



<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v70i1.50860>

## Mariposas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) en plantaciones de eucalipto y bosques de galería en la Orinoquia colombiana

Iván Darío Rivera-Gallego<sup>1\*</sup>; <https://orcid.org/0000-0002-8300-8299>

Olga Patricia Pinzón Florián<sup>2</sup>; <https://orcid.org/0000-0002-5858-4083>

1. Laboratorio de sanidad forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, DC11021, Colombia; [idriverag@correo.udistrital.edu.co](mailto:idriverag@correo.udistrital.edu.co) (\*Correspondencia)
2. Laboratorio de sanidad forestal, Facultad del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, DC11021, Colombia; [opatriciap@udistrital.edu.co](mailto:opatriciap@udistrital.edu.co)

Recibido 25-IV-2022. Corregido 12-VIII-2022. Aceptado 09-XI-2022.

### ABSTRACT

#### Fruit-feeding butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in eucalyptus plantations and gallery forests in the Colombian Orinoquia

**Introduction:** An economic activity that has boomed in the last decade in Colombian highlands is the afforestation of anthropized savannas, but its role in the conservation of fruit-feeding butterflies of gallery forests within forest cores is unknown.

**Objective:** To compare the diversity of fruit-feeding butterflies in *eucalyptus* plantations and gallery forests, and the role of environmental variables.

**Methods:** We used Van Someren-Rydon traps, two replicates of four traps, on each of four habitats sampled simultaneously from December 2020 to July 2021: four-years-old *eucalyptus* plantation; six-years-old *eucalyptus* plantation; dry soil gallery forest and waterlogged gallery forest. We also recorded ten abiotic, structural, food and habitat variables.

**Results:** We collected 227 specimens of fruit-feeding butterflies (30 species, 23 genera, and 5 subfamilies within the family Nymphalidae). There were more species in the forests. The butterfly species varied over 50 % between the habitats; Satyrinae were more diverse in plantations.

**Conclusion:** Afforestation in this area provides habitats for some species of fruit-feeding butterflies from adjacent natural forest remnants. Afforestations represent an intermediate disturbance scenario between the two dominant landscape units in the region.

**Key words:** afforestation; biodiversity; bioindicator; colombian altillanura; land use change.

### RESUMEN

**Introducción:** Una actividad económica que ha tenido auge en la última década en la altillanura es la forestación de sabanas con alteraciones antrópicas, pero se desconoce su papel en la conservación de las mariposas frugívoras de los bosques de galería dentro de los núcleos forestales.

**Objetivo:** Comparar la diversidad de mariposas frugívoras en plantaciones de eucalipto y bosques de galería, y el papel de las variables ambientales.

**Métodos:** Utilizamos trampas Van Someren-Rydon, dos réplicas de cuatro trampas, en cada uno de los cuatro hábitats muestreados simultáneamente desde diciembre 2020 hasta julio 2021: plantación de eucaliptos de cuatro años; plantación de eucaliptos de seis años; bosque de galería de suelo seco y bosque de galería anegado. También registramos diez variables abióticas, estructurales, alimentarias y de hábitat.

**Resultados:** Recolectamos 227 especímenes de mariposas frugívoras (30 especies, 23 géneros y 5 subfamilias de la familia Nymphalidae). Había más especies en los bosques. Las especies de mariposas variaron más del 50 % entre los hábitats; Satyrinae fue más diversa en las plantaciones.

**Conclusión:** La forestación en esta área proporciona hábitats para algunas especies de mariposas frugívoras de los remanentes de bosques naturales adyacentes. Las forestaciones representan un escenario de alteración intermedia entre las dos unidades de paisaje dominantes en la región.

**Palabras clave:** altillanura colombiana; biodiversidad; bioindicador; cambio de uso del suelo; forestación.

## INTRODUCCIÓN

Las plantaciones forestales comerciales representan aproximadamente el 7 % de la superficie forestal del mundo y constituyen un factor importante de cambio de uso del suelo a nivel global (Brockhoff et al., 2013; Rivera et al., 2013). Pese a esto, pueden brindar servicios ambientales y tener efectos positivos en la conservación de la biodiversidad (Brockhoff et al., 2013; Secco & Pirard, 2015). Por ejemplo, pueden proporcionar hábitats estructuralmente funcionales y mantener flujos biológicos entre fragmentos de coberturas naturales para distintos organismos (Barbosa et al., 2017).

Las consecuencias del establecimiento de plantaciones forestales comerciales sobre la biodiversidad dependen de varios factores que incluyen la vegetación colindante y el uso anterior del suelo (Brockhoff et al., 2013; Livingston et al., 2013). Para este último, dependiendo de la vegetación precedente al establecimiento de las plantaciones forestales, pueden proporcionar un hábitat sustituto para las especies de la antigua cobertura natural (Brockhoff et al., 2008). Por ejemplo, cuando bosques naturales previamente deforestados son reemplazados por plantaciones, estas pueden simular parcialmente la estructura y algunas condiciones microambientales del bosque reemplazado y pueden proveer algunos servicios ambientales similares que los de la cobertura anterior (Barbosa et al., 2017). Esto permitiría que algunas de las especies del bosque no resulten afectadas por el establecimiento de las plantaciones (Brockhoff et al., 2008; Brockhoff et al., 2013; Felton et al., 2016; Livingston et al., 2013; Rivera et al., 2013). Sin embargo, cuando las plantaciones se establecen en coberturas

no forestales, como las llanuras o sabanas, el efecto de esta forestación no necesariamente es análogo al reemplazo de los bosques naturales (Brockhoff et al., 2008; Brockhoff et al., 2013). En este sentido, la forestación produce cambios en la estructura y composición de la vegetación, pero no es claro su efecto sobre las especies de bosques naturales remanentes y cercanos a las plantaciones.

En relación con la forestación, se conoce que algunos grupos de vertebrados tienden a mostrar mayor diversidad en las plantaciones, especialmente si estas se encuentran en zonas cercanas de bosque natural (Brockhoff et al., 2013; Felton et al., 2016). Dentro de los invertebrados, los escarabajos coprófagos (Tavares et al., 2019), las hormigas cortadoras de hojas (Rivera et al., 2013) y las termitas (Junqueira et al., 2008; Pinzón et al., 2012) muestran respuestas similares que los vertebrados. En contraste, la diversidad de carábidos epiedáficos (García-Suabita et al., 2019) y macroinvertebrados en plantaciones forestales (Cordero-Rivera et al., 2017) muestra una reducción considerable en comparación a las coberturas naturales. Probablemente las diferentes respuestas se deban a cambios en las condiciones microclimáticas del sotobosque y la complejidad estructural de la vegetación (Brockhoff et al., 2008). Teniendo en cuenta que los organismos responden de manera diferente ante los disturbios es importante profundizar tanto en la diversidad asociada como en los factores que determinan dichos cambios, esto para contar con herramientas que permitan apoyar la toma de decisiones a favor de la conservación de la biodiversidad de las regiones en donde se realiza desarrollo socioeconómico basado en plantaciones forestales.



Las mariposas frugívoras son ecológicamente diversas y altamente sensibles a cambios ambientales por perturbaciones (Lourenço et al., 2019; Uehara-Prado et al., 2006) y han sido usadas como bioindicadores (Barlow et al., 2007a; Barlow et al., 2008; Lucci Freitas et al., 2014). Asimismo, están estrechamente relacionadas con el estado de conservación del bosque, la estructura de la vegetación, patrones de disponibilidad de recursos y algunos factores microclimáticos (Barlow et al., 2007a; Bobo et al., 2006; Fermon et al., 2005; Lourenço et al., 2019). Sin embargo, el papel de las plantaciones forestales como hábitats para especies de mariposas frugívoras de bosques naturales remanentes, en el caso de la forestación de sabanas, no ha sido estudiado. Los estudios en este grupo se han enfocado en el efecto de la reforestación con especies de eucalipto (*Eucalyptus* L'Hér.) y árboles de caucho (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll. Arg.) en la Mata Atlántica en Brasil y sugieren que las plantaciones mantienen comunidades de mariposas menos diversas que los bosques naturales reemplazados (Barlow et al., 2007a; Barlow et al., 2008; Barlow et al., 2012; Nogueira et al., 2019), otros refieren efectos positivos sobre la diversidad de mariposas (Ramos, 2000).

