

# Detección y visualización de módulos para la fauna de mariposas neotropicales a través de la teoría de grafos

## Detection and visualization modules for Neotropical butterfly fauna through graph theory

Luis A. González-Montaña<sup>1</sup>

### Resumen

La teoría de grafos aporta herramientas metodológicas que permiten describir diferentes tipos de interacciones, y asimismo, describir sus propiedades emergentes, como la conformación de módulos. El objetivo de este estudio fue detectar y visualizar módulos para un grafo construido a partir de la fauna mariposas neotropicales y sus localidades geográficas empleando dos métodos de optimización. Se obtuvo entre siete a ocho módulos según el método empleado, siguiendo en parte las grandes regiones biogeográficas propuestas. El grafo obtenido exhibió un patrón donde las comunidades presentan reducción de la riqueza y aumento de su aislamiento hacia la periferia ya sea para el grafo en general o dentro de algunos módulos similar a un patrón de centro-periferia. Se discute el papel potencial de la dispersión y la utilidad de los grafos para explicar el balance entre riqueza local y regional y especiación a nivel de comunidades.

**Palabras clave:** teoría de grafos, modularidad, optimización, dispersión, biogeografía, patrón centro-periferia

### Abstract

Graph theory offers methodological tools that allow the description of different kinds of interactions, as well as describe their emergent properties such as the conformation of modules. The objective of this study was to detect and visualize modules for a graph constructed from the Neotropical butterfly fauna and their geographic localities using two optimization methods. Depending on the method used, seven to eight modules were obtained, which corresponded in part to the major biogeographic regions proposed. The resultant graph showed communities patterns of reduction in species richness and an increase in isolation toward the periphery; this was true for either the general graph as well as some modules expressing a core-periphery pattern. The potential role of dispersal and the usefulness of graphs to explain the balance between local and regional richness and speciation at the community level are discussed.

**Key words:** graph theory, modularity, optimization, dispersion, biogeography, center-periphery pattern

## INTRODUCCIÓN

Desde la primera noción acerca de la teoría de grafos, desarrollada por Leonhard Euler en 1736, al resolver el problema matemático de “Los puentes de Der Kneiphof (o los puentes de Königsberg)” (Eulero 1736, original en latín), los grafos han recibido bastante atención en describir sistemas con estructuras en forma de red (Hayes, 2000). Posteriormente, a partir del trabajo de Erdős y Rényi (1960), se desarrollaron metodologías sobre cómo los grafos pueden ser aplicados a redes en el mundo real,

con el perfeccionamiento y estudio de las propiedades estadísticas que ayudan a describirlas (Brandes et al. 2006, Dale y Fortín 2010, Fortunato 2010).

Una propiedad emergente importante de los grafos es la conformación de subgrafos o módulos de nodos densamente interconectados, también llamados comunidades, término no empleado en este trabajo para no confundirlo con el concepto de comunidad biológica (Clauset et al. 2004, Girvan y Newman 2001, Newman y Girvan 2003, Newman 2006).

Recibido: octubre 2013; aceptado: abril 2014.

<sup>1</sup> Grupo de Estudios en Sistemas Andinos. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Tunja (Boyacá), Colombia. Correo electrónico: <luisantonio.montana@uptc.edu.co>.

Esta conformación se observa en distintos tipos de interacciones, comúnmente unidades funcionales dentro del grafo (Fortunato 2010, Nicosia et al. 2009). Por ejemplo, módulos de proteínas con funciones similares implicadas en la metástasis del cáncer u organización de individuos en subpoblaciones dentro de redes de sociedades de animales (Jonsson et al. 2006, Lusseau 2003).

En biogeografía, dentro de la escuela de la panbiogeografía, los grafos se han empleado como herramienta metodológica en la identificación de biotas comunes (Morrone 2006, Page 1987), obteniendo grafos acíclicos con nodos mínimamente conectados. Según estos autores, la detección de módulos es similar a la identificación de regiones biogeográficas ya que es posible producir grafos cíclicos con interacciones múltiples entre nodos y sin implicar necesariamente el reconocimiento de biotas ancestrales o eventos de vicarianza.

En este estudio se pretende aplicar la teoría de grafos para detectar y visualizar módulos a partir de un grafo construido para la interacción entre fauna de mariposas neotropicales y sus respectivas localidades geográficas y así discutir como los grafos al relacionar el espacio pueden explicar patrones generales de riqueza de especies.

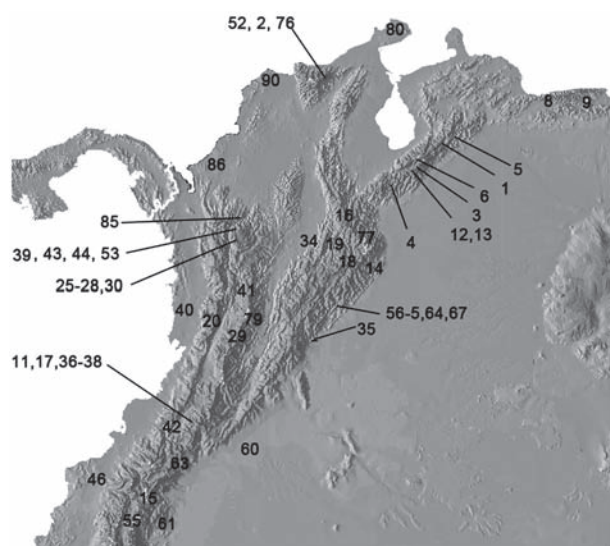


Figura 1. Localidades geográficas incluidas en la detección de módulos [modificado a partir de Wikimedia Commons, Arango C (2013)]

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se recopiló la información sobre listados faunísticos a partir de la literatura y bases de datos (figuras 1 y 2; tabla 1), buscando cubrir las regiones biogeográficas definidas por Bush y Oliveira (2006). En el caso de regiones montañosas se obtuvieron registros separados para Pronophilina (Satyrinae), dado los datos de distribución disponibles e incorporados al grafo final, obteniéndose así, registros para el total de 4.670 especies y 117 localidades geográficas. Por último, los nombres taxonómicos se actualizaron por medio de Lamas (2004).

