
Aplicación de modelos de nicho ecológico para la identificación potencial de procesos de especiación críptica en *Adelpha basiloides* (Lepidoptera: Nymphalidae) en el territorio de Costa Rica.

Susana Valverde Montero.^{*,a}

^aCiencias Biológicas con énfasis en Ecología y Desarrollo Sostenible.

Enviado: 11/01/2018 | Revisión de Pares: 28/06/2018 | Aceptado: 26/07/2018 | Publicado: 10/11/2018

Resumen

El objetivo de este trabajo fue la aplicación del modelado de nicho para soportar la hipótesis de especiación críptica en *A. basiloides*, la cual indica la existencia de al menos un par de especies bajo este nombre; los modelos fueron elaborados con sistemas de georreferenciación para obtener un mapeo de la predicción del nicho. Se comparó el modelo de *A. basiloides* con algunas especies hermanas y subespecies del mismo género, con el fin de detectar semejanzas, ya que si *A. basiloides* es un caso de especies cercanas debe tener un uso de nicho similar a estas. Posteriormente, se realizó un análisis estadístico para determinar los factores influyentes en los modelos de nicho, también un análisis de conglomerados, apoyando la hipótesis genética de dos clados. Esto revela la existencia de dos nichos más separados en *Adelpha basiloides*, que podría reflejar que su divergencia es aún mayor que muchas de las especies hermanas o subespecies analizadas. Por medio de la prueba estadística MANOVA, se determinó la diferencia entre estos dos nichos, resultando ser significativamente diferentes, por lo que se apoya la hipótesis de la existencia de dos clados de *Adelpha basiloides* y se considera que el uso de estos modelos es de gran utilidad para la identificación de especies crípticas a nivel ecológico.

Palabras clave: Especies crípticas, nicho ecológico, *Adelpha*, Nymphalidae, bases de datos, entomofauna, especiación.

Abstract

The objective of this work was the application of niche modeling to support the hypothesis of cryptic speciation in *A. basiloides*, which indicates the existence of at least one pair of species under this name; the models were elaborated with georeferencing systems to obtain a mapping of the prediction of the niche. The model of *A. basiloides* was compared with some sister species and subspecies of the same genus, in order to detect similarities, since if *A. basiloides* is a case of nearby species it must have a niche use similar to these. Later, a statistical analysis was carried out to determine the influencing factors in the niche models, also a cluster analysis, supporting the genetic hypothesis of two clades. This reveals the existence of two more separated niches in *Adelpha basiloides*, which could reflect that their divergence is even greater than many of the sister species or subspecies analyzed. By means of the MANOVA statistical test, the difference between these two niches was determined, being significantly different, so the hypothesis of the existence of two clades of *Adelpha basiloides* is supported and it is considered that the use of these models is of great importance. Utility for the identification of cryptic species at the ecological level.

*Correspondencia con el autor: sulu94@hotmail.com

Keywords: cryptic species, ecological niche, Adelpha, Nymphalidae, databases, entomofauna, speciation.

Objetivo

Las mariposas del género *Adelpha* poseen un rango de distribución desde el norte de Estados Unidos hasta el sur de Uruguay, el género comprende más de 200 especies y subespecies descritas, con una riqueza que alcanza su punto máximo en la base de los Andes orientales (Willmott, 2003); sus especies utilizan alrededor de 22 familias de plantas a nivel de grupo en estado larval, y pueden ser un importante ejemplo en la coevolución planta-insecto (Willmott, 2003).

La semejanza en las alas y genitales del género *Adelpha* hace que la identificación de varios de sus especímenes sea compleja (Willmott, 2003; Aiello, 2006) y se plantea la búsqueda de nuevos caracteres para su diferenciación, ya que morfológicamente son muy homogéneos y se requieren métodos distintos de la morfología de los adultos para lograr una mejor comprensión de su evolución (Aiello 1984, 2006). El patrón de sus alas incluye al menos 92 especies, que se caracterizan por poseer un fondo color café oscuro con patrones de manchas color blanco y naranja (Ebel et al, 2015).

En el territorio costarricense, el género *Adelpha* se ha colectado a lo largo de todo el país según Global Biodiversity Information Facility, con un mayor registro de avistamientos en la zona del Parque Nacional Guanacaste, debido a que allí se dio la concentración de sus investigaciones. Particularmente, la especie *Adelpha basiloides* ha sido motivo de estudios, ya que mediante el análisis genético para el marcador COI-5P se aplicó el método de “barcode” o código de barras y se logró identificar dos clados dentro de la especie en el Área de Conservación Guanacaste, según el experto Daniel Janzen (D. Janzen, comunicación personal, 5 mayo de 2017). Esta hipótesis ayudó a plantear la dirección de esta investigación, para llevar este patrón de divergencia molecular a otro nivel, en este caso, una evidencia ecológica que puede aportar a la comprensión de la divergencia de esta especie.

La utilización de datos de las colecciones científicas puede aportar información sobre factores de influencia en especies (temperatura, precipitación y altura) que varían los límites geográficos de estas (Graham et al., 2004). La información medioambiental junto con la tecnología es una herramienta para realizar el modelado de nicho ecológico utilizando datos georreferenciados a partir del registro que contiene cada etiqueta de cada espécimen junto con la información de las capas bioclimáticas de la zona en estudio (Soberon & Peterson, 2005).

El modelamiento del nicho ecológico muestra una predicción de la distribución y permite estimar las regiones que contienen la serie de condiciones ambientales necesarias para mantener una población viable (Graham et al, 2004). Este concepto trae consigo dos definiciones: la primera, el nicho ecológico fundamental que hace referencia a las condiciones abióticas en las que una especie es capaz de persistir, mientras que el nicho realizado describe las condiciones bióticas en las que una especie persiste (por ejemplo, competidores y depredadores). Además, involucra el papel que desempeña la especie en el entorno, las adaptaciones de los organismos y cómo se relacionan entre ellos (Illoldi-Rangel & Escalante, 2008).

Para el caso de los insectos, se conoce poco de las dinámicas que presentan en nuestro territorio (Janzen, 1991) y al ser poco estudiado este grupo en temas de conservación, se deja a un lado y se planifica en función de vertebrados y flora (New et al, 1995). Por eso, generar

información acerca del nicho ecológico de los insectos es vital para la determinación de las zonas de interés de conservación de biodiversidad (Benito & García-Barros, 2005).

Con esta investigación, se quiere promover una mayor utilización de las colecciones científicas y de la tecnología por medio de programas de modelamiento y georreferenciación del nicho de las especies, ya que nos brinda información útil para los planes de conservación de la biodiversidad. La aplicación de estos modelos es una herramienta importante para el estudio de más especies crípticas y de los procesos de especiación que presenta el género *Adelpha*. Con este trabajo, se pretende crear un ejemplo de que mediante la utilización de este modelo es posible identificar especies crípticas que pueda dar soporte a los estudios genéticos, así como lo es para *Adelpha basiloides*, que actualmente hacen más extensa la lista de especies en Costa Rica.

Por lo tanto, este documento tiene como objetivo general aplicar modelos de nicho ecológico para detectar casos potenciales de divergencia y especiación para *Adelpha basiloides*. De la misma manera, cubre los objetivos específicos de revisar las bases de datos del género de lepidóptera *Adelpha*, con la información registrada en las colecciones científicas oficiales del país, verificar la correcta identificación de los especímenes del género *Adelpha* para la actualización de los datos en las tres colecciones entomológicas oficiales del país, identificar agrupaciones en uso de nicho para *Adelpha basiloides*, realizar una comparación de nicho ecológico entre *Adelpha basiloides* y las especies hermanas y subespecies dentro del género *Adelpha*, con el fin de identificar patrones en su uso de nicho y por último evidenciar la hipótesis genética de *Adelpha basiloides*.

