



**Coevolución entre *Heliconius* y *Passiflora*:
una búsqueda de evidencia desde su distribución geográfica y riqueza de especies**

Catalina Sofía Sánchez Melo

**Universidad del Rosario
Facultad de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia
2021**

**Coevolución entre *Heliconius* y *Passiflora*:
una búsqueda de evidencia desde su distribución geográfica y riqueza de especies**

Catalina Sofía Sánchez Melo

Tesis presentada como requisito para obtener el título de:

BIÓLOGA

Camilo Salazar, PhD

Nicol Rueda, PhD(c)

**Facultad de Ciencias Naturales
Biología
Universidad del Rosario
Bogotá, Colombia
2021**

Resumen

La diversificación adaptativa de las plantas y sus insectos herbívoros podría estar influenciada por procesos de coevolución. La relación biótica entre las mariposas *Heliconius* y sus plantas hospederas *Passiflora* ha sido estudiada desde sus aspectos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento. Sin embargo, no se ha estudiado si el grado de correlación geográfica entre sus distribuciones y riqueza es informativo respecto a su coevolución. Para esto, se modeló la riqueza y distribución de 165 especies de *Passiflora* y 34 de *Heliconius* en Colombia usando cuatro algoritmos diferentes. En ambos análisis se identificó la variable ambiental que mejor explica los patrones observados. Se comparó el patrón de distribución entre una especie monófaga *H.eleuchia* y sus plantas huésped y una olífaga *H.cydno* con sus 28 plantas huésped. El grado de solapamiento de *Passiflora* y *Heliconius* es bajo y está explicado por variables ambientales distintas –isotermalidad y estacionalidad de la precipitación, respectivamente—. Sin embargo, la variable más importante para la distribución de ambos grupos es el rango de temperatura anual. La distribución de *H.eleuchia* tiene una correlación más alta con sus plantas hospederas que la distribución de *H.cydno*, lo que es consistente con la monofagia y oligofagia de sus larvas, respectivamente. Otros factores ecológicos como la toxicidad merecen mayor atención como posibles factores que conllevan a coevolución. A escala geográfica se puede concluir que es probable que el patrón de diversificación de ambos géneros sea distinto ya que no comparten centros de riqueza y, por ende, no se trate de coevolución estricta.

Palabras clave

Heliconius, *Passiflora*, riqueza de especies, coevolución, análisis espacial, modelos de distribución de especies (SDMs)

Abstract

The adaptive diversification of plants and their herbivorous insects could be influenced by coevolutionary processes. The biotic relationship between *Heliconius* butterflies and their host plants *Passiflora* has been studied from its morphological, physiological, and behavioural aspects. However, whether the degree of geographic correlation between their distributions and richness is informative regarding their coevolution has not been documented. To do this, I modelled the richness and distribution of 165 *Passiflora* and 34 *Heliconius* species in Colombia using four different algorithms. In both analyses, the environmental variable that best explains the observed patterns was identified. I compared the distribution pattern between a monophagous species *H.eleuchia* and its host plants and the oligophagous *H.cydno* with its 28 host plants. I found that the degree of overlap of *Passiflora* and *Heliconius* is low, and its richness is explained by different environmental variables –isothermality on the former and seasonality of precipitation on the latter–. Nevertheless, the most important variable for the distribution of both groups is the annual temperature range. The distribution of *H.eleuchia* has a higher correlation with its host plants than the distribution of *H.cydno*, which is consistent with the monophagy and oligophagy of its larvae, respectively. Other ecological factors such as toxicity deserve more attention as potential drivers of coevolution. On a geographical scale, it can be concluded that the pattern of diversification of both genera is likely to be different. Furthermore, since they do not share species richness hotspots, my results are not compatible with a strict coevolution scenario.

Keywords

Heliconius, *Passiflora*, species richness, coevolution, spatial analysis, Species distribution models (SDMs)

Introducción

El papel de la coevolución en el origen y mantenimiento de la diversidad de especies ha sido ampliamente documentado (Agrawal & Zhang, 2021; Ehrlich & Raven, 1964; Hembry et al., 2014; Ricklefs, 2010; Thompson, 2005). Particularmente, se ha encontrado que la diversificación adaptativa de las plantas y sus insectos herbívoros estaría influenciada por su coevolución (Leimu et al., 2012; Suchan & Alvarez, 2015). Los higos (*Ficus spp.*) y sus avispas polinizadoras (Agaonidae) constituyen quizás el caso más estrechamente asociado que se conoce (Berg & Wiebes, 1992). Se ha propuesto que la diversificación de estos linajes es producto de la coevolución, en sentido estricto, entre pares de especies asociadas en relaciones altamente específicas y uno a uno. Sin embargo, estudios existentes ponen en duda la generalidad de esta proposición (Machado et al., 2005). Otro ejemplo clásico –pero tampoco impecable– de este fenómeno evolutivo se da entre las mariposas *Heliconius* (Lepidóptera: Nymphalidae) y sus plantas hospederas *Passiflora* (Benson et al., 1975; Brown, 1981; Ehrlich & Raven, 1964; Fordyce, 2010; Futuyma & Slatkin, 1983; Gilbert, 1975, 1982; Ossowski, 2002).

Ambos grupos son ampliamente diversos en la región neotropical y tienen su centro de diversidad en los Andes ecuatorianos y colombianos (Bonilla, 2014; Ocampo Pérez, 2007; Rosser et al., 2012). En Colombia, se han registrado 34 especies para *Heliconius* y 167 especies para *Passiflora* (Aguirre-Morales et al., 2016; Hernández & Bernal, 2000; Jiggins & Lamas, 2017; Ocampo Pérez, 2007; Rosser, 2012). La coevolución entre estos grupos ha sido estudiada desde sus aspectos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento (Benson et al., 1975; Darragh et al., 2019; de Castro et al., 2017; Gilbert, 1975, 1982; Kemp, 2019; J. T. Smiley, 1985). Por un lado, se sabe que *Heliconius* utiliza de forma restrictiva las especies del género *Passiflora* como planta huésped (Benson, Brown & Gilbert, 1975) de donde secuestra u obtiene los precursores para generar su toxicidad (de Castro et al., 2017). Esto junto con los patrones de coloración constituyen la señal mimética que contribuye a evitar la depredación por parte de las aves (González-Rojas, 2021). Algunas de estas mariposas son olífagas ecológicas por lo que pueden alimentarse de varias especies de este género, mientras que otras son monófagas y su dieta depende completamente de ciertas especies de *Passiflora* (J. Smiley, 1978). Adicionalmente, han evolucionado para “burlar” las estrategias que estas plantas usan para protegerse de la herbivoría (Gilbert, 1982). De hecho, algunas investigaciones indican que *H.erato* logra distinguir entre diferentes formas de hojas y reconocer las pasifloras más abundantes dentro del hábitat (Dell’Aglío et al., 2016).

Por otro lado, *Passiflora* ha desarrollado una amplia gama de estrategias para evitar la depredación de *Heliconius* (Gilbert, 1982). Por ejemplo, la evolución de diversas formas de sus hojas, presencia de puntos amarillos que mimetizan huevos de *Heliconius*, la presencia de nectarios extraflorales que atraen hormigas que se comen las larvas de las mariposas, tricomas como defensa física y la evolución de defensas químicas contra sus herbívoros (Gilbert, 1982). Muchas de las anteriores características de *Passiflora* y *Heliconius* han sido reportadas a lo largo de la distribución geográfica de estos dos géneros (Brown, 1981; Jiggins & Lamas, 2017; Ocampo Pérez, 2007) sugiriendo que estos grupos han sufrido radiación adaptativa y especiación paralela (de Castro et al., 2017). Sin embargo, no se han llevado a cabo investigaciones que permitan evidenciar si la riqueza de estos géneros y la distribución geográfica de sus especies están correlacionadas espacialmente como una señal indirecta de la presencia de coevolución.

Abordar este interrogante permitirá aportar al conocimiento de las variables ambientales que moldean la distribución de ambos géneros, así como brindar información relevante para la planeación de zonas de protección de alta riqueza y diversidad de estos organismos. Por tanto, esta investigación busca dar respuesta a la pregunta: ¿se puede inferir algún patrón espacial que contribuya a documentar la coevolución entre *Heliconius* y *Passiflora*? Para responder a esta pregunta, se recopiló una base de datos de ocurrencias de especies de *Heliconius* y *Passiflora* y datos ambientales para: (a) establecer si hay correlación geográfica a escala regional entre la riqueza de estos géneros en Colombia, (b) modelar la distribución geográfica de una especie de *Heliconius* especialista (*H.eleuchia*) y una generalista (*H.cydno*) con sus respectivas plantas huésped, (c) determinar si hay diferencias en la correlación espacial entre estas dos especies de *Heliconius* y sus respectivas plantas huésped, y (d) establecer si hay correlación en la importancia de las variables climáticas para la distribución de las especies modeladas.

Métodos

Obtención y limpieza de los datos

Las bases de datos de presencias para el género *Heliconius* se obtuvieron del Grupo de Genética Evolutiva de la Universidad del Rosario y la base de datos de Rosser (2012). Los registros de presencias para las plantas huésped se obtuvieron de tres fuentes principales: la red de datos Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org, 2021), bases de datos obtenidas del Herbario Nacional de Colombia y el Grupo de Ecología Funcional y Ecosistémica (EFE) de

la Universidad del Rosario. Adicionalmente, se realizaron seis salidas de campo a Santa María y Otanche (Boyacá), Tena y La Vega (Cundinamarca), Montañitas y Buenaventura (Valle del Cauca), para complementar registros biológicos de ambos géneros (figura 1). Para los especímenes con coordenadas faltantes, se utilizó el método del punto de radio para asignar una posición cercana a la descripción de la localidad (Wieczorek et al., 2004). Sin embargo, no fueron georreferenciados registros de baja calidad (es decir, aquellos con descripciones vagas como divisiones políticas o con información dudosa).

Determinación de la riqueza de especies

Se utilizaron tres métodos para el cálculo de la riqueza de especies: (i) “*point to grid*” (Schmitt et al., 2017), (ii) modelamiento de la riqueza a partir de modelos de distribución de cada especie (en inglés: SSDM; Schmitt et al., 2017), y (iii) a partir de los polígonos de cada especie (Daru et al., 2020). Con el fin de verificar si la riqueza está sesgada por el muestreo también se calculó la riqueza usando el método de rarefacción (Willis, 2019). Para el primer método y la rarefacción se utilizó el software *DIVA-GIS* (v.7.5) (Hijmans et al., 2012), para el segundo se implementó el paquete *SSDM* (Schmitt et al., 2017) en el software R (v.3.6.2) y para el tercero se utilizaron los paquetes *rangeBuilder* (Title, 2019) y *phyloregion* (Daru et al., 2020) en el software R. La riqueza fue calculada a una resolución de 5 km. Los mapas resultantes fueron graficados en QGIS (v.3.10) (QGIS.org, 2021).