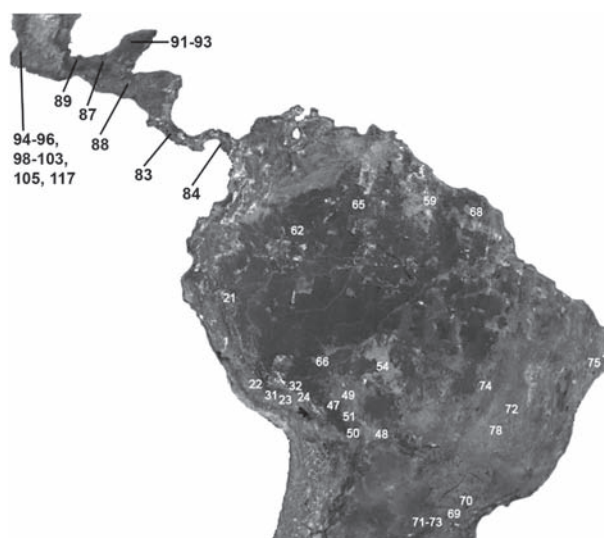


Figura 2. Localidades geográficas incluidas en la detección de módulos (modificado a partir de Google Earth 2013)

Estos listados faunísticos presentan variación implícita (i.e., extensión geográfica, altitud y esfuerzo de muestreo), que pueden afectar algunos parámetros del grafo, no obstante, ofrecen oportunidades para conocer la dinámica real de las comunidades biológicas con relación al espacio y en evaluar la robustez de los métodos empleados en detectar módulos (ver más adelante).

Dos métodos fueron contrastados para la detección de módulos basados sobre optimización de modularidad y que pueden ser aplicados a grafos bipartitos (Crampes y Plantié 2014). El primero, desarrollado por Clauset et al. (2004) se basa sobre el algoritmo heurístico “Greedy” de Newman, iniciando con un estado donde

Tabla 1. Referencias bibliográficas empleadas en este estudio por países

| País            | Referencias bibliográficas   |
|-----------------|--|
| Argentina       | Núñez 2009   |
| Brasil          | Bonfanti et al. 2009, Casagrande et al. 2012, D'Almeida 1937, de Sousa y Overall 2003, Dolibaina et al. 2011, Francini et al. 2011, Guimarães y de Oliveira 2006, Motta 2002, Paluch et al. 2011, Pantoja y Overall 2003   |
| Colombia        | Andrade-C 2002, Brown et al. 2007, Dottax 2009, Godman y Salvin 1880, González-Montaña 2010, Hall 2001, Hall y Harvey 2001, 2004, Henao 2005, Huertas y Ríos 2006, Montero-A et al. 2009, Orozco et al. 2009, Palacios y Constantino 2006, Pinzón 2009, Pulido-B. y Andrade-C. 2009, Pyrcz y Rodríguez 2007, Pyrcz y Viloría 2005, Ríos-Málaver 2007, Salazar-E 2009a, b, Salazar-E et al. 2008, 2011, Takahashi 1978, Torres 2010, Vargas y Henao 2004, Willmott y Lamas 2004 |
| Costa Rica      | Haber 2012   |
| Ecuador         | Murray 2000, Pyrcz et al. 2009, Raguso y Gloster 1993  |
| Guatemala       | Salinas-Gutiérrez et al. 2009  |
| Guyana          | Warren 2012  |
| Guyana Francesa | Warren 2012  |
| México          | Llorente et al. 2004, Martínez et al. 2005, Raguso y Llorente-Bousquets 1990, Salinas-Gutiérrez et al. 2004, Sánchez 2002  |
| Panamá          | Warren 2012  |
| Perú            | Lamas y Campos 2006, Lamas et al. 1996, Pyrcz 2004, Pyrcz et al. 2011, Robbins et al. 1996   |
| Venezuela       | Pyrcz y Garlacz 2012, Viloría 2000   |

cada nodo es el único miembro de N módulos, unidos repetidamente en pares y seleccionado en cada paso la unión que incrementa el valor de modularidad Q (Newman 2004), pero dado los problemas de optimización con el método de Newman, Clauset et al. (2004) emplea una estructura de datos para matrices dispersas *max-heaps* reordenando los datos en forma de árboles binarios y reducir así, el costo computacional (Clauset et al. 2004, Fortunato 2010).

El segundo algoritmo producido por Blondel et al. (2008) inicia con una red pesada de N nodos, donde se asigna un módulo diferente para cada nodo; para cada nodo *i* se consideran los nodos vecinos *j* y se evalúa la ganancia de modularidad al eliminar *i* de su módulo y colocándolo en el módulo de *j*, se repite este proceso hasta que una modularidad máxima haya sido alcanzada y construir una nueva red donde los nodos se encuentran ya en las comunidades producidas en las etapas iniciales.

