., & Schmidt, K. (1949). *Principles of animal ecology*. <https://doi.org/10.5555/19502201180>
- Ankori-Karlinsky, R., Hall, J., Murphy, L., Muscarella, R., Martinuzzi, S., Fahey, R., Zimmerman, J. K., & Uriarte, M. (2024). Chronic Winds Reduce Tropical Forest Structural Complexity Regardless of Climate, Topography, or Forest Age. *Ecosystems*, 27(3), 479–491. <https://doi.org/10.1007/S10021-024-00900-5>
- Antil, J., Bhat, C. G., Tripathi, P., & Kanaujia, A. (2025). BUTTERFLIES AND THEIR CONTRIBUTION IN AGRO-FORESTRY. *International Journal of Advanced Research*. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:277213214>
- Ariano, A. P. R., Pessoa, M. J. G., Ribeiro-Júnior, N. G., Eisenlohr, P. V., & Silva, I. V. da. (2022). Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. *Flora*, 286, 151972. <https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2021.151972>
- Arias, M., Mappes, J., Desbois, C., Gordon, S., McClure, M., Elias, M., Nokelainen, O., & Gomez, D. (2019). Transparency reduces predator detection in mimetic clearwing butterflies. *Functional Ecology*, 33(6), 1110–1119. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13315/SUPPINFO>
- Arikawa, K. (2017). The eyes and vision of butterflies. *Journal of Physiology*, 595(16), 5457–5464. <https://doi.org/10.1113/JP273917>
- Armstrong, A. H. (2018). *Tropical Rainforest Ecosystems*. 1–16. <https://doi.org/10.1002/9781118786352.wbieg0644.pub2>
- Bailey, R. G. (2014). The Humid Tropical Ecoregions. *Ecoregions*, 81–87. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0524-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0524-9_8)
- Barbosa, E. P. (2013). The Fruit-Feeding Butterfly *Pareuptychia ocirrhoe* (Nymphalidae: Satyrinae) Feeding on Extrafloral Nectaries. <https://doi.org/10.18473/Lepi.V67i1.A11>, 67(1), 64–65. <https://doi.org/10.18473/LEPI.V67I1.A11>
- Barbosa, K. V. C., & Costa, T. V. V. da. (2013). Notes on the morphology and larval development of *Methona themisto* (Hübner, 1818) (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiini) from southeastern Brazil. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, 46, 67–74. <https://doi.org/10.5962/P.332189>
- Basham, E. W., Baecher, J. A., Klings, D. H., & Scheffers, B. R. (2022). Vertical stratification patterns of tropical forest vertebrates: a meta-analysis. *Biological Reviews of The Cambridge Philosophical Society*, 98(1), 99–114. <https://doi.org/10.1111/BRV.12896>

- Basham, E. W., & Scheffers, B. R. (2020). Vertical stratification collapses under seasonal shifts in climate. *Journal of Biogeography*, 47(9), 1888–1898. <https://doi.org/10.1111/JBI.13857>
- Bauder, J. A. S., Lieskonig, N. R., & Krenn, H. W. (2011). The extremely long-tongued Neotropical butterfly *Eurybia lycisca* (Riodinidae): Proboscis morphology and flower handling. *Arthropod Structure and Development*, 40(2), 122–127. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.11.002>
- Bauder, J. A. S., Morawetz, L., Warren, A. D., & Krenn, H. W. (2015). Functional constraints on the evolution of long butterfly proboscides: Lessons from Neotropical skippers (Lepidoptera: Hesperiiidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 28(3), 678–687. <https://doi.org/10.1111/jeb.12601>
- Bauder, J. A. S., Warren, A. D., & Krenn, H. W. (2014). Evolution of extreme proboscis lengths in neotropical hesperiidae (Lepidoptera). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 47(1), 65–71. <https://doi.org/10.5962/P.332199>
- Baumhardt, P. E., Moore, B. A., Doppler, M., & Fernández-Juricic, E. (2014). Do American Goldfinches See Their World Like Passive Prey Foragers? A Study on Visual Fields, Retinal Topography, and Sensitivity of Photoreceptors. *Brain Behavior and Evolution*, 83(3), 181–198. <https://doi.org/10.1159/000357750>
- Baynton, H. W., Biggs, W. G., Hamilton, H. L., Sherr, P. E., & Worth, J. J. B. (1965). Wind Structure in and above a Tropical Forest. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 4(6), 670–675. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1965\)004<0670:WSIAAA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1965)004<0670:WSIAAA>2.0.CO;2)
- Beccaloni, G. W. (1997). Vertical stratification of ithomiine butterfly (Nymphalidae: Ithomiinae) mimicry complexes: the relationship between adult flight height and larval host-plant height. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62(3), 313–341. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.1997.TB01629.X>
- Begon, M., Townsend, C., & Harper, J. (2005). Ecology: From Individuals to Ecosystems. In *Freshwater Biology - FRESHWATER BIOL* (Vol. 51).
- Bellaver, J. M. F., Lima-Ribeiro, M. de S., Hoffmann, D., & Romanowski, H. P. (2022). Rare and common species are doomed by climate change? A case study with neotropical butterflies and their host plants. *Journal of Insect Conservation*, 26(4), 651–661. <https://doi.org/10.1007/S10841-022-00407-1/FIGURES/4>
- Bengtsson, J., Setälä, H., & Zheng, D. W. (1996). Food Webs and Nutrient Cycling in Soils: Interactions and Positive Feedbacks. *Food Webs*, 30–38. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7007-3\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7007-3_3)
- Berwaerts, K., Aerts, P., & Van Dyck, H. (2006). On the sex-specific mechanisms of butterfly flight: Flight performance relative to flight morphology, wing kinematics, and sex in *Pararge aegeria*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(4), 675–687. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00699.x>
- Berwaerts, K., Matthysen, E., & Van Dyck, H. (2008). Take-off flight performance in the butterfly *Pararge aegeria* relative to sex and morphology: A quantitative genetic assessment. *Evolution*, 62(10), 2525–2533. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00456.x>
- Blanc, P. (1992). Les formes globales des plantes de sous-bois tropicaux et leur signification écologique. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 47(1), 3–49. <https://doi.org/10.3406/REVEC.1992.2051>

- Bohlman, S. A. (2015). Species Diversity of Canopy Versus Understory Trees in a Neotropical Forest: Implications for Forest Structure, Function and Monitoring. *Ecosystems*, 18(4), 658–670. <https://doi.org/10.1007/S10021-015-9854-0>
- Bombardi, R. J., Kinter, J. L., & Frauenfeld, O. W. (2019). A Global Gridded Dataset of the Characteristics of the Rainy And Dry Seasons. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 100(7), 1315–1328. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-18-0177.1>
- Bonati, B., Csermely, D., Bonati, B., & Csermely, D. (2013). Lateralization in Lizards: Evidence of Presence in Several Contexts. *Behavioral Lateralization in Vertebrates*, 25–38. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-30203-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-30203-9_3)
- Bongers, F., van der Meer, P. J., & Théry, M. (2001). *Scales of ambient light variation*. 19–30. [https://doi.org/10.1007/978-94-015-9821-7\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-015-9821-7_3)
- Borchert, R. (1998). Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change*, 39(2–3), 381–393. <https://doi.org/10.1023/A:1005383020063/METRICS>
- Braem, S., & Van Dyck, H. (2023). Larval and adult experience and ecotype affect oviposition behavior in a niche-expanding butterfly. *Behavioral Ecology*, 34(4), 547–561. <https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARAD022>
- Brown, K. S., & Neto, J. V. (1976). Predation on Aposematic Ithomiine Butterflies by Tanagers (Pipraeidea melanonota). *Biotropica*, 8(2), 136. <https://doi.org/10.2307/2989634>
- Bryant, S. R., Thomas, C. D., & Bale, J. S. (2000). Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia*, 122(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/PL00008825>
- Cahenzli, F., & Erhardt, A. (2012). Host plant defence in the larval stage affects feeding behaviour in adult butterflies. *Animal Behaviour*, 84(4), 995–1000. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2012.07.025>
- Cárdenas, R. (2015). Fine-scale climatic variation drives altitudinal niche partitioning of tabanid flies in a tropical montane cloud forest, Ecuadorian Chocó. *Insect Conservation and Diversity*, 9, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/icad.12146>
- Cardoso, M. Z. (2001). Patterns of pollen collection and flower visitation by Heliconius butterflies in southeastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17(5), 763–768. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001572>
- Carter, K. R., Wood, T. E., Reed, S. C., Butts, K. M., & Cavaleri, M. A. (2021). Experimental warming across a tropical forest canopy height gradient reveals minimal photosynthetic and respiratory acclimation. *Plant Cell and Environment*, 44(9), 2879–2897. <https://doi.org/10.1111/PCE.14134>
- Carter, M., & Feeny, P. (1999). Host-plant chemistry influences oviposition choice of the spicebush swallowtail butterfly. *Journal of Chemical Ecology*, 25(9), 1999–2009. <https://doi.org/10.1023/A:1021076404423/METRICS>
- Carvalho, M. R., Jaramillo, C., de la Parra, F., Caballero-Rodríguez, D., Herrera, F., Wing, S., Turner, B. L., D'Apolito, C., Romero-Báez, M., Narváez, P., Martínez, C., Gutierrez, M., Labandeira, C., Bayona, G., Rueda, M., Paez-Reyes, M., Cárdenas, D., Duque, Á., Crowley, J. L., ... Silvestro, D. (2021). Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests. *Science*, 372(6537), 63–68. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABF1969/SUPPL\\_FILE/ABF1969\\_DATA\\_S6.XLSX](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABF1969/SUPPL_FILE/ABF1969_DATA_S6.XLSX)
- Carvalho, M. R. M., & Vasconcellos-Neto, J. (2021). Host plant selection and larval performance in the Neotropical butterfly *Mechanitis polymnia casabranca*. *Entomologia*

- Cespedes, A., Penz, C. M., & Devries, P. J. (2015). Cruising the rain forest floor: Butterfly wing shape evolution and gliding in ground effect. *Journal of Animal Ecology*, 84(3), 808–816. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12325>;WGROU:STRING:PUBLICATION
- Chazdon, R. L., Pearcy, R. W., Lee, D. W., & Fetcher, N. (1996). Photosynthetic Responses of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, 5–55. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8_1)
- Checa, M. F., Levy, E., Rodriguez, J., & Willmott, K. (2019). *Rainfall as a significant contributing factor to butterfly seasonality along a climatic gradient in the neotropics*. <https://doi.org/10.1101/630947>
- Checa, M. F., Rodriguez, J., Willmott, K. R., & Liger, B. (2014a). Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened neotropical dry forest. *Florida Entomologist*, 97(1), 1–13. <https://doi.org/10.1653/024.097.0101>
- Checa, M. F., Rodriguez, J., Willmott, K. R., & Liger, B. (2014b). Microclimate Variability Significantly Affects the Composition, Abundance and Phenology of Butterfly Communities in a Highly Threatened Neotropical Dry Forest. <https://doi.org/10.1653/024.097.0101>, 97(1), 1–13. <https://doi.org/10.1653/024.097.0101>
- Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosnoff, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L., & Franklin, J. F. (1999). Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. *BioScience*, 49(4), 288–297. <https://doi.org/10.2307/1313612>
- Cicconardi, F., McLellan, C. F., Seguret, A., McMillan, W. O., & Montgomery, S. H. (2025). Convergent molecular evolution associated with repeated transitions to gregarious larval behaviour in Heliconiini. *BioRxiv*, 2025.01.14.633010. <https://doi.org/10.1101/2025.01.14.633010>
- Clench, H. K. (1966). Behavioral Thermoregulation in Butterflies. *Ecology*, 47(6), 1021–1034. <https://doi.org/10.2307/1935649>
- Curtis, R. J., Brereton, T. M., Dennis, R. L. H., Carbone, C., & Isaac, N. J. B. (2015). Butterfly abundance is determined by food availability and is mediated by species traits. *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1676–1684. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12523>
- D'Andrea, R., Guittar, J., O'Dwyer, J. P., Figueroa, H., Wright, S. J., Condit, R., & Ostling, A. (2020). Counting niches: Abundance-by-trait patterns reveal niche partitioning in a Neotropical forest. *Ecology*, 101(6). <https://doi.org/10.1002/ECY.3019>,
- Darragh, K., Orteu, A., Byers, K. J. R. P., Szczerbowski, D., Warren, I. A., Rastas, P., Pinharanda, A. L., Davey, J. W., Garza, S. F., Almeida, D. A., Merrill, R. M., McMillan, W. O., Schulz, S., & Jiggins, C. D. (2019). A novel terpene synthase produces an anti-aphrodisiac pheromone in the butterfly *Heliconius melpomene*. *BioRxiv*, 779678. <https://doi.org/10.1101/779678>
- Darragh, K., Vanjari, S., Mann, F., Gonzalez-Rojas, M. F., Morrison, C. R., Salazar, C., Pardo-Diaz, C., Merrill, R. M., McMillan, W. O., Schulz, S., & Jiggins, C. D. (2017). Male sex pheromone components in *Heliconius* butterflies released by the androconia affect female choice. *PeerJ*, 2017(11). <https://doi.org/10.7717/peerj.3953>
- de Brito Freire, G., Diniz, I. R., Salcido, D. M., Oliveira, H. F. M., Sudta, C., Silva, T., Rodrigues, H., Dias, J. P., Dyer, L. A., & Domingos, F. M. C. B. (2024). Habitat

heterogeneity shapes multiple diversity dimensions of fruit-feeding butterflies in an environmental gradient in the Brazilian Cerrado. *Forest Ecology and Management*, 558. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2024.121747>