Estudios previos que han comparado la diversidad de mariposas frugívoras entre bosques naturales y plantaciones de eucalipto resaltan la homogeneidad estructural de las plantaciones (Barbosa et al., 2017; Bobo et al., 2006; Ramos, 2000) y la simplificación de las especies del sotobosque como factores limitantes para los diferentes estadios de desarrollo de las mariposas frugívoras (Barbosa et al., 2017; Barlow et al., 2008; Bobo et al., 2006; Nogueira et al., 2019; Ramos, 2000). Se hipotetiza que la diversidad de mariposas frugívoras será diferente entre las coberturas estudiadas. Específicamente planteamos las siguientes predicciones: 1) las comunidades de mariposas frugívoras en las plantaciones pueden ser menos diversas que las encontradas en bosques naturales circundantes y, 2) la diversidad estará relacionada con los patrones locales de diversidad del sotobosque y estructura del

bosque. El presente estudio estimó y comparó la diversidad de mariposas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) en plantaciones forestales de eucalipto y relictos de bosques naturales y exploró algunas variables ambientales para explicar la composición de las comunidades de mariposas frugívoras observados en el área de estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** La investigación se llevó a cabo en el municipio de San Martín (Meta, Colombia) en un núcleo forestal comercial de 88 km<sup>2</sup> de *Eucalyptus pellita* F. Muell., *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden y *Pinus patula* Schltdl. & Cham. Las plantaciones fueron establecidas en áreas ocupadas por sabanas previamente utilizadas para ganadería extensiva en donde se realiza un manejo de conservación de bosques de galería remanentes. El predio se encuentra ubicado en la zona Sabanas del Provenir (3°4'28" N & 72°32'12" W) entre las veredas de Cumaralito y La Cristalina (Apéndice 1). La temperatura media de la región es 25.5 °C y la precipitación promedio es 2 520 mm distribuidos en un régimen monomodal con una temporada de lluvias de abril a noviembre y una temporada seca de diciembre a marzo (Borralho & Nieto, 2012).

**Muestreo de mariposas frugívoras:** Con el objeto de estimar la diversidad y comparar las comunidades de mariposas frugívoras entre diferentes usos del suelo, se muestrearon simultáneamente especímenes de mariposas frugívoras desde diciembre 2020 hasta julio de 2021 en plantaciones de *E. pellita* de seis y cuatro años; así como en dos tipos de bosques de galería, uno con predominancia de suelos secos (tipo 1) y otro con suelos anegados (tipo 2) (Apéndice 2).

Empleando un diseño similar al reportado por Barbosa et al. (2017) y Nogueira et al. (2019), en cada tipo de hábitat y edad de la plantación estudiados se establecieron dos repeticiones cada una compuesta de cuatro trampas Van Someren-Rydon (TVSR). Las 32 trampas

en las ocho repeticiones permanecieron durante 203 días en las unidades y representaron 6 496 días/trampa de muestreo durante el estudio. Todas las TVSR fueron revisadas cada cinco días en orden aleatorio para recolectar material y renovar la provisión de cebo, que consistió en 125 ml de cebo estándar de banano fermentado, el cual es el más empleado en estudios ecológicos sobre mariposas frugívoras (Lucci Freitas et al., 2014; DeVries et al., 2016). Las TVSR fueron dispuestas en un transecto lineal de 75m, a 50 m del borde y ubicadas a una distancia de 25 m entre sí a una altura entre 1.5 y 3 m del suelo. En las plantaciones forestales los transectos se establecieron siguiendo la línea de siembra, pero en los bosques de galería se centraron lo máximo posible en el sitio. Las ocho repeticiones estuvieron separadas en promedio 1.5 km entre sí. Los especímenes recolectados fueron procesados, examinados, fotografiados y para futuras referencias fueron depositados en la Colección Entomológica Forestal de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia (RNC 045).

Con el objeto de explicar la diversidad encontrada, se registraron variables relacionadas con la biodiversidad de mariposas frugívoras. Así, se registraron las variables abióticas (temperatura, humedad y velocidad del viento) (Agudelo-Martínez et al., 2018; Fermon et al., 2005; Nogueira et al., 2019), bióticas estructurales del bosque (DAP, cobertura de dosel, número de árboles por transecto) (Bobo et al., 2006; Ramos, 2000), bióticas de recursos alimenticios (densidad de hierbas, densidad de arbustos y abundancia de lianas) (Barlow et al., 2008; Bobo et al., 2006; Ramos, 2000) y hábitat (usos del suelo). Para su registro, en cada réplica se establecieron tres transectos paralelos de 125 m de longitud y distantes 25 m. El transecto medio contenía la línea de TVSR y los otros dos paralelos a cada lado de la línea. A lo largo de los tres transectos se tomaron datos en diferentes momentos del día de las variables mencionadas en 30 puntos aleatorios y espaciados en intervalos regulares de 10 m.

Se registró la temperatura y humedad relativa empleando un termohigrómetro digital

de uso comercial (HCO ®, modelo HTC-2), la velocidad del viento con un anemómetro digital (Beneteh ®, modelo GM816), el diámetro a la altura del pecho (DAP) utilizando una cinta diamétrica y el porcentaje de cobertura de dosel usando un densímetro esférico convexo (Forestry Suppliers ®, Inc., Jackson, MS, EE.UU.). Asimismo, la densidad se estimó como el número de árboles por cada transecto, se cuantificó la abundancia de plantas herbáceas y arbustivas en cuadrantes de  $1.5 \times 1.5$  m y el número de árboles del transecto con carga de lianas. Previo al análisis de Beta diversidad el conjunto de datos de abundancia absoluta de las especies de mariposas fue transformado a datos de presencia/ausencia y para los datos ambientales se calculó el valor promedio de cada réplica.

**Análisis estadístico:** Para evaluar la representatividad del muestreo se realizó una curva de rarefacción con base en cobertura, la cual representa la fracción de las abundancias totales de la comunidad que están representadas, dividido entre el número de individuos observados en la muestra (Hsieh et al., 2016). Se evaluó la diversidad Alfa utilizando datos de abundancia absoluta y empleando el análisis de diversidad verdadera (Hsieh et al., 2016) con base en los números efectivos de especies o número de especies equivalentes (Hill, 1973). La estimación de la diversidad incluyó la riqueza de especies ( $q_0$ ), antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon ( $q_1$ ), e inverso del índice de diversidad de Simpson ( $q_2$ ) (Hsieh et al., 2016). Las diferencias entre los usos del suelo se evidenciaron cuando no se traslaparon los intervalos de confianza del 95 % (Hsieh et al., 2016).

Se estimó la diversidad Beta utilizando datos de presencia/ausencia, a partir del cálculo del grado de disimilitud segregado en los componentes de recambio y diferencias en la riqueza o anidamiento con ajuste a Jaccard ( $\beta_{jac} = \beta_{jtu} + \beta_{jne}$ ) (Baselga & Orme, 2012) entre los usos del suelo estudiados. De igual manera, se empleó una prueba de comparación múltiple ajustada a Bonferroni con el fin de



observar las diferencias significativas entre las edades de plantaciones forestales y los tipos de bosques de galería. Asimismo, se compararon las comunidades de mariposas empleando un escalonamiento no métrico multidimensional (NDMS) y con el fin de encontrar afinidades entre especies y las coberturas se identificaron especies indicadoras utilizando el método de valor indicador (Dufrêne & Legendre, 1997).

Para determinar las variables que tienen un efecto significativo sobre la composición de mariposas frugívoras, previo análisis de varianza se utilizó un PERMANOVA donde se incluyeron todas las variables registradas. Todas las estimaciones se implementaron en el software estadístico R (R Core Team, 2018) versión 4.0.2. y sus paquetes anexos *vegan* (Oksanen et al., 2016), *iNEXT* (Hsieh et al., 2016), *vegetarian* (Charney & Record, 2015),

*labdsv* (Roberts, 2007), *indicspecies* (De Cáceres & Legendre, 2009; De Cáceres et al., 2010; Martín-Regalado, 2019) y *betapart* (Baselga & Orme, 2012).

## RESULTADOS

**Diversidad de mariposas frugívoras:** Se recolectaron 227 especímenes de mariposas frugívoras pertenecientes a 30 especies, 23 géneros y 5 subfamilias dentro de la familia Nymphalidae (Tabla 1). La mayor cantidad de especies y la mayor abundancia correspondieron a la subfamilia Satyrinae (40.0 y 47.1 %, respectivamente), seguida de Charaxinae (23.4 y 22.9 %, respectivamente). El 35.2 % de individuos se registró en las plantaciones de seis años, mientras que en plantaciones de cuatro años y los dos tipos de bosques de galería

TABLA 1

Diversidad Alfa de subfamilias de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en bosques de galería tipo 1, tipo 2 y plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro y seis años en el municipio de San Martín, Meta (Orinoquía colombiana). **Table 1.** Alpha diversity of fruit-feeding butterflies subfamilies (Nymphalidae) in gallery forests type 1, type 2 and plantations of *Eucalyptus pellita* of four- and six-years-old in the municipality of San Martín, Meta (Colombian Orinoco).

