



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Ecología y evolución de los *Papiionoidea* del Paleártico Occidental (Hexapoda: Lepidoptera)

Albert Masó Planas

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) i a través del Dipòsit Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) y a través del Repositorio Digital de la UB (diposit.ub.edu) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service and by the UB Digital Repository (diposit.ub.edu) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

**ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN
DE LOS PAPILIONOIDEA
DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL
(Hexapoda: Lepidoptera)**

ALBERT MASÓ PLANAS

Tesis doctoral, Barcelona, 2017

Identificación institucional
Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

Programa de doctorado
ECOLOGIA, CIÈNCIES AMBIENTALS I FISIOLOGIA VEGETAL

Título de la tesis doctoral
**ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE LOS PAPILIONOIDEA DEL PALEÁRTICO
OCCIDENTAL (Hexapoda: Lepidoptera)**

Memoria presentada por ALBERT MASÓ PLANAS para optar al grado de doctor por
la Universitat de Barcelona

ALBERT MASÓ PLANAS, doctorando
Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

JAVIER ROMERO MARTINENGO, director y tutor
Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

JOAQUÍN BAIXERAS ALMELA, director
Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva
Universitat de València

Si la natura és la resposta, quina era la pregunta?

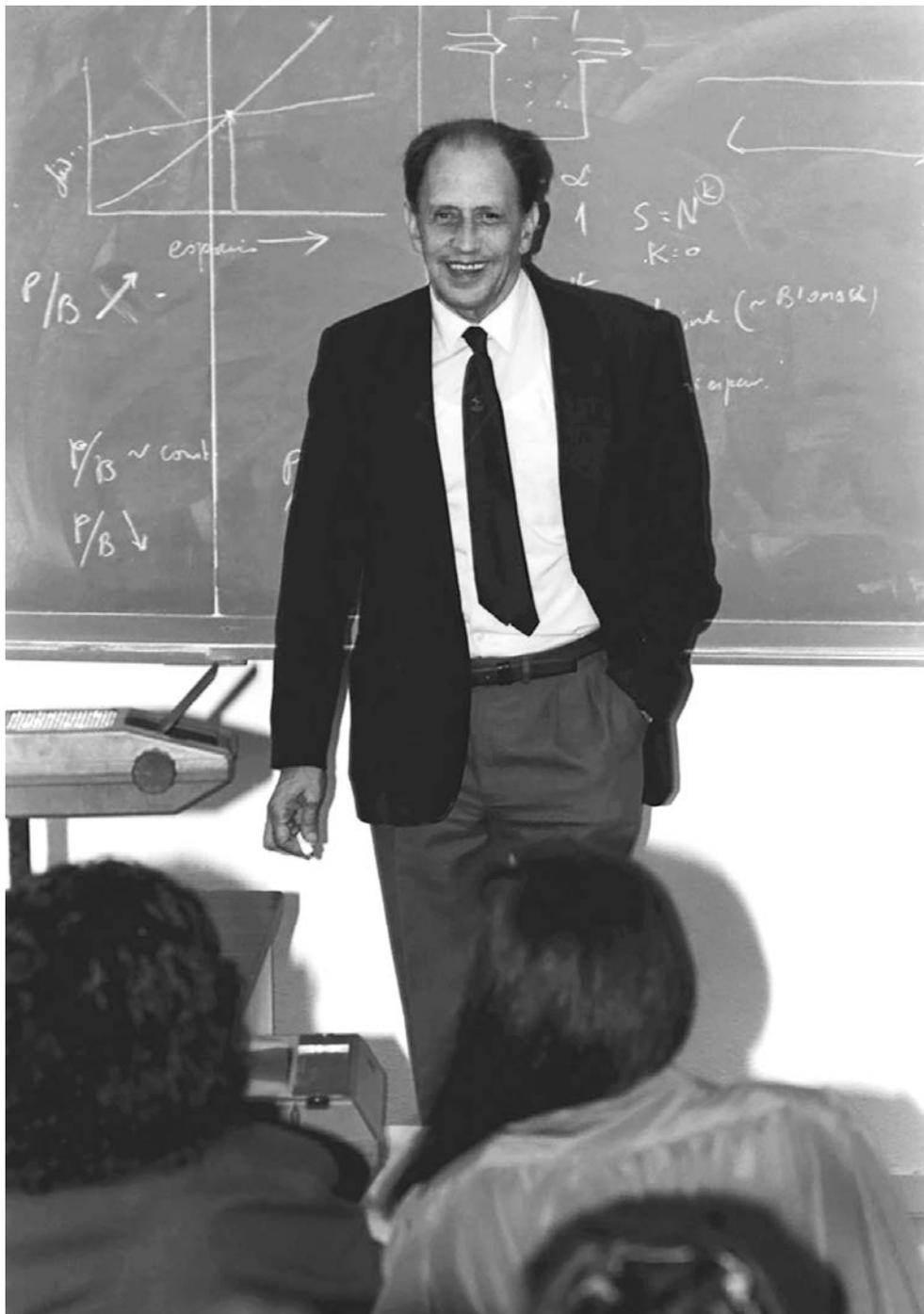
Jorge Wagensberg

***The Universe is not only queerer than we suppose,
but queerer than we can suppose.***

John Burdon Sanderson Haldane, Possible Worlds

Dedicat al **Dr. RAMON MARGALEF**, amb afecte, admiració i agraïment

In memoriam



*El Dr. Margalef en plena acció, amb el guix a la ma, embrutant la sempiterna americana i dient amb ironia: **Les fórmules de més de 10 cm són necessàriament falses!***

Disinterested love for all living creatures, the most noble attribute of man

Charles Robert Darwin

Podem estar ben orgullosos del nostre estimat Dr. Margalef. La seva tasca ha estat reconeguda amb infinitat de premis: des de la medalla Prince Albert de l'Institut Oceanogràfic de París el 1972 (fixeu-vos que des d'un bon principi ja se'l tenia en consideració) fins al Ramon i Cajal i al Príncep d'Astúries, passant pel guardó Huntsman de Ciències del Mar, considerat el Premi Nobel del Mar, atorgat a Canadà (1980). També fou reconegut com "foreign member" de la "United States National Academy of Sciences" i va rebre la medalla d'or de la Generalitat de Catalunya.

Però tot això no és el més rellevant, ni el que ell valorava més. Pel seu caràcter humil, sempre que el felicitàvem per qualsevol guardó, no li donava importància. Sí que en tenia, i molta, la seva contribució a l'oceanografia, la limnologia i la teoria ecològica, amb plantejaments que no només van ser genials (com les formulacions de models matemàtics i de diversos índexs encara vigents), sinó revolucionaris, com el vincle entre l'Ecologia i la teoria de la informació i la Física. Referenciat a milers d'articles i llibres d'arreu del món, adquirí un prestigi internacional insòlit. Durant molt temps ha estat no ja el biòleg, sinó el científic més citat del nostre país.

Entre les seves obres fonamentals destaca *Perspectives in Ecological Theory* (1968, Universitat de Chicago), amb la qual es va donar a conèixer internacionalment (traduït fins i tot al japonès)... però que trigà una dècada a publicar-se en castellà. Després publicà *Ecologia* (1974), llibre que s'ha utilitzat com a referent en moltíssimes universitats d'arreu del món, *Limnologia* (1983), *Our Biosphere* (1997)... i altres.

Al llarg de la seva perllongada trajectòria, el Dr. Margalef va acumular una increïble allau de coneixements sobre una gran diversitat d'éssers vius, cosa que li va permetre fer la descripció des d'una espècie menuda fins l'ecosistema més complex, adquirint una excel·lent visió global del planeta, pròpia d'un brillant ecòleg.

Per altra banda, tothom reconeix la seva rigorosa ètica, la seva qualitat com a investigador i la independència en les seves opinions. Sempre deia el que pensava encara que fos políticament incorrecte,

Podemos estar bien orgullosos de nuestro querido Dr. Margalef. Su labor ha sido reconocida con infinitad de premios: desde la medalla Prince Albert del Instituto Oceanográfico de París en 1972 (desde un principio ya se le tenía en consideración hasta el Ramon y Cajal y al Príncipe de Asturias pasando por el Huntsman de Ciencias del Mar considerado el Premio Nobel del Mar, otorgado en Canadá en 1980. También fue reconocido como "foreign member" de la "United States National Academy of Sciences" y recibió la medalla de oro de la Generalidad de Cataluña.

Pero todo esto no es lo más relevante, ni lo que él valoraba más. Por su carácter humilde, siempre que le felicitábamos por un galardón, no le daba importancia. Sí que la tenía, y mucha, su contribución a la oceanografía, la limnología y la teoría ecológica, con planteamientos que no sólo fueron geniales (como formulaciones de modelos matemáticos y varios índices aún vigentes), sino revolucionarios, como el vínculo entre la Ecología y la teoría de la información y la Física. Referenciado en miles de artículos; libros de todo el mundo, adquirió un insólito prestigio internacional. Durante mucho tiempo ha sido no ya el biólogo, sino el científico más citado de nuestro país.

Entre sus obras fundamentales destaca *Perspective in Ecological Theory* (1968, Universidad de Chicago), con la que se dio a conocer internacionalmente (traducido incluso al japonés)... pero que tardó una década en publicarse en castellano. Después publicó *Ecología* (1974), libro que se ha utilizado como referente en muchísimas universidades de todo el mundo, *Limnología* (1983), *Our Biosphere* (1997).. y otros.

A lo largo de su prolongada trayectoria, el Dr. Margalef acumuló una increíble cantidad de conocimientos sobre una gran diversidad de seres vivos, lo que le permitió hacer la descripción desde una especie minúscula hasta el ecosistema más complejo, adquiriendo una excelente visión global de planeta, propia de un brillante ecólogo.

Por otra parte, todo el mundo reconoce su rigurosa ética, su calidad como investigador y la independencia en sus opiniones. Siempre decía lo que pensaba aunque fuera políticamente incorrecto, lo

cosa que li donava més valor.

Tot això és indiscutible, però els que vam tenir la sort de coincidir amb ell també vam gaudir de les seves qualitats com a persona. I això va ser decisiu a les nostres vides, servint-nos de guia pel sempre relliscós món de la ciència. Mai vaig veure que es negués a atendre ningú: senties que s'alegrava de veure't i et feia passar al seu despatx, oferint-te aquella petita cadira de director de cine, ansiós d'escoltar com havies avançat en la teva recerca. I si et veia preocupat o desorientat, sabia trobar les paraules adequades, i sempre amb aquest somriure, unes vegades còmplice, d'altres irònic.

Si se'm permet una referència personal, recordo que quan ens va iniciar a un grup de joves estudiants de la Facultat de Biologia en l'estudi dels insectes (els lepidòpters d'Aiguafreda) en el vell departament d'Ecologia de l'antic edifici de la plaça Universitat, ens va dir: no hi ha lloc, però ja ho resolrem. I efectivament, ens va enviar a les golfes (ull! sostre inclinat), i vàrem aprendre molt. Sempre ens deia: cal determinar bé les espècies, però després no us quedeu amb el nom o en la simple acumulació de localitats (alguns entomòlegs es queden amb *Parnassius apollo*, *Papilio machaon*... bons taxònoms, però res més). Dins de la llibertat d'imaginació (ell no era gens acadèmic ni creia en l'ensenyament tal com està muntat), ens aconsellava: aneu més enllà; intenteu escoltar el que us diuen les dades que teniu, com interpretar els resultats, quines conclusions es poden obtenir, com es poden extrapolar i com comprovar-ho... ens hem d'acostar a la ciència com nens: preguntant-nos sempre el perquè, no donant res per fet... i aquesta relació ja no es va interrompre mai, doncs prosseguí amb la direcció de nombroses tesis doctorals, la darrera de les quals és la que teniu a les vostres mans.

Aconsellava observar les dades com les peces d'un puzzle per després intentar entendre com poden encaixar, i anar provant, sense por d'equivocar-se: rectificar és de savis. I afegia: quan arrisques, pots perdre; quan no arrisques, perds sempre. I aquesta fou la clau per desllorigar la manera en que s'agrupaven les mides de les ales de les papallones. Em comentà que la idea de que les cèl·lules alars es podien duplicar se li acudí llegint un llibre de física quàntica: les superfícies eren com "paquets de cèl·lules" que provocaven increments de longitud de V_2 . Referint-se a aquesta teoria, en una conversa que va compartir amb diversos alumnes, sorgí la idea de que els científics solen invocar el criteri de simplicitat, és a dir, la navalla d'Ockham (o *Lex*

que le daba más valor.

Todo esto es indiscutible, pero los que tuvimos la suerte de coincidir con él también disfrutamos de sus cualidades como persona. Y eso fue decisivo en nuestras vidas, sirviéndonos de guía por el resbaladizo mundo de la ciencia. Nunca vi que se negara a atender a nadie: sentías que se alegraba de verte y te hacía pasar a su despacho, ofreciéndote esa pequeña silla de director de cine, ansioso de escuchar cómo habías avanzado en la investigación. Y si te veía preocupado o desorientado, sabía encontrar las palabras adecuadas, y siempre con esa sonrisa unas veces còmplice, otras irónica.

Si se me permite una referencia personal, recuerdo que cuando nos inició a un grupo de jóvenes estudiantes de la Facultad de Biología en el estudio de los insectos (los lepidópteros de Aiguafreda) en el viejo departamento de Ecología del antiguo edificio de la plaza Universidad, nos dijo: no hay espacio pero ya lo resolveremos. Y efectivamente, nos envió al desván (¡ojo! techo inclinado), y aprendimos mucho. Siempre nos decía: hay que determinar bien las especies, pero no se quede con el nombre o con la simple acumulación de localidades (alguno entomólogos no pasan de *Parnassius apollo*, *Papilio machaon*... buenos taxónomos, pero nada más). Dentro de la libertad de imaginación (él no era nada académico ni creía en la enseñanza tal como está montada), nos aconsejaba: vaya más allá; intenta escuchar lo que le dicen los datos, trate de interpretar los resultados, ver qué conclusiones se pueden obtener, cómo se pueden extrapolar y cómo comprobarlo... hay que acercarse a la ciencia como niños: preguntándonos siempre el porqué, sin dar nada por hecho... y esta relación ya no se interrumpió nunca; prosiguió dirigiendo numerosas tesis doctorales, la última de las cuales es la que tienes en tus manos.

Aconsejaba observar los datos como las piezas de un puzzle para luego intentar entender cómo pueden encajar, e ir probando, sin miedo a equivocarse: rectificar es de sabios. Y añadía: cuando arriesgas puedes perder; cuando no arriesgas, pierdes siempre. Y ésta fue la clave para averiguar cómo se agrupaban los tamaños de las alas de las mariposas. Me comentó que la idea de que las células alares se podían duplicar vino de un libro de física cuántica: las superficies eran como "paquetes de células" que provocaban incrementos de longitud de V_2 . Refiriéndose a esta teoría, en una conversación con varios alumnos, surgió la idea de que los científicos suelen invocar el criterio de simplicidad, es decir, la

parsimoniae): en igualtat de condicions, l'explicació més senzilla sol ser la més probable. I vam arribar a la conclusió de que, encara que una hipòtesi sembli massa agosarada, si la recerca dóna reiteradament uns resultats concrets, no hem de tenir por de plantejar-la. I un dels tertulians va sentenciar: "home, és que si sembla un ànec, té plomes d'ànec, peus d'ànec, bec d'ànec i camina com un ànec... NO SERÀ UN ÀNEC?"

Doncs bé, en aquest vell departament, en el que ell fou el primer catedràtic d'Ecologia de l'estat espanyol, va crear el primer sistema de tractament de dades, utilitzant el primer ordinador de la universitat: una pila de caixes i cables d'una habitació amb una capacitat de 8 KB. Després van arribar les targetes perforades, tota una relíquia pels que vam viure aquesta època.

Recordo especialment un dia que va canviar la meua vida: a les 9 del vespre, després de la classe de limnologia, li vaig ensenyar uns fotos macro d'ales de papallones. Només veure-les em va dir: fixa't, amb aquestes imatges pots contar les escates! Aprofita-ho! I així va ser. El despatx de Margalef respirava una atmosfera que per a mi era sagrada: allà es van generar totes les idees que després s'han materialitzat en aquesta tesi. I si l'he acabada és per dues coses: per complir la promesa que li vaig fer i perquè he gaudit molt fent-la. Sempre deia que un s'ho ha de passar bé investigant: "sinó, millor que us dediqueu a una altra cosa".

Va conservar fins el darrer moment aquest entusiasme per la Natura i per la vida. L'última vegada que el vaig veure va ser l'abril de 2004, quan vaig portar-li una foto ampliada d'escates de papallona que li agradava molt (i que va penjar al seu despatx). Recordo que ell em va regalar una de les frases més boniques que m'han dit mai: desitjo que recorris intensament la Natura i la immortalitzis amb imatges... i això és el que he intentat fer des de llavors. Cada vegada que hi penso, no puc evitar emocionar-me... guardaré el seu record com un tresor i procuraré imitar-lo en el que pugui.

Resulta inviable reflectir en aquestes línies tot el que va representar Margalef per a tanta gent, però no voldria acabar sense remarcar la importància de "l'escola" que ha aconseguit crear: som molts els que hem d'agrair la seva entranyable acollida al Departament. La meua satisfacció més gran és poder comprovar que ha sigut un autèntic "mestre de mestres", doncs el seu esforç no serà estèril, ja que la seva obra perdurarà no solament en les seves

navaja de Ockham (o *lex parsimoniae*): en igualtat de condicions, la explicación más sencilla suele ser la más probable. Y llegamos a la conclusión de que aunque una hipótesis parezca muy atrevida, si la investigación proporciona reiteradamente unos resultados concretos, no debemos tener miedo de plantearla. Un tertuliano sentenció: hombre, "s parece un pato, tiene plumas de pato, pies de pato pico de pato y camina como un pato... ¿NO SERÁ UN PATO?"

Pues bien, en este viejo departamento, en el que él fue el primer catedrático de Ecología de España creó el primer sistema de tratamiento de datos utilizando el primer ordenador de la universidad una pila de cajas y cables de una habitación con una capacidad de 8 KB. Después llegaron las tarjetas perforadas, toda una reliquia para los que vivimos esa época.

Recuerdo especialmente un día que cambió mi vida a las 9 de la noche, después de la clase de limnología, le enseñé unas fotos macro de alas de mariposas. Nada más verlas me dijo: fíjate, con estas imágenes puedes contar las escamas! Aprovéchalo! ¡ así fue. El despacho de Margalef respiraba una atmósfera que para mi era sagrada: allí se generaron todas las ideas que luego se han materializado en esta tesis. Y si la he terminado es por dos cosas para cumplir la promesa que le hice y porque he disfrutado mucho haciéndola. Él siempre decía que uno se lo tiene que pasar bien investigando: "sino mejor que se dedique a otra cosa".

Conservó hasta el último momento ese entusiasmo por la Naturaleza y por la vida. La última vez que lo vi fue en abril de 2004, cuando fui a llevarle una foto ampliada de escamas de mariposa que le gustaba mucho (y que colgó en su despacho). Recuerde que él me regaló una de las frases más bonitas que me han dicho: deseo que recorra intensamente la Naturaleza y la inmortalice con imágenes... y eso es lo que he intentado hacer desde entonces. Cada vez que lo pienso, no puedo evitar emocionarme... guardaré su recuerdo como un tesoro y procuraré imitarlo en lo que pueda.

Resulta inviable reflejar en estas líneas todo lo que representó Margalef para tanta gente, pero no quisiera terminar sin resaltar la importancia de la "escuela" que ha creado: somos muchos los que tenemos que agradecer su entrañable acogida en el Departamento. Me alegra poder comprobar que ha sido un auténtico "maestro de maestros", pues su esfuerzo no será estéril, ya que su obra perdurar:

nombrosíssimes publicacions, sinó que creixerà i es difondrà a través dels seus deixebles. Ell va saber inculcar, a més del rigor científic, la seva ètica personal i professional. Diré, finalment, que avui en dia hi ha força bons especialistes en diverses branques de l'Ecologia, però no hi ha molts ecòlegs-biòlegs complets, a l'estil d'Eugene Pleasants Odum, G. Evelyn Hutchinson, Paul Ehrlich o Edward Wilson. I molt menys grans naturalistes com ell, en el vell sentit grec de la paraula. En definitiva, pels seus amplíssims coneixements del món natural, pel seu mètode científic, per les seves genialitats, per tot, podria ser que Ramon Margalef hagi estat no només un ecòleg universal, sinó l'últim gran naturalista.

I pels que vam tenir la sort de conèixer-lo, mantindrem en la memòria la seva imatge davant la pissarra plena de fórmules, gràfiques i esquemes, fent explicacions que calia seguir de prop per no perdre's, amb aquella americana tacada de guix, i amb el seu etern somriure... per nosaltres sempre serà, en el record, el nostre mestre.

Finalment voldria recordar una anècdota que reflecteix el seu caràcter i filosofia. En plantejar-me el Dr. Margalef la part evolutiva d'aquesta tesi, basada en la seva intuïció de que les mides de les papallones no es distribuïen a l'atzar, sinó que havien de seguir algun patró, i que podria ser de doble/meitat de la superfície alar, li vaig preguntar què haurem aconseguit si després de tants comptatges, mesures, càlculs i anàlisis resulta que no apareix cap patró? La seva resposta va ser contundent: "doncs si no hi ha patró, haurem aconseguit una cosa igualment valuosa". Però el què? vaig insistir. I amb el seu irònic somriure habitual em va deixar anar: "que ara ho sabem!"

Tot i compartir aquestes sàvies paraules, no puc negar la meua satisfacció en comprovar que els resultats donen suport a la seva intuïció. I voldria creure que el dia de la lectura d'aquesta tesi l'estimat mestre farà un dels seus somriures a que ens tenia acostumats i tal vegada digui "ho has aconseguit!", però també "ja era hora!".

no sólo en sus numerosísimas publicaciones, sino que crecerá y se difundirá a través de sus discípulos. Supo inculcar, además del rigor científico, su ética personal y profesional. Diré, finalmente, que hoy en día hay bastantes buenos especialistas en diversas ramas de la Ecología, pero no hay muchos ecólogos biólogos completos, al estilo de Eugene Pleasants Odum, G. Evelyn Hutchinson, Paul Ehrlich o Edward Wilson, entre otros. Y mucho menos quedan grandes naturalistas como él, en el viejo sentido griego de la palabra. En definitiva, por sus amplísimos conocimientos del mundo natural, por su método científico, por sus genialidades, por todo podría ser que Ramon Margalef haya sido no sólo un ecólogo universal, sino el último gran naturalista.

Y para los que tuvimos la suerte de conocerlo mantendremos en la memoria su imagen ante la pizarra llena de fórmulas, gráficas y esquemas explicaciones que había que seguir atentamente para no perderse, con aquella americana manchada de yeso y su eterna sonrisa ... para nosotros siempre será, en el recuerdo, nuestro maestro.

Finalmente quisiera recordar una anécdota que refleja su carácter y filosofía. Al plantearme la parte evolutiva de esta tesis, basada en su intuición de que las medidas de las mariposas no se distribuían al azar, sino que tenían que seguir algún patrón, le pregunté ¿qué habremos conseguido si después de tantos conteos, medidas, cálculos y análisis resulta que no aparece ningún patrón? Su respuesta fue contundente: "pues, si no hay patrón, habremos conseguido algo igualmente valioso". Pero ¿el qué? insistí. Y con su irónica sonrisa habitual me soltó "¡que ahora lo sabemos!"

A pesar de compartir estas sabias palabras, no puedo negar mi satisfacción al comprobar que los resultados apoyan su intuición. Y quisiera creer que el día de la lectura de esta tesis el querido maestro esbozará una de sus sonrisas a que nos tenía acostumbrados y tal vez diga "¡lo has conseguido!", pero también "¡ya era hora!".

No llegeixi massa, que només sabrà el que ha llegit. Vagi al camp i toqui l'arbre

Ramon Margalef

AGRADECIMIENTOS

***La vegetación se mueve solo porque crece.
Su reino es cien mil veces más lento; sus sucesos, más distantes entre sí.
¡Qué fácil es ver un árbol caído y qué difícil es verlo caer!***

Jorge Wagensberg

En primer lugar, tengo que agradecer al Dr. Ramon Margalef, catedrático de Ecología de la Universitat de Barcelona (UB), su entrañable acogida en el departamento desde el principio (1974) y la dirección de esta tesis doctoral los primeros años -que fueron la mayoría- inspirando y sugiriendo todos los temas y enfoques de la misma.

Después de su fallecimiento, codirigieron la tesis los doctores Javier Romero, del Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals (UB), y Joaquín Baixeras, del Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva (Universitat de València). Sin su participación habría resultado imposible terminar la tesis. El Dr. Josep Maria Oller ha realizado el modelo matemático de simulación numérica, de gran ayuda para corroborar la hipótesis principal.

En el asesoramiento científico y la revisión del texto han intervenido los doctores Constantí Stefanescu (CBMS, Museu de Granollers), José Martín Cano, José Luis Viejo Montesinos, Miguel López Munguira (los tres de la Universidad Autónoma de Madrid, UAM) y muy especialmente Enrique García-Barros (UAM), que ha atendido todas mis consultas. Mención aparte merece el Dr. Roger Vila, con quien he realizado numerosas reuniones en el Institut de Biologia Evolutiva de Barcelona (CSIC) que han enriquecido notablemente mis investigaciones.

El Dr. Francesc Español (†) nos dio todas las facilidades para usar las instalaciones y consultar la colección y la biblioteca del Museu de Zoologia de Barcelona, colaboración que posteriormente siguieron Anna Omedes, Glòria Masó, Oleguer Escolà y Amador Viñolas. Para acceder a la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid colaboraron Victoria Remón, Marian Ramos, Mercedes Paris y, sobre todo, Isabel Izquierdo (†). Para estudiar la colección del Laboratoire d'Entomologie del Musée d'Histoire Naturelle de París participaron Gérard Christian Luquet, Patrice Leraut y, especialmente, Hervé de Toulgoet (†). En mi visita al Museo Civico de Storia Naturale de Turín me asistió amablemente el Dr. Umberto Parenti (†), y durante mi estancia en el Department of Entomology del British Museum of Natural History de Londres he de agradecer la ayuda del Dr. Martin Honey.

En la recolección de ejemplares participaron Joan Cortés, Ferran Susach, Ramon Margalef Mir, Anna Carrió, Eloísa Matheu, el Dr. Javier Romero y especialmente Lluís Simó, quien además intervino activamente en el estudio de la flora de Aiguafreda. En todos los aspectos de botánica me han asesorado los doctores Ramon Maria Masalles y Josep Vigo.

En el conteo de escamas han colaborado activamente Guillermo Fernández Alfaro (densidad de las escamas de *Colias crocea*) y David Carrera (recuento de distintas especies). En los procesos de medición de la longitud alar me ayudaron Lluís Simó y el Dr. Josep Ylla, este último aportando su colección como cotejo externo y colaborando en la determinación de ejemplares.

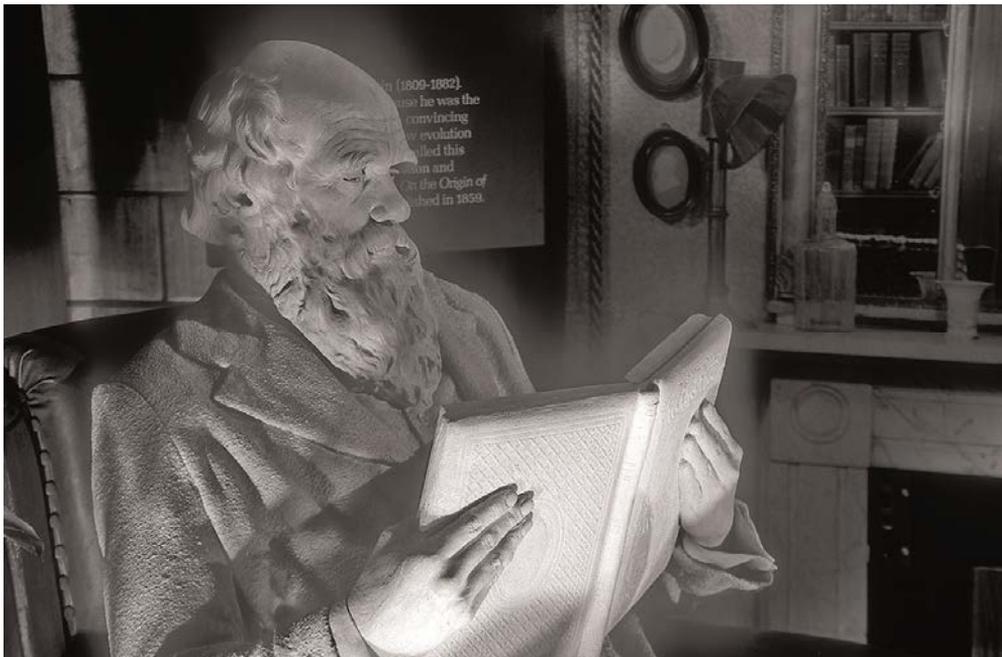
En distintos aspectos de la tesis me han ayudado Yuri Masó, Manuel Pijoan, Hugo Rodríguez (www.hugorodriguez.com), Miquel González (www.yourphotographer.pro) y Antonio Melic (Sociedad Entomológica de Aragón). Luis Monje (Gabinete de Fotografía Científica de la universidad de Alcalá de Henares) me ha proporcionado la foto de la dedicatoria.

De forma general me han orientado Joaquim Vilarrúbia (†), William B. L. Manley (†), Julian Best, Ramon Macià, Francesc Vallhonrat, Jordi Martín, Elisenda Olivella, Josep Maria Mas-sip, Jordi Viader, Manel Moragas y otros compañeros de la Societat Catalana de Lepidoptero-logia. Hay otras personas que me han ayudado de distintas formas. Entre ellos destacan: los doctores Antoni Prevosti (†), Jacint Nadal, Jorge Wagensberg, Josep Cuello, Jaume Josa (†), Martí Domínguez, Mercè Durfort, Enric Ribes, Marcel S. Jacquat y Xavier Bellés, así como Pere Ribas, Joan Condal y Pier Maria Rossi. En el análisis final de la tesis han intervenido los doctores Juli Pujade, Marta Goula, Isabel Muñoz y Teresa Vegas. A todos les agradezco que siempre que les he consultado han estado disponibles con sorprendente paciencia.

Finalmente, en todo momento me ha apoyado mi familia más próxima: mis padres Josep y Francesca, mi hermano Jordi, mi esposa Elizabeth y mis hijos Yuri y Boris.

It is not the strongest of the species that survives, nor the most intelligent that survives. It is the one that is most adaptable to change.

Charles Robert Darwin



Charles Robert Darwin, en la reproducción de su gabinete de trabajo en el British Museum of Natural History de Londres.

ÍNDICE

PREÁMBULO	11
INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS	13
MATERIAL Y MÉTODOS	19
RESULTADOS	21
CAPÍTULO 1. ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS PAPILIONOIDEA (Insecta: Lepidoptera) DEL OESTE DEL MONTSENY (Aiguafreda, Península Ibérica)	22
CAPÍTULO 2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LAS RELACIONES ENTRE LA TAXOCENOSIS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) Y LA VEGETACIÓN EN UN ÁREA DEL MACIZO DEL MONTSENY (NORESTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA).....	47
CAPÍTULO 3. ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD EN EL NÚMERO, DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESCAMAS ALARES DE <i>Colias crocea</i> (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae).....	85
CAPÍTULO 4. RELACIÓN ENTRE TAMAÑO ALAR Y NÚMERO DE ESCAMAS EN DIVERSAS ESPECIES, GÉNEROS Y SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera).....	108
CAPÍTULO 5. DUPLICACIÓN DEL TAMAÑO ALAR Y DEL NÚMERO DE ESCAMAS EN LAS SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL: UN POSIBLE MECANISMO DE MACROEVOLUCIÓN.....	130
DISCUSIÓN GENERAL	165
CONCLUSIONES GENERALES.....	170
BIBLIOGRAFÍA COMPLETA	173

La recerca ha de ser un joc, perquè només jugant som feliços

Ramon Margalef

En primer lugar, debería explicar por qué una tesis iniciada formalmente en los años 90 del siglo pasado finaliza en 2017. Los motivos son múltiples, siendo el principal mi dedicación profesional a la divulgación científica, a la enseñanza y a la fotografía. De hecho, para ser exactos, hay que decir que las investigaciones de esta tesis empezaron mucho antes, cuando era estudiante de Biología en los años 70. En efecto, como se verá en los datos del Capítulo 1 de la tesis, las fechas de captura de los ejemplares comienzan en 1975. El año anterior, el Dr. Margalef había animado a un grupo de universitarios teenagers a estudiar los insectos de Aiguafreda, en las estribaciones del Montseny. Entre ellos estaban Anna Carrió, Joan Cortés, Ramon Margalef Mir, Eloïsa Matheu, Javier Romero, Lluís Simó, Ferran Susach y el autor de estas líneas.

Lógicamente, los primeros años estuvieron restringidos a la observación, captura y preparación de las mariposas, ya que debíamos atender a las obligaciones de la carrera de biología, la cual tuve que interrumpir ex causa militare, lo que demoró un par de años la licenciatura. En 1978 se publicó el primer artículo basado en los datos de las campañas de Aiguafreda: “Estudio faunístico de una comunidad de lepidópteros diurnos de un prado antiguamente cultivado” (Masó, A. 1978. Boletín de la Asociación Española de Entomología, 2: 65-70). Paralelamente, Lluís Simó y yo hicimos repetidas prospecciones botánicas por la zona, recopilando los resultados en el trabajo “Contribució al coneixement de la flora de la vall de l’Avencó”, premiado en 1981 por la Institució Catalana d’Història Natural. Estos datos son una parte fundamental del Capítulo 2.

A raíz de numerosos encuentros y conversaciones, el Dr. Margalef, en los años 90, me animó a profundizar en las investigaciones, analizar los datos y darles enfoques diversos. Dado que jamás pensé en una carrera académica para la que se requiriese el título de doctor, nunca hubiese formalizado la matrícula de la tesis si no hubiese sido porque el Dr. Margalef no solo aceptó dirigirla, sino que me animó a ello. Desde el primer momento me orientó y me dio muchas ideas interesantes: estudios comparativos de la fauna a distintas alturas, evaluación de la densidad de distintas poblaciones marcando los ejemplares, horas de actividad de las especies diurnas, relación entre los lepidópteros y sus plantas nutricias, estudio de la carga alar (relación peso/superficie de las alas) según el tipo de vuelo de la mariposa, biogeografía de los papilionoideos de toda la península Ibérica basada en la retícula UTM de 10 x 10 km, influencia de la vegetación en la distribución de las mariposas, estudio de la densi-

dad de escamas en todos los sectores de las alas de una mariposa, conteo del total de escamas de la celda discal de diversas especies y biometría alar de los papilionoideos del Paleártico occidental.

Todas estas líneas las inicié y conservo los datos, que algún día tengo intención de publicar, pero la verdad es que eran demasiadas como para incluirlas todas en una tesis. Así pues, en la siguiente fase fuimos seleccionando, de común acuerdo, las más adecuadas para crear un corpus temático que fuese coherente.

Todas las hipótesis que planteo se basan en ideas e intuiciones del Dr. Margalef. Asimismo, las metodologías empleadas también fueron sugeridas y supervisadas por él. Yo no he hecho más que concretarlas, realizarlas, obtener resultados e intentar analizarlos y extraer conclusiones.

Posteriormente, al faltar el Dr. Margalef (2004), tuve la suerte de que dos buenos biólogos aceptasen seguir conjuntamente con la dirección: el Dr. Javier Romero (experto ecólogo y analista estadístico) y el Dr. Joaquín Baixeras (experto entomólogo especializado en lepidópteros), además de diversos biólogos que me han ayudado y asesorado, y que cito en los agradecimientos. Entre todos fuimos configurando los cinco trabajos que conforman la tesis agrupados en dos líneas de investigación, una ecológica y la otra morfológica-evolutiva.

Ha sido muy estimulante comprobar que las intuiciones del Dr. Margalef se han revelado acertadas, y mi mayor satisfacción ha sido poder documentarlas mediante datos experimentales.

El planteamiento general de la tesis se basa en hacerse preguntas y tratar de responderlas recopilando datos y efectuando análisis, siguiendo el principio fundamental transmitido por el Dr. Margalef: la ciencia no es la simple acumulación de datos, sino su análisis e interpretación para escudriñar lo que esconden. Este pensamiento se puede resumir así: “La información pertinente no consiste en la acumulación masiva de trivialidades” (Perspectives in ecological theory, 1968). Este ha sido el principio que ha guiado la realización de mi tesis.

Heredity proposes and development disposes

Sir Peter Brian Medawar, 1958

INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

Fer prediccions en Ecologia és més arriscat que fer-les en Meteorologia

Ramon Margalef

Los artrópodos, y en particular los insectos, constituyen el grupo animal que más adaptabilidad y diversificación ha demostrado en la historia de la Tierra. Su capacidad para colonizar un amplio abanico de ambientes y el número de especies originado no tienen parangón en otros grupos. Dentro de los insectos, los lepidópteros conforman uno de los órdenes más importantes, con más de 150.000 especies conocidas, un papel ecológico destacado, no solo como herbívoros (orugas fitófagas e ingestión de néctar por parte de los adultos), sino también como polinizadores y un elevado número de especies de importancia económica, el mayor entre los insectos.

Desde el punto de vista anatómico y funcional los lepidópteros son un grupo homogéneo. Todos son holometábolos. La larva, denominada oruga, es la encargada de adquirir casi toda la materia y energía que necesitará el individuo para completar el ciclo. El imago –la mariposa o polilla- soporta la reproducción y la dispersión, y es de vuelo activo. Las puestas son generalmente numerosas (cientos o miles de huevos) y la pupa -denominada crisálida- es la fase en la que se concentra la metamorfosis de larva a adulto.

Desde el punto de vista evolutivo, se trata de un grupo antiguo: surgió hace unos 210 millones de años. La mayor parte de familias actuales se diferenciaron pronto y no han variado demasiado, de manera que la mayoría de fósiles se puede identificar con una guía actual, al menos a nivel de familia. Los insectos fueron los primeros animales con capacidad de vuelo, que adquirieron hace unos 400 millones de años. Algunos grupos taxonómicos son capaces de alcanzar grandes velocidades y frecuencias de aleteo muy altas, en especial con el vuelo de tipo indirecto o asincrónico (los himenópteros y los dípteros, por ejemplo). No es el caso de los lepidópteros, que presentan siempre vuelo directo (sincrónico), es decir, que el movimiento descendente de las alas –el que impulsa– se efectúa por la contracción de músculos que están anclados a la base del ala y que necesitan de órdenes directas del sistema nervioso central a través de los nervios motores, igual que sucede en las aves, por ejemplo. De esta forma, la frecuencia de batido de las alas es siempre inferior a 100 Hz, lo que no impide que algunas especies (esfíngidos, sésidos y noctuidos) sean capaces de realizar un vuelo estacionario. Estas especies se pueden cernir en el aire, lo que les permite acceder a recursos tróficos que de otra forma no estarían a su alcance, como es el caso de los profundos nectarios de ciertas flores con corolas alargadas.

Una característica de los lepidópteros es presentar las cuatro alas cubiertas de escamas, singularidad que dio lugar a su nombre (del griego *lepis*, escama, y *pteron*, ala). Las escamas son pelos modificados, dotados de una cavidad interna donde se acumulan los pigmentos responsables del color. Las alas constan de dos láminas membranosas entre las cuales circulan una serie de venas (a veces incorrectamente llamadas nervaduras) que delimitan las celdas. Las escamas, que se insertan sobre las alas, pueden ser de dos tipos: las de cobertura (cover scales) y las subyacentes o de fondo (ground scales). Las primeras son algo mayores, poseen pigmentos y forman una capa que recubre las subyacentes, apigmentadas y de menor tamaño. Además de su carácter hidrófugo y aislante (termorregulador), las escamas desempeñan funciones de defensa y comunicación, al ser la unidad básica que sirve para generar el diseño y coloración alares, lo que se conoce como patrón alar. De él depende la comunicación intraespecífica, territorial o sexual y la crípsis, así como de los aposematismos y mimetismos, ligados a la defensa frente a depredadores. Cada escama es de un color concreto, y por lo tanto cada una contribuye al patrón de coloración global de la misma forma que lo haría una pincelada elemental de un cuadro puntillista. Siguiendo la idea del Dr. Margalef, podríamos decir que “la estructura del ala es digital”, ya que la imagen se consigue a base de “píxeles” individuales (las escamas).

Las alas de las mariposas constituyen un excelente material para estudiar los patrones de coloración, pues las escamas son elementos que se pueden observar individualmente, medir, contar y analizar, por lo que la literatura sobre el tema es extensa (Nijhout, 1991). Entre los aspectos más investigados hasta el momento figura su estructura y morfología (Grodnitsky & Kozlov, 1989) y cómo se originan el color y otras propiedades (reflectancia, iridiscencia...) (Janssen *et al.*, 2001), así como la función y estructura de tipos especiales de escamas, como las androconiales de los machos, capaces de emitir feromonas para predisponer a la hembra al apareamiento. También se han estudiado los mecanismos genéticos que controlan las escamas (Monteiro *et al.*, 2007), los distintos patrones de coloración que producen (Nijhout, 1982; Sekimura *et al.*, 2000) y especialmente los ocelos (Monteiro *et al.*, 2006). Sin embargo, quedan otros aspectos por explorar, como la forma en que se distribuye la densidad de escamas en las alas o cómo varía su número con el tamaño, dentro de una especie o entre especies emparentadas. Todos estos temas tienen interés para la confección de un marco de trabajo cuantitativo de la estructura y distribución de las escamas.

En general, y en lo que concierne a los lepidópteros, tanto los aspectos de biodiversidad, distribución y relaciones con la vegetación como los aspectos morfológicos y evolutivos relacionados con las escamas son temas de gran interés que ofrecen un amplio campo de investigación. La presente tesis busca profundizar en aspectos de la biología de los lepidópteros, en particular de las mariposas diurnas (Papilionoidea), según dos aproximaciones claramente diferenciadas. La primera, ecológica, busca indagar en la relación entre mariposas y vegetación. La segunda, con un enfoque

morfológico y, en última instancia, evolutivo, pretende explorar un posible mecanismo de macroevolución relacionado con el tamaño alar.

ECOLOGÍA: MARIPOSAS Y VEGETACIÓN

CAPÍTULOS 1 y 2

Le seule chose qu'on peut dire sur la répartition des organismes est-ce qu'il y a des espèces qui vont généralement ensemble, et d'autres qui n'en vont pas? Par conséquent, construisons un système basé sur ça et pas sur d'autres choses

Josias Braun-Blanquet

Existen numerosos estudios sobre las relaciones entre plantas y lepidópteros. En particular, la vinculación entre determinadas especies y sus plantas nutricias, especialmente cuando se trata de orugas monófagas, es muy fuerte. No obstante, a menudo se da por supuesta la dependencia de las comunidades de mariposas respecto a determinados tipos de vegetación, cuando en realidad hay pocas evidencias experimentales al respecto más allá de las especificidades tróficas ya mencionadas. El Dr. Margalef ponía en cuestión la idea generalizada de que la vegetación determina las características de la comunidad de mariposas, y uno de los objetivos que nos planteamos al realizar esta tesis fue intentar aportar datos empíricos sobre el particular.

Para conseguirlo, consideramos que debíamos partir de un conocimiento profundo tanto de la comunidad de mariposas diurnas como de las plantas de un territorio concreto. Lógicamente, el área de estudio debía ser suficientemente grande y heterogénea para abarcar distintos tipos de vegetación y un cierto rango altitudinal, pero a una escala lo suficientemente reducida como para poder rastrearla en detalle e inventariar con la resolución suficiente las plantas y mariposas presentes. Dividimos la investigación en tres fases: censos de las mariposas, inventarios de las plantas y análisis comparativo. La primera de ellas consistió pues en un estudio exhaustivo, cualitativo y cuantitativo, de la comunidad de mariposas diurnas para determinar su composición, su estacionalidad, su distribución por alturas y algunos rasgos biológicos de las especies presentes, como el voltinismo. La segunda fase incluyó un estudio lo más exhaustivo posible de las plantas de cada zona, con estimaciones semicuantitativas de su abundancia. Finalmente, la tercera fase consistió en un análisis mediante herramientas estadísticas de las relaciones y asociaciones entre ambas taxocenosis.

Esta primera parte de la tesis, de orientación ecológica, se concreta en los dos primeros capítulos, publicados ya en forma de artículos:

1. ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL OESTE DEL MONTSENY (AIGUAFREDA, PENÍNSULA IBÉRICA) (Masó, 2015). *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 57: 269-282.

(<https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5365446>)

2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LAS RELACIONES ENTRE LA TAXOCENOSIS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) Y LA VEGETACIÓN EN UN ÁREA DEL MACIZO DEL MONTSENY (NORESTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA) (Masó & Romero, 2016). *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 59: 127-147.

(<https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5869904>)

El primero de estos dos capítulos es básicamente faunístico, e incluye el catálogo de especies presentes en la zona. Para asegurar la exhaustividad del catálogo, se realizaron un total de 124 prospecciones entre 1975 y 1992, y para tener bien documentada la estacionalidad, durante el año 1976 se efectuó una prospección cada semana del año. El catálogo faunístico se completó con datos de diversidad y equitabilidad, así como mediante un análisis cuantitativo de algunos rasgos biológicos (voltinismo, hibernación...) de las especies implicadas.

El segundo capítulo aborda el análisis cuantitativo de la distribución por zonas altitudinales de plantas y lepidópteros. Para una estima correcta de la abundancia de las mariposas, se realizó un esfuerzo notable, tanto en lo que se refiere a la intensidad del muestreo como en lo que se refiere a la estandarización del esfuerzo. Los métodos aplicados, sin llegar a la precisión del sistema de transectos que introdujo más tarde Pollard (1977), se le asemejaba bastante, y fue muy innovador para la época en nuestro país.

Los dos conjuntos de datos, de plantas y mariposas, fueron sometidos a diversos análisis estadísticos para evaluar las posibles relaciones entre unos y otros.

L'espai és l'aïllant de la natura

Ramon Margalef

MORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN: TAMAÑO Y ESCAMAS

CAPÍTULOS 3, 4 y 5

Measure what is measurable, and make measurable what is not so

Galileo Galilei

La segunda línea de investigación de la tesis doctoral es de tipo morfológico-evolutivo y tiene como finalidad fundamental desarrollar, estudiar y analizar la idea del Dr. Margalef de que la duplicación del número de células de un organismo o de alguna de sus partes puede constituir un mecanismo de evolución. Las mariposas son excelentes ejemplos para investigar este tipo de mecanismo, puesto que cada una de las escamas de sus alas está generada por una única célula. Por lo tanto, al contar escamas, estamos contando células.

En las reuniones con el Dr. Margalef aludimos varias veces a Vladimir Nabokov, el cual, además de ser un famoso escritor que obtuvo el premio Nobel de literatura, tuvo una faceta menos conocida: fue pionero en el estudio de las escamas de las mariposas, como explican exhaustivamente Stephen H. Blackwell en su libro "Fine Lines: Vladimir Nabokov's Scientific Art" y Kurt Johnson en "Nabokov's Blues: The Scientific Odyssey of a Literary Genius" (2001). Y es que el famoso autor de "Lolita" tuvo una prolífica actividad entomológica durante su estancia en la universidad de Harvard, el mismo sitio donde décadas después estuvo nuestro asesor, el Dr. Roger Vila, quien nos explicó detalles de la actividad de Nabokov relacionada con esta tesis. Publicó artículos en la revista *Psyche*, donde expuso los resultados de sus conteos de escamas. Por ejemplo, utilizaba los números de hileras de escamas para localizar en la superficie del ala los dibujos y marcas importantes en taxonomía.

Por su parte, el Dr. Margalef, observando colecciones y láminas de libros de mariposas, se fijó en varias cosas. En primer lugar, que en cada familia (o en otros niveles taxonómicos) había muchas especies que presentaban el mismo tamaño. Esto es fácil de comprobar, por ejemplo, en numerosos géneros, que mantienen una envergadura relativamente constante en gran parte de sus especies y a veces incluso similar a la de géneros parecidos o de la misma subfamilia. Tal es el caso de *Erebia*, *Pontia*, *Melitaea* y *Lycaena*, entre otros muchos. Además, dada su similitud, estos grupos tendrían presumiblemente un carácter monofilético y serían el reflejo de una diversificación gradual por modificación de rasgos diferentes del tamaño. En segundo lugar, se fijó en que había otros grupos de un tamaño mayor o menor y, en tercer lugar, que había relativamente pocas especies de tamaños intermedios. Esto se repite en distintas familias y sugiere que hay unos tamaños alrededor de los cuales se concentra la mayor parte de especies. Finalmente, se fijó en que, aparentemente, estos tamaños parecían no distribuirse al azar, sino seguir un patrón de duplicación de la superficie

alar. Pues bien, la segunda parte de esta tesis intenta explorar hasta qué punto estas observaciones se ajustan a la realidad, y hasta qué punto estas supuestas duplicaciones de superficie alar pueden ser mecanismos relevantes de macroevolución. Para ello, planificamos el trabajo en tres fases, que corresponden a los tres últimos capítulos (3, 4 y 5).

En la primera fase llevamos a cabo una estimación detallada de las escamas de las alas de cuatro ejemplares de distinto tamaño de una misma especie, y analizamos con cierta minuciosidad la distribución de su densidad, evaluando la importancia de las distintas fuentes de variabilidad: celdas, caras dorsal/ventral, lados derecho/izquierdo, sectores anterior/posterior y tamaño (longitud alar) del ejemplar. Los resultados y sus implicaciones quedan explicados en:

3. ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD EN EL NÚMERO, DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESCAMAS ALARES DE *Colias crocea* (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae) (Masó, Romero & Baixeras, pendiente de publicar).

La segunda fase consistió en analizar las relaciones entre tamaño (como longitud alar) y número de escamas (en este caso no el total, sino el de la celda discal) en un conjunto amplio de ejemplares pertenecientes a distintas especies, géneros y subfamilias. Los resultados quedan recogidos en:

4. RELACIÓN ENTRE TAMAÑO ALAR Y NÚMERO DE ESCAMAS EN DIVERSAS ESPECIES, GÉNEROS Y SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) (Masó, Baixeras & Romero, pendiente de publicar)

Una vez demostrada la relación entre tamaño y número total de escamas, pasamos a analizar, para cada subfamilia, si los tamaños de las especies que la integran se distribuían al azar o agrupándose por especies de tamaño muy similar, y cómo se relacionaban numéricamente entre sí estos grupos. Ello requirió, por una parte, una recopilación muy importante de datos de longitudes alares de Papilionoidea y, por otra, un conjunto de análisis numéricos. El objetivo de esta tercera fase fue comprobar si los datos empíricos se distribuían de manera compatible con la hipótesis que planteamos de duplicación celular. Estas investigaciones quedan reflejadas en el último capítulo, que culmina la tesis doctoral:

5. DUPLICACIÓN DEL TAMAÑO ALAR Y DEL NÚMERO DE ESCAMAS EN LAS SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL: UN POSIBLE MECANISMO DE MACROEVOLUCIÓN (Masó, Baixeras, Oller & Romero, pendiente de publicar).

Shut up and calculate

Expresión popularizada por el físico David Mermin para oponerse a los que pierden el tiempo dando vueltas a la realidad

MATERIAL Y MÉTODOS

La presente tesis consta de dos partes claramente diferenciadas, una de orientación esencialmente ecológica y la otra de orientación morfológica y evolutiva. Como es lógico, los planteamientos de ambas son muy distintos, por lo que se abordan aquí por separado.

ECOLOGÍA

En lo que se refiere a la primera parte, dos fueron los procedimientos básicos seguidos. En lo que se refiere al estudio cualitativo, encaminado a la confección del catálogo de especies (Capítulo 1), se aplicaron los métodos de recolección tradicionales, como la manga entomológica y demás material habitual. Ahora bien, en muchos casos la fotografía (macro de campo) e incluso la simple observación del ejemplar (en vuelo o posadas o en la red de la manga del cazamariposas) eran suficientes para identificar la mayor parte de especies y sólo se recurrió a la captura en casos dudosos. En unos pocos ejemplares se llevó a cabo la preparación de los genitalia.

Para investigar la distribución de los lepidópteros y su asociación con la vegetación (Capítulo 2), el área de estudio, de 1 km², se dividió en cinco zonas, una de ellas de influencia fluvial y las otras cuatro de tipo montano delimitadas según su altitud, y en todas ellas se estudió la abundancia de las mariposas y de las plantas. Para obtener estimas de abundancia de las plantas se hicieron recorridos por cada una de las zonas, a la vez que se anotaban las especies observadas con apreciaciones semicuantitativas de su abundancia. Esto se hizo en diversas épocas del año de una forma sistematizada con un total de 20 visitas, prospectando las cuatro estaciones del año entre 1975 y 1980. Cada visita duraba 10 horas, empleando 2 horas para cada zona.