Modelado de las distribuciones espaciales

Primero, se usó el “pipeline” de (Assis, 2020) para reducir el efecto de autocorrelación espacial en cada una de las bases de datos de ocurrencias. Segundo, se generó una segunda base de datos de pseudoausencias para cada especie siguiendo las recomendaciones de (Lake et al., 2020). Tercero, se descargaron las 19 variables climáticas de CHELSA (Karger et al., 2017) a una resolución de 1km y altitud como variable topográfica (Jarvis et al., 2008). Cuarto, se eliminaron las variables con mayor autocorrelación. Para esto se calculó una correlación de Pearson y el factor de inflación de la varianza (en inglés VIF) (Dormann et al., 2013) utilizando el paquete *HH* en R (Heiberger, 2020). Las variables seleccionadas por este procedimiento fueron: isotermalidad, rango de temperatura anual, precipitación anual, estacionalidad de la precipitación y altitud.

Posteriormente se modeló la distribución de las especies usando las bases de datos anteriores y las capas ambientales. Se corrieron modelos individuales (en inglés SDMs) usando

cuatro algoritmos: (1) “Generalized linear models” (en inglés GLM) (McCullagh & Nelder, 1989), (2) “Generalized Boosting Models” (en inglés GBM) (Friedman et al., 2000; Ridgeway, 1999), (3) “Maximum Entropy Models” (en inglés MAXENT)(Phillips et al., 2017) y (4) “Artificial neural network” (en inglés ANN) (Basheer & Hajmeer, 2000) en el paquete *SSDM* (Schmitt et al., 2020) en R (v.4.0). Cada algoritmo fue corrido 10 veces. En cada corrida, los modelos fueron calibrados usando el 75% de la ocurrencia de los datos y su exactitud fue evaluada con el restante 25%. Luego se creó un modelo ensamblado (en inglés ESDM) para cada especie promediando los SDMs individuales. Los modelos fueron evaluados con “Receiver Operating Characteristic” (ROC) dada el “Area Under the Curve” (AUC) y con el “True Skill Statistic” (TSS) (Allouche et al., 2006). Se crearon los mapas de distribución potencial con el software QGIS (v.3.4.4). Los modelos de las especies de *Heliconius* fueron tomados de (in press Rueda et al., 2021).

Importancia de las variables ambientales para la distribución y para la riqueza

La importancia de las variables para la distribución de las especies se estimó mediante un proceso de aleatorización, donde SSDM calculó la correlación entre una predicción utilizando todas las variables y una predicción donde la variable independiente que se está probando se elimina aleatoriamente; esto se repitió para cada una de las cinco variables. El cálculo de la importancia relativa se realizó restando a 1 la correlación calculada. Las sustracciones más altas son los mejores predictores del modelo (Thuiller et al., 2009). Se calculó la importancia relativa media para cada una de las cinco variables ambientales para el género *Passiflora* y sus medianas se compararon con la prueba de rangos con signo de Wilcoxon. Este resultado fue comparado con las variables más relevantes para *Heliconius* calculados en Rueda et al. (in press, 2021).

En la evaluación de la importancia de las variables de la riqueza de especies se usaron cuatro algoritmos de *machine learning* para generar modelos correlativos. Luego se creó un ensamblaje de la predicción tanto para la riqueza de *Heliconius* como para la riqueza de *Passiflora* en Colombia, y a partir de estos se identificó la variable que mejor explica cada una. Para esto, se siguió el “pipeline” propuesto por (Paz et al., 2021). Los cuatro algoritmos utilizados fueron: *Random Forests* (Liaw & Wiener, 2002), *Neural Network* (Venables. Bill & Ripley, 2002), *Support Vector Machines* (Karatzoglou et al., 2004) y *Generalized Linear Model* (McCullagh & Nelder, 1989). Los modelos fueron construidos con el paquete de R caret (v.6.0-86) (Kuhn et al., 2021), y se utilizó la función varImp para computar la variable más importante.

Análisis de correlación

La correlación espacial de la riqueza entre los dos géneros se calculó utilizando la riqueza de especies calculada a partir de los polígonos de las especies. Se siguió el “pipeline” propuesto por (Rochette, 2018) donde se implementó un enfoque basado en la superposición entre ambos mapas de riqueza (*Heliconius* y *Passiflora*) estimando la proporción de píxeles que se superponen entre ambos mapas y calculando una correlación de Pearson. Estos mapas están a la misma resolución (5 km). Con esta aproximación se obtuvo un valor global de correlación entre los géneros, así como un mapa de la distribución de los coeficientes de correlación. Para calcular la correlación entre las especies de *Heliconius* seleccionadas (monófaga y polífaga) y sus plantas hospederas se llevó a cabo el mismo procedimiento anteriormente descrito. En total se calculó la correlación entre 30 pares de mariposa – planta y la riqueza de ambos géneros (anexo 1).

Resultados

Obtención y limpieza de los datos

Se colectaron 16.168 registros biológicos –de los cuales 93 se obtuvieron en las salidas de campo– para *Passiflora* en Colombia que corresponden a 169 especies. Para las mariposas se utilizaron 3049 registros (in press Rueda et al., 2021) que corresponden a 34 especies. Las referencias de los reportes de alimentación para *H.cydno* y *H.eleuchia* se encuentran en el anexo 2.

Determinación de la riqueza de especies

En el análisis de riqueza los tres métodos fueron consistentes. Se encontró que el centro de riqueza para *Passiflora* está sobre los andes colombianos (figura 2A), específicamente sobre el magdalena medio, el flanco oriental de la cordillera occidental, el piedemonte occidental de la cordillera oriental y toda la cordillera central. Por el contrario, la riqueza de *Heliconius* se concentra sobre el piedemonte de la cordillera oriental desde la Macarena hasta el límite de Colombia en el Putumayo (figura 2B). Particularmente, los modelos predicen otras zonas que contienen las condiciones adecuadas para ambos géneros (ej. Chocó biogeográfico). El método de rarefacción confirma que no hay sesgo muestral dado que recupera las mismas zonas geográficas (anexo 3).

Modelado de las distribuciones espaciales e importancia de las variables ambientales

Se modelaron las especies que tenían ≥ 20 registros biológicos. En total 165 especies de *Passiflora* fueron modeladas. En todos los modelos de distribución se predice un área mayor

de la actualmente conocida y la Orinoquía resalta como una región poco ocupada por ambos métodos que podría ser causada por falta de muestreo. Todos los modelos obtuvieron un buen ajuste (ROC mayor a 0.9). El algoritmo con mejor desempeño para *Passiflora* fue GBM (figura 3A). Todos los mapas de distribución pueden ser encontrados en el siguiente link: <https://drive.google.com/drive/folders/1vE8oCVHsdcKvJmJCEeXLwfiDcIPJHaUw?usp=sharing>. La variable ambiental más importante para la distribución de *Passiflora* fue el rango de temperatura anual (figura 4A) mientras que para su riqueza fue la isothermalidad (figura 4B). El anexo 4 muestra los valores de importancia de cada variable para la riqueza y el valor de R^2 para el modelo construido. En cuanto a la distribución espacial de las plantas hospederas de *H.eleuchia*, se puede observar que *P.tica* es más restringida que la de *P.macrophylla*, encontrándose mayor solapamiento de esta última con la mariposa (figura 5A). Por otro lado, la distribución de las plantas hospederas de *H.cydno* tienen distribuciones más heterogéneas y varían en extensión (figura 5B).

Análisis de correlación

El valor de correlación total de la riqueza evaluada con polígonos convexos es de 19.11%. La distribución de esta correlación se muestra en la figura 6 donde se observan tres patrones: regiones donde no hay correlación (zonas blancas), regiones de correlación inversa donde uno de los género es mayor que la del otro (zonas rojas) y una zona de correlación positiva donde ambos presentan riqueza similar (zonas verdes). Por ejemplo, la mayor riqueza de *Heliconius* en el piedemonte de la cordillera Oriental no corresponde con un área de alta riqueza en *Passiflora* (figura 6). Al comparar las correlaciones entre cada par mariposa - planta la variación dentro de los valores de correlación de *H.cydno* es bastante marcada, donde hay casos de alta y baja correlación (Figura 7 A, B, C), mientras que *H.eleuchia* tiene valores altos de correlación con sus dos plantas hospederas (figura 7 A, D).

Discusión

Los modelos de distribución de la riqueza para *Passiflora* (Aguirre-Morales et al., 2016; Ocampo Pérez, 2007) y *Heliconius* (Rosser et al., 2012; Rosser, 2012) presentados aquí son congruentes con las áreas de alta riqueza reportadas en estos estudios. Adicionalmente, otras investigaciones han reportado también una alta riqueza de vertebrados, plantas e invertebrados para estas mismas zonas (Davies & Buckley, 2011; Fenker et al., 2014; Gouveia et al., 2013; Guedes et al., 2018; Kreft & Jetz, 2007; Mendoza & Arita, 2014; Mullen et al., 2011; Pearson & Carroll, 2010; Vallejos-Garrido et al., 2017). Sin embargo, llama la atención que los centros

de riqueza (rojo intenso; figura 2) de ambos grupos no presentan un alto solapamiento, sugiriendo que factores bióticos y/o abióticos diferentes pueden estar moldeando la concentración de especies en estas mariposas y sus plantas hospederas. Por ejemplo, el mimetismo y la hibridación son fenómenos importantes en *Heliconius* que han promovido su diversificación (Bates, 1862; Mavárez et al., 2006). En *Passiflora*, la diversidad de hábitats en los Andes –1000-5400 m– (Acevedo & Currie, 2003; Cuesta et al., 2017; Hawkins & Porter, 2003; Kreft & Jetz, 2007; Ocampo Pérez, 2007) y sus relaciones coevolutivas con otros organismos –incluyendo hormigas protectoras, herbívoros, polinizadores y comunidades de plantas (Apple & Feener, 2001; Bernays & Chapman, 1994; Endress, 1996; Gilbert, 1982; Lindberg & Olesen, 2001)– pudieron haber sido determinantes para su diversificación (ej. Subgénero Tacsonia y el colibrí *Ensifera ensifera*).

En general, el desempeño de todos los algoritmos para el modelado fue alto y coincide con otros estudios donde el ensamblaje es el enfoque más preciso (figura 3B, in press Rueda et al., 2021). Aunque se observó una alta correlación entre la distribución de *H.eleuchia* y sus dos plantas hospederas, esta fue mayor en *P.macrophylla*. Esto se debe a que esta especie de *Passiflora* se co-distribuye con todas las subespecies de *H.eleuchia*, mientras que *P.tica* parece estar más correlacionada únicamente con la subespecie *H.eleuchia eleuchia* en centroamérica (anexo 5.1 y 5.2). Este patrón encontrado es consistente con la presencia de monofagia de *H.eleuchia*. Así mismo, aunque en su rango de distribución *H.eleuchia* se encuentra con otras *Passiflora* (ej. *Passiflora* en Colombia vs. *H.eleuchia*, anexo 5.3), el hecho de que no se alimente de ellas podría deberse a una menor abundancia de estas plantas y a su capacidad para digerir y metabolizar las concentraciones de glucósidos cianogénicos presentes en las mismas (de Castro et al., 2017). En particular, especies de *Heliconius* como *H.eleuchia* pertenecientes al clado sara-sapho, tienden a secuestrar más que a bio-sintetizar glucósidos cianogénicos, principalmente del subgénero de *Passiflora* denominado *Astrophea* (de Castro et al., 2017; Sculfort et al., 2020). Esto podría explicar su monofagia y su correlación geográfica con estas plantas, dado que se esperaría que una especie que no puede bio-sintetizar toxinas se especialice en adquirirlas de una planta en particular y sea menos flexible en utilizar otras.