Materiales y métodos

Durante los meses de junio y julio del 2017, se realizó una revisión de las colecciones entomológicas del Museo Nacional de Costa Rica, Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica y del Instituto Nacional de Biodiversidad (InBio), siendo estas las colecciones oficiales del país, con el fin extraer los datos existentes acerca de los registros identificados con el género *Adelpha*. Se dispuso a la revisión de 513 registros de presencia en el Museo Nacional de Costa Rica, 408 en el InBio y 110 registros en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

Se extrajeron los datos de colecta, lugar, coordenadas, altitud e identificación correcta del espécimen de las colecciones antes mencionadas, con el fin de extraer la información necesaria para ejecutar modelos de nicho y generar información biogeográfica de las especies que se registran en el país. Se realizó un reconocimiento de los individuos registrados en las tres colecciones, con el fin de confirmar la identificación de los especímenes y se utilizó como referencia fotográfica la base de datos del experto en mariposas Daniel Janzen y también bibliografía del autor Keith R. Willmott, 2013.

Para el análisis de *Adelpha basiloides*, se requirió establecer una comparación con otras especies hermanas y subespecies de su mismo género para establecer semejanzas o diferencias de comportamiento en el uso de nicho. Esto debido a que se cree que *A. basiloides* podría ser un conjunto de dos especies, por ende, debería presentar un comportamiento similar a las especies evolutivamente cercanas en su género.

Dicha comparación se realizó con las relaciones filogenéticas de *Adelpha* elaborada por el experto Daniel Janzen (D. Janzen, comunicación personal, 5 mayo de 2017), se efectuó un

resumen (Fig.1) donde se identificaron 10 pares de especies evolutivamente cercanas entre sí. De estas, se seleccionaron solamente 4 pares de especies de las que se contaba con una mayor cantidad de datos; por lo tanto, un mayor peso en los resultados obtenidos en la comparación con *Adelpha basiloides*.

Para la creación de todos los modelos de nicho ecológico se utilizaron 37 registros de *Adelpha basiloides*, 105 de *A. cocala lorzae*, 71 de *A. leucothalma leucothalma*, 17 de *A. cytherea daguana*, 209 de *A. cytherea marcia*, 41 de *A. iphiclus*, 95 para *A. iphicleola* y con 39 *A. salmoneus salmonide* y por último *A. demialba* con 38, los cuales se identificaron como especies hermanas y se contaba con mayor número de registros.

Se aplicó el algoritmo de Máxima Entropía configurado en el software MaxEnt (Versión 3.4.0) (Phillips et al, 2017), para analizar las condiciones ambientales donde las especies elegidas del género *Adelpha* tienen una mayor probabilidad de ser encontradas. El algoritmo utiliza los datos de ocurrencia y ajusta la distribución de probabilidad de la especie y donde convergen las condiciones ambientales. Además, se utilizaron 19 variables bioclimáticas y 1 de altitud de Worldclim (Versión 2.0) (Fick & Hijmans, 2017), a una precisión de 1Km² (30sec), en la región de Centroamérica y el Caribe (Cuadrante 23). La calidad del modelo se evaluó con los valores del área bajo la curva (AUC) que caracteriza el desempeño del mismo, donde valores próximos a 1 garantizan la confiabilidad de los modelos.

Mediante la sistematización de la información de la base de datos creada, se utilizaron las coordenadas y las variables antes mencionadas, para aplicarla a los programas de georreferenciación DIVA y QGIS (Hijmans et al, 2004; QGIS, 2009), con el fin de obtener el mapeo de los puntos de muestreo a nivel del país y realizar el mapeo de la predicción del nicho de las especies. Para determinar los factores influyentes en los modelos de nicho, se utilizó el programa estadístico PAST (Hammer et al, 2001).

Se extrajeron las variables de cada capa aplicada en cada punto registrado para posteriormente ejecutar un análisis de componentes principales (PCA), todo con el fin de redimensionar el conjunto de variables que definen el nicho ecológico. Por último, se utilizó un análisis clúster u otro de conglomerados, que agrupa con base en las semejanzas de los en los datos e identifica las posibles agrupaciones en *Adelpha basiloides*, basado en la hipótesis de la existencia de dos clados para esta especie. Luego, se aplicó la prueba estadística MANOVA para el establecimiento de diferencias entre cada par de especies hermanas, subespecies y entre los dos clados de *A. basiloides*.

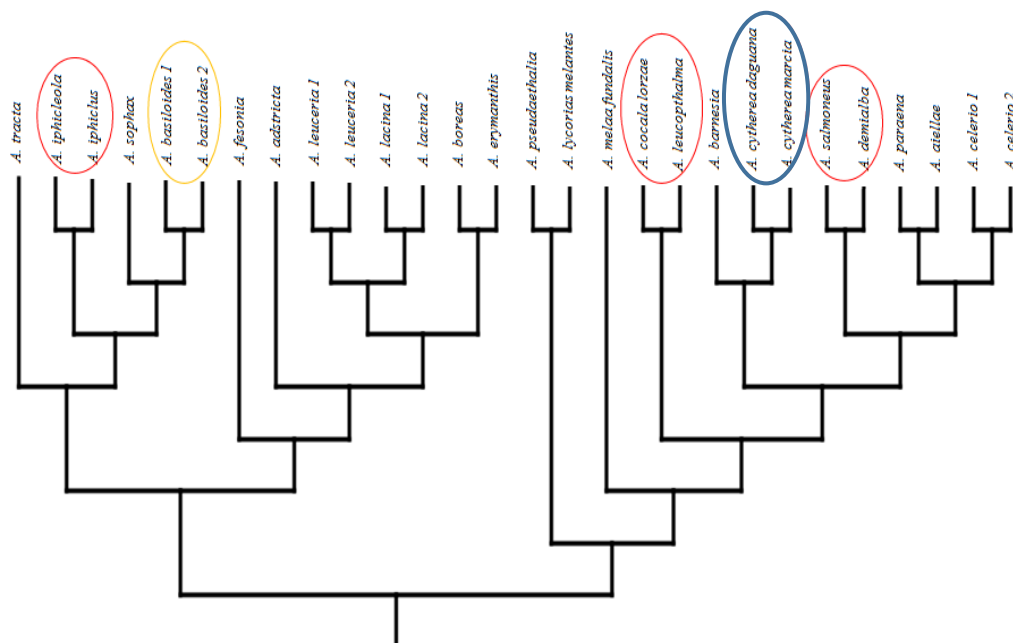


Figura. 1. Dendrograma del género *Adelpha*, extraído del árbol filogenético realizada por el experto Daniel Janzen en el Área de Conservación Guanacaste (ACG). La especie resaltada con círculo amarillo representa la especie en estudio; mientras el círculo azul la pareja de subespecies y los círculos de color rojo representan los pares de especies hermanas.

Se obtuvo un total de 1031 registros, donde se encontró 35 especies presentes para el género *Adelpha* a nivel del territorio costarricense. También se realizó corrección de datos en especímenes del Museo Nacional y se identificó la colección del Museo de la Universidad de Costa Rica (Tab.1), para la corrección de datos de coordenadas se realizó un informe para la institución donde se le brinda una propuesta de la coordenada en el punto más cercano a la localidad que indica la etiqueta del ejemplar, para proporcionar una mejoría en los datos.