Para evaluar la comunidad de mariposas se realizaron 53 prospecciones (una por semana) durante el año 1976, mediante un recorrido, idéntico para todos los muestreos, de una longitud total de 4 km. Dicho recorrido empezaba en la zona de influencia fluvial, y a partir de ahí se progresaba ganando altitud hasta los 800 m. En cada muestreo participaron entre 1 y 4 recolectores, si bien el esfuerzo total de captura se mantuvo constante (4 horas-recolector). El tiempo invertido en muestrear cada zona fue también el mismo.

MORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN

Para relacionar el tamaño de la mariposa (expresado como longitud alar) y el número de escamas, se midieron estas dos variables en cuatro ejemplares de la misma especie (Capítulo 3). Para determinar la longitud del ala se tomó, mediante un com-

pás, la distancia entre el ápice y el punto de inserción en el tórax del ala anterior. Esta distancia se trasladó luego a una regla milimetrada con divisiones cada 0,5 mm y se anotó el valor del milímetro entero más cercano.

Para estimar el total de escamas de una mariposa se dividió la superficie de cada una de las dos caras de las cuatro alas en 12 sectores (alas anteriores) y 11 sectores (posteriores), siguiendo las venas alares. Para cada sector se seleccionó un cuadrado de 1 mm², del cual se contaron todas las escamas. Para ello se usaron estéreo-microscopios equipados con cámara clara. La imagen se proyectaba sobre un papel cuadrículado que permitía hacer recuentos parciales y facilitaba el resultado. Por otra parte, se calculó la superficie de cada uno de los sectores mediante fotografías ampliadas de cada ala sobre una hoja de papel milimetrado. A partir de ambos datos se deducía la cantidad de escamas de cada sector, y, lógicamente, el número total de escamas del ejemplar.

Para relacionar la longitud alar y el número de escamas de la celda discal en distintas especies (Capítulo 4), se procedió como se ha indicado más arriba para determinar la longitud alar. Para estimar la cantidad de escamas de la celda discal, se tomó una fotografía macro y se amplió a tamaño 20 x 30 cm. Sobre ella se dispuso un papel vegetal transparente, en el que se iban punteando todas las escamas mediante un rotulador.

Finalmente, para disponer de una amplia base de datos sobre longitudes alares (Capítulo 5), se recurrió a múltiples fuentes, entre ellas la colección del autor de esta tesis, las colecciones de diversos museos y una colección privada, así como datos bibliográficos. En todos los casos, la determinación de la longitud del ala se llevó a cabo como se ha indicado más arriba.

La metodología de análisis estadístico y numérico aplicada se explica con detalle, junto a otros aspectos metodológicos, en los correspondientes capítulos.



Bhutanitis lidderdali (Papilionoidea, Papilionidae, Paransiinae)

PRIMERA PARTE

ECOLOGÍA: MARIPOSAS Y VEGETACIÓN

CAPÍTULO 1. ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL OESTE DEL MONTSENY (AIGUAFREDA, PENÍNSULA IBÉRICA)

CAPÍTULO 2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LAS RELACIONES ENTRE LA TAXOCENOSIS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) Y LA VEGETACIÓN EN UN ÁREA DEL MACIZO DEL MONTSENY (NORESTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA)

SEGUNDA PARTE

EVOLUCIÓN: TAMAÑO, ESCAMAS Y DUPLICACIÓN

CAPÍTULO 3. ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD EN EL NÚMERO, DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESCAMAS ALARES DE *Colias crocea* (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae)

CAPÍTULO 4. RELACIÓN ENTRE TAMAÑO ALAR Y NÚMERO DE ESCAMAS EN DIVERSAS ESPECIES, GÉNEROS Y SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera)

CAPÍTULO 5. DUPLICACIÓN DEL TAMAÑO ALAR Y DEL NÚMERO DE ESCAMAS EN LAS SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL: UN POSIBLE MECANISMO DE MACROEVOLUCIÓN

CAPÍTULO 1.

ESTUDIO FAUNÍSTICO DE LOS PAPILIONOIDEA (Insecta: Lepidoptera) DEL OESTE DEL MONTSENY (Aiguafreda, Península Ibérica)

Albert Masó

Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

natura@albertmaso.com

RESUMEN

Con el fin de confeccionar el catálogo de los papilionoideos del oeste del macizo del Montseny (municipio de Aiguafreda, Vallès Oriental, Barcelona), efectuamos 124 prospecciones estacionales entre 1975 y 1992. Capturamos un total de 3.596 ejemplares, entre los que identificamos las 91 especies. Se describe la taxocenosis de mariposas indicando los porcentajes de cada especie, el número de ejemplares capturados cada mes, el número de generaciones y la fase de hibernación. Hay 12 especies muy abundantes que, en número de individuos registrados, representan el 50% de la taxocenosis. En primavera y verano hay 85 especies presentes. Los meses con mayor número de especies y máxima diversidad son junio y julio (con 85 especies), seguidos de mayo y agosto. La abundancia (número de individuos) es máxima en junio, seguido de mayo y julio. La taxocenosis está dominada por Nymphalidae-Lycaenidae (80% de los individuos capturados), por especies univoltinas (más de la mitad de las halladas) y por las que hibernan en fase de oruga (60 % de las halladas). Se ha detectado una relación entre las especies filogenéticamente más próximas y su hibernación y voltinismo. La diversidad ($H=5,62$; $d=11$) y la uniformidad ($J=0,86$) son elevadas. El tamaño del muestreo, la cantidad de prospecciones y la duración en el tiempo son mayores que los habituales, y la curva de acumulación indica que el catálogo de especies es exhaustivo, lo cual confiere a los resultados un gran interés para futuras comparaciones y detectar así tendencias a largo plazo.

Palabras clave: *Papilionoidea, taxocenosis, faunística, fenología, Península Ibérica, Cataluña, Barcelona, Montseny, Aiguafreda.*

RESUM

ESTUDI FAUNÍSTIC DELS PAPILIONOIDEA (Insecta: Lepidoptera) DE L'OEST DEL MONTSENY (Aiguafreda, Península Ibèrica)

Per tal de confeccionar el catàleg dels papilionoideus de l'oest del massís del Montseny (municipi d'Aiguafreda, Vallès Oriental, Barcelona), realitzem 124 prospeccions estacionals entre 1975 i 1992. Capturem un total 3.596 exemplars, entre els quals identifiquem les 91 espècies. Es descriu la comunitat de papallones indicant els percentatges de cada espècie, el nombre d'exemplars capturats cada mes, el nombre de generacions i la fase d'hibernació. Hi ha 12 espècies molt abundants que, en nombre d'individus registrats, representen el 50% de la comunitat. Hi ha 85 espècies presents a la primavera i estiu. Els mesos amb més nombre d'espècies i màxima diversitat són juny i juliol (amb 85 espècies), seguit de maig i agost. L'abundància (nombre d'individus) és màxima al juny, seguit de maig i juliol. La taxocenosis està dominada per Nymphalidae-Lycaenidae (80% dels individus capturats), per espècies d'univoltines (més de la meitat de trobades) i per les que hibernen en fase d'eruga (60% de les trobades). S'ha detectat una relació entre les espècies filogenèticament més properes i llur hibernació i voltinisme. La diversitat ($H=5,62$; $d=11$) i la uniformitat ($J=0,86$) són elevades. La mida de la mostra, la quantitat de prospeccions i la durada en el temps són superiors a les habituals, i la corba d'acumulació indica que el catàleg d'espècies és exhaustiu, el que dóna als resultats un gran interès per a futures comparacions i així poder detectar tendències a llarg termini.

Paraules clau: *Papilionoidea, taxocenosi, faunística, fenologia, Península Ibèrica, Catalunya, Barcelona, Montseny, Aiguafreda.*

RÉSUMÉ

ÉTUDE FAUNISTIQUE DES PAPILIONOIDEA (Insecta: Lepidoptera) DE L'OUWEST DE MONTSENY (Aiguafreda, Peninsule Ibérique)

Pour réaliser le catalogue des Papilionoidea de l'ouest du massif du Montseny (municipalité d'Aiguafreda, Vallès Oriental, Barcelone), nous avons effectué 124 prospeccions saisonnières entre 1975 et 1992. Nous avons capturé au total 3.566 spécimens, parmi lesquels nous avons identifié les 91 espèces. On a décrit la taxocénose de papillons, indiquant les pourcentages de chaque espèce, le nombre d'individus capturés chaque mois, le nombre de générations et la phase d'hibernation. Il y a 12 espèces très abondantes qui, en nombre d'individus enregistrés, représentent le 50 % de la taxocénose. Au printemps et en été il y a 85 espèces présentes. Les mois avec un plus grand nombre d'espèces et une diversité maximale sont juin et juillet (avec 85 espèces), suivis de mai et août. L'abondance (nombre d'individus) est plus élevée en juin, suivi de mai et juillet. La taxocénose est dominée par Nymphalidae-Lycaenidae

(80% des individus capturés), par des espèces univoltines (plus de la moitié des espèces trouvées) et par celles qui hibernent dans la phase de chenille (60% des espèces trouvées). Une relation a été détectée entre les espèces phylogénétiquement les plus proches et leur hibernation et leur voltinisme. La diversité ($H = 5,62$, $d = 11$) et l'uniformité ($J = 0,86$) sont élevées. La taille de l'échantillonnage, le nombre d'enquêtes et la durée dans le temps sont supérieurs aux valeurs habituelles, et la courbe d'accumulation indique que le catalogue d'espèces est exhaustif, ce qui confère aux résultats un grand intérêt pour les comparaisons futures et pour détecter ainsi des tendances à long terme.

Mots clés: *Papilionoidea, taxocénose, faunistique, phénologie, Péninsule Ibérique, Catalogne, Barcelone, Montseny, Aiguafreda.*

ABSTRACT

FAUNISTIC STUDY OF THE PAPILIONOIDEA (Insecta: Lepidoptera) FROM THE WEST OF MONTSENY (Aiguafreda, Iberian Peninsula)

In order to make the catalogue of the Papilionoidea in the West of the Montseny massif (municipality of Aiguafreda, Vallès Oriental, Barcelona), we conducted 124 seasonal prospections between 1975 and 1992. We captured a total of 3,596 specimens, among which we identified 91 species. We describe the butterflies community indicating the percentages of each species, the number of specimens captured each month, the number of generations and the hibernation phase. There are 12 very abundant species that represent the 50% of the community in number of reported individuals. There are 85 species present in spring and summer. The months with the largest number of species and maximum diversity are June and July (with 85 species), followed by May and August. Abundance (number of individuals) is maximum in June, followed in May and July. The taxocenosis is dominated by Nymphalidae-Lycaenidae (80% of the captured individuals), by univoltine species (more than half of those captured) and by those that hibernate in phase of Caterpillar (60% of the captured individuals). It has been detected a relationship between phylogenetically related species and their hibernation and voltinism. Diversity ($H=5,62$; $d=11$) and uniformity ($J=0,86$) are high. The size of the sampling, the number of prospections and the time interval are greater than the usual ones, and the accumulation curve indicates that the catalog of species is exhaustive, which gives the results a great interest for future comparisons and thus detect long-term trends.

Key words: *Papilionoidea, taxocenosis, fauna, phenology, Iberian Peninsula, Catalonia, Barcelona, Montseny, Aiguafreda.*

1. INTRODUCCIÓN

El macizo del Montseny ha sido objeto de numerosos estudios naturalistas desde tiempos antiguos (Arrizabalaga *et al.*, 1993). El estudio de sus lepidópteros se remonta al siglo XIX, pero casi siempre se trata de referencias esporádicas (Navàs, 1928). Quizás la primera contribución notable sobre los papilionoideos (Papilionoidea, mariposas diurnas típicas tradicionalmente denominadas ropalóceros) de la zona se encuentre en las páginas del catálogo de Cuní i Martorell (1874). El mismo autor publica más tarde (Cuní i Martorell, 1880) un artículo sobre una “excursión (...) a Arbucias y las cumbres del Montseny”.

Ya en el primer tercio del siglo XX, Ignasi de Sagarra publica diversos artículos con no pocas citas (por ejemplo, Sagarra, 1914). En Querci (1932) aparecen nuevas informaciones al respecto, aunque expuestas de manera genérica en un contexto de fauna ibérica. Luego hay que esperar a Manley & Allcard (1970), que incrementan considerablemente el conocimiento lepidopterológico de la Península Ibérica, al igual que Gómez-Bustillo & Fernández-Rubio (1974), aunque en menor medida. Existen gran cantidad de artículos posteriores con referencias a la zona, pero raramente dedicados a ella, con algunas excepciones como Sarto (1986) y Stefanescu (1987), con especial mención a Stefanescu (1999), con un buen resumen de las mariposas del Montseny. Este mismo autor tiene también numerosos trabajos acerca de especies concretas en la zona, que podemos encontrar en Stefanescu (en CBMS, 2015).

El presente trabajo estudia una taxocenosis de papilionoideos durante un periodo extenso, como ya han hecho otros autores (Viejo, 1984); es un estudio faunístico que se planteó en su día con el objetivo de aumentar el conocimiento entomológico de un sector del macizo del Montseny, gran parte del cual se halla incluido en el parque natural del mismo nombre. Para cubrir dicho objetivo, se efectuaron prospecciones exhaustivas, con un esfuerzo de muestreo considerable (124 prospecciones, con un año de visitas semanales y el siguiente con visitas más o menos quincenales, seguido de otros con visitas más espaciadas). De hecho, ya se hizo una publicación previa con los resultados de las ocho primeras prospecciones, las de 1975 (Masó, 1978), pero desde entonces el grueso de los datos seguía inédito. El interés de publicarlos ahora es, al menos, doble. En primer lugar, aportamos un catálogo completo de los papilionoideos de la zona, agregándolos al cuerpo de conocimiento existente para el conjunto del Montseny, con posibles implicaciones biogeográficas para la fauna ibérica.

En segundo lugar, la antigüedad de los datos, la mayor parte de los cuales corresponden a la década de los 70, permite ofrecer un punto de referencia sólido para compararlos tanto con los más antiguos como, muy especialmente, con los actuales, como los del Catalan Butterfly Monitoring Scheme (CBMS: www.catalanbms.org) y los numerosos trabajos que genera.

2. METODOLOGÍA

2.1. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El área de prospección está situada en las estribaciones occidentales del macizo del Montseny, al oeste del Pla de la Calma y al norte del Tagamanent. El área está situada en el extremo norte de la comarca del Vallès Oriental (provincia de Barcelona) y entra de lleno en el parque natural del Montseny. Su extensión aproximada es de 2 km² (Figura 2) y se enclava en el término municipal de Aiguafreda.

La zona prospectada se sitúa al oeste de la riera de Picamena y al norte de la del Avencó, que da nombre al valle que ocupa gran parte del área. Es uno de los valles más fríos del macizo y la riera lleva agua casi siempre. Sin embargo, cuando se acerca al pueblo de Aiguafreda, justo antes de desembocar en el río Congost, el agua se filtra y transcurre de manera subterránea. La altitud oscila entre 400 m y 800 m.

Según Allue Andrade, que sigue la denominación de Thran (1966), el clima de la zona de estudio es de tipo “mediterráneo subhúmedo de tendencia centroeuropea”. En lo que respecta al régimen térmico, el clima se califica de tipo “moderado cálido” debido a que la media anual oscila entre los 11 y los 13 °C (Illa, 2009). Por la media del mes más cálido (21,8 °C) es “templado”, y por la media del mes más frío (inferior a 6 °C), es “fresco”. Esta última característica implica que cada año se producen heladas.

Aunque puede haber pequeñas variaciones según el punto concreto del área prospectada, toda ella pertenece a la subregión en que la pluviosidad anual es superior a 650 l/m². En concreto, la zona tiene una media anual entre 750 y 800, siendo los meses más lluviosos mayo, junio y septiembre; y los más secos, febrero y julio (Figura 1).

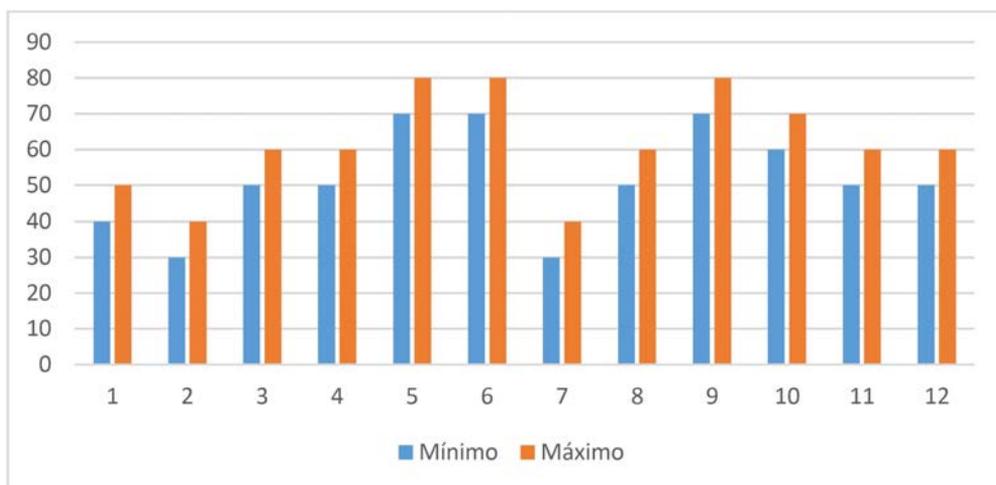


Figura 1. Pluviometría. Intervalo de precipitaciones mensuales en la zona de estudio (década de 1960).

La estación meteorológica más cercana a la zona de estudio es la de Centelles, situada a 4 km al noroeste de Aiguafreda. Allí en las décadas de los años 60-70 se recogía una media de 739 l/m², produciéndose la mayor parte de precipitaciones en primavera y otoño. Esta cifra es ligeramente superior a la que corresponde a la región climática, lo que debe ser debido a la barrera que representa el macizo del Montseny contra los vientos húmedos procedentes del noreste que atraviesan la sierra litoral.

En el área de estudio los materiales litológicos son predominantemente rocas carbonatadas, con prevalencia de las margas y las calizas.

En cuanto a vegetación, el territorio corresponde mayoritariamente al dominio del encinar (Bolòs, 1983). Por debajo de los 700 m encontramos el estrato del encinar con durillo (asociación *Viburnotini-Quercetumilicis*), que ocupa la mayor parte del área de estudio. A partir de los 700 m aparece el encinar montano calcícola (*Asplenioopteridis-Quercetumilicis*). No obstante, algunos sectores de umbría situados en el extremo norte corresponden al territorio del robledal de roble pubescente con boj (*Buxosempervirentis-Quercetumpubescentis*). El paisaje vegetal actual de las zonas bajas está dominado por los cultivos, mezclados con pinares de pino carrasco (*Pinus halepensis*) y matorral de romero (*Rosmarinoofficinalis-Lithospermetumfruticosi*). A medida que se incrementa la altitud, el encinar pierde densidad y en el sector más alto se mezcla con pastos de falso junquillo (*Aphyllanthomonspeliensis-Plantaginetummediae*).

2.2. MUESTREO

Las prospecciones se efectuaron de manera sistemática, empezando a 400 m de altitud, al este del pueblo, siguiendo la riera del Avencó pero cogiendo la riera de Picamena justo donde confluyen las dos pero sin pasar del punto A (en el mapa de la Figura 1). Después se partía de la misma riera y se iba subiendo por diferentes senderos o campo a través por la vertiente norte del valle del Avencó hasta un prado situado a 590 m (B). De allí se tomaba el camino que lleva a Can Serra de l'Arca (663 m, C) y luego se seguía en dirección a El Brull, hasta una altitud de 800 m (D). El área está localizada en el cuadrado de 10 km de lado del sistema UTM (MGRS) designado como: 31T DG32.



Figura 2. Situación de Aiguafreda y de la zona prospectada.

Las prospecciones se iniciaron en 1975, con baja intensidad, pasaron a ser visitas semanales en 1976 y prácticamente quincenales en 1977, disminuyendo la frecuencia en años posteriores, hasta 1992 (Tabla I). En total se realizaron 124 visitas.

Se han utilizado los métodos de recolección tradicionales: manga entomológica y demás material habitual. Sin embargo, aparte de los dos primeros años, solo se capturaban los ejemplares necesarios para su determinación. Con frecuencia la fotografía (macro de campo) e incluso la simple observación (en vuelo, posadas o en la red) eran suficientes para identificar la mayor parte de especies. De ser necesario, se recurrió a la preparación de los genitalia (por maceración en potasa cáustica durante 24 horas, disección y preparación de las piezas entre porta y cubreobjetos en un medio de inclusión) para la confirmación de especies dudosas, aunque el recurso a este método fue muy infrecuente.

AÑO	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1984	1985	1986	1988	1990	1992	TOTAL
PROSPECCIONES	8	53	22	13	9	5	4	2	2	1	1	1	2	1	124

Tabla I. Número de prospecciones en los distintos años del estudio.

A pesar de que las prospecciones no son equiparables a los muestreos actuales del tipo pollard walks (Pollard & Yates, 1993), fueron mucho más estandarizadas que las habituales de la época, ya que se ajustaba la longitud de los recorridos y el tiempo de permanencia según el número de recolectores con el fin de que el esfuerzo de recolección fuera equivalente en todas las salidas. En cada prospección se emplearon 4 unidades de esfuerzo recolector-hora.

2.3. TAXONOMÍA

Para determinar los ejemplares se han utilizado fundamentalmente las obras de Manley & Allcard (1970), Higgins & Riley (1980), Tolman & Lewington (2002) y ocasionalmente otros textos (como Montagud & García-Alamá, 2010) y diversos trabajos de especies concretas (por ejemplo, Stefanescu, 2011). Para los genitalia se ha consultado sobre todo Higgins (1975).

En cuanto a las categorías superiores, tradicionalmente se habían considerado los hespéridos como una superfamilia (Hesperioidea), pero las investigaciones más recientes (Heikkilä *et al.*, 2011; Van Nieuwerkerken *et al.*, 2011; Regier *et al.*, 2013) han llevado a un consenso en el sentido de integrarlos dentro de los Papilionoidea debido a que los Papilionidae constituyen un grupo hermano del resto de familias, incluyendo los hespéridos.

2.4. TRATAMIENTO DE DATOS

Con todos los datos disponibles se han calculado varios índices para intentar reflejar la diversidad de la taxocenosis (Marrugan, 2004; Margalef, 1998): el índice de riqueza

za o diversidad de Margalef (d), el de diversidad de Shannon-Wiener (H) (calculado con logaritmo en base 2) y el de “equitabilidad” o uniformidad de Pielou (J).

3. RESULTADOS

3.1. LA TAXOCENOSIS DE MARIPOSAS: ESPECIES MÁS REPRESENTATIVAS

La media de registros es de 29 ejemplares por prospección. En el Anexo B se especifican las observaciones mensuales. Se recolectaron 3.596 ejemplares y se identificaron todos, obteniendo 91 especies, pertenecientes a 53 géneros de 5 familias de Papilionoidea, desglosados de la siguiente forma: 2 especies de Papilionidae, 5 de Hesperiiidae, 14 de Pieridae, 25 de Lycaenidae, y 45 de Nymphalidae (ver anexo A con la lista exhaustiva de especies y su nomenclatura taxonómica completa; en adelante sólo se indica el nombre genérico y el epíteto específico para referirnos a las especies).

Para todos estos datos se ha consultado fundamentalmente Leraut (1997) con las modificaciones incorporadas por García-Barros *et al.* (2013) y puntualmente las innovaciones de Karsholt y Van Nieukerken (2015), añadiendo *Iphiclides feisthamei*, que hasta hace poco se consideraba una subespecie de *I. podalirius* (Dinca *et al.*, 2015).

El muestreo ha sido exhaustivo, tal como lo confirma la curva de acumulación de especies/esfuerzo, que muestra una estabilización clara a partir del centenar de visitas (Figura 3).

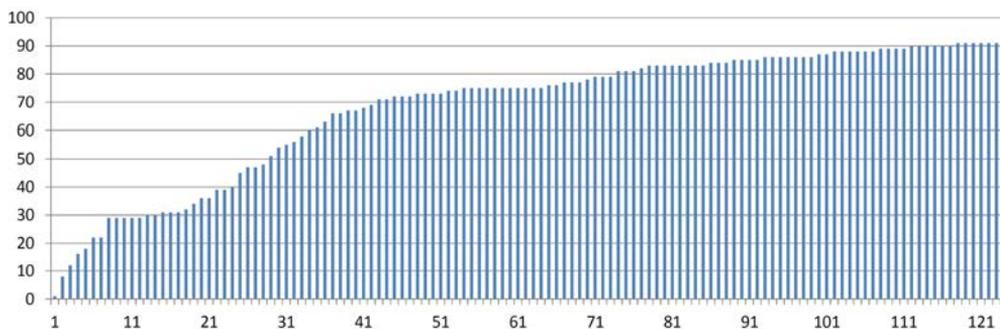


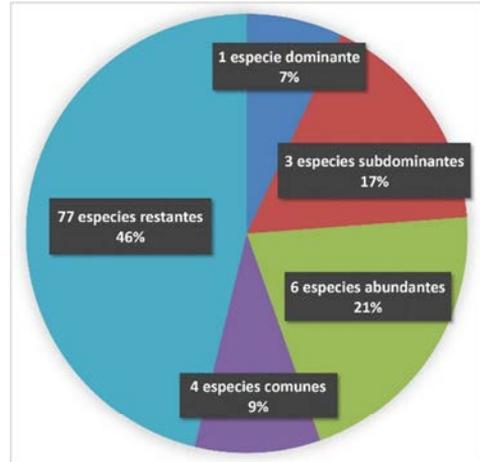
Figura 3. Curva de acumulación de especies halladas (ordenadas) en función del número de prospecciones (abscisas).

En el anexo B se recoge la mayor parte de datos del estudio. La fase en que hiberna la especie y el número de generaciones (a parte de las observadas) se han obtenido de la obra más reciente y fiable (García-Barros *et al.*, 2013), con ciertas precisiones para algunas especies, como *V. atalanta* (Stefanescu, 2001), *I. feisthamei* (Esperk *et al.*, 2013) y otras (C. Stefanescu, *com.per.*, 2015). Se han unificado los datos de *Leptidea*

sinapis y *L. reali*, ya que en la época de prospección ni siquiera se conocía la existencia de esta última especie (Vila *et al.*, 2003).

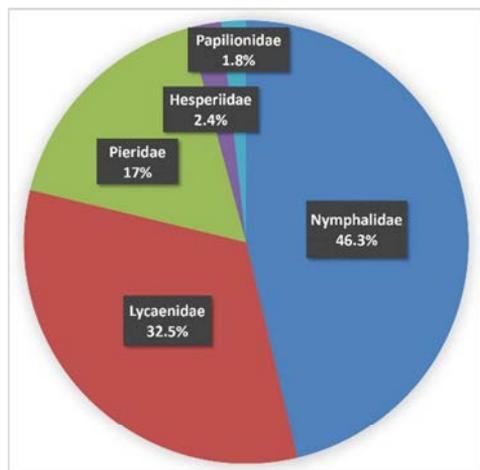
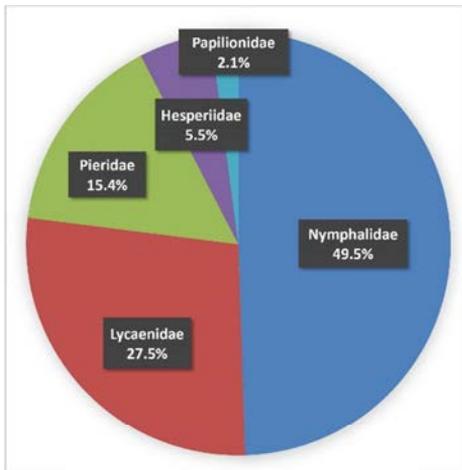
El 54% de los individuos pertenecen a 14 especies. Las familias con mayor número de individuos son la de los Nymphalidae (46,3% de los registros pertenecen a esta familia) y la de los Lycaenidae (32,5%), mientras que las otras tres (Pieridae, Hesperidae y Papilionidae) presentan muchos menos ejemplares (17%, 2,4% y 1,8%, respectivamente). No se halló ninguno perteneciente a la familia de los Riodinidae. Para todos esos datos véase la tabla II.

DOMINANTE	<i>Satyrrium esculi</i>	7.0 %
SUBDOMINANTES	<i>Melanargia lachesis</i>	5.9 %
	<i>Scolitantides panoptes</i>	5.5 %
	<i>Pyronia tithonus</i>	5.4 %
ABUNDANTES	<i>Coenonympha pamphilus</i>	4.3 %
	<i>Melitaea didyma</i>	4.0 %
	<i>Glaucopteryx alexis</i>	3.4 %
	<i>Pararge aegeria</i>	3.2 %
	<i>Maniola jurtina</i>	3.0 %
	<i>Glaucopteryx melanops</i>	2,9 %
COMUNES	<i>Lasiommata megera</i>	2.6 %
	<i>Polyommatus icarus</i>	2.4 %
	<i>Colophrys rubi</i>	2.2 %
	<i>Colias crocea</i>	2.0 %



A

B



C

D

Tabla II. ABUNDANCIA. A: Listado de las 14 especies más abundantes. **B:** Porcentajes de cada nivel de abundancia. **C:** Porcentaje de las especies por familias. **D:** Porcentaje de los ejemplares (registros) por familias.

3.2.FENOLOGÍA: ÉPOCA DE VUELO, VOLTINISMO E HIBERNACIÓN

Desde el punto de vista de la fenología, hay que destacar que solo un número limitado de especies aparece durante todo el año (o durante su mayor parte). Estas especies de larga permanencia son *Pararge aegeria* y *Colias crocea* (todos los meses), *Gonepteryx cleopatra*, *Polyommatus icarus* y *Lycaena phlaeas* (presentes todos los meses menos uno), *Pieris brassicae* y *Gonepteryx rhamni* (presentes diez meses) y *Lasiommata megera*, *Erynnis tages* y *Colias alfacariensis* (nueve meses). De las especies mencionadas, las ausencias se producen de manera exclusiva en los meses invernales.

Todas las demás especies (81) tienen una presencia estacionalmente más reducida, con el caso extremo de las cinco especies que se han encontrado un solo mes. Desde luego, hay que tener en cuenta que es probable que algunas de estas estén presentes durante más tiempo en la zona de estudio, sobre todo las más raras, pero puede ser que no hayan sido observadas.

En lo que respecta al ciclo vital, la taxocenosis estudiada se desglosa como sigue: 49 especies univoltinas (54 %), 23 polivoltinas (más de 3 generaciones, 25 %), 15 bivoltinas (16,5 %) y solo 4 trivoltinas (4,5 %), si bien algunos autores incluyen las de 3 generaciones en el grupo de las polivoltinas. Asimismo, dominan las especies cuya hibernación se realiza en fase de larva (59,5 %), seguidas de las que la realizan en forma de crisálida (26 %), de imago (9,5 %) y de huevo (5 %) (Figura 4).

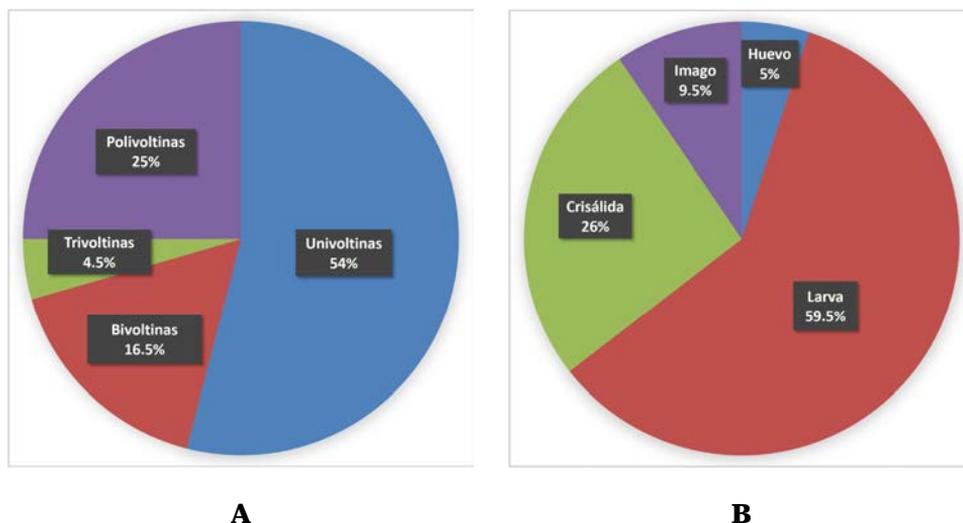


Figura 4. Porcentaje de especies según su voltinismo (A) y la fase en que hibernan (B).

La mayor abundancia de individuos, así como la mayor riqueza de especies, la obtenemos a finales de primavera-principios de verano, mientras que los valores mínimos aparecen en los meses de invierno (Figura 5).

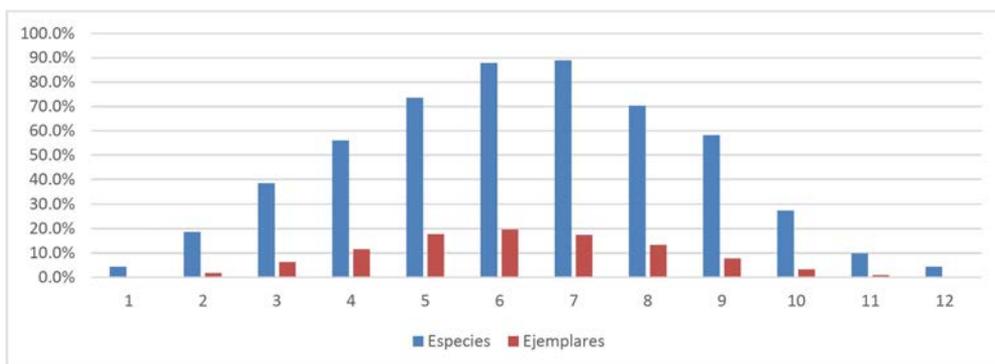


Figura 5. Porcentaje de especies y de ejemplares a lo largo del año (por meses).

3.3.RELACIÓN DE LA FILOGENIA CON EL VOLTINISMO Y LA HIBERNACIÓN

De las 18 subfamilias (nivel taxonómico que se considera bien asentado y monofilético en los papilionoideos existentes en el área íbero-balear), hay 14 que están presentes en la zona estudiada por el presente trabajo. En la Tabla III-A se refleja el número de especies de cada tipo de voltinismo e hibernación agrupadas según estas 14 subfamilias.

FAMILIA	SUBFAMILIA	VOLTINISMO				HIBERNACIÓN			
		1	2	3	POLI	H	L	C	I
Hesperiidae	Pyrginae	0	3	1	0	0	2	1	0
	Hesperiinae	2	0	0	0	1	1	0	0
	TOTAL	2	3	1	0	1	3	1	0
Papilionidae	Papilioninae	0	1	0	1	0	0	2	0
	TOTAL	0	1	0	1	0	0	2	0
Pieridae	Dismorphiinae	0	0	0	1	0	0	1	0
	Coliadinae	2	0	0	2	0	2	0	2
	Pierinae	3	1	0	4	0	1	6	1
	TOTAL	5	1	0	7	0	3	7	3
Lycaenidae	Lycaeninae	15	5	2	5	5	16	6	1
	TOTAL	15	5	2	5	5	16	6	1
Nymphalidae	Libytheinae	1	0	0	0	0	0	0	1
	Satyrinae	16	2	0	2	0	16	5	0
	Charaxinae	0	1	0	0	0	1	0	0
	Apaturinae	1	1	0	0	0	1	0	0
	Nymphalinae	5	3	1	5	0	7	0	6
	Limenitidinae	1	0	1	0	0	2	0	0
	Heliconiinae	5	0	0	2	0	7	1	1
	TOTAL	29	7	2	9	0	34	6	8
PAPILIONOIDEA	TOTAL	51	17	5	22	6	56	22	12

Tabla III A. Voltinismo e hibernación según las familias y subfamilias. Número de especies de cada nivel taxonómico.

Sin embargo, de tres de ellas solo se ha registrado una especie y de otras seis, unas pocas más. Con las cinco restantes, que tienen un número de al menos 7 especies se ha confeccionado la Tabla III-B, que refleja los porcentajes dentro de cada una de estas cinco subfamilias.

SUBFAMILIA	VOLTINISMO				HIBERNACIÓN			
	1	2	3	POLI	H	L	C	I
Pierinae	37.5%	12.5%	0.0%	50.0%	0.0%	12.5%	75.0%	12.5%
PIERIDAE	38.5%	7.7%	0.0%	53.8%	0.0%	23.1%	53.8%	23.1%
Lycaeninae	55.6%	18.5%	7.4%	18.5%	18.0%	57.0%	21.5%	3.5%
LYCAENIDAE	55.6%	18.5%	7.4%	18.5%	18.0%	57.0%	21.5%	3.5%
Satyrinae	80.0%	10.0%	0.0%	10.0%	0.0%	72.7%	27.3%	0.0%
Nymphalinae	35.7%	21.5%	7.1%	35.7%	0.0%	53.8%	0.0%	46.2%
Heliconiinae	71.4%	0.0%	0.0%	28.6%	0.0%	77.8%	11.1%	11.1%
NYMPHALIDAE	61.8%	14.9%	4.2%	19.1%	0.0%	70.8%	12.5%	16.7%
PAPILIONOIDEA	53.7%	17.9%	5.3%	23.1%	6.3%	58.3%	22.9%	12.5%

Tabla III B. Voltinismo e hibernación según las familias y subfamilias. Porcentaje de los taxones más representativos. Para el voltinismo, se indica el número de generaciones (POLI= polivoltino). Las fases de hibernación corresponden a: Huevo (H), Larva (L), Crisálida (C) e Imago (I).

En lo que respecta al voltinismo, se observa que Pierinae, Satyrinae y Heliconiinae no tienen especies trivoltinas. Los Pierinae tienen el doble de especies polivoltinas que la media de los papilionoideos. Los Satyrinae tienen pocas polivoltinas y muchísimas univoltinas (80%). Los Heliconiinae también tienen más univoltinas que la media y carecen de bivoltinas.

En cuanto a la hibernación, los Pierinae de la zona tienen menos especies que la media que pasan el invierno en fase de larva mientras que hay muchas más (el triple de la media) que lo hacen en fase de crisálida y ninguna en fase de huevo. Los Satyrinae carecen de hibernación en fases de huevo e imago. Los Nymphalidae no la presentan en las fases de huevo y crisálida, mientras que muchas más lo hacen como imago. Finalmente, los Heliconiinae nunca atraviesan el invierno como huevo, haciéndolo mucho más a menudo como larva.

Esto confiere algunas particularidades a las subfamilias, nivel con un claro parentesco filogenético (monofiletismo). Ahora bien, sin duda alguna, la mayor proximidad filogenética se da entre las especies del mismo género, nivel taxonómico que goza de un amplio consenso entre los especialistas en papilionoideos, con alguna excepción, como el caso de *Polyommatus*. En el anexo B podemos ver que de los 20 géneros hallados con más de una especie, en 14 de ellos todas sus especies tienen el mismo número de generaciones, y en 16 todas las especies hibernan en la misma fase. Asimismo, en 12 de estos géneros todas las especies coinciden en ambos aspectos.

3.4. DIVERSIDAD Y UNIFORMIDAD

Los valores de diversidad según el índice de Margalef alcanzan un valor máximo en primavera-verano, y mínimo a finales de otoño y en invierno. La diversidad del conjunto de la taxocenosis es $d=11$.

La uniformidad varía muy poco, y se obtienen valores cercanos a 1 en los momentos en que se registra un número exiguo de individuos (por ejemplo, en enero solo se observaron 4 individuos de 4 especies diferentes), y entre 0,8 y 0,85 el resto del año (Figura 6).

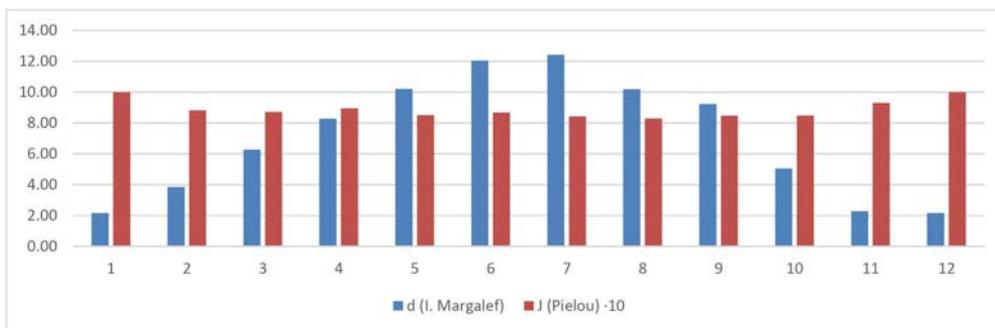


Figura 6. Evolución a lo largo del año de la diversidad (índice de Margalef, *d*, en azul) y de la uniformidad (Pielou, *J*, en rojo).

Los valores de diversidad calculados según el índice de Shannon-Wiener muestran un comportamiento estacional similar a los calculados mediante el índice de Margalef, con máximos a finales de primavera-verano y mínimos a finales de otoño-invierno. La diversidad acumulada es mayor o menor que la mensual según el mes hasta que a partir de junio la mensual empieza a bajar al tiempo que la acumulada va aumentando hasta el final, pero casi nada a partir de julio. La diversidad total de la taxocenosis es de $H=5,62$ (Figura 7).

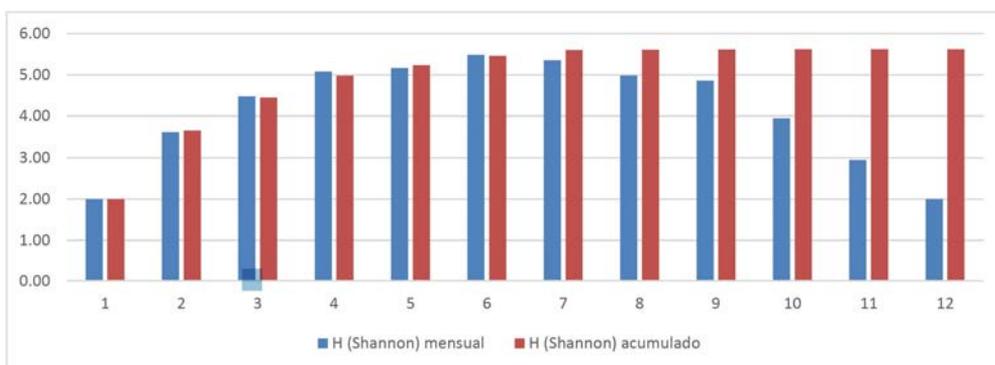


Figura 7. Evolución a lo largo del año de la diversidad (índice de Shannon-Wiener, *H*, en azul) y de la que se va acumulando mes a mes (en rojo).

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los datos aquí presentados contribuyen a la biogeografía de la Península Ibérica, ampliando los mapas de distribución de las especies implicadas. También suministran información potencialmente útil para trabajos de síntesis, como el atlas ibero-balear (García-Barros *et al.*, 2004), que si se actualiza podrá incorporar estas citas. De esta forma, el trabajo contribuye a llenar las lagunas del conocimiento biogeográfico de la Península Ibérica, que todavía son muy numerosas (Romo y García-Barros, 2005; Romo *et al.*, 2006).

Asimismo, y gracias a la naturaleza cuantitativa de los datos, puede ser útil también como información de base para el seguimiento a largo plazo de las poblaciones de mariposas, así como a cuantificar los efectos del cambio climático, pues hay evidencias de que el incremento global de temperatura ha producido un desplazamiento de muchas especies hacia el norte de Europa y hacia mayor altitud (Wilson *et al.*, 2007; Devictor *et al.*, 2012). En lo que se refiere al área geográfica donde se ha desarrollado nuestro trabajo, se sabe que ha habido un desplazamiento del límite del bosque en altura (Peñuelas & Boada, 2003). Asimismo, Parmesan *et al.* (1999) constatan la desaparición de *Lycaena tityrus* en la segunda mitad del siglo XX sin que pueda atribuirse a la pérdida de su hábitat en el macizo, especie que tampoco aparece en nuestras prospecciones. Así mismo, *Boloria selene* vivía en el Montseny puesto que se conservan ejemplares en la colección del Laboratori de Natura de Barcelona (colectados en el Turó de l'Home a finales del siglo XIX) y Cuní i Martorell (1880) la cita como abundante en esta montaña. Dicha especie no se ha encontrado nunca más (Stefanescu, 1998).

La zona analizada cabe calificarse como de riqueza alta en el contexto del territorio ibero-balear, pues las 91 especies encontradas corresponden al 40% de las 228 especies conocidas en dicho territorio (García-Barros *et al.*, 2013). Asimismo, se han encontrado especies de cinco de las seis familias presentes en el territorio y de 53 géneros de los 84 presentes (63%).

La base de datos en que se apoyan estas últimas afirmaciones es muy amplia, con un elevado esfuerzo de muestreo, que supera la media de los trabajos faunísticos de este tipo (García-Barros *et al.*, 1993; Viejo & Martín, 1989). Por tanto, y aunque es posible que alguna especie rara haya pasado desapercibida en algunos momentos del muestreo, el catálogo se puede considerar completo, puesto que en la curva de acumulación de especies (Figura 3) se puede apreciar que, después de las prospecciones semanales del segundo año, ya se habían registrado 75 especies, es decir, más del 82%, cifra que sólo se incrementa hasta 83 después de las prospecciones quincenales del tercer año. En años posteriores apenas aparecen nuevas especies, y al final prácticamente ninguna (una sola especie nueva en las 12 últimas prospecciones). Es razonable suponer que con menos prospecciones ya se habría conseguido una muestra suficiente para caracterizar la taxocenosis con parámetros que serían parecidos, y en todo caso la cifra de 91 especies se puede considerar muy cercana o coincidente con la riqueza real de la zona. Otra evidencia que apoya la consideración de los resultados como concluyentes es el hecho de que los cálculos realizados únicamente con los datos del 2º año (Masó & Romero, 2016, Capítulo 2) no difieren mucho de los totales.

Por otra parte, si comparamos con otros estudios, vemos que 91 especies para una zona de unos 2 km² es una riqueza muy alta. Una de las mejores recopilaciones en este sentido es la de Gutiérrez (2009), que señala el número de especies encontradas en ocho zonas de montaña europeas: oscila entre 47 y 101, con una media de 73,7. De

ellas, hay cinco que son sierras ibéricas y presentan una mayor riqueza: entre 61 (norte de Sevilla) y 101 (Javalambre), con una media de 82,6 especies. Las 91 de Aiguafreda se sitúan entre las 89 del Sistema Ibérico y las 92 de Gredos. Hay que tener en cuenta, además, que estas cifras se refieren a zonas con gradientes altitudinales y extensiones mucho mayores que los de Aiguafreda, siempre por encima –a veces mucho– de los 20 km².

Los resultados cuantitativos indican que la taxocenosis está dominada por un número limitado de especies, ya que 12 especies agrupan prácticamente la mitad de los individuos. La comunidad de mariposas está claramente dominada por los Nymphalidae y Lycaenidae, familias que reúnen cerca del 80% de las especies identificadas. La dominancia de estas dos familias es habitual en las taxocenosis de mariposas del área ibero-balear, ya que a ellas pertenece la mayor parte de especies. Al proporcionar abundancias y porcentajes muy fiables, puede contribuir a precisar la recesión constatada de las poblaciones de mariposas, así como a cuantificar los efectos del cambio climático (Gutiérrez Illán *et al.*, 2012).

Aunque es razonable que haya una cierta relación entre abundancia y presencia a lo largo del año, ésta no es directa y presenta muchas excepciones. Por ejemplo, la especie dominante sólo se encuentra 6 meses (primavera-verano); y las subdominantes solo están presentes 7 u 8 meses. Asimismo, las especies con más generaciones no son las más abundantes. Por ejemplo, tanto la dominante como las tres subdominantes son univoltinas. No obstante, entre las abundantes y las comunes podemos encontrar gran diversidad de voltinismo.

Algunos autores analizan la fenología en base a la fecha media de cada generación (Gutiérrez Illán *et al.*, 2012), pero en nuestro caso hemos preferido contabilizar los meses en que se ha detectado, ya que la captura semanal solo se hizo un año. De esta forma, en las especies con un suficiente número de registros, la presencia detectada apenas difiere de la real (la conocida por la bibliografía, que también indica los meses de presencia). Pero en las menos frecuentes, la ausencia en algunos meses puede estar condicionada por la variabilidad climática (un invierno suave, temperaturas anormalmente bajas, etc.). Es el caso de *Nymphalis antiopa*, que solo se detectó un mes, sin duda es debido a su rareza, ya que vive en fase adulta durante nueve meses. También en especies comunes puede haber vacíos de muestreo. Por ejemplo, *Gonepteryx cleopatra* no se encontró en diciembre probablemente porque no coincidió la prospección con un día relativamente cálido, que es cuando son detectables porque emprenden el vuelo. Como último ejemplo indicaremos que, aunque la mayoría de registros de *Melitaea deione* son de primavera, hay que tener en cuenta que presenta una segunda generación en pleno verano y aún una tercera a finales de verano-otoño.

La taxocenosis es mayoritariamente univoltina e hibernante en forma de larva. Comparando con un estudio de 409 especies europeas (Munguira *et al.*, 2009), vemos que el porcentaje de univoltinas de Aiguafreda es inferior (53,7%) del europeo

(66,4%), mientras que es muy superior (más del doble) en las polivoltinas: 28,4% frente al 13,8% (cálculos hechos con las trivoltinas añadidas, pues así se considera en el estudio europeo). El mismo estudio proporciona datos de hibernación, de los que se deduce que la mayoría de fases difieren poco (alrededor del 10%), excepto la de imago, en que el porcentaje de Aiguafreda (12,5%) duplica sobradamente el de Europa (5,7%). Esto último probablemente sea debido a que el invierno es más benigno y permite una mayor supervivencia de la fase adulta.

La definición del número de generaciones de cada especie, a pesar de haber usado la bibliografía más reciente y fiable (García-Barros *et al.*, 2013), plantea algunos problemas. Por ejemplo, hay especies cuyo adulto soporta el invierno, pero a la vez tiene una fase hibernante. Es el caso de *Colias crocea* y *Lampides boeticus*, entre otras. También hay especies en las que la fase de huevo es solo aparente, ya que dentro está la larva perfectamente formada, pero que no sale para aprovechar la protección que le proporciona el corion (*Satyrus acataea*, *Argynnis adippe*, *Satyrrium esculi*...).

Por otra parte, hay casos en que la especie presenta una fenología plástica, como *Aglais io* y *A. urticae*. La primera se considera bivoltina, pero depende del origen geográfico, de la temperatura y del fotoperíodo (Pullin, 1986), y no es rara una tercera generación. En cuanto a la segunda, dependiendo del clima y de las plantas nutricias que haya encontrado (Dennis, 1985), puede completar uno, dos o tres ciclos. Otras mariposas tienen una fenología que puede confundir. Por ejemplo, *Argynnis pandora* es univoltina, pero posee un período de vuelo tan amplio debido a su prolongado período de emergencia y, sobre todo, a su longevidad, que ha llevado a diversos autores a considerar erróneamente que es bivoltina (Tolman & Lewington, 1997), incluso recientemente (Tshikolovets, 2011). Suele emerger en mayo o junio, pero también puede hacerlo en abril, y ambos sexos permanecen hasta septiembre-octubre, incluso excepcionalmente hasta noviembre, con una fenología que además es muy particular (García-Barros, 2000).

Por otra parte, a partir de 2 o 3 ciclos anuales, en no pocas especies resulta muy difícil concretar el número exacto de generaciones. Esto sucede con *L. boeticus*, *Lycæna phlaeas*, *Papilio machaon*, *Pararge aegeria*, *Vanessa cardui*, *V. atalanta*, *Polyommatus icarus*, las especies del género *Pieris* y algunas otras. Como ejemplo más paradigmático, citaremos *C. crocea*, que suele considerarse cuatrivoltina, pero el solapamiento de sus generaciones es tan grande que no podemos diferenciar sin ambages cuándo termina una y empieza la siguiente. Este caso, además, se complica porque la población local se mezcla con los ejemplares migrantes que llegan del exterior. En consecuencia, por encima de 3 generaciones anuales o cuando se dan estas situaciones descritas, hemos preferido indicar que se trata de especies polivoltinas.

La uniformidad de la taxocenosis es elevada, ya que la cifra $J=0,86$ es superior a las que obtiene Abós-Castel (2003) entre 0,74 y 0,87 (media= 0,82) y Abós-Castel (2005) entre 0,6 y 0,82 (media= 0,7), así como a las de Stefanescu (1990): 0,65 y 0,84.