Subfamilia	Plantación 4 años	Plantación 6 años	Bosque galería tipo 1	Bosque galería tipo 2	Total Subfamilia
<b>Biblidinae</b>					
Número de individuos	8 (0.104)	11 (0.138)	8 (0.200)	9 (0.300)	36 (0.159)
Riqueza de especies	5 (0.227)	2 (0.087)	1 (0.083)	2 (0.167)	6 (0.200)
<b>Charaxinae</b>					
Número de individuos	15 (0.195)	27 (0.338)	3 (0.075)	7 (0.223)	52 (0.229)
Riqueza de especies	6 (0.273)	6 (0.261)	3 (0.250)	4 (0.333)	7 (0.233)
<b>Limnithidinae</b>					
Número de individuos	6 (0.078)	3 (0.038)	-	2 (0.067)	11 (0.048)
Riqueza de especies	1 (0.045)	2 (0.087)	-	1 (0.083)	2 (0.067)
<b>Nymphalinae</b>					
Número de individuos	5 (0.065)	7 (0.088)	3 (0.075)	6 (0.200)	21 (0.093)
Riqueza de especies	2 (0.091)	2 (0.087)	2 (0.167)	2 (0.167)	3 (0.100)
<b>Satyrinae</b>					
Número de individuos	43 (0.558)	32 (0.400)	26 (0.650)	6 (0.200)	107 (0.471)
Riqueza de especies	8 (0.364)	11 (0.478)	6 (0.500)	3 (0.250)	12 (0.400)
Número total de individuos (N)	77 (0.339)	80 (0.352)	40 (0.176)	30 (0.132)	227
Riqueza total de especies (S)	22	23	12	12	30

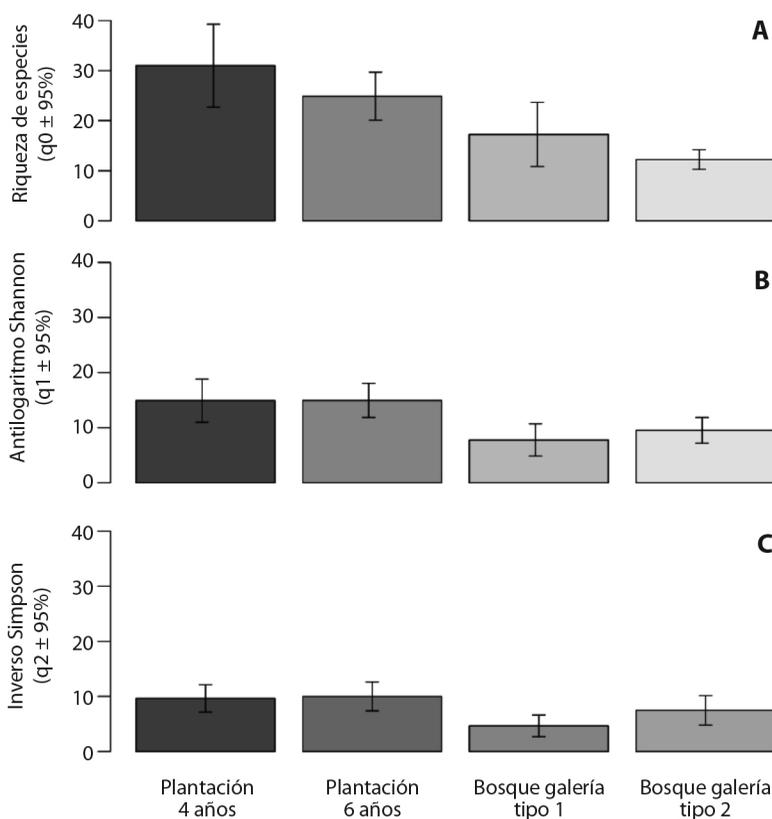
Los valores corresponden a la abundancia absoluta y la riqueza registradas en cada ambiente estudiado. El valor entre paréntesis corresponde a la abundancia y la riqueza en relación con el total para el respectivo tipo de uso del suelo. / The values correspond to the absolute abundance and richness recorded in each environment studied. The value in parentheses corresponds to the abundance and richness in relation to the total of the respective type of land use.

la abundancia fue menor (Tabla 1). *Taygetis laches* (Fabricius, 1793), fue la especie más abundante con 19.4 % de los individuos recolectados, seguida de *Zaretis ellops* (Ménétriés, 1855) y *Catonephele acontius* (Linnaeus, 1771) con 11.9 y 11.5 % respectivamente (Apéndice 3).

Los muestreos realizados fueron representativos de la diversidad esperada de mariposas en el área de estudio (Apéndice 4). El análisis de completitud evidenció un valor general de 96.4 %. La cobertura del muestreo para las plantaciones de eucalipto de seis años fue de

87.6 %, 84.5 % en plantaciones de cuatro años, 82.7 % para bosques de galería tipo 1 y 87.7 % para bosques de galería tipo 2.

La diversidad de mariposas, expresada en número efectivo de especies ( $q_0$ ,  $q_1$  y  $q_2$ ) fue diferente entre los usos del suelo estudiados (Fig. 1). Particularmente, la riqueza de especies ( $q_0$ ) de las plantaciones fue mayor en comparación con la observada en los bosques de galería tipo 2 donde se registró un 60.5 % menos de especies efectivas (Fig. 1A). Igualmente, se observaron diferencias en el número efectivo de especies comunes ( $q_1$  antilogaritmo



**Fig. 1.** Número efectivo de especies de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en bosques de galería tipo 1, tipo 2 y plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro y seis años en el municipio de San Martín, departamento del Meta, Orinoquía colombiana. (Intervalos de confianza al 95 % no sobrepuestos indican diferencias entre coberturas). **A.** Riqueza (orden de diversidad  $q_0$ ). **B.** Antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon (orden de diversidad  $q_1$ ). **C.** Inverso del índice de Simpson (orden de diversidad  $q_2$ ) (Jost, 2006; Jost, 2007; Hsieh et al., 2016). / **Fig. 1.** Effective number of species of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) in type 1, type 2 gallery forests and four- and six-year-old *Eucalyptus pellita* plantations in the municipality of San Martín, department of Meta, Colombian Orinoco. (Non-overlapping 95 % confidence intervals indicate differences between coverages). **A.** Richness (diversity order  $q_0$ ). **B.** Antilogarithm of Shannon diversity index (diversity order  $q_1$ ). **C.** Inverse of Simpson's index (diversity order  $q_2$ ) (Jost, 2006; Jost, 2007; Hsieh et al., 2016).



del índice de diversidad de Shannon) entre las plantaciones y los bosques de galería.  $q_1$  fue mayor para las plantaciones y en el caso de las de seis años fue 48 % más alta que en bosques de galería tipo 1 (Fig. 1B). El número efectivo de especies ponderado por su abundancia ( $q_2$ , inverso del índice de Simpson) entre sitios mostro diferencias,  $q_2$  fue mayor en plantaciones de eucalipto de seis años y un 53.4 % más baja en los bosques de galería tipo 1 (Fig. 1C).

El análisis de disimilitud segregado en componentes (Baselga & Orme, 2012) mostró una disimilitud total del 67.5 % ( $\beta_{jac} = 0.675$ ) entre los cuatro sitios evaluados. La contribución del recambio a esta disimilitud total fue 49.4 % ( $\beta_{jtu} = 0.494$ ) y de las diferencias en la riqueza o andamio de 18.1 % ( $\beta_{jne} = 0.181$ ). Se registró una disimilitud total mayor al 60 % entre las plantaciones de seis años y los bosques de galería tipo 1 y 2 y del 58.3 % cuando se compararon los dos tipos de bosques con las plantaciones de cuatro años. Se evidenció una diferencia de 39.3 % entre las dos edades de plantación y de 58.8 % entre los dos tipos de bosques de galería estudiados (Apéndice 5). El mayor valor de recambio se encontró cuando se compararon los dos tipos de bosques de galería ( $\beta_{jtu} = 0.588$ ) y de anidamiento cuando se contrastaron las plantaciones de 6 años y el bosque de galería tipo 1 ( $\beta_{jtu} = 0.314$ ).

El gráfico de ordenación NDMS evidencia que las plantaciones de eucalipto de seis años y los bosques de galería tipo 2 son las coberturas que muestran la mayor diferencia en la composición de mariposas frugívoras (Fig. 2). Asimismo, se evidencia que *Z. ellops*, *Zaretis itys* (Cramer, 1777) y *Prepona laertes* (Hübner, [1811]) se asocian con las plantaciones de seis años. *Hermeuptychia hermes* (Fabricius, 1775) y *Manataria maculata* (Hopffer, 1874) con las plantaciones de cuatro años, *C. acontius* con los bosques de galería tipo 2 y *T. laches* con los bosques de galería tipo 1 (Fig. 2).