Tabla.1. Número de especímenes revisados y corregidos del género *Adelpha*.

	Museo Nacional de Costa Rica	Instituto Nacional de Biodiversidad	Museo de Zoología UCR	Total
Número de especies de la colección	30	26	21	35
Individuos por colección	513	408	110	1031
Coordenadas corregidas	245	0	0	245
Individuos identificados	0	0	103	103

Fuente: Elaboración Propia.

Modelos de nicho ecológico

Para la especie *Adelpha basiloides*, se calculó el nicho ecológico (AUC=0.884) donde se encuentra en mayor concentración en la zona Pacífica del país, con un amplio rango altitudinal que comprende desde 0-1500 m.s.n.m (Fig.2.A); en la modelación del nicho, se obtuvo una mayor contribución de la variable referente a la precipitación del mes más húmedo (Bio13=24.4%) y la temperatura mínima del mes más frío (Bio6= 22%) y se obtuvieron los cuatro factores más relevantes para la determinación del nicho, los cuales son: precipitación anual (Bio12=0.89288), precipitación del trimestre más frío (Bio19=0.26477), más húmedo (Bio16=0.23764) y el más caliente (Bio18=0.20432) mediante el análisis de PCA (Fig.2.B)

Asimismo, se realizó el análisis de conglomerados para identificar los posibles grupos al interior en los individuos de *A. basiloides*, mostrando como resultado los dos grupos observados anteriormente en la hipótesis genética (Fig.3); de nuevo, se realizó el análisis de PCA con los clados identificados (Fig.2.D). Para una confirmación estadística de los dos grupos identificados, la prueba MANOVA ($F(11,20) = 9,082 \times 10^{-17}$ $p < 0.0005$; Wilk's = 0.0002793), identificándolos como grupos diferentes, lo que muestra una separación de nicho, lo que evidencia una potencial separación evolutiva a nivel de especies.

Para comparar la especie en estudio, se analizaron las especies hermanas; para el caso de *A. cocala lorzae* y *A. l. leucophthalma*, se calculó el nicho ecológico, teniendo para *A.c.lorzae* una mayor probabilidad de encontrarse en la costa del Caribe y del Pacífico Central hasta la zona sur de nuestro país, con un rango altitudinal de 0-1500 m.s.n.m (AUC=0.992) (Fig.4.B) y para *A.l.leucophthalma* mayor probabilidad de presencia a lo largo de la cordillera central, desde los 420-1700 m.s.n.m (AUC= 0.996) (Fig.4.A)

Las variables más influyentes para el modelamiento de nicho fueron: precipitación del cuatrimestre más cálido (Bio18=29.8%) y temperatura por estación (Bio4=20.1%) para *A.c.lorzae* y altura (alt=32.8%) y temperatura por estación (Bio4=20.5%) para *A. l.leucophthalma*, también se obtuvieron los cuatro factores más relevantes que determinaron su nicho, los cuales son: la precipitación anual (Bio12=0.80937), precipitación del cuatrimestre más frío (Bio19=0.35749), más húmedo (Bio16=0.20816) y el más seco (Bio17=0.16808) mediante el análisis de PCA (Fig.5). Para la confirmación estadística se aplicó la prueba MANOVA ($F(20,148) = 7,682 \times 10^{-27}$ $p < 0.0005$; Wilk's = $7,602 \times 10^{-44}$), identificándolos como grupos diferentes con una separación de nicho.

Para la especie *A. iphiclus*, se calculó el nicho ecológico y mostró una mayor probabilidad de encontrar en el Pacífico Norte, Central y las costas del Caribe, con un rango altitudinal de 50-2000 m.s.n.m (AUC=0.992) (Fig.6.A) y para *A. iphicleola* se encontró presencia solo en el Pacífico Norte del país, con un rango altitudinal de 0-1500 m.s.n.m (AUC=0.995) (Fig.6.B)

Las variables más contribuyentes para el modelaje de nicho fueron precipitación del mes más húmedo (Bio13=25.5%), precipitación del cuatrimestre más seco (Bio17=17.2%) y precipitación del mes más seco (Bio14=24.7%), temperatura mínima del mes más frío (Bio6=18.6%) respectivamente; se establecieron los cuatro factores más relevantes que determinaron su nicho, los cuales son: Precipitación anual (Bio12=0.87167), precipitación del cuatrimestre más frío (Bio19=0.2597), más húmedo (Bio16=21275) y altura (alt=0.23529) mediante el análisis de PCA (Fig.7). Para la confirmación estadística se aplicó la prueba MANOVA ($F(20,109) = 4,1998 \times 10^{-06}$ $p < 0.0005$; Wilk's = 0,5953), identificándolos como grupos diferentes con una separación de nicho.

Para la especie *A. salmoneus salmonides*, se calculó el nicho ecológico, mostrando una mayor presencia en las zonas altas de Guanacaste, a lo largo de la Cordillera Central y zonas de menor elevación en la zona del Caribe, con un rango de altitud de 10-1300 m.s.n.m (AUC=0.990) (Fig.8.A) mientras que para *A. demialba* se mostró una mayor presencia a lo largo de la Cordillera Central solamente, con un rango altitudinal de 700-2100 m.s.n.m (AUC=0.998) (Fig.8.B).

Las variables más contribuyentes para el modelaje de nichos fueron: temperatura estacional (Bio4=30.5%) y precipitación anual (Bio12=18.3%) para *A.s.salmoneus* y altura (alt=47.2%) y temperatura estacional (Bio4=16.2%) para *A.demialba*; se obtuvieron los cuatro factores más relevantes que determinaron su nicho, los cuales son: precipitación anual (Bio=0.72948), precipitación del cuatrimestre más frío (Bio19=31906), más seco (Bio17=18632) y el más húmedo (Bio16=0.13267) mediante el análisis de PCA (Fig.9). Para la confirmación estadística se aplicó la prueba MANOVA ($F(20,48) = 6,1079 \times 10^{-13}$ $p < 0.0005$; Wilk's = $7,559 \times 10^{-44}$), identificándolos como grupos diferentes con una separación de nicho.

Continuando con el par de subespecies, se analizó a *A. cytherea daguana* y *A. cytherea marcia*, mediante el cálculo de su nicho ecológico, obteniendo para *A.c.daguana* una mayor probabilidad de encontrarse en la Zona Sur del país, con un rango altitudinal de los 300-1200 m.s.n.m (AUC:0.989) (Fig.10.A) mientras que para *A.c.marcia* se tiene una mayor probabilidad en la costa Caribe y del Pacífico, de igual manera en las zonas altas de Guanacaste, con un rango de altitud de 0-3000 m.s.n.m (Fig.10.B).

Las variables más contribuyentes para el cálculo de su nicho fueron precipitación del mes más húmedo (Bio13=59.1%) y temperatura mínima del mes más frío para *A.c.daguana* (Bio6=12.6%), mientras que *A.c.marcia* se tiene la temperatura estacional (Bio4=24.2%) y precipitación anual (Bio12=19.1%), y se obtuvieron los cuatro factores más relevantes que determinaron su nicho, los cuales son: precipitación anual (Bio12=0.85279), precipitación del cuatrimestre más frío (Bio19=0.35749), más húmedo (Bio16=0.29795) y el más cálido (Bio18=0.11878) mediante el análisis de PCA (Fig.11). Para la confirmación estadística se aplicó la prueba MANOVA ($F(20,202) = 1,6262 \times 10^{-07}$ $p < 0.0005$; Wilk's = 0,7128), identificándolos como grupos diferentes con una separación de nicho.