Por el contrario, la especie *H.cydno* muestra un patrón diferente al poder hacer uso de varias plantas huésped, lo que podría estar asociado a su oligofagia (Beccaloni, 2008; Bernays & Chapman, 1994). En efecto, podría pensarse que a pesar de aplicar ambas estrategias –secuestro y biosíntesis– esta especie tiende a bio-sintetizar glucósidos cianogénicos más que a

secuestrarlos (de Castro et al., 2017; Sculfort et al., 2020). Entonces, no necesitaría mantener relaciones tan estrechas con sus plantas huésped como *H.eleuchia*. Lo anterior, se evidencia en lo variadas que son sus correlaciones ya que podría obtener precursores de síntesis de glucósidos cianogénicos a partir de varias especies de *Passiflora* o sintetizar *de novo* en caso de ser necesario. En todo caso, un insecto olfago utilizaría en mayor medida especies de plantas con las que co-ocurra y tenga alta disponibilidad en el hábitat (Wiklund, 1974). Además, hay un fuerte componente geográfico en las correlaciones de *H.cydno* con sus plantas hospederas; la distribución de *P.costaricensis* se solapa en una considerable porción de su distribución con *H.cydno* lo que se traduce en un mayor valor de correlación (anexo 6.1). Mientras que en otros casos, como el de *P.alata*, aunque su distribución se solapa con la de la mariposa, esta se amplía a zonas de la Amazonía donde *H.cydno* no se encuentra, causando así que el valor de la correlación sea muy bajo (anexo 6.2). La única correlación negativa aquí reportada se debe al no solapamiento de *P.laurifolia* con *H.cydno* (anexo 6.3); esto podría indicar que el reporte de esta especie como planta hospedera de *H.cydno* necesita ser verificado.

La variable más importante para la distribución de las especies de pasifloras fue el rango de la temperatura anual que, era de esperarse, coincidiera con lo reportado para las especies de *Heliconius* (in press Rueda et al., 2021) ya que ambos géneros se distribuyen a lo largo del neotrópico. Interesantemente, las variables más importantes para la distribución de la riqueza de cada género no coinciden. La riqueza del género *Passiflora* es fuertemente influenciada por la isothermalidad, la cual es más alta en la región andina con respecto a la Orinoquía y la Amazonía. Esto quiere decir que en la región andina se pueden experimentar cambios bruscos de temperatura durante el día pero se mantiene constante a lo largo del año (O'donnell & Ignizio, 2012). Esto sugiere que un gran número de especies de *Passiflora* no soportan cambios de temperatura a largo plazo. Mientras que para la riqueza de *Heliconius*, como lo reporta Rueda et al. (2021), la estacionalidad de la precipitación es la variable más importante. Esto puede deberse a que la mayoría de especies del género de mariposas se encuentran a lo largo del piedemonte de la cordillera oriental donde las altas y constantes precipitaciones son propias de esta zona. Estos hallazgos concuerdan con la hipótesis de la dinámica de agua y energía que argumenta que la riqueza de especies incrementa en lugares donde ambas variables son constantes (Hawkins & Porter, 2003).

En conclusión, aún con la evidencia registrada en esta investigación, la supuesta coevolución entre *Heliconius* y *Passiflora* aún no está completamente resuelta, aunque se

encontró evidencia suficiente para sugerir que no se trata de un proceso estricto entre cada linaje de ambos géneros. Ya que la coincidencia entre los centros de riqueza es baja, es probable que el patrón de diversificación de ambos géneros sea distinto. A futuro, resta expandir la evaluación de riqueza, distribución y correlación realizada en este artículo a todas las especies del género *Heliconius* para confirmar esto. Asimismo, se recomienda evaluar capas microclimáticas, además de experimentos de preferencia de oviposición, alimentación y trasplante para confirmar los patrones aquí observados con más especies del género como se ha realizado en otros casos particulares (Giraldo et al., 2008; Merrill et al., 2013).

Además, en *Passiflora* se ha reportado un alto peligro de conservación de algunas especies (Hernández & García, 2006; Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), 2020) donde el 84% de las especies presenta algún grado de amenaza, 26% de ellas están en peligro de crítico (CR), 17% en peligro de extinción (EN) y el resto son vulnerables (VU) (Bonilla, 2014). El presente trabajo sienta las bases para la planeación de zonas de protección de alta riqueza y diversidad de los géneros *Heliconius* y *Passiflora* en Colombia así como otras estrategias de conservación pertinentes para este caso. También, se recomienda hacer seguimiento poblacional espacial y temporal a largo plazo a las especies para poder comparar los patrones de distribución y riqueza actuales con los aquí analizados y evitar casos como el de *P.lehmanii* que, luego de la Real Expedición Botánica, se declaró extinta y luego de 230 años se reportó nuevamente.

Agradecimientos

Agradezco al Fondo para la Financiación de Trabajos de Grado de la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad del Rosario. También al Herbario Nacional de Colombia y el Grupo de Ecología Funcional y Ecosistémica (EFE) de la Universidad del Rosario por sus aportes a las bases de datos de este proyecto. Un agradecimiento especial a Hernán Bernal por su apoyo en la revisión taxonómica de las pasifloras y en las salidas de campo.

Referencias bibliográficas

- Acevedo, D., & Currie, D. (2003). Does Climate Determine Broad-Scale Patterns of Species Richness? A Test of the Causal Link by Natural Experiment on JSTOR. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6). <https://www.jstor.org/stable/3697428>
- Agrawal, A. A., & Zhang, X. (2021). The evolution of coevolution in the study of species interactions. *Evolution*, 75(7), 1594–1606. <https://doi.org/10.1111/EVO.14293>
- Aguirre-Morales, A. C., Bonilla-Morales, M. M., & Caetano, C. M. (2016). Evaluación de la diversidad y patrones de distribución de Passiflora subgénero Astrophea (Passifloraceae) en Colombia. Un reto para la investigación taxonómica, florística y de conservación de las especies. *Acta Agronomica*, 65(4). <https://doi.org/10.15446/acag.v65n4.51444>
- Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Apple, J. L., & Feener, D. H. (2001). Ant visitation of extrafloral nectaries of Passiflora: The effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia*, 127(3), 409–416. <https://doi.org/10.1007/S004420000605>
- Assis, J. (2020). *R Pipelines to reduce the spatial autocorrelation in Species Distribution Models*. <https://Github.Com/Jorgeassis/SpatialAutocorrelation>.
- Basheer, I. A., & Hajmeer, M. (2000). Artificial neural networks: Fundamentals, computing, design, and application. *Journal of Microbiological Methods*, 43(1), 3–31. [https://doi.org/10.1016/S0167-7012\(00\)00201-3](https://doi.org/10.1016/S0167-7012(00)00201-3)
- Bates, H. W. (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley (Lepidoptera : Heliconidae). *Transactions Ofthe Linnean Society of London*, 23, 495–496.
- Beccaloni, George. (2008). Catalogue of the hostplants of the neotropical butterflies. *Monografías 3ercer Milenio*, 8(January), 536.
- Benson, W. W., Brown, K. S., & Gilbert, L. E. (1975). Coevolution of Plants and Herbivores: Passion Flower Butterflies. *Evolution*, 29(4), 659. <https://doi.org/10.2307/2407076>

- Berg, C. C., & Wiebes, J. T. (1992). *African fig trees and fig wasps*. North-Holland.
- Bernays, E. A., & Chapman, R. F. (1994). *Host-plant selection by phytophagous insects*.
- Bonilla, M. M. (2014). Biogeografía y morfología de las Passifloraceae (Subg. Tacsonia, Rathea y Manicata). *Universidad Nacional de Colombia*, 101.
- Brown, K. S. Jr. (1981). The Biology of Heliconius and Related Genera. *Annu. Rev. Entomol.*, 26. www.annualreviews.org/aronline
- Cuesta, F., Muriel, P., Llambí, L. D., Halloy, S., Aguirre, N., Beck, S., Carilla, J., Meneses, R. I., Cuello, S., Grau, A., Gámez, L. E., Irazábal, J., Jácome, J., Jaramillo, R., Ramírez, L., Samaniego, N., Suárez-Duque, D., Thompson, N., Tupayachi, A., ... Gosling, W. D. (2017). Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography*, 40(12), 1381–1394. <https://doi.org/10.1111/ECOG.02567>
- Darragh, K., Byers, K. J. R. P., Merrill, R. M., McMillan, W. O., Schulz, S., & Jiggins, C. D. (2019). Male pheromone composition depends on larval but not adult diet in *Heliconius melpomene*. *Ecological Entomology*, 44(3), 397–405. <https://doi.org/10.1111/EEN.12716>
- Daru, B. H., Karunarathne, P., & Schliep, K. (2020). phyloregion: R package for biogeographical regionalization and macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(11), 1483–1491. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13478>
- Davies, T. J., & Buckley, L. B. (2011). Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2414–2425. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2011.0058>
- de Castro, É. C. P., Zagobelny, M., Cardoso, M. Z., & Bak, S. (2017). The arms race between heliconiine butterflies and Passiflora plants – new insights on an ancient subject. *Biological Reviews*, 93(1), 555–573. <https://doi.org/10.1111/BRV.12357>
- Dell’Aglio, D. D., Losada, M. E., & Jiggins, C. D. (2016). Butterfly learning and the diversification of plant leaf shape. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4(JUL). <https://doi.org/10.3389/FEVO.2016.00081>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their

- performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. *Evolution*, 18(4), 586. <https://doi.org/10.2307/2406212>
- Endress, P. K. (1996). *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. 511.
- Fenker, J., Tedeschi, L. G., Pyron, R. A., & Nogueira, C. de C. (2014). Phylogenetic diversity, habitat loss and conservation in South American pitvipers (Crotalinae: Bothrops and Bothrocophias). *Diversity and Distributions*, 20(10), 1108–1119. <https://doi.org/10.1111/DDI.12217>
- Fordyce, J. A. (2010). Host shifts and evolutionary radiations of butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1701), 3735–3743. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2010.0211>
- Friedman, J., Hastie, T., & Tibshirani, R. (2000). Additive logistic regression: a statistical view of boosting (With discussion and a rejoinder by the authors). <https://doi.org/10.1214/Aos/1016218223>, 28(2), 337–407. <https://doi.org/10.1214/AOS/1016218223>
- Futuyma, D. J., & Slatkin, Montgomery. (1983). *Coevolution*. 555.
- GBIF.org. (2021). *Global Biodiversity Information Facility* . <https://www.gbif.org>.
- Gilbert, L. E. (1975). Ecological Consequences of a Coevolved Mutualism Between Butterflies and Plants. In *Butterflies and Plants* (pp. 210–240).
- Gilbert, L. E. (1982). The Coevolution of a Butterfly and a Vine. *Scientific American*, 247(2), 110–121. <https://doi.org/10.1038/SCIENTIFICAMERICAN0882-110>
- Giraldo, N., Salazar, C., Jiggins, C. D., Bermingham, E., & Linares, M. (2008). Two sisters in the same dress: *Heliconius* cryptic species. *BMC Evolutionary Biology* 2008 8:1, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-324>
- González-Rojas, M. F. (2021). *Intra and inter-specific communication in Heliconius*.
- Gouveia, S. F., Hortal, J., Cassemiro, F. A. S., Rangel, T. F., & Diniz-Filho, J. A. F. (2013). Nonstationary effects of productivity, seasonality, and historical climate changes on global amphibian diversity. *Ecography*, 36(1), 104–113. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0587.2012.07553.X>
- Guedes, T. B., Sawaya, R. J., Zizka, A., Laffan, S., Faurby, S., Pyron, R. A., Bérnills, R. S., Jansen, M., Passos, P., Prudente, A. L. C., Cisneros-Heredia, D. F., Braz, H. B., Nogueira, C. de C., & Antonelli, A. (2018). Patterns, biases and prospects in the