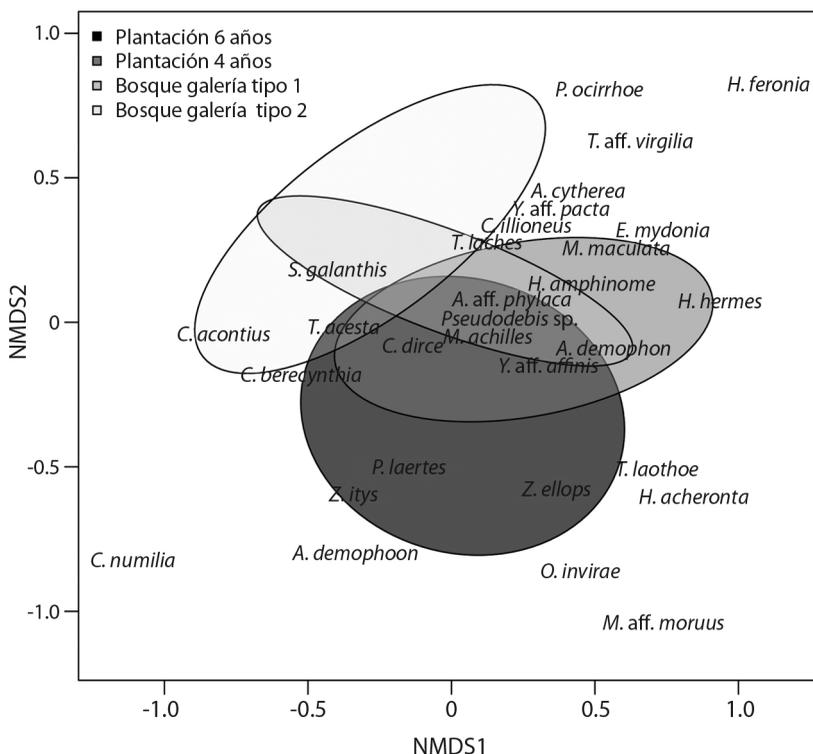
Las comunidades de mariposas frugívoras fueron diferentes entre los sitios comparados (ANOSIM,  $R = 0.098$ ,  $P = 0.036$ ). El análisis de comparación múltiple (Apéndice 6) evidenció diferencias en la diversidad de mariposas

frugívoras entre las combinaciones de pares de usos del suelo (plantaciones vs bosques de galería), pero no entre estratos del mismo uso. De las 30 especies observadas 3 mostraron afinidad por los ambientes de las plantaciones y 3 por los bosques naturales (Apéndice 7). En este sentido, los mayores valores de indicación se encontraron para *H. hermes* en las plantaciones de cuatro años y *Z. ellops* para las plantaciones de seis años. *T. laches* para bosques de galería tipo 1 y *C. acontius* fue indicadora para bosques de galería tipo 2 (Apéndice 7). Es importante señalar que los valores de indicación no superaron el 44.2 %.

**Factores ambientales relacionados con la diversidad de mariposas frugívoras:** De las diez variables ambientales consideradas, el uso del suelo, el DAP, la cobertura de dosel y densidad de hierbas se relacionaron significativamente con la diversidad y composición de las especies de mariposas frugívoras (Apéndice 8). El uso del suelo explicó un 13.2 % de la variación, seguido de la cobertura de dosel con un 5.4 %, la densidad de hierbas con 5.2 % y el DAP con el 5.0 % (Apéndice 8). Las variables no reflejadas en la tabla presentaron un R-cuadrado marginal (Apéndice 8).

## DISCUSIÓN

Los métodos de muestreo de mariposas frugívoras empleados detectaron mayor número de especies efectivas en las plantaciones forestales que en los relictos de bosque natural circundantes. Lo anterior es contrario a nuestra hipótesis y a los reportes de menor riqueza de especies en plantaciones forestales en escenarios de reforestación (Barbosa et al., 2017; Barlow et al., 2007a; Barlow et al., 2007b, Barlow et al., 2008, Barlow et al., 2012; Nogueira et al., 2019; Norfolk et al., 2017). Así, las plantaciones de eucalipto de cuatro y seis años presentaron aproximadamente un 50 % más de especies efectivas, especies comunes y especies abundantes, y compartieron aproximadamente el 30 % de las especies de mariposas frugívoras presentes en coberturas naturales



**Fig. 2.** Escalonamiento métrico no multidimensional (NMDS) de la composición de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en bosques de galería y plantaciones de *Eucalyptus pellita* en el municipio de San Martín, Meta en la Orinoquia colombiana. Las elipses muestran intervalos de confianza del 95 %. / **Fig. 2.** Non-multidimensional metric scaling (NMDS) of the composition of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) in gallery forests and *Eucalyptus pellita* plantations in the municipality of San Martín, Meta in the Colombian Orinoco. Ellipses show 95 % confidence intervals.

cercanas. Las diferencias en la composición de las comunidades fueron explicadas por el recambio de especies y la mayor diversidad de las subfamilias Satyrinae y Charaxinae en paisajes de plantación.

Un factor determinante de la diversidad observada en las plantaciones, se atribuye a la mayor diversidad y dominancia de la subfamilia Satyrinae, principalmente en las plantaciones, similar a lo encontrado por Ramos (2000), Barlow et al. (2007b), Barlow et al. (2008), Nogueira et al. (2019) en plantaciones de eucalipto y por Barbosa et al. (2017) en plantaciones de caucho. Este grupo se caracteriza por especies generalistas (*sensu* Beccaloni et al., 2008) y oportunistas que en etapas larvianas se alimentan de plantas herbáceas principalmente de la familia Poaceae (Beccaloni et al., 2008;

Fermon et al., 2005), hierbas altamente dominantes en el sotobosque de las plantaciones, lo cual fue consistente con la densidad de hierbas como variable explicativa de las diferencias observadas entre la diversidad y la composición las comunidades de frugívoras. En este mismo sentido, en otros estudios se ha encontrado que este grupo de mariposas muestra respuestas positivas a las perturbaciones forestales, ya que algunas especies prefieren un sotobosque simplificado como sería el caso de las plantaciones forestales (Norfolk et al., 2017).

Asimismo, la mayor diversidad observada de mariposas frugívoras puede obedecer a que las plantaciones representan un escenario de disturbio intermedio entre las sabanas y los bosques de galería (Connell, 1978). En este sentido, las plantaciones lograron mantener



algunos grupos umbrófilos asociados al bosque (e.g. Charaxinae) con algunos heliófilos de zonas abiertas (e.g. Nymphalinae). Esto es un caso diferente a la diversidad observada en áreas que han sufrido deforestación y posterior repoblamiento con monocultivos forestales, en los que se reportan mayores niveles de riqueza de especies en los tratamientos de bosque natural (Barbosa et al., 2017; Barlow et al., 2007a; Barlow et al., 2007b; Barlow et al., 2008; Barlow et al., 2012; Nogueira et al., 2019; Norfolk et al., 2017). En este último escenario, tanto el uso del suelo anterior como el posterior presentaban cobertura de dosel arbóreo y una porción de especies de mariposas frugívoras especialistas de bosques naturales logra tolerar esta perturbación.

Otro argumento para explicar la mayor diversidad de mariposas frugívoras que se observó en las plantaciones de eucalipto y que brinda elementos para apoyar la hipótesis de disturbio intermedio, es la capacidad de las plantaciones para acoger mariposas en tránsito de la matriz de sabana circundante. Aunque en este estudio no se tienen registros de mariposas frugívoras de sabanas colindantes con las plantaciones, en uno de los pocos estudios disponibles se encontró que en sabanas inundables de la Orinoquia se compartieron alrededor del 30 % de las especies (Agudelo-Martínez et al., 2018). Entre las especies típicas de hábitats abiertos y fragmentados registradas se encuentran *H. hermes*, *Hamadryas* spp. Hübner, [1806], *Historis acheronta* (Fabricius, 1775) y *Colobura dirce* (Linnaeus, 1758), así como los charaxinos *Z. ellops* y *Siderone galanthis* (Cramer, 1775) (Agudelo-Martínez et al., 2018). Charaxinae, se compone de mariposas de vuelo potente (Barbosa et al., 2017; Nogueira et al., 2019), por lo que es posible pensar que además de los recursos alimenticios, la morfología de vuelo y la distancia a coberturas naturales puede estar relacionada con ocurrencia de algunas mariposas en las plantaciones forestales (Barlow et al., 2008).