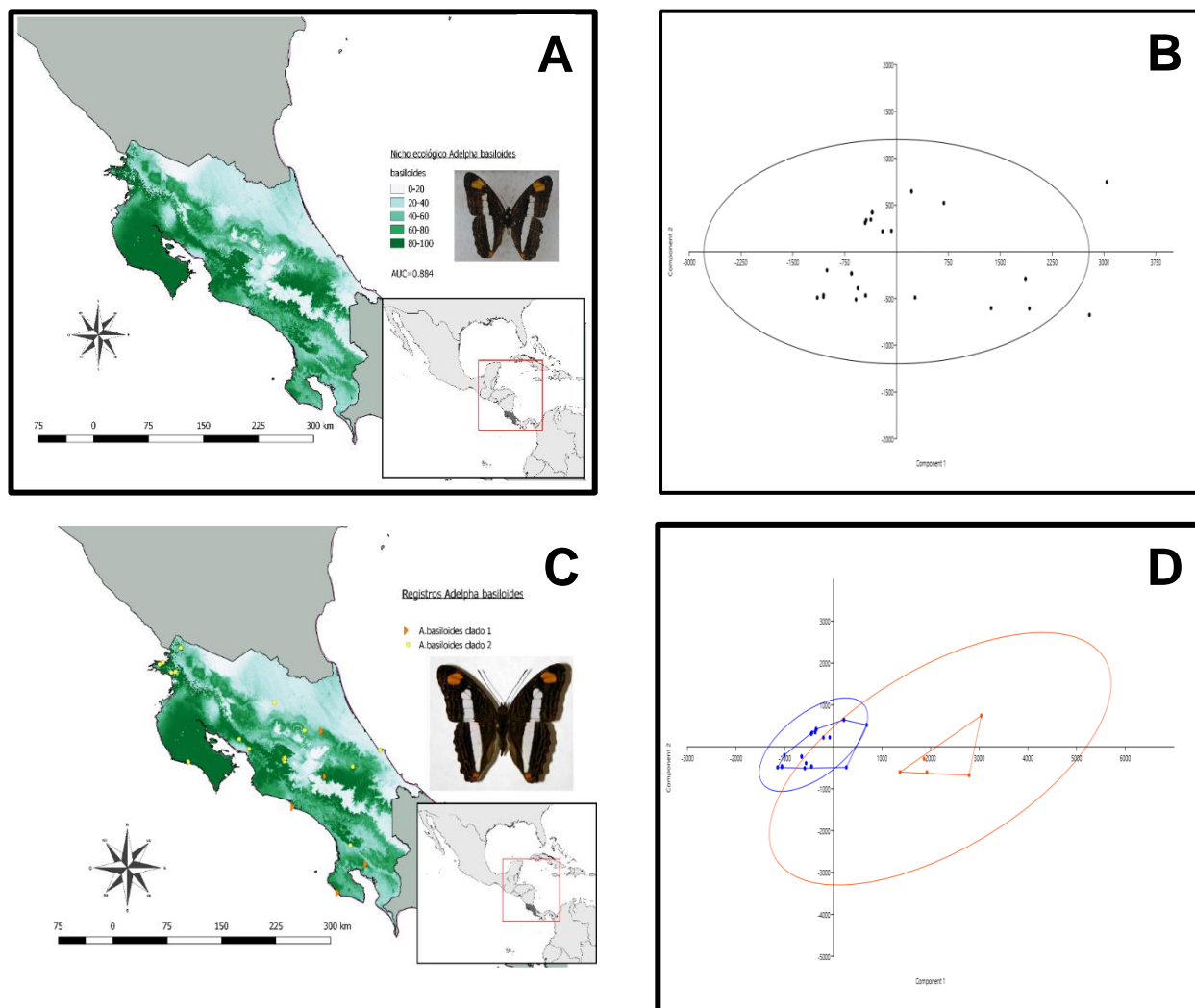


Figura.2. Modelo de nicho ecológico para *Adelpha basiloides* utilizando 20 variables deWorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (*Figura A*) y el análisis de PCA para *Adelpha basiloides* utilizando 20 variables de WorldClim. El componente 1 explica un 81.3 % mientras que el segundo componente un 15% de la varianza (*Figura B*). Registros de *Adelpha basiloides* en Costa Rica (*Figura C*) y análisis de PCA con agrupaciones identificadas en *Adelpha basiloides* (*Figura D*).

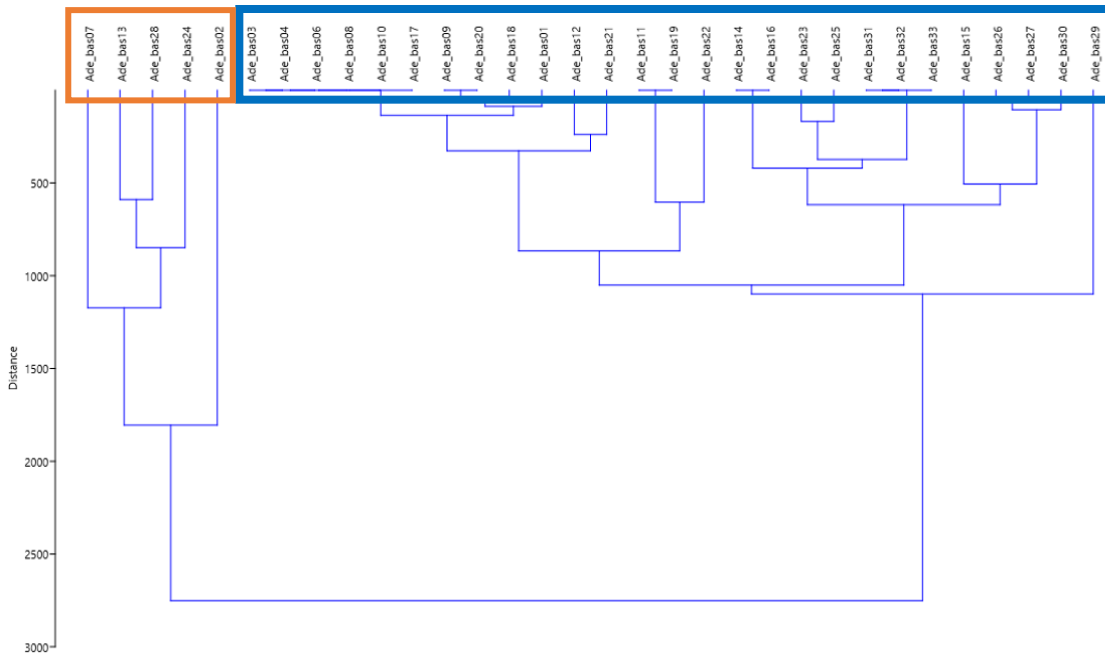


Figura.3. Análisis de conglomerados para *Adelpha basilooides* mediante el programa PAST, grupo número uno y dos identificados con color naranja y azul respectivamente.