El primer método fue ejecutado en NodeXL (Smith 2012) y el segundo método por medio de Gephi 0.8.2 (Bastian et al. 2009) seleccionando por *default* un valor de 1.0 para el nivel de detección de módulos. La visualización de las comunidades fue realizada en Gephi 0.8.2. con la distribución "Force Atlas".

Con el fin de realizar una descripción del grafo total se emplearon tres medidas de centralidad que ayudan a describir patrones de diversidad (Desjardins-Proulx y Gravel 2012): cercanía, la distancia promedio con respecto a los demás nodos de la red o su independencia; intermediación, la frecuencia con que un nodo se encuentra en el camino más corto entre dos nodos y centralidad del vector propio (eigenvector), la importancia de un nodo basado sobre sus conexiones (Brandes 2001, Freeman 1979, Ruhnau 2000), los anteriores parámetros se correlacionaron con la riqueza de especies por comunidad a través de pruebas de Pearson y de Spearman para los Pronophilina.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se detectaron ocho módulos por medio del método de Clauset (tabla 2) y siete módulos por el método de Blondel (tabla 3). Para los dos métodos, el único módulo estable fue el integrado por Panamá y Costa Rica, mientras en los demás, existió variación en la conexión entre comunidades y entre módulos (figura 3). El

método de Clauset tiende a aglomerar las comunidades correspondientes a los pronofilinos con aquellas presentes en las tierras bajas, estribaciones de los Andes, Región Caribe y la localidad de Tabasco (México) (módulo 1, tabla 2), mientras que el método de Blondel es conservador al mantener a los pronofilinos como un módulo separado, de acuerdo con la distribución real para el grupo (módulo 1, tabla 3).

Tabla 2. Módulos extraídos por medio del método de Clauset et al. (2004) (\* = la enumeración corresponden a las localidades de las figuras 1, 2 y 3)

| Módulos  | Localidades*  |
|----------|---|
| Módulo 1 | (1) Niquitao, (2) Sierra Nevada de Santa Marta tierra altas, (3) Culata, (4) Batallón, (5) Cende, (6) Mérida, (7) Perijá Tierras bajas, (8) Costa, (9) Interior, (10) Perijá tierras altas, (11) Romelia, (12) Monte Zerpa, (13) Baho, (14) S.F.F. Iguaque, (15) North-western, (16) Tama, (17) Cerro, (18) Arcabuco, (19) Yariguíes tierras altas, (20) Tambito, (21) Chachapoyas, (22) Ampay, (23) Cuzco tierras altas, (24) Machu Picchu tierras altas, (25-28, 30, 39, 43, 44, 53) Antioquia, (29) Águila-Colombia, (31) Huamanpata, (32) Machu Picchu tierras bajas, (34) Yariguíes tierras bajas, (35) Calvario-Meta, (36) Playa, (37) Condor, (38) Playa Rica, (40) Chocó, (41) Samaná, (42) Pangan, (45) La Jagua de Ibirico, (46) Esmeralda-Ecuador, (55) Napo, (60) Caquetá, (56-58, 64, 67) Santa María-Boyacá, (79) Agüil-Colombia, (80) Macuira-Colombia, (81) Chimichagua, (82) El Paso-Colombia, (85) San Jerónimo-Colombia, (86) Ciénegas-Colombia, (87) Tabasco-México |
| Módulo 2 | (61) Jatun Sacha, (62) Apaporis, (63) Putumayo, (66) Pakitza  |
| Módulo 3 | (52) Sierra Nevada de Santa Marta tierras bajas, (69) Misiones-Argentina, (70) Baixada, (71, 73), (72), Distrito Federal-Brasil, (76) Besotes-Colombia, (78) Uberlandia   |
| Módulo 4 | (47) Madidi-Bolivia, (48) San Miguel-Bolivia, (49) Esmeralda-Bolivia, (50) Tigre-Bolivia, (59) Guyana, (65) Trombetas, (77) Chicamocha-Colombia, (30) Antioquia, (88) Guatemala, (89) Tuxtlas-México, (91-93, 97, 104) Yucatán, (94-96, 98-117) Nayarit-México  |
| Módulo 5 | (83) Costa Rica, (84) Panamá  |
| Módulo 6 | (33) Cuzco  |
| Módulo 7 | (68) Guyana Francesa  |
| Módulo 8 | (54) Rondonia   |

Por otra parte, se detectaron conexiones entre regiones biogeográficas tradicionalmente separadas en otros estudios (Bush y Oliveira 2006, Udvardy 1975) y que se encuentran hacia la periferia del centro geográfico, por ejemplo, conexiones entre comunidades localizadas sobre estribaciones de la Cordillera Oriental Colombiana y el Escudo Guyanés (módulo 4, tabla 3) o entre algunas comunidades para la Costa Caribe Colombiana y el extremo sur de Brasil (módulo 3, tabla 2).

Para el grafo completo, se encontró correlación positiva entre la riqueza de especies y la intermediación ( $r = 0,96$ )

y la centralidad del vector propio ( $r = 0,95$ ), mientras correlación negativa, aunque escasa, se obtuvo entre la riqueza de especies y la cercanía ( $r = -0,47$ ), valores de correlación cercanos a los obtenidos para el grafo sin Pronophilina. Para las comunidades correspondientes a Pronophilina, nuevamente se encontró correlación positiva entre la riqueza de especies y la intermediación ( $r = 0,81$ ) y centralidad del vector propio ( $r = 0,94$ ) y correlación negativa con la cercanía ( $r = -0,68$ ).