- De Castro, É. C. P., Musgrove, J., Bak, S., McMillan, W. O., & Jiggins, C. D. (2021). Phenotypic plasticity in chemical defence of butterflies allows usage of diverse host plants. *Biology Letters*, 17(3), 20200863. <https://doi.org/10.1098/RSBL.2020.0863>
- de Castro, É. C. P., Zagrobelny, M., Cardoso, M. Z., & Bak, S. (2018). The arms race between heliconiine butterflies and Passiflora plants – new insights on an ancient subject. *Biological Reviews*, 93(1), 555–573. <https://doi.org/10.1111/BRV.12357>
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B. R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M. B., Christiansen, D. M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klinges, D. H., Koelemeijer, I. A., Lembrechts, J. J., Marrec, R., ... Hylander, K. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), 2279–2297. <https://doi.org/10.1111/GCB.15569>
- Dell'Aglio, D. D., Troscianko, J., McMillan, W. O., Stevens, M., & Jiggins, C. D. (2018). The appearance of mimetic *Heliconius* butterflies to predators and conspecifics. *Evolution*, 72(10), 2156–2166. <https://doi.org/10.1111/EVO.13583>,
- Dennis, R. L. H., Hodgson, J. G., Grenyer, R., Shreeve, T. G., & Roy, D. B. (2004). Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology*, 29(1), 12–26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2004.00572.x>
- Denslow, J. S., Chaverri S., L. G., & Vargas R., O. (2019). Patterns in a species-rich tropical understory plant community. *Biotropica*, 51(5), 664–673. <https://doi.org/10.1111/BTP.12704>
- de-Silva, D. L., Vásquez, A. S., & Mallet, J. (2011). Selection for enemy-free space: eggs placed away from the host plant increase survival of a neotropical ithomiine butterfly. *Ecological Entomology*, 36(6), 667–672. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2311.2011.01310.X>
- Despland, E., & Hamzeh, S. (2004). Ontogenetic changes in social behaviour in the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(2), 177–184. <https://doi.org/10.1007/S00265-004-0767-8/FIGURES/4>
- DeVries, P. J., & Penz, C. M. (2000). Entomophagy, Behavior, and Elongated Thoracic Legs in the Myrmecophilous Neotropical Butterfly *Alesa amesis* (Riodinidae)1. *Biotropica*, 32(4a), 712–721. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7429.2000.TB00519.X>
- DeVries, P. J., Penz, C. M., & Hill, R. I. (2010). Vertical distribution, flight behaviour and evolution of wing morphology in *Morpho* butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 79(5), 1077–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01710.x>
- Devries, P. J., & Walla, T. R. (2001). Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(1), 1–15. <https://doi.org/10.1006/BIJL.2001.0571>,
- Dimarco, R. D., & Fordyce, J. A. (2017). Not all toxic butterflies are Toxic: High intra- A nd interspecific variation in sequestration in subtropical swallowtails. *Ecosphere*, 8(12). <https://doi.org/10.1002/ECS2.2025/FULL>
- Diogo, I. J. S., dos Santos, K., da Costa, I. R., & dos Santos, F. A. M. (2021). Effects of topography and climate on Neotropical mountain forests structure in the semiarid

region. *Applied Vegetation Science*, 24(1), e12527.  
<https://doi.org/10.1111/AVSC.12527>

- Doré, M., Willmott, K., Lavergne, S., Chazot, N., Freitas, A. V. L., Fontaine, C., & Elias, M. (2023). Mutualistic interactions shape global spatial congruence and climatic niche evolution in Neotropical mimetic butterflies. *Ecology Letters*, 26(6), 843–857. <https://doi.org/10.1111/ELE.14198>;WGROU:STRING:PUBLICATION
- Doré, M., Willmott, K., Leroy, B., Chazot, N., Mallet, J., Freitas, A. V. L., Hall, J. P. W., Lamas, G., Dasmahapatra, K. K., Fontaine, C., & Elias, M. (2022). Anthropogenic pressures coincide with Neotropical biodiversity hotspots in a flagship butterfly group. *Diversity and Distributions*, 28(12), 2912–2930. <https://doi.org/10.1111/ddi.13455>
- Dreisbach, D., Bhandari, D. R., Betz, A., Tenbusch, L., Vilcinskis, A., Spengler, B., & Petschenka, G. (2023). Spatial metabolomics reveal divergent cardenolide processing in the monarch (*Danaus plexippus*) and the common crow butterfly (*Euploea core*). *Molecular Ecology Resources*, 23(6), 1195–1210. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13786>
- Dudley, R., & Srygley, R. B. (1994). Flight Physiology of Neotropical Butterflies: Allometry of Airspeeds During Natural Free Flight. *Journal of Experimental Biology*, 191(1), 125–139. <https://doi.org/10.1242/JEB.191.1.125>,
- Ebel, E. R., Dacosta, J. M., Sorenson, M. D., Hill, R. I., Briscoe, A. D., Willmott, K. R., & Mullen, S. P. (2015). Rapid diversification associated with ecological specialization in Neotropical Adelpha butterflies. *Molecular Ecology*, 24(10), 2392–2405. <https://doi.org/10.1111/MEC.13168>,
- Eberhard, S. H., Hiki, A. L., Boggs, C. L., & Krenn, H. W. (2009). Saliva or regurgitated nectar? What *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) use for pollen feeding. *Annals of the Entomological Society of America*, 102(6), 1105–1108. <https://doi.org/10.1603/008.102.0619>
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). BUTTERFLIES AND PLANTS: A STUDY IN COEVOLUTION. *Evolution*, 18(4), 586–608. <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.1964.TB01674.X>
- Estrada, C., & Gilbert, L. E. (2010). Host plants and immatures as mate-searching cues in *Heliconius* butterflies. *Animal Behaviour*, 80(2), 231–239. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2010.04.023>
- Ferrer-Paris, J. R., Sánchez-Mercado, A., Vilorio, Á. L., & Donaldson, J. (2013). Congruence and diversity of butterfly-host plant associations at higher taxonomic levels. *PloS One*, 8(5), e63570. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063570>
- Fordyce, J. A., & DeVries, P. J. (2016). A tale of two communities: Neotropical butterfly assemblages show higher beta diversity in the canopy compared to the understory. *Oecologia*, 181(1), 235–243. <https://doi.org/10.1007/S00442-016-3562-0/FIGURES/5>
- Forister, M. L., Fordyce, J. A., Nice, C. C., Gompert, Z., & Shapiro, A. M. (2006). Egg Morphology Varies Among Populations and Habitats Along a Suture Zone in the *Lycaeides idas-melissa* Species Complex (Lepidoptera: Lycaenidae). [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[933:EMVAPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[933:EMVAPA]2.0.CO;2), 99(5), 933–937. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[933:EMVAPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[933:EMVAPA]2.0.CO;2)
- Freitas, A. (2017). *Immature stages of the Neotropical satyrine butterfly Taygetis acuta (Nymphalidae: Euptychiina)*.

- Freitas, A., Rosa, A. H. B., & Kaminski, L. (2021). *Immature stages of Stegosatyrus ocelloides (Nymphalidae: Euptychiina), a grassland specialist butterfly*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.5600441>
- Freitas, A. V. L., Gueratto, P. E., Carreira, J. Y. O., Lourenço, G. M., Shirai, L. T., Santos, J. P., Rosa, A. H. B., Evora, G. B., Ramos, R. R., & Uribe, M. A. M. (2024). Fruit-feeding butterfly assemblages: Trends, changes, and the importance of monitoring schemes in neotropical environments. In *Insect Decline and Conservation in the Neotropics* (pp. 205–233). [https://doi.org/10.1007/978-3-031-49255-6\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-031-49255-6_10)
- Frick, C., & Wink, M. (1995). Uptake and sequestration of ouabain and other cardiac glycosides in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Danaidae): Evidence for a carrier-mediated process. *Journal of Chemical Ecology*, 21(5), 557–575. <https://doi.org/10.1007/BF02033701>
- Gamberale-Stille, G., Schäpers, A., Janz, N., & Nylin, S. (2019). Selective attention by priming in host search behavior of 2 generalist butterflies. *Behavioral Ecology*, 30(1), 142–149. <https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARY146>
- Gentry, A. H., & Emmons, L. H. (1987). Geographical Variation in Fertility, Phenology, and Composition of the Understory of Neotropical Forests. *Biotropica*, 19(3), 216. <https://doi.org/10.2307/2388339>
- Ghazanfar, M. (2016). Butterflies and their contribution in ecosystem: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4, 115–118. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:89719179>
- Gilbert, L. E. (1972). Pollen Feeding and Reproductive Biology of Heliconius Butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 69(6), 1403–1407. <https://doi.org/10.1073/PNAS.69.6.1403>
- Givnish, T. J. (1984). *Leaf and Canopy Adaptations in Tropical Forests*. 51–84. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-7299-5\\_6](https://doi.org/10.1007/978-94-009-7299-5_6)
- Gomes-Westphalen, J. S., Lins-e-Silva, A. C. B., & de Araújo, F. S. (2012). Who is who in the understory: The contribution of resident and transitory groups of species to plant richness in forest assemblages. *Revista de Biologia Tropical*, 60(3), 1025–1040. <https://scopus.puce.elogim.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-84866638903&partnerID=40&md5=b474b945a27c2846b3acc88ada326dee>
- Halali, D., Krishna, A., Kodandaramaiah, U., & Molleman, F. (2019). Lizards as Predators of Butterflies: Shape of Wing Damage and Effects of Eyespots. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 73(2), 78–86. <https://doi.org/10.18473/LEPI.73I2.A2>
- HALL, J. P. W., & WILLMOTT, K. R. (2000). Patterns of feeding behaviour in adult male riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69(1), 1–23. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.2000.TB01666.X>
- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica*, 12(2), 23. <https://doi.org/10.2307/2388152>
- Hausmann, A. E., Kuo, C. Y., Freire, M., Rueda-M, N., Linares, M., Pardo-Diaz, C., Salazar, C., & Merrill, R. M. (2021). Light environment influences mating behaviours during the early stages of divergence in tropical butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1947). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2021.0157;SUBPAGE:STRING:FULL>