La diversidad global obtenida ($H=5,62$) también es alta. Así, Stefanescu (1990) obtiene, en humedales de Girona, 3,23 para los papilionoideos y 4,86 para los Noctuidae, y García-Barros *et al.* (1998), que analizan diez comunidades de papilionoideos de Madrid, dan valores de entre 2,72 y 5,05 (H media = 3,87). Nuestros valores se sitúan también en la franja alta respecto a otras observaciones de lugares ibéricos más alejados, como los que obtiene García Pereira (2003) en Portugal (al sur del Tajo) con papilionoideos de alcornoques abandonados (H entre 2,2 y 5,77). Masó *et al.* (1994), con lepidópteros nocturnos de marismas catalanas, obtienen $H=6$. Aunque algunos de los autores hasta aquí citados usan el logaritmo neperiano para calcular H , aquí hemos transformado sus datos para hacerlos comparables a los nuestros, calculados en base 2.

El índice de diversidad de Margalef, $d=11$, también queda claramente por encima de otros: Abós-Castel (2005) indica 13 valores entre 5,9 y 12 (media= 8,93) y Abós-Castel (2003) calcula ocho valores entre 3 y 8,7 (media= 5,58). Aunque la profusa prospección favorece la detección de las especies más raras, y ello produce un aumento de la diversidad, en realidad el incremento de los índices es muy pequeño (apenas unas décimas), por lo que los valores tan elevados de Aiguafreda hay que atribuirlos preferentemente a la indiscutible riqueza de la taxocenosis.

Finalmente, parece existir una relación entre especies filogenéticamente muy próximas, especialmente a nivel de género, y su voltinismo e hibernación, ya que de los 20 géneros que poseen más de una especie, hay 14 en los que todas tienen el mismo número de generaciones, y 16 que todas hibernan en la misma fase. Además, en 12 de estos géneros todas las especies coinciden en ambos aspectos, lo que podría ser indicio de la existencia de una relación entre voltinismo y fase de hibernación, pero esta posibilidad deberá estudiarse con un mayor número de especies. Probablemente se deba a que ambos son caracteres que se conservan notablemente a lo largo de la evolución de las mariposas.

5. BIBLIOGRAFÍA

ABÓS-CASTEL, F. 2003. Análisis de las comunidades de mariposas en diferentes paisajes del quejigar y del carrascal en el Somontano de Barbastro, Aragón, España (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *SHILAP, Revta lepid*, 31(123): 257-278.

ABÓS-CASTEL, F. 2005. Análisis de las comunidades de mariposas en los agrosistemas en Aragón, España (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *SHILAP, Revta lepid*, 33(131): 247-263.

ALLUE ANDRADE, J. L. 1966. *Subregiones fitoclimáticas de España*. Instituto forestal de Investigaciones y Experiencias. Ministerio de Agricultura, Madrid.

ARRIZABALAGA, A., J. M. CAMARASA, E. MONTAGUD, I. ORÓ & R. SERRA 1993. *Científics i naturalistes al Monteny (les generacions del s. XIX)*. Museu de Granollers, 45 pp.

BOLÒS, O. 1983. *La vegetació del Montseny*. Diputació de Barcelona, Barcelona, 170 pp.

- CUNÍ I MARTORELL, M. 1874. *Catálogo metódico y razonado de los lepidópteros que se encuentran en los alrededores de Barcelona, de los pueblos cercanos y otros lugares de Cataluña (...)*. Editorial Tomás Bosch, Barcelona, 232 pp.
- CUNÍ I MARTORELL, M. 1880. Excursión entomológica a San Miguel del Fay, Arbucias y cumbreres del Montseny. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, IX: 205-239.
- DENNIS, R. L. H. 1985. The 'edge effect' in butterfly oviposition. Hostplant condition, edge effect breakdown and opportunism. *Entomologist's Gazette*, 36: 285-291.
- DEVICTOR, V., C. VAN SWAAY, T. BRERETON, L. BROTONS, D. CHAMBERLAIN, J. HELIÖLÄ, S. HERRANDO, R. JULLIARD, M. KUUSSAARI, Å. LINDSTRÖM, J. REIF, D. B. ROY, O. SCHWEIGER, J. SETTELE, C. STEFANESCU, A. VAN STRIEN, C. VAN TURNHOUT, Z. VERMOUZEK, M.W. DEVRIES, I. WYNHOFF & F. JIGUET 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* (published online: 10.1038/nclimate1347).
- DINCĂ V., S. MONTAGUD, G. TALAVERA, J. HERNÁNDEZ-ROLDÁN, M. L. MUNGUIRA, E. GARCÍA-BARROS, P. HEBERT & R. VILA 2015. DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. *Scientific Reports*, 5: 12395.
- ESPERK, T., C. STEFANESCU, T. TEDER, C. WIKLUND, A. KAASIK & T. TAMMARU 2013. Distinguishing between anticipatory and responsive plasticity in a seasonally polyphenic butterfly. *Evolutionary Ecology*, 27: 315-332.
- GARCÍA-BARROS, E., 2000. Notas sobre la biología de los adultos de *Pandoriana pandora* (Denis & Schiffermüller, 1775) en la España central (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 28 (109): 97-102.
- GARCÍA-BARROS, E., J. MARTÍN, M. L. MUNGUIRA & J. L. VIEJO 1993. Fauna de mariposas y macroheteróceros (Lepidoptera) del Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares (Madrid). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 21 (82): 119-129.
- GARCÍA-BARROS, E., J. MARTÍN, M. L. MUNGUIRA & J. L. VIEJO 1998. Relación entre espacios protegidos y la diversidad de la fauna de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea) en la Comunidad de Madrid: Una evaluación. *Ecología*, 12: 423-439.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, J. MARTÍN CANO, H. ROMO BENITO, P. GARCÍA-PEREIRA & E. S. MARAVALHAS 2004. Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). Atlas of the butterflies of the Iberian Peninsula and Balearic Islands (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías S.E.A.*, 11, Zaragoza, 228 pp.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, C. STEFANESCU & A. VIVES MORENO 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. In: Fauna Ibérica, vol. 37. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1.213 pp.
- GARCÍA PEREIRA, P. 2003. *Mariposas diurnas de Portugal continental: faunística, biogeografía y conservación* (tesis doctoral dirigida por E. García-Barros y M. L. Munguira). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.
- GÓMEZ BUSTILLO, M. R. & F. FERNÁNDEZ-RUBIO 1974. *Mariposas de la Península Ibérica. Ropalóceros, II*. ICONA, Madrid, 258 pp.
- GUTIÉRREZ, D., 2009. *Butterfly richness patterns and gradients*. In: SETTELE, J., T. SHREEVE, M. KONVICKA & H. VAN SYCK. Ecology of Butterflies in Europe. Cambridge University Press, New York (18: 281-295).
- GUTIÉRREZ ILLÁN, J., D. GUTIÉRREZ, S. B. DIEZ & R. J. WILSON 2012. Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, 37(2):134-144.
- HEIKKILÄ, M., L. KAILA, M. MUTANEN, C. PEÑA & N. WAHBERG 2011. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society, B*, 279: 1093-1099 [doi: 10.1098/rspb.2011.1430].
- HIGGINS, L. G. 1975. *The Classification of European Butterflies*. Collins, London, 320 pp.
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY 1980. *Guía de campo de las mariposas de España y de Europa* (traducción de la 2ª edición revisada). Ediciones Omega, Barcelona, 452 pp.

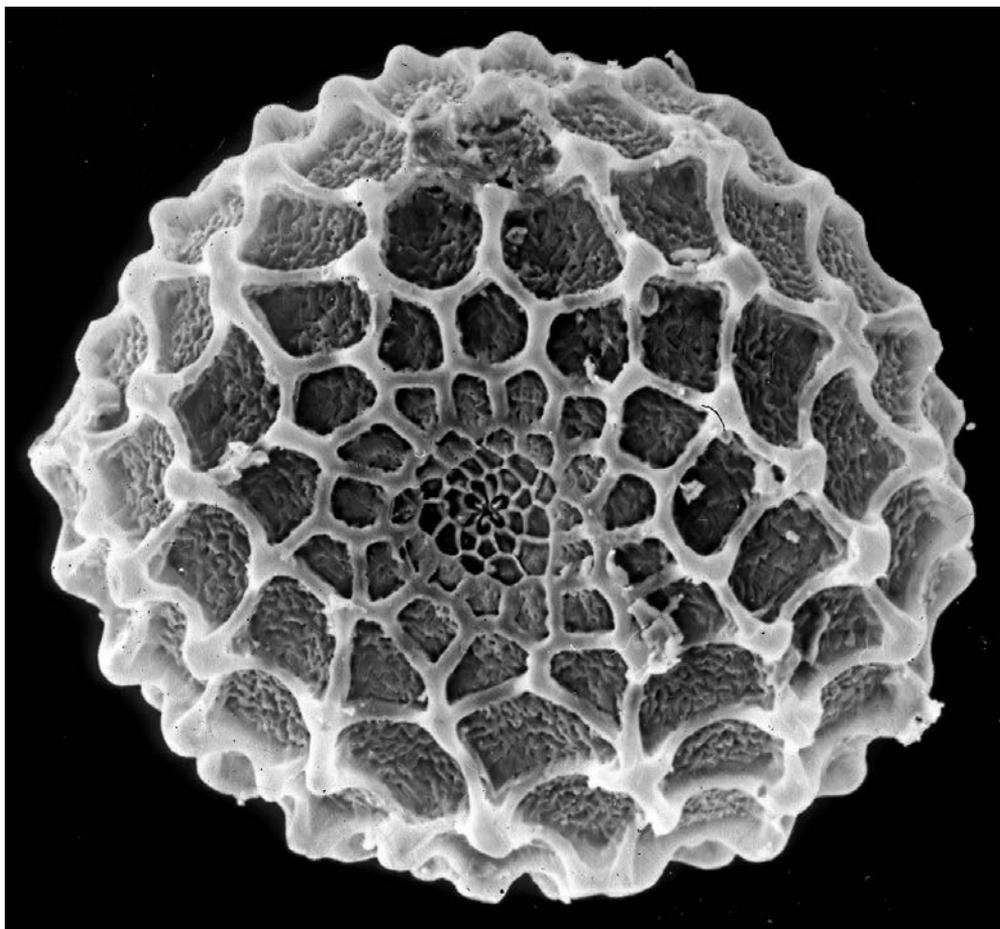
- ILLA, J. 2009. *Informe de sostenibilitat ambiental preliminar d'Aiguafreda*. Ajuntament d'Aiguafreda, 108 pp.
- KARSHOLT, O. & E. J. VAN NIEUKERKEN 2015. *Lepidoptera, Papilionoidea*. Fauna Europaea, versió 2.6.2. [www.faunaeur.org].
- LERAUT, P. J. A. 1997. *Liste Systématique et Synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse* (deuxième édition). Supplément à Alexanor, Paris, 526 pp.
- MAGURRÁN, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, 215 pp.
- MANLEY, W. B. L. & H. G. ALLCARD 1970. *A Field Guide to the Butterflies and Burnets of Spain*. E. W. Classey Ltd. Hampton, 192 pp (+ 40 láminas).
- MARGALEF, R. 1998. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- MASÓ, A. 1978. Estudio faunístico de una comunidad de lepidópteros diurnos de un prado antiguamente cultivado. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 2: 65-70.
- MASÓ, A., J. J. PÉREZ DE-GREGORIO & F. VALLHONRAT 1994. *Macrolepidopters nocturns dels aiguamolls dels voltants del riu Muga*. In: GOSÁLBEZ, J., J. SERRA & E. VELASCO, Els sistemes naturals dels aiguamolls de l'Empordà. Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural, 13: 287-305.
- MASÓ, A. & J. ROMERO 2016. Análisis estadístico de las relaciones entre la taxocenosis de Papilionoidea (Hexapoda: Lepidoptera) y la vegetación en un área del Montseny. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 58: 127-147.
- MONTAGUD, S. & J. A. GARCÍA-ALAMÁ 2010. *Mariposas diurnas de la Comunitat Valenciana* (Papilionoidea & Hesperioidea). Generalitat Valenciana, València, 472 pp.
- MUNGUIRA, M. L., E. GARCÍA-BARROS & J. MARTÍN CANO, 2009. *Butterfly herbivory and larval ecology*. In: SETTELE, J., T. SHREEVE, M. KONVICKA & H. VAN SYCK. *Ecology of Butterflies in Europe*. Cambridge University Press, New York (5: 43-54).
- NAVÀS, L. 1928. Excursiones por la provincia de Gerona. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 28: 37-53.
- PARMESAN, C., N. RYRHOLM, C. STEFANESCU, J. K. HILL, C. D. THOMAS, H. DESCIMON, B. HUNTLEY, L. KAILA, J. KULLBERG, T. TAMMARU, W. J. TENNENT, J. A. THOMAS & M. WARREN 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579-583.
- PEÑUELAS, J. & M. BOADA 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9: 131-140.
- POLLARD, E. & T. J. YATES 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman & Hall, London, 258 pp.
- PULLIN, A. S. 1986b. Effect of photoperiod and temperature on the life cycle of different populations of the peacock butterfly *Inachis io*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 41:237-242.
- QUERCI, O. 1932. Contributo alla conoscenza della biologia dei Rhopaloceri iberici. *Treballs del Museu de Ciències Naturals*, Barcelona, 14(4): 1-269.
- REGIER, J.C., C. MITTER, A. ZWICK, A. L. BAZINET, M. P. CUMMINGS, A. Y. KAWAHARA, J. C. SOHN, D. J. ZWICKL, S. CHO, D. R. DAVIS, J. BAIXERAS, J. BROWN, C. PARR, S. WELLER, D. C. LEES & K. T. MITTE 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the Insect Order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE*, 8(3): 58568.
- ROMO, H., E. GARCÍA-BARROS & J. M. LOBO 2006. Identifying recorder-induced geographic bias in an Iberian butterfly database. *Ecography*, 29: 873-885.
- ROMO, H. & E. GARCÍA-BARROS 2005. Distribución e intensidad de los estudios faunísticos sobre mariposas diurnas en la Península Ibérica e Islas Baleares (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Graellsia*, 61: 37-50.
- SAGARRA, I. 1914. Contribució a un catàleg dels Lepidòpters de Catalunya. Enumeració crítica de les espècies catalanes dels gèneres CARCHARODUS Hb. I HESPERIA F. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 14: 1-11.
- SARTO, V. 1986. *Lepidòpters del Montseny*. In: TERRADAS, J. y MIRALLES, J. (ed): El patrimoni biològic del Montseny. Catàlegs de flora i fauna,

- 1: 105-141, Diputació de Barcelona, Servei de parcs naturals.
- STEFANESCU, C. 1987. Distribució d'alguns ropalòcers al massís del Montseny. *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 54: 39-46.
- STEFANESCU, C. 1990. Estrategias ecológicas en las poblaciones de ropalóceros y noctuidos de los Aiguamolls de l'Empordà (NE Catalunya) (Lep.: Rhopalocera, Noctuidae). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, X: 45-63.
- STEFANESCU, C. 1998. Distribució i fenologia de *Boloria selene* ([Denis & Schiffermüller], 1775) i *Boloria euphrosyne* (Linnaeus, 1758) a Catalunya (Lepidoptera: Nymphalidae). *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 82: 29-48.
- STEFANESCU, C. 1999. *Les papallones del Montseny: una aproximació a la seva ecologia*. Museu de Granollers Ciències Naturals, Granollers, 69 pp.
- STEFANESCU, C. 2001. The nature of migration in the red admiral butterfly *Vanessa atalanta*: evidence from the population ecology in its southern range. *Ecological Entomology*, 26: 525-536.
- STEFANESCU, C. 2011. Com diferenciar les espècies del gènere *Hipparchia* (2). *Cynthia*, Butlletí del Butterfly Monitoring Scheme a Catalunya, 11: 24.
- STEFANESCU, C. 2015. *Catalan Butterfly Monitoring Scheme (CBMS)*. www.catalanbms.org
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON 1997. *Butterflies of Britain and Europe*. Harper Collins Publishers, London. 320 pp.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON. 2002. *Guía de las mariposas de España y de Europa*. Lynx Edicions, Bellaterra, 322 pp (+ 104 láminas).
- TSHIKOLOVETS, V. V. 2011. *Butterflies of Europe and the Mediterranean Area*. Tshikolovets (ed.), Kiev, 544 pp.
- VAN NIEUKERKEN, E.J., L. KAILA, I. J. KITCHING, N. P. KRISTENSEN, D. C. LEES, J. MINET, C. MITTER, M. MUTANEN, J. C. REGIER, T. J. SIMONSEN, N. WAHLBERG, S.-H. YEN, R. ZAHIRI, D. ADAMSKI, J. BAIXERAS, D. BARTSCH, B. A. BENGTTSSON, J. W. BROWN, S. R. BUCHELI, D. R. DAVIS, J. DE PRINS, W. DE PRINS, M. E. EPSTEIN, P. GENTILI-POOLE, C. GIELIS, P. HÄTTENSCHWILER, A. HAUSMANN, J. D. HOLLOWAY, A. KALLIES, O. KARSHOLT, A. Y. KAWAHARA, S. (J. C.) KOSTER, M. W. KOZLOV, J. D. LAFONTAINE, G. LAMAS, J.-F. LANDRY, S. LEE, M. NUSS, K.-T. PARK, C. PENZ, J. ROTA, A. SCHINTLMEISTER, B. C. SCHMIDT, J. C. SOHN, M. A. SOLÍS, G. M. TARMANN, A. D. WARREN, S. WELLER, R. V. YAKOVLEV, V. V. ZOLOTUHIN & A. ZWICK 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *Zootaxa*, 3148: 212-221.
- VIEJO, J.L. 1984. Estudio faunístico de los ropalóceros del quejigar supramediterráneo de Madrid. *SHILAP Revista de lepidopterologia*, 12(46): 135-140.
- VIEJO, J.L. & J. MARTÍN 1989. Las mariposas del Macizo Central de Gredos (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea). *Actas de Gredos 1988*. Boletín Universitario, 7, Caja de Ahorros de Ávila: 81-93.
- WILSON, R.J., D. GUTIÉRREZ, J. GUTIÉRREZ & V. J. MONSERRAT 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13: 1873-1887.

6. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, hay que recordar al Dr. Ramon Margalef, catedrático de Ecología de la Universitat de Barcelona (UB), que nos acogió en su departamento desde el principio (1974) y que dirigió la tesis doctoral de la que este artículo forma parte los primeros años -que fueron la mayoría- inspirando y sugiriendo todos los temas y enfoques de la misma. Después de su fallecimiento, codirigieron la tesis los doctores Joaquín Baixeras y Javier Romero. El Dr. Francesc Español nos dio todas las facilidades para usar las instalaciones y la biblioteca del Museu de Zoologia de Barcelona, y pos-

teriormente Anna Omedes, Oleguer Escolà, Amador Viñolas y Glòria Masó. En la recolección de ejemplares colaboraron Joan Cortés, Ferran Susach, Ramon Margalef Mir, Anna Carrió, Eloïsa Matheu, el Dr. Javier Romero y especialmente Lluís Simó. En la determinación de ejemplares participaron Josep Joaquim Pérez De-Gregorio y el Dr. Josep Ylla. En el apartado sobre el sustrato y el paisaje vegetal me han asesorado los doctores Ramon Maria Masalles y Josep Vigo. En la confección de este artículo me ha echado una mano mi familia más próxima: Elizabeth, Boris y muy especialmente Yuri. En la orientación general, me ayudaron Joaquim Vilarrúbia, Julian Best, Manuel Pijoan, Ramon Macià, Francesc Vallhonrat y otros compañeros de la Societat Catalana de Lepidopterologia. El Dr. José Luis Viejo Montesinos proporcionó bibliografía muy útil. En el asesoramiento para este artículo y su revisión intervinieron los doctores Roger Vila, José Martín Cano y, muy especialmente, Javier Romero, Joaquín Baixeras Enrique García-Barros, Miguel López Munguira y Constantí Stefanescu.



Huevo de Cacyreus marshalli, el taladro del geranio (Papilionoidea, Lycaenidae, Polyommatae) fotografiado con el microscopio electrónico de scanning (Foto: Albert Masó & Enric Ribes).

ANEXO A. LISTA TAXONÓMICA

Las 91 especies pertenecen a 53 géneros de 5 familias de Papilionoidea. Se indica subfamilia, tribu, subtribu y subgénero, así como descriptor y año de las categorías.

ORDEN LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758

SUPERFAMILIA PAPILIONOIDEA Latreille, 1802

Familia PAPILIONIDAE Latreille, 1802

Subfamilia PAPILIONINAE Latreille, 1802

Tribu Papilionini Latreille, 1802

Género *Papilio* Linnaeus, 1758

Papilio machaon (Linnaeus, 1758)

Tribu Lampropterini Moore, 1890

Subtribu Teinopalpina Grote, 1899

Género *Iphiclides* Hübner, 1819

Iphiclides feisthamelii (Duponchel, 1832)

Familia HESPERIIDAE Latreille, 1809

Subfamilia PYRGINAE Burmeister, 1878

Tribu Erynnini Tutt, 1906

Género *Erynnis* Schrank, 1801

Erynnis tages (Linnaeus, 1758)

Tribu Carcharodini Verity, 1940

Género *Carcharodus* Hübner, 1819

Carcharodus alceae (Esper, 1780)

Tribu Pyrgini Burmeister, 1878

Género *Pyrgus* Hübner, 1819

Pyrgus malvoides (Elwes & Edwards, 1897)

Subfamilia HESPERIINAE Latreille, 1809

Tribu Thymelicini Burmeister, 1878

Género *Thymelicus* Hübner, 1819

Thymelicus sylvestris (Poda, 1761)

Tribu Hesperini Latreille, 1809

Género *Hesperia* Fabricius, 1793

Hesperia comma (Linnaeus, 1758)

Familia PIERIDAE Duponchel, 1835

Subfamilia DISMORPHIINAE Schatz, 1886

Género *Leptidea* Billberg, 1820

Leptidea sinapis (Linnaeus, 1758)

Leptidea reali Reissinger, 1990

Subfamilia COLIADINAE Swainson, 1827

Género *Gonepteryx* Leach, 1815

Gonepteryx cleopatra (Linnaeus, 1767)

Gonepteryx rhamni (Linnaeus, 1758)

Género *Colias* Fabricius, 1807

Colias alfacariensis Ribbe, 1905

Colias crocea (Geoffroy, 1785)

Subfamilia PIERINAE Duponchel, 1835

Tribu Anthocharini Tutt, 1894

Género *Anthocharis* Boisduval, Rambur, y Graslin, 1833

Anthocharis cardamines (Linnaeus, 1758)

Anthocharis euphenoides Staudinger, 1869

Género *Euchloe* Hübner, 1819

Euchloe crameri Butler, 1869

Tribu Pierini Duponchel, 1835

Género *Aporia* Hübner, 1819

Aporia crataegi (Linnaeus, 1758)

Género *Pieris* Schrank, 1801

Pieris brassicae (Linnaeus, 1758)

Pieris napi (Linnaeus, 1758)

Pieris rapae (Linnaeus, 1758)

Género *Pontia* Fabricius, 1807

Pontia daplidice (Linnaeus, 1758)

Familia LYCAENIDAE Leach, 1815

Subfamilia LYCAENINAE Leach, 1815

Tribu Lycaenini Leach, 1815

Género *Lycaena* Fabricius, 1807

Lycaena phlaeas (Linnaeus, 1760)

Tribu Theclini Swainson, 1831

Género *Favonius* Sibatani y Ito, 1942

Favonius quercus (Linnaeus, 1758)

Tribu Eumaeini Doubleday, 1847

Género *Tomares* Rambur, 1840

Tomares ballus (Fabricius, 1787)

Género *Callophrys* Billberg, 1820

Callophrys rubi (Linnaeus, 1758)

Género *Satyrium* Scudder, 1876

Satyrium esculi (Hübner, 1804)

Satyrium ilicis (Esper, 1779)

Tribu Polyommata Swainson, 1827

Género *Lampides* Hübner, 1819

Lampides boeticus (Linnaeus, 1767)

Género *Cupido* Schrank, 1801

Subgénero *Cupido* Schrank, 1801

Cupido (Cupido) minimus (Fuessly, 1775)

Cupido (Cupido) osiris (Meigen, 1829)

Subgénero *Everes* Hübner, 1819

Cupido (Everes) argiades (Pallas, 1771)

Cupido (Everes) alctas (Hoffmannsegg, 1804)

Género *Celastrina* Tutt, 1906

Celastrina argiolus (Linnaeus, 1758)

Género *Scolitantides* Hübner, 1819

Subgénero *Pseudophilotes* Beuret, 1958

Scolitantides (Pseudophilotes) panoptes

(Hübner, 1813)

Género *Glaucopsyche* Scudder, 1872

Glaucopsyche alexis (Poda, 1761)

Glaucopsyche melanops (Boisduval, 1828)

Género *Polyommatus* Latreille, 1804

Subgénero *Polyommatus* Latreille, 1804

Polyommatus (Polyommatus) icarus (Rot-

temburg, 1775)

Subgénero *Agrodiaetus* Hübner, 1822

- Polyommatus (Agrodiaetus) fulgens* (Sagarra, 1925)
Polyommatus (Agrodiaetus) ripartii (Freyer, 1830)
- Subgénero *Meleageria* Sagarra, 1925
Polyommatus (Meleageria) daphnis ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Subgénero *Neolysandra* Koçak, 1977
Polyommatus (Neolysandra) escheri (Hübner, 1823)
- Subgénero *Lysandra* Hemming, 1933
Polyommatus (Lysandra) bellargus (Rottemburg, 1775)
Polyommatus (Lysandra) coridon (Poda, 1761)
Polyommatus (Lysandra) hispana (Herrich-Schäffer, 1851)
- Género *Aricia* Reichenbach, Leipzig, 1817
Aricia cramera (Eschscholtz, 1821)
Aricia agestis ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Familia NYMPHALIDAE Swainson, 1827**
Subfamilia LIBYTHEINAE Boisduval, 1833
Género *Libythea* Fabricius, 1807
Libythea celtis (Laicharting, 1782)
- Subfamilia SATYRINAE Boisduval, 1833
Tribu Satyrini Boisduval, 1833
Subtribu Lethina Reuter, 1896
Género *Lasiommata* Westwood, 1841
Lasiommata maera (Linnaeus, 1758)
Lasiommata megera (Linnaeus, 1767)
- Género *Pararge* Hübner, 1819
Pararge aegeria (Linnaeus, 1758)
- Subtribu Coenonymphina Tutt, 1896
Género *Coenonympha* Hübner, 1819
Coenonympha arcania (Linnaeus, 1760)
Coenonympha glycerion (Borkhausen, 1788)
Coenonympha pamphilus (Linnaeus, 1758)
- Subtribu Maniolina Verity, 1953
Género *Maniola* Shranck, 1801
Maniola jurtina (Linnaeus, 1758)
- Género *Pyronia* Hübner, 1819
Pyronia tithonus (Linnaeus, 1771)
Pyronia cecilia (Vallantini, 1894)
Pyronia bathseba (Fabricius, 1793)
- Género *Aphantopus* Wallengren, 1853
Aphantopus hyperantus (Linnaeus, 1758)
- Subtribu Melanargiina Verity, 1920
Género *Melanargia* Meigen, 1828
Melanargia lachesis (Hübner, 1790)
- Subtribu Satyrina Boisduval, 1833
Género *Hipparchia* Fabricius, 1807
Subgénero *Hipparchia* Fabricius, 1807
Hipparchia (Hipparchia) alcyone (Goeze, 1779)
Hipparchia (Hipparchia) fagi (Scopoli, 1763)
- Subgénero *Parahipparchia* Kudrna, 1978
Hipparchia (Parahipparchia) semele (Linnaeus, 1758)
- Subgénero *Neohipparchia* De Lesse, 1951
Hipparchia (Neohipparchia) statilinus (Hufnagel, 1766)
- Género *Chazara* Moore, 1893
Chazara briseis (Linnaeus, 1764)
- Género *Satyrus* Latreille, 1810
Satyrus actaea (Esper, 1781)
- Género *Kanetisa* Moore, 1893
Subgénero *Brintesia* Fruhstorfer, 1911
Kanetisa (Brintesia) circe (Fabricius, 1775)
- Género *Arethusana* de Lesse, 1951
Arethusana arethusana ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Subfamilia CHARAXINAE Doherty, 1886
Tribu Charaxini Doherty, 1886
Género *Charaxes* Ochsenheimer, 1816
Charaxes jasius (Linnaeus, 1767)
- Subfamilia APATURINAE Boisduval, 1840
Género *Apatura* Fabricius, 1807
Apatura ilia ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Subfamilia NYMPHALINAE Swainson, 1827
Tribu Nymphalini Swainson, 1827
Género *Vanessa* Fabricius, 1807
Vanessa atalanta (Linnaeus, 1758)
Vanessa cardui (Linnaeus, 1758)
- Género *Nymphalis* Kluk, 1802
Nymphalis antiopa (Linnaeus, 1758)
Nymphalis polychloros (Linnaeus, 1758)
- Género *Aglais* Dalman, 1816
Aglais urticae (Linnaeus, 1758)
Aglais io (Linnaeus, 1758)
- Género *Polygonia* Hübner, 1819
Polygonia c-album (Linnaeus, 1758)
- Tribu Melitaeini Newman, 1870
Género *Euphydryas* Scudder, 1872
Euphydryas aurinia (Rottemburg, 1775)
- Género *Melitaea* Fabricius, 1807
Melitaea cinxia (Linnaeus, 1758)
Melitaea deione (Geyer, 1832)
Melitaea parthenoides Keferstein, 1851
Melitaea didyma (Esper, 1779)
Melitaea phoebe (Goeze, 1779)
- Subfamilia LIMENITIDINAE Butler, 1870
Tribu Limenitidini Butler, 1870
Género *Limenitis* Fabricius, 1807
Limenitis camilla (Linnaeus, 1764)
Limenitis reducta (Staudinger, 1901)
- Subfamilia HELICONIINAE Swainson, 1827
Tribu Argynnini Duponchel, 1835
Género *Issoria* Hübner, 1819
Issoria lathonia (Linnaeus, 1758)
- Género *Argynnis* Fabricius, 1807
Subgénero *Argynnis* Fabricius, 1807
Argynnis (Argynnis) pandora ([Denis & Schiffermüller], 1775)
Argynnis (Argynnis) paphia (Linnaeus, 1758)
- Subgénero *Speyeria* Scudder, 1872
Argynnis (Speyeria) aglaja (Linnaeus, 1758)
- Subgénero *Fabriciana* Reuss, 1920
Argynnis (Fabriciana) adippe (Bergsträsser, 1780)
- Género *Brenthis* Hübner, 1819
Brenthis daphne (Bergsträsser, 1780)
- Género *Boloria* Moore, 1900
Subgénero *Clossiana* Reuss, 1920
Boloria (Clossiana) dia (Linnaeus, 1767)

ANEXO B. BASE DE DATOS GENERAL

Las 91 especies encontradas están ordenadas alfabéticamente para facilitar su localización (el orden taxonómico ya figura en el anexo A). Se indica el total de ejemplares recolectados de cada una y la abundancia porcentual total; el número de ejemplares de cada especie recolectados cada mes; el número de generaciones extraído de la bibliografía y el que se ha podido constatar en el estudio (P= Polivoltina); el número de meses distintos en que la especie se ha observado (presencia); la fase en que hiberna la especie; la familia y la subfamilia. Cada especie tiene un color distinto según su abundancia, como se explica en la siguiente leyenda:

ABUNDANCIA
Dominante
Subdominantes
Abundantes
Comunes
Frecuentes
Escasas
Raras
Esporádicas

FASE HIBERNACIÓN
H = Huevo
L = Larva (oruga)
L(H) = Larva dentro corion
C = Crisálida (pupa)
I = Imago (adulto)
(+I) = presencia de Imagos
? = dudoso

FAMILIAS
Hes = Hesperidae
Lyc = Lycaenidae
Nym = Nymphalidae
Pap = Papilionidae
Pie = Pieridae

SUBFAMILIAS	
1	Pyrginae
2	Heteropterinae
3	Hesperiinae
4	Parnasiinae
5	Papilioninae
6	Dismorphiinae
7	Coliadinae
8	Pierinae
9	Riodininae
10	Lycaeninae
11	Libytheinae
12	Danainae
13	Satyrinae
14	Charaxinae
15	Apaturinae
16	Nymphalinae
17	Limnitudininae
18	Helioconiinae

ESPECIE	OBS		FENOLOGIA												GEN		PRES	FASE HIB	FAM	SUB FAM		
	TOT	%	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	BIB	OBS						
<i>Aglais io</i>	18	0.50			3				9	5	1				POLI	2	4	I	Nym	16		
<i>Aglais urticae</i>	3	0.08				1		1	1						POLI	2	3	I	Nym	16		
<i>Anthocharis cardamines</i>	65	1.81			13	17	18	16	1						1	1	5	I	Pie	8		
<i>Anthocharis euphenoides</i>	34	0.95			7	8	11	8							1	1	4	C	Pie	8		
<i>Apatura illia</i>	1	0.03						1							1	0	2	I	L	Nym	15	
<i>Aphantopus hyperantus</i>	5	0.14						1	3	1					1	1	3	L	Nym	13		
<i>Aporia crataegi</i>	40	1.11			1	12	18	9							1	1	4	L	Pie	8		
<i>Arethusa arethusa</i>	8	0.22						2	5	1					1	1	3	L	Nym	13		
<i>Argynnis adippe</i>	7	0.19			2		1	3	1						1	1	4	L(H)	Nym	18		
<i>Argynnis aglaja</i>	7	0.19						2	4	1					1	1	3	L	Nym	18		
<i>Argynnis pandora</i>	1	0.03						1							1	1	1	L	Nym	18		
<i>Argynnis paphia</i>	33	0.92					3	8	11	6	5				1	1	5	L	Nym	18		
<i>Aricia agestis</i>	10	0.28			1		1	3	4		1				POLI	2	5	L	Lyc	10		
<i>Aricia cramera</i>	4	0.11						2	2						POLI	1	2	L	Lyc	10		
<i>Boloria dia</i>	53	1.47			2	6	8	10	9	9	6	3			POLI	3	8	L	Nym	18		
<i>Brenthis daphne</i>	1	0.03							1						1	1	1	L	Nym	18		
<i>Callophrys rubi</i>	79	2.20			2	10	23	18	15	10	1				1	1	7	C	Lyc	10		
<i>Carcharodus alceae</i>	3	0.08							1		1				2	0	3	3	L	Hes	1	
<i>Celastrina argiolus</i>	5	0.14						2	2		1				POLI	2	3	C	Lyc	10		
<i>Charaxes jasius</i>	5	0.14					1	2		1	1				2	2	4	L	Nym	14		
<i>Chazara briseis</i>	2	0.06							2						1	1	1	L	Nym	13		
<i>Coenonympha arcania</i>	59	1.64					2	18	22	14	3				1	1	5	L	Nym	13		
<i>Coenonympha glycerion</i>	10	0.28						2	5	3					1	1	3	L	Nym	13		
<i>Coenonympha pamphilus</i>	155	4.31			29	36	2	2	2	35	30	21			2	2	7	L	Nym	13		
<i>Colias alfacariensis</i>	48	1.33			5	7	6	6	5	5	7	6	1		POLI	POLI	9	L	Pie	7		
<i>Colias crocea</i>	72	2.00	1	2	6	8	8	10	6	8	8	9	5	1	POLI	POLI	12	L (+H)	Pie	7		
<i>Cupido alceus</i>	11	0.31					1	3	4	2	1				2	0	3	2	5	L	Lyc	10
<i>Cupido argiades</i>	5	0.14					1		3	1					2	2	3	L	Lyc	10		
<i>Cupido minimus</i>	8	0.22					1	4	2	1					1	1	4	L	Lyc	10		
<i>Cupido osiris</i>	13	0.36					1	2	3	6	1				1	1	5	L	Lyc	10		
<i>Erynnis tages</i>	60	1.67		4	7	8	12	9	7	6	5	2			2	2	9	L	Hes	1		
<i>Euchloe crameri</i>	57	1.59		11	14	12	8	7	5						2	2	6	C	Pie	8		
<i>Euphydryas aurinia</i>	64	1.78					22	24	18						1	1	3	L	Nym	16		
<i>Favonius quercus</i>	30	0.83						6	8	14	2				1	1	4	H	Lyc	10		
<i>Glaucopsyche alexis</i>	123	3.42		13	17	15	27	18	16	14	3				1	1	8	C	Lyc	10		
<i>Glaucopsyche melanops</i>	104	2.89		1	2	20	39	23	18	1					1	1	7	C	Lyc	10		
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	61	1.70	1	3	4	6	8	12	9	5	6	4	3		1	1	11	I	Pie	7		
<i>Gonepteryx rhaminia</i>	49	1.36		1	3	7	8	9	6	6	4	3	2		1	1	10	I	Pie	7		
<i>Hesperia comma</i>	10	0.28					1	2	3	3	1				1	1	5	L(H) - L	Hes	3		
<i>Hipparchia alcyone</i>	27	0.75						3	14	9	1				1	1	4	L	Nym	13		
<i>Hipparchia fagi</i>	20	0.56						3	9	6	2				1	1	4	L	Nym	13		
<i>Hipparchia semele</i>	19	0.53					1	4	6	5	3				1	1	5	L	Nym	13		
<i>Hipparchia statilinus</i>	14	0.39						2	7	4	1				1	1	4	L	Nym	13		
<i>Iphiclides feisthamelii</i>	54	1.50		4	9	10	11	9	8	3					2	2	7	C	Pap	5		
<i>Issoria lathonia</i>	12	0.33					2	3	2	1	1				POLI	POLI	6	L-C-I	Nym	18		
<i>Kanetisa circe</i>	52	1.45					2	4	11	12	13	9	1		1	1	7	L	Nym	13		
<i>Lampides boeticus</i>	8	0.22					1		2	4		1			POLI	POLI	4	C (+H)	Lyc	10		
<i>Lasiommata maera</i>	16	0.44						8	5	2	1				2	2	4	C	Nym	13		
<i>Lasiommata megera</i>	92	2.56			4	10	11	13	15	15	12	9	3		POLI	POLI	9	L	Nym	13		
<i>Leptidea sinapis / reali</i>	105	2.92					8	16	12	18	17	16	13	5		POLI	POLI	8	C	Pie	6	
<i>Libythea celtis</i>	19	0.53				7	2	1	6	2	1				1	1	6	I	Nym	11		
<i>Limenitis camilla</i>	9	0.25						1	3	2	3				1	1	4	L	Nym	17		
<i>Limenitis reducta</i>	10	0.28						2	3	1	3	1			3	2	0	3	5	L	Nym	17
<i>Lycaena phlaeas</i>	42	1.17		1	2	6	4	6	5	7	4	3	3	1	3	3	11	L	Lyc	10		
<i>Maniola jurtina</i>	107	2.98			1	19	23	20	1		26	17			1	1	7	L	Nym	13		
<i>Melanargia lachesis</i>	213	5.92				3	16	60	63	57	12	2			1	1	7	L	Nym	13		
<i>Melitaea cinxia</i>	17	0.47					2	7	4	2	1	1			1	0	2	6	L	Nym	16	
<i>Melitaea deione</i>	10	0.28					2	4	3	1					3		4	L	Nym	16		
<i>Melitaea didyma</i>	143	3.98					6	45	36	31	23	2			2	2	6	L	Nym	16		
<i>Melitaea parthenoides</i>	16	0.44						2	8	5	1				1	1	4	L	Nym	16		
<i>Melitaea phoebe</i>	11	0.31				1		3	3	2	1	1			2	2	6	L	Nym	16		
<i>Nymphalis antiopa</i>	2	0.06							1						1	1	1	I	Nym	16		
<i>Nymphalis polychloros</i>	3	0.08							1	2					1	1	2	I	Nym	16		
<i>Papilio machaon</i>	10	0.28				1	2	3	1	1		2			POLI	POLI	6	C	Pap	5		
<i>Pararge aegeria</i>	115	3.20	1	3	9	14	15	18	11	8	16	10	9	1	POLI	POLI	12	L-C	Nym	13		
<i>Pieris brassicae</i>	40	1.11			2	4	6	7	5	2	2	3	5	4		POLI	POLI	10	C	Pie	8	
<i>Pieris napi</i>	11	0.31				1	2	3	2	1		1	1		POLI	POLI	7	C	Pie	8		
<i>Pieris rapae</i>	22	0.61			1	3	5	4	3	1		4	1		POLI	POLI	8	C	Pie	8		
<i>Polyommatus c-album</i>	11	0.31				1	2	4	3	1					POLI		5	I	Nym	16		
<i>Polyommatus bellargus</i>	37	1.03			1	4		11	8	2	4	6	1		2	2	8	L	Lyc	10		
<i>Polyommatus coridon</i>	9	0.25						1	3	2	2	1			1	1	5	H	Lyc	10		
<i>Polyommatus daphnis</i>	13	0.36						2	8	3					1	1	3	H-L	Lyc	10		
<i>Polyommatus escheri</i>	15	0.42			1		2	5	3	4					1	0	2	5	L	Lyc	10	
<i>Polyommatus fulgens</i>	19	0.53						1	12	6					1	1	3	L (H?)	Lyc	10		
<i>Polyommatus hispana</i>	27	0.75				2		4	4	8	5	3	1		2	2	7	H	Lyc	10		
<i>Polyommatus icarus</i>	85	2.36		1	4	6	16	13	9	8	14	10	3	1	POLI	POLI	11	L	Lyc	10		
<i>Polyommatus ripartii</i>	20	0.56						1	5	13		1			1	1	4	L	Lyc	10		
<i>Pontia daplidice</i>	8	0.22				1		2	2	1		2			POLI	POLI	5	C	Pie	8		
<i>Pyrgus malvoides</i>	8	0.22					2	3			2	1			2	2	4	C	Hes	1		
<i>Pyronia bathseba</i>	55	1.53			2	12	18	15	5	3					1	1	6	L	Nym	13		
<i>Pyronia cecilia</i>	13	0.36						4	7	2					1	1	3	L	Nym	13		
<i>Pyronia tithonus</i>	193	5.37				3	22	32	53	51	31	1			1	1	7	L	Nym	13		
<i>Satyrium esculi</i>	250	6.95				8	41	69	73	47	12				1	1	6	L(H)	Lyc	10		
<i>Satyrium ilicis</i>	24	0.67				2	3	8	7	2	2				1	1	6	H - L(H)	Lyc	10		
<i>Satyrus actaea</i>	5	0.14						1	3	1					1	1	3	L(H)	Nym	13		
<i>Scolitantides panoptes</i>	199	5.53			6	28	35	78	38	4	8	2			1	1	8	C	Lyc	10		
<i>Thymelicus sylvestris</i>	6	0.17						2	3	1					1	1	3	H	Hes	3		
<i>Tomares ballus</i>	29	0.81		1	4	6	8	4	1	1	1				1	1	8	C	Lyc	10		
<i>Vanessa atalanta</i>	9	0.25									1	5	3		POLI		3	L (+H)	Nym	16		
<i>Vanessa cardui</i>	19	0.53				3	8	6	2						POLI		4	NO HIB (?)	Nym	16		
n° EXEMPLARS	3596		4	63	224	417	640	707	627	481	280	116	33	4								
n° ESPÈCIES	91		0.1%	1.8%	6.2% </																	

CAPÍTULO 2.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LAS RELACIONES ENTRE LA TAXOCENOSIS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) Y LA VEGETACIÓN EN UN ÁREA DEL MACIZO DEL MONTSENY (NORESTE DE LA PENÍNSULA IBÉRICA)

Albert Masó^{1,*}
Javier Romero¹

¹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

* Autor para correspondencia
natura@albertmaso.com

RESUMEN

La hipótesis de que la vegetación condiciona el poblamiento de lepidópteros está ampliamente aceptada. Ahora bien, existe una cierta confusión sobre qué rasgos de la vegetación ejercen dicho condicionamiento. El objetivo del presente trabajo es examinar, mediante una aproximación correlacional, si la composición y abundancia de la taxocenosis de mariposas está influida por la composición y abundancia de la comunidad de plantas. Para ello se delimita un área en las faldas del macizo del Montseny (Aiguafreda, NE de la Península Ibérica) en la que se establece una división altitudinal en cinco zonas, desde un valle, a 400 m de altitud, hasta los 800 m. En cada una de las zonas se lleva a cabo un inventario exhaustivo de plantas con estimaciones semi-cuantitativas de su abundancia. Asimismo, se hacen prospecciones las 53 semanas de un año con un esfuerzo de captura de 4 horas cada prospección para el total de las zonas. Se identifica un total de 267 plantas y 82 especies de mariposas (a partir de 2.450 ejemplares de Papilionoidea).

Los análisis numéricos (análisis de correspondencias y de afinidades) muestran, tanto para la taxocenosis de plantas como para la de mariposas, una clara diferenciación del sector de río (fondo del valle) respecto al de montaña. Por el contrario, las cuatro zonas de montaña son muy homogéneas entre sí. A la vez, las similitudes en-

tre la ordenación de las zonas de montaña según las mariposas y según las plantas difieren sensiblemente. Asimismo, se evaluaron las afinidades ecológicas de las distintas especies de plantas y lepidópteros, observando en estos últimos que los grupos que se forman no muestran coincidencia ni preferencia con la familia o subfamilia de cada especie, ni con su voltinismo ni con su fase de hibernación. Tampoco hay paralelismo alguno entre las proporciones de los grupos de afinidad ecológica que se forman en ambas taxocenosis. Las especies de lepidópteros muestran una amplia distribución por las cinco zonas, con pocas especies características de cada hábitat (una especie del sector de río y nueve del de montaña).

La diversidad de una y otra taxocenosis no varía de la misma manera entre zonas; así, los valores máximos de diversidad de lepidópteros se alcanzan en las zonas de montaña, mientras que la diversidad mínima de plantas se alcanza en la zona de mayor altitud; y en el río, donde la de las plantas es muy alta, es la mínima, con diferencia, de las mariposas. Todos estos resultados parecen indicar que, con las limitaciones del presente trabajo (un número de zonas reducido, una escala espacial kilométrica y un área geográfica limitada), la taxocenosis de mariposas no tiene una fuerte dependencia de la vegetación, descrita en términos de la composición de sus especies y de su abundancia.

Palabras clave: *Ecología, análisis estadístico, taxocenosis, diversidad, relaciones entre Papilionoidea y vegetación, Montseny, Catalunya.*

RESUM

ANÀLISI ESTADÍSTICA DE LES RELACIONS ENTRE LA TAXOCENOSI DE PAPI-LIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) I LA VEGETACIÓ EN UNA ÀREA DEL MASSÍS DEL MONTSENY (NORD-EST DE LA PENÍNSULA IBÈRICA)

La hipòtesi de que la vegetació condiona el poblament dels lepidòpters està àmpliament acceptada. Ara bé, hi ha una certa confusió sobre quins trets de la vegetació exerceixen aquest condicionament. L'objectiu del present treball és examinar, mitjançant una aproximació correlacional, si la composició i abundància de la taxocenosi de papallones està influïda per la composició i abundància de la comunitat de plantes. Per a això es delimita una àrea a la falda del massís del Montseny (Aiguafreda, NE de la Península Ibèrica) en la qual s'estableix una divisió altitudinal en cinc zones, des d'una vall, a 400 m d'altitud, fins als 800 m. En cadascuna de les zones es porta a terme un inventari exhaustiu de plantes amb estimacions semi-quantitatives de la seva abundància. Així mateix, es fan prospeccions de papallones diürnes les 53 setmanes d'un any amb un esforç de captura de 4 hores cada prospecció per al total de les zones. S'identifica un total de 267 plantes i 82 espècies de papallones (a partir de 2.450 exemplars de papilionoideus).

Les anàlisis numèriques (anàlisi de correspondències i d'afinitats) mostren, tant per a la taxocenosi de plantes com per a la de papallones, una clara diferenciació entre el

sector de riu (fons de la vall) y el de muntanya. Per contra, les quatre zones de muntanya són molt homogènies entre sí. Alhora, les similituds entre l'ordenació de les zones de muntanya segons les papallones i segons les plantes difereixen sensiblement. Així mateix, es van avaluar les afinitats ecològiques de les espècies de plantes i de lepidòpters, observant en aquests últims que els grups que es formen no mostren coincidència ni preferència amb la família o subfamília de cada espècie, ni amb el seu voltinisme ni amb la fase d'hibernació. Tampoc hi ha cap paral·lelisme entre les proporcions dels grups d'afinitat ecològica que es formen en les dues taxocenosis. Les espècies de lepidòpters mostren una àmplia distribució per zones, amb poques espècies característiques de cada hàbitat (una espècie del sector de riu i nou del de muntanya).

La diversitat d'una i altra taxocenosi no varia de la mateixa manera entre zones; així, els valors màxims de diversitat de lepidòpters s'assoleixen a les zones de muntanya, mentre que la diversitat mínima de plantes s'arriba a la zona de major altitud; i al riu, on la diversitat de les plantes és molt alta, la de les papallones és la mínima, amb diferència. Tots aquests resultats semblen indicar que, amb les limitacions del present treball (un nombre de zones reduït, una escala espacial quilomètrica i una àrea geogràfica limitada), la taxocenosi de papallones no té una forta dependència de la vegetació, descrita en termes de la composició de les seves espècies i de la seva abundància.

Paraules clau: *Ecologia, anàlisi estadística, taxocenosis, diversitat, relacions entre Papilionoidea i vegetació, Montseny, Catalunya.*

RÉSUMÉ

ANALYSE STATISTIQUE DES RELATIONS ENTRE LA TAXOCÉNOSE DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) ET LA VÉGÉTATION DANS UN TERRITOIRE DU MASSIF DU MONTSENY (NORD-EST DE LA PENINSULE IBÉRIQUE)

L'hypothèse selon laquelle la végétation conditionne la population de lépidoptères est largement acceptée. Cependant, il y a une certaine confusion quant aux caractéristiques de la végétation qui exercent un tel conditionnement. L'objectif du présent travail est d'examiner, par une approche corrélative, si la composition et l'abondance de la taxocénose des papillons sont influencées par la composition et l'abondance de la communauté végétale. À cet effet nous avons délimité un territoire dans les contreforts du massif du Montseny (Aiguafreda, NE de la Péninsule Ibérique) dans lequel nous avons établi une division altitudinale en cinq zones, depuis le fond d'une vallée à 400 m jusqu'à 800 m d'altitude. Dans chacune des zones nous avons réalisé un inventaire exhaustif des plantes avec des estimations semi-quantitatives de leur abondance. En outre, nous avons fait des prospections pendant les 53 semaines d'une année avec un effort de capture de 4 heures à chaque prospection pour le total

des zones. Nous avons identifié au total 267 espèces de plantes et 82 espèces de papillons (à partir de 2.450 spécimens de Papilionoidea).

Les analyses numériques (analyses des correspondances et des affinités) montrent une nette différenciation entre le secteur fluvial (fond de la vallée) et la zone de montagne, aussi bien pour la taxocénose végétale que pour celle de papillons. En revanche, les quatre zones de montagne sont très homogènes, tandis que les similitudes entre l'ordination des zones de montagne selon les papillons et selon les plantes diffèrent considérablement. Par ailleurs, nous avons évalué les affinités écologiques des différentes espèces de plantes et de lépidoptères, en observant dans ces derniers que les groupes qui se forment ne présentent pas de coïncidence ou de préférence avec la famille ou la sous-famille de chaque espèce, ni avec son voltinisme ni avec sa phase d'hibernation. Il n'y a pas non plus de parallélisme entre les proportions des groupes d'affinité écologique qui se forment dans les deux taxocénoses. Les différentes espèces de lépidoptères présentent une vaste distribution dans les cinq zones, avec peu d'espèces caractéristiques de chaque habitat (une espèce du secteur fluvial et neuf espèces de celui de montagne).

La diversité des deux taxocénoses ne varient pas de la même manière entre les différentes zones; ainsi, les valeurs maximales de la diversité des lépidoptères sont atteintes dans les zones de montagne, tandis que la diversité minimale des plantes est atteinte dans la zone d'altitude la plus élevée; et dans la rivière, où la diversité végétale est très élevée, celle de papillons atteint sa valeur minimale. Tous ces résultats semblent indiquer que, avec les limitations du présent travail (un nombre réduit de zones, une échelle spatiale kilométrique et une zone géographique limitée), la taxocénose des papillons n'a pas une forte dépendance de la végétation, décrite en termes de composition de ses espèces et de leur abondance.

Mots-clés: *Écologie, analyse statistique, taxocénose, diversité, relations entre Papilionoidea et végétation, Montseny, Catalunya.*

ABSTRACT

STATISTICAL ANALYSIS OF THE RELATIONSHIP BETWEEN A PAPILIONOIDEA TAXOCENOSIS (Hexapoda: Lepidoptera) AND VEGETATION IN AN AREA OF MASSIF OF MONTSENY (NORTHEASTERN IBERIAN PENINSULA)

The hypothesis that vegetation determines the Lepidoptera population is widely accepted. However, there is some confusion about which vegetation traits exert such conditioning. The aim of this study is to examine, through a correlational approach, if the composition and abundance of the taxocenosis of butterflies is influenced by the composition and abundance of the plant community. An area is delimited at the massif of Montseny (Aiguafreda, NE of the Iberian Peninsula) in which an altitudinal division is established in five areas, from the valley at 400 m above sea level up to 800 m. In each one of these areas, an exhaustive inventory of plants, with semi-

quantitative estimates of their abundance, has been carried out, as well as 53 weekly prospectings during one year, with an effort of 4 hours capture for the total of the areas in every prospection. A total of 267 plants and 82 species of butterflies (from 2.450 specimens of Papilionoidea) were identified.