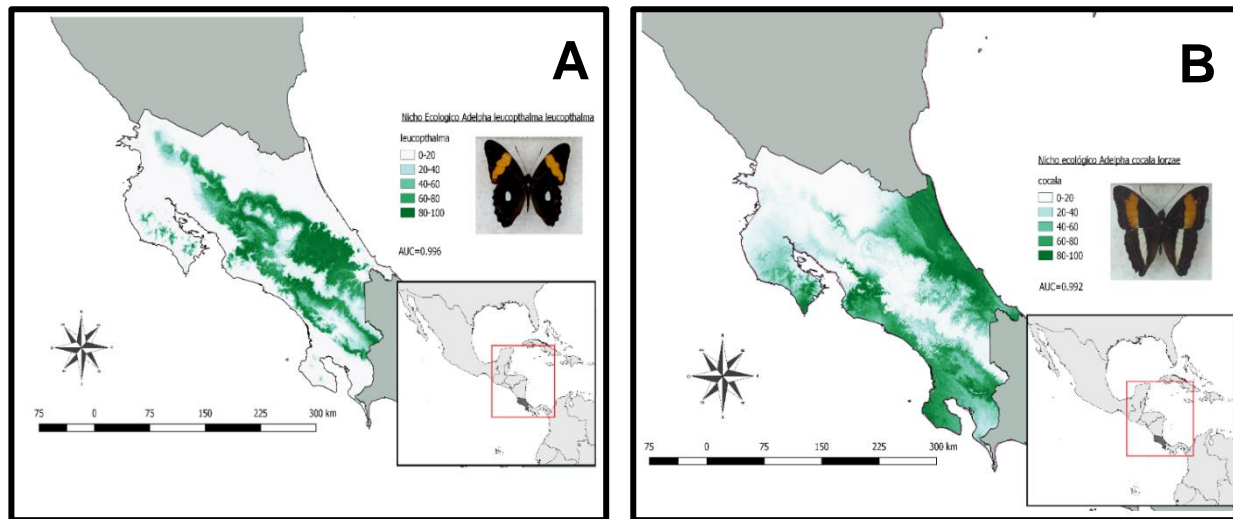


Figura.4. Modelo de nicho ecológico para *Adelpha leucopthalma leucopthalma* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (Figura A) y el modelo de nicho ecológico para *Adelpha cocala lorzae* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (Figura B).

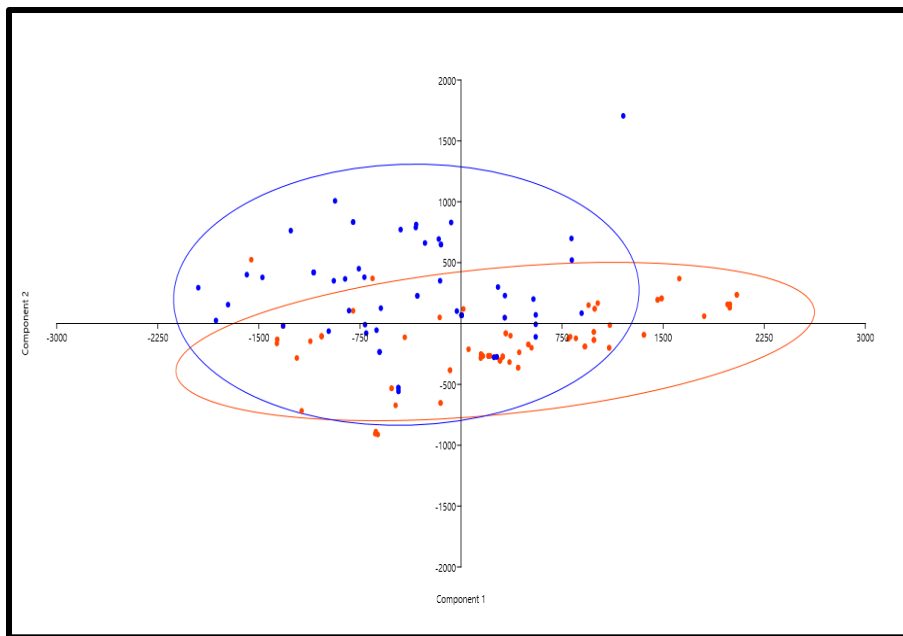


Figura.5. Análisis de PCA para *Adelpha cocala lorzae*(color naranja) y *Adelpha leucophthalma leucophthalma*(color azul) utilizando 20 variables de WorldClim, agrupados con elipsis al 95% de confianza (óvalos). El componente 1 explica un 77 % mientras que el segundo componente un 13% de la varianza.

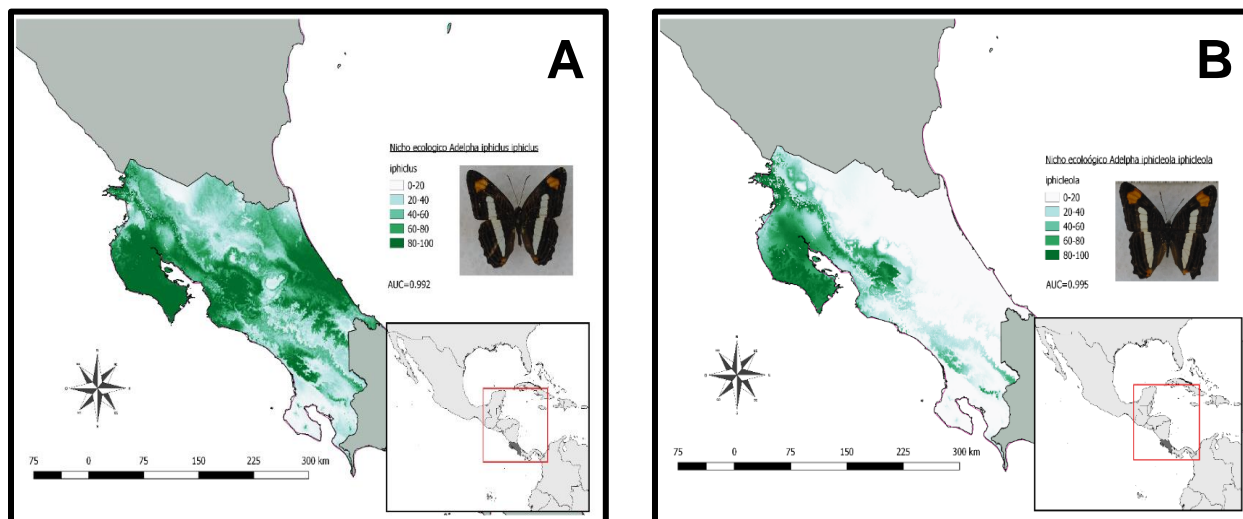


Figura.6. Modelo de nicho ecológico para *Adelpha iphiclus iphiclus* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (Figura A) y el modelo de nicho ecológico para *Adelpha iphicleola iphicleola* utilizando 20 variables de datos de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (Figura B).

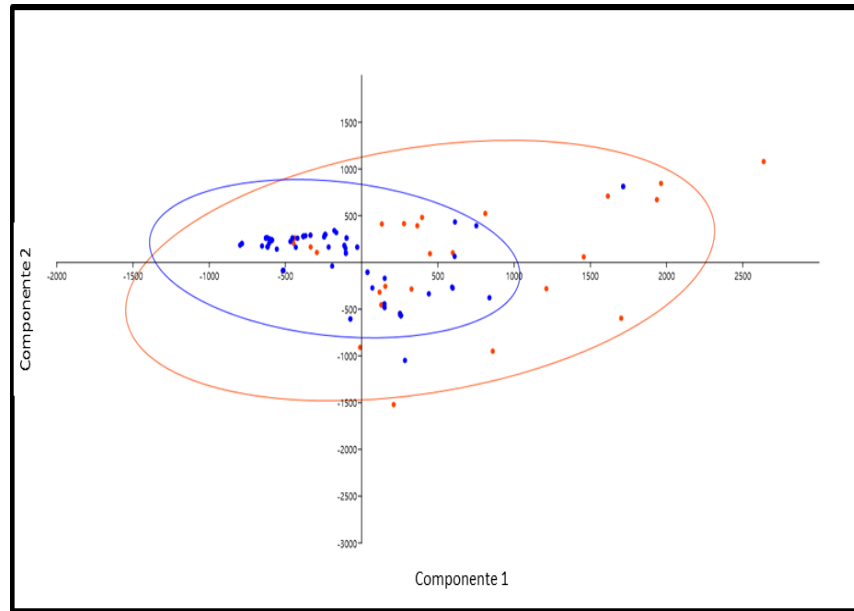


Figura.7. Análisis de PCA para *Adelpha iphiclus iphiclus* (color naranja) y *Adelpha iphicleola iphicleola* (color azul) utilizando 20 variables de datos de WorldClim agrupados con elipses al 95% de confianza (óvalos). El componente 1 explica un 66 % mientras que el segundo componente un 28% de la varianza.