Con relación a lo anterior, *H. hermes* y *Z. ellops* fueron especies indicadoras de las plantaciones estudiadas, mientras que la especie *H.*

*hermes* se reconoce como común en plantaciones forestales (Barbosa et al., 2017; Nogueira et al., 2019; Ramos, 2000), *Z. ellops* es representativa en hábitats abiertos como las sabanas (Agudelo-Martínez et al., 2018). Estas observaciones apoyan el argumento del disturbio intermedio mencionada anteriormente y reflejan la plasticidad de algunas especies ante las perturbaciones en el escenario de forestación.

Otra hipótesis que podría explicar la mayor diversidad taxonómica registrada en las plantaciones tiene en cuenta la distribución vertical de las mariposas frugívoras. Se ha encontrado que las comunidades de dosel son más diversas que las comunidades de sotobosque (DeVries et al., 2012; Ribeiro & Freitas, 2012) y que las perturbaciones forestales que simplifican la estructura de la vegetación, alteran la estratificación vertical de estos conjuntos de mariposas (Fermon et al., 2005; Schulze et al., 2001). Este sentido, se ha reportado mayor diversidad en ambientes perturbados, debido a una superposición entre la fauna de sotobosque y dosel (Fermon et al., 2005; Schulze et al., 2004). Para nuestro estudio, en las unidades de plantaciones de eucalipto es posible que se presente este solapamiento, lo que explica que las plantaciones muestren la mayor diversidad de mariposas encontrada y la menor se evidencie en las unidades de bosques de galería donde el tipo de muestreo no alcanzó la comunidad de dosel. Sin embargo, en casos de reforestación en Brasil donde las comunidades de dosel no fueron tenidas en cuenta se evidencia una mayor diversidad en las unidades de bosque natural que en las plantaciones (Barbosa et al., 2017; Nogueira et al., 2019; Ramos, 2000). Esto podría indicar que no en todos los casos de perturbación se presente este solapamiento.

Además de las diferencias en la composición de las comunidades, los resultados también apoyan la hipótesis de que la diversidad de mariposas frugívoras está vinculada con los patrones locales de densidad del sotobosque y estructura del bosque (Barbosa et al., 2017; Barlow et al., 2007b; Barlow et al., 2008; Nogueira et al., 2019; Ramos, 2000). Se encontró que la edad de la plantación (representada

en el DAP), la cobertura de dosel, la densidad de hierbas y el tipo de uso del suelo se relacionaron con la riqueza y composición de las especies de mariposas frugívoras en los usos del suelo estudiados. Se puede considerar que factores estructurales del bosque como el DAP y la cobertura de dosel y de recursos alimenticios como la densidad de hierbas son buenos predictores de la diversidad de mariposas frugívoras y pueden actuar como una herramienta para predecir el efecto del cambio de uso del suelo sobre la diversidad. Las comunidades de mariposas también estuvieron fuertemente relacionadas con la vegetación del sotobosque y la estructura del bosque, en estudios realizados en la región amazónica de Brasil, que compararon bosques naturales con plantaciones de eucaliptos (Barlow et al., 2007b; Barlow et al., 2008; Nogueira et al., 2019; Ramos, 2000) y en plantaciones de caucho (Barbosa et al., 2017), con un predominio también de los satirinos.

En este sentido, se podría esperar que una mayor densidad de plantas en el sotobosque y un mayor desarrollo de la estructura forestal debería aumentar el número de especies de mariposas frugívoras en los escenarios de plantaciones. De este modo, las plantaciones con tiempos de residencia más largos y un manejo a favor de mantener las condiciones complejas del sotobosque (manejo de la densidad de hierbas, arbustos y árboles) puede aumentar el valor de conservación de este tipo de proyectos. De esta forma, podrían mejorar el flujo de fauna entre fragmentos de coberturas naturales y servir de hábitat sustituto para algunas especies (Barlow et al., 2008).

Nuestros resultados sugieren que las forestaciones de eucalipto del sitio de estudio pueden proporcionar hábitats funcionales para algunas especies de mariposas frugívoras de remanentes de bosques adyacentes y pueden ser una alternativa con mayor permeabilidad y amortiguación que otros usos del suelo, como el agrícola. Sin embargo, para aumentar la representatividad y la utilidad en bioindicación en la región se requieren estudios a mayor escala. Si bien las plantaciones forestales pueden ser una alternativa de desarrollo

socio-económico regional, preferible a otros sistemas de monocultivos, evidentemente no sugerimos que las plantaciones forestales sustituyan las coberturas naturales de sabanas o de bosques naturales, ya que estos no son los hábitats óptimos para muchas especies de fauna incluyendo las mariposas frugívoras.

Esta investigación exploró la diversidad de mariposas frugívoras en el contexto de la forestación de sabanas en la altillanura colombiana, que requiere la comparación con la diversidad propia del uso anterior del suelo, que no fue posible incluir en este estudio. Estudios similares, pero en áreas forestadas en la mata atlántica brasileña reportan niveles de diversidad más altos que los encontrados en este estudio (Barbosa et al., 2017; Barlow et al., 2007b; Barlow et al., 2008; Nogueira et al., 2019; Ramos, 2000). Sin embargo, en sabanas de la Orinoquia colombiana, con el uso de cebo estándar de banano fermentado, un mayor tiempo de muestreo y replicas en época seca y lluviosa, obtuvieron menor riqueza y abundancia similar a las encontradas en este estudio (Agudelo-Martínez et al., 2018).

Es importante resaltar que en futuros estudios un muestreo con mayor número de unidades y tipos de muestreo incluyendo la comunidad de mariposas de dosel en bosques de galería y muestreos en época seca y lluviosa podría aumentar el alcance de los hallazgos de esta investigación. Asimismo, en futuros estudios es recomendable explorar la diversidad taxonómica, y funcional de las mariposas frugívoras en ambientes abiertos de sabanas colindantes con plantaciones forestales y evaluar el impacto una vez realizado la cosecha de las plantaciones. De igual forma, y teniendo en cuenta que los bosques de galería son ambientes con alta presión antrópica es importante evaluar su estado de conservación y la relación con la diversidad asociada. Igualmente, se recomienda ampliar el alcance de este trabajo en mariposas diurnas (Papilionoidea).

**Declaración de ética:** los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican



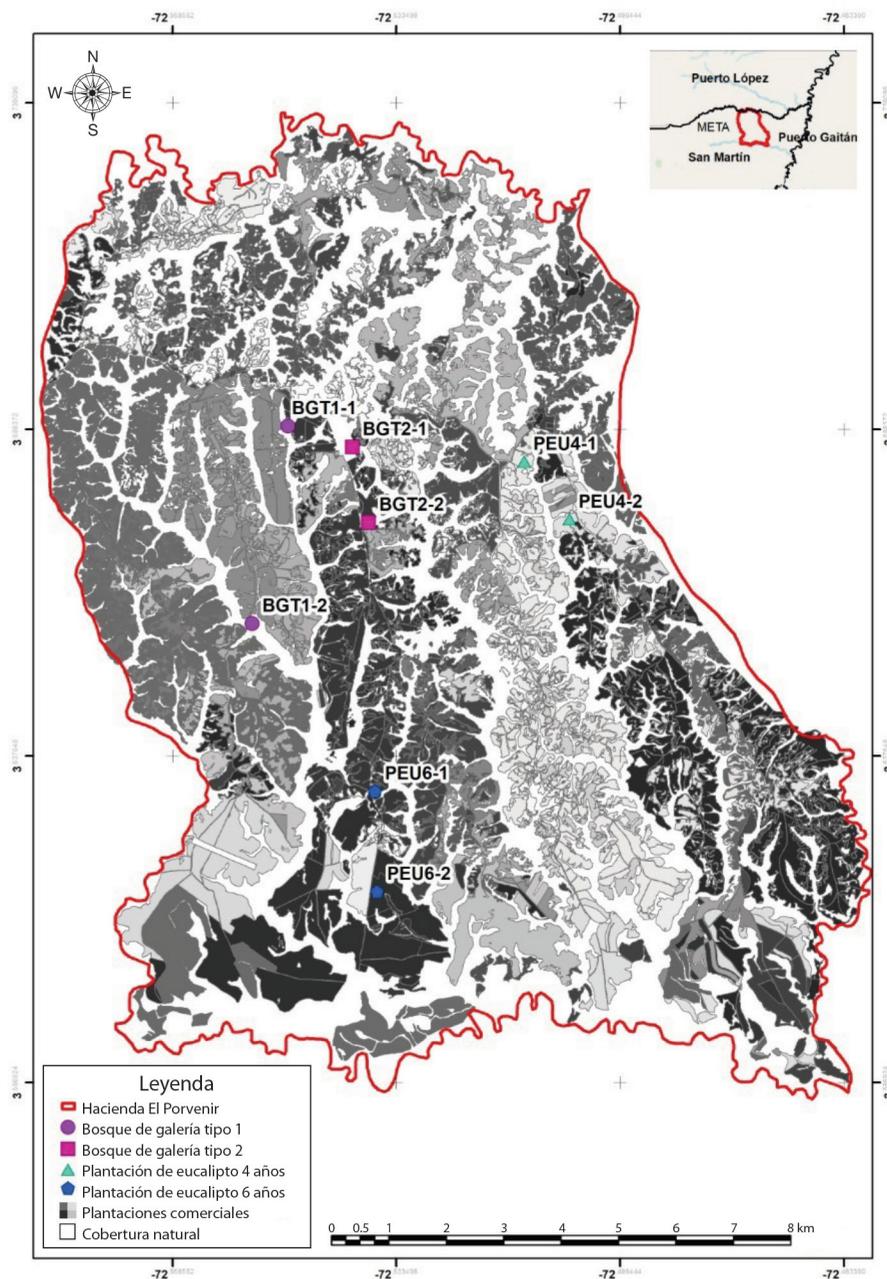
su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la empresa Campo Forestal S. A. por permitir y apoyar el muestreo en sus instalaciones, así como por el apoyo logístico brindado. También agradecen a Fabián Herrera, Graciano Camargo y Juan Mejía por la gestión y el apoyo en el proceso de campo de este estudio; y a Martha García por facilitar equipo de campo.