- distribution and diversity of Neotropical snakes. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 14–21. <https://doi.org/10.1111/GEB.12679>
- Hawkins, B. A., & Porter, E. E. (2003). Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology*, 28(6), 678–686. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2311.2003.00551.X>
- Heiberger, R. H. (2020). *Package “HH” Type Package Title Statistical Analysis and Data Display: Heiberger and Holland*. Springer.
- Hembry, D. H., Yoder, J. B., & Goodman, K. R. (2014). Coevolution and the diversification of life. *American Naturalist*, 184(4), 425–438. <https://doi.org/10.1086/677928>
- Hernández, A., & Bernal, R. (2000). Lista de Especies de Passifloraceae de Colombia. *Biota Colombiana*, 1(3), 320–335.
- Hernández, A., & García, N. (2006). *Libro rojo de plantas de Colombia: Las bromelias, las labiadas y las pasifloras* (Vol. 3).
- Hijmans, R. J., Guarino, L., & Mathur, P. (2012). *DIVA-GIS*. <http://www.geocities.com/SiliconValley/Network/2114/>
- Jarvis, A., Reuter, H. I., Nelson, A., & Guevara, E. (2008). *Hole-Filled SRTM for the Globe Version 4. CGIAR-CSI SRTM 90 m*. <https://Srtm.Csi.Cgiar.Org>.
- Jiggins, C. D., & Lamas, G. (2017). The Ecology and Evolution of Heliconius Butterflies. *The Ecology and Evolution of Heliconius Butterflies*. <https://doi.org/10.1093/ACPROF:OSO/9780199566570.001.0001>
- Karatzoglou, A., Hornik, K., Smola, A., & Zeileis, A. (2004). kernlab - An S4 package for kernel methods in R. *Journal of Statistical Software*, 11, 1–20. <https://doi.org/10.18637/JSS.V011.I09>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhrner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 1–20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kemp, D. J. (2019). Manipulation of natal host modifies adult reproductive behaviour in the butterfly *Heliconius charithonia*. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1910). <https://doi.org/10.1098/RSPB.2019.1225>
- Kreft, H., & Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(14), 5925–5930. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0608361104>

- Kuhn, M., Wing, J., Weston, S., Williams, A., Keefer, C., Engelhardt, A., Cooper, T., Mayer, Z., Kenkel, B., Benesty, M., Lescarbeau, R., Ziem, A., Scrucca, L., Tang, Y., Candan, C., & Hunt, T. (2021). *Package "caret" Title Classification and Regression Training*.
- Lake, T. A., Runquist, R. D. B., & Moeller, D. A. (2020). Predicting range expansion of invasive species: Pitfalls and best practices for obtaining biologically realistic projections. *Diversity and Distributions*, 26(12), 1767–1779.
<https://doi.org/10.1111/DDI.13161>
- Leimu, R., Muola, A., Laukkanen, L., Kalske, A., Prill, N., & Mutikainen, P. (2012). Plant-herbivore coevolution in a changing world. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 144(1), 3–13. <https://doi.org/10.1111/J.1570-7458.2012.01267.X>
- Liaw, A., & Wiener, M. (2002). *Classification and Regression by randomForest* (Vol. 2, Issue 3). <http://www.stat.berkeley.edu/>
- Lindberg, A., & Olesen, J. (2001). The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology*, 17(2), 323–329. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001213>
- Machado, C. A., Robbins, N., Gilbert, M. T. P., & Herre, E. A. (2005). Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(suppl 1), 6558–6565.
<https://doi.org/10.1073/PNAS.0501840102>
- 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. <https://doi.org/10.1038/NATURE04738>
- McCullagh, P., & Nelder, J. A. (1989). *Generalized Linear Models* (2nd ed.).
- Mendoza, A. M., & Arita, H. T. (2014). Priority setting by sites and by species using rarity, richness and phylogenetic diversity: The case of neotropical glassfrogs (Anura: Centrolenidae). *Biodiversity and Conservation*, 23(4), 909–926.
<https://doi.org/10.1007/S10531-014-0642-5>
- Merrill, R. M., Naisbit, R. E., Mallet, J., & Jiggins, C. D. (2013). Ecological and genetic factors influencing the transition between host-use strategies in sympatric *Heliconius* butterflies. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9), 1959–1967.
<https://doi.org/10.1111/JEB.12194>
- Mullen, S. P., Savage, W. K., Wahlberg, N., & Willmott, K. R. (2011). Rapid diversification and not clade age explains high diversity in neotropical *Adelpha* butterflies. *Proceedings*

- of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1713), 1777–1785.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2140>
- Ocampo Pérez, J. (2007). *Study of the diversity of genus Passiflora L. (Passifloraceae) and its distribution in Colombia*.
- O'donnell, M. S., & Ignizio, D. A. (2012). *Bioclimatic Predictors for Supporting Ecological Applications in the Conterminous United States Data Series 691*.
<http://www.usgs.gov/pubprod>
- Ossowski, A. (2002). *Coevolution of Heliconius spp . and Passiflora spp .: A Phylogenetic Comparison . Brock University*.
- Paz, A., Brown, J. L., Cordeiro, C. L. O., Aguirre-Santoro, J., Assis, C., Amaro, R. C., Amaral, F. R. do, Bochorny, T., Bacci, L. F., Caddah, M. K., d'Horta, F., Kaehler, M., Lyra, M., Grohmann, C. H., Reginato, M., Silva-Brandão, K. L., Freitas, A. V. L., Goldenberg, R., Lohmann, L. G., ... Carnaval, A. C. (2021). Environmental correlates of taxonomic and phylogenetic diversity in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 48(6), 1377–1391. <https://doi.org/10.1111/JBI.14083>
- Pearson, D. L., & Carroll, S. S. (2010). Predicting Patterns of Tiger Beetle (Coleoptera: Cicindelidae) Species Richness in Northwestern South America.
<Http://Dx.Doi.Org/10.1076/Snfe.36.2.125.2139>, 36(2), 125–136.
<https://doi.org/10.1076/SNFE.36.2.125.2139>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893.
<https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- QGIS.org. (2021). *QGIS Geographic Information System*. (v. 3.10). QGIS Association.
- Ricklefs, R. E. (2010). Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(4), 1265–1272. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0913626107>
- Ridgeway, G. (1999). The State of Boosting. *Computing Science and Statistics*, 31, 172–181.
- Rochette, S. (2018). *Spatial correlation between rasters · StatnMap*.
<https://statnmap.com/2018-01-27-spatial-correlation-between-rasters/>
- Rosser, N., Phillimore, A. B., Huertas, B., Willmott, K. R., & Mallet, J. (2012). Testing historical explanations for gradients in species richness in heliconiine butterflies of tropical America. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(3), 479–497.
<https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.2011.01814.X>
- Rosser, S. (2012). *Speciation and biogeography of heliconiine butterflies*.

- Rueda, N., Salgado, F., Gantiva, C., Pardo-Díaz, C., & Salazar, C. (2021). *How does the environment shape the distribution, richness, and natural hybridization of Heliconius butterflies?*
- Schmitt, S., Pouteau, R., Justeau, D., Boissieu, F. de, & Birnbaum, P. (2017). ssdm: An R package to predict distribution of species richness and composition based on stacked species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(12), 1795–1803. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12841>
- Schmitt, S., Pouteau, R., Justeau, D., de Boissieu, F., Baum-Bach, L., & Maintainer, P. B. (2020). *Package “SSDM” Type Package Title Stacked Species Distribution Modelling Version 0.2.8.*
- Sculfort, O., de Castro, E. C. P., Kozak, K. M., Bak, S., Elias, M., Nay, B., & Llaurens, V. (2020). Variation of chemical compounds in wild Heliconiini reveals ecological factors involved in the evolution of chemical defenses in mimetic butterflies. *Ecology and Evolution*, 1(18).
- Smiley, J. (1978). Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. *Science*, 201(25), 745–747.
- Smiley, J. T. (1985). Are chemical barriers necessary for evolution of butterfly-plant associations? *Oecologia* 1985 65:4, 65(4), 580–583. <https://doi.org/10.1007/BF00379676>
- Suchan, T., & Alvarez, N. (2015). Fifty years after Ehrlich and Raven, is there support for plant–insect coevolution as a major driver of species diversification? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 157(1), 98–112. <https://doi.org/10.1111/EEA.12348>
- Thompson, J. (2005). Coevolution: The geographic mosaic of coevolutionary arms races. *Current Biology*, 15(24), 992–994. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.11.047>
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., & Araújo, M. B. (2009). BIOMOD - A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32(3), 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Title, P. (2019). *Package “rangeBuilder.”* <https://github.com/ptitle/rangeBuilder>
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1.*
- Vallejos-Garrido, P., Rivera, R., Inostroza-Michae, O., Rodríguez-Serrano, E., & Hernández, C. E. (2017). Historical dynamics and current environmental effects explain the spatial distribution of species richness patterns of New World monkeys. *PeerJ*, 2017(9). <https://doi.org/10.7717/PEERJ.3850>

- Venables, Bill, & Ripley, B. (2002). Statistical Analysis of Financial Data in S-Plus. *Statistical Analysis of Financial Data in S-Plus*. <https://doi.org/10.1007/B97626>
- Wieczorek, J., Guo, Q., & Hijmans, R. J. (2004). The point-radius method for georeferencing locality descriptions and calculating associated uncertainty. *International Journal of Geographical Information Science*, 18(8), 745–767. <https://doi.org/10.1080/13658810412331280211>
- Wiklund, C. (1974). The Concept of Oligophagy and the Natural Habitats and Host Plants of *Papilio machaon* L. in Fennoscandia. *Insect Systematics & Evolution*, 5(2), 151–160. <https://doi.org/10.1163/187631274x00191>
- Willis, A. D. (2019). Rarefaction, Alpha Diversity, and Statistics. *Frontiers in Microbiology*, 0(OCT), 2407. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2019.02407>

Figuras y tablas

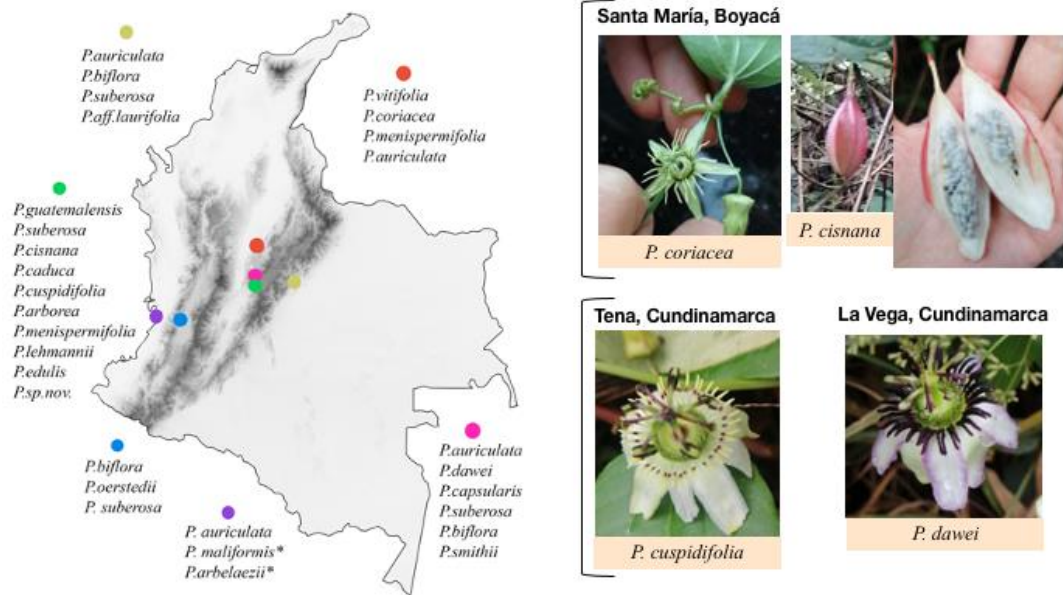


Figura 1. Sitios de colecta de las salidas de campo: Santa María –color amarillo (4.8571487, -73.2665678)– y Otanche –color rojo (5.7823611, -74.30008)– (Boyacá), Tena –color verde (4.665361, -74,37555)– y La Vega –color rosado (4.9670128, -74.3546024)– (Cundinamarca), Montañitas –color azul (3.6815278, -76.521611)– y Buenaventura –color morado (3.77997, -77.195338)– (Valle del Cauca).