The numerical analysis (analysis of correspondences and cluster analysis) show, both for the taxocenosis of plants and butterflies, a clear differentiation between the river area (bottom of the valley) and the mountain area. By contrast, the four mountain areas are very homogeneous. At the same time, the similarities between the mountain distribution of butterflies and plants differ significantly. Also, the ecological affinities of different species of plants and Lepidoptera were evaluated. The grouping of butterflies was independent from families or subfamilies, and were not associated to voltinism nor with its hibernation phase. There was no parallelism in the groups detected for each taxocenosis. Lepidoptera species show a wide distribution in the five areas, with few species characteristic of each habitat (one species exclusive of the river area and nine species exclusive of the mountain area).

The diversity of both taxocenosis does not vary in the same way between areas; so, the maximum diversity values of Lepidoptera are reached in mountain areas, while the minimum diversity of plants is reached in the area of higher altitude; and in the river, where the plants diversity is very high, the diversity of the butterflies is the lowest. These results seem to indicate that, with the limitations of this study (a small number of areas, a kilometric spatial scale and a limited geographical area), the taxocenosis of butterflies has not a strong dependence on the vegetation, described in terms of the composition of species and their abundance.

Key words: *Ecology, Statistical Analysis, Taxocenosis, Diversity, Relationships between Papilionoidea and Vegetation, Montseny, Catalunya.*

1. INTRODUCCIÓN

La dependencia de los lepidópteros respecto de las plantas ha sido ampliamente estudiada y reconocida. Dicha dependencia se atribuye, en gran parte, a la condición casi exclusivamente fitófaga de estos organismos, tanto en fase larval como de imago (Ehrlich & Raven, 1964 y Masó & Pijoan, 1997). Existe una amplia literatura que trata de la relación entre lepidópteros, sobre todo en fase larvaria, y sus plantas nutricias (Munguira *et al.*, 2009; Viejo *et al.*, 2014), pero también un número considerable de trabajos que examinan la relación de la comunidad de lepidópteros con la vegetación, más allá de los aspectos tróficos (por ejemplo Viejo, 1983 y Templado & Viejo, 1985). Algunos autores, como Dennis *et al.* (2004), han documentado cómo cambios en la vegetación se reflejan en la fauna de mariposas. Otros han establecido asociaciones estadísticas entre mariposas y vegetación (Carneiro *et al.*, 2014). Las

relaciones entre los lepidópteros y el hábitat que ocupan han sido ampliamente estudiadas en el entorno íbero-mediterráneo en varios contextos, como por ejemplo las preferencias ambientales (Viejo, 1982), los patrones de distribución (Viejo & Sánchez, 1982) y el uso del espacio por parte de especies concretas, como *Euphydryas aurinia* (Munguira *et al.*, 1997) y *Agriades zullichi* (Barea-Azcón *et al.*, 2014), entre otros muchos.

Otros trabajos relevantes sobre todos estos aspectos son los de Greatorex-Davies *et al.* (1993), cuyo objetivo fundamental es la conservación, y Pinheiro & Ortiz (1992), que muestrean las mariposas a lo largo de distintos gradientes de vegetación de Brasil. Por otra parte, Stefanescu *et al.* (2005) estudian la relación entre la comunidad de lepidópteros y los tipos de hábitat (vegetación) en una zona de marismas del litoral catalán; y el mismo autor (Stefanescu, 1999) hace una aproximación a la ecología de las mariposas precisamente del Montseny. Erhardt (1985) analiza las comunidades de mariposas que aparecen en distintos tipos de cultivos y bosques en Suiza, concluyendo que los barbechos viejos y el pasto de cultivo extensivo aumentan la diversidad de mariposas, y que tanto la reforestación como el cultivo intensivo la disminuyen.

De toda esta amplia información se desprende que las relaciones entre plantas y mariposas resultan muy claras y fuertes cuando los estudios se centran en especies concretas de lepidópteros y se vinculan específicamente a sus plantas nutricias, y llegan a una dependencia extrema cuando la oruga es monófaga. Por el contrario, las relaciones parecen más laxas si se hace entrar en juego a la vegetación en su conjunto. Por ejemplo, en pocas ocasiones se ha comprobado de forma explícita la relación entre la diversidad de especies de ambos tipos de organismos. Pese a ello, la idea prevalente es que la vegetación, o algunos de sus rasgos distintivos, puede determinar las características de la comunidad de mariposas. Este punto de vista no es, sin embargo, unánime. Así, Kitahara (2004) pone en evidencia la importancia de la perturbación humana y del efecto sombra en tres tipos de hábitat (bosque, terreno abierto y lindes) sobre los lepidópteros diurnos, y afirma que no encuentra relaciones significativas entre la estructura de la taxocenosis de mariposas y la de plantas. En cualquier caso, es necesario un buen conocimiento de las relaciones entre mariposas y vegetación, entre otras cosas como herramienta para modelizar la distribución de una y otra taxocenosis a la luz de las alteraciones introducidas por el cambio climático.

El presente trabajo tiene como objetivo principal contribuir a avanzar en este sentido y a dilucidar el grado de asociación entre mariposas y vegetación a una escala espacial relativamente pequeña (kilométrica). Para ello, analizamos tanto la vegetación como la taxocenosis de mariposas con el máximo detalle a lo largo de una serie de zonas que van desde un valle fluvial hasta zonas más altas de montaña. Para alcanzar esta exhaustividad, la taxocenosis de mariposas se muestrea de forma sistemática a lo largo de un año, con visitas semanales, y se analiza cuantitativamente. Por su par-

te, la vegetación se estudia mediante inventarios igualmente sistemáticos, con identificación de todos los taxones presentes y estimas semicuantitativas de su abundancia. Este nivel de resolución en un estudio conjunto de ambas taxocenosis apenas tiene precedentes. Los datos de ambas taxocenosis se analizan utilizando métodos estadísticos con el fin de identificar si algunos rasgos de una taxocenosis son predictivos de los de la otra o si, al menos, se aprecian paralelismos entre ambas.

Por otra parte, la publicación de estos datos, obtenidos hace 40 años, robustos por su nivel de detalle, pueden ser útiles para compararlos con otros más recientes, como los del Catalan Butterfly Monitoring Scheme (CBMS: www.catalanbms.org) (Stefanescu, 2015) y los numerosos trabajos que genera, en especial si en el futuro se hacen prospecciones en la misma zona. En este sentido, sabida la importancia de la vegetación en la conservación de los lepidópteros (Galiano *et al.*, 1985), y habida cuenta de su demostrada validez como indicadores ambientales (Herrando *et al.*, 2015), nuestro trabajo puede contribuir a precisar la recesión constatada de las poblaciones de mariposas, así como a cuantificar los efectos del cambio climático (Gutiérrez Illán *et al.*, 2012).

2. METODOLOGÍA

2.1. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El área donde se llevó a cabo el trabajo está situada en el término municipal de Aiguafreda, en las estribaciones occidentales del macizo del Montseny. Esta población está en el extremo norte de la comarca del Vallès Oriental, en el límite con la de Osona (región I, provincia de Barcelona). El área está localizada en el polígono de 10 km de lado designado en el sistema UTM (MGRS) como 31T DG32.

La altitud varía entre los 400 y los 800 m, altura máxima que se alcanza en el camino hacia El Brull. Este trayecto transcurre

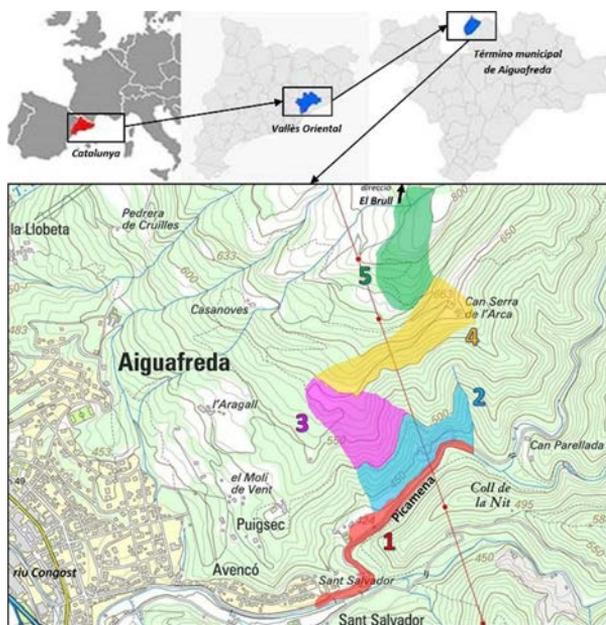


Figura 1. Situación (mapas pequeños) y detalle (mapa grande) del área de prospección.

rre por la vertiente septentrional del valle del Avencó, que toma el nombre de la riera de igual denominación. Es uno de los valles más fríos del macizo y la riera lleva agua casi siempre. Sin embargo, cuando se acerca al pueblo de Aiguafreda, justo antes de desembocar en el río Congost, el agua se filtra y transcurre de manera subterránea.

El área de estudio tiene una superficie total de alrededor de 1 km², y se dividió en 5 zonas (Figura 1):

- Zona 1: sector de río, los alrededores de las rieras del Avencó y Picamena. Esta zona se inicia a 400 m de altitud y termina en un cambio claro de vegetación, a unos 430 m de altitud.
- Zona 2: el inicio del sector de montaña, entre 430 y 500 m de altitud.
- Zona 3: sector de montaña, entre 500 y 600 m.
- Zona 4: sector de montaña, entre 600 y 700 m.
- Zona 5: sector de montaña, entre 700 y 800 m.

La zona 1 constituye por sí misma el sector de río y se extiende por los alrededores del río, aproximadamente hasta donde alcanza la capa freática. Por ello es particularmente húmeda. El resto de zonas constituyen el sector de montaña, mucho más seco, si bien la 2 es menos seca por el efecto “fondo de valle” (conserva más la humedad por estar ligeramente más encerrado).

2.2. EL CLIMA

Según Allue Andrade (1966) y siguiendo la denominación de Thran, el clima de la zona de estudio es de tipo “mediterráneo subhúmedo de tendencia centroeuropea”. En lo que respecta al régimen térmico, el clima se califica como de tipo “moderado cálido” (media anual entre los 11 y los 13 ° C). La media del mes más frío es inferior a 6° C, lo que implica que cada año se producen heladas.

La pluviosidad media anual está entre 750 y 800 mm, y los meses más lluviosos son mayo, junio y septiembre, y los más secos, febrero y julio. Pueden encontrarse más detalles en Masó (2015).

2.3. EL SUSTRATO GEOLÓGICO Y EL PAISAJE VEGETAL

En las distintas zonas se observan los siguientes sustratos geológicos (Instituto Geológico, 1976):

- Zona 1: la parte más baja de esta zona es terreno aluvial indiferenciado. Corresponde al pie de montaña del cuaternario antiguo. Por encima de esto se aprecia una alternancia de areniscas, arcillas y pizarras monótonas.

- Zona 2: predominan las arcillas y areniscas rojas, y localmente yesos, pero también hay calizas dolomíticas y dolomías.
- Zona 3: hay arcillas, areniscas y conglomerados rojos.
- Zona 4: se observan areniscas y arcillas rojas localmente conglomeradas.
- Zona 5: entre 700 y 750 m es una continuación de la zona anterior. En el resto (es decir, hasta los 800 metros) se encuentran sobre todo calizas dolomíticas y dolomías.

En cuanto al paisaje vegetal, hay dos sectores claramente diferenciados: el de río y el de montaña. En el primero se distingue la aliseda con su franja contigua al río y su margen exterior, así como la zona de transición al bosque. El de montaña empieza a unos 430 m de altitud y se extiende hasta los 800 m, mostrando un mosaico de vegetación que alterna bosques con matorrales y prados, con algunos puntos peculiares muy secos o con piedras y rocas. En general, la altitud no modifica demasiado la vegetación, excepto en la zona 5, donde se aprecia una caída notable de la riqueza específica de las plantas.

2.4. PROSPECCIÓN Y MÉTODOS DE MUESTREO

Para obtener estimas de abundancia de las plantas se hicieron diversos recorridos por cada una de las zonas para cubrirlas de manera prácticamente exhaustiva. A lo largo de cada trayecto se anotaban las especies observadas, con apreciaciones semi-cuantitativas de abundancia según la escala clásica de la escuela sigmatista (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Esto se hizo en diversas épocas del año de una forma sistematizada para las distintas zonas y dentro de cada una, confeccionando un herbario con los ejemplares dudosos. Se efectuaron un total de 20 visitas de jornada completa, prospectando las cuatro estaciones del año entre 1975 y 1980, es decir, cinco visitas por cada estación. Cada visita duraba 10 horas, empleando 2 horas para cada zona. Las diferentes observaciones se promediaron para obtener una estima única de abundancia por especie y zona. La identificación de los ejemplares fue confirmada por especialistas taxonómicos.

Para los lepidópteros se han utilizado los métodos de muestreo habituales: manga entomológica (cazamariposas), sobres triangulares, extendedores, agujas, cajas de conservación y macrofotografías, entre otros. Cuando fue necesario, se recurrió a la preparación de genitalia, aunque este recurso fue muy infrecuente. Se realizaron 53 prospecciones (una por semana) durante todo el año 1976, siempre con al menos cinco días entre una prospección y la siguiente. Para la detección de lepidópteros, se llevaba a cabo un recorrido, idéntico para todos los muestreos, de una longitud total de 4 km. Dicho recorrido empezaba en la riera del Avencó en sentido ascendente a la altura de Sant Salvador, pero siguiendo por la de Picamena a partir de la confluencia de ambas; luego se continuaba por el curso de agua 600 metros. Llegados a este pun-

to, se subía por un sendero de la vertiente norte del valle del Avencó hasta un prado situado a 590 m de altitud. De allí se tomaba la pista que lleva a Can Serra de l'Arca (663 m) y luego se seguía por el camino hacia El Brull, terminando el recorrido a una altitud de 800 m (ver Figura 1). En cada muestreo participaron entre 1 y 4 recolectores, si bien el esfuerzo total de captura se mantuvo constante (4 horas-recolector). El tiempo invertido en muestrear cada zona fue también el mismo.

2.5. TAXONOMÍA

Para determinar las plantas se han utilizado guías y manuales, principalmente Fournier (1977), Bonnier (1990) y Masclans (1977, 1978). Se ha intentado identificar los ejemplares hasta el nivel específico, aunque en nueve casos no ha sido posible determinar la especie. En algunos ejemplares se ha llegado a distinguir la subespecie o variedad (seis casos). La nomenclatura científica se ha basado en Bolòs *et al.* (2005), con algunas correcciones de R. M. Masalles y J. Vigo (*com.per.*).

Para determinar los ejemplares de lepidópteros se han utilizado fundamentalmente las obras de Manley & Allcard (1970), Higgins & Riley (1980), Tolman & Lewington (2002) y ocasionalmente otros libros (como Montagud & García-Alamá, 2010) y diversos trabajos de especies concretas, como los aparecidos en la revista *Cynthia* (por ejemplo, Stefanescu, 2011). Para los genitalia se ha consultado Higgins (1975).

En cuanto a las categorías taxonómicas superiores, tradicionalmente se habían considerado los hespéridos como una superfamilia (Hesperioidea), pero las investigaciones más recientes (Heikkilä *et al.*, 2011; Van Nieukerken *et al.*, 2011; Regier *et al.*, 2013) han llevado a un consenso basado en diversas fuentes en el sentido de integrarlos dentro de los Papilionoidea debido a que los Papilionidae constituyen un grupo hermano del resto de familias, incluyendo los hespéridos. Para la taxonomía, se ha consultado fundamentalmente Leraut (1997) con las modificaciones incorporadas por García-Barros *et al.* (2013) y puntalmente las innovaciones de Karsholt & Van Nieukerken (2015), añadiendo *Iphiclides feisthamelii*, que hasta hace poco se consideraba una subespecie de *I. podalirius* (Dincă *et al.*, 2015).

Se unifican los registros de *Leptidea sinapis* y *L. reali* porque en la época de prospección ni siquiera se conocía la existencia de esta última (Vila *et al.*, 2003). La relación entre la sinecología de mariposas y las familias, el voltinismo y la fase de hibernación se basan en Masó (2015).

2.6. ANÁLISIS DE DATOS

Se evaluó la afinidad entre especies, de manera independiente para lepidópteros por un lado y para plantas por el otro, mediante la distancia euclídea. Para los lepidópteros se utilizó como estima de su abundancia el número de individuos identificados por zona, acumulando todas las observaciones de todas las visitas. Estas abundan-

cias fueron transformadas logarítmicamente ($x'=\log(x+1)$) antes de proceder al cálculo de las distancias euclídeas. Para las plantas, se transformaron los valores de la escala semicuantitativa de abundancia a sus valores correspondientes de cobertura (valores centrales del intervalo de cobertura que representa cada número de la escala semicuantitativa: 5= 88%; 4: 63%; 3: 38%; 2: 17%; 1: 3%; +: 0,1%; Braun-Blanquet, 1979). Estos valores de cobertura fueron luego transformados mediante la función arco seno ($x'=\arcsen(x/100)$). A partir de las matrices de distancias, se elaboraron dendrogramas (uno para lepidópteros y otro para plantas) mediante el método aglomerativo de Ward (1963). Siguiendo los mismos métodos, se evaluaron las afinidades entre zonas, obteniéndose al final dos dendrogramas, uno que refleja la afinidad entre zonas según su composición florística y otro según la taxocenosis de lepidópteros hallada. Todos los cálculos se hicieron mediante el programa R, paquete Cluster (Maechler *et al.* 2014).

Con el fin de complementar el análisis anterior, se aplicó a cada una de las matrices de datos un análisis de correspondencias (Benzécri, 1973), con el fin de representar, en espacio reducido, las relaciones entre las distintas zonas, de nuevo tanto en base a su composición florística como en base a su composición lepidopterológica (cuantitativa en ambos casos). Para los cálculos se utilizó el paquete Ginkgo, desarrollado por el Departamento de Biología Vegetal de la Universitat de Barcelona (De Cáceres *et al.*, 2003).

Para evitar el ruido de fondo (exceso de ceros), tanto del análisis de afinidades como del de correspondencias, se excluyeron las 18 especies de lepidópteros menos abundantes (las esporádicas: entre 0,04 y 0,24 % de los registros). Análogamente, se excluyeron las 120 especies de plantas que tenían sólo una (0,1) o dos (0,2) presencias (+) en el total de inventarios. Por lo tanto, los análisis de afinidades y multivariantes se hicieron con 64 especies de lepidópteros y 147 de plantas.

La diversidad se ha estimado mediante los índices de Shannon-Wiener (con logaritmo en base 2) y de Margalef (Margalef, 1998).

3. RESULTADOS

3.1. VEGETACIÓN

Se han identificado 267 taxones, que se reparten de manera desigual entre zonas formando diversos conjuntos de vegetación (anexo A).

3.1.1 SECTOR DE RÍO (VEGETACIÓN DE RIBERA)

En este sector se pueden distinguir tres tipos fundamentales de vegetación. El más característico es la aliseda, que está inmediatamente junto al río. Sigue, hacia el exte-

rior, el margen apenas arbolado de la aliseda, igualmente influido por la capa freática y, finalmente, la vegetación que crece en los campos y caminos que constituyen la transición entre el bosque de ribera y el bosque del sector de montaña.

LA ALISEDA

Es de suponer que este tipo de bosque fuera originariamente la comunidad permanente y dominante en el terreno donde la capa freática es más superficial. Actualmente la aliseda (en la que domina el aliso, *Alnus glutinosa*) está bastante degradada y sus rodales están restringidos a lugares concretos y aislados. Junto a la especie dominante, aparece también *Ulmus minor* (subdominante), *Fraxinus excelsior* y *Sambucus nigra* (abundantes) y *Corylus avellana* y *Populus nigra* (frecuentes). El otro árbol que se puede ver es *Pyrus malus*, pero es más escaso. En cuanto a los arbustos, *Rubus ulmifolius* recubre grandes extensiones y domina en el sotobosque. *Clematis vitalba* y *Hedera helix* son trepadoras muy abundantes. *Cornus sanguinea* es poco frecuente y *Buxus sempervirens*, esporádico.

En cuanto a las plantas herbáceas, la dominante es *Lamium flexuosum*, que se concentra en los rincones que deja libre *R. ulmifolius*. También se observan agregaciones de *Urtica dioica* y son abundantes *Galium aparine*, *Lamium album*, *Ranunculus repens* y *Doronicum pardalianches*. Como frecuentes se pueden considerar *Geum urbanum*, *Vicia sepium*, *Euphorbia amygdaloides*, *Stellaria holostea*, *Silene alba*, *Galium cruciata*, *Lithospermum officinale*, *L. purpureo-caeruleum* y *Poa nemoralis*. Y como esporádicas se observaron *Equisetum arvense*, *Polystichum setiferum*, *Dryopteris filix-mas*, *Alliaria petiolata*, *Valeriana officinalis*, *Teucrium scorodonia*, *Carex sylvatica* y *Arctium minus*.

EL MARGEN EXTERIOR DE LA ALISEDA

Además de las anteriores, en el margen de la aliseda aparecen también otras dos especies de árboles (*Acer campestre* y *Robinia pseudoacacia*) y una planta herbácea abundante (*Potentilla reptans*). También son frecuentes *Pteridium aquilinum*, *Aquilegia vulgaris*, *Geranium robertianum* y *Daucus carota* y aparecen, aunque más esporádicamente, *Ranunculus acris*, *Cardamine impatiens*, *Primula veris* y *Phalaris cf. arundinacea*.

LA FRANJA DE TRANSICIÓN

La franja de transición la constituyen campos abiertos, con algún matorral y dominados sobre todo por plantas herbáceas. Aunque no están directamente influenciados por la capa freática del río, son más húmedos que el sector de montaña porque están en el fondo del valle. Terminan donde empieza el bosque, que suele ser de *Quercus ilex*. El arbusto dominante es *Coriaria myrtifolia*. Son abundantes *Rubus*

ulmifolius, *Prunus spinosa*, *Cistus salviifolius* y *Crataegus monogyna*, mientras que *Juniperus communis communis* es escaso.

Las plantas herbáceas más abundantes son *Ranunculus bulbosus*, *Lathyrus cicera*, *Geranium molle*, *Alyssum alyssoides*, *Conyza canadensis*, *Taraxacum officinale* y *Avena barbata*. No tan frecuentes pero igualmente representativas de los campos son *Papaver rhoeas*, *Sedum sediforme*, *Fragaria vesca*, *Medicago arabica*, *Potentilla reptans*, *Coronilla emerus*, *Vicia sativa*, *Polygala calcarea*, *Euphorbia helioscopia*, *Eryngium campestre*, *Daucus carota*, *Diplotaxis eruroides*, *Stellaria holostea*, *Silene alba*, *Galium maritimum*, *Bellis perennis*, *Arctium minus*, *Muscari comosum*, *Avena pratensis*, *Poa annua* y *P. pratensis*.

3.1.2 SECTOR DE MONTAÑA

Dada su amplitud, en este sector hay muchos tipos de vegetación. Como la finalidad de este trabajo no es geobotánica, solo indicaremos algunos de los más representativos. Para más detalles, consultar Masó & Simó (1980).

EL ANTIGUO DOMINIO DEL BOSQUE

Es razonable suponer que todo este sector estuviese cubierto originariamente por un encinar dominante con pequeños robledales y pinares de *Pinus halepensis* en algunos rincones (Bolòs, 1983). Los terrenos sin bosque serían probablemente pedregales. Actualmente, el encinar está tan degradado que solo quedan pequeños agrupamientos de *Quercus Ilex ilex* en puntos concretos. *Q. coccifera* está presente en casi todos los lugares soleados, mientras que *Q. pubescens* se encuentra disperso sobre todo entre los restos del encinar de las zonas bajas, y no llega nunca a formar grupos numerosos. Más difícil de concretar resulta *Q. cerrrioides* por su carácter de híbrido con gran variabilidad y distintos grados de introgresión de varias especies. En todo caso, solo se encuentran ejemplares aislados y lo curioso es que no se localizó ni un solo *Q. faginea*, que es el nombre que recibe la hibridación entre *Q. cerrrioides* y *Q. pubescens*. Este encinar original ha dado paso, en la mayor parte del terreno, a un pinar de *Pinus halepensis*, árbol dominante en todas las zonas boscosas cubiertas por nuestras prospecciones en el sector de montaña, excepto quizás en algunos de la zona 2, donde aparece *P. pinea*. A medida que se gana altura, esta especie va siendo sustituida por *P. halepensis*. Gran parte del bosque original está sustituido también por matorrales. Las plantas arbustivas más abundantes son *Rosmarinus officinalis*, *Pistacia lentiscus*, *Cistus monspeliensis*, *Rubus ulmifolius*, *Inula viscosa*, *Coriaria myrtifolia*, *Genista scorpius*, *Prunus spinosa* y *Juniperus oxycedrus*. La especie congénérica *J. communis communis* es mucho más rara y localizada en las zonas bajas, al revés de lo que se suele observar en otros lugares; curiosamente, se han encontrado ambas especies una al lado de otra. Otros arbustos frecuentes son *Erica multiflora*, *E. arborea*, *Buxus sempervirens*, *Rhamnus alaternus* y *Crataegus monogyna*.

Las lianas más abundantes son *Hedera helix* y *Clematis flammula*. En cuanto a las plantas herbáceas, las dominantes son *Helianthemum apenninum*, *H. italicum*, *Thymus vulgaris*, *Ranunculus bulbosus*, *Brachypodium phoenicoides*, *Poa pratensis*, *Dorycnium pentaphyllum* y *Bellis perennis*. Son muy abundantes *Dorycnium hirsutum*, *Brachypodium ramosum*, *Astragalus monspessulanus chlorocyaneus*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Plantago lanceolata*, *Rubia peregrina*, *Lathyrus cicera*, *Medicago arabica* y *Avena pratensis*. Son frecuentes *Geranium molle*, *Vicia sativa*, *Reichardia picroides*, *Calendula arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Carex halleriana*, *Sedum sediforme*, *Anthyllis vulneraria vulgaris*, *Hippocrepis comosa*, *Foeniculum vulgare*, *Vicia peregrina*, *Psoralea bituminosa* y *Sedum reflexum*. Por su vistosidad, es de destacar la notable presencia de ejemplares de orquidáceas, que forman pequeños grupos en los claros del bosque.

LA VEGETACIÓN DE ROCAS Y PEDREGALES

Dentro del sector de montaña, resulta peculiar la vegetación de los ambientes pedregosos, que se distingue considerablemente del resto. En terrenos pedregosos, rocosos, o en grietas de piedras y muros crece una vegetación diferente al resto, con arbustos (*Pistacia lentiscus*, *Cistus monspeliensis* y, menos frecuente, *Rhamnus alaternus*) y plantas herbáceas, entre las que podemos distinguir las de ambientes húmedos (*Ceterach officinarum*, *Asplenium trichomanes*, *A. adiantum-nigrum onopteris*, *Umbilicus rupestris* y la liana *Hedera helix*) y las de ambientes secos: *Thymus vulgaris*, *Astragalus monspessulanus chlorocyanens*, *Asparagus acutifolius*, *Eryngium campestre*, *Rubia peregrina*, *Helianthemum italicum*, *H. apenninum*, *Dorycnium hirsutum*, *Sedum acre*, *S. sediforme*, *S. reflexum*, *Plantago sempervirens*, *Silene vulgaris*, *Parietaria officinalis judaica*, *Scleropoa rigida*, *Geranium lucidum*, *G. rotundifolium*, *Biscutella laevigata*, *Carlina vulgaris*, *Globularia vulgaris*, *G. alypum*, *Stachelina dubia* y *Santolina chamaecyparissus*.

3.2.LA TAXOCENOSIS DE MARIPOSAS

De las 82 especies detectadas, 18 tuvieron una presencia puramente esporádica (59 ejemplares en total), lo que representa 6 capturas o menos entre todos los muestreos y zonas (del 0,04 al 0,24 % de los registros). Encontramos representadas cinco familias de Papilionoidea (entre paréntesis indicamos las que no son esporádicas): 3 (2) especies de Papilionidae, 5 (2) de HesperIIDae, 14 (13) de Pieridae, 23 (17) de Lycaenidae y 38 (30) de Nymphalidae (ver anexo B, donde constan los 49 géneros integrados en las tribus y subfamilias). Dado que en dicho anexo figura la información, para cada especie, de la autoridad y del año de descripción (también se hace constar el subgénero), en el resto del trabajo solo se indicará el nombre genérico y el epíteto específico para referirnos a las especies. Los datos cuantitativos de las mariposas por zonas aparecen en el anexo C, junto con la información sobre su voltinismo y fase de hibernación.

3.3. ANÁLISIS NUMÉRICO DE LAS ZONAS

3.3.1 VEGETACIÓN

La zona 1 queda claramente individualizada sobre el eje I del análisis de correspondencias, que explica un elevado porcentaje de varianza (64%; Figura 2). Las zonas de montaña se separan a lo largo del eje II (17% de varianza explicada), con la zona 3 algo más diferenciada respecto a las zonas 2, 5 y 4. De estos resultados se desprende que la mayor variabilidad de los datos se da entre la zona de ribera y el resto.

El dendrograma construido a partir de la matriz de distancias euclídeas (Figura 3) confirma el patrón anterior, con la zona 1 claramente individualizada respecto a las demás, que parecen a su vez segregarse en función de la altura (2 y 3 por un lado, 4 y 5 por otro), si bien con una elevada homogeneidad interna.

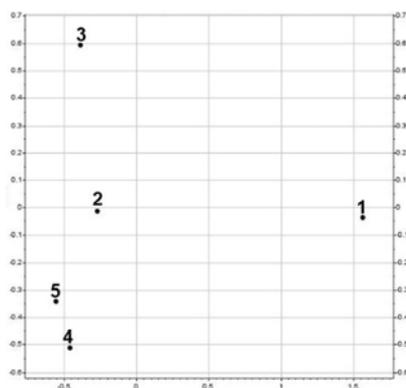


Figura 2. Representación en los dos primeros ejes del análisis de correspondencias de las cinco zonas estudiadas (1: río; 2-5: montaña), en función de la abundancia de las especies vegetales. Varianza explicada: eje I, 64%; eje II, 17%.

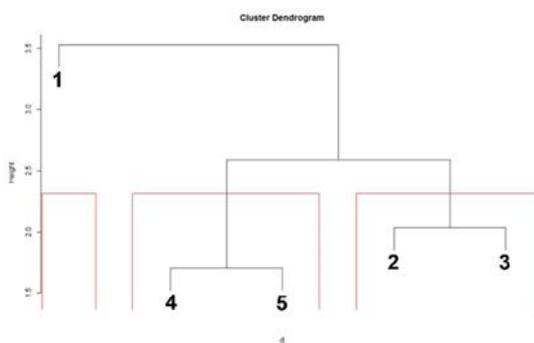


Figura 3. Dendrograma que representa las afinidades entre zonas basadas en la abundancia de las plantas.

3.3.2 MARIPOSAS

Al igual que sucedía con la vegetación, el eje I (67% de la varianza explicada) separa claramente el sector 1 (río) del resto, mientras que a lo largo del eje II (19% de la varianza explicada) se separa claramente la zona 2 del resto de zonas de montaña, que están muy agrupadas (Figura 4).

Este mismo patrón queda reflejado en el análisis de afinidades, con la zona 1 separada del resto, y la zona 2 diferenciada, aunque en menor medida, de las zonas 3, 4 y 5.

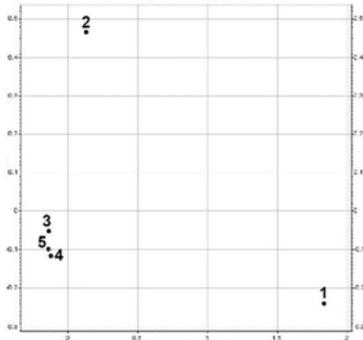


Figura 4. Representación en los dos primeros ejes del análisis de correspondencias de las cinco zonas estudiadas (1: río; 2-5: montaña), en función de la abundancia de mariposas. Varianza explicada: eje I, 67%; eje II, 19%.

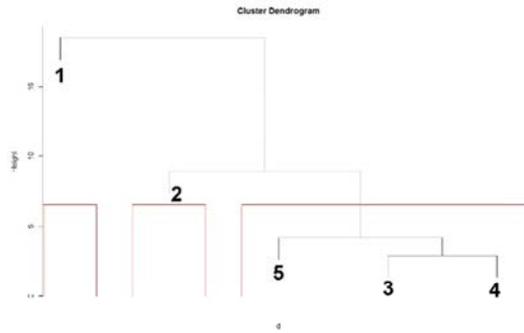


Figura 5. Dendrograma que representa las afinidades entre zonas basadas en la abundancia de las especies de mariposas.

3.4. AFINIDAD ECOLÓGICA ENTRE ESPECIES

3.4.1 AGRUPAMIENTO DE LAS ESPECIES DE PLANTAS

Las especies se distribuyen en tres grandes unidades de importancia muy desigual (I, II y III), cada una de las cuales se divide en grupos (ocho en total: A-H), que corresponden a las especies que se indican en el anexo D (y esquemáticamente en la Figura 6). En el grupo D, por su gigantismo engulle especies de todo tipo, pero están todas las especies escasas (0,3-0,5%) y la mayor parte de las frecuentes (1-2,5%), es decir, las menos abundantes. Los demás grupos tienen mucho “sentido ecológico”. Tres reúnen preferentemente especies presentes en toda el área de estudio: el A y E de forma absoluta y el F de forma mayoritaria. Otros tres grupos muestran preferencia por el sector de montaña: el G de forma absoluta y el H y el C de forma mayoritaria. El único que se decanta mayoritariamente por el sector de río es el B.

Las especies más características (se indica el grupo de afinidad ecológica entre paréntesis) del sector de montaña son: *Pinus halepensis* (G), *Juniperus oxycedrus* (F), *Quercus cerrioides* (D), *Cistus monspeliensis* (G), *Rosmarinus officinalis* (G), *Helianthemum apenninum* (H), *Genista scorpius* (H), *Helianthemum oelandicum* (H), *Thymus vulgaris* (H), *Brachypodium phoenicoides* (H), *Inula viscosa* (F) y *Dorycnium pentaphyllum* (F). Las especies características del sector de río son: *Alnus glutinosa* (B), *Urtica dioica* (B), *Lamium flexuosum* (B), *Clematis vitalba* (C), *Sambucus nigra* (B), *Fraxinus excelsior* (B), *Conyza canadensis* (B) y *Alyssum alyssoides* (D).

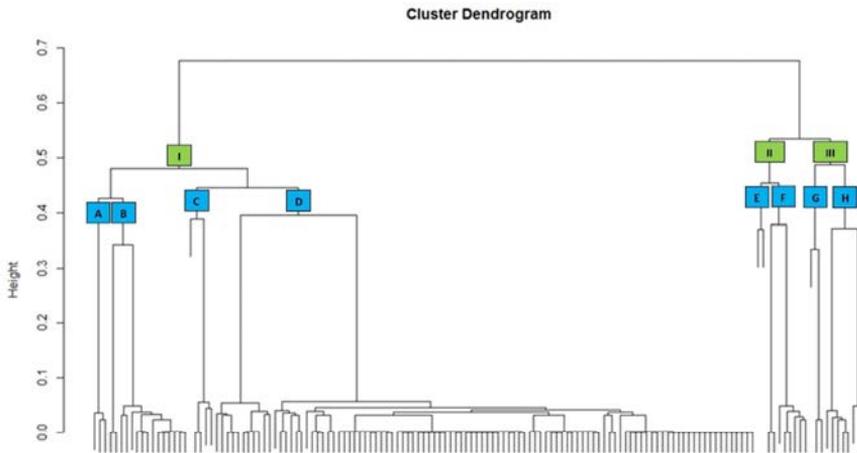


Figura 6. Dendrograma que representa la afinidad entre especies de plantas, basada en la matriz de distancias euclídeas. Para reconocer las especies concretas, consultar el anexo D, donde se sigue el mismo orden.

3.4.2 AGRUPAMIENTO DE LAS ESPECIES DE MARIPOSAS

Las especies de mariposas se agrupan en tres grandes unidades (I, II y III, Figura 7). En la III están todas las especies generalistas o ubicuistas (ocho). Estas tres unidades se subdividen a su vez en ocho grupos (A-H), que corresponden a las especies que se indican en el anexo E. Las nueve especies características del sector de montaña están en los grupos B, G y H. La única que es característica del sector de río está aislada en el grupo A (el único de la unidad I).

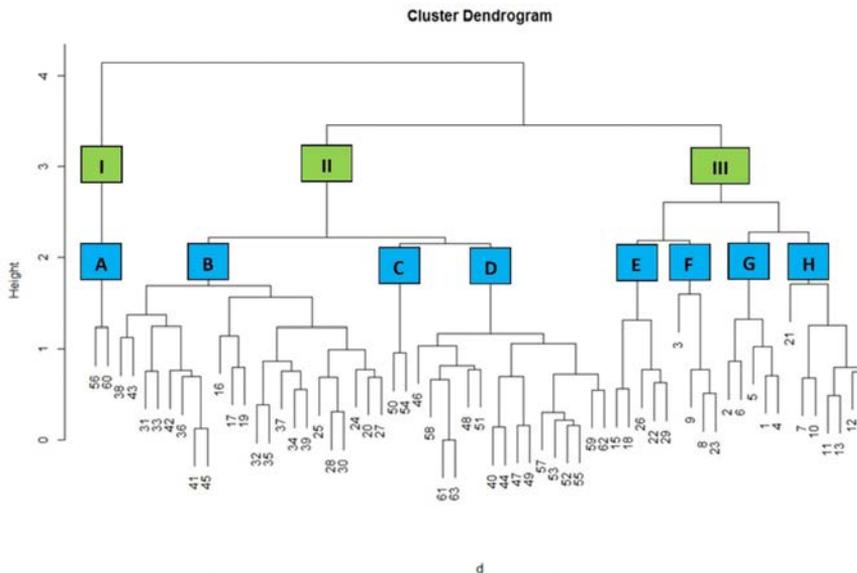


Figura 7. Dendrograma que representa la afinidad entre especies de lepidópteros, basada en la matriz de distancias euclídeas. Para reconocer las especies concretas, consultar el anexo E.

El grupo H es mediano (7 especies) e incluye cuatro generalistas y dos características de montaña. El grupo D es grande (16 especies) y el B es el mayor, ya que incluye 22, entre ellas cinco características de montaña. Entre estos dos últimos grupos casi alcanzan el 60% de las especies, por lo que se podrían considerar los “comportamientos ecológicos” más característicos del área de estudio. Las afinidades filogenéticas, entendidas como pertenencia a la misma familia o subfamilia, no parecen tener nada que ver con las afinidades ecológicas (ver anexo E).

Globalmente, la taxocenosis de papilionoideos se concentra en las zonas 3, 4 y 5 (que reúnen cerca del 80% de la población total), y no tanto en la 2. Destaca la escasez de lepidópteros en la zona 1 (sector de río), con menos del 5% de la población total.

En el sector de río (zona 1) no hay ninguna especie exclusiva. La más abundante es *Pyronia tithonus*, pero esta especie es igual de abundante, o más, en las otras cuatro zonas. Dos especies (*Anthocharis cardamines* y *Erynnis tages*) parecen mostrar cierta preferencia por la zona 1, pues su abundancia es ahí mayor que en las otras. Finalmente, *Limnitis reducta* aparece sobre todo en la zona 1 y apenas en el resto, pero con abundancias muy bajas (seis ejemplares en la zona 1 y un ejemplar en el resto). Esta especie aparece totalmente aislada en el dendrograma. Así pues, la principal característica que diferencia la zona 1 (de río) del sector de montaña (zonas 2-5) parece ser sobre todo su menor riqueza en especies, ya que en ella hallamos sólo 33 del total de 82 especies censadas, lo cual representa un 40%. Por el contrario, las zonas 2 a 5 son mucho más ricas, con entre el 84 y el 92% del total de especies censadas, confirmando lo hallado en los análisis de afinidad y correspondencias, que señalaba una elevada homogeneidad entre las cuatro zonas de montaña.

Las especies más abundantes en toda el área de estudio y que podríamos considerar ubicuistas, son diez: *Satyrrium esculi*, *Pyronia tithonus*, *Melanargia lachesis*, *Melitaea didyma*, *Pararge aegeria*, *Maniola jurtina*, *Lasiommata megera*, *Polyommatus icarus*, *Callophrys rubi* y *Colias crocea*. Esto es congruente con el análisis de afinidades, ya que las diez se concentran equitativamente en los grupos F, G y H, todos muy próximos entre sí y todos ellos dentro de la unidad III (véase el anexo E).

El sector de montaña (zonas 2-5) aparece caracterizado por una serie de especies muy abundantes y que no aparecen en la zona 1, tales como *Scolitantides panoptes*, *Coenonympha pamphilus*, *Glaucopsyche alexis*, *G. melanops*, *Eyphedryas aurinia*, *Coenonympha arcania*, *Euchloe crameri*, *Boloria dia* y *Colias alfacariensis*. Estas especies aparecen en los grupos B, G y H del dendrograma.

3.4.3 OTROS ASPECTOS RELACIONADOS CON LAS MARIPOSAS

En cuanto a la distribución de las familias, se aprecia una clara dominancia en todas las zonas y sectores de los ninfálicos, especialmente en la zona 3, donde igualmente destaca la importancia de los licénidos, que también abundan en las zonas 4 y 5, mientras que son extremadamente raros en la 1 (sector de río). Los piéridos tienen

su máximo en la zona 4, mientras que papilionidos y hespéridos son de importancia marginal (Tabla I).

FAMILIA	TOTAL	SECTOR		ZONAS				
		RÍO	MON	1	2	3	4	5
NYMPHALIDAE	46.0%	2.1%	43.9%	2.1%	7.3%	14.4%	12.3%	9.9%
LYCAENIDAE	32.2%	0.3%	31.9%	0.3%	5.7%	10.3%	8.4%	7.5%
PIERIDAE	17.7%	1.4%	16.3%	1.4%	3.2%	4.1%	5.1%	3.9%
PAPILIONIDAE	2.0%	0.2%	1.8%	0.2%	0.3%	0.4%	0.5%	0.6%
HESPERIIDAE	2.1%	0.5%	1.6%	0.5%	0.4%	0.4%	0.4%	0.4%
	100.0%	4.5%	95.5%	4.5%	16.9%	29.6%	26.7%	22.3%

Tabla I. Porcentajes de ejemplares de cada familia en cada zona, acumulados para el conjunto de muestreos efectuados.

No se aprecia un patrón claro en cuanto a la distribución del voltinismo entre las zonas (Tabla II). En lo que respecta a la fase de hibernación, la zona 1 (de río) se distingue del resto por una menor proporción de fases de hibernación en forma de huevo y una mayor proporción en fases de imago. Asimismo, destaca la mayor hibernación en fase de crisálida en la zona 5, la de máxima altitud.

FENÓMENO		TOTAL	SECTOR		ZONAS				
			RÍO	MON	1	2	3	4	5
VOLTINISMO	1	58.2%	53.9%	59.3%	53.9%	62.2%	60.3%	58.4%	56.3%
	2	17.7%	15.4%	18.3%	15.4%	17.7%	18.6%	17.6%	19.2%
	3	2.6%	6.7%	1.5%	6.7%	1.2%	1.7%	1.7%	1.5%
	POLI	21.5%	24.0%	20.9%	24.0%	18.9%	19.4%	22.3%	23.0%
HIBERNACIÓN	Huevo	2.3%	0.9%	2.7%	0.9%	4.2%	1.9%	2.0%	2.5%
	Larva	60.3%	56.5%	61.3%	56.5%	64.9%	65.5%	60.4%	54.3%
	Crisálida	26.6%	18.5%	28.6%	18.5%	21.3%	26.0%	30.0%	37.2%
	Imago	10.8%	24.1%	7.5%	24.1%	9.6%	6.6%	7.6%	6.0%

Tabla II. Porcentajes de los individuos que pertenecen a especies con determinado tipo de voltinismo (parte superior) o determinada fase de hibernación (parte inferior), según las zonas muestreadas (POLI= polivoltinas).

No parece haber relación alguna entre voltinismo o hibernación y los distintos grupos formados mediante las afinidades ecológicas.

3.4.4 DIVERSIDAD

Las diversidades (calculadas según los índices de Margalef y de Shannon-Wiener) de la comunidad de plantas son relativamente elevadas (Tabla III y Figura 8), tal vez por la forma (semicuantitativa) de estimar las abundancias. En general, la diversidad es bastante constante entre todas las zonas, incluida la de río, si bien desciende en

gran medida en la parte más alta de nuestro recorrido (zona 5). La diversidad de lepidópteros, por el contrario, es mínima en el sector de río (lo que concuerda con la pobreza de especies antes señalada), y alta y más o menos constante en las otras cuatro zonas (Tabla III y Figura 8).

ÍNDICE	TOTAL	SECTOR		ZONAS					
		RÍO	MON	1	2	3	4	5	
PLANTAS	S	267	116	212	116	100	150	144	76
	H	6.4	5.3	5.98	5.3	5.31	5.78	5.59	4.64
	d	30.62	16.87	24.75	16.87	19.35	20.57	20.49	12.25
LEPIDÓPTEROS	S	82	33	82	33	69	75	71	70
	H	5.54	4.24	5.52	4.24	5.29	5.4	5.47	5.5
	d	10.5	6.84	10.56	6.84	11.25	11.21	10.81	10.95

Tabla III. Valores de diversidad de las plantas y de los lepidópteros en cada zona, sector y en total. $S=n^{\circ}$ de especies. H =índice de diversidad de Shannon-Wiener. d = índice de diversidad de Margalef.

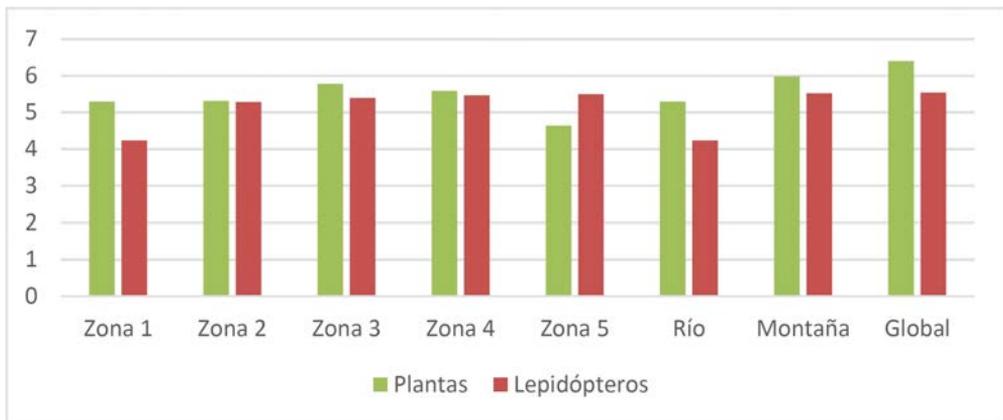


Figura 8. Valores de diversidad (según el índice de Shannon-Wiener) de plantas y lepidópteros en cada una de las cinco zonas, y también resumida por sectores y la global.

Puede apreciarse que la diversidad parece aumentar con la altitud en los lepidópteros, con un salto importante que probablemente no corresponda a la altitud sino al tránsito entre la zona de río y el resto. Por el contrario, la diversidad de las plantas se mantiene constante con la altitud, excepto el importante descenso en la última zona (Figura 9). Por lo tanto, no hay correlación entre la diversidad de las dos taxocenosis a lo largo de las zonas.

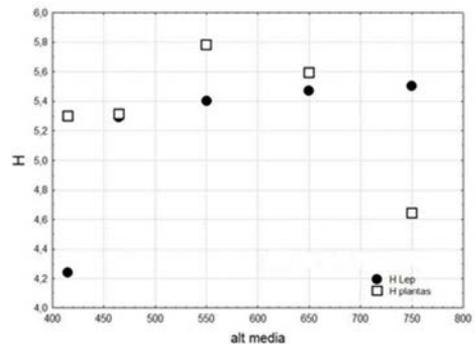


Figura 9. Valores de diversidad (índice de Shannon-Wiener) en función de la altitud, tanto para plantas como para lepidópteros.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Tanto en las distribuciones de lepidópteros como en las de plantas se hace patente una cierta estructura, con la aparición de patrones de agrupamiento entre zonas y entre especies. Por lo que se refiere a las zonas, el único paralelismo detectado entre ambas taxocenosis se limita a una clara diferenciación entre la zona de río y el resto (sector de montaña). Por el contrario, las cuatro zonas de montaña muestran distintos patrones de agrupamiento según se trate de la taxocenosis de plantas o de mariposas. Esos resultados, junto al comportamiento dispar de las diversidades de cada taxocenosis en función de las zonas, nos llevan a concluir que, a la escala espacial utilizada en este estudio y dentro de los gradientes ambientales (y de vegetación) muestreados, no hay una correspondencia clara entre la composición específica de las comunidades vegetales y la de la taxocenosis de mariposas.

La clara separación entre la zona de río y las demás está asociada al cambio abrupto de condiciones al pasar de la zona 1 a la 2. Aunque no se han medido variables ambientales, parece lógico suponer que en el fondo del valle se dan condiciones de mayor humedad, mayor protección frente al viento y menor temperatura que en la ladera de la montaña, mientras que a lo largo de la ladera la variación de estas condiciones es mucho más suave. La variabilidad en las condiciones del entorno se refleja en cambios en la composición cuantitativa de ambas taxocenosis, como es lógico, y aunque no podemos descartar una interacción indirecta del microclima sobre las mariposas a través de cambios en la vegetación, parece más sencilla la hipótesis de un efecto directo de los factores físicos sobre ambos tipos de organismos. La alta diversidad de las plantas en el sector de río es posible que se deba a la combinación de una alta disponibilidad de agua con una situación propicia a la formación de microclimas variados. Por el contrario, el bajo valor de diversidad de los lepidópteros en ese mismo sector puede explicarse por las condiciones de menor insolación causado tanto por lo tupido de la bóveda foliar como por la propia orografía, lo que podría influir sobre las mariposas, que necesitan calor para volar. Asimismo, el bosque de ribera es más tupido, mientras que el del sector de montaña es menos denso y con muchos más claros, todo lo cual facilita el calentamiento y el vuelo. Finalmente, hay unas cuantas especies que tienen tendencia a ganar altura para conseguir reproducirse (hilltopping), lo que también explicaría que la zona de mayor altitud fuese la de máxima diversidad de las mariposas (Baughman & Murphy, 1988).

Tal como se ha dicho, la mayor diversidad de plantas se da en la zona 1 (río), mientras que en la misma zona hallamos los valores mínimos de diversidad de lepidópteros y menos de la mitad de especies que en las del sector de montaña. Por otra parte, en la zona 5 obtenemos valores máximos de diversidad de mariposas y el mínimo, con diferencia, de las plantas. Ello denota una respuesta diferencial a los cambios ambientales que se dan a lo largo del gradiente de ambas taxocenosis, al menos en términos de diversidad, y apoya la idea de que, al menos en el ámbito espacial y geo-

gráfico estudiado en el presente trabajo, la asociación entre vegetación (en términos de composición específica) y mariposas, de existir no es muy fuerte. Nuestros datos, por lo tanto, no confirman la hipótesis de que las mariposas tienen una dependencia determinista de la vegetación. Esta falta de dependencia ya es mencionada por Kitahara (2004). Asimismo, Väisänen (1992) ya comprobó que la distribución de las mariposas diurnas está determinada por la arquitectura del hábitat, la sombra de los árboles y factores microclimáticos, siendo estas variables más importantes que la composición florística.

Los agrupamientos, tanto de plantas como de lepidópteros, no corresponden, en general, al concepto clásico de “especies características”. La mayor parte de especies aparecen en varias zonas, incluso en la 1, de manera que las afinidades calculadas responden sobre todo a una cierta covariación de las abundancias. Los agrupamientos de especies de lepidópteros no parecen tener ninguna relación con su posición taxonómica. Tampoco hay relación clara de dichas agrupaciones con el voltinismo ni la fase del ciclo vital en que se atraviesa la estación desfavorable, o al menos no de manera clara. Finalmente, tanto en las plantas como en los lepidópteros, queda claro que el parentesco filogenético no parece tener nada que ver con las afinidades ecológicas encontradas. Es decir, que hay especies “ecológicamente” muy próximas que son de géneros, subfamilias e incluso de familias distintas.