## APÉNDICE 1

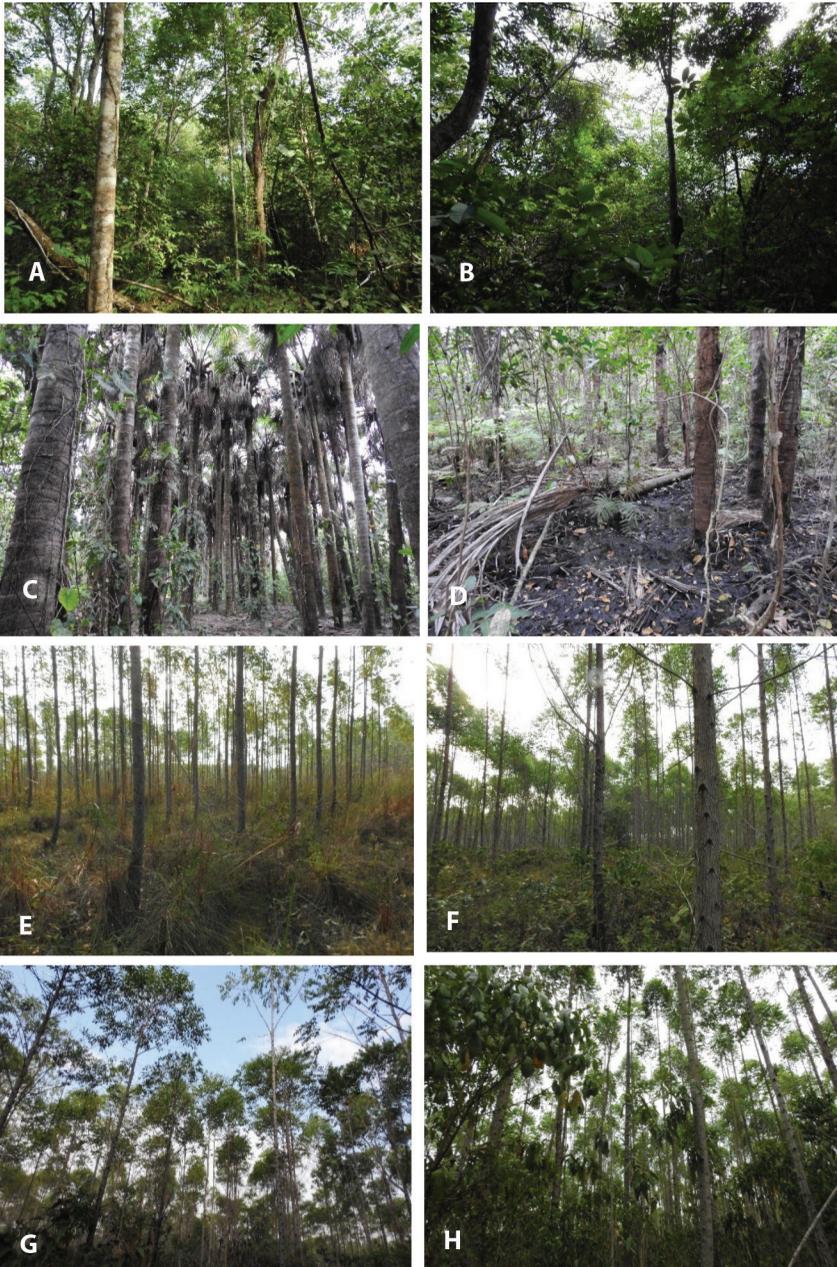
Localización del área de estudio y disposición espacial de los puntos de muestreo de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). / **Appendix 1.** Location of the study area and spatial disposition of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) sampling points in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco).



Los símbolos identifican las ubicaciones de las trampas para mariposas en sus respectivas unidades de paisaje. Cartografía elaborada a partir de información proporcionada por Campo Forestal S.A. / The symbols identify the locations of the butterflies traps in their respective landscape units. Cartography based on information provided by Campo Forestal S.A.

## APÉNDICE 2

Unidades de paisaje donde se llevaron a cabo los muestreos de especies de mariposas frugívoras (Nymphalidae). / Appendix 2. Landscape units where sampling of fruit-feeding butterflies species (Nymphalidae) was carried out.



A-B bosques de galería tipo 1, C-D bosques de galería tipo 2, E-F plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro años y G-H plantaciones de *Eucalyptus pellita* de seis años en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). / A-B gallery forests type 1, C-D gallery forests type 2, E-F four year old *Eucalyptus pellita* plantations and G-H six year old *Eucalyptus pellita* plantations in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco).

## APÉNDICE 3

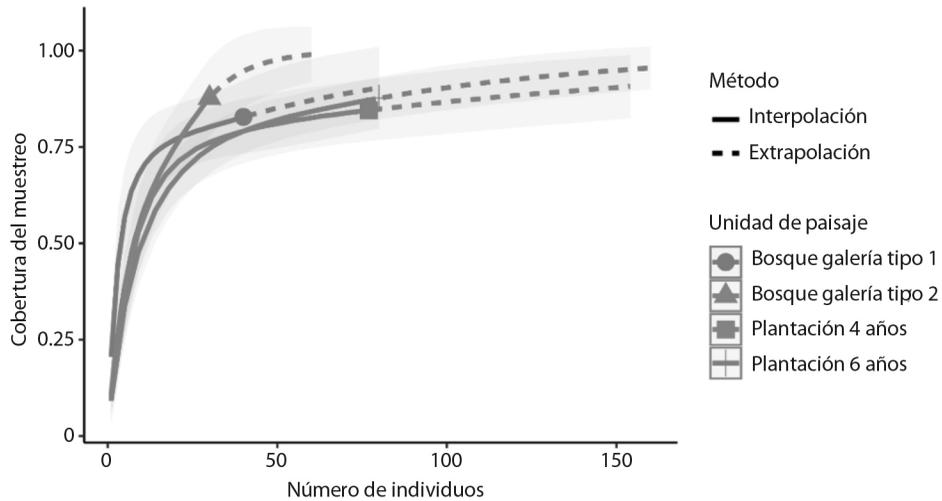
Abundancia absoluta de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en bosques de galería tipo 1, tipo 2 y plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro y seis años en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). / **Appendix 3.** Absolute abundance of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) in gallery forests type 1, type 2 and plantations of *Eucalyptus pellita* of four and six years old in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco).