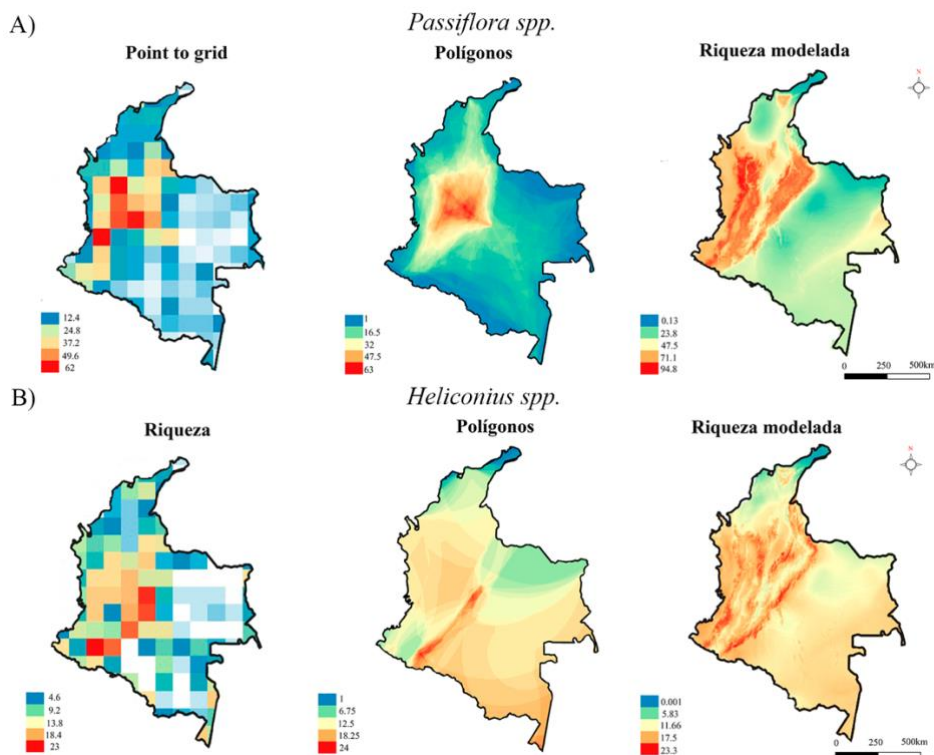


Figura 2. Análisis de riqueza point to grid, por rarefacción y modelada por SSDM para A) *Passiflora spp.* y B) *Heliconius spp.*

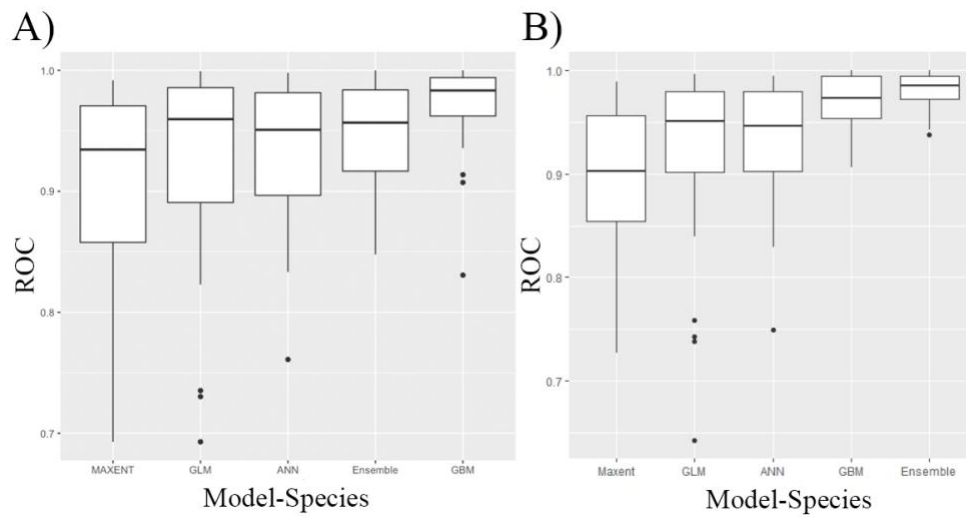


Figura 3. Evaluación del desempeño de los algoritmos para el modelaje en función de la característica operativa del receptor (ROC) en A) *Passiflora spp.* En el panel B) se muestra el mismo análisis para *Heliconius spp.* tomado de Rueda et al. (2021).

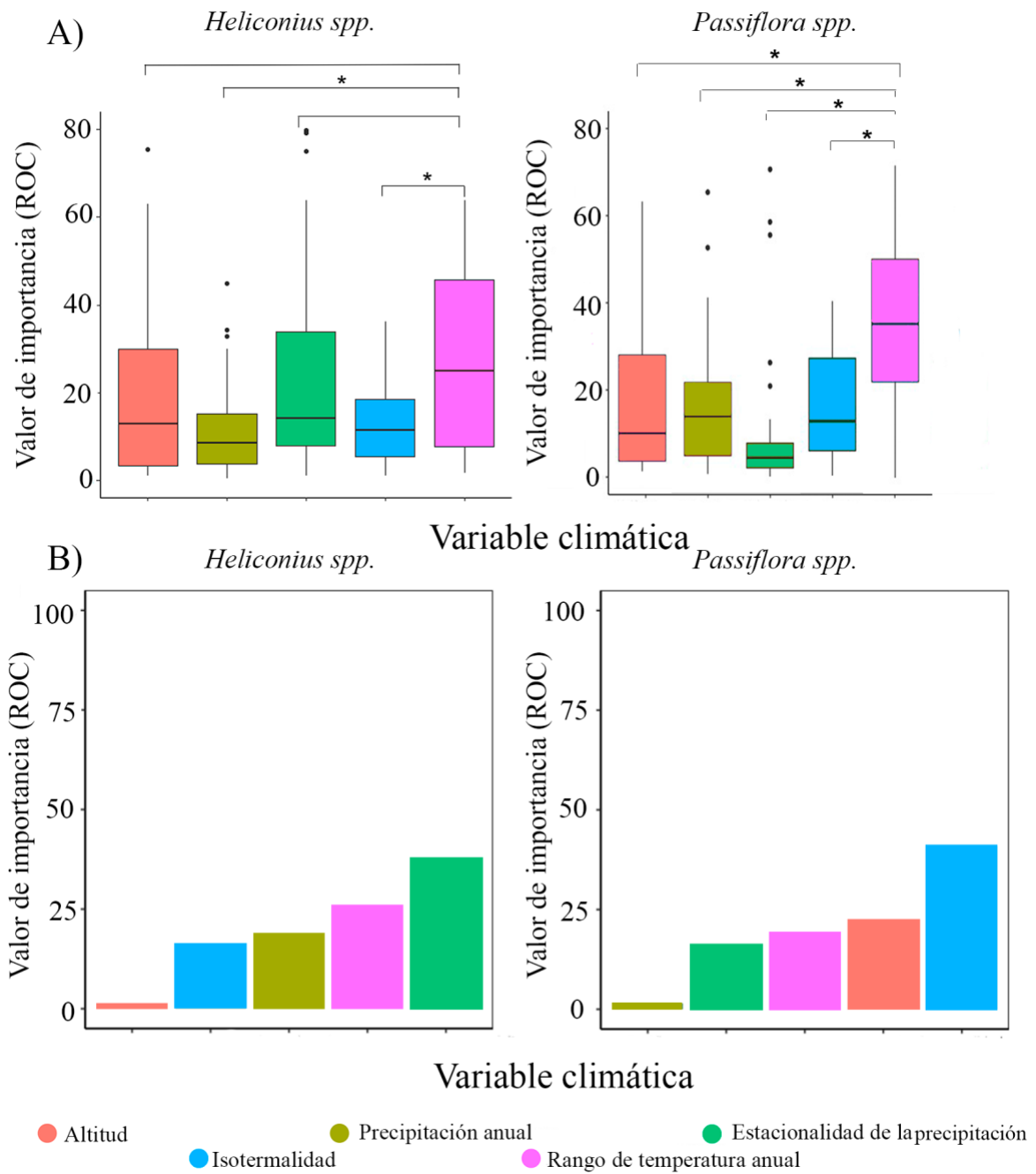


Figura 4. Evaluación de la importancia de las variables climáticas según la característica Operativa del Receptor (ROC) para la distribución (A) y la riqueza (B) para *Heliconius* y *Passiflora*. Los asteriscos (*) muestran las significancias entre las comparaciones.