- Hermann, S. L., Blackledge, C., Haan, N. L., Myers, A. T., & Landis, D. A. (2019). Predators of monarch butterfly eggs and neonate larvae are more diverse than previously recognised. *Scientific Reports*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/S41598-019-50737-5>,
- Hoenle, P. O., Staab, M., Donoso, D. A., Argoti, A., & Blüthgen, N. (2023). Stratification and recovery time jointly shape ant functional reassembly in a Neotropical forest. *Journal of Animal Ecology*, *92*(7), 1372–1387. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13896>
- Holbrook, N. M., Whitbeck, J. L., & Mooney, H. A. (1995). Seasonally Dry Tropical Forests: Drought responses of neotropical dry forest trees. *Seasonally Dry Tropical Forests*, 243–276. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.010>
- Holveck, M. J., Muller, D., Visser, B., Timmermans, A., Colonval, L., Jan, F., Crucifix, M., & Nieberding, C. M. (2023). Warmer temperatures result in maladaptive learning of sexual preferences. *Functional Ecology*, *37*(2), 358–371. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14242>;WEBSITE:WEBSITE:BESJOURNALS;REQUESTEDJOURNAL:JOURNAL:13652435;WGROU:STRING:PUBLICATION
- Huang, Y., McPherson, J., Jiggins, C. D., & Montejo-Kovacevich, G. (2022). *Effects of temperature on the development of Heliconius erato butterflies*. <https://doi.org/10.1101/2022.12.07.519472>
- Ismaeel, A., Tai, A. P. K., Santos, E. G., Maraia, H., Aalto, I., Altman, J., Doležal, J., Lembrechts, J. J., Camargo, J. L., Aalto, J., Sam, K., Avelino do Nascimento, L. C., Kopecký, M., Svátek, M., Nunes, M. H., Matula, R., Plichta, R., Abera, T., & Maeda, E. E. (2024). Patterns of tropical forest understory temperatures. *Nature Communications*, *15*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/S41467-024-44734-0>;TECHMETA=134;SUBJMETA=158,2450,2454,704;KWRD=FOREST+ECOLOGY,TR OPICAL+ECOLOGY
- Janssen, T., Fleischer, K., Luyssaert, S., Naudts, K., & Dolman, H. (2020). Drought resistance increases from the individual to the ecosystem level in highly diverse Neotropical rainforest: A meta-analysis of leaf, tree and ecosystem responses to drought. *Biogeosciences*, *17*(9), 2621–2645. <https://doi.org/10.5194/BG-17-2621-2020>
- Jarvis, A., & Mulligan, M. (2011). The climate of cloud forests. *Hydrological Processes*, *25*(3), 327–343. <https://doi.org/10.1002/hyp.7847>
- Jiggins, C. D., Naisbit, R. E., Coe, R. L., & Mallet, J. (2001). Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature*, *411*(6835), 302–305. <https://doi.org/10.1038/35077075>
- Jucker, T., Bongalov, B., Burslem, D. F. R. P., Nilus, R., Dalponte, M., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., & Coomes, D. A. (2018). Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters*, *21*(7), 989–1000. <https://doi.org/10.1111/ELE.12964>;PAGE:STRING:ARTICLE/CHAPTER
- Karl, I., Janowitz, S. A., & Fischer, K. (2008). Altitudinal life-history variation and thermal adaptation in the copper butterfly *Lycaena tityrus*. *Oikos*, *117*(5), 778–788. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16522.x>
- Kelly, C. A., & Bowers, M. D. (2018). Host plant iridoid glycosides mediate herbivore interactions with natural enemies. *Oecologia*, *188*(2), 491–500. <https://doi.org/10.1007/S00442-018-4224-1>,
- Kemp, D. J. (2008). Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behavioral Ecology*, *19*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1093/BEHECO/ARM094>

- Krenn, H. (2008). Feeding behaviours of neotropical butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea). *Stapfia*, 88, 295–304. <https://ucrisportal.univie.ac.at/en/publications/feeding-behaviours-of-neotropical-butterflies-lepidoptera-papilio>
- Kurze, S., Heinken, T., & Fartmann, T. (2017). Nitrogen enrichment of host plants has mostly beneficial effects on the life-history traits of nettle-feeding butterflies. *Acta Oecologica*, 85, 157–164. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.11.005>
- Lamas, G. (2004). Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea. *Atlas of Neotropical Lepidoptera*, 5.
- Laurans, M., Hérault, B., Vieilledent, G., & Vincent, G. (2014). Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 329, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.059>
- Le Roy, C., Amadori, D., Charberet, S., Windt, J., Muijres, F. T., Llaurens, V., & Debat, V. (2021). Adaptive evolution of flight in Morpho butterflies. *Science*, 374(6571), 1158–1162. [https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABH2620/SUPPL\\_FILE/SCIENCE.ABH2620\\_DATA\\_S1\\_AND\\_S2.ZIP](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABH2620/SUPPL_FILE/SCIENCE.ABH2620_DATA_S1_AND_S2.ZIP)
- Lee, C. J., Baxt, A., Castillo, S., & Berkov, A. (2014). Stratification in French Guiana: Cerambycid Beetles Go Up When Rains Come Down. *Biotropica*, 46(3), 302–311. <https://doi.org/10.1111/BTP.12101/ABSTRACT>
- Lee, D. W. (1987). The Spectral Distribution of Radiation in Two Neotropical Rainforests. *Biotropica*, 19(2), 161. <https://doi.org/10.2307/2388739>
- 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(9), 1925–1937. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13863/SUPPINFO>
- Leigh, E. G. (2019). Tropical Seasonal Forest. *Encyclopedia of Ecology: Volume 1-4, Second Edition*, 2, 684–692. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10921-2>
- Luo, T., Yu, F., Lian, J., Wang, J., Shen, J., Wu, Z., & Ye, W. (2022). Impact of canopy vertical height on leaf functional traits in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 30(5), 21414. <https://doi.org/10.17520/BIODS.2021414>
- Mahata, A., Panda, R. M., Dash, P., Naik, A., Naik, A. K., & Palita, S. K. (2023). Microclimate and Vegetation Structure Significantly Affect Butterfly Assemblages in a Tropical Dry Forest. *Climate*, 11(11), 220. <https://doi.org/10.3390/CLI11110220/S1>
- Martins, L. P., Araujo Junior, E. da C., Martins, A. R. P., Duarte, M., & Azevedo, G. G. (2017). Species diversity and community structure of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in an eastern amazonian forest. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 57(38), 481–489. <https://doi.org/10.11606/0031-1049.2017.57.38>
- Massuda, K. F., & Trigo, J. R. (2009). Chemical defence of the warningly coloured caterpillars of *Methona themisto* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *European Journal of Entomology*, 106(2), 253–259. <https://doi.org/10.14411/EJE.2009.033>
- Matos-Maraví, P. (2016). Investigating the timing of origin and evolutionary processes shaping regional species diversity: Insights from simulated data and neotropical butterfly diversification rates. *Evolution*, 70(7), 1638–1650. <https://doi.org/10.1111/EVO.12960>
- Matos-Maraví, P. F., Peña, C., Willmott, K. R., Freitas, A. V. L., & Wahlberg, N. (2013). Systematics and evolutionary history of butterflies in the “Taygetis clade” (Nymphalidae):

Satyrinae: Euptychiina): Towards a better understanding of Neotropical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), 54–68. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.09.005>

- Mattila, A. L. K., Jiggins, C. D., Opedal, Ø. H., Montejo-Kovacevich, G., Castro, É. de, McMillan, W. O., Bacquet, C., & Saastamoinen, M. (2020). High evolutionary potential in the chemical defenses of an aposematic Heliconius butterfly. *BioRxiv*, 2020.01.14.905950. <https://doi.org/10.1101/2020.01.14.905950>
- Mayekar, H. V., & Kodandaramaiah, U. (2017). Pupal colour plasticity in a tropical butterfly, *Mycalesis mineus* (Nymphalidae: Satyrinae). *PLOS ONE*, 12(2), e0171482. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0171482>
- McClure, M., & Elias, M. (2016). Unravelling the role of host plant expansion in the diversification of a Neotropical butterfly genus. *BMC Evolutionary Biology*, 16(1). <https://doi.org/10.1186/S12862-016-0701-5>,
- McLellan, C. F., Cuthill, I. C., & Montgomery, S. H. (2023a). Pattern variation is linked to anti-predator coloration in butterfly larvae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290(2001). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2023.0811;JOURNAL:JOURNAL:RSPB1905>
- McLellan, C. F., Cuthill, I. C., & Montgomery, S. H. (2023b). Warning Coloration, Body Size, and the Evolution of Gregarious Behavior in Butterfly Larvae. *American Naturalist*, 202(1), 64–77. <https://doi.org/10.1086/724818>,
- McLellan, C. F., & Montgomery, S. H. (2024). Evolution of larval gregariousness is associated with host plant specialisation, but not host morphology, in Heliconiini butterflies. *Ecology and Evolution*, 14(2), e11002. <https://doi.org/10.1002/ECE3.11002;WGROU:STRING:PUBLICATION>
- Mena, S., Kozak, K., Cárdenas, R., & Checa, M. (2020). Forest stratification shapes allometry and flight morphology of tropical butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287, 20201071. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1071>
- Mensah, S., du Toit, B., & Seifert, T. (2018). Diversity–biomass relationship across forest layers: implications for niche complementarity and selection effects. *Oecologia*, 187(3), 783–795. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4144-0>
- Messier, C., Posada, J., Aubin, I., & Beaudet, M. (2009). *Functional Relationships Between Old-Growth Forest Canopies, Understorey Light and Vegetation Dynamics* (pp. 115–139). [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_6)
- Meyer, L., Diniz-Filho, J. A. F., Lohmann, L. G., Hortal, J., Barreto, E., Rangel, T., & Kissling, W. D. (2020). Canopy height explains species richness in the largest clade of Neotropical lianas. *Global Ecology and Biogeography*, 29(1), 26–37. <https://doi.org/10.1111/GEB.13004>
- Meyer, V., Saatchi, S., Clark, D. B., Keller, M., Vincent, G., Ferraz, A., Espírito-Santo, F., D'Oliveira, M. V. N., Kaki, D., & Chave, J. (2018). Canopy area of large trees explains aboveground biomass variations across neotropical forest landscapes. *Biogeosciences*, 15(11), 3377–3390. <https://doi.org/10.5194/BG-15-3377-2018>
- Miller, B. D., Carter, K. R., Reed, S. C., Wood, T. E., & Cavaleri, M. A. (2021). Only sun-lit leaves of the uppermost canopy exceed both air temperature and photosynthetic thermal optima in a wet tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 301–302, 108347. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2021.108347>