Los valores de diversidad de mariposas hallados en este trabajo (de entre 4,2 y 5,5) se aproximan al rango alto de valores mencionados en la bibliografía., si los comparamos con taxocenosis de lepidópteros de otras regiones geográficas calculadas sobre zonas comparables a las nuestras en cuanto a homogeneidad y extensión. Así, Abós-Castel (2005) menciona, para ocho ecosistemas agrarios de carrascal seco de Aragón (papilionoideos + Zygaenidae), diversidades de entre 2,60 y 4,76. El mismo Abós-Castel (2003), estudiando 13 taxocenosis de distintos tipos de vegetación del prepirineo oscense (papilionoideos + Zygaenidae) obtiene valores de entre 4,18 y 5,48. En el otro extremo de la península (Portugal, al sur del río Tajo), García Pereira (2003), con papilionoideos de alcornoques abandonados, obtiene valores de H entre 2,20 y 5,77. Y Masó *et al.* (1994), estudiando dos taxocenosis de lepidópteros nocturnos de los alrededores del río Muga, obtienen una diversidad de entre 5,2 (en vegetación salobre) y 5,9 (en vegetación dulceacuícola). Aunque algunos autores han utilizado el logaritmo neperiano para calcular H, los valores que aquí referimos han sido transformados a sus equivalentes calculados en base 2, para hacerlos comparables a los nuestros. Lo elevado de nuestros valores puede ser resultado del intenso esfuerzo de muestreo, además de, por supuesto, características ambientales y biogeográficas de nuestra zona de estudio.

En principio, el conjunto de resultados, al ser de 1976, puede ser de utilidad, por su nivel de detalle, para comparar con estudios posteriores y observar así los cambios producidos por distintos factores, como el cambio climático. Estos datos pueden ser utilizados por los autores que quieran demostrar que el cambio climático no solo se

produce en las latitudes septentrionales, sino también en la cuenca mediterránea. En este sentido, Stefanescu *et al.* (2003) han comprobado que el aumento de temperatura en el periodo 1988-2002 había comportado un avance fenológico de la mayoría de especies de la comunidad de ropalóceros de una localidad de la cuenca mediterránea.

Los lepidópteros, por ser fitófagos, han venido considerándose funcionalmente muy dependientes de la vegetación. Siempre teniendo en cuenta que nuestros resultados se han obtenido a unas escalas espaciotemporales determinadas (y que no son, pues, necesariamente válidas para otras), y que existe una limitación estadística inherente al bajo número de zonas muestreadas, esta dependencia no queda corroborada por el presente trabajo. Dejando de lado estas limitaciones, la explicación de la falta de dependencia mencionada estriba probablemente en el hecho de que se ha considerado la vegetación un conjunto multispecífico, y, de este conjunto, las especies que establecen un vínculo funcional con los lepidópteros constituyen un subconjunto reducido. Dicho vínculo se establece sobre todo con las plantas nutricias y, tal vez, con aquellas que confieren una cierta estructura física al hábitat, como árboles y algunos arbustos (Margalef, *com.per.*). Por otro lado, la influencia de la vegetación es posible que radique en otros rasgos diferentes a su composición específica, tales como atributos de paisaje: fragmentación, existencia de claros, mosaicos de vegetación o puntos de refugio a la sombra en verano (Viejo *et al.*, 1992). El estudio de las relaciones entre lepidópteros y vegetación, fundamental en un mundo enfrentado al cambio global, será probablemente más exitosa si se hace atendiendo a estas relaciones mucho más matizadas.

5. BIBLIOGRAFÍA

- ABÓS-CASTEL, F. 2003. Análisis de las comunidades de mariposas en diferentes paisajes del quejigar y del carrascal en el Somontano de Barbastro, Aragón, España (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *SHILAP, Revta lepid*, 31(123): 257-278.
- ABÓS-CASTEL, F. 2005. Análisis de las comunidades de mariposas en los agrosistemas en Aragón, España (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *SHILAP, Revta lepid*, 33(131): 247-263.
- ALLUE ANDRADE, J. L. 1966. *Subregiones fito-climáticas de España*. Instituto forestal de Investigaciones y Experiencias. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- BAREA-AZCÓN, J.M., B. M. BENITO, F. J. OLIVARES, H. RUIZ, J. MARTÍN, A. L. GARCÍA & R. LÓPEZ 2014. Distribution and conservation of the relict interaction between the butterfly *Agriades zullichi* and its larval foodplant (*Androsace vitaliana nevadensis*). *Biodiversity and Conservation*, 23(4): 927-944.
- BAUGHMAN, J. F. & D. D. MURPHY 1988. What Constitutes a Hill to a Hilltopping Butterfly? *The American Midland Naturalist*, 120(2): 441-443.
- BENZÉCRI, J. P. 1973. *L'Analyse des Données. Vol II: L'Analyse des Correspondances*. Dunod, Paris, France. 619 pp.
- BOLÒS, O. 1983. *La vegetació del Montseny*. Diputació de Barcelona, Barcelona, 170 pp.
- BOLÒS, O., J. VIGO, J. M. MASALLES & J. M. NINOT 2005. *Flora manual dels Països Catalans* (3ª edició). Editorial Portic, 1310 pp.

- BONNIER, G. 1990. *Los nombres de las flores*. Ediciones Omega, Barcelona, 333 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. Blume, Madrid. 835 pp.
- CARNEIRO, E., O. H. H. MIELKE, M. M. CASA-GRANDE & K. FIEDLER 2014. Community Structure of Skipper Butterflies (Lepidoptera, HesperIIDae) along Elevational Gradients in Brazilian Atlantic Forest Reflects Vegetation Type Rather than Altitude. *PLoS ONE*, 9(10): e108207. doi:10.1371/journal.pone.0108207.
- DE CÁCERES, M, F. OLIVA & X. FONT 2003. *GINKGO, a Multivariate Analysis Program Oriented Towards Distance-based Classifications*. CARME (Correspondence Analysis and Related Methods), Barcelona.
- DENNIS, R. L. H., J. G. HODGSON, R. GRENYER, T. G. SHREEVE & D. B. ROY 2004. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology*, 29: 12-26.
- DINCĂ V., S. MONTAGUD, G. TALAVERA, J. HERNÁNDEZ-ROLDÁN, M. L. MUNGUIRA, E. GARCÍA-BARROS, P. HEBERT & R. VILA 2015. DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. *Scientific Reports*, 5: 12395.
- EHRlich, P.R. & P. H. RAVEN 1964. *Butterflies and plants: A study in co-evolution*. *Evolution*, 18: 586-608.
- ERHARDT, A. 1985. Diurnal Lepidoptera: sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology*, 22: 849-861.
- FOURNIER, P. 1977. *Les quatre flores de la France* Vol I y II. Ed. Lechevalier S.A.R.L. 1106, 308 pp.
- GALIANO, E.F., A. STERLING & J. L. VIEJO 1985. The role of Riparian Forests in the Conservation of Butterflies in a Mediterranean Area. *Environmental Conservation*, 12: 361-362.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, C. STEFANESCU & A. VIVES MORENO 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. In: Fauna Ibérica, vol. 37. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1.213 pp.
- GREATOREX-DAVIES, J.N., T. H. SPARKS, M. L. HALL & R. H. MARRS 1993. The influence of shade on butterflies in rides of coniferised lowland woods in southern England and implications for conservation management. *Biological Conservation*, 63: 31-41.
- GUTIÉRREZ ILLÁN, J., D. GUTIÉRREZ, S. B. DIEZ & R. J. WILSON 2012. Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, 37(2):134-144.
- HEIKKILÄ, M., L. KAILA, M. MUTANEN, C. PEÑA & N. WAHBERG 2011. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society, B*, 279: 1093-1099 [doi: 10.1098/rspb.2011.1430].
- HERRANDO, S., L. BROTONS, M. ANTO, F. PÁRAMO, D. VILLERO, N. TITEUX, J. QUESADA & C. STEFANESCU 2015. *Assessing impacts of land abandonment on Mediterranean biodiversity using indicators based on birds and butterfly monitoring data*. Environmental Conservation [doi:10.1017/S0376892915000260].
- HIGGINS, L. G. 1975. *The Classification of European Butterflies*. Collins, London, 320 pp.
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY 1980. *Guía de campo de las mariposas de España y de Europa* (traducción de la 2ª edición revisada). Ediciones Omega, Barcelona, 452 pp.
- INSTITUTO GEOLÓGICO Y MINERO DE ESPAÑA 1976. *Mapa geológico de España* (texto). E: 1:50.000; segunda serie, 364. 37-14: La Garriga. Servicio de publicaciones del Ministerio de Industria, Madrid.
- KARSHOLT, O. & E. J. VAN NIEUKERKEN 2015. *Lepidoptera, Papilionoidea*. Fauna Europaea, versión 2.6.2. [www.faunaeur.org].
- KITAHARA, M. 2004. Butterfly community composition and conservation in and around a primary woodland of Mount Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation*, 13: 917-942.
- LERAUT, P. J. A. 1997. *Liste Systématique et Synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse* (deuxième édition). Supplément à Alexanor, Paris, 526 pp.
- MAECHLER, M., P. ROUSSEUW, A. STRUYF, M. HUBERT & K. HORNİK 2014. *Cluster: Cluster*

- Analysis Basics and Extensions*. R package version 1.15.3.
- MANLEY, W. B. L. & H. G. ALLCARD 1970. *A Field Guide to the Butterflies and Burnets of Spain*. E. W. Classey Ltd. Hampton, 192 pp (+ 40 láminas).
- MARGALEF, R. 1998. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- MASCLANS, F. 1977. *Guia per a conèixer els arbres*. Centre Excursionista de Catalunya, Barcelona. 254 pp.
- MASCLANS, F. 1978. *Guia per a conèixer els arbusts i les lianes*. Centre Excursionista de Catalunya, Barcelona. 268 pp.
- MASÓ, A. 2015. Estudio faunístico de los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) del oeste del Montseny (Aiguafreda). *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 57: 269-282.
- MASÓ, A. & M. PIJOAN 1997. *Observar mariposas*. Editorial Planeta, Barcelona, 320 pp.
- MASÓ, A., J. J. PÉREZ DE-GREGORIO & F. VALLHONRAT 1994. *Macrolepidopteros nocturnos dels aiguamolls dels voltants del riu Muga*. In: GOSÁLBEZ, J., J. SERRA & E. VELASCO, Els sistemes naturals dels aiguamolls de l'Empordà. Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural, 13: 287-305.
- MASÓ, A. & LL. SIMÓ 1980. *Contribució al coneixement de la flora de de la vall de l'Avencó* (inédito; premio de Botánica Institució Catalana d'Història Natural-1981). 58 pp.
- MONTAGUD, S. & J. A. GARCÍA-ALAMÁ 2010. *Mariposas diurnas de la Comunitat Valenciana* (Papilionoidea & Hesperioidea). Generalitat Valenciana, València, 472 pp.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. 135 pp.
- MUNGUIRA, M. L., E. GARCÍA-BARROS & J. MARTÍN 2009. *Butterfly herbivory and larval ecology*. In: J. SETTELE, T. G. SHREEVE, M. KONVIČKA & H. VAN DYCK (eds.) *Ecology of Butterflies in Europe*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 43-54.
- MUNGUIRA, M.L., J. MARTÍN, E. GARCÍA-BARROS & J. L. VIEJO 1997. Use of space and resources in a Mediterranean population of the butterfly *Euphydrya saurinia*. *Acta Oecologica*, 18(5): 597-612.
- PINHEIRO, C. E. G. & J. V. C. ORTIZ 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brasil. *Journal of Biogeography*, 19: 505-511.
- REGIER, J.C., C. MITTER, A. ZWICK, A. L. BAZINET, M. P. CUMMINGS, A. Y. KAWAHARA, J. C. SOHN, D. J. ZWICKL, S. CHO, D. R. DAVIS, J. BAIXERAS, J. BROWN, C. PARR, S. WELLER, D. C. LEES & K. T. MITTE 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the Insect Order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE*, 8(3): 58568.
- STEFANESCU, C. 1999. *Les papallones del Montseny: una aproximació a la seva ecologia*. Museu de Granollers Ciències Naturals, Granollers, 69 pp.
- STEFANESCU, C. 2011. *Com diferenciar les espècies del gènere Hipparchia (2)*. Cynthia, Butlletí del Butterfly Monitoring Scheme a Catalunya, 11: 24.
- STEFANESCU, C. 2015. *Catalan Butterfly Monitoring Scheme* (CBMS). (www.catalanbms.org).
- STEFANESCU, C., J. PEÑUELAS & I. FILELLA 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, 9(10): 1494-1506.
- STEFANESCU, C., J. PEÑUELAS & I. FILELLA 2005. Butterflies highlight the conservation value of hay meadows highly threatened by land-use changes in a protected Mediterranean area. *Biological Conservation*, 126: 234-246.
- TEMPLADO, J. & J. L. VIEJO 1985. Ninfálidos y paisaje vegetal en la región de Madrid. *Graellsia*, 41: 197-202.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON 2002. *Guía de las mariposas de España y de Europa*. Lynx Edicions, Bellaterra, 322 pp (+ 104 láminas).
- VÄISÄNEN R., 1992. Distribution and abundance of diurnal Lepidoptera on a raised bog in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 29: 75-92.
- VAN NIEUKERKEN, E.J., L. KAILA, I. J. KITCHING, N. P. KRISTENSEN, D. C. LEES, J. MINET, C. MITTER, M. MUTANEN, J. C. REGIER, T. J. SIMONSEN, N. WAHLBERG, S.-H. YEN, R. ZAHIRI, D. ADAMSKI, J. BAIXERAS, D. BARTSCH, B. A. BENGTTSSON, J. W. BROWN, S. R. BUCHE-

- LI, D. R. DAVIS, J. DE PRINS, W. DE PRINS, M. E. EPSTEIN, P. GENTILI-POOLE, C. GIELIS, P. HÄTTENSCHWILER, A. HAUSMANN, J. D. HOLLOWAY, A. KALLIES, O. KARSHOLT, A. Y. KAWAHARA, S. (J. C.) KOSTER, M. W. KOZLOV, J. D. LAFONTAINE, G. LAMAS, J.-F. LANDRY, S. LEE, M. NUSS, K.-T. PARK, C. PENZ, J. ROTA, A. SCHINTLMEISTER, B. C. SCHMIDT, J. C. SOHN, M. A. SOLÍS, G. M. TARMANN, A. D. WARREN, S. WELLER, R. V. YAKOVLEV, V. V. ZOLOTUHIN & A. ZWICK 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *Zootaxa*, 3148: 212-221.
- VIEJO, J.L. 1982. Las preferencias ambientales de *Pieris*, *Melanargia* y *Pyronia* en el Centro de la Península. *SHILAP Revista lepidopterológica*, 10(38): 105-109.
- VIEJO, J. L., E. F. GALIANO & A. STERLING 1992. The importance of riparian forests in the conservation of butterflies in Central Spain. *Nota lepid.* Supplement, 3: 29-42.
- VIEJO, J.L., J. GONZÁLEZ GRANADOS & C. GÓMEZ DE AIZPURUA 2014. Biodiversidad de lepidópteros en relación con sus hábitats, formaciones vegetales y flora de las Marismillas (Parque Nacional de Doñana, Huelva, Sur de España). Resultados preliminares. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (sección Biología), 108: 79-101.
- VIEJO, J.L. & C. SÁNCHEZ 1982. Patrones de distribución de las mariposas de la Depresión del Tajo. *SHILAP Rvta. lepidopterológica*, 10(39): 211-215.
- VIEJO, J.L. 1983. *Las mariposas de la Depresión del Tajo*. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid, Tesis Doctoral, 399 pp.
- WARD, J. H. Jr. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 236-244.

6. AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramon Margalef, catedrático de Ecología de la Universitat de Barcelona (UB), que nos acogió en su departamento desde el principio (1974) y que dirigió la tesis doctoral del primer autor de este artículo los primeros años inspirando y sugiriendo el enfoque de la misma. Después de su fallecimiento, codirigieron la tesis el segundo autor y el Dr. Joaquín Baixeras.

El Dr. Francesc Español nos dio todas las facilidades para usar las instalaciones y la biblioteca del Museu de Zoologia de Barcelona, y posteriormente Anna Omedes y Gloria Masó. En la recolección de lepidópteros: Joan Cortés, Ferran Susach, Ramon Margalef Mir, Anna Carrió, Eloïsa Matheu y especialmente Lluís Simó, quien además intervino activamente en la parte botánica. En la determinación de ejemplares: Josep Joaquim Pérez De-Gregorio y el Dr. Josep Ylla. En la determinación de las plantas y su denominación: los doctores Ramon Maria Masalles y Josep Vigo. En la confección de este artículo: mi familia más próxima Elizabeth, Boris y de manera muy especial Yuri. En diversos aspectos del artículo: Manuel Pijoan y varios compañeros de la Societat Catalana de Lepidopterologia. El Dr. José Luis Viejo Montesinos ha proporcionado bibliografía muy útil. En el asesoramiento para el presente artículo y su revisión han intervenido los doctores Roger Vila, Miguel López Munguira, José Martín Cano y, sobre todo, Enrique García-Barros, Joaquín Baixeras y Constantí Stefanescu.

ANEXO A. LISTA TAXONÓMICA DE PLANTAS Y SU ABUNDANCIA

Nº	ESPECIE	ABU	ZONA					PRE
			1	2	3	4	5	
1	<i>Equisetum arvense</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
2	<i>Ceterach officinarum</i> DC.	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	5
3	<i>Polypodium vulgare</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
4	<i>Asplenium trichomanes</i> L.	0.3	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	3
5	<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L.	1.4	0.1	0.1	1.0	0.1	0.1	5
6	<i>Polystichum setiferum</i> (Forsskal) Woynar	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
7	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
8	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
9	<i>Pinus pinea</i> L.	7.2	0.1	3.0	2.0	2.0	0.1	5
10	<i>Pinus halepensis</i> Miller	12.0	0.0	2.0	3.0	4.0	3.0	4
11	<i>Juniperus communis</i> L.	1.2	0.1	0.1	1.0	0.0	0.0	3
12	<i>Juniperus oxycedrus</i> L.	8.0	0.0	2.0	3.0	2.0	1.0	4
13	<i>Helleborus foetidus</i> L.	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	2
14	<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
15	<i>Ranunculus acris</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
16	<i>Ranunculus repens</i> L.	1.2	1.0	0.1	0.1	0.0	0.0	3
17	<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	7.0	2.0	1.0	3.0	1.0	0.0	4
18	<i>Clematis recta</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
19	<i>Clematis vitalba</i> L.	2.1	2.0	0.1	0.0	0.0	0.0	2
20	<i>Clematis flammula</i> L.	4.0	1.0	0.0	1.0	1.0	1.0	4
21	<i>Papaver rhoeas</i> L.	2.1	1.0	0.1	1.0	0.0	0.0	3
22	<i>Quercus pubescens</i> Willd.	4.1	0.1	1.0	1.0	1.0	1.0	5
23	<i>Quercus cerroides</i> Willk. et Costa	4.0	0.0	1.0	1.0	1.0	1.0	4
24	<i>Quercus coccifera</i> L.	6.0	0.0	1.0	2.0	2.0	1.0	4
25	<i>Quercus ilex</i> L.	7.1	0.1	2.0	2.0	2.0	1.0	5
26	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	4.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
27	<i>Corylus avellana</i> L.	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	2
28	<i>Ulmus minor</i> Miller	3.3	2.0	0.1	1.0	0.1	0.1	5
29	<i>Ficus carica</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
30	<i>Parietaria officinalis</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
31	<i>Urtica dioica</i> L.	3.1	3.0	0.0	0.0	0.1	0.0	2
32	<i>Sedum acre</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
33	<i>Sedum rupestre</i> L.	2.2	0.1	0.1	1.0	1.0	0.0	4
34	<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau	3.2	1.0	1.0	1.0	0.1	0.1	5
35	<i>Umbilicus rupestris</i> (Salisb.) Dandy	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
36	<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	2
37	<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	10.0	1.0	1.0	3.0	3.0	2.0	5
38	<i>Rubus canescens</i> DC.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
39	<i>Fragaria vesca</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
40	<i>Potentilla reptans</i> L.	3.0	2.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2
41	<i>Potentilla neumanniana</i> Rchb.	0.3	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	3
42	<i>Geum urbanum</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
43	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	2.1	1.0	0.1	1.0	0.0	0.0	3
44	<i>Almenanchier ovalis</i> Medik.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
45	<i>Pyrus malus</i> L.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1

46	<i>Pyrus malus</i> L. (ssp. <i>sylvestris</i> Gray)	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
47	<i>Sorbus domestica</i> L.	1.1	0.0	0.1	1.0	0.0	0.0	2
48	<i>Prunus spinosa</i> L.	6.1	1.0	0.1	2.0	2.0	1.0	5
49	<i>Rosa agrestis</i> Savi	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
50	<i>Rosa canina</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
51	<i>Spartium junceum</i> L.	4.0	0.0	0.0	0.0	2.0	2.0	2
52	<i>Genista scorpius</i> (L.) DC.	8.0	0.0	1.0	3.0	2.0	2.0	4
53	<i>Sarothamnus scoparius</i> (L.) Wimm. ex Koch	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
54	<i>Ononis mitissima</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
55	<i>Ononis natrix</i> L.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
56	<i>Ononis minutissima</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
57	<i>Medicago sativa</i> L.	2.0	0.0	0.0	2.0	0.0	0.0	1
58	<i>Medicago minima</i> (L.) L.	0.3	0.1	0.0	0.1	0.1	0.0	3
59	<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	5.0	1.0	1.0	1.0	2.0	0.0	4
60	<i>Medicago</i> sp.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
61	<i>Trifolium</i> cf. <i>pratense</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
62	<i>Trifolium</i> sp.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
63	<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	2.2	0.0	1.0	1.0	0.1	0.1	4
64	<i>Anthyllis tetraphylla</i> L.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
65	<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	6.0	0.0	2.0	1.0	2.0	1.0	4
66	<i>Dorycnium hirsutum</i> (L.) Ser.	5.0	0.0	1.0	2.0	1.0	1.0	4
67	<i>Psoralea bituminosa</i> L.	2.1	0.0	0.1	1.0	1.0	0.0	3
68	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
69	<i>Astragalus monspessulanus</i> L.	5.0	0.0	1.0	1.0	2.0	1.0	4
70	<i>Coronilla minima</i> L.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
71	<i>Coronilla emerus</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
72	<i>Hippocrepis comosa</i> L.	2.2	0.0	0.1	2.0	0.1	0.0	3
73	<i>Hippocrepis comosa</i> L. (ssp. <i>glauca</i> Ten.)	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
74	<i>Onobrychis</i> cf. <i>supina</i> (Vill.) DC.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
75	<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
76	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
77	<i>Vicia grupo cracca</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
78	<i>Vicia cracca</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
79	<i>Vicia peregrina</i> L.	2.1	0.0	1.0	1.0	0.1	0.0	3
80	<i>Vicia sativa</i> L.	4.1	1.0	0.1	2.0	1.0	0.0	4
81	<i>Vicia sepium</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
82	<i>Lathyrus annuus</i> L.	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
83	<i>Lathyrus cicera</i> L.	6.0	2.0	1.0	2.0	1.0	0.0	4
84	<i>Pistacia lentiscus</i> L.	9.1	0.1	2.0	3.0	3.0	1.0	5
85	<i>Coriaria myrtifolia</i> L.	7.0	2.0	1.0	2.0	1.0	1.0	5
86	<i>Acer campestre</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
87	<i>Linum narbonense</i> L.	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
88	<i>Geranium robertianum</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
89	<i>Geranium robertianum</i> L. (ssp. <i>purpureum</i> Vill.)	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
90	<i>Geranium lucidum</i> L.	0.3	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	3
91	<i>Geranium rotundifolium</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
92	<i>Geranium molle</i> L.	5.1	2.0	1.0	1.0	1.0	0.1	5
93	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2

94	<i>Polygala calcarea</i> F.W. Schultz	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
95	<i>Polygala rupestris</i> Pourr.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
96	<i>Rhamnus alaternus</i> L.	1.3	0.0	0.1	1.0	0.1	0.1	4
97	<i>Buxus sempervirens</i> L.	2.3	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0	5
98	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	2.1	1.0	1.0	0.0	0.1	0.0	3
99	<i>Euphorbia flavicomma</i> DC.	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	3
100	<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
101	<i>Euphorbia characias</i> L.	5.0	0.0	1.0	1.0	2.0	1.0	4
102	<i>Euphorbia peplus</i> L.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
103	<i>Euphorbia serrata</i> L.	1.2	0.0	0.1	0.1	1.0	0.0	3
104	<i>Cornus sanguinea</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
105	<i>Hedera helix</i> L.	5.1	1.0	2.0	1.0	1.0	0.1	5
106	<i>Eryngium campestre</i> L.	3.1	1.0	0.1	2.0	0.0	0.0	3
107	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	2.2	0.0	1.0	1.0	0.1	0.1	4
108	<i>Daucus carota</i> L.	1.1	1.0	0.0	0.0	0.1	0.0	2
109	<i>Hypericum perforatum</i> L.	0.2	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	2
110	<i>Hypericum cf. montanum</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
111	<i>Viola alba</i> Besser	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
112	<i>Viola sylvestris</i> Lam.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
113	<i>Helianthemum oelandicum</i> (L.) DC. subsp. <i>italicum</i> (L.) Font Quer et Rothm.	8.0	0.0	1.0	3.0	2.0	2.0	4
114	<i>Helianthemum apenninum</i> (L.) Mill.	9.0	0.0	1.0	3.0	3.0	2.0	4
115	<i>Helianthemum apenninum</i> (L.) Mill. ssp. <i>violaceum</i> (Cav.) O. Bolòs et Vigo	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
116	<i>Fumana cf. procumbens</i> (Dunal) Gren. et Godr.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
117	<i>Cistus monspeliensis</i> L.	11.0	0.0	3.0	3.0	3.0	2.0	4
118	<i>Cistus salvifolius</i> L.	1.1	1.0	0.0	0.1	0.0	0.0	2
119	<i>Biscutella laevigata</i> L.	1.3	0.0	1.0	0.1	0.1	0.1	4
120	<i>Alliaria petiolata</i> (M. Bieb.) Cavara et Grande	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
121	<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
122	<i>Diplotaxis erucoïdes</i> (L.) DC.	1.1	1.0	0.1	0.0	0.0	0.0	2
123	<i>Cardamine impatiens</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
124	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	2
125	<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop. subsp. <i>sagittata</i> (Bertol.) Nyman	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
126	<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L.	2.1	2.0	0.1	0.0	0.0	0.0	2
127	<i>Salix atrocinerea</i> Brot.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
128	<i>Populus nigra</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
129	<i>Malva sylvestris</i> L.	0.3	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	3
130	<i>Arbutus unedo</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
131	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
132	<i>Erica arborea</i> L.	3.0	0.0	0.0	1.0	1.0	1.0	3
133	<i>Erica multiflora</i> L.	2.2	0.0	0.0	2.0	0.1	0.1	3
134	<i>Primula veris</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
135	<i>Anagallis arvensis</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
136	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
137	<i>Stellaria holostea</i> L.	3.0	2.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2
138	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1

139	<i>Cerastium</i> sp.	0.3	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	3
140	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	1.2	0.1	0.0	0.0	1.0	0.1	3
141	<i>Silene</i> cf. <i>nocturna</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
142	<i>Silene latifolia</i> Poiret	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
143	<i>Rumex pulcher</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
144	<i>Rumex</i> sp.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
145	<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
146	<i>Rubia peregrina</i> L.	4.1	0.0	0.1	2.0	1.0	1.0	4
147	<i>Galium maritimum</i> L.	1.2	1.0	0.1	0.1	0.0	0.0	3
148	<i>Galium aparine</i> L. subsp. <i>aparine</i>	2.2	2.0	0.1	0.1	0.0	0.0	3
149	<i>Galium cruciata</i> (L.) Scop.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
150	<i>Galium aparine</i> L. cf. subsp. <i>spurium</i> (L.) Simonk.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
151	<i>Galium lucidum</i> All.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
152	<i>Sherardia arvensis</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
153	<i>Lonicera xylosteum</i> L.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
154	<i>Lonicera etrusca</i> Santi	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
155	<i>Lonicera implexa</i> Aiton	1.1	0.0	0.0	0.0	1.0	0.1	2
156	<i>Sambucus nigra</i> L.	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
157	<i>Valeriana officinalis</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
158	<i>Scabiosa atropurpurea</i> L.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
159	<i>Scabiosa columbaria</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
160	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
161	<i>Phillyrea media</i> L.	1.1	1.0	0.1	0.0	0.0	0.0	2
162	<i>Olea europaea</i> L.	1.1	0.0	0.0	0.1	1.0	0.0	2
163	<i>Convolvulus cantabrica</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
164	<i>Lithospermum officinale</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
165	<i>Lithospermum purpureocaeruleum</i> L.	1.2	1.0	0.1	0.1	0.0	0.0	3
166	<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
167	<i>Echium vulgare</i> L.	0.3	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	3
168	<i>Verbascum sinuatum</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
169	<i>Verbascum</i> sp.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
170	<i>Veronica persica</i> Poiret	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
171	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
172	<i>Veronica</i> cf. <i>teucrium</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
173	<i>Veronica tenuifolia</i> Asso	1.3	0.0	0.1	0.1	1.0	0.1	4
174	<i>Digitalis lutea</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
175	<i>Globularia vulgaris</i> L.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
176	<i>Globularia alypum</i> L.	1.2	0.0	0.0	0.1	1.0	0.1	3
177	<i>Orobanche gracilis</i> Sm.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
178	<i>Orobanche latisquama</i> (F. W. Schultz) Batt.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
179	<i>Orobanche</i> sp.	0.2	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0	2
180	<i>Plantago lanceolata</i> L.	4.1	0.0	1.0	2.0	1.0	0.1	4
181	<i>Plantago afra</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
182	<i>Plantago sempervirens</i> Crantz	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	3
183	<i>Verbena</i> sp.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
184	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
185	<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
186	<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	10.0	0.0	3.0	3.0	2.0	2.0	4

187	<i>Rosmarinus officinalis</i> L. (forma <i>florealba</i>)	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
188	<i>Lavandula latifolia</i> Medik.	1.3	0.0	0.1	1.0	0.1	0.1	4
189	<i>Lavandula stoechas</i> L.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
190	<i>Marrubium vulgare</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
191	<i>Sideritis hirsuta</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
193	<i>Lamium flexuosum</i> Ten.	4.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
194	<i>Salvia verbenaca</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
195	<i>Satureja calamintha</i> (L.) Scheele	0.3	0.1	0.0	0.0	0.1	0.1	3
196	<i>Thymus vulgaris</i> L.	7.0	0.0	1.0	2.0	2.0	2.0	4
197	<i>Campanula rapunculus</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
198	<i>Bellis perennis</i> L.	6.1	1.0	2.0	2.0	1.0	0.1	5
199	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	1.1	0.0	0.0	1.0	0.1	0.0	2
200	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
201	<i>Helicrysum stoechas</i> (L.) Moench	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
202	<i>Inula viscosa</i> (L.) Aiton	6.0	0.0	2.0	1.0	2.0	1.0	4
203	<i>Inula cf. montana</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
204	<i>Santolina chamaecyparissus</i> L.	1.3	0.0	0.1	1.0	0.1	0.1	4
205	<i>Anthemis arvensis</i> L.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
206	<i>Achillea millefolium</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
207	<i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Schultz Bip.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
208	<i>Doronicum pardalianches</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
209	<i>Senecio erucifolius</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
210	<i>Calendula arvensis</i> L.	2.2	0.0	1.0	0.1	1.0	0.1	4
211	<i>Carlina vulgaris</i> L.	1.1	0.0	0.0	1.0	0.1	0.0	2
212	<i>Arctium minus</i> Bernh.	1.2	1.0	0.1	0.1	0.0	0.0	3
213	<i>Staelina dubia</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
214	<i>Carduus</i> sp.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
215	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	0.3	0.1	0.0	0.1	0.1	0.0	3
216	<i>Centaurea aspera</i> L.	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	2
217	<i>Hypochoeris radicata</i> L.	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
218	<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Scop. ex F.W. Schmidt	1.2	0.0	0.1	0.1	1.0	0.0	3
219	<i>Leontodon taraxacoides</i> (Vill.) Mérat	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1
220	<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1
221	<i>Podospermum laciniatum</i> (L.) DC.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
222	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	4.2	2.0	1.0	0.1	1.0	0.1	5
223	<i>Sonchus tenerimus</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
224	<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth	3.1	0.0	0.1	1.0	1.0	1.0	4
225	<i>Crepis vesicaria</i> L. subsp. <i>taraxacifolia</i> (Thuill.) Thell.	2.0	0.0	0.0	2.0	0.0	0.0	1
226	<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
227	<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L.	5.0	0.0	1.0	2.0	1.0	1.0	4
228	<i>Allium roseum</i> L.	1.1	0.0	0.1	1.0	0.0	0.0	2
229	<i>Muscari comosum</i> (L.) Mill.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
230	<i>Muscari neglectum</i> Guss.	0.3	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	3
231	<i>Asparagus acutifolius</i> L.	1.3	0.1	0.1	1.0	0.1	0.0	4
232	<i>Ruscus aculeatus</i> L.	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
233	<i>Smilax aspera</i> L.	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
234	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw.	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	3
235	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2

236	<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	0.3	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	3
237	<i>Orchis ustulata</i> L.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
238	<i>Aceras anthropophorum</i> (L.) Ait.	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
239	<i>Ophrys fusca</i> Link	1.2	0.0	0.1	1.0	0.1	0.0	3
240	<i>Ophrys lutea</i> Cav.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
241	<i>Ophrys bertolonii</i> Moretti	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
242	<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Schultes	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
243	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	2
244	<i>Carex flacca</i> Schreber	0.3	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	3
245	<i>Carex halleriana</i> Asso	2.2	0.0	0.1	1.0	1.0	0.1	4
246	<i>Carex sylvatica</i> Huds.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
247	<i>Carex hispida</i> Willd.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
248	<i>Carex</i> sp.	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
249	<i>Scirpus holoschoenus</i> L.	0.3	0.1	0.1	0.0	0.1	0.0	3
250	<i>Phalaris</i> cf. <i>arundinacea</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
251	<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten	0.1	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	1
252	<i>Avena barbata</i> Pott ex Link	3.2	2.0	1.0	0.1	0.1	0.0	4
253	<i>Avenula pratensis</i> (L.) Dumort.	8.0	1.0	2.0	2.0	2.0	1.0	5
254	<i>Poa annua</i> L.	3.3	1.0	0.1	0.1	2.0	0.1	5
255	<i>Poa nemoralis</i> L.	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
256	<i>Poa pratensis</i> L.	8.0	1.0	2.0	2.0	2.0	1.0	5
257	<i>Catapodium rigidum</i> (L.) F.T. Hubbard subsp. <i>hemipoa</i>	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1	4
258	<i>Catapodium rigidum</i> (L.) F.T. Hubbard subsp. <i>rigidum</i>	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1
259	<i>Dactylis glomerata</i> L.	0.5	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	5
260	<i>Festuca ovina</i> L. s.l.	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	2
261	<i>Bromus sterilis</i> L.	1.1	0.1	0.0	0.0	1.0	0.0	2
262	<i>Bromus diandrus</i> Roth subsp. <i>maximus</i> (Desf.) Soó	1.2	0.0	1.0	0.1	0.1	0.0	3
263	<i>Bromus madritensis</i> L.	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1
264	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	1.1	0.0	0.0	0.1	1.0	0.0	2
265	<i>Hordeum murinum</i> L.	1.3	0.1	0.1	0.1	1.0	0.0	4
266	<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. et Schultes	7.0	0.0	1.0	3.0	2.0	1.0	4
267	<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv.	5.0	0.0	1.0	2.0	1.0	1.0	4
NÚMERO DE ESPECIES DE CADA ZONA		116	100	150	144	76		

ESPECIES	
Dominantes	≥10
Subdominantes	8,0 - 9,5
Abundantes	6,0 - 7,5
Comunes	3,0 - 5,5
Frecuentes	1,0 - 2,5
Escasas	0,3 - 0,5
Raras	0.2
Esporádicas	0.1

ANEXO B. LISTA TAXONÓMICA DE LOS LEPIDÓPTEROS

ORDEN LEPIDOPTERA Linnaeus, 1758 SUPERFAMILIA PAPILIONOIDEA Latreille, 1802

Familia PAPILIONIDAE Latreille, 1802

Subfamilia PAPILIONINAE Latreille, 1802

Tribu Papilionini Latreille, 1802

Género *Papilio* Linnaeus, 1758

Papilio machaon (Linnaeus, 1758)

Tribu Lampropterini Moore, 1890

Subtribu Teinopalpina Grote, 1899

Género *Iphiclides* Hübner, 1819

Iphiclides feisthamelii (Duponchel, 1832)

Familia HESPERIIDAE Latreille, 1809

Subfamilia PYRGINAE Burmeister, 1878

Tribu Erynnini Tutt, 1906

Género *Erynnis* Schrank, 1801

Erynnis tages (Linnaeus, 1758)

Tribu Carcharodini Verity, 1940

Género *Carcharodus* Hübner, 1819

Carcharodus alceae (Esper, 1780)

Tribu Pyrgini Burmeister, 1878

Género *Pyrgus* Hübner, 1819

Pyrgus malvoides (Elwes & Edwards, 1897)

Subfamilia HESPERIINAE Latreille, 1809

Tribu Thymelicini Burmeister, 1878

Género *Thymelicus* Hübner, 1819

Thymelicus sylvestris (Poda, 1761)

Tribu Hesperini Latreille, 1809

Género *Hesperia* Fabricius, 1793

Hesperia comma (Linnaeus, 1758)

Familia PIERIDAE Duponchel, 1835

Subfamilia DISMORPHIINAE Schatz, 1886

Género *Leptidea* Billberg, 1820

Leptidea sinapis (Linnaeus, 1758)

Leptidea reali Reissinger, 1990

Subfamilia COLIADINAE Swainson, 1827

Género *Gonepteryx* Leach, 1815

Gonepteryx cleopatra (Linnaeus, 1767)

Gonepteryx rhamni (Linnaeus, 1758)

Género *Colias* Fabricius, 1807

Colias alfacariensis Ribbe, 1905

Colias crocea (Geoffroy, 1785)

Subfamilia PIERINAE Duponchel, 1835

Tribu Anthocharini Tutt, 1894

Género *Anthocharis* Boisduval, Rambur, y Graslin, 1833

Anthocharis cardamines (Linnaeus, 1758)

Anthocharis euphenoides Staudinger, 1869

Género *Euchloe* Hübner, 1819

Euchloe crameri Butler, 1869

Tribu Pierini Duponchel, 1835

Género *Aporia* Hübner, 1819

Aporia crataegi (Linnaeus, 1758)

Género *Pieris* Schrank, 1801

Pieris brassicae (Linnaeus, 1758)

Pieris napi (Linnaeus, 1758)

Pieris rapae (Linnaeus, 1758)

Género *Pontia* Fabricius, 1807

Pontia daplidice (Linnaeus, 1758)

Familia LYCAENIDAE Leach, 1815

Subfamilia LYCAENINAE Leach, 1815

Tribu Lycaenini Leach, 1815

Género *Lycaena* Fabricius, 1807

Lycaena phlaeas (Linnaeus, 1760)

Tribu Theclini Swainson, 1831

Género *Favonius* Sibatani y Ito, 1942

Favonius quercus (Linnaeus, 1758)

Tribu Eumaeini Doubleday, 1847

Género *Tomares* Rambur, 1840

Tomares ballus (Fabricius, 1787)

Género *Callophrys* Billberg, 1820

Callophrys rubi (Linnaeus, 1758)

Género *Satyrrium* Scudder, 1876

Satyrrium esculi (Hübner, 1804)

Satyrrium ilicis (Esper, 1779)

Tribu Polyommata Swainson, 1827

Género *Lampides* Hübner, 1819

Lampides boeticus (Linnaeus, 1767)

Género *Cupido* Schrank, 1801

Subgénero *Cupido* Schrank, 1801

Cupido (Cupido) minimus (Fuessly, 1775)

Cupido (Cupido) osiris (Meigen, 1829)

Subgénero *Everes* Hübner, 1819

Cupido (Everes) argiades (Pallas, 1771)

Género *Celastrina* Tutt, 1906

Celastrina argiolus (Linnaeus, 1758)

Género *Scolitantides* Hübner, 1819

Subgénero *Pseudophilotes* Beuret, 1958

Scolitantides (Pseudophilotes) panoptes (Hübner, 1813)

Género *Glaucopsyche* Scudder, 1872

Glaucopsyche alexis (Poda, 1761)

Glaucopsyche melanops (Boisduval, 1828)

Género *Polyommatus* Latreille, 1804

Subgénero *Polyommatus* Latreille, 1804

Polyommatus (Polyommatus) icarus (Rottemburg, 1775)

Subgénero *Agrodiaetus* Hübner, 1822

Polyommatus (Agrodiaetus) fulgens (Sagarra, 1925)

Polyommatus (Agrodiaetus) ripartii (Freyer, 1830)

Subgénero *Meleageria* Sagarra, 1925

Polyommatus (Meleageria) daphnis ([Denis & Schiffermüller], 1775)

Subgénero *Neolysandra* Koçak, 1977

Polyommatus (Neolysandra) escheri (Hübner, 1823)

- Subgénero *Lysandra* Hemming, 1933
Polyommatus (Lysandra) bellargus (Rottemburg, 1775)
Polyommatus (Lysandra) coridon (Poda, 1761)
Polyommatus (Lysandra) hispana (Herrich-Schäffer, 1851)
- Género *Aricia* Reichenbach, Leipzig, 1817
Aricia cramera (Eschscholtz, 1821)
- Familia NYMPHALIDAE Swainson, 1827**
Subfamilia LIBYTHEINAE Boisduval, 1833
Género *Libythea* Fabricius, 1807
Libythea celtis (Laicharting, 1782)
- Subfamilia SATYRINAE Boisduval, 1833
Tribu Satyrini Boisduval, 1833
Subtribu Lethina Reuter, 1896
Género *Lasiommata* Westwood, 1841
Lasiommata maera (Linnaeus, 1758)
Lasiommata megera (Linnaeus, 1767)
- Género *Pararge* Hübner, 1819
Pararge aegeria (Linnaeus, 1758)
- Subtribu Coenonymphina Tutt, 1896
Género *Coenonympha* Hübner, 1819
Coenonympha arcania (Linnaeus, 1761)
Coenonympha glycerion (Borkhausen, 1788)
Coenonympha pamphilus (Linnaeus, 1758)
- Subtribu Maniolina Verity, 1953
Género *Maniola* Shranck, 1801
Maniola jurtina (Linnaeus, 1758)
- Género *Pyronia* Hübner, 1819
Pyronia tithonus (Linnaeus, 1771)
Pyronia cecilia (Vallantin, 1894)
Pyronia bathseba (Fabricius, 1793)
- Género *Aphantopus* Wallengren, 1853
Aphantopus hyperantus (Linnaeus, 1758)
- Subtribu Melanargiina Verity, 1920
Género *Melanargia* Meigen, 1828
Melanargia lachesis (Hübner, 1790)
- Subtribu Satyrina Boisduval, 1833
Género *Hipparchia* Fabricius, 1807
Subgénero *Hipparchia* Fabricius, 1807
Hipparchia (Hipparchia) alcyone ([Denis & Schiffermüller], 1775)
Hipparchia (Hipparchia) fagi (Scopoli, 1763)
- Subgénero *Parahipparchia* Kudrna, 1978
Hipparchia (Parahipparchia) semele (Linnaeus, 1758)
- Subgénero *Neohipparchia* De Lesse, 1951
Hipparchia (Neohipparchia) statilinus (Hufnagel, 1766)
- Género *Satyrus* Latreille, 1810
Satyrus actaea (Esper, 1781)
- Género *Kanetisa* Moore, 1893
Subgénero *Brintesia* Fruhstorfer, 1911
Kanetisa (Brintesia) circe (Fabricius, 1775)
- Género *Arethusana* de Lesse, 1951
Arethusana arethusa ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Subfamilia CHARAXINAE Doherty, 1886
Tribu Charaxini Doherty, 1886
Género *Charaxes* Ochsenheimer, 1816
Charaxes jasius (Linnaeus, 1767)
- Subfamilia NYMPHALINAE Swainson, 1827
Tribu Nymphalini Swainson, 1827
Género *Vanessa* Fabricius, 1807
Vanessa atalanta (Linnaeus, 1758)
Vanessa cardui (Linnaeus, 1758)
- Género *Aglais* Dalman, 1816
Aglais urticae (Linnaeus, 1758)
Aglais io (Linnaeus, 1758)
- Género *Polygonia* Hübner, 1819
Polygonia c-album (Linnaeus, 1758)
- Tribu Melitaeini Newman, 1870
Género *Euphydryas* Scudder, 1872
Euphydryas aurinia (Rottemburg, 1775)
- Género *Melitaea* Fabricius, 1807
Melitaea cinxia (Linnaeus, 1758)
Melitaea deione (Geyer, 1832)
Melitaea parthenoides Keferstein, 1851
Melitaea didyma (Esper, 1778)
Melitaea phoebe (Goeze, 1779)
- Subfamilia LIMENITIDINAE Butler, 1870
Tribu Limenitidini Butler, 1870
Género *Limenitis* Fabricius, 1807
Limenitis camilla (Linnaeus, 1764)
Limenitis reducta (Staudinger, 1901)
- Subfamilia HELICONIINAE Swainson, 1827
Tribu Argynnini Duponchel, 1835
Género *Issoria* Hübner, 1819
Issoria lathonia (Linnaeus, 1758)
- Género *Argynnis* Fabricius, 1807
Subgénero *Argynnis* Fabricius, 1807
Argynnis (Argynnis) paphia (Linnaeus, 1758)
- Subgénero *Fabriciana* Reuss, 1920
Argynnis (Fabriciana) adippe ([Denis & Schiffermüller], 1775)
- Género *Boloria* Moore, 1900
Subgénero *Clossiana* Reuss, 1920
Boloria (Clossiana) dia (Linnaeus, 1767)

ANEXO C. BASE DE DATOS DE LOS LEPIDÓPTEROS

Nº	ESPECIE	PRES	ZONAS					TOT	%	GEN	FASE HIB
			1	2	3	4	5				
1	<i>Satyrrium esculi</i>	5	2	37	69	32	31	171	6.92%	1	L(H)
2	<i>Scolitantides panoptes</i>	4	0	30	40	43	31	144	5.83%	1	C
3	<i>Pyronia tithonus</i>	5	18	32	34	34	21	139	5.63%	1	L
4	<i>Melanargia lachesis</i>	5	2	24	43	37	29	135	5.46%	1	L
5	<i>Melitaea didyma</i>	5	1	17	40	22	23	103	4.17%	2	L
6	<i>Coenonympha pamphilus</i>	4	0	16	32	33	21	102	4.13%	2	L
7	<i>Glaucopsyche alexis</i>	4	0	6	31	25	23	85	3.44%	1	C
8	<i>Pararge aegeria</i>	5	8	16	22	19	18	83	3.36%	P	L-C
9	<i>Maniola jurtina</i>	5	5	10	23	20	15	73	2.95%	1	L
10	<i>Glaucopsyche melanops</i>	4	0	3	27	24	18	72	2.91%	1	C
11	<i>Lasiommata megera</i>	5	1	4	22	18	20	64	2.61%	P	L
12	<i>Polyommatus icarus</i>	5	1	8	20	17	14	60	2.41%	P	L
13	<i>Callophrys rubi</i>	5	1	4	19	18	13	55	2.24%	1	C
14	<i>Colias crocea</i>	5	1	6	11	18	14	50	2.04%	P	L (+)
15	<i>Anthocharis cardamines</i>	5	13	8	12	8	4	46	1.84%	1	I
16	<i>Euphydryas aurinia</i>	4	0	14	17	9	5	45	1.81%	1	L
17	<i>Gonepteryx cleopatra</i>	5	1	12	10	13	8	43	1.73%	1	I
18	<i>Erynnis tages</i>	5	11	9	8	7	6	42	1.70%	2	L
19	<i>Coenonympha arcania</i>	4	0	9	7	15	11	41	1.67%	1	L
20	<i>Euchloe crameri</i>	4	0	3	13	14	11	40	1.61%	2	C
21	<i>Pyronia bathseba</i>	5	3	1	14	11	9	39	1.56%	1	L
22	<i>Iphiclidea feisthamelii</i>	5	4	6	8	9	11	38	1.53%	2	C
23	<i>Leptidea sinapis / reali</i>	5	7	20	17	18	13	75	3.04%	P	C
24	<i>Boloria dia</i>	4	0	5	15	11	7	37	1.50%	P	L
25	<i>Kanetisa circe</i>	5	1	4	13	9	9	36	1.47%	1	L
26	<i>Gonepteryx rhamni</i>	5	6	8	6	7	7	34	1.39%	1	I
27	<i>Colias alfacariensis</i>	4	0	4	7	13	10	34	1.36%	P	L
28	<i>Lycaena phlaeas</i>	5	1	4	10	8	6	29	1.19%	3	L
29	<i>Aporia crataegi</i>	5	3	5	6	7	7	28	1.13%	1	L
30	<i>Pieris brassicae</i>	5	1	5	8	9	6	28	1.13%	P	C
31	<i>Polyommatus bellargus</i>	4	0	8	6	6	6	26	1.05%	2	L
32	<i>Anthocharis euphenoides</i>	5	1	2	6	8	7	24	0.96%	1	C
33	<i>Argynnis paphia</i>	4	0	8	7	5	3	23	0.93%	1	L
34	<i>Favonius quercus</i>	4	0	4	6	7	5	21	0.85%	1	H
35	<i>Tomares ballus</i>	5	1	2	5	6	7	20	0.82%	1	C
36	<i>Polyommatus hispana</i>	4	0	7	3	3	6	19	0.76%	2	H
37	<i>Hipparchia alcyone</i>	4	0	1	7	6	5	19	0.76%	1	L
38	<i>Satyrrium ilicis</i>	5	1	6	5	4	1	17	0.68%	1	H - L(H)
39	<i>Pieris rapae</i>	4	0	3	4	5	4	15	0.62%	P	C
40	<i>Hipparchia fagi</i>	3	0	0	4	5	6	14	0.57%	1	L
41	<i>Polyommatus ripartii</i>	4	0	4	2	3	6	14	0.57%	1	L
42	<i>Hipparchia semele</i>	4	0	4	4	3	3	13	0.54%	1	L
43	<i>Libythea celtis</i>	4	0	2	6	4	1	13	0.54%	1	I
44	<i>Vanessa cardui</i>	3	0	0	4	4	6	13	0.54%	P	NO HIB (I?)
45	<i>Polyommatus fulgens</i>	4	0	4	2	3	5	13	0.54%	1	L (H?)
46	<i>Aglais io</i>	5	1	1	4	3	4	13	0.51%	P	I
47	<i>Melitaea cinxia</i>	3	0	0	5	4	3	12	0.48%	1 o 2	L
48	<i>Lasiommata maera</i>	4	0	1	2	4	5	11	0.45%	2	C
49	<i>Melitaea parthenoides</i>	3	0	0	5	4	3	11	0.45%	1	L
50	<i>Polyommatus escheri</i>	4	0	5	1	1	4	11	0.42%	1 o 2	L
51	<i>Hipparchia statilinus</i>	4	0	1	1	4	4	10	0.40%	1	L
52	<i>Cupido osiris</i>	4	0	1	4	3	1	9	0.37%	1	L
53	<i>Pyronia cecilia</i>	4	0	1	4	4	1	9	0.37%	1	L
54	<i>Polyommatus daphnis</i>	3	0	4	2	0	3	9	0.37%	1	H-L
55	<i>Issoria lathonia</i>	4	0	1	4	3	1	8	0.34%	P	L-C-I
56	<i>Polygonia c-album</i>	4	4	2	0	1	1	8	0.31%	P	I
57	<i>Melitaea phoebe</i>	4	0	1	4	2	1	8	0.31%	2	L
58	<i>Pieris napi</i>	5	1	1	1	3	2	8	0.31%	P	C
59	<i>Coenonympha glycerion</i>	3	0	0	4	2	1	7	0.28%	1	L
60	<i>Limnitis reducta</i>	2	6	1	0	0	0	7	0.28%	3	L
61	<i>Hesperia comma</i>	4	0	1	1	2	3	7	0.28%	1	L(H) - L
62	<i>Melitaea deione</i>	3	0	0	2	3	2	7	0.28%	3	L