Lo anterior sugiere dos aspectos, primero, módulos integrados, en parte, por comunidades que se ubican en

Tabla 3. Módulos detectados por medio del método de Blondel et al. (2008) (\* = la enumeración corresponden a las localidades de las figuras 1, 2 y 3)

| Módulos  | Localidades*   |
|----------|--|
| Módulo 1 | (1) Niquitao, (2) Sierra Nevada de Santa Marta tierras altas, (3) Culata, (4) Batallón, (5) Cende, (6) Mérida, (7) Perijá tierras bajas, (8), Costa, (9) Interior, (10) Perijá Tierras altas, (11) Romelia, (12) Monte Zerpa, (13) Baho, (14) S.F.F. Iguaque, (15) North-western, (16) Tama, (17) Cerro, (18) Arcabuco, (19) Yariguies, (20) Tambito, (21) Chachapoyas, (22) Ampay, (23) Cuzco tierras altas, (24) Machu Picchu, (25-28, 30) Antioquia, (29) Águila-Colombia |
| Módulo 2 | (31) Huamanpata, (32) Machu Picchu, (33) Cuzco, (34) Yariguies, (35) Calvario -Meta  |
| Módulo 3 | (36) Playa, (37) Condor, (38) Playa Rica, (39, 43, 44, 53) Antioquia, (40) Chocó, (41) Samaná, (42) Pangan, (45) La Jagua de Ibirico, (46) Esmeralda-Ecuador, (47) Madidi-Bolivia, (48) San Miguel-Bolivia, (49) Esmeralda-Bolivia, (50) Tigre-Bolivia, (52) Sierra Nevada de Santa Marta tierras bajas  |
| Módulo 4 | (54) Rondonia, (55) Napo, (56-58, 64, 67) Santa María-Boyacá, (59) Guyana, (60) Caquetá, (61) Jatun Sacha, (62) Apaporis, (63) Putumayo, (65) Trombetas, (66) Pakitza, (68) Guyana Francesa  |
| Módulo 5 | (69) Misiones-Argentina, (70) Baixada, (71, 73), (72), Distrito Federal-Brasil, (74) Placa Central-Brasil, (75) Caruaru, (76) Besotes-Colombia, (77) Chicamocha-Colombia, (78) Uberlandia, (79) Agüil-Colombia, (80) Macuira-Colombia, (81) Chimichagua, (82) El Paso-Colombia   |
| Módulo 6 | (83) Costa Rica, (84) Panamá   |
| Módulo 7 | (85) San Jerónimo-Colombia, (86) Ciénegas-Colombia, (87) Tabasco-México, (88) Guatemala, (89) Tuxtla-México, (90) Atlántico-Colombia, (91-93, 97,104) Yucatán, (94-96, 98-117) Nayarit-México  |

la periferia de la distribución geográfica comprendida y segundo, comunidades ubicadas en la periferia caracterizadas por disminución de su riqueza y aumento de su aislamiento (menos conectadas) con respecto a su centro geográfico, reflejando un patrón similar al modelo de centro-periferia (Borgatti y Everett 1999).

Más allá de la delimitación de regiones biogeográficas empleando grafos, se destaca su papel en visualizar patrones de riqueza de especies con relación al espacio (Dale y Fortin 2010). De los procesos que pueden formar las comunidades biológicas (Vellend 2010), se sugiere un efecto importante de la dispersión en la dinámica de la fauna de mariposas, con un patrón característico similar a un modelo de centro-periferia (figura 3).

En este sentido, Potthoff et al. (2006) menciona la importancia de la dispersión anisotrópica (agregada), por efecto de una barrera o hábitat aprovechable o cuando se sigue cadena de montañas e isotrópica (global o local), cuando un hábitat es amplio y aprovechable formando comunidades biológicas con especies que presentan dispersión diferencial con respecto al aprovechamiento del hábitat.

Si bien, ambos tipos de dispersión, consideran rasgos de vida y están dirigidos a explicar la coexistencia de especies, es posible realizar extrapolación hacia el balance entre la riqueza local y regional (Economu y Keitt 2010, Ricklefs 1987) y el efecto del espacio sobre la misma (Ricklefs 2006, Simon et al., 2008).

## CONCLUSIÓN

A través de este estudio se logra demostrar que la teoría de grafos constituye una herramienta alternativa importante para explicar distintos fenómenos que impliquen interacciones de alguna clase y con relación al espacio. En este estudio una estructura similar a un patrón de centro-periferia se detectó, quedando por demostrar si es resultado de una configuración geográfica, proceso biológico ocurrido a nivel de comunidades o un artefacto de los datos de distribución obtenidos para mariposas. Aunque, los grafos pudieron mostrar grandes regiones biogeográficas previamente reconocidas, su utilidad puede ser aplicada en describir patrones de riqueza de especies y en último caso procesos de especiación a nivel de comunidades (Desjardins-Proulx y Gravel 2012, Ricklefs 2006).