Subfamilia/Especie	Plantación 6 años	Plantación 4 años	Bosque galería tipo 1	Bosque galería tipo 2	Total general
Biblidinae	11	8	8	9	36
<i>Catonephele acontius</i> (Linnaeus, 1771)	7	3	8	8	26
<i>Catonephele numilia</i> (Cramer, 1775)				1	1
<i>Eunica mygdonia</i> (Godart, [1824])		1			1
<i>Hamadryas amphinome</i> (Linnaeus, 1767)		2			2
<i>Hamadryas feronia</i> (Linnaeus, 1758)		1			1
<i>Temenis laothoe</i> (Cramer, 1777)	4	1			5
Charaxinae	27	15	3	7	52
<i>Archaeoprepona demophon</i> (Linnaeus, 1758)	3	2	1	2	8
<i>Archaeoprepona demophoon</i> (Hübner, [1814])	1	1		2	4
<i>Memphis aff. moruus</i> (Fabricius, 1775)	1				1
<i>Prepona laertes</i> (Hübner, [1811])	1	2	1	2	6
<i>Siderone galanthis</i> (Cramer, 1775)		1	1	1	3
<i>Zaretis ellops</i> (Ménétriés, 1855)	19	8			27
<i>Zaretis itys</i> (Cramer, 1777)	2	1			3
Limnithidinae	3	6		2	11
<i>Adelpha aff. phylaca</i> (Bates, 1866)	1				1
<i>Adelpha cytherea</i> (Linnaeus, 1758)	2	6		2	10
Nymphalinae	7	5	3	6	21
<i>Colobura dirce</i> (Linnaeus, 1758)	6	4	1	5	16
<i>Historis acheronta</i> (Fabricius, 1775)	1	1	2		4
<i>Tigridia acesta</i> (Linnaeus, 1758)				1	1
Satyrinae	32	43	26	6	107
<i>Caligo illioneus</i> (Cramer, 1775)	1	1	1		3
<i>Catoblepia berecynthia</i> (Cramer, 1777)	1		1		2
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)		12	1		13
<i>Manataria maculata</i> (Hopffer, 1874)	6	1			7
<i>Morpho achilles</i> (Linnaeus, 1758)	1				1
<i>Opsiphanes invirae</i> (Hübner, [1808])	2	1			3
<i>Pareuptychia ocirrhoe</i> (Fabricius, 1776)	1	1		1	3
<i>Pseudodebis</i> sp.	1				1
<i>Taygetis aff. virgilia</i> (Cramer, 1776)	2	1			3
<i>Taygetis laches</i> Fabricius, 1793	9	16	16	3	44
<i>Ypthimoides aff. affinis</i> (A. Butler, 1867)	2		2		4
<i>Ypthimoides aff. pacta</i> (Weymer, 1911)	6	10	5	2	23
Total general	80	77	40	30	227

Los valores corresponden a las abundancias absolutas registradas en cada ambiente estudiado. / The values correspond to the absolute abundances recorded in each studied environment.

## APÉNDICE 4

Curva de cobertura de la muestra. Appendix 4. Sample coverage curve.



Las líneas continuas indican los valores interpolados y las líneas discontinuas los valores extrapolados. Las áreas sombreadas alrededor de cada curva delimitan los intervalos de 95 % de confianza. / The solid lines indicate the interpolated values and the dashed lines the extrapolated values. The shaded areas around each curve delimit the 95 % confidence intervals.

## APÉNDICE 5

Diversidad Beta como grado de disimilitud segregado en los componentes de recambio y diferencias en  $\beta$ jne riqueza con ajuste a Jaccard.  $\beta$ jac: disimilitud total.  $\beta$ jt: recambio de especies y  $\beta$ jne: Anidamiento o diferencias en la riqueza ( $\beta$ jac= $\beta$ jt+ $\beta$ jne) (Baselga & Orme, 2012; Calderón-Patrón & Moreno-Ortega, 2019) entre las comunidades de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en bosques de galería y plantaciones de *Eucalyptus pellita* en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). / **Appendix 5.** Beta diversity as degree of dissimilarity segregated into turnover components and differences in  $\beta$ jne richness with Jaccard adjustment.  $\beta$ jac: total dissimilarity.  $\beta$ jt: species turnover and  $\beta$ jne: nestedness or differences in richness ( $\beta$ jac= $\beta$ jt+ $\beta$ jne) (Baselga & Orme, 2012; Calderón-Patrón & Moreno-Ortega, 2019) among fruit-feeding butterfly (Nymphalidae) communities in gallery forests and *Eucalyptus pellita* plantations in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco).

	Plantación 4 años			Plantación 6 años			Bosque galería tipo1		
	$\beta$ jac	$\beta$ jt	$\beta$ jne	$\beta$ jac	$\beta$ jt	$\beta$ jne	$\beta$ jac	$\beta$ jt	$\beta$ jne
Plantaciones 6 años	0.393	0.370	0.022						
Bosque galería tipo1	0.583	0.286	0.298	0.600	0.286	0.314			
Bosque galería tipo2	0.583	0.286	0.298	0.654	0.400	0.254	0.588	0.588	0.000

## APÉNDICE 6

Análisis de comparación múltiple ajustado a Bonferroni (post-hoc) de la composición de mariposas frugívoras (Nymphalidae) entre bosques de galería tipo 1, tipo 2 plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro y seis años en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). / **Appendix 6.** Bonferroni-adjusted multiple comparison analysis (post-hoc) of the composition of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) between gallery forests type 1, type 2 *Eucalyptus pellita* plantations of four and six years old in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco).

Parejas	F modelo	R-cuadrado	Valor p
Plantaciones 4 años vs Plantaciones 6 años	0.229	0.014	0.753
Plantaciones 4 años vs Bosque galería tipo 2	17.872	0.561	0.001**
Plantaciones 4 años vs Bosque galería tipo 1	13.267	0.525	0.002*
Plantaciones 6 años vs Bosque galería tipo 2	6.995	0.304	0.001**
Plantaciones 6 años vs Bosque galería tipo 1	5.800	0.293	0.006*
Bosque galería tipo 2 vs Bosque galería tipo 1	0.570	0.045	0.410

Códigos de significancia: 0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*\*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘.’ 1.

## APÉNDICE 7

Especies indicadoras de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en bosques de galería tipo 1, tipo 2 y plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro y seis años en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). Indicador valor (IndVal) raíz cuadrada del producto de los valores de especificidad y fidelidad indicspecies (De Cáceres & Legendre, 2009; De Cáceres et al., 2010; Martín-Regalado, 2019). / **Appendix 7.** Indicator species of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) in gallery forests type 1, type 2 and plantations of *Eucalyptus pellita* of four and six years old in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco). Indicator value (IndVal) square root of the product of the values of specificity and indicspecies fidelity (De Cáceres & Legendre, 2009; De Cáceres et al., 2010; Martín-Regalado, 2019).

Ambiente/Especies	Especificidad	Fidelidad	IndVal	p valor
<b>Plantación 4 años</b>				
<i>Hermeuptychia hermes</i>	0.8618	0.1558	36.60%	0.005**
<b>Plantación 6 años</b>				
<i>Zaretis ellops</i>	0.6957	0.2375	40.60%	0.015*
<i>Manataria maculata</i>	0.8524	0.075	25.30%	0.035*
<b>Bosque galería tipo 1</b>				
<i>Taygetis laches</i>	0.4876	0.4	44.2%	0.005**
<b>Bosque galería tipo 2</b>				
<i>Catonephele acontius</i>	0.4496	0.2667	34.6%	0.02*
<i>Colobura dirce</i>	0.5231	0.1667	29.5%	0.02*

Códigos de significancia: 0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*\*’ 0.05 ‘.’



## APÉNDICE 8

PERMANOVA para la diversidad de mariposas frugívoras (Nymphalidae) en función de variables abióticas, bióticas estructurales del bosque, bióticas de recursos alimenticios y hábitat en bosques de galería tipo 1, tipo 2 y plantaciones de *Eucalyptus pellita* de cuatro y seis años en el municipio de San Martín, departamento del Meta (Orinoquía colombiana). / **Appendix 8.** PERMANOVA for the diversity of fruit-feeding butterflies (Nymphalidae) regarding abiotic, structural biotics of the forest, biotics of food resources and habitat variables in gallery forests type 1, type 2 and plantations of *Eucalyptus pellita* of four and six years old in the municipality of San Martín, department of Meta (Colombian Orinoco).

Variabes	Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Media de cuadrados	Pseudo-F	R2	Valor P
Abióticas						
Humedad	1	0.4474	0.44738	1.371	0.03755	0.108
Temperatura	1	0.3814	0.38144	1.1689	0.03201	0.226
Velocidad del viento	1	0.4631	0.4631	1.4192	0.03887	0.081.
Bióticas estructurales						
DAP	1	0.6017	0.60165	1.8438	0.0505	0.012*
Cobertura de dosel	1	0.6478	0.64776	1.9851	0.05437	0.007**
Bióticas de recursos						
Densidad de hierbas	1	0.6202	0.62019	1.9006	0.05205	0.013*
Hábitat						
Uso del suelo	3	1.5741	0.52469	1.6079	0.13211	0.007**
Residual	22	7.179	0.32632		0.60254	
Total	31	11.9146			1	

ANOVA  $p=0.3748$ . Códigos de significancia: 0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*\*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘.’ 1.