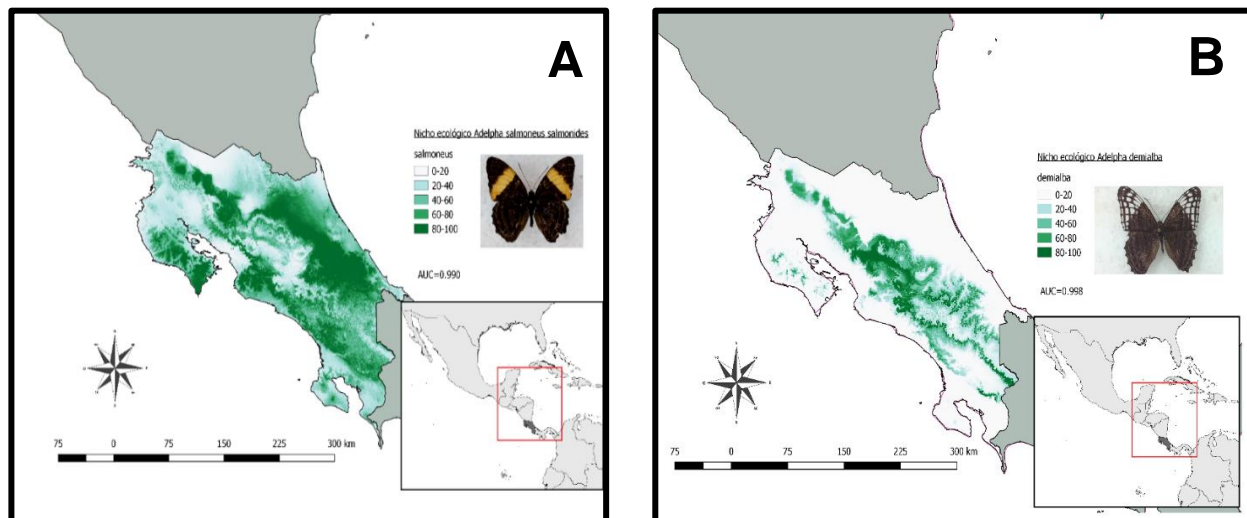


Figura.8. Modelo de nicho ecológico para *Adelpha salmones salmonides* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (*Figura A*) y el modelo de nicho ecológico para *Adelpha demialba* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (*Figura B*).

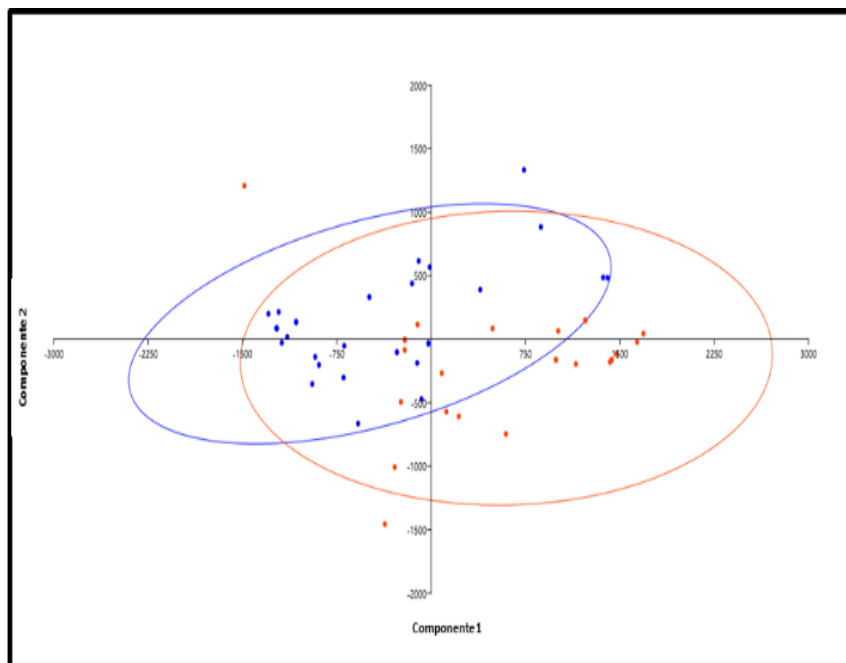


Figura.9. Análisis de PCA para *Adelpha salmoneus salmoneus* (color azul) y *Adelpha demialba* (color naranja) utilizando 20 variables de datos de WorldClim agrupados con elipsis al 95% de confianza (óvalos). El componente 1 explica un 78% mientras que el segundo componente un 15% de la varianza.

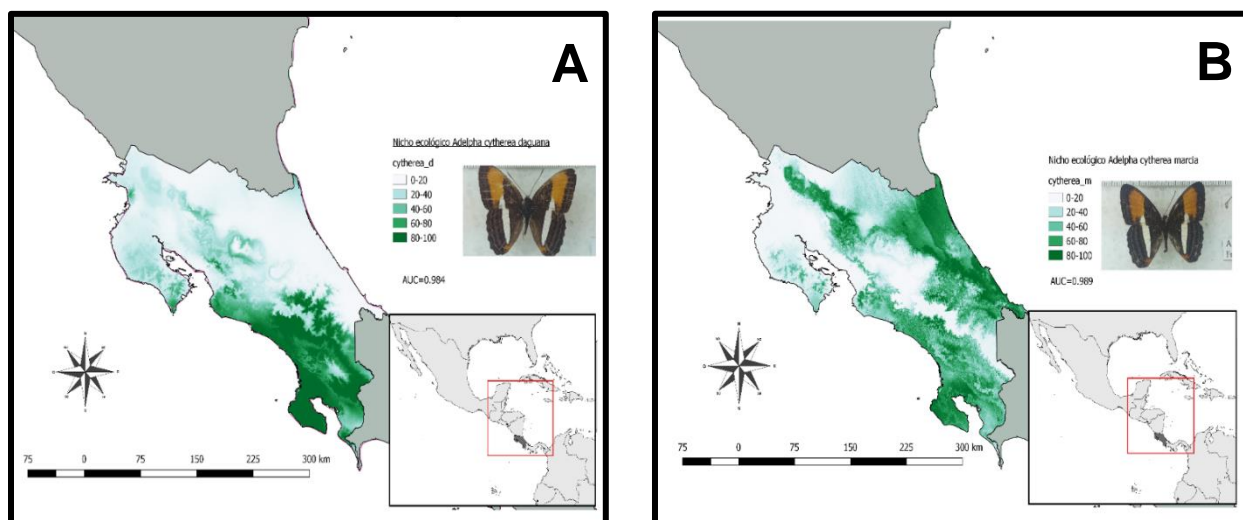


Figura.10. Modelo de nicho ecológico para *Adelpha cytherea daguana* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (Figura A) y el modelo de nicho ecológico para *Adelpha cytherea marcia* utilizando 20 variables de WorldClim. Los valores de probabilidad máximos se enumeran en una serie graduada de verde a blanco (Figura B).