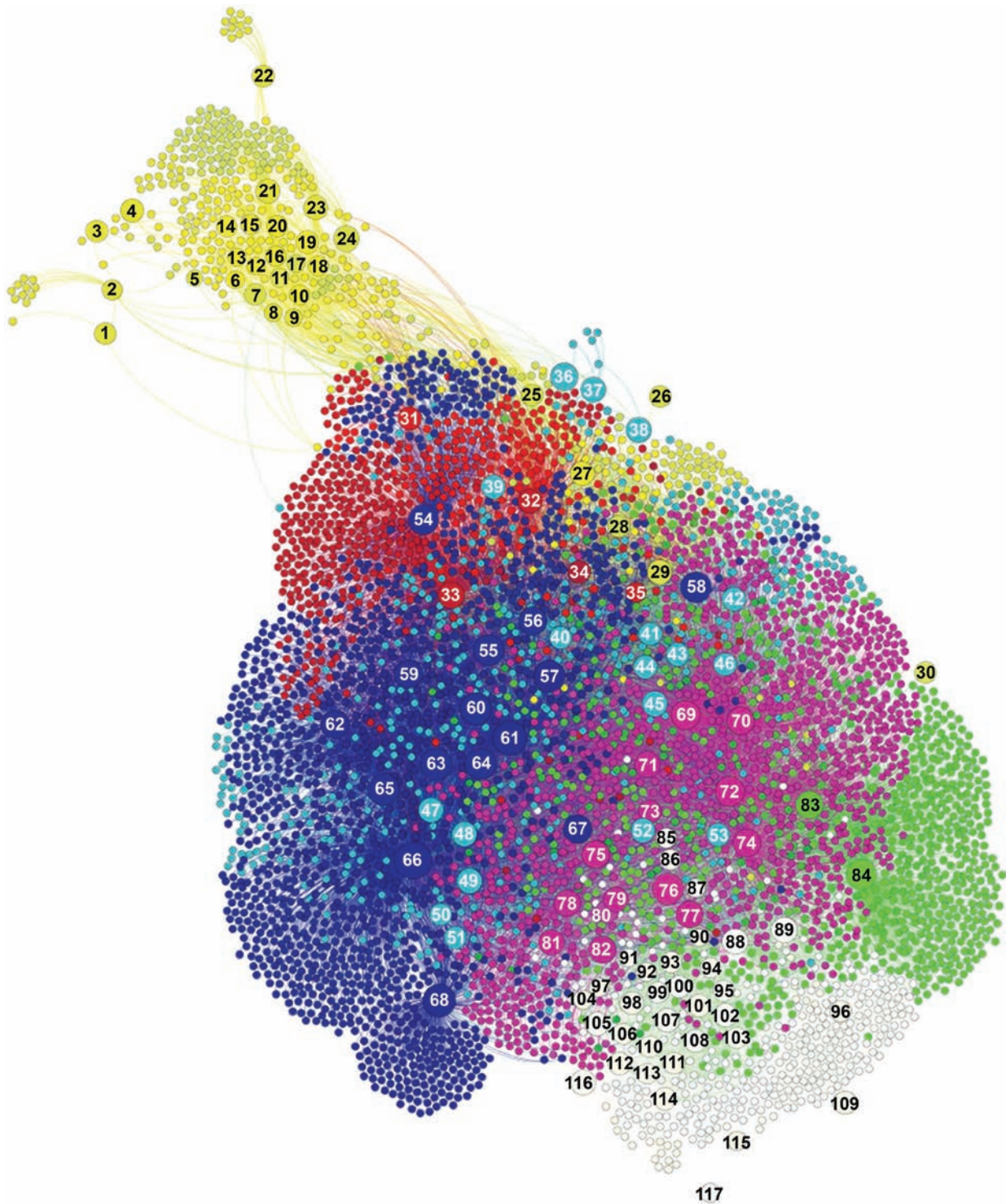


Figura 3. Módulos extraídos a partir del método de Blondel en Gephi. Los colores representan los distintos módulos extraídos y de acuerdo con la tabla 3: *módulo 1* (amarillo), *módulo 2* (rojo), *módulo 3* (azul claro), *módulo 4* (azul oscuro), *módulo 5* (fucsia), *módulo 6* (verde) y *módulo 7* (blanco), los nodos enumerados corresponden a las localidades mencionadas en las tablas 2 y 3, los nodos no enumerados corresponden a especies de mariposas

## AGRADECIMIENTOS

A Jean F. Le Crom por suministrar parte de la literatura empleada en este trabajo, a Carolina Camargo B. por sus valiosas sugerencias, a Laura A. Ortega y Nelson J. Aranguren por apoyo en la gestión de este manuscrito.