- Molleman, F., Krenn, H. W., Van Alphen, M. E., Brakefield, P. M., Devries, 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*(3), 333–343. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00533.x>
- Molleman, F., Rimmel, T., & Sam, K. (2016). Phenology of Predation on Insects in a Tropical Forest: Temporal Variation in Attack Rate on Dummy Caterpillars. *Biotropica*, *48*(2), 229–236. <https://doi.org/10.1111/BTP.12268>
- Morrison, C. R., Nguyen, C., & Gilbert, L. E. (2023). The role of host plant usage and the accumulation of toxic secondary chemical compounds across the life cycle of a passion vine specialist butterfly. *Ecological Entomology*, *48*(3), 389–395. <https://doi.org/10.1111/EEN.13229>;CTYPE:STRING:JOURNAL
- Motzer, T. (2005). Micrometeorological aspects of a tropical mountain forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, *135*(1–4), 230–240. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.11.019>
- Mulkey, S. S., Wright, S. J., & Smith, A. P. (1993). Comparative physiology and demography of three Neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. *Oecologia*, *96*(4), 526–536. <https://doi.org/10.1007/BF00320510>,
- Muscarella, R., Kolyaie, S., Morton, D. C., Zimmerman, J. K., & Uriarte, M. (2020). Effects of topography on tropical forest structure depend on climate context. *Journal of Ecology*, *108*(1), 145–159. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13261>
- Myster, R. W., & Malahy, M. P. (2012). Testing aggregation hypotheses among Neotropical trees and shrubs: Results from a 50-ha plot over 20 years of sampling. *Revista de Biologia Tropical*, *60*(3), 1015–1023. <https://doi.org/10.15517/RBT.V60I3.1754>,
- Neu, A., Beaulieu, M., & Fischer, K. (2021). Limits on optimal decision making: host plant selection is not altered by high temperatures in a butterfly. *Animal Behaviour*, *174*, 87–95. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.02.004>
- Nice, C. C., Fordyce, J. A., Bell, K. L., Forister, M. L., Gompert, Z., & DeVries, P. J. (2019). Vertical differentiation in tropical forest butterflies: a novel mechanism generating insect diversity? *Biology Letters*, *15*(1). <https://doi.org/10.1098/RSBL.2018.0723>
- Nyandwi, E. (2008). *Road edge effect on Forest Canopy structure and Epiphyte biodiversity in a Tropical Mountainous Rainforest, Nyungwe National Park, Rwanda*.
- Nyman, T., Farrell, B. D., Zinovjev, A. G., & Vikberg, V. (2006). Larval habits, host-plant associations, and speciation in nematine sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Evolution*, *60*(8), 1622–1637. <https://doi.org/10.1554/05-674.1>
- Ohno, Y., & Otaki, J. M. (2015). Live Cell Imaging of Butterfly Pupal and Larval Wings In Vivo. *PLOS ONE*, *10*(6), e0128332. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0128332>
- Olofsson, M., Vallin, A., Jakobsson, S., & Wiklund, C. (2010). Marginal Eyespots on Butterfly Wings Deflect Bird Attacks Under Low Light Intensities with UV Wavelengths. *PLOS ONE*, *5*(5), e10798. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0010798>
- Oye, B. K., & Hill, R. I. (2025). Changes in Vertical Stratification of Neotropical Nymphalid Butterflies at Forest Edges Are Not Directly Caused by Light and Temperature Conditions. *Insects*, *16*(1). <https://doi.org/10.3390/INSECTS16010064>,
- Ozanne, C. H. P., Anhuf, D., Boulter, S. L., Keller, H., Kitching, R. L., Körner, C., Meinzer, F. C., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Silva Dias, P. L., Stork, N. E., Wright, S. J., & Yoshimura, M. (2003). Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science*, *301*(5630), 183–186. <https://doi.org/10.1126/science.1084507>

- Pallus, A. C., Fleishman, L. J., & Castonguay, P. M. (2010). Modeling and measuring the visual detection of ecologically relevant motion by an Anolis lizard. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 196(1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/S00359-009-0487-7/FIGURES/10>
- Papke, R. S., Kemp, D. J., & Rutowski, R. L. (2007). Multimodal signalling: structural ultraviolet reflectance predicts male mating success better than pheromones in the butterfly *Colias eurytheme* L. (Pieridae). *Animal Behaviour*, 73(1), 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.07.004>
- Parker, G. G., Fitzjarrald, D. R., & Gonçalves Sampaio, I. C. (2019a). Consequences of environmental heterogeneity for the photosynthetic light environment of a tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 278. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107661>
- Parker, G. G., Fitzjarrald, D. R., & Gonçalves Sampaio, I. C. (2019b). Consequences of environmental heterogeneity for the photosynthetic light environment of a tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 278, 107661. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2019.107661>
- Pau, S., Detto, M., Kim, Y., & Still, C. J. (2018). Tropical forest temperature thresholds for gross primary productivity. *Ecosphere*, 9(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2311>
- Paukner, D., Wildenberg, G. A., Badalamente, G. S., Littlewood, P. B., Kronforst, M. R., Palmer, S. E., & Kasthuri, N. (2024). Synchrotron-source micro-x-ray computed tomography for examining butterfly eyes. *Ecology and Evolution*, 14(4). <https://doi.org/10.1002/ECE3.11137>,
- Pearcy, R. W. (1988). Photosynthetic Utilisation of Lightflecks by Understory Plants. *Functional Plant Biology*, 15(2), 223–238. <https://doi.org/10.1071/PP9880223>
- Peixoto, C. P. E., & Mendoza-Cuenca, L. (2013). Territorial Mating Systems in Butterflies: What We Know and What Neotropical Species Can Show. *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*, 85–113. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416028-6.00004-9>
- Pereira, G. C. N., Coelho, M. S., Beirão, M. do V., Braga, R. F., & Fernandes, G. W. (2017). Diversity of fruit-feeding butterflies in a mountaintop archipelago of rainforest. *PLoS ONE*, 12(6). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0180007>
- Pérez I De Lanuza, G., & Font, E. (2014). Ultraviolet vision in lacertid lizards: Evidence from retinal structure, eye transmittance, SWS1 visual pigment genes and behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 217(16), 2899–2909. <https://doi.org/10.1242/JEB.104281>
- Pinheiro, C. E. G., & Cintra, R. (2017). Butterfly Predators in the Neotropics: Which Birds are Involved? *Journal of the Lepidopterists' Society*, 71(2), 109–114. <https://doi.org/10.18473/LEPI.7112.A5>
- Pinzari, M. (2009). A comparative analysis of mating recognition signals in graylings: *Hipparchia statilinus* vs. *H. semele* (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Journal of Insect Behavior*, 22(3), 227–244. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9169-5>
- Pirih, P., Arikawa, K., & Stavenga, D. G. (2010). An expanded set of photoreceptors in the Eastern Pale Clouded Yellow butterfly, *Colias erate*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 196(7), 501–517. <https://doi.org/10.1007/S00359-010-0538-0>,

- Pocius, V. M., Cibotti, S., Ray, S., Ankoma-Darko, O., McCartney, N. B., Schilder, R. J., & Ali, J. G. (2022). Impacts of larval host plant species on dispersal traits and free-flight energetics of adult butterflies. *Communications Biology*, 5(1), 469. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03396-8>
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Arets, E. J. M. M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J. A., Muñoz, R., Nyctch, C. J., de Oliveira, A. A., Pérez-García, E. A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A. R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., ... Peña-Claros, M. (2017). Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 26(12), 1423–1434. <https://doi.org/10.1111/GEB.12668/ABSTRACT>
- Pourrut, P. (1983). Los climas del Ecuador: fundamentos explicativos. *Horizon.Documentation.Ird.FrP PourrutCEDIG Documentos de Investigación, 1983*•*horizon.Documentation.Ird.Fr.* [https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/divers11-10/21848.pdf](https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers11-10/21848.pdf)
- Prakash, A., Dion, E., Banerjee, T. Das, & Monteiro, A. (2024). The molecular basis of scale development highlighted by a single-cell atlas of *Bicyclus anynana* butterfly pupal forewings. *Cell Reports*, 43(5), 114147. <https://doi.org/10.1016/J.CELREP.2024.114147>
- Pryke, J. S., Vrdoljak, S. M., Grant, P. B. C., & Samways, M. J. (2012). Butterfly behavioural responses to natural Bornean tropical rain-forest canopy gaps. *Journal of Tropical Ecology*, 28(1), 45–54. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000502>
- Qian, C., Wen, C., Guo, X., Yang, X., Wen, X., Ma, T., & Wang, C. (2024). Gregariousness in lepidopteran larvae. *Insect Science*, 31(5). <https://doi.org/10.1111/1744-7917.13312>,
- Quevedo-Rojas, A., Jerez-Rico, M., Fariñas, M. R., Schwarzkopf, T., & García-Núñez, C. (2024). Light penetration and topography shape juvenile tree species assemblies in the understory of the tropical Andean cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 40. <https://doi.org/10.1017/S0266467424000178>
- Quinata, C. (2022). *Butterfly wing morphology change after 40 years of relaxed bird predation*. <https://search.proquest.com/openview/5b55c330e08c30ec73acfd608551349e/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>
- Quinata, C.-J. C. (2022). *Butterfly wing morphology change after 40 years of relaxed bird predation*. <https://doi.org/10.31274/TD-20240329-122>
- Ramírez-Fischer, F. J., Benyamini, D., & Vargas, H. A. (2016). An endangered hemiparasitic shrub is the only host plant of the little-known Neotropical hairstreak *Strymon flavaria* (Lepidoptera: Lycaenidae) in the arid Andes. *Journal of Insect Conservation*, 20(5), 923–928. <https://doi.org/10.1007/S10841-016-9919-1>
- Ramos, R. R., Francini, R. B., Habib, M. E. E. D. M., & Freitas, A. V. L. (2021). Seasonal Patterns of Host Plant Use in an Assemblage of Heliconiini Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in a Neotropical forest. *Neotropical Entomology*, 50(3), 358–365. <https://doi.org/10.1007/S13744-021-00855-5/FIGURES/3>
- Ramos, R. R., Rodrigues, D., & Freitas, A. V. L. (2012). Oviposition preference and larval performance in a *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae) population from southeastern Brazil: is there a positive relationship? *Journal of Natural History*, 46(11–12), 669–681. <https://doi.org/10.1080/00222933.2011.651633>
- Rankine, C., Sanchez-Azofeifa, A., do Espirito-Santo, M. M., & Stan, K. (2024). Succession and seasonality of a Brazilian secondary tropical dry forest: Phenology and climate

moderation. *Forest Ecology and Management*, 568, 122151. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2024.122151>

- 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(2), e01346. <https://doi.org/10.1002/ECM.1346>
- Ravenscraft, A., & Boggs, C. L. (2016). Nutrient acquisition across a dietary shift: fruit feeding butterflies crave amino acids, nectivores seek salt. *Oecologia*, 181(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/S00442-015-3403-6>,
- Reader, T., & Hochuli, D. F. (2003). Understanding gregariousness in a larval Lepidopteran: the roles of host plant, predation, and microclimate. *Ecological Entomology*, 28(6), 729–737. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2311.2003.00560.X>
- Richter, A., de Souza Mendonça, M., Gawlinski, K., & Iserhard, C. A. (2023a). Microclimatic Fluctuation throughout the Day Influences Subtropical Fruit-Feeding Butterfly Assemblages between the Canopy and Understory. *Diversity*, 15(4). <https://doi.org/10.3390/d15040560>
- Richter, A., de Souza Mendonça, M., Gawlinski, K., & Iserhard, C. A. (2023b). Microclimatic Fluctuation throughout the Day Influences Subtropical Fruit-Feeding Butterfly Assemblages between the Canopy and Understory. *Diversity*, 15(4). <https://doi.org/10.3390/D15040560/S1>
- Richter, M. (2016). Climate aspects of the tropics. *Tropical Forestry Handbook, Second Edition*, 1, 285–291. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-54601-3\\_34](https://doi.org/10.1007/978-3-642-54601-3_34)
- Roy, C. Le, Silva, N., Godoy-Diana, R., Debat, V., Llaurens, V., & Muijres, F. T. (2022). Divergence of climbing escape flight performance in Morpho butterflies living in different microhabitats. *Journal of Experimental Biology*, 225(15). <https://doi.org/10.1242/JEB.243867/276023/AM/DIVERGENCE-OF-CLIMBING-ESCAPE-FLIGHT-PERFORMANCE>
- Rundel, P. W., Cooley, A. M., Gerst, K. L., Riordan, E. C., Sharifi, M. R., Sun, J. W., & Tower, J. A. (2020). Functional traits of broad-leaved monocot herbs in the understory and forest edges of a Costa Rican rainforest. *PeerJ*, 8. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.9958>,
- Rush, C. E., Freitas, A. V. L., Magaldi, L., Willmott, K. R., & Hill, R. I. (2023). One generalist or several specialists? Comparative analysis of the polyphagous butterfly *Adelpha serpa celerio* and its serpa-group relatives. *Zoologica Scripta*, 52(5), 475–493. <https://doi.org/10.1111/ZSC.12615;JOURNAL:JOURNAL:14636409;WGROU:STRIN G:PUBLICATION>
- Saastamoinen, M., Ikonen, S., Wong, S. C., Lehtonen, R., & Hanski, I. (2013). Plastic larval development in a butterfly has complex environmental and genetic causes and consequences for population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 529–539. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12034>,
- Saito, V. S., Valente-Neto, F., Rodrigues, M. E., de Oliveira Roque, F., & Siqueira, T. (2016). Phylogenetic clustering among aggressive competitors: evidence from odonate assemblages along a riverine gradient. *Oecologia*, 182(1), 219–229. <https://doi.org/10.1007/S00442-016-3642-1>,
- Salinas, N., Cosio, E. G., Silman, M., Meir, P., Nottingham, A. T., Roman-Cuesta, R. M., & Malhi, Y. (2021). Editorial: Tropical Montane Forests in a Changing Environment. *Frontiers in Plant Science*, 12(August), 1–5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.712748>