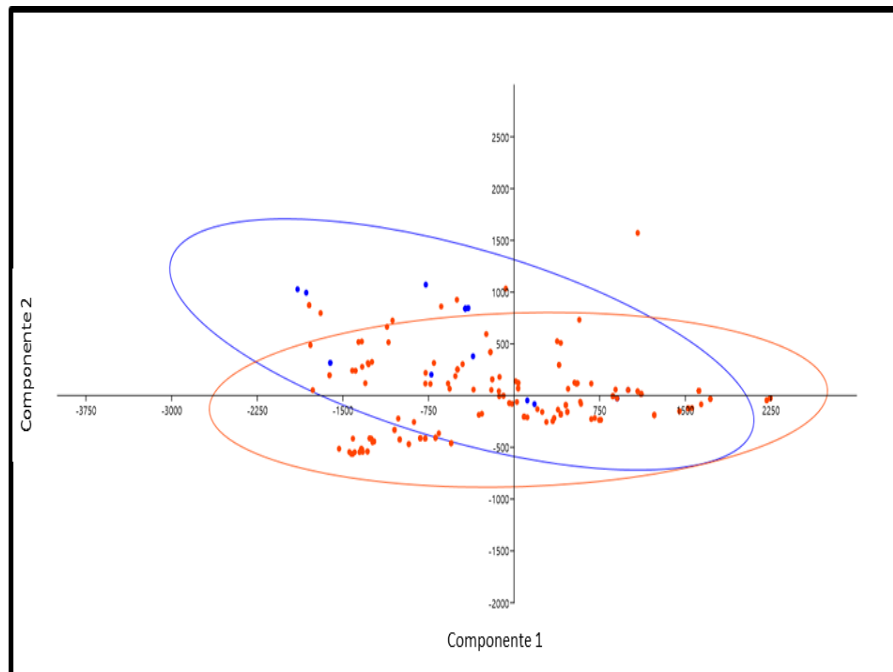


Figura. 11. Análisis de PCA para *Adelpha cytherea daguana* (color azul) y *Adelpha cytherea marcia* (color naranja) utilizando 20 variables de datos de WorldClim agrupados con elipsis al 95% de confianza (óvalos). El componente 1 explica un 84% mientras que el segundo componente un 10% de la varianza.

Discusión

Para la evaluación de los modelos de nicho, se logró identificar un buen ajuste al modelo debido a su valor de AUC, ya que fue cercano a 1. Esto demuestra un alto valor predictivo y un número de muestra considerable para la realización del modelamiento de nicho de cada especie.

Mediante el análisis realizado con MaxEnt, se definió la precipitación anual como el factor de mayor influencia para todas las especies analizadas en la predicción de nicho ecológico. Mientras que con el análisis de PCA, se identificaron las variables de precipitación en los meses más húmedos, más secos, más cálidos y más fríos de mayor influencia para definir el uso de nicho, presentando una excepción en el caso de la pareja de hermanas *A. iphiclus iphiclus* y *A. iphicleola iphicleola* que cuentan con el factor de altura como influyente, aunque no fue el de mayor importancia.

De acuerdo con las investigaciones, las especies de *Adelpha* se encuentran en una gran variedad de zonas de vida y microhábitats, sin embargo, se respalda que el grupo posee una mayor riqueza de especies en los bosques húmedos, mientras que en relación al aumento en altitud disminuye la riqueza de estas (Willmott, 2003), por lo que la influencia de los dos factores de precipitación y altura en el análisis de su nicho es una cualidad que caracteriza a este grupo. También las mariposas diurnas suelen estar relacionadas a la variación estacional de su ambiente, por eso la presencia suele estar limitada a una temporada específica durante el año (Scott y Epstein, 1987). Muchas especies alcanzan su máxima abundancia de adultos durante la estación húmeda en regiones tropicales (Wolda, 1988), debido a la abundancia de follaje nuevo, rico en nutrientes para su estado larval.

En cuanto al factor de altura, los registros en nuestro país concuerdan con la literatura al decir que el género se encuentra desde 0 a los 3000 m.s.n.m. (Wolda, 1987). Este dato se respalda mediante la revisión de los datos de altitud de los especímenes colectados en las tres colecciones entomológicas.

El análisis de modelado de nicho para el caso de las especies hermanas y subespecies demostró que tienden a traslapar y sobreponer el uso sus nichos dado que evolutivamente son muy cercanas y continúan utilizando recursos similares (Peterson, 2011), aunque de igual manera mostraron una diferencia significativa en el uso de nicho a pesar de su cercanía. La mayoría de los casos de las especies hermanas en estudio no suelen compartir su patrón de alas, por lo que el traslape de nicho puede no ser un factor de competencia para ellas, sino que pueden coexistir por el aprovechamiento de diferentes recursos (Peterson, 2011). Mientras que especies que presentan un patrón idéntico, requieren una limitante tal como la separación de uso de nicho con factores reproductivos, utilización de diferentes recursos o diferencia altitudinal.

En el caso del par de hermanas, *A.iphiclus iphiclus* y *A. iphicleola iphicleola* y las subespecies *A. cytherea daguana* y *A. cytherea marcia* tiene un patrón muy similar en sus alas, por lo que la sobreposición y el traslape de sus nichos respectivamente, pueden estar condicionados a un menor tiempo de divergencia o a diferencias altitudinales que demuestran que no necesariamente existe un traslape geográfico, ya que para *A.iphiclus iphiclus* se registra una máxima altitud de 2000 m.n.s.m. mientras que para *A.iphicleola.iphicleola* una de 1500m.s.n.m. Y en el caso de *A. cytherea daguana* se registra 1500 m.s.n.m. y para *A.cytherea marcia* 900 m.s.n.m. como máximo (Willmott, 2003).

En el caso de *Adelpha basiloides*, se analizó como una especie de forma individual, pues siempre fue considerada como una sola especie, hasta su reciente estudio genético que apuntó a que podría ser lo contrario. Con el análisis de conglomerados, fue posible observar la separación de los dos grupos taxonómicos, lo que respalda el análisis del especialista Daniel Janzen en 2017. El modelaje de nicho reveló un comportamiento diferente a los casos de las otras especies analizadas que también poseen una comprobación genética.

Mediante el análisis de componentes principales de los datos de *A. basiloides*, se demostró tener un uso de nicho significativamente diferente en las dos agrupaciones identificadas y además estar aún más separados que en el caso de las especies hermanas y subespecies, ya que estas mostraron tener un traslape o sobreposición en cuando al uso de sus nichos; aunque de igual manera demostraron tener uso de nicho diferente. Esto proporciona la evidencia ecológica de que la especie en estudio podría estar presentando más procesos de divergencia que algunas de las especies hermanas y subespecies de su género.

El uso de nicho separado podría estar ligado al reforzamiento del aislamiento reproductivo (Ortiz-Barrientos & Noor, 2004), donde las barreras prezigóticas actúan como mecanismo para la separación reproductiva de las especies (Orr & Presgraves, 2000), ya que, al poseer el mismo patrón en sus alas, en el caso de *A. basiloides*, es requerido un método que las aisle para evitar la hibridación, lo que puede implicar un aislamiento mecánico, donde los genitales de ambas especies hayan divergido haciendo que su cópula sea incompatible (Seehausen & Alphen, 2000).