ANEXO D. GRUPOS DE AFINIDAD ECOLÓGICA DE PLANTAS

GRUPO	Nº	ESPECIE	ABU	
A	85	<i>Coriaria myrtifolia</i>	7.0	
	17	<i>Ranunculus bulbosus</i>	7.0	
	83	<i>Lathyrus cicera</i>	6.0	
B	26	<i>Alnus glutinosa</i>	4.0	
	193	<i>Lamium flexuosum</i>	3.0	
	92	<i>Geranium molle</i>	5.1	
	222	<i>Taraxacum officinale</i>	4.2	
	28	<i>Ulmus minor</i>	3.3	
	252	<i>Avena barbata</i>	3.2	
	40	<i>Potentilla reptans</i>	3.0	
	137	<i>Stellaria holostea</i>	3.0	
	31	<i>Urtica dioica</i>	3.1	
	200	<i>Conyza canadensis</i>	2.0	
	156	<i>Sambucus nigra</i>	2.0	
	160	<i>Fraxinus excelsior</i>	2.0	
	148	<i>Galium aparine aparine</i>	2.2	
	16	<i>Ranunculus repens</i>	1.2	
	239	<i>Ophrys fusca</i>	1.2	
	C	51	<i>Spartium junceum</i>	4.0
		69	<i>Astragalus monspessulanus</i>	5.0
101		<i>Euphorbia characias</i>	5.0	
59		<i>Medicago arabica</i>	5.0	
D	254	<i>Poa annua</i>	3.3	
	66	<i>Dorycnium hirsutum</i>	5.0	
	227	<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	5.0	
	267	<i>Brachypodium ramosum</i>	5.0	
	22	<i>Quercus pubescens</i>	4.1	
	80	<i>Vicia sativa</i>	4.1	
	146	<i>Rubia peregrina</i>	4.1	
	180	<i>Plantago lanceolata</i>	4.1	
	20	<i>Clematis flammula</i>	4.0	
	23	<i>Quercus cerrioides</i>	4.0	
	34	<i>Sedum sediforme</i>	3.2	
	106	<i>Eryngium campestre</i>	3.1	
	224	<i>Reichardia picroides</i>	3.1	
	132	<i>Erica arborea</i>	3.0	
	97	<i>Buxus sempervirens</i>	2.3	
	33	<i>Sedum reflexum</i>	2.2	
	63	<i>Anthyllis vulneraria</i>	2.2	
	72	<i>Hippocrepis comosa</i>	2.2	
	107	<i>Foeniculum vulgare</i>	2.2	
	133	<i>Erica multiflora</i>	2.2	
	210	<i>Calendula arvensis</i>	2.2	
	245	<i>Carex halleriana</i>	2.2	
	19	<i>Clematis vitalba</i>	2.1	
	21	<i>Papaver rhoeas</i>	2.1	
	43	<i>Crataegus monogyna</i>	2.1	
	67	<i>Psoralea bituminosa</i>	2.1	
	79	<i>Vicia peregrina</i>	2.1	
	98	<i>Euphorbia helioscopia</i>	2.1	
	126	<i>Alyssum alyssoides</i>	2.1	
	57	<i>Medicago sativa</i>	2.0	
	225	<i>Crepis vesicaria taraxacifolia</i>	2.0	
	5	<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	1.4	
	96	<i>Rhamnus alaternus</i>	1.3	
	119	<i>Biscutella laevigata</i>	1.3	
	188	<i>Lavandula latifolia</i>	1.3	
	204	<i>Santolina chamaecyparissus</i>	1.3	
	173	<i>Veronica tenuifolia</i>	1.3	
	231	<i>Asparagus acutifolius</i>	1.3	
	265	<i>Hordeum murinum</i>	1.3	
	140	<i>Silene vulgaris</i>	1.2	
	147	<i>Galium maritimum</i>	1.2	
	E	165	<i>Lithospermum purpureo-caeruleum</i>	1.2
		176	<i>Globularia alypum</i>	1.2
		212	<i>Arctium minus</i>	1.2
		262	<i>Bromus diandrus maximus</i>	1.2
		11	<i>Juniperus communis</i>	1.2
		103	<i>Euphorbia serrata</i>	1.2
218		<i>Urospermum dalechampii</i>	1.2	
47		<i>Sorbus domestica</i>	1.1	
108		<i>Daucus carota</i>	1.1	
118		<i>Cistus salvifolius</i>	1.1	
122		<i>Diplotaxis eurocooides</i>	1.1	
155		<i>Lonicera implexa</i>	1.1	
161		<i>Phillyrea media</i>	1.1	
162		<i>Olea europaea</i>	1.1	
199		<i>Conyza ambigua</i>	1.1	
211		<i>Carlina vulgaris</i>	1.1	
228		<i>Allium roseum</i>	1.1	
261		<i>Bromus sterilis</i>	1.1	
264		<i>Bromus hordeaceus</i>	1.1	
8		<i>Pteridium aquilinum</i>	1.0	
14		<i>Aquilegia vulgaris</i>	1.0	
39		<i>Fragaria vesca</i>	1.0	
42		<i>Geum urbanum</i>	1.0	
71		<i>Coronilla emerus</i>	1.0	
81		<i>Vicia sepium</i>	1.0	
86		<i>Acer campestre</i>	1.0	
88		<i>Geranium robertianum</i>	1.0	
94		<i>Polygala calcarea</i>	1.0	
100		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1.0	
125		<i>Arabis hirsuta sagittata</i>	1.0	
142		<i>Silene alba</i>	1.0	
149		<i>Galium cruciata</i>	1.0	
164		<i>Lithospermum officinale</i>	1.0	
192		<i>Lamium album</i>	1.0	
208		<i>Doronicum pardalianches</i>	1.0	
220		<i>Tragopogon dubius</i>	1.0	
229		<i>Muscari comosum</i>	1.0	
255		<i>Poa nemoralis</i>	1.0	
2		<i>Ceterach officinarum</i>	0.5	
259		<i>Dactylis glomerata</i>	0.5	
82		<i>Lathyrus annuus</i>	0.4	
87		<i>Linum narbonense</i>	0.4	
111		<i>Viola alba</i>	0.4	
170		<i>Veronica persica</i>	0.4	
232		<i>Ruscus aculeatus</i>	0.4	
233		<i>Smilax aspera</i>	0.4	
257		<i>Catapodium rigidum hemipoa</i>	0.4	
4	<i>Asplenium trichomanes</i>	0.3		
41	<i>Potentilla tabernaemontani</i>	0.3		
58	<i>Medicago minima</i>	0.3		
90	<i>Geranium lucidum</i>	0.3		
99	<i>Euphorbia marialensis</i>	0.3		
129	<i>Malva sylvestris</i>	0.3		
139	<i>Cerastium tomentosum</i>	0.3		
167	<i>Echium vulgare</i>	0.3		
182	<i>Plantago sempervirens</i>	0.3		
195	<i>Satureja calamintha</i>	0.3		
215	<i>Cirsium vulgare</i>	0.3		
230	<i>Muscari neglectum</i>	0.3		
234	<i>Limodorum abortivum</i>	0.3		
236	<i>Cephalanthera longifolia</i>	0.3		
244	<i>Carex flacca</i>	0.3		
249	<i>Sciropus holoschoenus</i>	0.3		
198	<i>Bellis perennis</i>	6.1		
105	<i>Hedera helix</i>	5.1		
65	<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	6.0		

F	202	<i>Inula viscosa</i>	6.0
	9	<i>Pinus pinea</i>	7.2
	253	<i>Avena pratensis</i>	8.0
	256	<i>Poa pratensis</i>	8.0
	25	<i>Quercus ilex</i>	7.1
	84	<i>Pistacia lentiscus</i>	9.1
	12	<i>Juniperus oxycedrus</i>	8.0
G	10	<i>Pinus halepensis</i>	12.0
	117	<i>Cistus monspeliensis</i>	11.0
	186	<i>Rosmarinus officinalis</i>	10.0
H	37	<i>Rubus ulmifolius</i>	10.0
	196	<i>Thymus vulgaris</i>	7.0
	114	<i>Helianthemum apenninum</i>	9.0
	52	<i>Genista scorpius</i>	8.0
	113	<i>Helianthemum oelandicum italicum</i>	8.0
	48	<i>Prunus spinosa</i>	6.1
	266	<i>Brachypodium phoenicoides</i>	7.0
	24	<i>Quercus coccifera</i>	6.0

ESPECIES	
Dominantes	≥10
Subdominantes	8,0 - 9,5
Abundantes	6,0 - 7,5
Comunes	3,0 - 5,5
Frecuentes	1,0 - 2,5
Escasas	0,3 - 0,5

ANEXO E. GRUPOS DE AFINIDAD ECOLÓGICA DE LEPIDÓPTEROS

Nº	ESPECIE	GRUPO	Caract.	Fam	%	Volt	Hibernación
60	<i>Limenitis reducta</i>	A	Rio	Ny	0.29%	3	L
56	<i>Polygonia c-album</i>	A		Ny	0.32%	P	I
38	<i>Satyrium ilicis</i>	B		Ly	0.70%	1	H - L(H)
43	<i>Libythea celtis</i>	B		Ny	0.55%	1	I
31	<i>Polyommatus bellargus</i>	B		Ly	1.08%	2	L
33	<i>Argynnis paphia</i>	B		Ny	0.96%	1	L
42	<i>Hipparchia semele</i>	B		Ny	0.55%	1	L
36	<i>Polyommatus hispana</i>	B		Ly	0.79%	2	H
41	<i>Polyommatus ripartii</i>	B		Ly	0.58%	1	L
45	<i>Polyommatus fulgens</i>	B		Ly	0.55%	1	L (H?)
17	<i>Gonepteryx cleopatra</i>	B		Pi	1.78%	1	I
19	<i>Coenonympha arcania</i>	B	Mont	Ny	1.72%	1	L
16	<i>Euphydryas aurinia</i>	B	Mont	Ny	1.87%	1	L
27	<i>Colias alfacariensis</i>	B	Mont	Pi	1.40%	P	L
20	<i>Euchloe crameri</i>	B	Mont	Pi	1.66%	2	C
24	<i>Boloria dia</i>	B	Mont	Ny	1.55%	P	L
28	<i>Lycaena phlaeas</i>	B		Ly	1.23%	3	L
30	<i>Pieris brassicae</i>	B		Pi	1.17%	P	C
25	<i>Kanetisa circe</i>	B		Ny	1.52%	1	L
39	<i>Pieris rapae</i>	B		Pi	0.64%	P	C
34	<i>Favonius quercus</i>	B		Ly	0.88%	1	H
37	<i>Hipparchia alcyone</i>	B		Ny	0.79%	1	L
35	<i>Tomares ballus</i>	B		Ly	0.85%	1	C
32	<i>Anthocharis euphenoides</i>	B		Pi	0.99%	1	C
50	<i>Polyommatus escheri</i>	C		Ly	0.44%	1 o 2	L
54	<i>Polyommatus daphnis</i>	C		Ly	0.38%	1	H - L
46	<i>Aglais io</i>	D		Ny	0.53%	P	I
58	<i>Pieris napi</i>	D		Pi	0.32%	P	C
61	<i>Hesperia comma</i>	D		He	0.29%	1	L(H) - L
63	<i>Papilio machaon</i>	D		Pa	0.29%	P	C
48	<i>Lasiommata maera</i>	D		Ny	0.47%	2	C
51	<i>Hipparchia statilinus</i>	D		Ny	0.41%	1	L
40	<i>Hipparchia fagi</i>	D		Ny	0.58%	1	L
44	<i>Vanessa cardui</i>	D		Ny	0.55%	P	No hiberna (I?)
47	<i>Melitaea cinxia</i>	D		Ny	0.50%	1 o 2	L
49	<i>Melitaea parthenoides</i>	D		Ny	0.47%	1	L
57	<i>Melitaea phoebe</i>	D		Ny	0.32%	2	L
53	<i>Pyronia cecilia</i>	D		Ny	0.38%	1	L
52	<i>Cupido osiris</i>	D		Ly	0.38%	1	L
55	<i>Issoria lathonia</i>	D		Ny	0.35%	P	L - C - I
59	<i>Coenonympha glycerion</i>	D		Ny	0.29%	1	L
62	<i>Melitaea deione</i>	D		Ny	0.29%	3	L
15	<i>Anthocharis cardamines</i>	E		Pi	1.90%	1	I
18	<i>Erynnis tages</i>	E		He	1.75%	2	L
26	<i>Gonepteryx rhamni</i>	E		Pi	1.43%	1	I
22	<i>Iphiclides feisthamelii</i>	E		Pa	1.58%	2	C
29	<i>Aporia crataegi</i>	E		Pi	1.17%	1	L
3	<i>Pyronia tithonus</i>	F	Todo	Ny	5.80%	1	L
9	<i>Maniola jurtina</i>	F	Todo	Ny	3.05%	1	L
8	<i>Pararge aegeria</i>	F	Todo	Ny	3.46%	P	L - C
23	<i>Leptidea sinapis / reali</i>	F		Pi	3.13%	P	C
4	<i>Melanargia lachesis</i>	G	Todo	Ny	5.63%	1	L
1	<i>Satyrium esculi</i>	G	Todo	Ly	7.13%	1	L(H)
5	<i>Melitaea didyma</i>	G	Todo	Ny	4.30%	2	L
6	<i>Coenonympha pamphilus</i>	G	Mont	Ny	4.25%	2	L
2	<i>Scolitantides panoptes</i>	G	Mont	Ly	6.01%	1	C
7	<i>Glaucopsyche alexis</i>	H	Mont	Ly	3.55%	1	C
10	<i>Glaucopsyche melanops</i>	H	Mont	Ly	3.00%	1	C
11	<i>Lasiommata megera</i>	H	Todo	Ny	2.69%	P	L
13	<i>Callophrys rubi</i>	H	Todo	Ly	2.31%	1	C
12	<i>Polyommatus icarus</i>	H	Todo	Ly	2.48%	P	L
14	<i>Colias crocea</i>	H	Todo	Pi	2.10%	P	L (+)
21	<i>Pyronia bathseba</i>	H		Ny	1.61%	1	L

CAPÍTULO 3.

ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD EN EL NÚMERO, DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESCAMAS ALARES DE *Colias crocea* (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae)

Albert Masó^{1,*}

Javier Romero¹

Joaquín Baixeras²

¹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

² Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva
Universitat de València, c. Catedràtic José Beltrán 2, 46980 València

* Autor para correspondencia
natura@albertmaso.com

RESUMEN

Las escamas de las alas de los lepidópteros desempeñan múltiples funciones (protección, defensa, comunicación...) esenciales para su supervivencia y reproducción. A pesar de los numerosos estudios realizados sobre algunas de estas funciones, apenas se conocen datos sobre la densidad de escamas o sobre la forma en que se distribuyen sobre las alas. Con el fin de contribuir a entender la variabilidad intraespecífica de dichas distribuciones, se han estudiado de manera exhaustiva 4 ejemplares de *Colias crocea*, en cuyas alas se han delimitado, según las venas, 12 sectores (alas anteriores) y 11 sectores (alas posteriores), y se han realizado recuentos de las escamas presentes en cada uno de ellos (en total, 92 sectores).

A partir de estos datos, se han cuantificado las distintas fuentes de variabilidad (entre sectores, entre caras, entre lados y entre alas anteriores y posteriores) mediante análisis de la varianza. Los resultados indican que el recubrimiento de escamas de las alas de esta especie, y muy probablemente las de todos los lepidópteros, es notablemente heterogéneo, y que la importancia de las fuentes de variabilidad difiere

entre las alas anteriores y las posteriores. Así, en las alas anteriores la mayor variabilidad se da entre sectores, mientras que en las posteriores se da entre caras, con una mayor densidad de escamas en la cara ventral, considerablemente superior a la de la cara dorsal (casi un 19% más). Es posible que esta diferencia tenga carácter adaptativo, al ser dicha cara ventral de las alas posteriores la más expuesta (en posición de reposo) a selección por los depredadores. Todos estos resultados contradicen la hipótesis generalmente aceptada de que el recubrimiento de escamas es uniforme y homogéneo.

Por otra parte, la densidad de las escamas de recubrimiento es independiente del tamaño del individuo, por lo que se puede concluir que los ejemplares grandes no poseen escamas más grandes, sino un mayor número de escamas. En consecuencia, se puede atribuir una densidad media de escamas a la especie, que según nuestros valores sería de 312 escamas/mm², así como un número medio de escamas por individuo (alrededor de 520.000).

Palabras clave: *Pieridae*, *Colias crocea*, escamas de recubrimiento, tamaño de las alas, densidad, número total, distribución, celdas.

RESUM

ANÀLISI DE LA VARIABILITAT EN EL NOMBRE, DENSITAT I DISTRIBUCIÓ DE LES ESCATES ALARS DE *Colias crocea* (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae)

Les escates de les ales dels lepidòpters exerceixen múltiples funcions (protecció, defensa, comunicació...) essencials per a la seva supervivència i reproducció. Malgrat els nombrosos estudis realitzats sobre algunes d'aquestes funcions, amb prou feines es coneixen dades sobre la densitat d'escates o sobre la forma en què es distribueixen sobre les ales. Per tal d'ajudar a entendre la variabilitat intraespecífica d'aquestes distribucions, s'han estudiat de manera exhaustiva quatre exemplars de *Colias crocea*, les ales dels quals s'han dividit, segons les nervadures, en 12 sectors (ales anteriors) i 11 sectors (ales posteriors), i s'ha realitzat el comptatge de les escates presents en cada un d'ells (92 sectors en total).

A partir d'aquestes dades, s'han quantificat les diverses fonts de variabilitat (entre sectors, entre cares, entre costats i entre ales anteriors/ posteriors) utilitzant l'anàlisi de la variància. Els resultats indiquen que el recobriment d'escates de les ales dels lepidòpters és notablement heterogeni, i que la importància de les fonts de variabilitat difereix entre les ales anteriors i posteriors. Així, en les ales anteriors la variabilitat més gran ocorre entre sectors, mentre que en les posteriors es produeix entre les cares, amb una densitat d'escates considerablement més gran a la cara dorsal que a la ventral, (gairebé un 19% més). És possible que aquesta diferència tingui caràcter adaptatiu, donat que la cara ventral és la més exposada, en posició de descans, a

selecció per part dels depredadors. Tots aquests resultats contradiuen la hipòtesi generalment acceptada de què el recobriment d'escates és uniforme i homogeni.

D'altra banda, la densitat d'escates de cobertura és independent de la mida de l'exemplar, per la qual cosa es pot concloure que els exemplars grans no tenen escates més grans, sinó un major nombre d'escates. En conseqüència, es pot atribuir una densitat mitjana d'escates a l'espècie, que segons els nostres valors seria de 312 escates/mm², així com un nombre mitjà d'escates per individu (unes 520.000).

Paraules clau: *Pieridae*, *Colias crocea*, *escates de cobertura*, *mida de les ales*, *densitat*, *nombre total*, *distribució*, *cel·les*.

RÉSUMÉ

ANALYSE DE LA VARIABILITÉ DU NOMBRE, DE LA DENSITÉ ET DE LA DISTRIBUTION DES ÉCAILLES ALAIRES DE *Colias crocea* (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae)

Les écailles des ailes des lépidoptères remplissent des fonctions multiples (protection, défense, communication ...) essentielles pour leur survie et leur reproduction. Malgré les nombreuses études réalisées sur certaines de ces fonctions, les données concernant la densité des écailles et leur distribution sur les ailes sont rares. Pour contribuer à comprendre la variabilité intra-spécifique de ces distributions, nous avons étudié de façon exhaustive quatre exemplaires de *Colias crocea*, sur les ailes desquels nous avons délimité, moyennant les nervures, 12 secteurs (ailes antérieures) et 11 secteurs (ailes postérieures), sur lesquels nous avons réalisé le comptage de toutes les écailles présentes sur chacun d'eux (au total, 92 secteurs).

A partir de ces données nous avons quantifié les différentes sources de variabilité (entre secteurs, entre faces, entre côtés et entre ailes antérieures et postérieures). Les résultats indiquent que le revêtement en écailles des ailes des lépidoptères est remarquablement hétérogène, et que l'importance des sources de variabilité diffère entre les ailes antérieures et les postérieures. Ainsi, les ailes antérieures montrent une plus grande variabilité entre les secteurs, tandis les postérieures montrent une variabilité maximale entre les faces, avec une plus grande densité d'écailles sur la face ventrale, considérablement supérieure à celle de la face dorsale (près de 19% en plus). Il est raisonnable penser que cette différence ait un caractère adaptatif, car la face ventrale des ailes postérieures (en position de repos) est plus exposée à la sélection par les prédateurs. Tous ces résultats contredisent l'hypothèse généralement admise sur l'homogénéité et uniformité du revêtement d'écailles des lépidoptères..

En outre, la densité du revêtement d'écailles est indépendante de la taille de l'individu ; on peut donc en conclure que les gros spécimens n'ont pas des écailles plus grandes, mais qu'ils les ont en plus grand nombre. Par conséquent, on peut attribuer une densité moyenne d'écailles à chaque espèce, qui selon nos valeurs,

serait de 312 écailles/mm² et un nombre moyen d'écailles par individu (environ 520.000).

Mots-clés: *Pieridae*, *Colias crocea*, écailles de revêtement, dimension alaire, densité, nombre total, distribution, cellules.

ABSTRACT

The scales covering the wings of Lepidoptera contribute to multiple functions (protection, defence, communication...) that are crucial for their survival and reproduction. Despite numerous studies on some of these functions, knowledge about the density of scales and their distribution over the wings is still scarce. In order to gain a better understanding about this distribution, we have exhaustively studied 4 specimens of *Colias crocea*, in whose wings we have delimited, using the veins, 12 (forewings) and 11 (hindwings) sectors, and counted the number of scales in each of them (92 sectors in total).

From these data, we have quantified the sources of variability affecting scales density (between sectors, between faces, between sides and between forewings/ hindwings) using ANOVA. The results indicate that the scale covering of Lepidopteran wings is remarkably heterogeneous, and that the importance of the sources of variability differs between forewings and hindwings. Thus, in forewing the greatest variability occurs between sectors, while in the hindwings it occurs between faces, with a higher density of scales on the ventral surface, considerably higher (almost 19%) than the dorsal one. It seems likely that this difference has an adaptive value, as the ventral surface of the hindwings is more exposed (in resting position) to selection by predators. These results are in contrast with the generally accepted hypothesis stating that scale covering is uniform and homogeneous.

Moreover, the cover scales density is independent of the size of the specimen, so it can be concluded that large specimens do not have larger scales, but a greater number of scales. It can therefore be attributed an average density of scales to this species, which, according to our values would be 312 scales/mm², as well as an average number of scales per individual (about 520,000).

Keywords: *Pieridae*, *Colias crocea*, cover scales, wing size, density, total number, distribution, cells.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los rasgos más característicos de los lepidópteros es el de presentar las alas cubiertas de escamas, singularidad que dio lugar a su nombre (del griego *lepis*, escama, y *pteron*, ala), si bien también aparecen escamas en algún otro orden de insectos, como los tricópteros e incluso en grupos ancestrales como los colémbolos. Las escamas de los lepidópteros aunque primitivamente eran macizas pronto desarrollaron una cavidad interna o lumen donde se acumulan los pigmentos responsables del color (Kristensen & Simonsen, 2003), lo cual hace pensar que podría tratarse de un rasgo evolutivo novedoso (apomorfia) del grupo (García-Barros, 1999).

Las alas constan de una lámina membranosa recorrida por una serie de venas, que sirve de soporte a las escamas. Atendiendo a su posición, se distinguen dos tipos fundamentales de escamas: las escamas de cobertura (cover scales) y las subyacentes o de fondo (ground scales). Las escamas de cobertura son algo mayores, poseen pigmentos y forman una capa que recubre las subyacentes, apigmentadas y de menor tamaño (Kristensen & Simonsen, 2003; Choe & Nijhout, 2013). En el presente trabajo nos referiremos exclusivamente a las escamas de cobertura, a las que llamaremos simplemente “escamas” para simplificar.

Además de sus funciones hidrófuga y termorreguladora (Heinrich, 1993), las escamas desempeñan también funciones de defensa y comunicación, al ser la unidad básica que sirve para generar el diseño y coloración alares. Dicho diseño y coloración alares (lo que se conoce como patrón alar) son responsables de la crípsis de muchas especies (Scoble, 1992), o de aposematismos y mimetismos ligados a la defensa frente a depredadores (Nijhout 1994). Entre estos últimos, destaca la presencia de ocelos de advertencia, que simulan los ojos de animales de mayor talla o peligrosos, como las arañas. El patrón alar puede estar implicado también en la comunicación intra-específica, territorial o sexual. Finalmente, las escamas pueden modificarse y realizar otras funciones, como sucede en los machos de ciertas especies, que desarrollan escamas especiales (androconiales) capaces de emitir feromonas para predisponer a la hembra al apareamiento. En las mariposas diurnas, cada escama es de un color concreto, y por lo tanto cada una contribuye al patrón de coloración global de la misma forma que lo haría una pincelada elemental de un cuadro puntillista (Masó & Pijoan, 1997). Siguiendo la idea del Dr. Margalef, podríamos decir que “la estructura del ala es digital”, ya que la imagen se consigue a base de la coloración de “píxeles” individuales (las escamas).

Las escamas se disponen en hileras transversales aproximadamente paralelas sobre ambas superficies (dorsal y ventral) de la lámina membranosa que forma la base del ala y cada superficie tiene un desarrollo embrionario en dos dimensiones, sin interferirse (Sekimura, 1999). Al margen de consideraciones fisiológicas y mecánicas, las venas delimitan espacios entre ellas (celdas) que están implicados en la expresión de

los patrones alares (Nijhout 1994). Se trata de rasgos altamente conservados a lo largo de la evolución, lo que los convierte en caracteres morfológicos importantes que ayudan a entender la filogenia de los lepidópteros, y se utilizan en sistemática para caracterizar distintas categorías taxonómicas.

Las alas de las mariposas constituyen un excelente material para el estudio de los patrones de coloración, pues las escamas son elementos que se pueden observar individualmente, medir, contar y analizar su distribución, por lo que la literatura sobre el tema es extensa. Entre los aspectos investigados figura su estructura y morfología (por ejemplo, Grodnitsky & Kozlov, 1989), cómo se origina el color, tanto en general (Janssen *et al.*, 2001) como en casos especiales, como son las escamas reflectantes (García-Barros & Meneguz, 2012) y las iridiscentes (Banerjee *et al.*, 2007), así como la función y estructura de tipos especiales de escamas, como las androconiales. También se han estudiado los mecanismos genéticos que controlan las escamas (Monteiro *et al.*, 2007), los distintos patrones de coloración que producen (Nijhout, 1982; Sekimura *et al.*, 2000) y, muy especialmente, los ocelos (Monteiro *et al.*, 2006); incluso la correlación entre color y ultraestructura de las escamas, y la morfogénesis de la pigmentación (Aymone *et al.*, 2013). Finalmente, cabe señalar que el tamaño de las escamas es variable, según las observaciones de Simonsen & Kristensen (2002), que hallan correlación positiva entre dicho tamaño y la longitud alar comparando especies de diversas familias (de todos los lepidópteros en general).

Sin embargo, quedan otros aspectos menos explorados, como por ejemplo la forma en que se distribuye la densidad de escamas en las alas, la variabilidad en su número (entre las celdas determinadas por las venas, entre caras o entre lados), o cómo varía su número total entre especies o dentro de una especie. Todos estos temas tienen interés para la confección de un marco de trabajo cuantitativo de la estructura y distribución de las escamas. Cuestiones relativamente simples como la evaluación de diferencias entre especies próximas y otros niveles taxonómicos pueden ayudar a explicar el valor adaptativo de estas estructuras o aspectos filogenéticos de relevancia.

El presente estudio persigue contribuir a llenar alguna de estas lagunas, especialmente metodológicas, y, en particular, examinar y, en su caso, poner en cuestión la idea, bastante extendida en lepidopterología, de que el recubrimiento de escamas es uniforme y homogéneo. Con tal finalidad, formulamos como objetivos del trabajo:

- a) Analizar la variabilidad intraespecífica en la distribución de la densidad de escamas en las alas de las mariposas, evaluando la importancia de sus distintas fuentes (celdas, caras, lados y tamaño del ejemplar).
- b) Estimar las cifras totales y parciales (atendiendo a las fuentes de variabilidad mencionadas) del número de escamas de algunos ejemplares, comparándolas con la longitud alar.

Lo laborioso de las tareas de recuento ha hecho que debamos restringir nuestra investigación a unos pocos ejemplares (4) de la especie escogida como modelo -*Colias crocea* (Geoffroy, 1785)-, lo cual forzosamente limita la generalidad de nuestros resultados, pero a la vez permite un nivel de detalle muy elevado en la obtención de datos. La elección de esta especie se basó en su tamaño medio dentro del margen de variación de los Papilionoidea, así como en su abundancia, para facilitar otros posibles estudios.

2. METODOLOGÍA

2.1. RECUENTO DE ESCAMAS

Se escogieron cuatro ejemplares hembra (para que el sexo no influyera en los resultados) de *C. crocea*, que abarcaran de manera regular (incrementos de 2,1 mm) un intervalo de longitudes alares (de 21,5 a 27,8 mm) dentro del margen superior de variación de esta especie (17-29 mm, según García-Barros *et al.*, 2013), debido a que las hembras son mayores. Las longitudes del ala fueron estimadas a partir de la línea recta desde la base del ala (el punto de inserción en el tórax) hasta el punto más distal, el ápice, y fueron las siguientes: 21,5, 23,6, 25,7 y 27,8 mm.

Se consideraron ocho superficies alares, según la posición (anterior o posterior), la cara (dorsal o ventral, con el ejemplar extendido) y el lado de inserción (izquierdo o derecho, en vista dorsal), que para las caras dorsales llamamos A, B, C y D, y para las ventrales: W, X, Y y Z (Figura 1). Cada una de las superficies alares se halla a su vez subdividida por la presencia de venas, que delimitan una serie de celdas, que aquí denominaremos sectores. Aunque en lepidópteros no

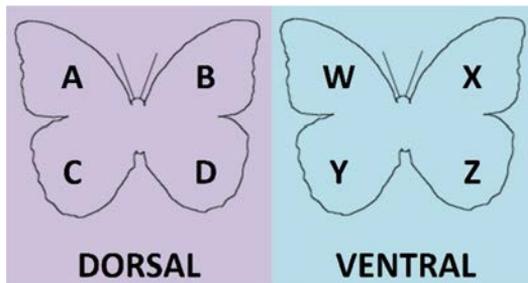


Figura 1. Designación de las superficies alares. Debe tenerse en cuenta que el esquema de la derecha representa al ejemplar dado la vuelta, por lo que la cara A tiene en su superficie ventral la cara X; la B, la W; la C, la Z; y la D, la Y.

es imposible detectar variaciones en la venación entre las alas izquierda y derecha, los ejemplares seleccionados no mostraron ninguna desviación detectable. Obviamente la venación en las caras dorsal y ventral es coincidente. En cada ala anterior, se delimitan 12 sectores y en cada ala posterior, 11 sectores (Figura 2). Dichos sectores coinciden con las celdas naturales que están determinadas por las venas, si bien en los casos de las celdas más estrechas se juntaron dos para formar un solo sector, con el fin de facilitar las tareas de recuento. Todos los sectores salvo uno (la celda discal: nº 10 y 23) están delimitados parcialmente por el borde del ala.

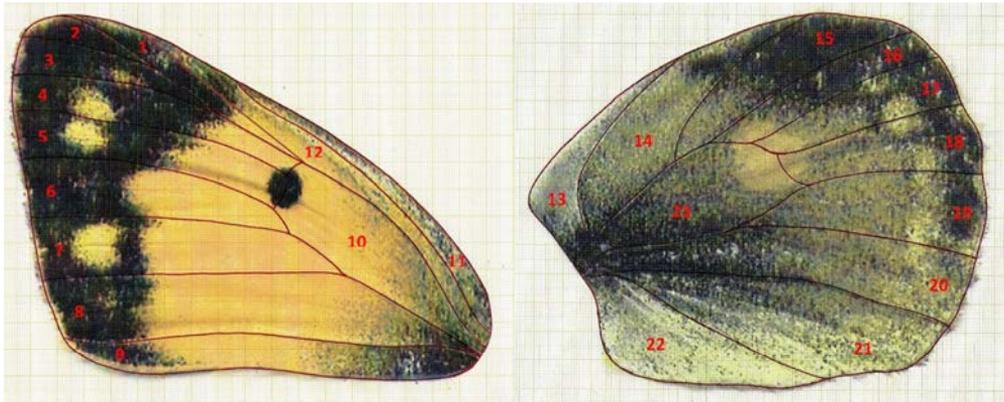


Figura 2. Izquierda: Designación de los 12 sectores de la cara dorsal del ala anterior izquierda (cara A). Derecha: Lo mismo para los 11 sectores de la cara dorsal del ala posterior derecha (cara D).

A cada sector de las alas anteriores se le asignó un número del 1 al 12, y a cada sector de las posteriores, un número del 13 al 23 (Figura 2). Hay, por lo tanto, 23 sectores en el conjunto de ambas caras dorsales de las dos alas de la derecha y otros tantos en las dos de la izquierda; y lo mismo sucede en las caras ventrales, con lo que cada ejemplar consta de un total de 92 sectores (46 x 2).



Figura 3. Izquierda: Ejemplo del doble recuento de las escamas de los cuadrados de 1 mm² de los 12 sectores de la cara dorsal del ala anterior izquierda (cara A). Derecha: Lo mismo de los 11 sectores de la cara ventral del ala posterior izquierda (cara Z).

Para cada uno de los 92 sectores de cada uno de los 4 ejemplares se seleccionó un cuadrado de 1 mm² de superficie, del cual se contaron todas las escamas (de cobertura) presentes. Para ello se usaron estéreo-microscopios (Leica MZ-8 y Nikon SMZ), equipados con cámara clara, a 100 aumentos. La imagen del cuadrado de 1 mm² se proyectaba sobre un papel cuadrículado, cuya cuadrícula permitía hacer recuentos parciales y facilitaba el recuento del total de escamas presentes en el cuadrado seleccionado. Dichos recuentos se iban anotando sobre fotografías de cada ala (Figura 3).

En aquellos sectores donde resultó evidente que había habido una pérdida masiva de escamas no se llevó a cabo el recuento. Esto sólo sucedió en 23 sectores (las casillas en blanco del anexo A), sobre un total de 368 (92 sectores de 4 ejemplares). Asimismo, para minimizar errores causados por imprecisiones asociadas al recuento, cada sector se contó dos veces por el mismo observador.

2.2. SUPERFICIES Y ESTIMAS DEL NÚMERO TOTAL DE ESCAMAS

Conocida la densidad (número de escamas por unidad de superficie) según la metodología descrita en el apartado anterior, con el fin de poder estimar el número total de escamas de cada ejemplar, se evaluó la superficie de cada uno de los sectores. Para ello se dispusieron fotografías ampliadas de cada ala sobre una hoja de papel milimetrado delimitando los sectores. La superficie total del ala, así como el porcentaje atribuible a cada sector, se estimó contando el número de milímetros cuadrados que ocupaba cada uno, agrupándolos en rectángulos mayores y aplicando luego el correspondiente factor de escala (Figura 4). No se apreciaron diferencias entre la cara dorsal/ventral, ni entre izquierda/derecha.

Conocidas tanto la superficie de cada sector como su densidad de escamas, se calculó el número total de escamas de cada sector. Para los 23 sectores de los que se carecía de recuentos (de un total de 368), su densidad fue estimada a partir de la de los sectores adyacentes, calculando una media ponderada según la longitud de la línea de separación que compartían. Finalmente, sumando todos los sectores, se obtuvo la cifra total de escamas de cada ejemplar.

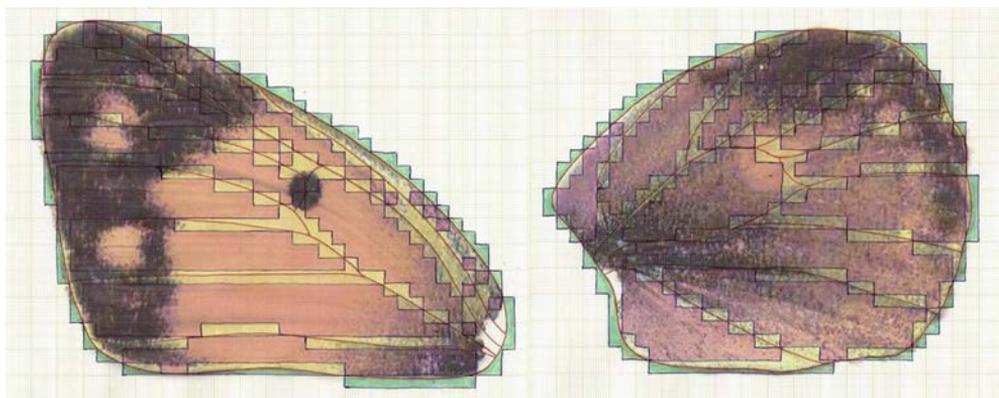


Figura 4. Izquierda: mapa de los rectángulos formados a partir de los milímetros cuadrados para el cálculo de la superficie de los 12 sectores de la cara dorsal del ala anterior izquierda (cara A). La superficie rosácea corresponde al área exclusiva de cada sector. La amarilla recorre las fronteras entre sectores, lo que requirió repartir la superficie en ambos sectores afectados. La verde determina aquellas cuadrículas que delimitan el borde alar, por lo que se sumó solo parcialmente la superficie correspondiente. Derecha: lo mismo para los 11 sectores de la cara dorsal del ala posterior derecha (cara D).

2.3. ANÁLISIS DE DATOS

Todos los análisis estadísticos se han llevado a cabo mediante el paquete R (R development, Core Team, 2014). Para los análisis de la varianza, y con el fin de no tener que trabajar con diseños no equilibrados, se omitieron los sectores para los cuales faltaba algún dato, es decir, se trabajó únicamente con los sectores con datos para todas las superficies de todos los ejemplares (sectores 3 a 10 y 14 a 23). En primer lugar, se testó el efecto del observador, a través de un modelo lineal con la densidad de escamas como variable dependiente, y que incluía como factores fijos el número de sector (3 a 10 en alas anteriores y 14 a 23 en las posteriores), el lado del ala (izquierda o derecha), la cara (dorsal o ventral) y la longitud del individuo, y como factor aleatorio el observador. Se utilizó el paquete LME4 (Bates *et al.*, 2015), con la función LMER, y se trabajó independientemente con las alas posteriores y con las anteriores.

Una vez descartado el efecto del observador (ver apartado de resultados), se estudió la contribución de cada uno de los factores fijos (variables independientes) arriba mencionados a la variabilidad total, estimada mediante la suma de cuadrados atribuida a cada uno de ellos, que se calculó mediante la función LM (Bates *et al.*, 2015), de nuevo por separado para las alas anteriores y las posteriores.

Finalmente, y para comparar la densidad de escamas entre las alas anteriores y posteriores, dado que los sectores de unas y otras no son equivalentes, se usó la función LMER, y se contrastaron dos modelos, ambos con la densidad de escamas como variable dependiente. En el primero se consideraron variables independientes (factores fijos) la posición (anterior o posterior), el lado (izquierdo o derecho) y la cara (dorsal o ventral), así como el sector (3 a 10 en alas anteriores y 14 a 23 en las posteriores) como factor aleatorio. El segundo fue idéntico, pero omitiendo la variable independiente "posición". Los dos modelos se compararon mediante la razón de verosimilitud entre ambos, evaluada con una ji-cuadrado.

3. RESULTADOS

3.1. DENSIDAD DE ESCAMAS

3.1.1 INFLUENCIA DEL OBSERVADOR

Las diferencias entre los distintos observadores que intervinieron en el recuento de escamas es muy reducida y su contribución a la variabilidad total de los datos de densidad de escamas, inferior al 0,01 %, es despreciable si la comparamos con la variabilidad explicada por otros factores, tanto en las alas anteriores como en las posteriores. El paquete LMER no da valores de probabilidad de error al rechazar la

hipótesis nula (no influencia del observador), pero con estos bajísimos porcentajes consideramos innecesario tener en cuenta este factor.

3.1.2 VARIABILIDAD EN LAS ALAS ANTERIORES

De las distintas fuentes de variabilidad analizadas para las alas anteriores, tres de ellas afectan de manera significativa a la densidad de escamas: lateralidad (izquierda/derecha), cara (dorsal/ventral) y sector (3 a 10). Solo una (longitud del ala) no parece aportar variabilidad (Tabla I). La variabilidad entre distintos sectores es la mayor entre todas las fuentes consideradas (casi un 55%), mientras que las otras dos explican porcentajes relativamente modestos (entre el 2 y el 5%). Hay que destacar que casi un 38% de la variabilidad total no resulta explicada por ninguno de los factores considerados (Tabla I).

FACTORES FIJOS (variables independientes)	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	p	% DE LA VARIANZA
DORSAL - VENTRAL	1	9789	0.00009	2.44%
IZQUIERDA - DERECHA	1	21701	< 0.00001	5.42%
SECTORES	7	21855	< 0.00001	54.58%
LONGITUD DEL ALA	1	112	0.67	0.03%
ERROR (varianza residual)	245	150243	-	37.53%

Tabla I. Fuentes de variabilidad para la densidad de escamas en las alas anteriores. Resultados del análisis de la varianza de los valores de densidad de escamas (variable dependiente) en las alas anteriores, según los factores fijos (variables independientes) indicados. Se señalan los grados de libertad, la suma de cuadrados y la probabilidad de error (p) al rechazar la hipótesis nula de no-efecto de cada variable independiente, así como el porcentaje de varianza del total explicado por cada una de ellas.

Los sectores 3, 4 y 5, que son los más próximos al borde costal del ala, son los que presentan densidades más elevadas, mientras que 6 y 7 (los más alejados presentan las más bajas (Figura 5).

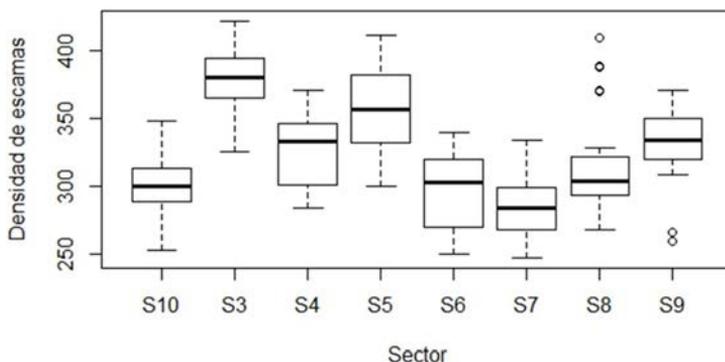


Figura 5. Representación box-whisker de los valores de densidad de los diferentes sectores de las alas anteriores. Trazo horizontal: mediana; límites superior e inferior de la caja: valores de los cuartiles superior e inferior; límites del trazo vertical: valores máximo y mínimo, excluidos los valores fuera de rango; puntos sueltos: valores fuera de rango (outliers). En abscisas: sectores. En ordenadas: escamas por mm².

Los patrones de variación entre sectores se repiten entre individuos y entre las dos caras de las alas, como lo demuestra la elevada correlación entre los valores de densidad entre sectores homólogos dorsales y ventrales (Figura 6). La densidad de escamas es algo superior en el ala izquierda y en la cara dorsal, pero, como se ha dicho, la contribución de estos factores a la variabilidad total es reducida (Tabla I).

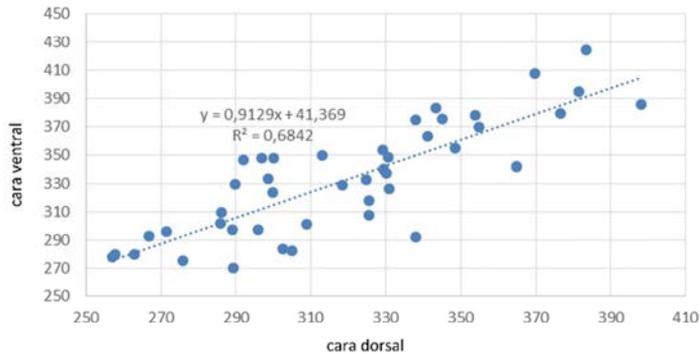


Figura 6. Correlación entre las densidades de los sectores homólogos dorsales (abscisas) y ventrales (ordenadas) de las alas anteriores de los cuatro ejemplares estudiados. Las unidades son número de escamas por mm². Significación estadística: $p < 0,001$

3.1.3 VARIABILIDAD EN LAS ALAS POSTERIORES

En las alas posteriores (tabla II), la importancia de los distintos factores difiere de la estimada para las anteriores. Así, de las fuentes de variabilidad analizadas, las dos más importantes son la cara (dorsal/ventral), que explica un 28,7% de la varianza, y la longitud alar, que explica un 15,4%. Curiosamente la variabilidad entre sectores aporta solo el 10,3% aunque la diferencia de densidad de escamas entre sectores de las alas posteriores indica una destacada heterogeneidad (Figura 7), mayor sin duda que en los sectores de las anteriores y sin ningún patrón aparente, como se desprende de la mayor suma de cuadrados (Tabla I, Tabla II), así como de la amplitud en el intervalo de valores (de 210 a 441 escamas por mm²). La lateralidad (izquierda/derecha) sólo explica un 1%.

FACTORES FIJOS (variables independientes)	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	p	% DE LA VARIANZA
DORSAL - VENTRAL	1	147104	< 0.00001	28.7%
IZQUIERDA - DERECHA	1	5520	0.007	1.0%
SECTORES	9	52777	< 0.00001	10.3%
LONGITUD DEL ALA	3	78678	< 0.00001	15.4%
ERROR (varianza residual)	304	228469	-	44.6%

Tabla II. Fuentes de variabilidad para la densidad de escamas en las alas posteriores. Resultados del análisis de la varianza de los valores de densidad de escamas (variable dependiente) en las alas posteriores, según los factores fijos (variables independientes) indicados. Se señalan los grados de libertad, la suma de cuadrados y la probabilidad de error (p) al rechazar la hipótesis nula de no efecto de cada variable independiente, así como el porcentaje de varianza del total explicado por cada una de ellas.

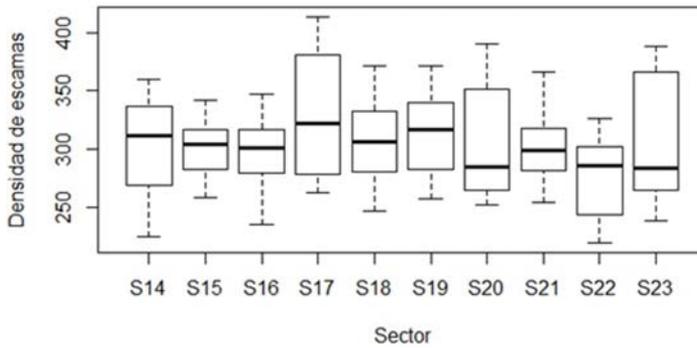


Figura 7. Representación box-whisker (ver detalles en el pie de la Figura 5) de los valores de densidad hallados para los diferentes sectores de las alas posteriores. En abscisas se indican los sectores. En ordenadas: escamas por mm².

La densidad de escamas es significativamente superior (casi un 19%, Figura 8) en la cara ventral que en la dorsal, al revés de lo que sucedía en las alas anteriores.

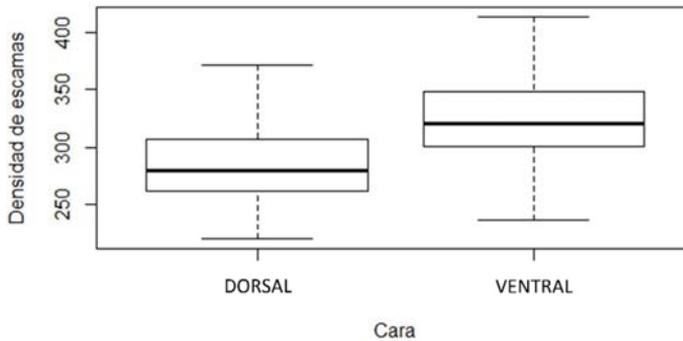


Figura 8. Representación box-whisker (ver detalles en el pie de la Figura 5) de las medias de los valores de densidad hallados para todos los sectores de las cuatro caras de las alas posteriores.

3.1.4 COMPARACIÓN ENTRE ALAS ANTERIORES Y POSTERIORES

La comparación entre la densidad de escamas de las alas anteriores y la de las posteriores indica valores cerca de un 6% superiores en las primeras, si bien la significación estadística de esta diferencia es sólo marginal ($p=0,061$; tabla III).

	GRADOS DE LIBERTAD	BIC	LOG VEROSIMILITUD	Jl- CUADRADO	p
MODELO II	6	5647.5	-2804.7	3.5092	0.061
MODELO I	7	5650.3	-2802.9		

Tabla III. Comparación entre dos modelos predictivos de la densidad de escamas. En el modelo I se consideran variables independientes (factores fijos), la posición (anterior o posterior), la lateralidad (izquierdo o derecho) y la cara (dorsal o ventral), así como el sector (3 a 10 en alas anteriores y 14 a 23 en las posteriores) como factor aleatorio. El modelo II es idéntico, pero omitiendo la variable independiente "posición". Se dan los grados de libertad, el criterio de información bayesiano (BIC), el logaritmo de la razón de verosimilitud, el valor de la ji-cuadrado y la probabilidad de error al rechazar la hipótesis nula que ambos modelos expliquen el mismo porcentaje de varianza.

La longitud alar de los individuos no influye, como variable cualitativa, sobre la densidad de escamas (Tablas I y II), ni tampoco como variable cuantitativa (correlación entre densidad media y tamaño alar no significativa; ver Figura 9).

En el Anexo A se recogen los datos pormenorizados de densidad de escamas.

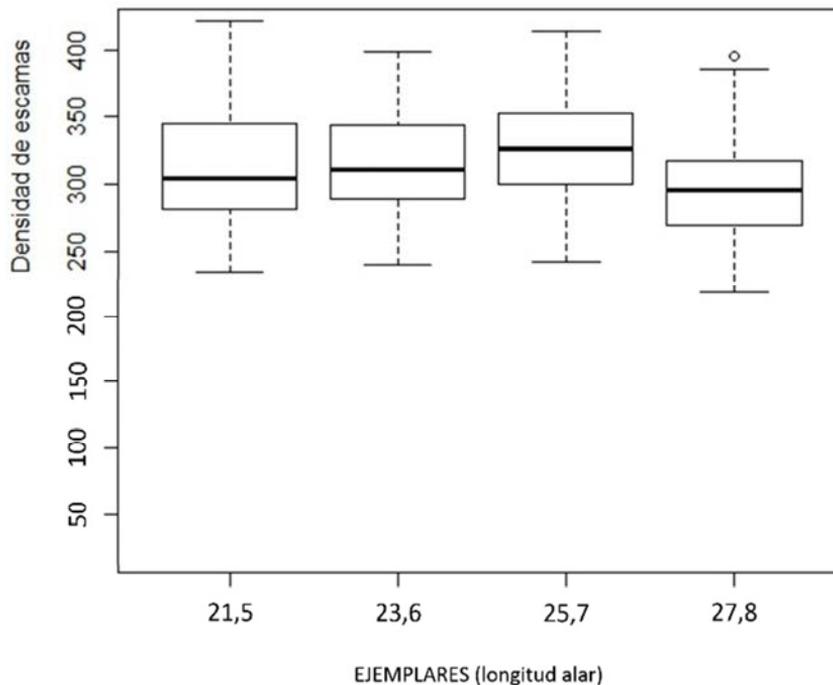


Figura 9. Representación box-whisker (ver detalles en pie de Figura 5) de los valores medios de densidad (todos los sectores de todas las alas promediados) para cada uno de los cuatro individuos.

3.2. NÚMERO TOTAL DE ESCAMAS

La superficie de un ala (una cara) de los ejemplares de *C. crocea* estudiados oscila entre los 177 y los 297 mm² en las alas anteriores y entre 165 y 276 mm² en las posteriores (Tabla IV), según el tamaño del ejemplar. Los tamaños de los diferentes sectores son bastante variables. Así, en las alas anteriores el de mayor tamaño (sector 8) tiene una superficie más de once veces mayor que el de menor tamaño (sector 2), mientras que esta relación mayor/menor apenas alcanza el triple en las posteriores.

Combinando las superficies indicadas en la Tabla IV con las correspondientes densidades de escamas (Anexo I), obtenemos los valores totales de escamas, que oscilan entre las 430.854 del ejemplar de menor tamaño y las 675.514 del mayor (ver anexo B). A partir de estos valores, se puede calcular la media global de densidades de escamas dividiendo el número total de escamas de cada ejemplar por su superficie alar total, lo que da valores de 314,0, 314,4, 324,5 y 294,7 escamas mm⁻² (ordenadas

para los ejemplares de menor a mayor) y un valor medio de 311,9 + 12,5 escamas mm².