- Santana, A. F. K., Rodrigues, D., & Zucoloto, F. S. (2017). Larval aggregation in a Neotropical butterfly: risky behaviors, per capita risk, and larval responses in *Ascia monuste orseis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(12), 1–10. <https://doi.org/10.1007/S00265-017-2403-4/TABLES/3>
- Santiago, L. S., Mulkey, S. S., Santiago, L. S., & Mulkey, S. S. (2005). Leaf Productivity Along a Precipitation Gradient in Lowland Panama: Patterns From Leaf to Ecosystem. In *Trees* (Vol. 19, pp. 349–356). <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0389-9>
- Schroeder, H., Majewska, A., & Altizer, S. (2020). Monarch butterflies reared under autumn-like conditions have more efficient flight and lower post-flight metabolism. *Ecological Entomology*, 45(3), 562–572. <https://doi.org/10.1111/een.12828>
- Schulze, C. H., Linsenmair, K. E., & Fiedler, K. (2001). *Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest* BT - *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management: Proceedings of ESF Conference, Oxford University, 12–16 December 1998* (K. E. Linsenmair, A. J. Davis, B. Fiala, & M. R. Speight, Eds.; pp. 133–152). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3606-0\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3606-0_11)
- Sculfort, O., de Castro, E. C. P., Kozak, K. M., Bak, S., Elias, M., Nay, B., & Llaurens, V. (2020). Variation of chemical compounds in wild Heliconiini reveals ecological factors involved in the evolution of chemical defenses in mimetic butterflies. *Ecology and Evolution*, 10(5), 2677–2694. <https://doi.org/10.1002/ECE3.6044;PAGEGROUP:STRING:PUBLICATION>
- Sculfort, O., McClure, M., Nay, B., Elias, M., & Llaurens, V. (2021). Assessing the Role of Developmental and Environmental Factors in Chemical Defence Variation in Heliconiini Butterflies. *Journal of Chemical Ecology*, 47(6), 577–587. <https://doi.org/10.1007/S10886-021-01278-7>,
- Shirley, & L., H. (1929). The Influence of Light Intensity and Light Quality upon the Growth of Plants. *AmJB*, 16(5), 354–390. <https://doi.org/10.1002/J.1537-2197.1929.TB09488.X>
- Siefert, A. (2005). *Effects of Changes in Canopy Cover on Understorey Vegetation in the Long Island Pine Barrens*.
- Sierra-Botero, L., Calonje, M., Robbins, R. K., Rosser, N., Pierce, N. E., López-Gallego, C., & Valencia-Montoya, W. A. (2023). Cycad phylogeny predicts host plant use of Eumaeus butterflies. *Ecology and Evolution*, 13(4), e9978. <https://doi.org/10.1002/ECE3.9978>
- Sillen-Tullberg, B. (1988). Evolution of Gregariousness in Aposematic Butterfly Larvae: A Phylogenetic Analysis. *Evolution*, 42(2), 293. <https://doi.org/10.2307/2409233>
- Silva, D. B., Freitas, A. V. L., Junior, O. F., & Santos, J. P. (2024). Vertical Stratification of Butterfly Assemblages Persists in Highly Disturbed Forest Fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Diversity*, 16(10), 608. <https://doi.org/10.3390/D16100608/S1>
- Simons, J., Oxbrough, A., Menéndez, R., & Ashton, P. (2023). Micro-habitat features determine oviposition site selection in High Brown and Dark Green Fritillaries. *Journal of Insect Conservation*, 27(5), 841–853. <https://doi.org/10.1007/s10841-023-00503-w>
- Slot, M., & Winter, K. (2016). *The Effects of Rising Temperature on the Ecophysiology of Tropical Forest Trees*. 385–412. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5\\_18](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_18)
- Smith, A. P. (1973). Stratification of Temperature and Tropical Forests. *The American Naturalist*, 107, 671–683. <https://doi.org/10.1086/282866>
- Sobral-Souza, T., Stropp, J., Santos, J. P., Prasniewski, V. M., Szinwelski, N., Vilela, B., Freitas, A. V. L., Ribeiro, M. C., & Hortal, J. (2021). Knowledge gaps hamper

understanding the relationship between fragmentation and biodiversity loss: The case of Atlantic Forest fruit-feeding butterflies. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.11673/FIG-5>

Stefanescu, C., Pla-Narbona, C., Ubach, A., Jarrett, C., Renelies-Hamilton, J., & Colom, P. (2025). Predation risk in a migratory butterfly increases southward along a latitudinal gradient. *Ecography*, *2025*(1). <https://doi.org/10.1111/ECOG.07308>

Steigenga, M. J., & Fischer, K. (2007). Ovarian dynamics, egg size, and egg number in relation to temperature and mating status in a butterfly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *125*(2), 195–203. <https://doi.org/10.1111/J.1570-7458.2007.00610.X;JOURNAL:JOURNAL:15707458;WGROU:STRING:PUBLICATION>

Sulakhe, S. (2002). Threats To The Lepidoptera and Self-Defence Against It. *Journal of Ecological Society*, *15*(1), 12–14. <https://doi.org/10.54081/JES.014/04>

Surridge, A. K., Lopez-Gomollon, S., Moxon, S., Maroja, L. S., Rathjen, T., Nadeau, N. J., Dalmay, T., & Jiggins, C. D. (2011). Characterisation and expression of microRNAs in developing wings of the neotropical butterfly *Heliconius melpomene*. *BMC Genomics*, *12*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-62/FIGURES/4>

Suzuki, T. K., Tomita, S., & Sezutsu, H. (2014). Gradual and contingent evolutionary emergence of leaf mimicry in butterfly wing patterns. *BMC Evolutionary Biology*, *14*(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0229-5>

Svenning, J. C. (2000). Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica*, *32*(2), 252–261. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7429.2000.TB00468.X;PAGE:STRING:ARTICLE/CHAPTER>

Swanson, C., & Weishampel, J. (2019). Scaling lidar-derived rainforest canopy metrics across a Mesoamerican landscape. *International Journal of Remote Sensing*, *40*, 1–27. <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1629504>

Szarzynski, J., & Anhuf, D. (2001). Micrometeorological conditions and canopy energy exchanges of a neotropical rain forest (Surumoni-Crane Project, Venezuela). *Plant Ecology*, *153*, 231–239. <https://doi.org/10.1023/A:1017536512887>

Takano-Rojas, H., Murray-Tortarolo, G., Maass, M., & Castillo, A. (2023). Characterization, variability and long-term trends on local climate in a Mexican tropical dry forest. *International Journal of Climatology*, *43*(11), 5077–5091. <https://doi.org/10.1002/JOC.8133>

Tang, H., & Dubayah, R. (2017). Light-driven growth in Amazon evergreen forests explained by seasonal variations of vertical canopy structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(10), 2640–2644. [https://doi.org/10.1073/PNAS.1616943114/SUPPL\\_FILE/PNAS.201616943SI.PDF](https://doi.org/10.1073/PNAS.1616943114/SUPPL_FILE/PNAS.201616943SI.PDF)

Thiel, S., Tschapka, M., Heymann, E. W., & Heer, K. (2021). Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. *Biological Reviews*, *96*(2), 454–469. <https://doi.org/10.1111/brv.12664>

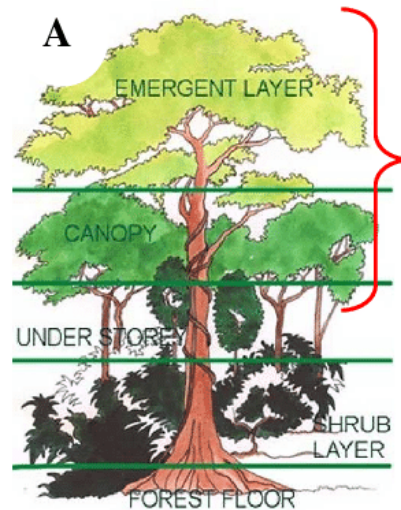
Trager, M. D., & Daniels, J. C. (2011). Size Effects on Mating and Egg Production in the Miami Blue Butterfly. *Journal of Insect Behavior*, *24*(1), 34–43. <https://doi.org/10.1007/s10905-010-9234-8>

Trigo, J. R. (2000). The Chemistry of Antipredator Defense by Secondary Compounds in Neotropical Lepidoptera: Facts, Perspectives and Caveats. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, *11*(6), 551–561. <https://doi.org/10.1590/S0103-50532000000600002>

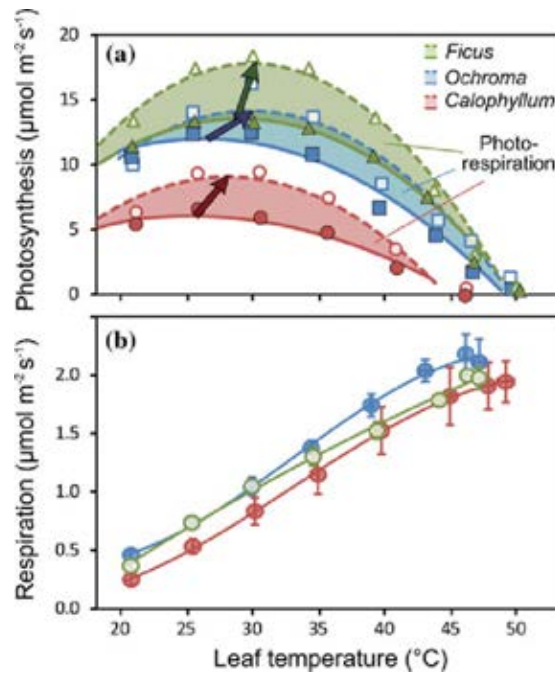
- Uehara-Prado, M., & Freitas, A. V. L. (2009). The effect of rainforest fragmentation on species diversity and mimicry ring composition of ithomiine butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, 2(1), 23–28. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00025.x>
- Valladares, F., Allen, M. T., & Pearcy, R. W. (1997). Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 111(4), 505–514. <https://doi.org/10.1007/S004420050264>,
- Van Bergen, E., Osbaldeston, D., Kodandaramaiah, U., Brattström, O., Aduse-Poku, K., & Brakefield, P. M. (2017). Conserved patterns of integrated developmental plasticity in a group of polyphenic tropical butterflies. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0907-1>
- van der Sande, M. T., Arets, E. J. M. M., Peña-Claros, M., Hoosbeek, M. R., Cáceres-Siani, Y., van der Hout, P., & Poorter, L. (2018). Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional Ecology*, 32(2), 461–474. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12968>
- van der Sande, M. T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E. J. M. M., Licona, J. C., Toledo, M., & Poorter, L. (2017). Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*, 105(5), 1223–1234. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12756>;PAGEGROUP:STRING:PUBLICATION
- Vera, N. E., Finegan, B., & Newton, A. C. (1999). The photosynthetic characteristics of saplings of eight canopy tree species in a disturbed neotropical rain forest. *Photosynthetica*, 36(3), 407–422. <https://doi.org/10.1023/A:1007076103204/METRICS>
- Vieira-Silva, A., Evora, G. B., Freitas, A. V. L., & Oliveira, P. S. (2024). The Relevance of Flash Coloration Against Avian Predation in a Morpho Butterfly: A Field Experiment in a Tropical Rainforest. *Ethology*, 130(12), e13517. <https://doi.org/10.1111/ETH.13517>
- Wahlberg, N. (2001). THE PHYLOGENETICS AND BIOCHEMISTRY OF HOST-PLANT SPECIALIZATION IN MELITAEINE BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE). *Evolution*, 55(3), 522–537. <https://doi.org/10.1111/J.0014-3820.2001.TB00786.X>
- Wainwright, J. B., Loupasaki, T., Ramírez, F., Penry Williams, I. L., England, S. J., Barker, A., Meier, J. I., How, M. J., Roberts, N. W., Troscianko, J., & Montgomery, S. H. (2024). *Mutualisms within light microhabitats drive sensory convergence in a mimetic butterfly community*. <https://doi.org/10.1101/2024.08.16.607924>
- Wang, L., Cornell, S. J., Speed, M. P., & Arbuckle, K. (2021). Coevolution of group-living and aposematism in caterpillars: warning colouration may facilitate the evolution from group-living to solitary habits. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/S12862-020-01738-W/FIGURES/3>
- Weiss, S. B., White, R. R., Murphy, D. D., & Ehrlich, P. R. (1987). Growth and Dispersal of Larvae of the Checkerspot Butterfly *Euphydryas editha*. *Oikos*, 50(2), 161. <https://doi.org/10.2307/3565996>
- Wiklund, C. (1981). Generalist vs. Specialist Oviposition Behaviour in *Papilio Machaon* (Lepidoptera) and Functional Aspects on the Hierarchy of Oviposition Preferences. *Oikos*, 36(2), 163. <https://doi.org/10.2307/3544441>
- Wright, D. S., Rodriguez-Fuentes, J., Ammer, L., Darragh, K., Kuo, C. Y., Mcmillan, W. O., Jiggins, C. D., Montgomery, S. H., & Merrill, R. M. (2024). Selection drives divergence of eye morphology in sympatric *Heliconius* butterflies. *Evolution*, 78(7), 1338–1346. <https://doi.org/10.1093/EVOLUT/QPAE073>