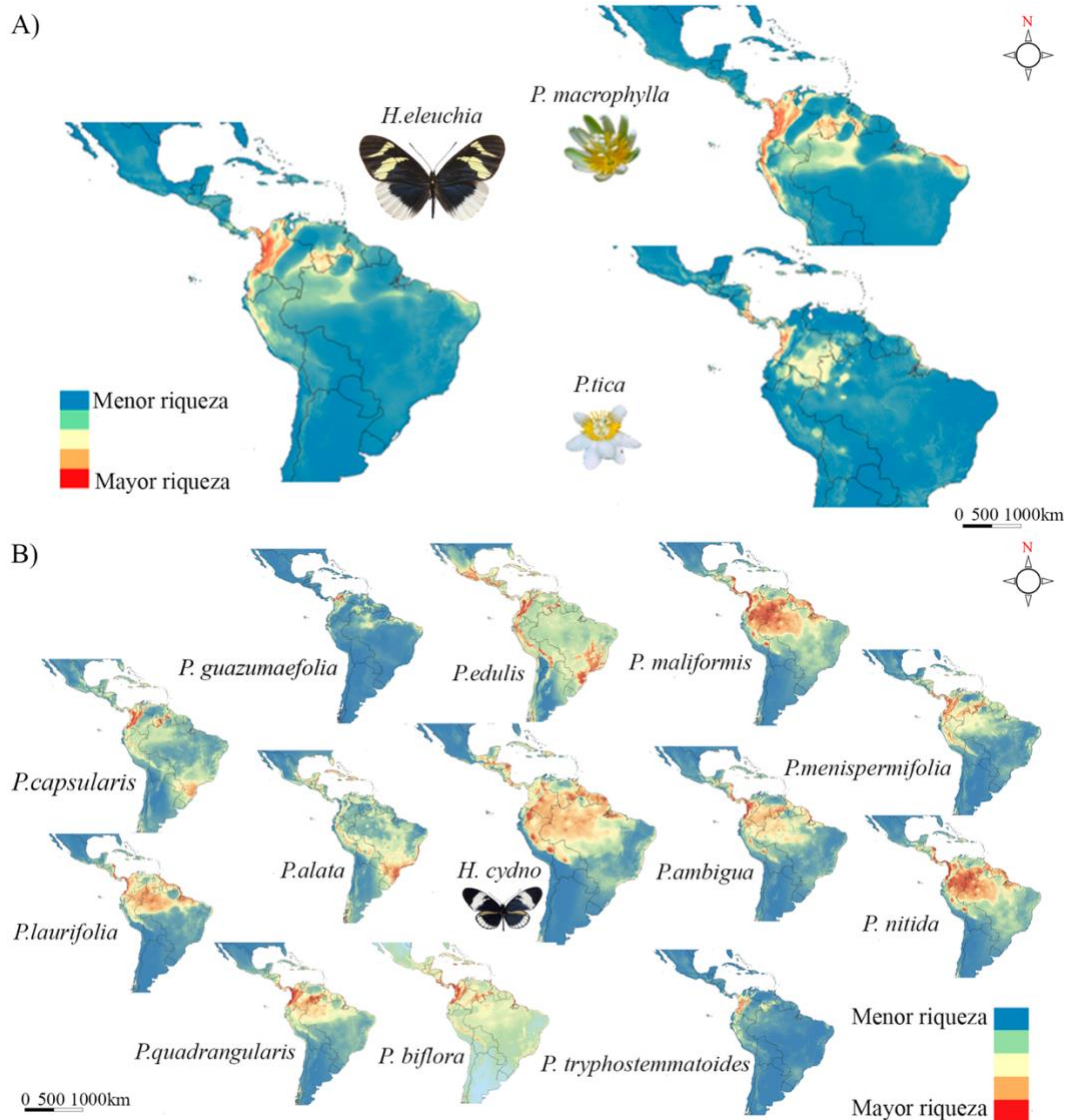


Figura 5. Modelos de distribución espacial del caso de estudio: A) *H. eleuchia* y sus plantas hospederas, B) *H. cydno* y algunas de sus plantas hospederas. Las demás se encuentran disponibles en el siguiente link:

<https://drive.google.com/drive/folders/1vE8oCVHsdcKvJmJCEeXLwfiDcIPJHaUw?usp=sharing>

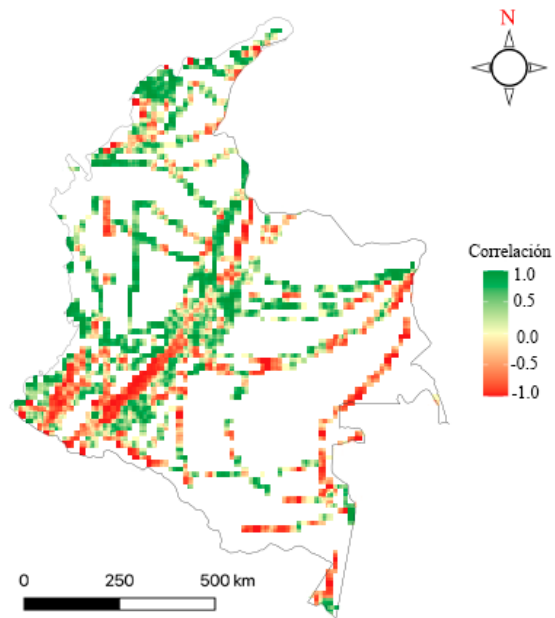


Figura 6. Correlación de la riqueza de ambos géneros por polígonos convexos.

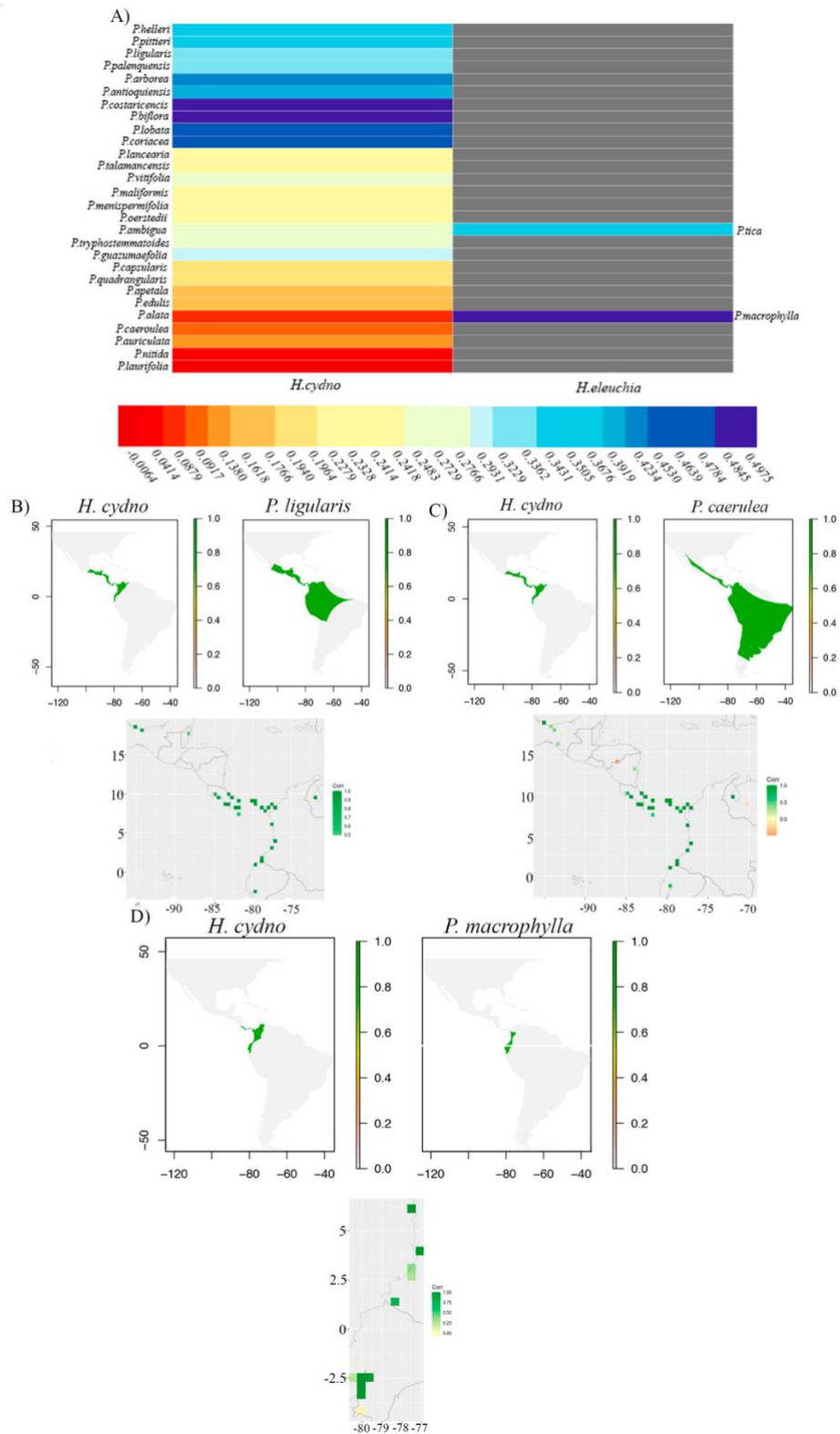


Figura 7. A) Comparación de las correlaciones entre *H.cydno* y sus plantas huésped con *H.eleuchia* y sus plantas huésped. El color gris implica que esta comparación no se realizó. B) Ejemplo de las distribuciones y correlación entre *H.cydno* y *P.ligularis*. C) Ejemplo de las distribuciones y correlación entre *H.cydno* y *P.caerulea*. D) Ejemplo de las distribuciones y correlación entre *H.eleuchia* y *P.macrophylla*.

Anexos

Anexo 1. Valores de correlación de los casos evaluados.

1.1. Valores de correlación para *H.eleuchia* y sus plantas huésped.

Distribuciones comparadas	Correlación
<i>H.eleuchia-P.macrophylla</i>	0.4845035
<i>H.eleuchia-P.tica</i>	0.3431187

1.2. Valores de correlación para *H.cydno* y sus plantas huésped.

Distribuciones comparadas	Correlación
<i>H.cydno-P.alata</i>	0.08793998
<i>H.cydno-P.ambigua</i>	0.2766201
<i>H.cydno-P.antioquiensis</i>	0.3919447
<i>H.cydno-P.apetala</i>	0.1766236
<i>H.cydno-P.arborea</i>	0.4234627
<i>H.cydno-P.auriculata</i>	0.1380924
<i>H.cydno-P.biflora</i>	0.4784248
<i>H.cydno-P.caerulea</i>	0.09178927
<i>H.cydno-P.capsularis</i>	0.1964433
<i>H.cydno-P.coriacea</i>	0.4530094
<i>H.cydno-P.costaricensis</i>	0.4975064
<i>H.cydno-P.edulis</i>	0.1618185
<i>H.cydno-P.guazumaefolia</i>	0.2931464
<i>H.cydno-P.helleri</i>	0.3676011
<i>H.cydno-P.lancearia</i>	0.2418958
<i>H.cydno-P.laurifolia</i>	-0.006424526
<i>H.cydno-P.ligularis</i>	0.336256
<i>H.cydno-P.lobata</i>	0.4639002
<i>H.cydno-P.maliformis</i>	0.2339833
<i>H.cydno-P.menispermifolia</i>	0.2328599
<i>H.cydno-P.nitida</i>	0.04144122
<i>H.cydno-P.oerstedii</i>	0.2279534
<i>H.cydno-P.palenquensis</i>	0.3229884
<i>H.cydno-P.pittieri</i>	0.3505152
<i>H.cydno-P.quadrangularis</i>	0.1940586
<i>H.cydno-P.talamancensis</i>	0.2414182
<i>H.cydno-P.tryphostemmatoides</i>	0.2729888
<i>H.cydno-P.vitifolia</i>	0.2483981

1.3. Valores de correlación para la riqueza de *Heliconius* y *Passiflora*.

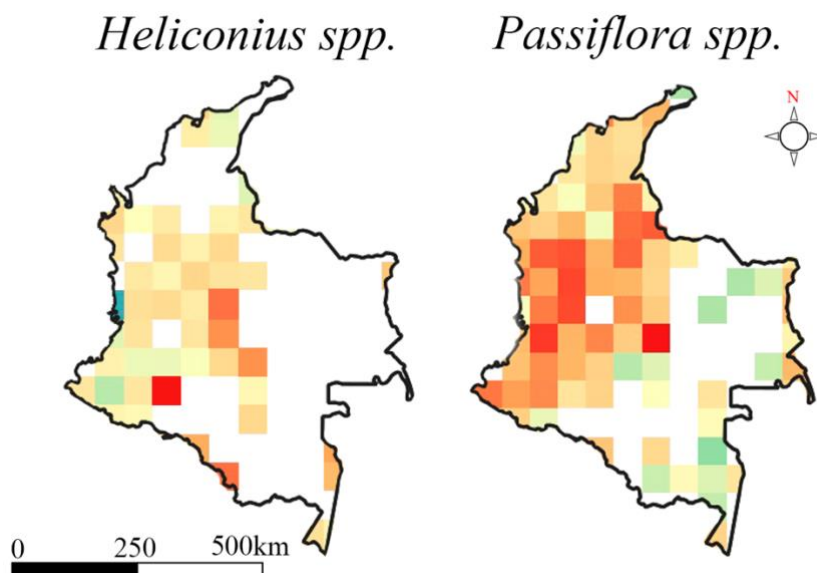
Riquezas comparadas	Correlación
<i>Heliconius spp.-Passiflora spp.</i>	0.1911337

Anexo 2. Referencias de alimentación para *H. eleuchia* y *H. cydno*.