			SUPERFICIE DEL ALA ANTERIOR POR SECTORES (mm ²)											
			Número de sector											
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
			% de superficie de cada sector											
Ejemplar	Longitud	Superficie total del ala												
1	21.5 mm	177 mm ²	7.3	3.0	7.3	13.5	15.6	17.5	22.1	33.8	19.8	18.8	8.5	9.9
2	23.6 mm	213 mm ²	8.7	3.6	8.7	16.2	18.7	21.1	26.6	40.7	23.9	22.6	10.2	11.9
3	25.7 mm	254 mm ²	10.4	4.3	10.4	19.3	22.4	25.1	31.8	48.5	28.4	26.9	12.2	14.2
4	27.8 mm	297 mm ²	12.2	5.0	12.2	22.6	26.1	29.4	37.1	56.7	33.3	31.5	14.3	16.6

			SUPERFICIE DEL ALA POSTERIOR POR SECTORES (mm ²)										
			Número de sector										
			13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
			% de superficie de cada sector										
Ejemplar	Longitud	Superficie total del ala											
1	21.5 mm	165 mm ²	8.3	16.2	12.5	8.4	9.9	11.9	18.6	22.8	24.6	15.3	16.5
2	23.6 mm	198 mm ²	9.9	19.4	15.0	10.1	11.9	14.3	22.4	27.3	29.5	18.4	19.8
3	25.7 mm	236 mm ²	11.8	23.1	17.9	12.0	14.2	17.0	26.7	32.6	35.2	21.9	23.6
4	27.8 mm	276 mm ²	13.8	27.0	21.0	14.1	16.6	19.9	31.2	38.1	41.1	25.7	27.6

Tabla IV. Superficies alares. Superficie (en mm²) de cada sector de las alas (anteriores arriba y posteriores abajo) en cada uno de los cuatro ejemplares estudiados. Cada uno se caracteriza por la longitud de su ala anterior (de 21,5 a 27,8 mm, segunda columna) como medida del tamaño del ejemplar. En la tercera columna se indica la superficie total del ala (en mm²) según sea anterior o posterior (primera y segunda tabla). En la primera hilera se indica el n^o del sector y en la segunda, el porcentaje promedio de cada sector con respecto al total del ala.

Finalmente, y como es lógico, el número total de escamas de un ejemplar está relacionado con su superficie alar, y por lo tanto con su tamaño, según una relación muy próxima a la isometría (Figura 10).

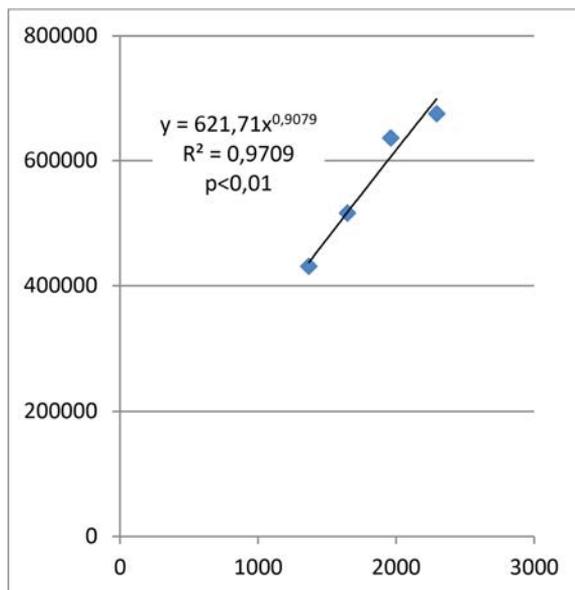


Figura 10. Número total de escamas de cada uno de los cuatro ejemplares en función de su superficie alar, y ajuste de la correspondiente ecuación alométrica.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El recubrimiento de escamas de las alas de los lepidópteros, o al menos de nuestra especie modelo (*Colias crocea*), es un mosaico relativamente irregular. El número de escamas por unidad de superficie (densidad) se distribuye de manera heterogénea y varía según los sectores (espacios delimitados por venas), la cara del ala y el lado de inserción. Alas anteriores y posteriores presentan una densidad similar, pero los patrones de variación difieren entre ambas. Esto discrepa del punto de vista comúnmente aceptado sobre la uniformidad del recubrimiento de escamas, punto de vista tal vez basado en la alineación regular de escamas sobre el ala. La generalización de nuestros resultados, no obstante, debe hacerse con cautela, dado el reducido tamaño muestral con el que se ha trabajado. Por otro lado, la varianza residual permanece alta en cualquier análisis, sugiriendo que otros factores no considerados pueden estar operando de manera efectiva.

En las alas anteriores, la mayor parte de la variabilidad de la densidad de escamas la explican las diferencias entre sectores. Así, a lo largo del termen del ala, y de la parte anterior (apical) hacia la posterior (tornus), se detecta una cierta tendencia no homogénea a disminuir la densidad de los sectores del 3 al 7, excepto el 5 (Figura 5). Asimismo, el ala derecha tiene mayor densidad que la izquierda, aunque las diferencias no superan el 10%, por lo que se puede hablar de una razonable simetría bilateral. Por otra parte, las densidades de los sectores de las caras superiores se corresponden bien con las de los inferiores.

En las alas posteriores, por el contrario, hallamos una marcada diferencia entre caras, con la densidad de la cara ventral casi un 19% superior a la de la cara dorsal, y se pierde la correspondencia entre los sectores de las caras dorsales y sus homólogos de las ventrales.

Finalmente, el único factor que no influye en absoluto en la densidad es la longitud alar, es decir, que la densidad de las escamas no varía en función de la envergadura del ejemplar.

Las diferencias en los patrones de distribución de escamas entre las alas anteriores y las posteriores pueden ser debidas a las distintas funciones biológicas de una y otras, como ya se refleja en las diversas morfologías y en las distintas subdivisiones en sectores. Así, la cara ventral de las alas posteriores es la más expuesta de todas, ya que en posición de reposo los papilionoideos pliegan las alas verticalmente y muestran solo la cara ventral del ala posterior más una pequeña cuña distal del ala anterior, más expuesta hacia el ápice que hacia el tornus. Curiosamente los sectores anteriores distales muestran mayor número de escamas que los sectores posteriores. Una mayor proliferación de escamas en las caras ventrales de las alas posteriores y en los sectores expuestos de las anteriores aseguraría un patrón más robusto, amortiguando los efectos de la pérdida de escamas y manteniendo así las funciones de aposema-

tismo, distracción y cripsis. En el caso concreto de nuestra especie modelo, hay que recordar que la cara ventral posterior de *C. crocea* es de un predominante tono verdoso amarillento -que se camufla muy bien entre la hojarasca- con un par de manchas sub-circulares asimétricas de color blanco bordeadas de marrón que se pueden interpretar como disruptivas, pero con un posible efecto “ocelo de advertencia” para los depredadores. Esta cara tiene pues un importante papel en la supervivencia, y por lo tanto en la fitness, de los individuos de la especie.

Los valores presentados en este artículo permiten una aproximación al orden de magnitud de las cifras totales de escamas de cobertura en las alas de los papilionoides. En el caso de *C. crocea*, considerando una longitud alar media de 23,7 mm (entre 23,9 y 23,5 mm, según García-Barros *et al.* 2013 y Masó *et al.* en preparación, Capítulo 5, respectivamente), el número de escamas sería de unas 520.000. El hecho de que los cuatro ejemplares estudiados fueran hembras no introduce ningún sesgo, puesto que Masó *et al.* (en preparación; Capítulo 4) demuestran que el sexo no influye en la densidad de escamas. En consecuencia, con la única limitación de conocer los datos para tan solo 4 ejemplares, parece razonable atribuir un valor de medio millón de escamas para un ejemplar de tamaño medio. A manera de ejercicio especulativo, y suponiendo que las densidades halladas fueran generalizables a otras especies y grupos, podemos intentar estimar un número máximo, teniendo en cuenta la especie conocida de mayor tamaño (*Attacus atlas* Linnaeus, 1758), cuya superficie alar puede acercarse a los 100.000 mm². Teniendo además en cuenta que Simonsen & Kristensen (2002) evidenciaron que había una correlación positiva entre longitud alar y tamaño de las escamas trabajando con ejemplares de diversas especies, y aplicando su curva de regresión, es razonable suponer que las escamas de *A. atlas* podrían ser un 30% más largas que las de *C. crocea*. Todo ello nos llevaría a una estima cercana a los 25 millones de escamas (o unos 20 millones si las escamas fuesen más de un 30% más largas). Este valor, meramente orientativo, es en todo caso muy superior a la cifra de 1,5 millones que indica De la Torre (1946) para *Morpho* Fabricius, 1807, un género de tamaño cercano a *A. atlas*.

Finalmente, de la comparación de densidades de escamas entre los cuatro individuos se desprende que dicha densidad es independiente del tamaño. Las diferencias entre individuos (que son de tamaños distintos) no son significativas para las alas anteriores, y sí lo son para las posteriores, aunque no hay relación directa y monótona entre tamaño y densidad. Por lo tanto, y al menos dentro de una especie, las mariposas grandes no tienen escamas más grandes, sino más escamas. Lo mismo puede deducirse de la relación prácticamente isométrica entre número total de escamas y tamaño. Esta constatación es importante, ya que en otros estudios comparamos el número de escamas de especies distintas. Sin embargo, los insectos son animales con tamaños distribuidos en varios órdenes de magnitud; los lepidópteros no son una excepción. El número de escamas es dependiente del número de células dispuestas a expresarlas y se sabe además que el control del tamaño corporal en los insectos no es simplemente el resultado del tamaño celular o del número de células (Nijhout,

2003). Mantener la linealidad en todo el recorrido de tamaños y formas podría ser mucho más complicado de lo que hasta ahora hemos explorado.

Otra conclusión a que se llega con los resultados de ese estudio es la cuota-parte que corresponde a cada escama en el recubrimiento de las alas. Es decir, qué espacio de la superficie alar cubre proporcionalmente cada escama, que se calcula dividiendo el área completa de las ocho caras por el número total de escamas. El resultado es aproximadamente de 3.180 micras cuadradas. Esta no es la superficie real de cada escama. Las escamas están ligeramente inclinadas y solapadas cada una parcialmente con otras dos escamas como mínimo. La superficie real podría llegar a ser tres veces esta superficie pero en cualquier caso esta sería la superficie funcional y efectiva de una escama media.

En definitiva, nuestros datos demuestran la existencia de una notable heterogeneidad intraespecífica en la densidad de escamas de *C. crocea*, constatación que rompe con algunas ideas anteriores y abre algunos interrogantes sobre cómo relacionar los patrones puestos de manifiesto y la fitness de los individuos. Asimismo, y siempre a escala intraespecífica, hemos puesto de manifiesto una falta de correlación entre densidad de escamas y tamaño, lo cual sugiere que individuos de distintos tamaños tienen densidades similares, y lo que cambia es el número total de escamas. Ello puede tener consecuencias evolutivas que se examinarán en los siguientes capítulos de la tesis. Desde luego, sería del máximo interés evaluar hasta qué punto estas conclusiones son generalizables a todos los lepidópteros. Para ello, y dada la laboriosidad de los recuentos efectuados aquí, sería muy recomendable recurrir a procedimientos automatizados de análisis de imagen.

5. BIBLIOGRAFÍA

- AYMONE, A. C. B., V. L. S. VALENTE & A. M. DE ARAÚJO 2013. Ultrastructure and morphogenesis of the wing scales in *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae): What silvery/brownish surfaces can tell us about the development of color patterning? *Arthropod Structure & Development*, 42: 349-359.
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER & S. WALKER 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. (doi: 10.18637/jss.v067.i01).
- CHO, E. H. & H. F. NIJHOUT 2013. Development of polyploidy of scale-building cells in the wings of *Manduca sexta*. *Arthropod Structure & Development*, 42: 37-46.
- CORE TEAM, R 2014: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org/>).
- DE LA TORRE, S. L. 1946. Notas sobre las escamas de los lepidópteros. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural*, 18 (1): 107-127.
- DINCÁ V., S. MONTAGUD, G. TALAVERA, J. HERNÁNDEZ-ROLDÁN, M. L. MUNGUIRA, E. GARCÍA-BARROS, P. HEBERT & R. VILA 2015. DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. *Scientific Reports*, 5: 12395.
- GARCÍA-BARROS, E. 1999. Filogenia y evolución de Lepidoptera. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 26: 475-483.

- GARCÍA-BARROS, E. & M. MENEGUZ 2012. Estructura de las escamas ventrales de las alas de *Coenonympha Hübner*, [1819], con especial referencia a *C. pamphilus* (L., 1758) y su morfotipo *lyllus* (Esper, 1805) (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 40(159): 279-293.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, C. STEFANESCU & A. VIVES MORENO 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. In: Fauna Ibérica, vol. 37. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1.213 pp.
- GRODNITSKY, L. & M. V. KOZLOV 1989. The structural and functional organisation of wing scale covering of butterflies and moths (Papilionida – Lepidoptera). *Uspechi sovremennoj biologii*, 107(3): 446-457 (en idioma ruso).
- HEINRICH, B. 1993. *The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlín.
- JANSSEN, J. M., A. MONTEIRO & P. M. BRAKEFIELD 2001. Correlations between scale structure and pigmentation in butterfly wings. *Evolution & Development*, 3:6, 415-423.
- KRISTENSEN, N. P. 1998. *Systematics, evolution and Biogeography*. In: The Lepidoptera, I. Handbuch der Zoologie, IV, 35. Berlín.
- KRISTENSEN, N.P. & SIMONSEN, T.J. 2003. *Hairs' and scales*. In (editor) Kristensen, Handbook of Zoology, 4, Arthropoda: Insecta, Part 36: Lepidoptera, Moths and Butterflies, vol. 2: Morphology, Physiology, and Development. De Gruyter, Berlín, pp.: 9-22.
- MAGURRÁN, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, 215 pp.
- MARGALEF, R. 1998. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- MASÓ, A. & M. PIJOAN 1997. *Observar mariposas*. Editorial Planeta, Barcelona, 320 pp.
- MASÓ, A., J. BAIXERAS & J. ROMERO (en preparación; Capítulo 4). *Influencia del tamaño alar en el número de escamas de diversas especies, géneros y subfamilias de Papilionoidea* (Hexapoda: Lepidoptera).
- MASÓ, A., J. BAIXERAS, J. ROMERO & J. M. OLLER (en preparación; Capítulo 5). *Biometría alar y generación de nuevas especies por duplicación celular en los Papilionoidea del Paleártico occidental* (Hexapoda: Lepidoptera).
- MONTEIRO, A., B. CHEN, L. C. SCOTT, L. VEDDER, H. J. PRIJS, A. BELICHA-VILLANUEVA & P. M. BRAKEFIELD 2007. The combined effect of two mutations that alter serially homologous color pattern elements on the fore and hindwings of a butterfly. *BMC Genetics*, 8: 22 (doi: 10.1186/1471-2156-8-22).
- MONTEIRO, A., G. GLASER, S. STOCKSLAGER, N. GLANSDORP & D. RAMOS 2006. Comparative insights into questions of lepidopteran wing pattern homology. *BioMed Central*, 6: 52 (doi:10.1186/1471-213X-6-52).
- NIJHOUT, H. F. 1982. Patrones de coloración de las mariposas diurnas y nocturnas. *Investigación y Ciencia (Scientific American)*, 64: 70-81.
- NIJHOUT, H. F. 1994. Symmetry systems and compartments in Lepidopteran wings: the evolution of a patterning mechanism. *Development (Supplement)* 1994: 225-233.
- NIJHOUT, H. F. 2001. *Origin of butterfly wing patterns*. Cap. 22: 511-529.
- NIJHOUT, H. F. 2003. *The control of body size in insects*. *Developmental Biology* 261:1-9.
- REGIER, J.C., C. MITTER, A. ZWICK, A. L. BAZINET, M. P. CUMMINGS, A. Y. KAWAHARA, J. C. SOHN, D. J. ZWICKL, S. CHO, D. R. DAVIS, J. BAIXERAS, J. BROWN, C. PARR, S. WELLER, D. C. LEES & K. T. MITTE 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the Insect Order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE*, 8 (3): 58568.
- SCOBLE, M. J. 1992. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press. Oxford. 420 pp.
- SEKIMURA, T., A. MADZVAMUSE, A. J. WATHEN & P. K. MAINI 2000. A model for colour pattern formation in the butterfly wing of *Papilio dardanus*. *Proceedings of The Royal Society of London B (Biological Sciences)*, 267: 851-859.
- SIMONSEN, T. J. & N. P. KRISTENSEN 2002. Scale length / wing length correlation in Lepidoptera (Insecta). *Journal of Natural History*, 2002: 1-7.

6. AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramon Margalef, catedrático de Ecología de la Universitat de Barcelona (UB), que nos acogió en su departamento desde el principio (1974) y que dirigió la tesis doctoral del primer autor (de la que este artículo forma parte) los primeros años, que fueron la mayoría, inspirando y sugiriendo todos los temas y enfoques de la misma, y en concreto el de este artículo. Después de su fallecimiento, codirigieron la tesis los coautores de este artículo.

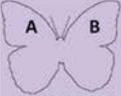
En el recuento de las escamas ha colaborado activamente Guillermo Fernández Alfaró. En la confección de este artículo me ha ayudado mi familia más próxima: Elizabeth, Boris y de forma muy especial Yuri. En distintos aspectos del artículo: Manuel Pijoan y varios compañeros de la Societat Catalana de Lepidopterologia. En el asesoramiento general: los doctores Roger Vila, Miguel López Munguira, José Martín Cano, Jordi Pagés, Constantí Stefanescu y muy especialmente Enrique García-Barros.



Argema mittrei, satúrnido endémico de Madagascar, cuyo macho (en la foto) posee las colas más largas conocidas en los lepidópteros.

ANEXO A. DENSIDADES DE LOS SECTORES

Se indican los recuentos de 1 mm² (por tanto, las densidades) de cada uno de los 23 sectores distintos (doble recuento y su media) distinguiendo las alas anteriores de las posteriores. Se distinguen las cuatro caras dorsales y las cuatro ventrales como se indica en las siluetas, todo ello para los cuatro ejemplares cuya longitud alar se señala. Se indican las medias parciales y totales de cada cara, sector, ejemplar, etc. Incluye un resumen de las medias de los distintos sectores, caras, etc. de las alas de los cuatro ejemplares, distinguiendo las alas anteriores de las posteriores de cada uno y de todos, y con cifras globales.

		Long. ala	21.5										TOT				
		SECTOR	3	4	5	6	7	8	9	10							
ANTERIORES	 cara DORSAL	A	417	364	353	304	282	297	323	279							
			422	371	328	299	270	314	320	273							
			420	368	341	302	276	306	322	276				326			
		B	377	288	371	251	253	297	340	253							
			377	301	408	250	247	293	340	263							
			377	295	390	251	250	295	340	258				307			
			398	331	365	276	263	300	331	267				316			
			377	319	300	288	267	293	365	292							
			371	305	314	278	275	298	346	296							
			374	312	307	283	271	296	356	294				312			
 cara VENTRAL	W	398	335	379	269	292	409	326	295								
		395	345	373	265	286	389	355	288								
		397	340	376	267	289	399	341	292				337				
	X	385	326	342	275	280	347	348	293								
		385	326	342	275	280	347	348	293				324				
			23.6														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT		
A			340	382	391	351	349	311	299	312	334	329	269	317			
			335	380	390	344	340	309	311	301	333	327	265	314			
			338	381	391	348	345	310	305	307	334	328	267	316		331	
B			340	359	365	290	355	266	276	292	317	348	250	304			
			337	358	361	289	350	259	272	290	315	348	247	301			
			339	359	363	290	353	263	274	291	316	348	249	303		312	
			338	370	377	319	349	286	290	299	325	338	258	309		321	
W			373	418	380	322	323	302	255	298	360	289	278	300			
			370	411	373	320	321	300	251	293	351	285	277	297			
			372	415	377	321	322	301	253	296	356	287	278	299		323	
X			379	401	382	340	388	319	288	371	311	299	280	302			
			377	398	380	333	385	316	286	370	308	294	283	305			
			378	400	381	337	387	318	287	371	310	297	282	304		337	
			375	407	379	329	354	309	270	333	333	292	280	301		330	
			25.7														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT		
A			351	390	393	355	349	329	313	322	338	335	277	331			
			354	393	399	366	350	333	320	322	340	339	280	333			
			353	392	396	361	350	331	317	322	339	337	279	332		342	
B			355	373	366	297	359	268	288	301	318	313	263	317			
			356	378	368	300	362	270	289	307	321	315	266	321			
			356	376	367	299	361	269	289	304	320	314	265	319		320	
			354	384	382	330	355	300	303	313	329	326	272	326		331	
W			370	432	388	329	331	317	266	311	370	300	298	311			
			373	435	389	333	334	320	265	310	371	305	304	318			
			372	434	389	331	333	319	266	311	371	303	301	315		337	
X			381	414	399	348	402	329	300	388	334	311	290	319			
			387	416	402	349	411	329	304	389	337	313	291	323			
			384	415	401	349	407	329	302	389	336	312	291	321		353	
			378	424	395	340	370	324	284	350	353	307	296	318		345	
			27.8														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT		
A			324	364	339	306	373	302	282	297	323	311	257	302			
			331	359	336	300	368	315	270	314	320	309	257	308			
			328	362	338	303	371	309	276	306	322	310	257	305		315	
B			334	341	342	298	322	280	309	293	259	269					
			332	317	348	284	311	263	296	280	266	255					
			333	329	345	291	317	272	303	287	263	262			300		
			330	345	341	297	344	290	289	296	292	286	257	305		308	
W			337	396	395	343	386	327	334	328	351	295	282				
			325	382	381	345	376	317	321	311	361	311	284				
			331	389	388	344	381	322	328	320	356	303	283		340		
X			347	369	351	357	385	333	264	281	323	301	267	271			
			338	354	325	344	385	340	269	268	349	300	278	293			
			343	362	338	351	385	337	267	275	336	301	273	282		321	
			337	375	363	347	383	329	297	297	346	302	278	282		330	
															TOT DOR		
															319		TOT ANT
																	326
															TOT VEN		
															332		TOT W+X

		21.5													
		L. ala	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT	
POSTERIORES	cara DORSAL	C		302	275	239	270	269	261	255	289	302	270		312
		D		293	258	235	263	261	257	255	289	326	267		
				298	267	237	267	265	259	255	289	314	269		
			321	283	303	336	281	361	269	308	234	280			
			332	282	284	325	291	371	267	310	246	273			
			327	283	294	331	286	366	268	309	240	277	273		
		312	275	265	299	276	313	262	299	277	277	273		285	
cara VENTRAL	Y		435	304	304	336	373	322	319	340	342	296	348		338
	Z		425	319	306	322	369	327	314	345	334	301	345		
			430	312	305	329	371	325	317	343	338	299	347		
			430	349	304	280	393	350	316	363	307	284	370		
			425	360	314	299	407	340	317	363	299	281	360		
			428	355	309	290	400	345	317	363	303	283	365		
		429	333	307	309	386	335	317	353	321	291	356		339	

		23.6												
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT	
C		244	306	270	277	268	270	277	263	281	296	255		314
		241	300	266	275	265	270	276	261	279	292	252		
		243	303	268	276	267	270	277	262	280	294	254		
		290	328	288	310	312	302	349	270	299	241	272		
		287	320	282	309	308	299	341	270	296	240	270		
		289	324	285	310	310	301	345	270	298	241	271		
D		266	314	277	293	288	285	311	266	289	267	262		283
		444	317	314	339	378	332	328	344	344	313	367		
		438	314	311	332	377	330	325	343	342	311	365		
		441	316	313	336	378	331	327	344	343	312	366		
		436	351	305	292	399	358	318	360	301	288	372		
		429	348	304	290	397	355	317	357	298	288	370		
	433	350	305	291	398	357	318	359	300	288	371		342	
	437	333	309	313	388	344	322	351	321	300	369	344		344

		25.7												
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT	
C		209	242	333	278	279	277	281	260	293	311	259		319
		210	244	337	277	280	279	286	261	294	313	262		
		210	243	335	278	280	278	284	261	294	312	261		
		212	243	329	312	315	313	358	281	317	251	279		
		213	244	333	314	319	314	361	288	321	250	282		
		213	244	331	313	317	314	360	285	319	251	281		
D		211	243	333	295	298	296	322	273	306	281	271		284
		387	340	298	344	384	333	340	366	361	320	380		
		394	343	301	347	388	336	341	369	366	323	388		
		391	342	300	346	386	335	341	368	364	322	384		
		400	344	338	315	414	371	332	388	316	300	377		
		404	347	342	317	412	370	339	390	318	301	379		
	402	346	340	316	413	371	336	389	317	301	378		355	
	396	344	320	331	400	353	338	378	340	311	381	354		354

		27.8														
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT			
C		231	321	284	274	255	263	269	263	226	238			281	TOT DOR C+D 280	TOT POS 307
		225	318	279	264	247	258	272	272	219	243					
		228	320	282	269	251	261	271	268	223	241					
		227	311	311	271	300	308	252	283	254	260					
		226	310	317	277	302	296	258	282	240	260					
		227	311	314	274	301	302	255	283	247	260					
D		227	315	298	272	276	281	263	275	235	250			269		
		349	307	270	288	295	290	284	291	267	245	285				
		358	323	271	276	302	284	292	276	258	246	287				
		354	315	271	282	299	287	288	284	263	246	286				
		363	309	304	309	347	315	284	288	259	243	306				
		356	305	294	296	333	310	282	288	254	236	302				
	360	307	299	303	340	313	283	288	257	240	304		299			
	357	311	285	292	319	300	286	286	260	243	295	294		294		

CARA DORSAL
A+B+C+D
300

CARA VENTRAL
W+X+Y+Z
333

TOTAL
A+B+C+D+W+X+Y+Z
316

	21.5	23.6	25.7	27.8	
DORSAL	301	302	308	288	300
VENTRAL	332	337	349	312	333
TOTAL	316	320	328	300	316

ANEXO B. NÚMEROS ABSOLUTOS DE ESCAMAS

Combinando las superficies sectoriales con las correspondientes densidades de los recuentos iniciales (anexo A) obtenemos el número de escamas en valores absolutos. Aquí se recogen estas cifras de todos los sectores de cada ejemplar, además de las parciales de cada ala, cara, etc. y los valores totales de escamas de cada ejemplar.

Long. Alar	Total escamas
21.5	430854
23.6	516922
25.7	636028
27.8	675514

		Long. alar	21.5														
		SECTOR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT		
ANTERIORES	 cara DORSAL	A	2925	1264	3044	4944	5304	5283	6107	10328	6373	5178	2889	3370	57008		
		B	2540	1134	2736	3962	6067	4390	5531	9973	6740	4841	2583	3013	53509		
		W	2562	1125	2714	4197	4782	4959	5996	9990	7047	5516	2753	3211	54853		
		X	2743	1195	2877	4574	5857	4679	6394	13489	6750	5469	2846	3321	60193		
		225563															
		 cara VENTRAL															
			Long. alar	23.6													
			SECTOR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT	
			A	2947	1380	3410	5625	6457	6537	8121	12469	7956	7406	2730	3763	68801	
			B	2956	1298	3170	4686	6607	5535	7295	11839	7538	7857	2541	3608	64932	
			W	3244	1501	3288	5196	6036	6347	6736	12022	8481	6480	2837	3561	65729	
			X	3301	1447	3327	5447	7245	6695	7641	15073	7383	6694	2878	3620	70752	
270214																	
		Long. alar	25.7														
		SECTOR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT		
		A	3671	1690	4124	6959	7812	8323	10049	15622	9644	9073	3395	4722	85085		
		B	3702	1621	3822	5762	8058	6764	9160	14748	9089	8454	3225	4537	78944		
		W	3869	1872	4046	6390	7432	8009	8430	15064	10540	8145	3670	4473	81938		
		X	3999	1792	4171	6727	9086	8273	9589	18848	9544	8400	3542	4566	88537		
334504																	
		Long. alar	27.8														
		SECTOR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	TOT		
		A	3988	1825	4110	6839	9683	9071	10247	17330	10694	9759	3664	5073	92283		
		B	4055	1661	4201	6568	8272	7983	11230	16252	8732	8248	4248	4956	86408		
		W	4031	1964	4725	7765	9958	9468	12158	18124	11842	9539	4034	5272	98880		
		X	4171	1825	4116	7911	10062	9894	9894	15572	11177	9460	3885	4690	92657		
370228																	
		Long. Alar	21.5														
		SECTOR	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT			
		C	2409	4811	3342	1994	2638	3148	4829	5806	7105	4818	4430	45331			
		D	2615	5280	3543	2470	3272	3398	6824	6102	7597	3683	4562	49345			
		Y	3548	5037	3825	2769	3673	3855	5901	7799	8310	4580	5717	55013			
		Z	3527	5732	3875	2436	3960	4099	5901	8266	7449	4335	6023	55602			
205292																	
POSTERIORES	 cara DORSAL			Long. Alar	23.6												
				SECTOR	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT	
				C	2401	5879	4033	2787	3166	3849	6186	7159	8261	5414	5019	54154	
				D	2856	6287	4289	3125	3683	4284	7719	7377	8777	4429	5366	58192	
				Y	4366	6122	4703	3388	4485	4719	7305	9386	10119	5745	7247	67584	
				Z	4282	6782	4582	2939	4728	5082	7104	9796	8836	5303	7346	66779	
	246708																
			Long. Alar	25.7													
			SECTOR	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT		
			C	2472	5620	6009	3340	3958	4724	7560	8484	10321	6848	6148	65483		
			D	2508	5632	5937	3767	4489	5327	9587	9266	11217	5498	6620	69847		
			Y	4608	7898	5372	4158	5466	5684	9080	11969	12782	7056	9062	83136		
		Z	4744	7991	6098	3803	5848	6296	8947	12669	11147	6595	8921	83059			
301524																	
		Long. Alar	27.8														
		SECTOR	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	TOT			
		C	3188	6167	6702	3962	4455	4988	8124	10303	11001	5711	6638	71238			
		D	3229	6126	6513	4420	4537	5981	9419	9712	11618	6340	7176	75072			
		Y	4878	8520	5674	3969	4943	5703	8982	10798	10795	6301	7894	78458			
		Z	4961	8304	6272	4258	5630	6210	8826	10969	10548	6147	8390	80517			
305286																	

CAPÍTULO 4.

RELACIÓN ENTRE TAMAÑO ALAR Y NÚMERO DE ESCAMAS EN DIVERSAS ESPECIES, GÉNEROS Y SUBFAMILIAS DE PAPI- LIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera)

Albert Masó ^{1,*}

Joaquín Baixeras ²

Javier Romero ¹

¹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

² Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva
Universitat de València, c. Catedràtic José Beltrán 2, 46980 València

* Autor para correspondencia
natura@albertmaso.com

RESUMEN

Las escamas de las alas de los lepidópteros son un elemento fundamental en la biología y evolución de este grupo de insectos. Ahora bien, el número de estudios cuantitativos sobre la densidad de escamas y su posible importancia taxonómica y filogenética es bastante reducido. En el presente trabajo examinamos la relación entre el número de escamas y el tamaño alar, contando las escamas de la celda discal de 135 ejemplares de 27 especies de papilionoideos, y comparando los datos obtenidos con la longitud del ala.

Tomando los datos en conjunto, ambas variables, transformadas logarítmicamente, están correlacionadas positivamente, lo cual sugiere una relación alométrica entre ellas. La longitud alar explica una parte sustancial (superior al 60%) de la variabilidad del número de escamas de la celda discal, por lo que se deduce que la superficie alar tiene un valor predictivo sobre el número de escamas total. El número de escamas difiere también de manera significativa entre especies, géneros y subfamilias.

La influencia del tamaño sobre el número de escamas varía según la subfamilia de que se trate. En efecto, calculando separadamente para cada subfamilia la regresión

entre longitud alar y número de escamas de la celda discal (ambas variables transformadas logarítmicamente), y descartando a la subfamilia Papilioninae, en la cual la regresión no es significativa, se obtienen dos patrones diferentes: uno corresponde a las subfamilias con ejemplares pequeños (Nymphalinae, Pierinae, Lycaeninae y el género *Zerinthya*), que muestran una alometría positiva (coeficiente de regresión mayor que 2), mientras que el otro corresponde a las subfamilias de tamaño mediano-grande (Heliconiinae, Satyrinae y el género *Parnassius*), que muestran una alometría negativa (coeficiente de regresión menor que 2). Estos resultados indican, siquiera de manera indirecta, que el número de escamas en las alas de los papilionoideos es un carácter importante tanto desde el punto de vista funcional como filogenético.

Palabras clave: *Papilionoidea; longitud alar; número de escamas; celda discal; tamaño; superficie alar; alometría; filogenia.*

RESUM

RELACIÓ ENTRE MIDA ALAR I NOMBRE DE ESCATES EN DIVERSES ESPÈCIES, GÈNERES I SUBFAMÍLIES DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera)

Les escates de les ales dels lepidòpters són un element fonamental de la biologia i evolució d'aquest grup d'insectes. Ara bé, el nombre d'estudis quantitius sobre la densitat d'escates i la seva possible importància taxonòmica i filogenètica és força reduït. En el present treball examinem la relació entre el nombre d'escates i la mida alar, comptant les escates de la cel·la discal de 135 exemplars de 27 espècies de papilionoideus, i comparant les dades obtingudes amb la longitud de l'ala.

Prenent les dades en conjunt, les dues variables, transformades logarítmicament, estan correlacionades positivament, la qual cosa suggereix una relació al·lomètrica entre elles. La longitud alar explica una part substancial (superior al 60%) de la variabilitat del nombre d'escates de la cel·la discal, per la qual cosa es dedueix que la superfície alar té un valor predictiu sobre el nombre d'escates total. El nombre d'escates difereix també de manera significativa entre espècies, gèneres i subfamílies.

La influència de la mida sobre el nombre d'escates varia segons la subfamília de què es tracti. En efecte, calculant separatament per a cada subfamília la regressió entre longitud alar i nombre d'escates de la cel·la discal (totes dues variables transformades logarítmicament), i descartant a la subfamília Papilioninae en la qual la regressió no és significativa, s'obtenen dos patrons diferents: un correspon a les subfamílies amb exemplars petits (Nymphalinae, Pierinae, Lycaeninae i el gènere *Zerinthya*), que mostren una al·lometria positiva (coeficient de regressió més gran que 2), mentre que l'altre correspon a les subfamílies de mida mitjana-gran (Heliconiinae, Satyrinae i el gènere *Parnassius*), que mostren una al·lometria negativa (coeficient de regressió menor que 2). Aquests resultats indiquen, si més no de manera indirecta,

que el nombre d'escates a les ales dels papilionoideus és un caràcter important tant des del punt de vista funcional com filogenètic.

Paraules clau: *Papilionoidea; longitud alar; nombre d'escates; cel·la discal; mida; superfície alar; al·lometria; filogènia.*

RÉSUMÉ

RELATION ENTRE DIMENSION ALAIRE ET NOMBRE D'ÉCAILLES CHEZ DIFFÉRENTES ESPÈCES, GENRES ET SOUS-FAMILLES DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera)

Les écailles des ailes des lépidoptères sont un élément essentiel de la biologie et de l'évolution de ce groupe d'insectes. Cependant, les études quantitatives sur le nombre et densité d'écailles et sa possible signification taxonomique et phylogénétique sont assez rares. Dans cet article nous examinons la relation entre le nombre d'écailles et la dimension alaire, en comptant les écailles des cellules discales de 135 exemplaires de 27 espèces de Papilionoidea, et en comparant les données obtenues avec la longueur de l'aile.

Si l'on prend les données dans leur ensemble, les deux variables, transformées de façon logarithmique, sont positivement corrélées, ce qui suggère une relation allométrique entre elles. La longueur alaire explique une proportion importante (plus du 60%) de la variabilité du nombre d'écailles de la cellule discale, d'où s'ensuit que la surface alaire a une valeur prédictive pour le nombre total d'écailles. Le nombre d'écailles diffère également de manière significative entre les espèces, les genres et les sous-familles.

L'influence de la taille sur le nombre d'écailles varie selon la sous-famille concernée. En effet, si on calcule séparément pour chaque sous-famille la régression entre la longueur de l'aile et le nombre d'écailles de la cellule discale (toutes deux variables transformées de manière logarithmique), et on supprime la sous-famille Papilioninae, chez qui la régression n'est pas significative, on obtient deux modèles différents: l'un d'eux correspond aux sous-familles de petite taille (Nymphalinae, Pierinae, Lycaeninae et le genre *Zerinthya*), qui montrent une allométrie positive (coefficient de régression supérieur à 2), tandis que l'autre correspond à des sous-familles de taille de moyenne à grande (Heliconiinae, Satyrinae et le genre *Parnassius*), qui montrent une allométrie négative (coefficient de régression inférieur à 2). Ces résultats indiquent, ne serait-ce qu'indirectement, que le nombre d'écailles sur les ailes des Papilionoidea est un caractère important à la fois du point de vue fonctionnel et phylogénétique.

Mots-clés: *Papilionoidea; longueur alaire; nombre d'écailles; cellule discale; dimension; surface alaire; allométrie; phylogénie.*

ABSTRACT

RELATIONSHIP BETWEEN WING SIZE AND NUMBER OF SCALES IN VARIOUS SPECIES, GENUS AND SUBFAMILIES OF PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera)

The scales of the wings of Lepidoptera are an essential element of the biology and evolution of this group of insects. However, quantitative studies on the density of scales and their possible taxonomic and phylogenetic importance are scarce. We examine here the relationship between the number of scales (as the number of scales of the discal cell) and the wing size (wing length) in 135 specimens belonging to 27 species of papilionoids.

Taking the data as a whole, both variables, log-transformed, are positively correlated, which suggests an allometric relation between them. The wing length explains a substantial part (greater than 60%) of the variability of the number of scales of the discal cell, indicating that the wing surface has a predictive value on the total number of scales. The number of scales also differs significantly between species, genera and subfamilies.

The influence of size on the number of scales varies within and across species according to the subfamily examined. Indeed, by calculating separately for each subfamily the regression between the wing length and the number of scales of the discal cell (both variables transformed logarithmically), and discarding the subfamily Papilioninae, in which the regression is not significant, two different patterns emerge. On the one hand, the subfamilies with small specimens (Nymphalinae, Pierinae, Lycaeninae and the genus *Zerinthya*) show a positive allometry (regression coefficient greater than 2), while, on the other hand, the medium-large sized subfamilies (Heliconiinae, Satyrinae and the genus *Parnassius*) show a negative allometry (regression coefficient less than 2). These results indicate, even if indirectly, that the number of scales in the wings of the papilionoids is an important character from both functional and phylogenetic perspectives.

Keywords: *Papilionoidea; wing length; number of scales; discal cell; size; surface area; allometry; phylogeny.*

1. INTRODUCCIÓN

La presencia de escamas que recubren las alas es un rasgo característico de los lepidópteros. Atendiendo a su posición, se distinguen dos tipos fundamentales de escamas: las de cobertura (cover scales) y las subyacentes o de fondo (ground scales). Las escamas de cobertura son algo mayores, poseen pigmentos y forman una capa que recubre las subyacentes, apigmentadas y de menor tamaño (Kristensen & Simonsen, 2003; Cho & Nijhout, 2013). Las escamas desempeñan numerosas funciones, como

la protección frente al agua o la termorregulación (Heinrich, 1993). Asimismo, y al constituir la unidad básica que sirve para generar el diseño y coloración alares, también son importantes en funciones de defensa, cripsis, aposematismo y comunicación sexual, entre otras (Scoble, 1992; Nijhout, 1994). En el presente trabajo nos referiremos exclusivamente a las escamas de cobertura, a las que llamaremos simplemente “escamas” para simplificar.

Las escamas se disponen en hileras transversales aproximadamente paralelas sobre ambas superficies (dorsal y ventral) de la lámina membranosa que forma la base del ala y cada superficie tiene un desarrollo embrionario en dos dimensiones, sin interferirse (Sekimura *et al.*, 1999). Las venas delimitan espacios (llamados celdas) que están implicados en la expresión de los patrones alares (Nijhout, 1994). Estos patrones están altamente conservados a lo largo de millones de años de evolución, lo que los convierte en caracteres morfológicos importantes que ayudan a entender la filogenia de los lepidópteros, así como a caracterizar distintas unidades taxonómicas.

Por lo tanto, no es de extrañar que las escamas hayan sido objeto de estudio reiterado desde distintos puntos de vista, tales como su estructura, morfología, patrones de coloración, mecanismos genéticos implicados y variabilidad del tamaño (ver introducción en Masó *et al.*, en preparación; Capítulo 3). No obstante, existen otros aspectos menos explorados, como por ejemplo la forma en que se distribuyen las escamas en las alas con independencia de los patrones de coloración, la variabilidad de su distribución entre las celdas, su densidad o su número total (Dhungel & Otaki, 2014). Todos estos aspectos pueden tener interés para la confección de un “mapeo” general que determine cuantitativamente la estructura y distribución de la capa de escamas, así como para establecer las diferencias que hay entre especies, géneros u otras categorías taxonómicas. Por otra parte, la información sobre la forma en que se distribuye la densidad de escamas en las alas, la variabilidad en su abundancia (entre las celdas determinadas por las venas, entre caras o entre lados), o cómo varía su número total entre especies o dentro de una especie puede ayudar a explicar el valor adaptativo de la cobertura de escamas y su importancia en la evolución y filogenia de los papilionoideos. Sin embargo, todos estos temas, relacionados con la confección de un marco de trabajo cuantitativo sobre la estructura y distribución de las escamas, han sido poco abordados hasta ahora.

En un trabajo anterior (Masó *et al.*, en preparación; Capítulo 3) se examinó la variabilidad de la densidad de escamas dentro de una especie modelo (*Colias crocea* Geoffroy, 1785). Sus resultados ponen en cuestión la idea, bastante extendida en lepidopterología, de que el recubrimiento de escamas es cuantitativamente uniforme y homogéneo y, a la vez, indican que existe una relación positiva entre tamaño alar y número de escamas. En el presente trabajo, planteamos extender el análisis cuantitativo del número de escamas a diferentes especies, con el fin de profundizar en las relaciones entre tamaño y número de escamas y sus implicaciones. Nuestro objetivo principal es analizar la forma de la función que relaciona ambas variables, así como

determinar si dicha función es universal o varía y, si lo hace, si esta variabilidad se relaciona de alguna manera con la filogenia conocida del grupo.

2. METODOLOGÍA

2.1. RECUESTO DE ESCAMAS

A partir de la colección del Museo de Zoología de Barcelona y de la del primer autor, se seleccionaron 135 ejemplares en buen estado de captura y bien extendidos de 27 especies pertenecientes a 14 géneros de siete subfamilias y cuatro familias de la superfamilia Papilionoidea (Tabla I). Para determinar los ejemplares se han utilizado fundamentalmente las obras de García-Barros *et al.* (2013), Tolman & Lewington (2002), Manley & Allcard (1970) y Higgins & Riley (1980).

SUBFAMILIA	ESPECIE	Nº	m	h
Parnasiinae	<i>Zerynthia rumina</i> (Linnaeus, 1758)	14	14	0
	<i>Parnassius apollo</i> (Linnaeus, 1758)	6	6	0
Papilioninae	<i>Papilio machaon</i> Linnaeus, 1758	8	8	0
Pierinae	<i>Euchloe crameri</i> Butler, 1869	10	10	0
Nymphalinae	<i>Melitaea parthenoides</i> Keferstein, 1851	4	4	0
	<i>Melitaea trivia</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	4	4	0
	<i>Melitaea deione</i> (Geyer, 1832)	4	2	2
	<i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758)	4	2	2
	<i>Melitaea celadussa</i> Fruhstorfer, 1910	4	4	0
	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1778)	4	4	0
	<i>Melitaea phoebe</i> (Goeze, 1779)	4	4	0
	<i>Euphydryas desfontainii</i> (Godart, 1819)	4	4	0
Heliconiinae	<i>Boloria pales</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	4	4	0
	<i>Boloria selene</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	4	4	0
	<i>Argynnis addipe</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	4	4	0
	<i>Argynnis pandora</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	4	4	0
Satyrinae	<i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)	3	3	0
	<i>Melanargia ines</i> (Hoffmansegg, 1804)	3	3	0
	<i>Melanargia occitanica</i> (Esper, 1793)	3	3	0
	<i>Melanargia lachesis</i> (Hübner, 1790)	3	3	0
	<i>Melanargia russiae</i> (Esper, 1783)	3	3	0
Lycaeninae	<i>Cupido minimus</i> (Fuessly, 1775)	4	2	2
	<i>Plebejus argus</i> (Linnaeus, 1758)	4	2	2
	<i>Lycaena tityrus</i> (Poda, 1761)	4	2	2
	<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus, 1767)	4	2	2
	<i>Lycaena hippotthoe</i> (Linnaeus, 1760)	4	2	2
	<i>Iolana debilitata</i> (Schultz, 1905)	4	2	2

Tabla I. Lista de las especies estudiadas, con indicación del número de ejemplares de cada una (Nº), y, entre ellos, el número de machos (m) y de hembras (h).

Se seleccionaron cuidadosamente aquellos ejemplares mejor conservados y disecados, sin rozaduras ni deterioros que pudiesen haber producido pérdidas de escamas. De cada especie se escogían siempre individuos de distinto tamaño, representativos

del intervalo de longitudes alares presente en los ejemplares disponibles, en un número que osciló entre 3 (en las especies del género *Melanargia*) y 14 (en *Zerynthia rumina*). En todos los casos se trabajó con ejemplares machos, con el fin de eliminar cualquier posible influencia del sexo sobre los resultados, excepto en ocho especies (*Melitaea deione*, *M. cinxia*, *Cupido minimus*, *Plebejus argus*, *Lycaena tityrus*, *Lampides boeticus*, *Lycaena hippothoe* y *Iolana debilitata*), de las cuales se escogieron dos machos y dos hembras para evaluar posibles diferencias entre sexos respecto al número de escamas.



Figura 1. Ejemplo de fotografías macro para el recuento de escamas. Se trata del mismo ejemplar, con una fotografía sobreexpuesta (arriba) para facilitar el recuento de las escamas oscuras, y otra subexpuesta (abajo) para facilitar el de las claras.

De cada uno de los ejemplares se midió la longitud del ala anterior desde el ápice hasta el punto de inserción en el tórax, mediante un compás trasladado a una regla milimetrada, con una precisión de 0,5 mm. A continuación, se contó el número total de escamas de la celda discal (la designada con el nº 10 en el Capítulo 3) por ser la

única que no toca el margen alar, de manera que las pérdidas por desgaste quedan prácticamente eliminadas. Para minimizar posibles fuentes de variabilidad no relevantes, las medidas se hicieron siempre en el anverso del ala anterior derecha. Dicha celda se fotografió con una cámara Nikon F3 y un objetivo Micronikkor de 55 mm 1:2.8 para los ejemplares grandes y medianos, y con un objetivo de macro exclusivo Leica Photar de 25 mm 1:2 para los pequeños; la fotografía se amplió posteriormente sobre papel a tamaño 20 x 30 cm.

Dado el considerable tamaño de la celda, normalmente se tomaba una foto de cada mitad, y si era necesario se tomaban dos imágenes de la misma zona: una sobreexpuesta para poder contar bien las escamas negras o de tonalidades muy oscuras (Figura 1-A) y otra subexpuesta para distinguir bien las blancas o de tonalidades muy claras (Figura 1-B). Las fotos complementarias se fusionaban y sobre la copia en papel fotográfico se colocaba un papel vegetal transparente o de acetato, que servía como guía para el recuento (Figura 2).

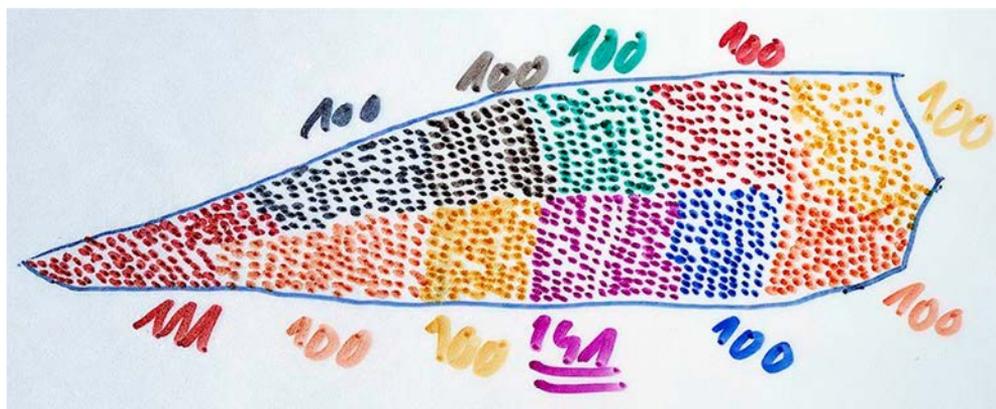


Figura 2. Ejemplo de papel transparente usado como guía para el recuento de escamas. Como puede verse, se usaron distintos colores para identificar grupos de 100 escamas. La imagen corresponde a un macho de *Plebejus argus*, con un total de 1.152 escamas en su celda discal.

Para hacer una estima aproximada del número total de escamas de cada uno de los ejemplares estudiados (ver Anexo), hemos supuesto que el porcentaje de superficie que representa una celda discal con respecto a la total de todas las caras es constante entre especies, y hemos tomado como base dicho porcentaje obtenido para *Colias crocea* (Capítulo 3), que es del 1,374 %. A pesar de ser un procedimiento un poco simplista, Dhungel & Otaki (2014), estudiando el tamaño, densidad y disposición de las escamas en alas de distinta longitud de tres nimfálidos [*Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758), *Danaus chrysippus* (Linnaeus, 1758) y *Junonia orithya* (Linnaeus, 1758)], encontraron una alta correlación entre el número de escamas en sectores determinados y el número total correspondiente al ala completa. En cualquier caso, se trata de una estimación de valor meramente orientativo.

2.2. ANÁLISIS DE DATOS

La relación entre tamaño (longitud alar) y número de escamas de la celda discal, para todos los ejemplares estudiados en conjunto, se evaluó mediante regresión lineal, con ambas variables transformadas logarítmicamente; la pendiente de la recta corresponde en realidad al exponente de la expresión potencial (o alométrica) que relaciona las variables no transformadas. La significación de las demás fuentes de variabilidad se evaluó mediante métodos de análisis de la covarianza. En todos los casos, la variable dependiente fue el número total de escamas presentes en la celda discal, transformada logarítmicamente para satisfacer la hipótesis de normalidad, comprobada mediante los tests de Lilliefors y Shapiro-Wilks, y la longitud alar (también transformada logarítmicamente) como variable continua. Como variables categóricas independientes se usaron primero especie y sexo. Una vez demostrada la no influencia del sexo, se eliminó dicha variable y se realizaron tres ANCOVAs (análisis de la covarianza), con las variables dependientes e independiente continua ya señaladas y como variables independientes categóricas, sucesivamente, la especie, el género y la subfamilia. Finalmente, y para cada subfamilia, se realizó un ANCOVA, usándose las mismas variables dependiente e independiente continua que en los casos anteriores y como variable independiente categórica la especie. En las subfamilias con una sola especie (*Pierinae* y *Papilioninae*) se obvió esta variable categórica. Todos los análisis estadísticos se han llevado a cabo mediante el paquete R (R Development Core Team, 2014).

3. RESULTADOS

El número de escamas de la celda discal resultó altamente variable, con más de un orden de magnitud de diferencia entre los ejemplares con menos escamas (cerca de un millar en algún ejemplar de *Cupido minimus*) y aquellos con más (casi 12.000 en algún ejemplar de *Papilio machaon*). En el anexo se recogen todos los datos pormenorizados.

3.1. INFLUENCIA DEL SEXO

El sexo no influye sobre el número de escamas, ni de manera global ni interactuando con otros factores (Tabla 2, Figura 3). A partir de estos resultados, se han usado en el resto de investigaciones los datos procedentes de todos los ejemplares, independientemente de su sexo.

FACTORES FIJOS (variables independientes)	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	% DE LA VARIANZA	P
LONGITUD ALAR	1	2.352	64.40%	0.077
ESPECIE	7	1.211	33.16%	0.331
SEXO	1	0.003	0.08%	0.808
LONGITUD ALAR X ESPECIE	7	0.017	0.47%	0.993
LONGITUD ALAR X SEXO	1	0.001	0.03%	0.906
ESPECIE X SEXO	7	0.025	0.68%	0.983
LONGITUD ALAR X ESPECIE X SEXO	6	0.009	0.25%	0.997
ERROR (varianza residual)	1	0.034	0.93%	-

Tabla II. Análisis de la covarianza para evaluar la significación de la influencia del sexo sobre el número de escamas de la celda discal de la cara dorsal de las alas anteriores de las especies para las que se dispone de datos para machos y hembras (ver metodología). Para cada factor fijo y sus interacciones se indican los grados de libertad, la suma de cuadrados, el porcentaje de variabilidad explicado (% de la varianza) y la probabilidad de error (p) al rechazar la hipótesis nula de no efecto.