Yang, L. H., & Gratton, C. (2014). Insects as drivers of ecosystem processes. *Current Opinion in Insect Science*, 2, 26–32. <https://doi.org/10.1016/J.COIS.2014.06.004>

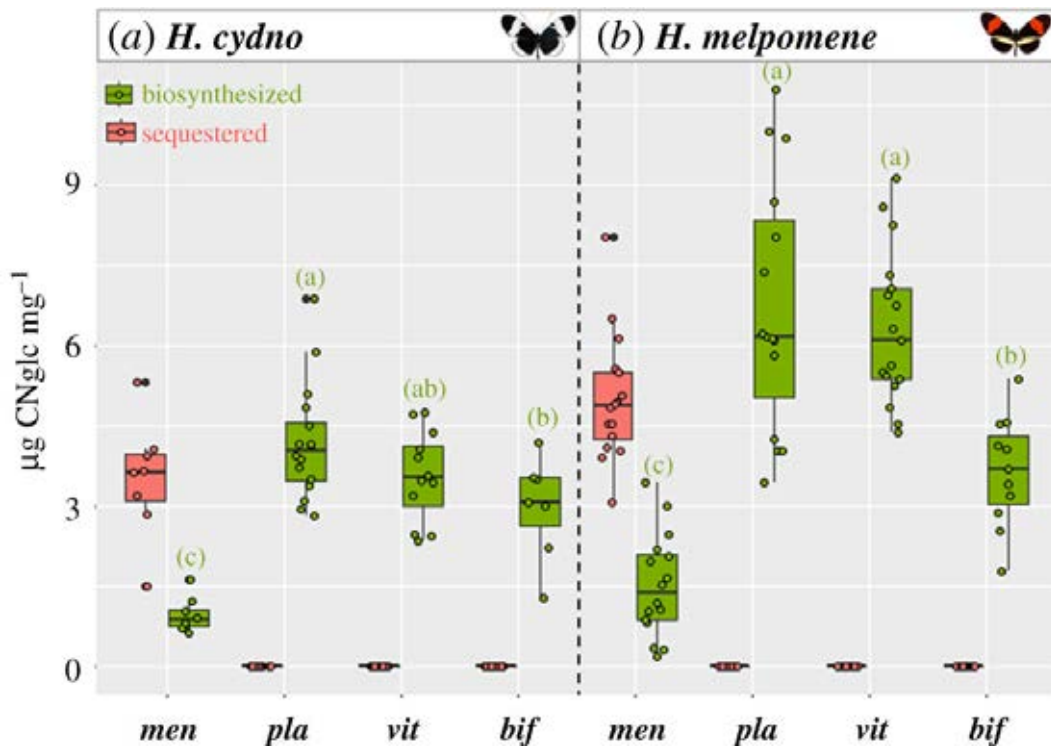
## 8 FIGURAS



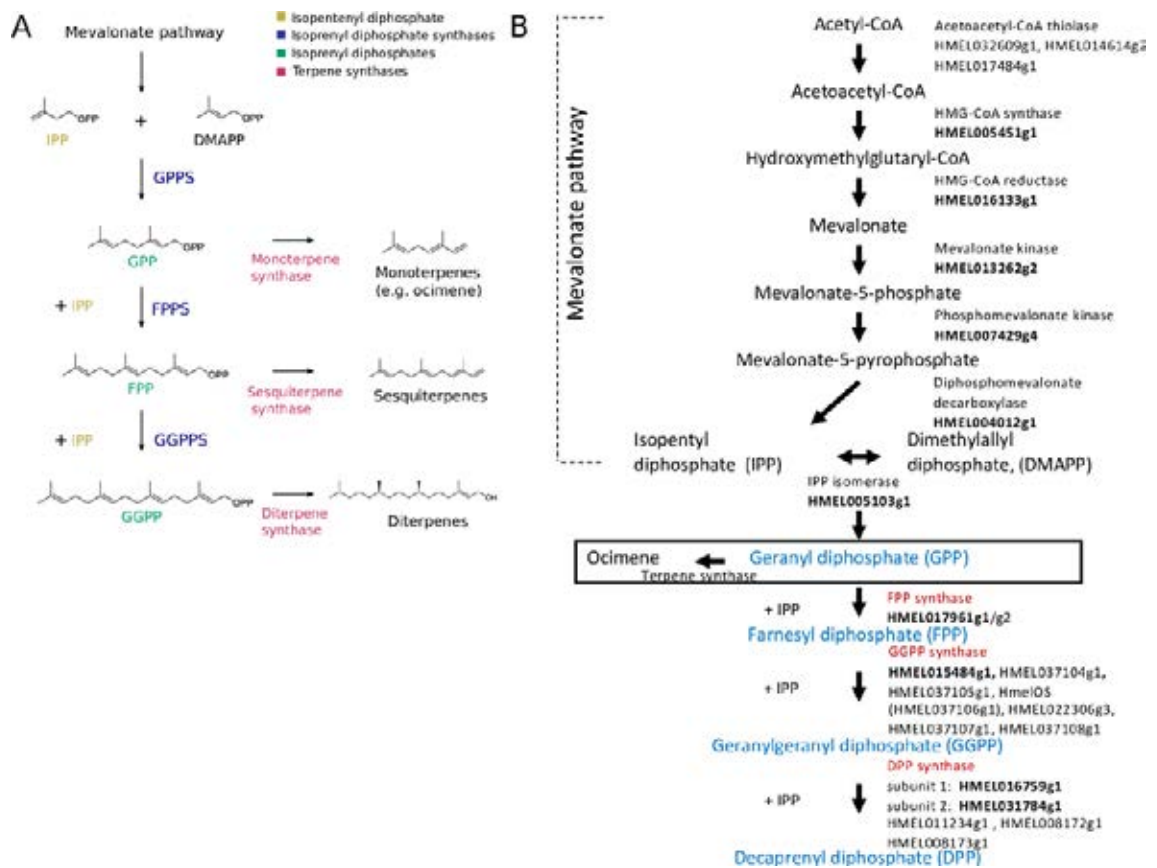
**Figura 1. Estratos de la selva tropical.** Muestra cinco estratos de selva tropical. Forest floor: suelo; Shurb layer: capa arbustiva; Understory: sotobosque; Canopy: dosel; Emergent layer: capa emergente. Tomado de Nyandwi (2008).



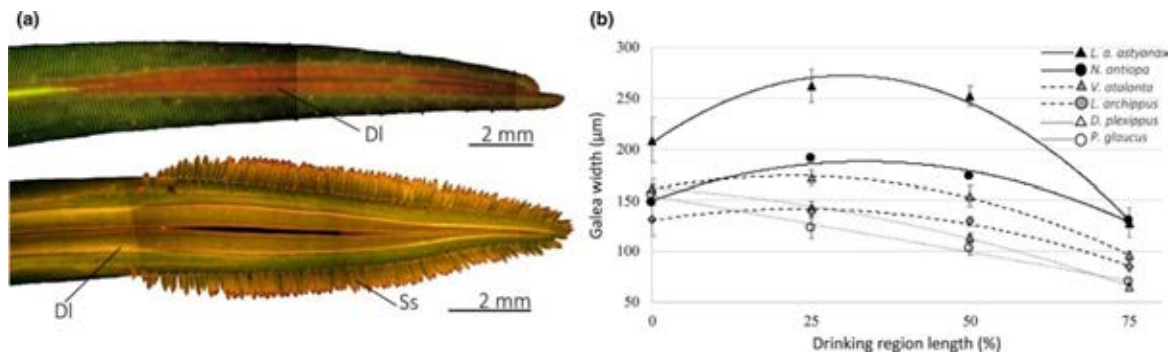
**Figura 2. Fotosíntesis neta al incremento de la temperatura.** Incremento de la fotosíntesis al aumentar la temperatura, hasta alcanzar un punto óptimo ( $T_{\text{opt}}$ ). Disminución rápida de la asimilación de carbono cuando la temperatura excede ese óptimo térmico, reflejando una caída en la eficiencia fotosintética bajo calor extremo. Tomado de Slot & Winter (2016).



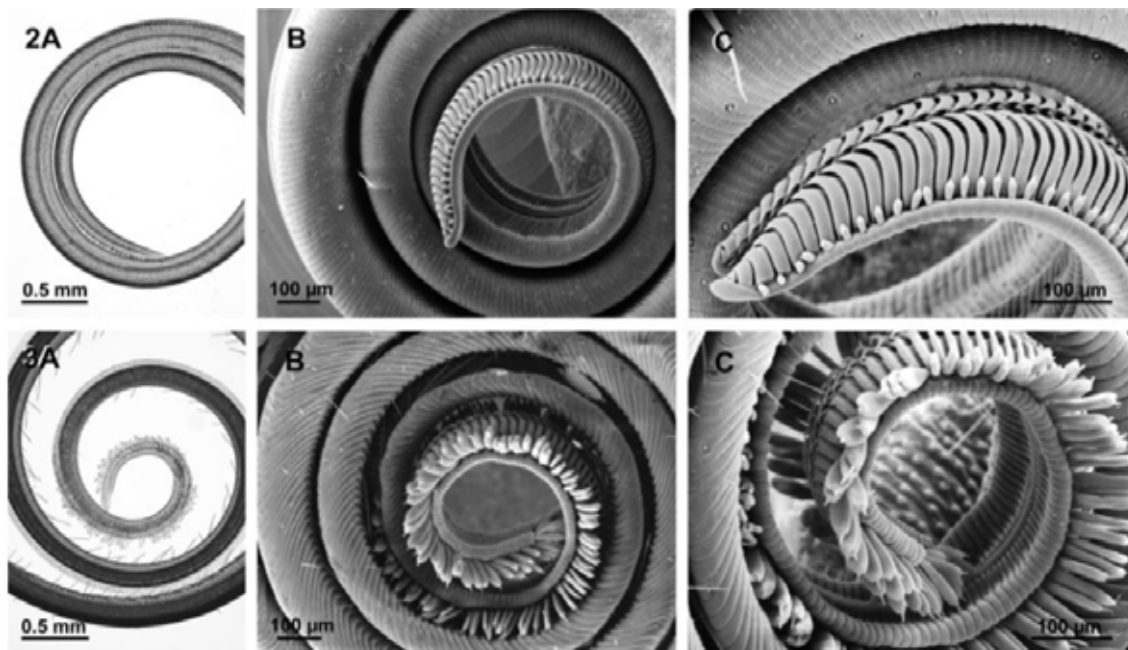
**Figura 3. Composición de los glucósidos cianogénicos (CNgls) en dos especies de mariposas, *Heliconius cydno* y *Heliconius melpomene*.** Estas dos especies de mariposas fueron criadas con diferentes dietas de plantas *Passiflora*. Las cajas verdes representan los CNgls linamarina y lotaustralina, que son biosintetizados por las mariposas. Las cajas salmón indican el CNgls deidaclina, que es secuestrado por las mariposas de su planta hospedadora. Las letras sobre las cajas (a, ab, b, c) indican comparaciones post-hoc dentro de la especie, donde señalan una concentración estadísticamente significativa de CNgls biosintetizados. Tomado de De Castro et al. (2021).