## REFERENCIAS

- Andrade-C MG. 2002. Biodiversidad de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Colombia. En: Costa C, Vanin S, Lobo J, Melic A, editores. Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática: PrIBES 2002. m3m: Monografías Tercer Milenio, vol. 2. Zaragoza (España): Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). p. 153-172.
- Bastian M, Heymann S, Jacomy M. 2009. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. International AAAI Conference on Weblogs and Social Media, 8: 361-362.
- Blondel V, Guillaume J, Lambiotte R, Lefebvre E. 2008. Fast unfolding of community hierarchies in large networks. Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment, 10: 1-12.
- Bonfanti D, Di Mare R, Giovenardi R. 2009. Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) from two forest fragments in northern Rio Grande do Sul, Brazil. Journal of Species Lists and Distributions, 5 (4): 819-829.
- Borgatti S, Everett M. 1999. Models of core/periphery structures. Social Networks, 21 (4): 375-395.
- Brandes U. 2001. A faster algorithm for betweenness centrality. Journal of Mathematical Sociology, 25 (2): 163-177.
- Brandes U, Kenis P, Raab J. 2006. Explanation through network visualization. Methodology, 2 (1): 16-23.
- Brown K, Freitas A, Von Schoultz B, Saura AO, Saura A. 2007. Chromosomal evolution of South American frugivorous butterflies in the satyroid clade (Nymphalidae: Charaxinae, Morphinae and Satyrinae). Biological Journal of the Linnean Society, 92 (3): 467-481.
- Bush M, Oliveira P. 2006. The rise and fall of the refugial hypothesis of amazonian speciation: a paleo-ecological perspective. Biota Neotropica, 6 (1): 1-17.
- Casagrande M, Mielke O, Carneiro E, Rafael J, Hutchings R. 2012. Hesperioidea e Papilionoidea (Lepidoptera) coligidos em expedição aos Rios Nhamundá e Abacaxis, Amazonas, Brasil: novos subsídios para o conhecimento da biodiversidade da Amazônia Brasileira. Revista Brasileira de Entomologia, 56 (1): 23-28.
- Clauset A, Newman M, Moore C. 2004. Finding community structure in very large networks. Physical Review E, 70 (6): 1-6.
- Crampes M, Plantié M. 2014. A unified community detection, visualization and analysis method. Advances in Complex Systems, 17 (1): 1-36.
- D'Almeida F. 1937. Excursão científica aos rios Cumina e Trombetas. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 32 (2): 235-298.
- Dale M, Fortin M. 2010. From graphs to spatial graphs. Annual Review Ecology, Evolution and Systematic, 41 (1): 21-38.
- de Sousa A, Overall W. 2003. A importância da estação científica Ferreira Penna (FLONA de Caxiuana, Melgaço, PA) para estudos e conservação das borboletas (Papilionoidea: Pieridae, Papilionidae e Nymphalidae): acréscimos, atualização taxonômica e análise da lista faunística. En: Montag F, Maschio G, editores. VI Estação Científica Ferreira Penna Dez anos de pesquisa de pesquisa na Amazônia Sessão I: Dez anos de Pesquisa na Estação Científica Ferreira Penna. Livro de resumos Seminário. Caxiuana (Brasil): Museu Paraense Emílio Goeldi, Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis. p. 1-4.
- Desjardins-Proulx P, Gravel D. 2012. A complex speciation-richness relationship in a simple neutral model. Ecology and Evolution, 2 (8): 1781-1790.
- Dolibaina D, Mielke O, Casagrande M. 2011. Borboletas (Papilionoidea e Hesperioidea) de Guarapuava e arredores, Paraná, Brasil: um inventário com base em 63 anos de registros. Biota Neotropica, 11 (1): 341-354.
- Dottax M. 2009. Nueva subespecie de *Memphis aureola* Bates, 1866 de México (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural, 15 (1): 160-167.
- Economu E, Keitt T. 2010. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. Oikos, 119 (8): 1355-1363.
- Erdős P, Rényi A. 1960. On the evolution of random graphs. Publications of the Mathematical Institute of the Hungarian Academy of Sciences, 5: 17-61.
- Eulero L. 1736. Solutio problematis et geometriam situs. Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis, Petropolis, Typis Academiae [Internet], 8: 128-140. Fecha de acceso: 17 de octubre de 2013. Disponible en: <<http://eulerarchive.maa.org/docs/originals/E053.pdf>>.
- Fagua G, Amarillo A, Andrade-C G. 1999. Las mariposas (Lepidoptera: Heterocera) como indicadores del grado de intervención en la cuenca del río Pato (Caquetá, Colombia). En: Andrade-C MG, Amat G, Fernández F, editores. Insectos de Colombia, estudios escogidos II. Bogotá (Colombia): Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Colección Jorge Álvarez Lleras, No. 12). p. 285-315.
- Fortunato S. 2010. Community detection in graphs. Physics Reports, 486 (3): 75-174.
- Francini R, Duarte M, Mielke O, Caldas A, Freitas A. 2011. Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea) of the "Baixada Santista" region, coastal São Paulo, southeastern Brazil. Revista Brasileira de Entomologia, 55 (1): 55-68.
- Freeman L. 1979. Centrality in social networks: conceptual clarification. Social Networks, 1 (3): 215-39.
- Girvan M, Newman M. 2001. Community structure in social and biological networks. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 99 (12): 7821-7826.
- Godman O, Salvin O. 1880. A list of diurnal Lepidoptera collected in the Sierra Nevada of Santa Marta, Colombia, and the vicinity. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 28 (3): 119-132.