## REFERENCIAS

- Agudelo-Martínez, J. C., Gómez-Tapia, E. M., & Pérez-Buitrago, N. (2018). Dinámica temporal de la riqueza de especies y la abundancia de mariposas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) en la sabana inundable del municipio de Arauca (Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 42(164), 246–254. <https://doi.org/10.18257/raccefyfyn.672>
- Barbosa, C., De Vasconcelos, E. N., Mariano-Neto, R., Viana, E. F., & Márcio, B. Z. C. (2017). Positive forestry: The effect of rubber tree plantations on fruit feeding butterfly assemblages in the Brazilian Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, 397, 150–156. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.043>
- Barlow, J., Araujo, I. S., Overal, W. L., Gardner, T. A., Da Silva Mendes, F., Lake, I. R., & Peres, C. A. (2008). Diversity and composition of fruit-feeding butterflies in tropical *Eucalyptus* plantations. *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 1089–1104. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9240-0>
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., ... Peres, C. A. (2007b). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(47), 18555–18560. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Avila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., Esposito, M. C., Ferreira, L. V., Hawes, J., Hernandez, M. I. M., Hoogmoed, M. S., Leite, R. N., Lo-Man-Hung, N. F., Malcolm, J. R., Martins, M. B., Mestre, L. A. M., Miranda-Santos, R., Nunes-Gutjahr, A. L., Overal, W. L., ... Peres, C. A. (2012). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Stubborn Roots: Race, Culture, and Inequality in U.S. and South African Schools*, 104(47), 1–256. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>
- Barlow, J., Overal, W. L., Araujo, I. S., Gardner, T. A., & Peres, C. A. (2007a). The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 44(5), 1001–1012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01347.x>
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in*

- Ecology and Evolution*, 3(5), 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Beccaloni, G. W., Vilorio, Á. L., Hall, S. K., & Robinson, G. S. (2008). *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies / Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. Monografías Tercer Milenio.
- Bobo, K. S., Waltert, M., Fermon, H., Njokagbor, J., & Mühlenberg, M. (2006). From forest to farmland: Butterfly diversity and habitat associations along a gradient of forest conversion in Southwestern Cameroon. *Journal of Insect Conservation*, 10(1), 29–42. <https://doi.org/10.1007/s10841-005-8564-x>
- Borrvalho, N., & Nieto, V. M. (2012). Eucalyptus para la Orinoquia: retos y oportunidades. *Revista M&M*, 75(May), 26–33. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4547.7280>
- Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., & Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 925–951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>
- Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., & Ferraz, S. F. B. (2013). Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. *Forest Ecology and Management*, 301, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.018>
- Charney, N., & Record, S. (2015). *Jost diversity measures for community data. Package 'vegetarian'*. R Packag 23–3 (Issue 1). [cran.r-project.org/web/packages/vegetarian](https://cran.r-project.org/web/packages/vegetarian/index.html)
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(6), 1302–1310. <https://doi.org/10.2307/4081809>
- Cordero-Rivera, A., Martínez Álvarez, A., & Álvarez, M. (2017). Eucalypt plantations reduce the diversity of macroinvertebrates in small forested streams. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(1), 87–97. <https://doi.org/10.32800/abc.2017.40.0087>
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- De Cáceres, M., Legendre, P., & Moretti, M. (2010). Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119(10), 1674–1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- DeVries, P. J., Alexander, L. G., Chacon, I. A., & Fordyce, J. A. (2012). Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*, 81(2), 472–482. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01922.x>
- DeVries, P. J., Hamm, C. A., & Fordyce, J. A. (2016). A standardized sampling protocol for fruit-feeding butterflies (Nymphalidae). In T. H. Larsen (Ed.), *Core Standardized Methods for Rapid Biological Field Assessment* (pp. 140–148). Conservation International.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A. M., Roberge, J. M., Ranius, T., Ahlström, M., Bergh, J., Björkman, C., Boberg, J., Drössler, L., Fahlvik, N., Gong, P., Holmström, E., Kesitalo, E. C. H., Klapwijk, M. J., Laudon, H., Lundmark, T., Niklasson, M., ... Wallertz, K. (2016). Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio*, 45, 124–139. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0749-2>
- Fermon, H., Waltert, M., Vane-Wright, R. I., & Mühlenberg, M. (2005). Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: Impacts for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 14(2), 333–350. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-5354-9>
- García-Suabita, W., Pinzón, J., Spence, J. R., & Florián, O. P. P. (2019). Epiedaphic ground beetle (Carabidae) diversity in ecosystems transformed by plantations of *Eucalyptus pellita* in the Orinoco Region of Colombia. *Neotropical Entomology*, 48(6), 1014–1029. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00700-w>
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Junqueira, L., Diehl, E., & Filho, E. (2008). Termites in eucalyptus forest plantations and forest remnants: an ecological approach. *Biotropica*, 22(1), 3–14.
- Livingston, G., Jha, S., Vega, A., & Gilbert, L. (2013). Conservation value and permeability of neotropical oil palm landscapes for orchid bees. *PLoS ONE*, 8(10), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078523>



- Lourenço, G. M., Soares, G. R., Santos, T. P., Dáttilo, W., Freitas, A. V. L., & Ribeiro, S. P. (2019). Equal but different: Natural ecotones are dissimilar to anthropic edges. *PLoS ONE*, *14*(3), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213008>
- Lucci Freitas, A. V., Agra Iserhard, C., Pereira Santos, J., Oliveira Carreiral, J. Y., Bandini Ribeiro, D., Alves Melo, D. H., Batista Rosa, A. H., Marini-filho, O. J., Mattos Accacio, G., & Uehara-prado, M. (2014). Studies with butterfly bait traps: an overview. *Revista Colombiana de Entomología*, *40*(2), 203–212.
- Martín-Regalado, N. (2019). Detección de especies indicadoras de condiciones de hábitats. En C. E. Moreno (Ed.), *La Biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 223–235). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Libermex.
- Nogueira, V. R., Barbosa Cambui, E. C., Mariano-Neto, E., Da Rocha, P. L. B., & Cardoso, M. Z. (2019). The role of *Eucalyptus* planted forests for fruit-feeding butterflies' conservation in fragmented areas of the Brazilian Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, *432*, 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.017>
- Norfolk, O., Asale, A., Temesgen, T., Denu, D., Platts, P. J., Marchant, R., & Yewhalaw, D. (2017). Diversity and composition of tropical butterflies along an Afromontane agricultural gradient in the Jimma Highlands, Ethiopia. *Biotropica*, *49*(3), 346–354. <https://doi.org/10.1111/btp.12421>
- Oksanen, A. J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., Hara, R. B. O., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Szoecs, E. (2016). *Vegan: community ecology package, R package version 2.0–10*. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Pinzón, O. P., Hernández, A. M., & Malagón, L. A. (2012). Diversidad de termitas (Isoptera: Termitidae, Rhinotermitidae) en plantaciones de caucho en Puerto López (Meta, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, *38*(2), 291–298.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ramos, F. A. (2000). Nymphalid butterfly communities in an amazonian forest fragment. *Journal of Research on the Lepidoptera*, *35*, 29–41.
- Ribeiro, D. B., & Freitas, A. V. L. (2012). The effect of reduced-impact logging on fruit-feeding butterflies in Central Amazon, Brazil. *Journal of Insect Conservation*, *16*(5), 733–744. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9458-3>
- Rivera, L. F., Armbrecht, I., & Calle, Z. (2013). Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *181*, 188–194. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.011>
- Roberts, D. W. (2007). *labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 1.3-1*. <https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/index.html>
- 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. *Plant Ecology*, *153*(1), 133–152. <https://doi.org/10.1023/A:1017589711553>
- Schulze, C. H., Steffan-Dewenter, I., & Tscharrntke, T. (2004). Effects of Land Use on Butterfly Communities at the Rain Forest Margin: A Case Study from Central Sulawesi. In G. Gerold, M. Fremery & E. Guhardja (Eds.), *Land Use, Nature Conservation and the Stability of Rainforest Margins in Southeast Asia* (pp. 281–297). Springer-Verlag.
- Secco, L. D., & Pirard, R. (2015). Do tree plantations support forest conservation ? *CIFOR Infobrief*, *110*.
- Tavares, A., Beiroz, W., Fialho, A., Frazão, F., Macedo, R., Louzada, J., & Audino, L. (2019). *Eucalyptus* plantations as hybrid ecosystems: Implications for species conservation in the Brazilian Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, *433*, 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.063>
- Uehara-Prado, M., Brown, K. S., & Freitas, A. V. L. (2006). Species richness, composition and abundance of fruit-feeding butterflies in the Brazilian Atlantic Forest: comparison between a fragmented and a continuous landscape. *Global Ecology and Biogeography*, *16*, 43–54 <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2006.00267.x>