**Figura 4. Vía metabólica de biosíntesis de terpeno.** Unidades básicas de 5 carbonos el isopentenil difosfato (IPP) y el dimetilalil difosfato (DMAPP), que se unen para formar difosfatos isoprenoides de distintas longitudes de cadena, Geranyl difosfato (GPP), Farnesil difosfato (FPP) y Geranylgeranyl difosfato (GGPP), catalizado por enzimas llamadas sintasas de difosfato isoprenilo (IDSs), finalmente son transformadas en la vasta diversidad de terpenos por enzimas especializadas llamadas sintasas de terpenos (TPSs). Tomado de Darragh et al., (2019).



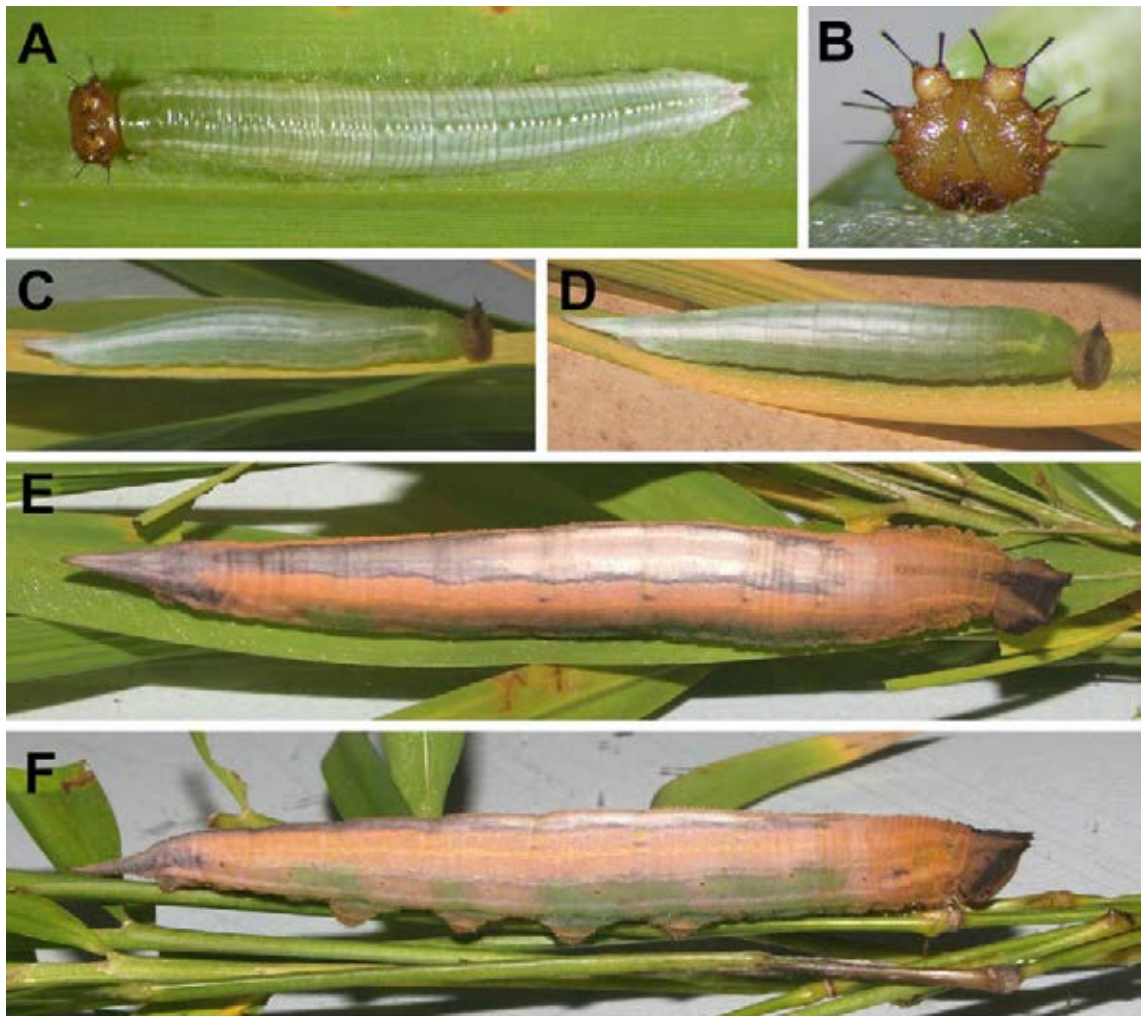
**Figura 5. Forma de la región de succión entre las especies de mariposas.** a) Forma visual de la diferencia entre la forma de la proboscide de mariposas que visitan flores vs. las que no. b) Los anchos medios de la galera a lo largo de la región de alimentación, normalizados como porcentaje de la longitud total de la región de alimentación y Las diferentes líneas representan diferentes especies de mariposas, clasificadas según sus hábitos alimenticios. Tomado de Lehnert et al. (2021).



**Figura 6. Fotografía de microscopía óptica de las morfologías de la probóscide de dos tipos de mariposas frutívoras, *Charaxes bipunctatus* con comportamiento de perforadora y *Euphaedra medon* con comportamiento de barredora.** 2) *Charaxes bipunctatus*. 2a) Probóscide de *Charaxes bipunctatus* en posición enrollada. 2b) Sensilas cortas y escasas. 2c) Punta de la probóscide carece de sensilas en su extremo apical. 3) *Euphaedra medon*. 3a) Probóscide de *Euphaedra medon* en posición enrollada. 3b)

Sensilas estiloconias son largas y sobresalen más allá del extremo apical de la probóscide.

3c) En la región de la punta de la probóscide las sensilas estiloconias están densamente empaquetadas en dos filas. Tomado de Molleman et al. (2005).



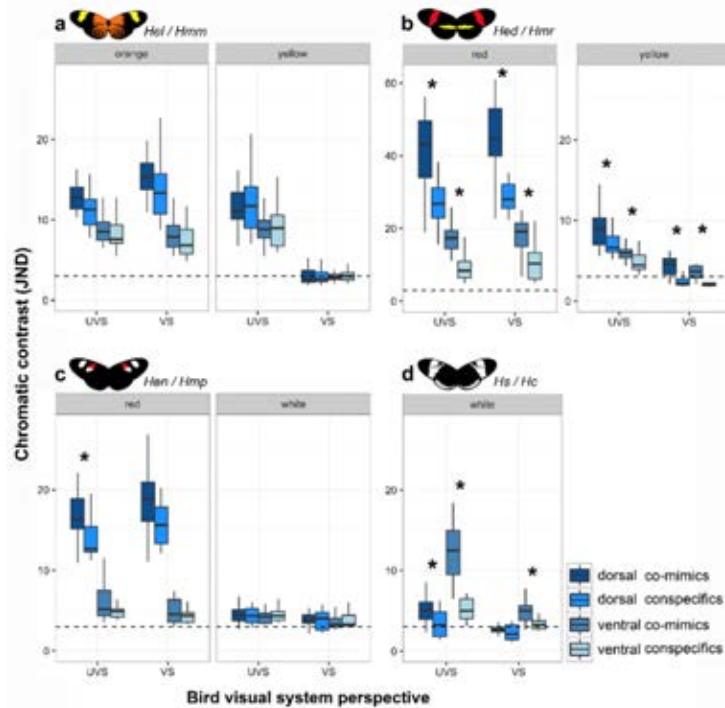
**Figura 7. Estadios larvarios de *Taygetis acuta*.** A) Primer estadio, vista dorsal; B) Vista frontal de la cabeza en el primer estadio; C) Segundo estadio, vista lateral; D) Tercer estadio, vista lateral; E, F) Cuarto (último) estadio, vista dorsal y lateral. Tomado de A. Freitas (2017).



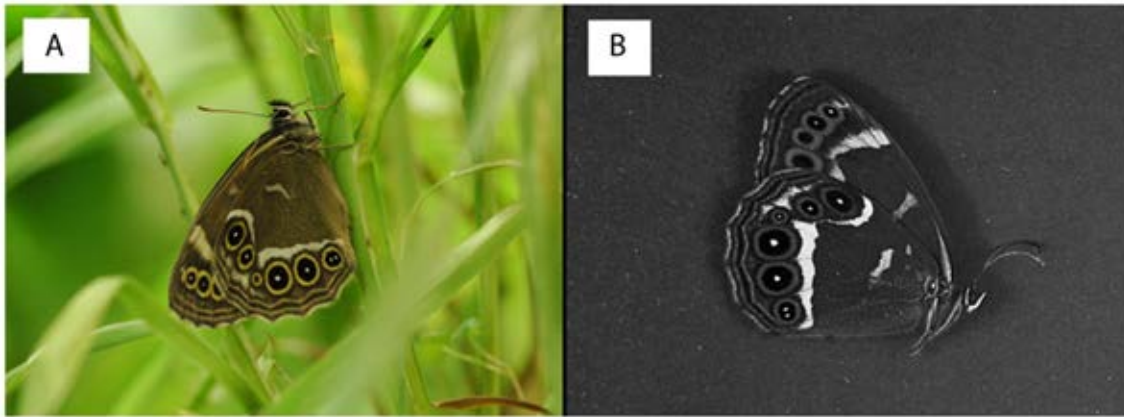
**Figura 8. Larvas de *Methona themisto*.** A, B y C) Primer estadio. D, E y F) Segundo estadio. Tomado de K. V. C. Barbosa & Costa (2013)



**Figura 9. Plasticidad del color pupal en *Mycalesis mineus*.** Pupa café desarrollada en el suelo. Pupa verde desarrollada debajo de una hoja. Tomado de Mayekar & Kodandaramaiah (2017).

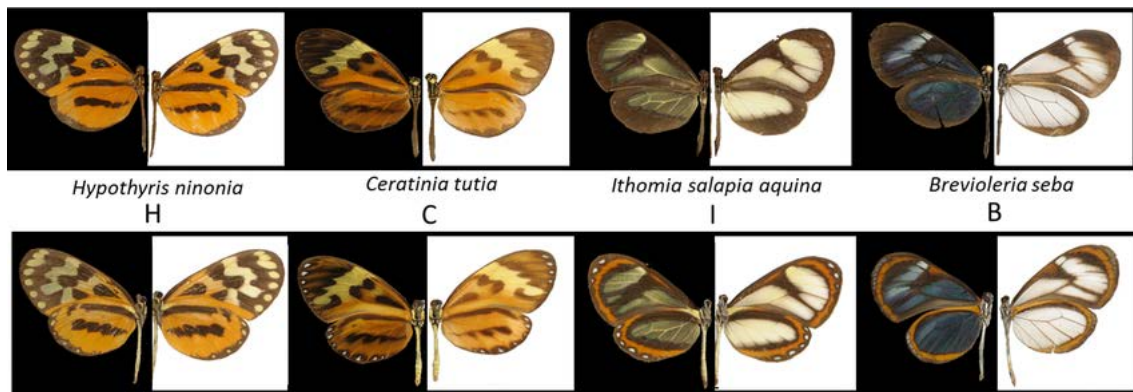


**Figura 10.** Comparación cromática de los parches de color entre especímenes co-miméticos y congéneres **bajo visión UVS y VS en unidades** Just-Noticeable Difference. a) Para *H. erato lativitta* y *H. melpomene malleti*, los parches naranja y amarillo presentan mayores valores JND bajo visión UVS, lo que indica mayor perceptibilidad para aves con este sistema. En VS, los contrastes disminuyen, dificultando su discriminación. b) En *H. e. demophoon* y *H. m. rosina*, los colores rojo y amarillo muestran altos contrastes, especialmente el rojo bajo UVS, lo que sugiere que podrían ser fácilmente detectados por depredadores con este tipo de visión. c) Para *H. e. notabilis* y *H. m. plesseni*, ambos sistemas visuales distinguen el rojo, aunque el contraste en blanco se reduce, acercándose al umbral de discriminación. d) En *H. sapho* y *H. cydno*, los parches blancos son más perceptibles bajo UVS que VS, indicando una mayor capacidad de diferenciación en aves con sensibilidad al ultravioleta. Tomado de Dell’Aglío et al. (2018).