- Guimarães C, de Oliveira E. 2006. As borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) da área de proteção ambiental do gama e cabeça de Veado (Distrito Federal, Brasil). *Biota Neotropica*, 6 (3): 1-16.
- Haber W [Internet]. 2012. Butterflies of Monteverde: Species lists. Fecha de acceso 12 de diciembre de 2012. Monteverde Natural History. Disponible en: <<http://www.cs.umb.edu/~whaber/Monte/BF/BF.html>>.
- Hall J. 2001. A revision of the new rioidinid butterfly genus *Dachetola* (Lepidoptera: Riodinidae). *Journal of New York Entomological Society*, 109 (2): 183-185.
- Hall J, Harvey D. 2001. A reassessment of *Calociasma* with the description of a new genus and new species (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). *Journal of New York Entomological Society*, 109 (2): 196-205.
- Hall J, Harvey D. 2004. Five new rioidinid species from the Napo region of Ecuador and Peru (Lepidoptera: Riodinidae). *Tropical Lepidoptera*, 12 (1-2): 35-41.
- Hayes B. 2000. Graph theory in practice: part I. *American Scientist*, 88 (1): 9-13.
- Henaó E. 2005. Aproximación a la distribución de mariposas del departamento de Antioquia (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae: Lepidoptera) con base en zonas de vida. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 10: 279-312.
- Huertas B, Ríos C. 2006. Estudio de las mariposas diurnas de las Serranía de los Yariguíes y su conservación (Lepidoptera: Papilionoidea). En: Huertas B, Donegan T, editores. Proyecto YARÉ: Investigación y evaluación de las especies amenazadas de la serranía de los Yariguíes, Santander, Colombia. BP Conservation Programme. Informe Final. Colombian EBA Project Report Series 7. Bogotá (Colombia): Fundación ProAves. p. 44-55.
- Jonsson P, Cavanna T, Zicha D, Bates P. 2006. Cluster analysis of networks generated through homology: automatic identification of important protein communities involved in cancer metastasis. *BMC Bioinformatics*, 7 (1): 1-13.
- Lamas G, Robbins R, Harvey D. 1996. Mariposas del alto Río Napo, Loreto, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). *Revista Peruana de Entomología*, 39: 63-74.
- Lamas G. 2003. Las Mariposas de Machu Picchu. Guía ilustrada de las Mariposas del Santuario Histórico Machu Picchu, Cuzco, Perú. Lima (Perú): PROFONANPE. p. 221.
- Lamas G (editor). 2004. Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea. Gainesville (FL, U. S. A.): Association for Tropical Lepidoptera. p. 463.
- Lamas G, Campos L. 2006. Inventario biológico rápido de la diversidad de mariposas diurnas en la zona de la laguna de Huamanpata, Valle de Huamanpata, Amazonas, Perú. *Acta Amazónica*, 15 (1-2): 101-117.
- Lusseau, D. 2003. The emergent properties of a dolphin social network. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 270 (2): 186-188.
- Llorente J, Luis A, Vargas I, Warren A. 2004. Butterflies of the state of Nayarit, México. *Journal of the Lepidopterists Society*, 58 (4): 203-222.
- Martínez A, Pozo C, May E. 2005. Las mariposas (Rhopalocera: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) de la selva alta subperennifolia de la región de Calakmul, México, con nuevos registros. *Folia Entomológica Mexicana*, 44 (2): 123-143.
- Montero-A F, Moreno-P M, Gutiérrez-M L. 2009. Mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) asociadas a fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 13 (2): 157-173.
- Morrone J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494.
- Motta P. 2002. Butterflies from the Uberlândia region, Central Brazil: species list and biological comments. *Brazilian Journal of Biology*, 62 (1): 151-163.
- Murray D. 2000. A survey of the butterfly fauna of Jatun Sacha, Ecuador (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 35: 42-60.
- Newman M, Girvan M. 2003 Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E*, 69 (2): 1-16.
- Newman M. 2004. Fast algorithm for detecting community structure in networks. *Physical Review E*, 69 (6): 1-5.
- Newman M. 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (23): 8577-8582.
- Nicosia V, Mangioni G, Carchiolo V, Malgeri M. 2009. Extending the definition of modularity to directed graphs with overlapping communities. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 3: 1-23.
- Núñez E. 2009. Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) del parque Nacional Iguazú, Provincia de Misiones, Argentina. *Tropical Lepidoptera Research*, 19 (2): 71-81.
- Orozco S, Muriel S, Palacio J. 2009. Diversidad de lepidópteros diurnos en un área de bosque seco tropical del occidente antioqueño. *Actualidades Biológicas*, 31 (90): 31-41.
- Page R. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology*, 36 (1): 1-17.
- Palacios M, Constantino L. 2006. Diversidad de lepidópteros Rhopalocera en un gradiente altitudinal en la Reserva Natural El Pangan, Nariño, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 10: 258-278.
- Paluch M, Mielke O, Beserra C, Casagrande M, Alves D, Freitas A. 2011. Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of the parque ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica*, 11 (4): 229-238.
- Pinzón J. 2009. Mariposas de Bajo Rio Caquetá y Apaporis (Amazonia colombiana). *Conservación Internacional Colombia* [Internet]. Fecha de acceso: 10 de octubre de 2013. Disponible en: <[http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/guide\\_pdfs/224%20AmCol-RIODINIDAE.pdf](http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/guide_pdfs/224%20AmCol-RIODINIDAE.pdf)>.
- Potthoff M, Johst K, Gutt J, Wissel C. 2006. Clumped dispersal and species coexistence. *Ecological Modelling*, 198 (1): 247-254.