<i>Heliconius</i> Especie	<i>Passiflora</i> Especies	Referencias
<i>H. eleuchia</i> <i>Hewitson</i>	* <i>Passiflora tica</i> * <i>Passiflora macrophylla</i>	*G. W. Beccaloni, Á. L. Viloría, S. K. Hall & G. S. Robinson <i>Monografías Tercer Milenio</i> , vol. 8 (2008): - DeVries, 1987 (ssp. <i>eleuchia</i>); Corrales, 1996 *Jiggins, C. D. (2017) <i>The Ecology and Evolution of Heliconius Butterflies</i> (1st ed.) Oxford, UK: Oxford University Press *Ulmer & MacDougal, 2004 - <i>Passiflora: Passionflowers of the World</i>
<i>H. cydno</i> <i>Doubleday</i>	* <i>Passiflora alata</i> * <i>Passiflora ambigua</i> * <i>Passiflora antioquiensis</i> * <i>Passiflora</i> <i>apetala</i> * <i>Passiflora arborea</i> * <i>Passiflora</i> <i>auriculata</i> * <i>Passiflora biflora</i> * <i>Passiflora caerulea</i> * <i>Passiflora</i> <i>capsularis</i> * <i>Passiflora coriacea</i> * <i>Passiflora costaricensis</i> * <i>Passiflora</i> <i>edulis</i> * <i>Passiflora guazumaefolia</i> * <i>Passiflora helleri</i> * <i>Passiflora lancearia</i> * <i>Passiflora laurifolia</i> * <i>Passiflora</i> <i>ligularis</i> * <i>Passiflora lobata</i> * <i>Passiflora</i> <i>maliformis</i> * <i>Passiflora menispermifolia</i> * <i>Passiflora nitida</i> * <i>Passiflora oerstedii</i> * <i>Passiflora palenquensis</i> * <i>Passiflora</i> <i>pittieri</i> * <i>Passiflora quadrangularis</i> * <i>Passiflora talamancensis</i> * <i>Passiflora</i> <i>tryphostemmatoides</i> * <i>Passiflora vitifolia</i>	*G. W. Beccaloni, Á. L. Viloría, S. K. Hall & G. S. Robinson <i>Monografías Tercer Milenio</i> , vol. 8 (2008): - Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Mallet, p.c., 1981 (RC: 332) (ssp. <i>pachinus</i>) - Benson et al., 1976; Benson et al., 1976 (ssp. <i>pachinus</i>) - Smiley, 1982 (Ovip.) Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>) - Mallet, p.c., 1982 (RC: 655) - Salazar, p.c., 1997 (ssp. <i>cydnides</i>) - Young, 1973f - Estrada & Beltrán, p.c., 1998 (ssp. <i>weymeri</i>); Salazar, p.c., 1997 (ssp. <i>cydnides</i>) - Benson et al., 1976]; Colombia: [Constantino, 1998 (ssp. <i>zelinde</i>); Benson et al., 1976 - Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Smiley, 1982 (Ovip.) - Benson et al., 1976 - Estrada & Beltrán, p.c., 1998 (ssp. <i>weymeri</i>) - Costa Rica: Smiley, 1982 (Ovip.); DeVries, 1987; Corrales, 1996]; N/A: Hall, p.c., 1995 (Captive) - Fox, p.c., 2000 (ssp. <i>galanthus</i>); N/A: [Hall, p.c., 1995 (Captive) - Young, 1973f (Ovip.)]; N/A: [Fox, p.c., 2000 (Captive) (ssp. <i>galanthus</i>) - Smiley, 1982 (Ovip.); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>) - Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>); DeVries, 1987 (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>) - Benson et al., 1976 - Meerman, In press (ssp. <i>galanthus</i>) - [Estrada & Beltrán, p.c., 1998 (ssp. <i>weymeri</i>); Prieto et al., 1999 (ssp. <i>zelinde</i>) - Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>); Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>) - Mallet, p.c., 1982 (Ovip.); RC: 640) - Benson et al., 1976; Benson et al., 1976 (ssp. <i>pachinus</i>) - Estrada & Beltrán, p.c., 1998 (ssp. <i>weymeri</i>) - [Thomas, 1990 (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>); Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Smiley, 1982 (Ovip.); Mallet, p.c., 1981 (RC: 318) (ssp. <i>pachinus</i>); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>) - Smiley, 1982 (Ovip.); Chumpitazi, 1998b (ssp. <i>galanthus</i>); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>) - Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>); Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>) - Estrada & Beltrán, p.c., 1998 (ssp. <i>weymeri</i>) - Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Mallet, p.c., 1981 (RC: 160) (ssp. <i>pachinus</i>) - Benson et al., 1976; Benson et al., 1976 (ssp. <i>pachinus</i>); - Benson et al., 1976; Salazar, p.c., 1997; Constantino, 1998 (ssp. <i>zelinde</i>) - [Mallet, p.c., 1981 (RC: 367) (ssp. <i>pachinus</i>); Gilbert, 1991 (ssp. <i>pachinus</i>); Mallet, 1984 (ssp. <i>pachinus</i>); Corrales, 1996 (ssp. <i>pachinus</i>); Young, 1978b (ssp. <i>galanthus</i>); Young, 1981b; Young, 1977a; Smiley, 1982 (Ovip.); DeVries, 1987 (ssp. <i>pachinus</i>); Corrales, 1996]; Panama: [Mallet, p.c., 1982 (RC: 635)]. *Jiggins, C. D. (2017) <i>The Ecology and Evolution of Heliconius Butterflies</i> (1st ed.) Oxford, UK: Oxford University Press *Robinson et al., 2010 - <i>HOSTS—A Database of the World's Lepidopteran Hostplants</i> *Benson, 1978 - Resource partitioning in passion vine. *DeCastro (2017). The arms race between heliconine butterflies and <i>Passiflora</i> plants – new insights on an ancient subject.

*Se resaltan en negrilla las referencias de los registros mencionados.

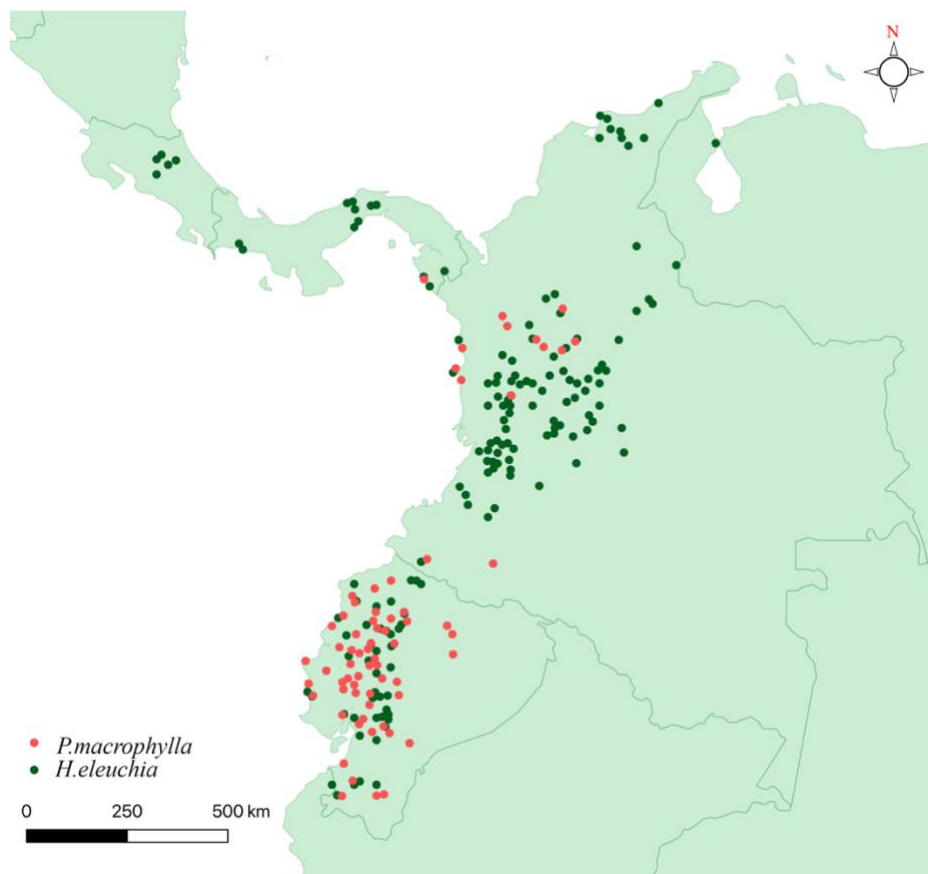
Anexo 3. Cálculo de la riqueza por rarefacción para *Heliconius* y *Passiflora*.



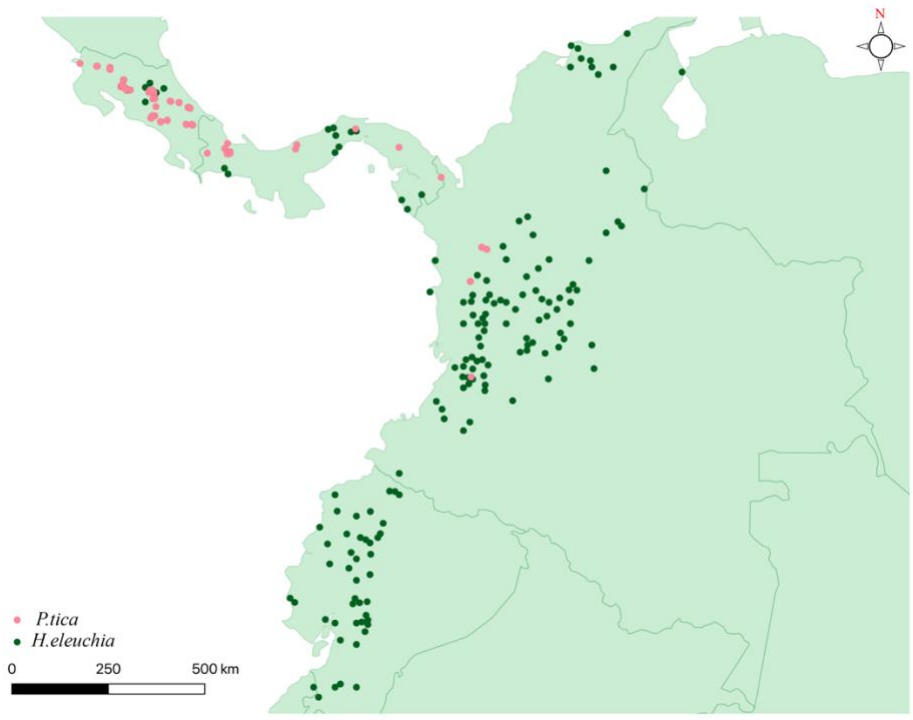
Anexo 4. Tabla con valores de importancia de variables ambientales para la riqueza.