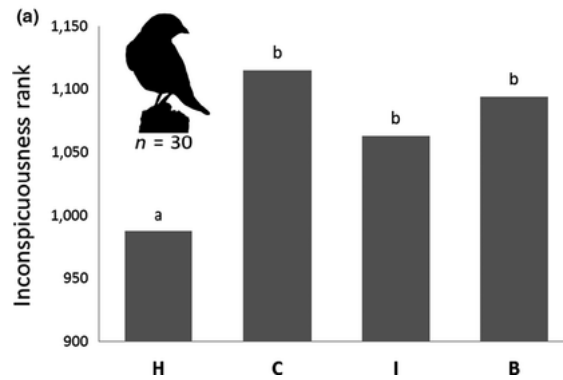


**Figura 11. Fotografías de la presa *Lopinga achine* bajo diferentes intensidades de luz.**

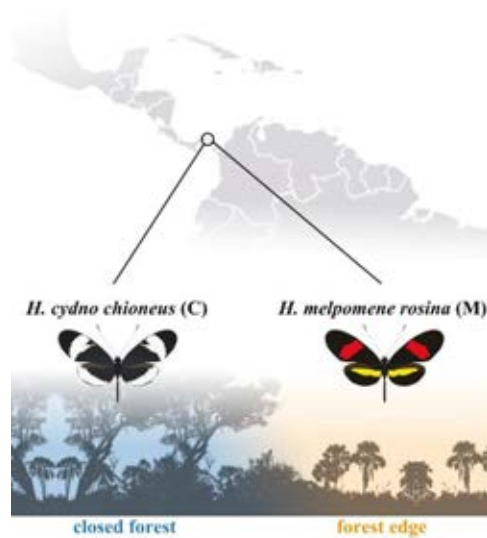
a) *L. achine*, fotografiada con luz natural. b) *L. achine* fotografiada con un filtro UV, que es reflectada en los ocelos de las alas traseras. Tomado de Olofsson et al. (2010).



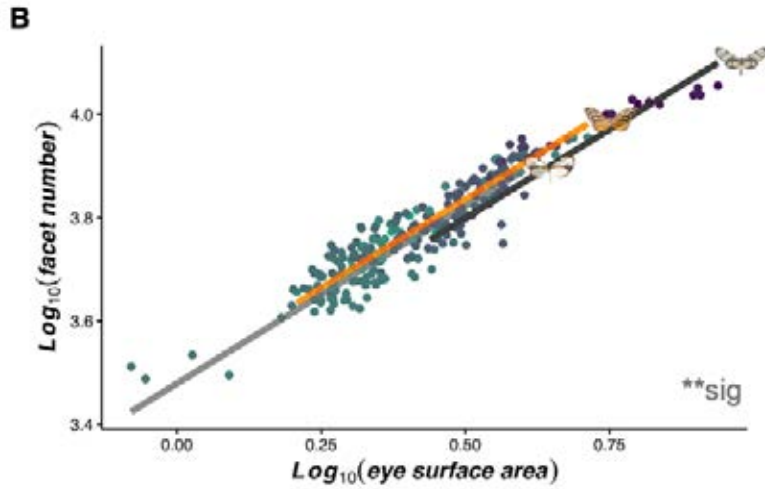
**Figura 12. Fotografía de mariposas del estudio vista dorsal (fila superior) y ventral (fila inferior) sobre fondos negro y blanco para resaltar la ubicación y el grado de transparencia alar. La transparencia de las alas (en términos de transmisión y área cubierta por manchas transparentes)  **aumenta progresivamente de izquierda a derecha:** *Hypothyris ninonia* (principalmente opaca), *Ceratinia tutia* (translúcida con colores vivos), *Ithomia salapia* (transparente con tinte amarillo pálido y contorno alar negro) y *Brevioleria seba* (altamente transparente, con una banda blanca en el ala anterior y un contorno negro). Tomado de Arias et al. (2019).**



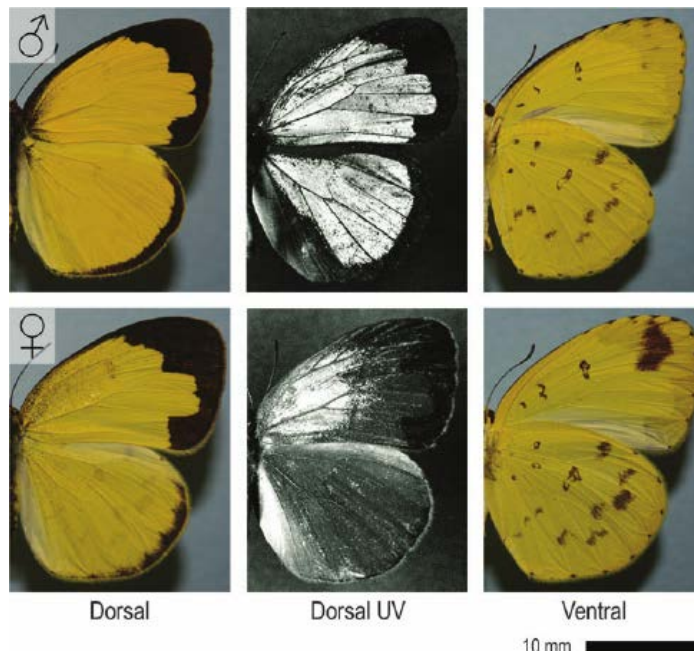
**Figura 13.** Suma del rango de indetectabilidad en aves. *Hypothyris ninonia* (H), la especie más opaca y colorida, tiene el rango de indetectabilidad más bajo, lo que significa que fue la más detectada por las aves. Por el contrario, *Brevioleria seba* (B), la especie más transparente, tiene el rango más alto, indicando que fue la menos detectada. Tomado de Arias et al. (2019).



**Figura 14.** Diferencia de hábitats en mariposas del género *Heliconius*. *H. cydno* se representa en un entorno de bosque cerrado, caracterizado por un dosel denso y, presumiblemente, condiciones de menor luminosidad. Por el contrario, *H. melpomene* se muestra en el límite del bosque, que suele ser más luminoso y abierto. Tomado de Wright et al. (2024).

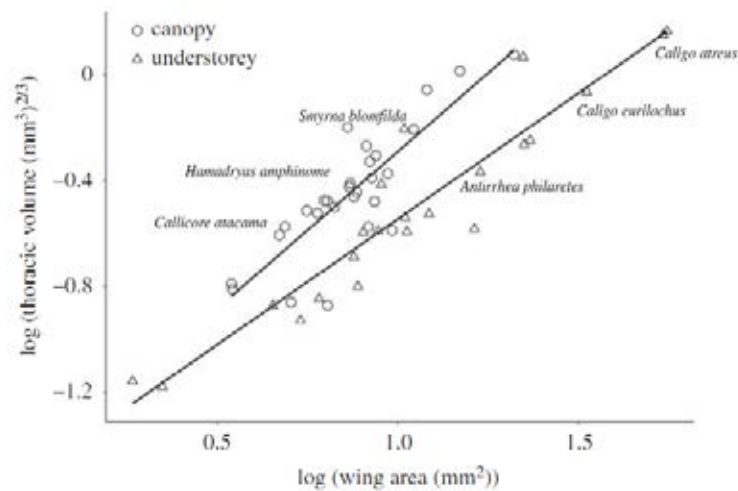


**Figura 15. Relación entre el número de facetas ( $\text{Log}_{10}$ ) y el área de la superficie del ojo ( $\text{Log}_{10}$ ).** Las facetas se refieren a la parte externa de cada omatidio. El área de la superficie del ojo es el tamaño general del ojo. Tomado de Wainwright et al. (2024).

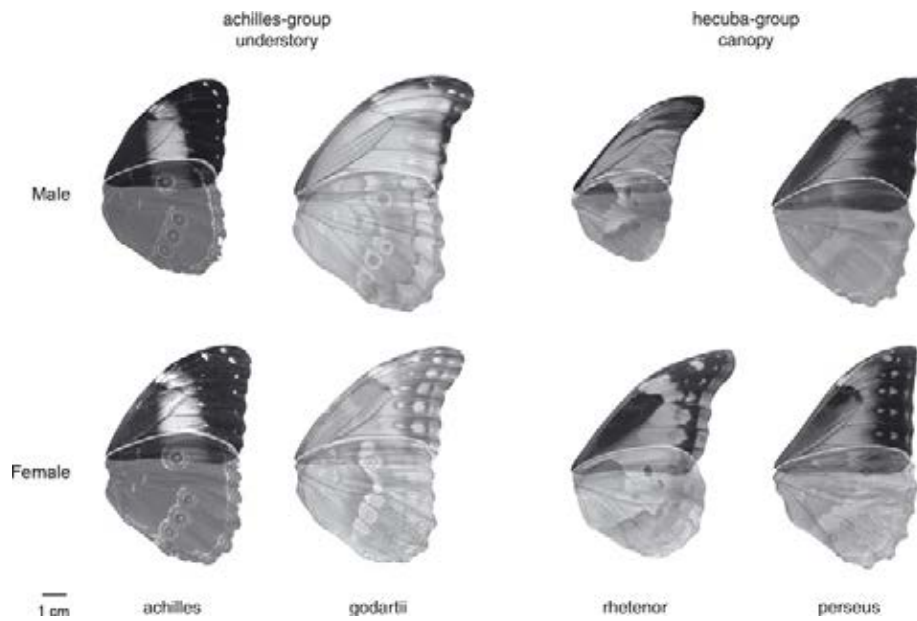


**Figura 16. Fotografías de las superficies alares de la mariposa *Eurema hecabe* macho y hembra bajo luz natural y luz UV.** La parte dorsal del ala y dorsal UV, particularmente para el macho, demuestra las propiedades específicas de reflexión UV que

no siempre son evidentes bajo la luz visible. En la parte ventral las hembras al igual que los machos, sus superficies ventrales absorben fuertemente los rayos UV, pero parecen de color amarillo blanquecino en comparación con el amarillo brillante de los machos. Tomado de Kemp (2008).



**Figura 17. Relaciones alométricas entre el volumen torácico y el área alar de las especies Nymphalidae del dosel y del sotobosque.** Los círculos indican las especies que se encuentran principalmente en el dosel. Los triángulos representan las especies que se encuentran predominantemente en el sotobosque. La separación de los puntos de datos y las distintas pendientes para las especies del dosel frente a las del sotobosque demuestran visualmente que las mariposas se diferencian morfológicamente en función de su estratificación vertical. Tomado de Mena et al. (2020).



**Figura 18. Fotografías ventrales y dorsales de mariposas *Morpho*.** Variación de la forma del ala dentro de los dos grupos focales de mariposas *Morpho*: el grupo Aquiles (especies del sotobosque) y el grupo Hecuba (especies del dosel) y sus respectivos sexos. Tomado de DeVries et al. (2010).