También en *A.basiloides* puede revelar un claro ejemplo de especiación simpátrica (Berlocher & Feder, 2002; Templeton, 1989), pues los dos grupos descritos por análisis de conglomerados no difieren en distribución geográfica (Fig.2.C) donde el clado identificado con el número uno se distribuye a lo largo del país, mientras que el clado número dos se localiza en la

parte central y sur, describiéndola como una especie críptica que habita en nuestro país. Esto aumenta la lista de especies que no cuentan con diferencias morfológicas para su identificación, donde podemos encontrar la lagartija *Anolis polylepis* y las mariposas *Perichares philetus*, *Astraptes fulgerator* entre otras muchas identificadas para Costa Rica.

El traslape de nichos es la tendencia que suelen presentar las especies cercanas en la literatura, lo que confirma el conservadurismo de nicho (Peterson , 2011), donde se especifica que las especies con divergencia relativamente reciente conservan el uso de su nicho, no presentando una separación significativa hasta el paso de largos periodos de tiempo con nuevas divergencias en las especies; dado este hecho, se considera que *Adelpha basiloides* se encuentra evolutivamente más separada que algunas de las hermanas y subespecies en su propio grupo.

El conservadurismo de nicho es una tendencia de las especies a conservar aspectos de su nicho fundamental en el tiempo, que puede tener una variedad de causas a diferentes escalas espaciales y temporales, (Wiens & Graham, 2005). Algunas de sus causas podrían ser: selección natural, flujo génico, pleiotropía y falta de variabilidad genética (Wiens 2004); sin embargo, pueden reducirse a otra causa común: la especialización evolutiva de una especie o clado a un régimen climático particular que limite su dispersión. El modelado de nichos puede utilizarse para comprobar si los factores climáticos limitan la distribución de las especies; en el caso de *Adelpha* se mostró que el factor más influyente es la precipitación.

Al ser los regímenes de lluvia tan significativos para el grupo *Adelpha*, es evidente relacionarlo con su posible vulnerabilidad ante los efectos que el cambio climático podría representar para su nicho ya que tenderían a desplazar sus rangos geográficos. También es importante considerar que la altura puede ser un factor limitante para la expansión del nicho de las especies, ya que una elevación de las temperaturas podría reducirlo hasta llegar al punto de su desaparición (Wiens & Graham, 2005). Actualmente, la temperatura incrementa a un ritmo tan acelerado que las capacidades adaptativas de las especies de flora y fauna no responden del mismo modo y puede crear una tendencia de desplazamiento de estas en lugar de adaptarse rápidamente para la tolerancia de las nuevas condiciones (Parmesan & Yohe 2003).

Finalmente, entre los mecanismos que definen si existe o no el conservadurismo de nicho para un grupo específico se encuentra la variabilidad genética, ya que de no existir dicha variabilidad en los rasgos que responden a la tolerancia hacia cambios en el entorno se ve fomentado el conservadurismo; por el contrario, existiendo esta variabilidad, la adaptación se impulsa en lugar del desplazamiento de su nicho ecológico (Geber & Griffen, 2003; Roff 1997).

Conclusión

Se considera que *Adelpha basiloides* puede tratarse de un conjunto de dos o más especies debido a que es posible identificar los dos clados en estudios ecológicos, ya que posee una separación aún mayor que algunas de las especies cercanas evolutivamente de su mismo género. Sin embargo, un factor geográfico puede no ser una explicación para la separación de uso de nicho, y se presenta la hipótesis de una separación reproductiva para estos dos clados, que les permita compartir zonas geográficas, pero continuar sus procesos de divergencia (Mavárez et al, 2006).

También es importante mencionar que el análisis con modelamiento de nicho permite la identificación de especies crípticas sin la utilización de análisis genéticos en laboratorio, con

análisis rápidos y de bajo costo; es un instrumento para describir las dinámicas ecológicas que presentan las diferentes especies en nuestro territorio, aumentando la lista de la biodiversidad que posee un área geográfica. Además, se quiere resaltar la importancia que tienen las colecciones de historia natural, por cuanto son una herramienta que puede desarrollar nuevas investigaciones con el esfuerzo de muestreo que se han realizado a lo largo de décadas en el país.

Referencias

- (2016). GBIF Backbone Taxonomy. GBIF Secretariat. Checklist Dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2017-06-10.
- Aiello, A. (1984). Adelpha (Nymphalidae): deception on the wing. *Psyche*, 91(1-2), 1-46.
- Aiello, A. (2006). Adelpha erotia erotia form " lerna"(Nymphalidae): Exploring a corner of the puzzle. *Journal-Lepidopterists Society*, 60(4), 181.
- Benito, H. R., & García-Barros, E. (2005). Distribución e intensidad de los estudios faunísticos sobre mariposas diurnas en la Península Ibérica e Islas Baleares (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Graellsia*, 61(1), 37-50.
- Berlocher, S. H., & Feder, J. L. (2002). Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy?. *Annual review of entomology*, 47(1), 773-815.
- 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.
- Geber MA, Griffen LR. 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. *Int. J. Plant Sci.* 164(Suppl.):21–42
- Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz, and A. Peterson. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol.* 19:497–503.
- Hijmans, R. J., L. Guarino, C. Bussink, P. Mathur, M. Cruz, I. Barrentes, and E. Rojas. 2004. DIVA-GIS. Vsn. 5.0. A geographic information system for the analysis of species distribution data. Manual available at <http://www.diva-gis.org>
- Hijmans, R. J., S. Cameron, J. Parra, P. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Clim.* 25:1965–1978
- Illoldi-Rangel, P., & Escalante, T. (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía*, 3, 7-12.
- Janzen, D. H. (1991). Historia natural de Costa Rica (No. 500.97286 C837I). Editorial de la Universidad de Costa Rica
- Mavárez, J., Salazar, C. A., Bermingham, E., Salcedo, C., Jiggins, C. D., & Linares, M. (2006). Speciation by hybridization in Heliconius butterflies. *Nature*, 441(7095), 868-871.

-
- New, T. R., Pyle, R. M., Thomas, J. A., Thomas, C. D., & Hammond, P. C. (1995). Butterfly conservation management. *Annual review of entomology*, 40(1), 57-83.
- Orr, H.A. y Presgraves, D.C. 2000. Speciation by postzygotic isolation: forces, genes and molecules. *Bioessays* 22: 1085-1094.
- Ortiz-Barrientos, D., Counterman, B. A., & Noor, M. A. (2004). The genetics of speciation by reinforcement. *PLoS biology*, 2(12), e416.
- Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 42137-42.
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817-827.
- QGIS Development Team, 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL: <http://qgis.osgeo.org>
- Roff DA. 1997. *Evolutionary Quantitative Genetics*. New York: Chapman and Hall. 493 pp.
- Scott, J. A. & M. E. Epstein. 1987. Factors affecting phenology in a temperate insect community. *The American Midland Naturalist*, 117: 103-118.
- Seehausen, O. y Van Alphen, J. 2000. Can sympatric speciation by disruptive sexual selection explain rapid evolution of cichlid diversity in Lake Victoria? *Ecol. Lett.* 2: 262-271
- Soberón, J. & A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1-10.
- Templeton, A.R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. En D. Otte y J.A. Endler (Eds.): *Speciation and its Consequences*. Pg:3-27. Sinauer, Sunderland, MA
- Wolda, H. 1987. Seasonality and the community. Pp. 69-95, en: Gee, J.H.R. y P.S. Giller (eds.). *Organization of communities, Past and present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 1-18
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.
- Willmott, K. R. (2003). *The genus Adelpha: its systematics, biology and biogeography*. Gainesville, FL: *Scientific Publishers*.