- Pulido-B H, Andrade-C M. 2009. Las mariposas de la Serranía de Perijá. En: Rangel, J, editor. Colombia Diversidad Biótica. Media y baja montaña de la serranía de Perijá. Bogotá (Colombia): Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia-Corpoespar. p. 509-561.
- Pyrz T. 2004. Pronophilina butterflies of the highlands of Chachapoyas in northern Peru: faunal survey, diversity and distribution patterns (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Genus*, 15 (4): 455-622.
- Pyrz T, Viloria A. 2005. Adiciones a la fauna de mariposas de la reserva forestal de Tambito (Colombia): descripción de cuatro subespecies nuevas de la subtribu Pronophilina (Nymphalidae: Satyrinae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 9: 258-277.
- Pyrz T, Rodríguez G. 2007. Mariposas de la tribu Pronophilini en la Cordillera Occidental de los Andes de Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Shilap Revista de Lepidopterología*, 35 (140): 455-489.
- Pyrz T, Wojtusiak J, Garlacz R. 2009. Diversity and distribution patterns of Pronophilina butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) along and altitudinal transects in north-western Ecuador. *Neotropical Entomology*, 38 (6): 716-726.
- Pyrz T, Viloria A, Lamas G, Boyer P. 2011. La fauna de mariposas de la subfamilia Satyrinae del macizo del Ampay (Perú): diversidad, endemismo y conservación (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 39 (154): 205-232.
- Pyrz T, Garlacz R. 2012. The presence-absence situation and its impact on the assemblage structure and interspecific relations of Pronophilina Butterflies in the Venezuela Andes (Lepidoptera: Nymphalidae). *Neotropical Entomology*, 41 (3): 186-195.
- Raguso R, Llorente-Bousquets J. 1990. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtla Mts., Veracruz, Mexico, revisited: species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29 (1-2): 105-133.
- Raguso R, Gloster O. 1993. Preliminary checklist and field observations of the butterflies of the Maquipucuna Field Station (Pichincha Province, Ecuador). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 32 (2): 135-161.
- Ricklefs R. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235 (4785): 167-171.
- Ricklefs R. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87 (7): 3-13.
- Ríos-Málaver C. 2007. Riqueza de especies de mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) de la quebrada "El Águila" Cordillera central (Manizales, Colombia). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 11: 271-291.
- Robbins R, Lamas G, Mielke O, Harvey D, Casagrande M. 1996. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional Manu, Perú. En: Wilson D, Sandoval A, editors. *Manu: the biodiversity of southeastern, Perú*. Washington (U. S. A.): Smithsonian Institution Press. p. 217-252.
- Ruhnau B. 2000. Eigenvector-centrality-a node-centrality? *Social Networks*, 22 (4): 357-365.
- Salazar-E JA, Constantino LM, Rodríguez G. 2008. Estudios sobre el género *Necyria* Westwood, 1851 en Colombia (Lepidoptera: Riodinidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 12: 217-237.
- Salazar-E JA. 2009a. Colombia butterflies XII notes on some territorial perching sites of *Arcas imperialis* (Cramer) in Colombia (Lepidoptera: Lycaenidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 13: 83-91.
- Salazar-E JA. 2009b. A concise overview of the Colombian members of the subtribe *Mesosemiina* Stichel, 1910 (Lepidoptera: Riodinidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 13: 196-213.
- Salazar-E JA, Vargas-Ch JI, Mora AM, Benavides-PJ. 2011. Identificación preliminar de los Rhopalocera que habitan el Centro Experimental Amazónico (C.E.A.) Mocoa-Putumayo- y algunas especies aptas para criar en cautiverio (Insecta: Lepidoptera). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 14 (1): 150-188.
- Salinas-Gutiérrez J, Luis-Martínez A, Llorente-Bousquets J. 2004. Papilionoidea of the evergreen tropical forests of Mexico. *Journal of the Lepidopterists Society*, 58 (3): 125-142.
- Salinas-Gutiérrez J, Méndez C, Barrios M, Pozo C, Llorente-Bousquets J. 2009. Hacia una síntesis de los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) de Guatemala con una reseña histórica. *Caldasia*, 31 (2): 407-440.
- Sánchez S. 2002. Lista preliminar de mariposas diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) del Parque Ecológico de la Chontalpa, Tabasco, México. *Entomotropica*, 17 (1): 111-113.
- Simon M, Grether R, de Queiroz L, Skema C, Pennington R, Hughes C. 2008. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.*, 106 (20): 359-364.
- Smith M, Milic-Frayling N, Shneiderman B, Mendes-Rodrigues E, Leskovec J, Dunne C. 2010. NodeXL: a free and open network overview, discovery and exploration add-in for Excel 2007/2010. Fecha de acceso: 20 de abril de 2013. Disponible en: <<http://nodexl.codeplex.com/wikipage?title=NodeXL%20Publications> <http://nodexl.codeplex.com>>.
- Takahashi M. 1978. Notes on the tribe Pronophilini (Lepidoptera: Satyridae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, South America (II). *Transactions of Lepidoptera Society of Japan*, 29 (3): 139-149.
- Torres G. 2010. Diversidad de las mariposas (Lepidoptera: Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae y Hesperioidea) del enclave de bosque seco conformado por los cañones de los ríos Chicamocha, Suárez y Sogamoso, Santander, Colombia. [Tesis de pregrado]. [Bucaramanga (Colombia)]: Escuela de Biología Universidad Industrial de Santander. p. 66.
- Udvardy M. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. Morges (Switzerland): International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. p. 48.
- Vargas-Ch JI, Henao-B ER. 2004. Muestreo preliminar de mariposas (Lepidoptera-Rhopalocera) del municipio de Samaná-Caldas. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 8: 329-335.

- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85 (2): 183-206.
- Viloria AL. 2000. Estado actual del conocimiento taxonómico de las mariposas (Lepidoptera: Rhopalocera) de Venezuela. En: Martín-Piera F, Morrone JJ, Melic A, editores. *Hacia un Proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática*. Zaragoza (España): Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). p. 261-274.
- Warren A, Davis K, Stangeland E, Pelham J, Grishin N [Internet]. 2012. Welcome to Butterflies of America: a Website devoted to the study and enjoyment of American butterflies. Butterflies of America Foundation. Fecha de acceso: 28 de octubre de 2013. Disponible en: <<http://www.butterfliesofamerica.com>>.
- Willmott K, Lamas G. 2004. A new species of *Tithorea* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae) from Chocó region of northwestern South America and Panama. *Journal of New York Entomological Society*, 112 (1): 1-17.