Variable climática	<i>Passiflora spp.</i> ($R^2=0.887$)	<i>Heliconius spp.</i> ($R^2=0.901$)
Precipitación anual	1.417	18.782
Estacionalidad de la precipitación	16.271	37.694
Rango de temperatura anual	19.041	25.911
Altitud	22.294	1.297
Isotermalidad	40.975	16.316

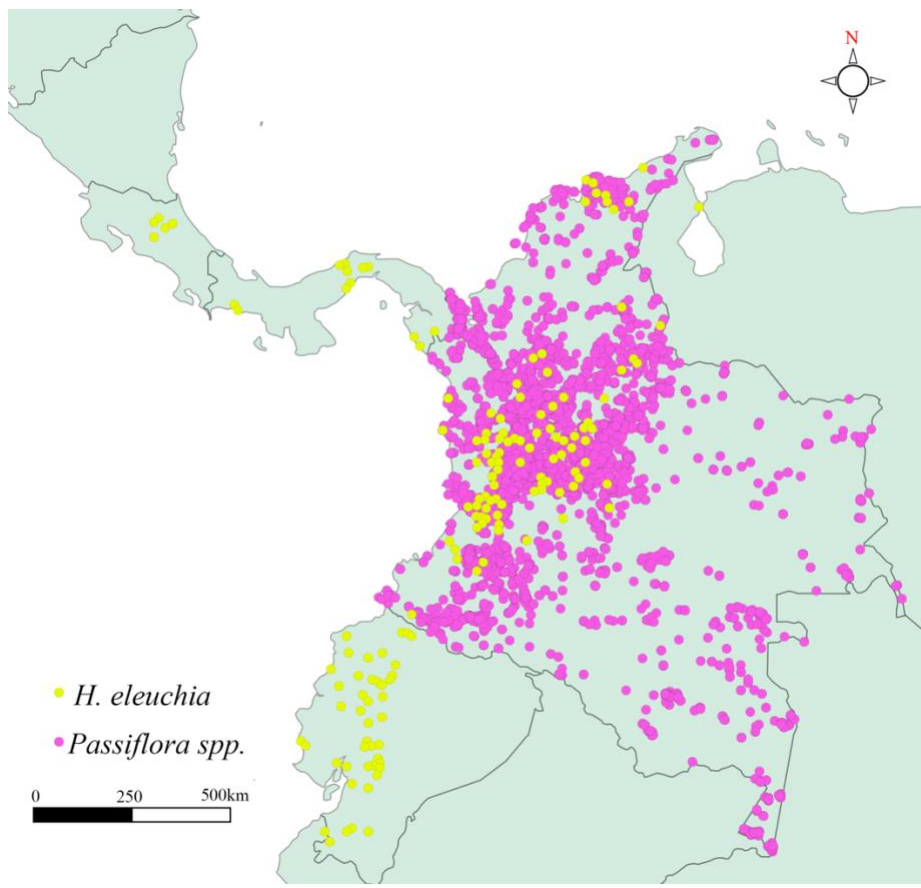
Anexo 5. Mapas de presencias para los ejemplos mencionados de *H.eleuchia* y su valor de correlación.



5.1. Caso de *H.eleuchia*-*P.macrophylla* (0.4845035)

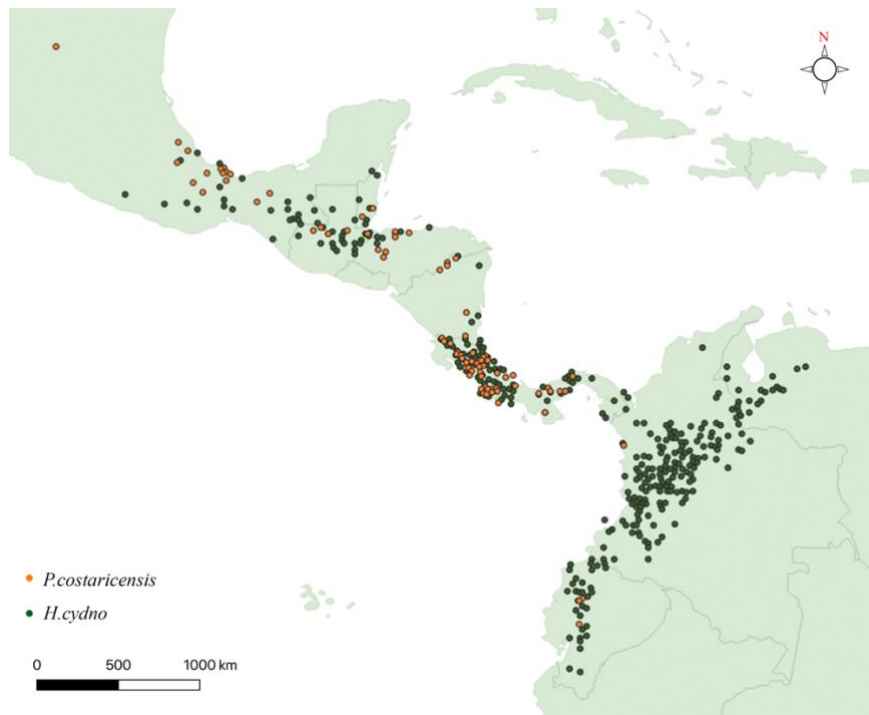


5.2. Caso de *H.eleuchia-P.tica* (0.3431187)

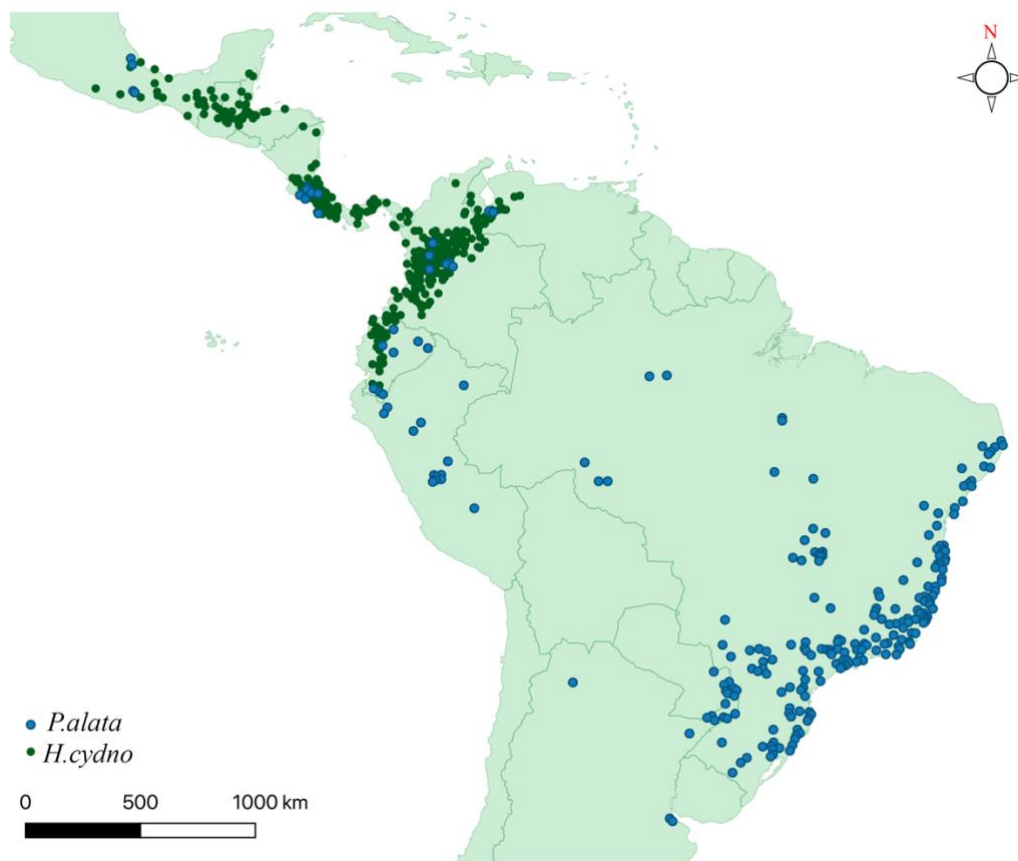


5.3. Caso de *H.eleuchia- Passiflora* de Colombia

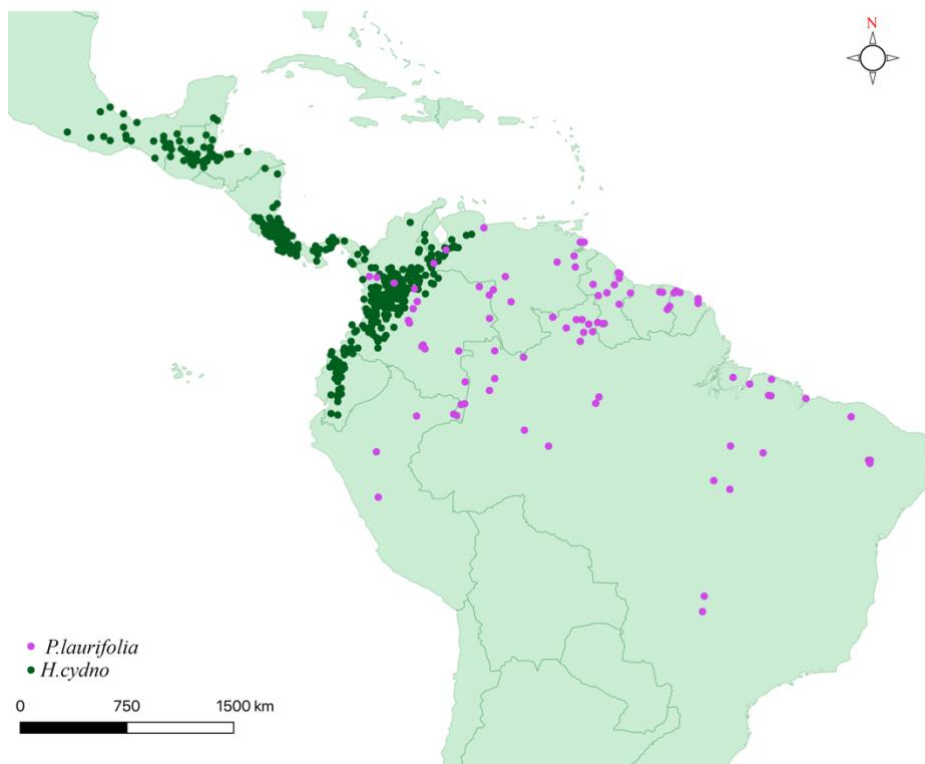
Anexo 6. Mapas de presencias para los ejemplos mencionados de *H.cydno* y su valor de correlación.



6.1. Caso de *H.cydno*-*P.costaricensis* (0.4975064)



6.2. Caso de *H.cydno*-*P.alata* (0.08793998)



6.3.Caso de *H.cydno*-*P.laurifolia* (-0.006424526)