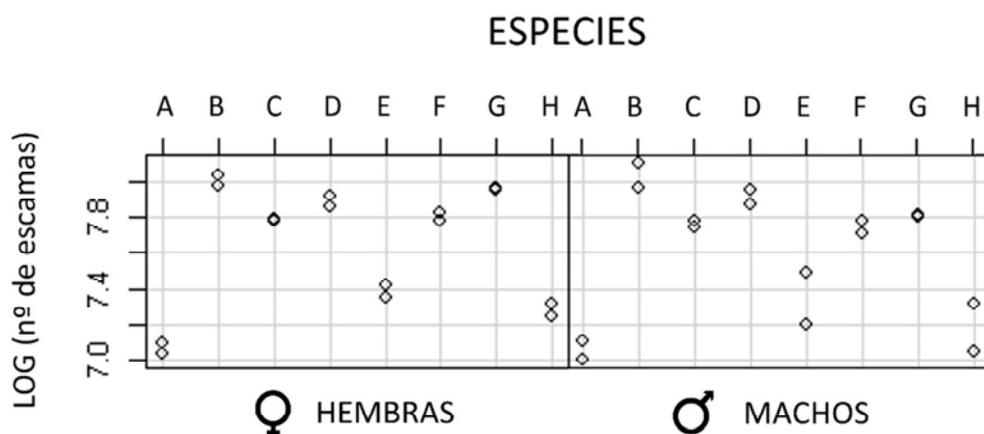


Figura 3. Número de escamas (ordenadas, en coordenadas logarítmicas) para hembras (izquierda) y machos (derecha) de distintas especies: *Cupido minimus* (A), *Iolana debilitata* (B), *Lampides boeticus* (C), *Lycaena hippotthoe* (D), *Lycaena tityrus* (E), *Melitaea cinxia* (F), *Melitaea deione* (G) y *Plebejus argus* (H).

3.2. RELACIÓN ENTRE ESCAMAS Y TAMAÑO: ESPECIES Y GÉNEROS

Tomando todos los datos en conjunto, la correlación entre el tamaño del ejemplar (siempre expresado como longitud alar) y el número de escamas (total de la celda discal) es alta ($r=0,81$; $n=135$; $p<0,001$, Figura 4). Dado que dicha correlación se ha estimado con las variables transformadas logarítmicamente, y que la pendiente de la recta es de 1,44, podemos hablar de una alometría negativa (tomando como referencia para la isometría un valor de 2, es decir, aceptando un valor constante de escamas por unidad de superficie alar). Esta alometría negativa, obtenida mezclando todas las subfamilias, está en parte forzada por los datos correspondientes a una especie (*Parnassius apollo*) que se aparta claramente de la tendencia general (Figura 4).

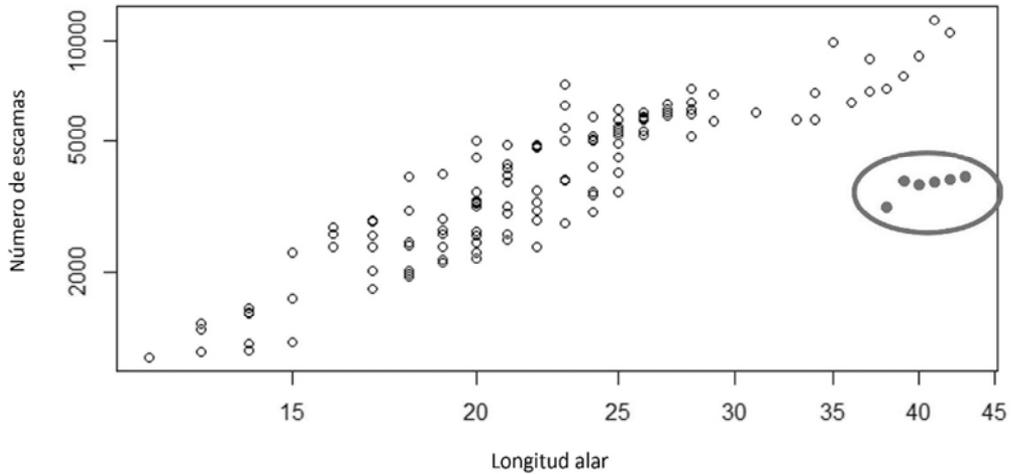


Figura 4. Relación entre tamaño (como longitud alar, en milímetros) y número de escamas de la celda discal, en coordenadas logarítmicas. Los puntos que se apartan de la tendencia general (representados por puntos negros y señalados mediante un círculo) corresponden a los individuos de la especie *Parnassius apollo*.

Para examinar con mayor detalle las relaciones entre tamaño y número de escamas, la correlación entre ambas variables se desglosó por especies mediante un análisis de la covarianza. Dicho análisis dio como resultado que el tamaño influye sobre el número de escamas, pero que también lo hace la especie, y que ambos factores parecen actuar independientemente (Tabla III, véase interacción no significativa entre longitud alar y especie). Dicho de otra forma, parece existir un componente específico que contribuye a determinar el número de escamas en cada especie, más allá de su tamaño característico, y una tasa de aumento de escamas con el tamaño, la cual es común para todas las especies estudiadas. La longitud alar, no obstante, explica más del doble de la variabilidad total que la especie.

FACTORES FIJOS (variables independientes)	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	% DE LA VARIANZA	p
LONGITUD ALAR	1	22.332	65.80%	< 0.001
ESPECIE	27	10.286	30.30%	< 0.001
LONGITUD ALAR X ESPECIE	27	0.417	1.23%	0.204
ERROR (varianza residual)	75	0.908	2.67%	-

Tabla III. Análisis de la covarianza para evaluar la significación estadística de los efectos de la longitud alar y de la especie sobre el número de escamas de la celda discal. Para cada factor fijo y sus interacciones se indican los grados de libertad, la suma de cuadrados, el porcentaje de variabilidad explicado (% de la varianza) y la probabilidad de error (p) al rechazar la hipótesis nula de no efecto.

Este mismo análisis se realizó agrupando los individuos según su género (en vez de según su especie), y se obtuvo de nuevo que tanto tamaño como género influyen sobre el número de escamas, y que ambos factores parecen actuar también de manera independiente (Tabla IV, véase interacción no significativa entre longitud alar y género). Por lo tanto, parece existir un factor asociado al género que contribuye a

determinar el número de escamas, y una tasa de aumento del número de escamas con el tamaño común para todos los géneros estudiados. El género, no obstante, explica una porción pequeña de la variabilidad total, cuya mayor parte se explica, en este caso, por la longitud alar (>95%).

FACTORES FIJOS (variables independientes)	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	% DE LA VARIANZA	P
LONGITUD ALAR	1	22.33	96.80%	< 0.001
GÉNERO	14	0.69	2.99%	< 0.001
LONGITUD ALAR X GÉNERO	14	0.03	0.13%	0.084
ERROR (varianza residual)	101	0.02	0.08%	-

Tabla IV. Análisis de la covarianza para evaluar la significación estadística de los efectos de la longitud alar y del género sobre el número de escamas de la celda discal. Para cada factor y sus interacciones se indican los grados de libertad, la suma de cuadrados, el porcentaje de variabilidad explicado (% de la varianza) y la probabilidad de error (p) al rechazar la hipótesis nula de no efecto.

3.3.RELACIÓN ENTRE ESCAMAS Y TAMAÑO: SUBFAMILIAS

Finalmente, este mismo análisis se realizó agrupando a los individuos según la subfamilia a la que pertenecían. En este caso, y si bien de nuevo tamaño alar y subfamilia resultaron aportar porcentajes significativos de variabilidad al número de escamas, estos dos factores no actuaban de manera independiente (Tabla V, véase interacción significativa entre longitud alar y subfamilia). Es decir, tanto la subfamilia como el tamaño influyen significativamente sobre el número de escamas de la celda discal, pero la tasa de aumento de escamas con el tamaño parece depender de la subfamilia considerada.

FACTORES FIJOS (variables independientes)	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	% DE LA VARIANZA	P
LONGITUD ALAR	1	22.332	65.79%	< 0.001
SUBFAMILIA	7	6.011	17.71%	< 0.001
LONGITUD ALAR X SUBFAMILIA	7	2.676	7.88%	< 0.00001
ERROR (varianza residual)	115	2.925	8.62%	-

Tabla V. Análisis de la covarianza para evaluar la significación estadística de los efectos de la longitud alar y de la subfamilia sobre el número de escamas de la celda discal. Para cada factor y sus interacciones se indican los grados de libertad, la suma de cuadrados, el porcentaje de variabilidad explicado (% de la varianza) y la probabilidad de error (p) al rechazar la hipótesis nula de no efecto. Ojo: donde pone <0.00001 ha de poner 0.001, como en los demás.

Cada subfamilia parece, por lo tanto, presentar un patrón propio en lo que se refiere a las relaciones entre tamaño y número de escamas. Con el fin de caracterizar dicho patrón analizamos, para cada subfamilia separadamente, los efectos del tamaño y de la especie sobre el número de escamas de la celda discal. Este análisis pormenorizado confirma la existencia de un patrón común de aumento de escamas en función del tamaño para todas las especies de una misma subfamilia (ausencia de interacciones significativas, Tabla VI).

SUBFAMILIA	LONGITUD ALAR MEDIA	PENDIENTE	EFFECTO DEL TAMAÑO (p)	EFFECTO DE LA ESPECIE (p)
Lycaeninae	15.6	2.45	< 0.001	< 0.001
Nymphalinae	20.6	2.448	< 0.001	< 0.001
Pierinae	22.5	2.454	< 0.001	-
Satyrinae	26.3	1.39	0.017	n.s.
Heliconiinae	26.5	0.75	< 0.001	0.011
Parnasiinae	29.1	1.369	n.s.	< 0.001
Papilioninae	38.3	1.378	n.s.	-

Tabla VI. Análisis de la covarianza para evaluar la significación estadística de la influencia de la longitud alar y de la especie sobre el número de escamas de la celda discal, llevada a cabo independientemente para cada subfamilia. Para cada subfamilia se indica su longitud alar media (mm), la pendiente de la recta que relaciona longitud alar y el número de escamas de la celda discal (transformadas logarítmicamente) y las significaciones estadísticas de los efectos de la longitud alar, de la especie y de su interacción, en términos de p-valores (probabilidad de error al rechazar las respectivas hipótesis nulas de no-efecto). n.s.: no significativo.

Ahora bien, en dos subfamilias (Papilioninae y Parnasiinae) no hay efecto significativo del tamaño sobre el número de escamas. En el resto, se observa que la tasa de aumento del número de escamas con el tamaño es superior (prácticamente el doble) en las subfamilias más pequeñas (Nymphalinae, Pierinae y Lycaeninae) respecto a las de mayor porte (Heliconiinae y Satyrinae, ver Tabla VI y Figura 5). Dicho en otros términos, longitud alar y número de escamas presentan una alometría positiva en las familias de pequeño tamaño alar (valor superior a 2 de la pendiente), y negativa en las de gran tamaño (valor inferior a 2).

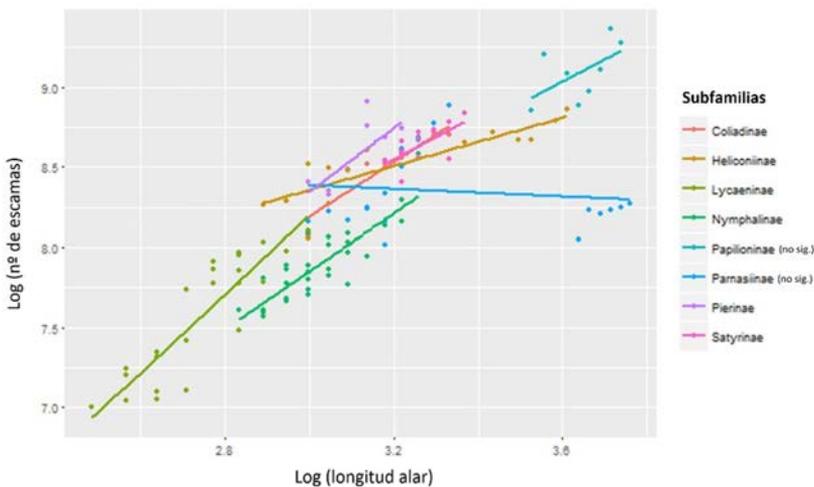


Figura 5. Relación entre la longitud alar y el número de escamas de la celda discal en los ejemplares de cada una de las subfamilias. En abscisas, el logaritmo de la longitud alar en mm, y en ordenadas, el logaritmo del número de escamas. Dos de las rectas de regresión (las correspondientes a las familias Parnasiinae y Papilioninae) no son significativas.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Tamaño (longitud alar) y número de escamas de las alas aparecen correlacionados positivamente, tanto considerando los datos procedentes de todos los ejemplares en conjunto como para los datos desglosados por especies, géneros y subfamilias. Por lo tanto, la longitud alar y, por extensión, la superficie alar total, tienen un valor predictivo sobre el número de escamas del ejemplar; en efecto, en todos los análisis realizados la longitud alar explicaba una parte sustancial (superior al 60%) de la variabilidad en el número de escamas de la celda discal. Ahora bien, sobre el número de escamas también influyen significativamente especies, géneros y subfamilias, que explican una parte más reducida pero relevante de su variabilidad, lo cual sugiere que existen también aspectos filogenéticos implicados. Por el contrario, el sexo no afecta, ni aisladamente ni en interacción con los demás factores, al número de escamas. Globalmente consideradas, las hembras son mayores que los machos (Figura 3), pero sin que ello influya más allá del efecto del propio tamaño, por lo que no existe dimorfismo sexual respecto a este carácter. Resulta interesante constatar que la relación entre tamaño (longitud alar) y número de escamas de la celda discal, siendo siempre positiva, varía significativamente entre subfamilias, pero es homogénea para las distintas especies dentro de una subfamilia. Es decir, todas las especies de una subfamilia presentan un patrón común de aumento del número de escamas con el tamaño, pero dicho patrón difiere entre subfamilias. De esta tendencia general se aparta la subfamilia Parnasiinae, cuyas dos únicas especies que se han estudiado (*Parnassius apollo* y *Zerynthia rumina*) muestran patrones diferentes. Este patrón común entre subfamilias, con la excepción mencionada, es congruente con el hecho de que las subfamilias constituyen las líneas más claramente monofiléticas (Heikkilä *et al.*, 2011). También lo es con la base genética que lógicamente controla tanto el tamaño como el número de escamas, ya que existe un mecanismo general que incrementa el número con el tamaño, pero también hay un componente específico que contribuye a determinar el número de escamas de cada especie, lo que se explicaría por su distinta dotación genética. Es decir, que la diferenciación no se aprecia entre unidades filogenéticamente próximas (especies y géneros), en las cuales hay un factor de aumento común, pero sí en las unidades alejadas, en las que se aprecia un “programa particular” para cada una, probablemente fruto de una separación evolutiva producida hace mucho tiempo.

De entre las subfamilias examinadas, tres de ellas (Nymphalinae, Pierinae y Lycaeninae) presentan un aumento muy rápido del número de escamas con el tamaño (pendientes superiores a dos; alometría positiva), mientras que otras dos (Heliconiinae y Satyrinae) lo presentan más lento (exponentes inferiores a dos; alometría negativa). Hay que resaltar que las tres primeras son subfamilias en general pequeñas (longitud alar entre 15,6 y 22,5 mm) y las dos últimas medianas-grandes (de 26,3 a 26,5 mm de longitud alar). Sin embargo, las dos subfamilias de mayor tamaño

(Papilioninae y Parnasiinae) no presentan correlación significativa entre tamaño alar y número de escamas. En el primer caso, existe una única especie estudiada (*Papilio machaon*, longitud alar media de 38,3 mm), lo cual probablemente resta potencia al test estadístico; no obstante, la tendencia a una asociación positiva entre ambas variables es clara y la pendiente de la recta correspondiente se aproxima a 1,38. En el segundo caso (Parnasiinae) la falta de correlación se debe a que las dos especies de esta subfamilia estudiadas presentan, como se ha dicho, una relación entre tamaño y número de escamas con pendientes muy distintas. Si se estiman los parámetros de la recta de regresión entre tamaño alar y número de escamas (transformadas logarítmicamente) para cada una de estas dos especies por separado, en ambos casos la correlación es significativa, y la de mayor tamaño (*Parnassius apollo*, longitud alar media de 41 mm) da una alometría negativa (pendiente de 1,37) y la de menor tamaño (*Zerynthia rumina*, longitud alar media de 24 mm), positiva (pendiente de 2,38). A la luz de estos resultados, es interesante señalar que diversos autores ponen en duda que esta subfamilia (Parnasiinae) sea monofilética. Ford (1944) ya planteaba elevar la tribu Zerynthiini (que incluye *Zerynthia rumina*) a rango de subfamilia, propuesta avalada por Ehrlich (1958) y por Higgins (1975). Ackery, Jong & Vane-Wright (*Ir*: Kristensen, 1999) consideran que algunos caracteres definitorios de la subfamilia no son exhaustivos porque no los presentan todas las especies y que otros supuestamente característicos no son exclusivos porque también aparecen en subfamilias muy diferentes, incluso de distinta familia. Por ello, dichos autores concluyen que la monofilia de Parnasiinae tiene unas bases muy débiles. Más aún, consideran que *Hypermnestra* (un género monoespecífico asiático también incluido en esta subfamilia) también debería separarse, lo que aumenta todavía más el polifiletismo de Parnasiinae. Todo ello es recogido por diversos autores, entre ellos Oñate-Ocaña *et al.* (2006). Así pues, la subfamilia Parnasiinae tendría al menos tres líneas filéticas muy distintas y precisamente una incluye a *Zerynthia rumina* y la otra, a *Parnassius apollo*.

Los dos patrones descritos (alometría positiva y alometría negativa) parecen muy consistentes, ya que en todos los casos las pendientes se mueven en un estrecho margen (2,38 a 2,45 en las de alometría positiva y 1,37 a 1,39 en las de alometría negativa); solo se aparta la subfamilia de los Heliconiinae, con una pendiente inferior, causada por el alejamiento del patrón de las especies del género *Argynnis*. La existencia de dos grupos de subfamilias en función de las relaciones que manifiestan entre tamaño y número de escamas (alometría positiva y negativa) sugiere que, en el primer caso, en los ejemplares de mayor tamaño las escamas son más pequeñas o están más superpuestas, mientras que en el segundo los ejemplares de mayor tamaño tienen las escamas mayores o menos superpuestas, o ambas cosas a la vez. Estos resultados de alometría negativa son congruentes con las investigaciones de Simonsen & Kristensen (2002), que evidenciaron que había una correlación positiva entre longitud alar y tamaño de las escamas, trabajando con ejemplares de especies de familias distintas.

El hecho de que el coeficiente alométrico sea común para las especies de una subfamilia sugiere la importancia filogenética de este carácter. Ahora bien, que los valores sean tan similares entre ciertas subfamilias sin una especial relación filogenética entre ellas también es indicativo del papel funcional del número de escamas, y plantea cuestiones sobre la importancia evolutiva y adaptativa de este carácter. Al respecto, hay tres consideraciones que pueden hacerse.

En primer lugar, el diseño alar es responsable del aspecto de la mariposa, y dicho aspecto puede estar relacionado con el camuflaje, la visibilidad, la advertencia o la identificación de la pareja, entre otras funciones vitales y con importantes repercusiones en la fitness de la especie. Por lo tanto, la densidad de escamas, análoga a la resolución en píxeles de una foto digital, determinará la posibilidad de reproducir ciertos diseños (ocelos, dibujos distintivos de la especie, diseños disruptivos, manchas y rayas crípticas...). En especies pequeñas, reproducir ciertos diseños requerirá una mayor densidad de escamas (mayor resolución) que en especies grandes porque disponen de menor superficie alar.

En segundo lugar, hay que recordar que las escamas tienen una función aerodinámica de ayuda al vuelo. Existen tres tipos de vuelo en los lepidópteros: vibrado, batido y planeado. El vuelo planeado es propio de las especies de mayor tamaño, y es, probablemente, el que menos necesidad tiene de las escamas. Por el contrario, sería lógico pensar que las especies de menor tamaño precisarían un mayor recubrimiento de escamas para coadyuvar en la sustentación del vuelo, tanto si es de tipo batido como si es vibrado.

Finalmente, es sabido que las escamas ayudan a la mariposa a librarse de la telaraña cuando cae en una, ya que, al quedar las escamas enganchadas en los hilos de seda pegajosos, la base membranosa de las alas se puede zafar. Una gran densidad de escamas sería por lo tanto un valor adaptativo frente a este tipo de depredación por arácnidos, especialmente relevante en mariposas pequeñas, que tienen menos fuerza que las grandes, las cuales pueden escapar más fácilmente de las telas de araña (Nentwig, 1982; Eisner, 1964).

La relación entre tamaño (longitud alar) y número de escamas, y, muy especialmente, sus patrones de variación entre subfamilias, abre un campo que puede resultar fructífero en cuanto a los aspectos filogenéticos y funcionales implicados.

6. BIBLIOGRAFÍA

ACKERY, P. R., R. DE JONG & R. I. VANE-WRIGHT 1999. *The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea*: 263-300. In: Kristensen, N. P. (ed.). *Lepidoptera, moths and butter-*

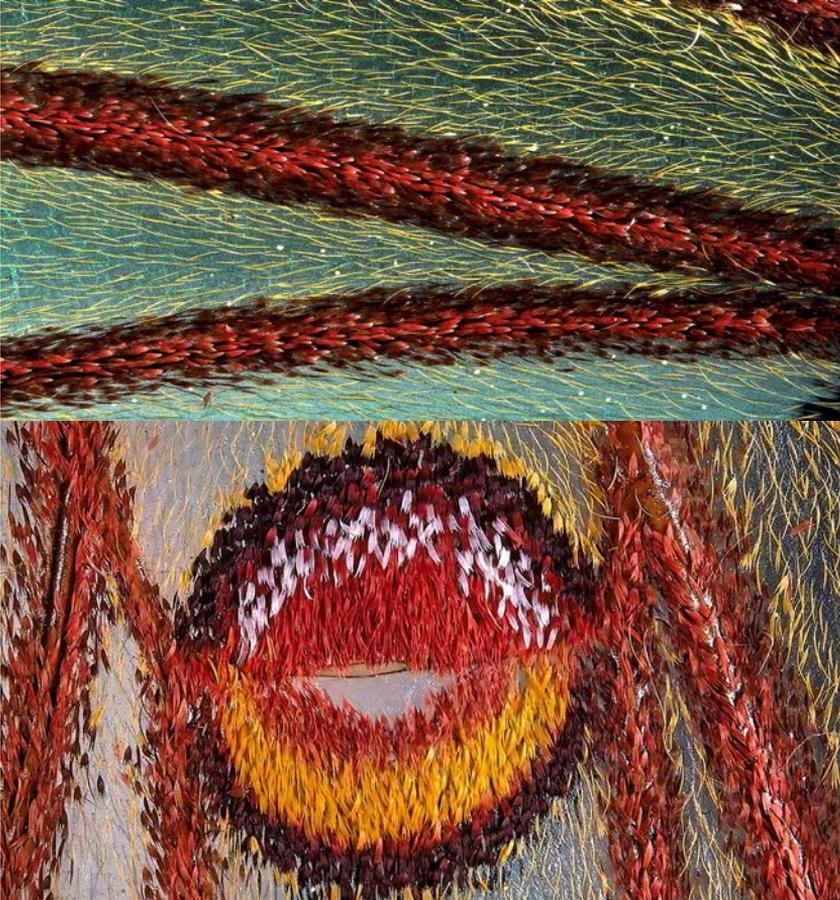
flies. Volume I. Evolution, systematics and biogeography. *Handbuch Zool.*, 4 (35): I-X, 1-487.

CHO, E. H. & H. F. NIJHOUT 2013. Development of polyploidy of scale-building cells in the wings of

- Manduca sexta*. *Arthropod Structure & Development*, 42: 37-46.
- Core Team 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- DHUNGEL, B. & J. M. OTAKI 2014. Morphometric analysis of nymphalid butterfly wings: number, size and arrangement of scales, and their implications for tissue-size determination. *Entomological Science*, 17: 207-218. doi:10.1111/ens.12046
- EHRlich, P. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 39: 305-370.
- EISNER, T., R. ALSOP & G. ETTERS HANK 1964. *Adhesiveness of Spider Silk*. *Science*, 146: 1058-1061.
- FORD, E. B. 1944. Studies in chemistry of pigments in the Lepidoptera with reference to their bearing on systematics. 4. The classification of the Papilionidae. *Trans.R. Entomol.Soc.London*, 94: 201-223.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, C. STEFANESCU & A. VIVES MORENO 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. In: Fauna Ibérica, vol. 37. Ramos, M. A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1.213 pp.
- HEIKKILÄ, M., L. KAILA, M. MUTANEN, C. PEÑA & N. WAHLBERG 2011. *Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies*. Proceedings of the Royal Society B: 1-8. doi: 10.1098/rspb.2011.1430.
- HEINRICH, B. 1993. *The hod-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlín.
- HIGGINS, L. G. 1975. *The Classification of European Butterflies*. Collins, London, 320 pp.
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY 1980. *Guía de campo de las mariposas de España y de Europa* (traducción de la 2ª edición revisada). Ediciones Omega, Barcelona, 452 pp.
- KRISTENSEN, N.P. & SIMONSEN, T.J. 2003. *'Hairs' and scales*. In (editor) Kristensen, Handbook of Zoology, 4, Arthropoda: Insecta, Part 36: Lepidoptera, Moths and Butterflies, vol. 2: Morphology, Physiology, and Development. De Gruyter, Berlin, pp.: 9-22.
- MANLEY, W. B. L. & H. G. ALLCARD 1970. *A Field Guide to the Butterflies and Burnets of Spain*. E. W. Classey Ltd. Hampton, 192 pp (+ 40 láminas).
- MASÓ, A., J. ROMERO & J. BAIXERAS (en preparación; Capítulo 3). *Análisis de la variabilidad en el número, densidad y distribución de las escamas alares de Colias crocea* (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae).
- NENTWIG, W. 1982. Why Do Only Certain Insects Escape from a Spider's Web? *Oecologia*, 53: 412-417.
- NIJHOUT, H. F. 1994. Symmetry systems and compartments in Lepidopteran wings: the evolution of a patterning mechanism. *Development* (Supplement) 1994: 225-233.
- OÑATE-OCAÑA, L., M. TRUJANO-ORTEGA, J. LLORENTE-BOUSQUETS, A. LUIS-MARTÍNEZ & I. VARGAS-FERNÁNDEZ 2006. *Patrones de distribución de la familia Papilionidae (Lepidoptera)*: 661-714. In: MORRONE, J. J. & J. LLORENTE BOUSQUETS (eds.). Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las prensas de ciencias, UNAM, México DF.
- SCOBLE, M. J. 1992. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press. Oxford. 420 pp.
- SEKIMURA, T., M. ZHU, J. COOK, P. K. MAINI & J. D. MURRAY 1999. Pattern Formation of Scale Cells in Lepidoptera by Differential Origin-dependent Cell Adhesion. *Bulletin of Mathematical Biology*, 61: 807-828.
- SIMONSEN, T. J. & N. P. KRISTENSEN 2002. Scale length / wing length correlation in Lepidoptera (Insecta). *Journal of Natural History*, 2002: 1-7.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON 2002. *Guía de las mariposas de España y de Europa*. Lynx Edicions, Bellaterra, 322 pp (+ 104 láminas).

7. AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramon Margalef, catedrático de Ecología de la Universitat de Barcelona (UB), que nos acogió en su departamento desde el principio y dirigió esta tesis los primeros años (la mayoría), inspirando y sugiriendo los temas y enfoques de la misma. Después de su fallecimiento, dirigieron la tesis los coautores de este artículo. En el recuento de escamas ha colaborado activamente David Carrera. También me ha ayudado la familia más próxima del primer autor: Lizzy, Boris y especialmente Yuri. En distintos aspectos, Manuel Pijoan y varios compañeros de la Societat Catalana de Lepidopterologia. En el asesoramiento general, los doctores Miguel López Munguira, José Martín Cano, Constantí Stefanescu y muy especialmente Enrique García-Barros y Roger Vila.



*Detalles del ala del satúrnido ibérico *Graellsia isabellae*. Arriba: sobre la superficie de la celda se observan pelos, mientras que sobre las venas ya están transformados en escamas. Abajo: ocelo con varias formas circulares para simular un ojo con "brillo central" para asustar a los depredadores.*

ANEXO A. CONTEOS DE ESCAMAS

Se recogen los datos de todas las especies, ordenadas por subfamilias y géneros. Se indica la longitud del ala anterior de cada ejemplar (long), en mm, y el número total de escamas contadas en su celda discal (nº celda discal), columnas destacadas en amarillo. Entre ambas se intercalan otras dos columnas: una con el cuadrado de la longitud (a efectos comparativos con la progresión del número de escamas con respecto a la superficie) y otra con la extrapolación del número total de escamas del ejemplar (en base al porcentaje de superficie de la celda discal calculado en el 3er capítulo, que es del 1,374 % con respecto a la superficie total de las alas de la mariposa). Evidentemente, estos últimos valores se han de tomar como una simple aproximación al orden de magnitud. Finalmente, a la derecha figuran los valores medios de escamas de la celda discal de cada especie (en verde), en algunos casos distinguiendo (en azul) el sexo (M: macho o H: hembra, en la columna correspondiente al número de ejemplar).

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	× DISCAL
Parnasiinae	<i>Zerynthia rumina</i>	1	20	400	254876	3502	
		2	21	441	272198	3740	
		3	22	484	256550	3525	
		4	23	529	275983	3792	
		5	23	529	277438	3812	
		6	24	576	302256	4153	
		7	24	576	221252	3040	
		8	24	576	253785	3487	
		9	25	625	400218	5499	
		10	25	625	359316	4937	
		11	26	676	423799	5823	
		12	26	676	431587	5930	
		13	27	729	469432	6450	
		14	28	784	525837	7225	4637
Parnasiinae	<i>Parnassius apollo</i>	1	38	1444	227948	3132	
		2	39	1521	273581	3759	
		3	40	1600	266303	3659	
		4	41	1681	272926	3750	
		5	42	1764	277875	3818	
		6	43	1849	284207	3905	3671

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	× DISCAL
Papilioninae	<i>Papilio machaon</i>	1	34	1156	508806	6991	
		2	35	1225	724163	9950	
		3	37	1369	642504	8828	
		4	38	1444	523362	7191	
		5	39	1521	572271	7863	
		6	40	1600	654512	8993	
		7	41	1681	846288	11628	
		8	42	1764	774309	10639	9010

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	̄ DISCAL
Pierinae	<i>Euchloe crameri</i>	1	20	400	325109	4467	
		2	21	441	308952	4245	
		3	21	441	299636	4117	
		4	22	484	352402	4842	
		5	22	484	350146	4811	
		6	23	529	539374	7411	
		7	23	529	464192	6378	
		8	24	576	366594	5037	
		9	24	576	431878	5934	
		10	25	625	453712	6234	5348

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	̄ DISCAL
Nymphalinae	<i>Melitaea parthenoides</i>	1	18	324	146288	2010	
		2	19	361	155240	2133	
		3	20	400	167249	2298	
		4	21	441	189010	2597	2260
	<i>Melitaea trivia</i>	1	17	289	146870	2018	
		2	18	324	141557	1945	
		3	19	361	173872	2389	
		4	20	400	193668	2661	2253
	<i>Melitaea deione</i>	1-M	18	324	179476	2466	
		2-M	20	400	178093	2447	2457
		3-H	22	484	209534	2879	
		4-H	23	529	205386	2822	2851 2654
	<i>Melitaea cinxia</i>	1-M	19	361	172926	2376	
		2-M	20	400	161135	2214	2295
		3-H	21	441	181441	2493	
		4-H	22	484	172780	2374	2434 2364
	<i>Melitaea celadussa</i>	1	18	324	143959	1978	
		2	19	361	158297	2175	
		3	20	400	186754	2566	
		4	21	441	188937	2596	2329
	<i>Melitaea didyma</i>	1	19	361	194178	2668	
		2	20	400	237555	3264	
		3	21	441	220015	3023	
		4	22	484	236390	3248	3051
	<i>Melitaea phoebe</i>	1	19	361	188719	2593	
		2	20	400	193959	2665	
		3	24	576	248690	3417	
		4	25	625	254076	3491	3042
<i>Euphydryas desfontainii</i>	1	21	441	231368	3179		
	2	22	484	224527	3085		
	3	25	625	292358	4017		
	4	26	676	389156	5347	3907	

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	× DISCAL
Heliconiinae	<i>Boloria pales</i>	1	18	324	282314	3879	
		2	19	361	289447	3977	
		3	20	400	229258	3150	
		4	21	441	284934	3915	3730
	<i>Boloria selene</i>	1	20	400	364338	5006	
		2	21	441	354731	4874	
		3	22	484	348617	4790	
		4	23	529	397962	5468	5035
	<i>Argynnis addipe</i>	1	27	729	434498	5970	
		2	29	841	417249	5733	
		3	31	961	444541	6108	
		4	33	1089	422344	5803	5904
	<i>Argynnis pandora</i>	1	33	1089	422344	5803	
		2	34	1156	424236	5829	
		3	36	1296	476274	6544	
		4	37	1369	514265	7066	6311

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	× DISCAL
Satyrinae	<i>Melanargia galathea</i>	1	24	576	374454	5145	
		2	25	625	387700	5327	
		3	26	676	378675	5203	5225
	<i>Melanargia ines</i>	1	25	625	324600	4460	
		2	26	676	378093	5195	
		3	28	784	472707	6495	5383
	<i>Melanargia occitanica</i>	1	25	625	420451	5777	
		2	26	676	427948	5880	
		3	27	729	444105	6102	5920
	<i>Melanargia lachesis</i>	1	26	676	444396	6106	
		2	27	729	450946	6196	
		3	28	784	453348	6229	6177
	<i>Melanargia russiae</i>	1	25	625	393959	5413	
		2	28	784	377074	5181	
		3	29	841	501747	6894	5829

SUBFAMILIA	ESPECIE	EJEMPLAR	LONG	LONG ²	Nº TOTAL ESCAMAS	Nº CELDA DISCAL	̄ DISCAL
Lycaeninae	<i>Cupido minimus</i>	1-M	12	144	80204	1102	
		2-M	15	225	88937	1222	1162
		3-H	13	169	83115	1142	
		4-H	14	196	88282	1213	1178 1170
	<i>Plebejus argus</i>	1-M	14	196	108952	1497	
		2-M	14	196	83843	1152	1325
		3-H	13	169	101747	1398	
		4-H	14	196	109098	1499	1449 1387
	<i>Lycaena tityrus</i>	1-M	13	169	97889	1345	
		2-M	17	289	129622	1781	1563
		3-H	14	196	112809	1550	
		4-H	15	225	121252	1666	1608 1586
	<i>Lampides boeticus</i>	1-M	15	225	167176	2297	
		2-M	17	289	174017	2391	2344
		3-H	16	256	173726	2387	
		4-H	18	324	175546	2412	2400 2372
	<i>Lycaena hippotthoe</i>	1-M	16	256	189447	2603	
		2-M	17	289	207569	2852	2728
		3-H	16	256	199054	2735	
		4-H	17	289	187409	2575	2655 2691
	<i>Iolana debilitata</i>	1-M	17	289	209316	2876	
		2-M	20	400	240247	3301	3089
		3-H	18	324	223872	3076	
		4-H	19	361	211936	2912	2994 3041

CAPÍTULO 5.

DUPLICACIÓN DEL TAMAÑO ALAR Y DEL NÚMERO DE ESCAMAS EN LAS SUBFAMILIAS DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL: UN POSIBLE MECANISMO DE MACROEVOLUCIÓN

Albert Masó^{1,*}

Joaquín Baixeras²

Josep Maria Oller³

Javier Romero¹

¹ Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

² Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva
Universitat de València, c. Catedràtic José Beltrán 2, 46980 València

³ Departament d'Estadística
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

* Autor para correspondencia
natura@albertmaso.com

RESUMEN

El tamaño alar es un carácter de enorme importancia en la biología de los Papilionoidea, con indudables repercusiones en la fitness de las especies y por lo tanto con una relevancia evolutiva de primer orden, no siempre lo bastante explorada. En el presente trabajo analizamos las hipótesis de la duplicación del tamaño alar como mecanismo macroevolutivo, para lo que se combinan una amplia recopilación de datos con una aproximación filogenética.

Se han recopilado datos de gran parte de las especies (263 en total) de Papilionoidea del Paleártico occidental con el fin de establecer un valor medio de longitud alar para cada una de ellas, recurriendo a diversas fuentes. Así, se ha medido la longitud alar de ejemplares de distintos museos y colecciones privadas, y esos valores se han com-

plementado con datos de la literatura. La base de datos así obtenida se analizó separadamente para cada subfamilia, ya que se trata del nivel taxonómico que mayor consenso reúne en cuanto a su consideración como líneas monofiléticas.

Los resultados del análisis para las 11 subfamilias con al menos tres especies muestran que en todas ellas la distribución de longitudes alares es discontinua, con una considerable agregación alrededor de ciertos valores que tienden a situarse en una progresión de razón $\sqrt{2}$ (que equivale a una duplicación de la superficie alar) con preferencia a cualquier otra razón. Además, comprobamos mediante un modelo numérico de simulación que la distribución de longitudes alares obtenida resultaba más próxima a la empírica cuando en el modelo se introducía una cierta probabilidad de duplicación de la superficie alar.

Por otra parte, demostramos en trabajos anteriores que un aumento en la superficie alar no implicaba que las escamas fueran más grandes, sino que aumentase el número de escamas, y es sabido que cada escama procede de una célula. Por lo tanto, proponemos que un posible mecanismo de macroevolución en los Papilionoidea puede estar relacionado con la duplicación de la superficie alar por duplicación generalizada de las células de las alas. Estas duplicaciones serían sucesos relativamente poco frecuentes que generarían discontinuidades en la distribución de tamaños, y a partir de ellas se producirían nuevos fenómenos de especiación por procesos con pequeñas variaciones alrededor del tamaño alar alcanzado. Así, la evolución global del tamaño alar sería fruto de la superposición de un modelo discontinuo (macroevolución) y de un modelo gradual y continuo (microevolución).

Palabras clave: *Papilionoidea; longitud alar; número de escamas; tamaño; duplicación superficie alar; duplicación celular; especiación; evolución discontinua; filogenia; macroevolución.*

RESUM

DUPLICACIÓ DE LA MIDA ALAR I DEL NOMBRE D'ESCATES DE LES SUBFAMÍLIES DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DEL PALEÀRTIC OCCIDENTAL: UN POSSIBLE MECANISME DE MACROEVOLUCIÓ

La mida alar és un caràcter d'enorme importància en la biologia dels Papilionoidea, amb indubtables repercussions en la fitness de les espècies i per tant amb una rellevància evolutiva de primer ordre, no sempre prou explorada. En el present treball analitzem la hipòtesi de la duplicació de la mida alar com a mecanisme de macroevolució combinant un ampli recull de dades amb una aproximació filogenètica.

S'han recopilat dades de gran part de les espècies de Papilionoidea del Paleàrtic occidental (263 en total) per tal d'establir un valor mig de longitud alar per a cadascuna d'elles, recorrent a diverses fonts. Així, s'ha mesurat la longitud alar d'exemplars de diferents museus i col·leccions privades, i aquesta informació s'ha complementat

amb valors obtinguts de la literatura. La base de dades es va analitzar separatament per les diverses subfamílies, basant-nos en el fet de què és el nivell taxonòmic que major consens reuneix en quant a la seva consideració com a línies monofiléticas.

Els resultats de l'anàlisi per a les 11 subfamílies amb un mínim de tres espècies mostren que en totes elles la distribució de longituds alars és força discontinua, amb una considerable agregació al voltant de certs valors que tendeixen a situar-se en una progressió de raó $\sqrt{2}$, que equival a una duplicació de la superfície alar, amb molta més freqüència que amb qualsevol altra raó. A més, vam comprovar mitjançant un model numèric de simulació que la distribució de longituds alars obtinguda resultava més pròxima a l'empírica quan en el model s'introduïa una certa probabilitat de duplicació de la superfície alar.

D'altra banda, en treballs anteriors ja havíem demostrat que un augment en la superfície alar no implicava escates més grosses, sinó un nombre major d'escates, i és sabut que cada escata procedeix d'una cèl·lula. Per tant, proposem que un possible mecanisme de macroevolució en els Papilionoidea pot estar relacionat amb la duplicació de la superfície alar per duplicació generalitzada de les cèl·lules de les ales. Les duplicacions que donessin lloc a una nova espècie serien successos relativament poc freqüents que generarien discontinuïtats en la distribució de mides, i a partir d'elles es produirien nous fenòmens d'especiació per processos que comportessin petites variacions al voltant de la mida alar assolida. Així, l'evolució global de la mida alar seria fruit de la superposició d'un model discontinu (macroevolució) i d'un model gradual i continu (microevolució).

Paraules clau: *Papilionoidea; longitud alar; nombre d'escates; mida; duplicació superfície alar; duplicació cel·lular; especiació; evolució discontinua; filogènia; macroevolució.*

RÉSUMÉ

DUPLICATION DE LA LONGUEUR ALAIRE ET DU NOMBRE D'ÉCHELLES DANS LES SOUS-FAMILLES DE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) DU PALÉARCTIC OCCIDENTAL: UN POSSIBLE MÉCANISME DE MACROEVOLUTION

La taille alaire est un caractère d'une grande importance dans la biologie des Papilionoidea, avec des répercussions évidentes sur la fitness des espèces et donc avec une importance évolutive pas toujours suffisamment explorée. Nous analysons ici l'hypothèse du doublement de la surface alaire en tant que mécanisme macroévolutif. Pour cela, nous avons combiné une vaste collection de données avec une approche phylogénétique.

Nous avons travaillé avec une grande partie des espèces (263 au total) de Papilionoidea du Paléarctique occidental afin d'établir une valeur moyenne de la longueur alaire pour chacune d'elles, en explorant différentes sources. Nous avons mesuré la lon-

gueur alaire de spécimens de différents musées et collections privées, et ces valeurs ont été complétées par des données puisées dans la littérature.. La base de données a été analysée séparément pour chaque sous-famille, étant donné parce que la sous-famille est le niveau taxonomique qui a le consensus le plus grand en ce qui concerne sa considération comme lignes monophylétiques.

Les résultats de l'analyse pour les 11 sous-familles avec au moins trois espèces montrent que, dans toutes elles, la distribution des longueurs alaires est discontinue, avec une agrégation considérable autour de certaines valeurs, qui ont tendance à se situer suivant une progression avec une raison de $\sqrt{2}$, qui équivaut à un doublement de la surface, beaucoup plus fréquemment qu'avec toute autre raison. En outre, nous avons vérifié avec un modèle de simulation numérique que la distribution des longueurs alaires obtenue était plus proche de la distribution empirique quand on introduisait dans le modèle une certaine probabilité de doublement de la surface alaire qu'au cas contraire.

Dans des travaux précédents, nous avons montré recherches antérieures qu'une augmentation de la surface alaire n'impliquait pas des écailles plus grandes, mais un plus grand nombre d'écailles, et il est bien établi que chaque écaille provient d'une cellule. Par conséquent, nous proposons qu'un possible mécanisme de macroévolution dans les Papilionoidea puisse être lié au doublement de la surface alaire par duplication généralisée des cellules des ailes. Les doublements qui auraient donné lieu à une nouvelle espèce seraient des événements relativement rares qui génèreraient des discontinuités dans la distribution des tailles, et ces discontinuités impliqueraient de nouveaux phénomènes de spéciation par des processus comportant des petites variations autour de la taille alaire atteinte. Ainsi, l'évolution globale de la taille alaire résulterait de l'imbrication d'un modèle discontinu (macroévolution) et d'un modèle progressif et continu (microévolution).

Mots-clés: *Papilionoidea; longueur alaire; nombre d'écailles; taille; doublement de la surface alaire; duplication cellulaire; spéciation; évolution discontinue; phylogénie; macroévolution.*

ABSTRACT

DUPLICATION OF THE WING SIZE AND NUMBER OF SCALES IN THE PAPILIONOIDEA (Hexapoda: Lepidoptera) SUBFAMILIES OF THE WESTERN PALEARCTIC: A POSSIBLE MACROEVOLUTION MECHANISM

Wing size is a trait of major importance in the biology of Papilionoidea, with obvious implications on the fitness of the species and, therefore, with great evolutionary relevance, which has not been sufficiently explored. In the present work, we hypothesize that the duplication of wing size is a macroevolutionary mechanism, and we test the hypothesis using a large compilation of data on wing size. We have gathered data from a large part of the Western Palearctic Papilionoidea species (263 in all) in order

to establish a mean value of wing length for each one of them. Such data have been obtained, from the most, from direct measurements of wing length of specimens from different museums and private collections, complemented with values obtained from the literature. The results were analysed separately for the different subfamilies of Papilionoidea, based on the general acceptance of the monophyletism of this taxonomic level.

The results of the analysis for the 11 subfamilies with at least three species measured show that in all of them the distribution of wing lengths is discontinuous, showing aggregation around certain values. Those values tend to be arranged in a progression of ratio $\sqrt{2}$, which indicates duplication of the wing surface, much more frequently than with any other ratio. Moreover, the output of a numerical simulation model of wing length evolution fitted much better empirical values when in the model we a non-zero probability of duplication of the wing surface was considered.

In previous studies, we demonstrated that an increase in the wing surface did not involve larger scales, but a larger number of scales, and it is known that each scale comes from a single cell. Therefore, we propose that a possible mechanism of macroevolution in the Papilionoidea may be related to the duplication of the wing surface by generalized duplication of the wings cells. Duplications resulting in a new species would be a relatively low frequency event that would generate discontinuities in the distribution of wing sizes, probably followed by further speciation by other processes with small variations around the new wing size. Thus, the evolution of wing size would result from the overlapping of a discontinuous model (macroevolution) and of a gradual and continuous model (microevolution).

Keywords: *Papilionoidea; wing length; number of scales; size; wing surface duplication; cell duplication; speciation; discontinuous evolution; phylogeny; macroevolution.*

1. INTRODUCCIÓN

El tamaño es un carácter de evidente importancia adaptativa, que viene determinado tanto genéticamente como por mecanismos de aclimatación a las condiciones del entorno. El estudio del tamaño y su relación con el ambiente es un tema clásico en ecología (por ejemplo, las reglas térmicas: Margalef, 1974), aunque las consecuencias biológicas del tamaño dependen siempre del ciclo vital y de las características biológicas de los organismos considerados. En animales voladores (pterosauros, aves, murciélagos e insectos), el tamaño, a menudo expresado como envergadura alar u otra medida análoga, es especialmente importante porque la relación superficie alar/peso es decisiva para el vuelo. Aparte de trabajos que analizan conjuntamente forma, función y diversidad de los lepidópteros (Scoble, 1992), son numerosos los

estudios que relacionan tamaño o morfología alar con gradientes macroecológicos, como la latitud y la altitud (Atkinson, 1994). Así, Hassall (2015) demuestra la asociación entre la forma de las alas de odonatos y longitud, latitud y, sobre todo, temperatura: en zonas cálidas predominan las alas alargadas, que proporcionan mayor velocidad y maniobrabilidad, mientras que en las frías las alas son cortas y anchas, más eficaces en el vuelo a larga distancia. El tamaño puede aumentar por un mayor volumen de cada célula o por incremento del número de células. Zwaan *et al.* (2000) identifican clinas muy claras de tamaño alar en *Drosophila*: a mayor latitud, las células son más grandes y más numerosas, y la superficie alar es también mayor. En cambio, Nijhout (2003) demuestra que diversos linajes de *Drosophila melanogaster* tienen alas de distinto tamaño con células idénticas, por lo que el mayor tamaño se debe aquí únicamente a un mayor número de células. Otros estudios con esta misma especie confirman que la variabilidad del tamaño alar está muy vinculada al número de células, y no a su tamaño (McCabe, 1997).

El caso de las mariposas es particularmente interesante. Estos insectos poseen dos pares de alas membranosas cubiertas de escamas coloreadas que, además de para desplazarse, utilizan para la señalización del territorio, camuflaje, termorregulación, defensa por acumulación de sustancias tóxicas, advertencia y mimetismo, entre otras funciones. En concreto, las especies pertenecientes a la superfamilia de los papilionoideos son todas ellas diurnas y voladoras muy activas y, además de para las funciones citadas, utilizan las alas también para la danza nupcial y el apareamiento, por lo que es de esperar que el tamaño y otras características alares sean de la máxima transcendencia evolutiva.

Esta diversidad de funciones relacionadas con las alas sugiere que el tamaño alar puede estar condicionado por diferentes presiones de selección, por lo que es difícil encontrar asociaciones universales entre este carácter y clinas ambientales. Así, por ejemplo, y al revés de lo enunciado antes para otros grupos de insectos, Dennis & Shreeve (1989) demostraron que, en las islas Británicas, los ejemplares eran más pequeños cuanto más al norte se encontraban: de 50 especies, 43 disminuían su tamaño con la latitud. El efecto de la temperatura puede estar mediado por diferentes procesos fisiológicos, y en particular es sabido que el clima afecta al voltinismo (Henriksen & Kreutzer, 1982) y que, dentro de una misma especie, cada generación tiene su tamaño característico. Asimismo, la duración del período de desarrollo de la oruga, claramente influido por la temperatura, influye a su vez en el tamaño final del imago (Nylin & Svard, 1991). Ahora bien, además de por la temperatura, tamaño y forma alar pueden estar condicionados por muchos otros factores. Por ejemplo, las especies que soportan vientos fuertes tienen las alas más pequeñas y alargadas, lo cual dificulta que sean arrastradas y les permite controlar mejor el vuelo. Por otra parte, tamaño y forma alar son indicativos del tipo de vuelo. Los pocos lepidópteros que poseen vuelo vibrado (estacionario), como esfingidos, sésidos y noctuidos, presentan alas pequeñas, alargadas y endurecidas. Los de vuelo batido, que son la mayoría, tienen tamaño intermedio, mientras que los que planean son los de alas mayo-

res, con una relación superficie alar/peso muy alta. En general, el tamaño y la forma de las alas están muy relacionados con la capacidad y el rendimiento del vuelo (Betts & Wootton, 1988), como se demostró comparando ejemplares de distinto tamaño de una misma especie (*Pararge aegeria*): los ejemplares de mayor tamaño eran los que tenían mayor capacidad de vuelo (Van Dyck *et al.* 1997 y Berwaerts *et al.* 2002). La capacidad de vuelo puede ser a su vez decisiva en aspectos reproductores, de alimentación o de colonización y dispersión de la especie (Hill *et al.*, 1999; Breuker *et al.*, 2007; Jenkins *et al.*, 2007).

En conjunto, el tamaño alar es un carácter de enorme importancia en la biología de los papilionoideos, con indudables repercusiones en la fitness de las especies y por lo tanto con una relevancia evolutiva de primer orden. Por ello, es hasta cierto punto sorprendente la escasez de investigaciones sobre el tema en este grupo. De hecho, incluso la información exhaustiva sobre el tamaño de los papilionoideos paleárticos ha sido limitada; por ejemplo, Higgins & Riley (1980) incluyen una estima del margen de variación del tamaño alar, pero este aspecto ni siquiera se recoge en otras guías de campo posteriores, hasta fecha reciente (García-Barros *et al.* 2013).

El presente trabajo intenta paliar, en cierta medida, esta carencia, y combina una amplia recopilación de datos con una aproximación filogenética basada en el tamaño alar. Así, por un lado persigue reunir información sobre el tamaño alar de una mayoría de los papilionoideos del Paleártico occidental, con el fin de establecer un valor medio de longitud alar para cada una de estas especies. Por otro lado, y partiendo de esta recopilación, se lleva a cabo un intento de explorar posibles implicaciones evolutivas del tamaño alar. Como antes se ha dicho, el tamaño alar es un carácter que está fuertemente sometido a selección, y por lo tanto habrá evolucionado a lo largo de las distintas líneas filéticas. Ahora bien, cabe pensar que esta evolución del tamaño alar no ha sido siempre necesariamente gradual y continua, sino que se han producido cambios discontinuos, en especial por duplicación celular. Por lo tanto, y partiendo de la recopilación de datos antes citada, se intenta comprobar la hipótesis de que la duplicación del tamaño alar es un mecanismo de especiación -y posterior diversificación- que ha podido tener un cierto papel en la filogenia de este grupo de insectos, y encajaría en el concepto de macroevolución.

Para el presente trabajo, nos apoyamos en dos estudios previos. En el primero de ellos (Masó *et al.* en preparación; Capítulo 3) se examinó la variabilidad intraespecífica de la densidad de escamas dentro de una especie modelo (*Colias crocea* Geoffroy, 1785). Los resultados indican que la densidad de escamas no depende del tamaño alar, y que por lo tanto existe una relación positiva entre tamaño alar y número total de escamas, y por lo tanto de células. En este sentido, Yuan *et al.* (2017) explican el complicado proceso de formación de una escama a partir de una célula madura secretora de la escama y, por tanto, la correspondencia entre número de escamas y de células.

En el segundo trabajo (Masó *et al.* en preparación; Capítulo 4) se examinó la variabilidad interespecífica del número de escamas de la celda discal en un conjunto amplio de ejemplares pertenecientes a distintas especies, géneros, subfamilias y familias, y se obtuvo como resultado que el número de escamas aumenta con el tamaño, generalizando así la asociación positiva entre longitud alar y número de escamas (o células). Por lo tanto, parece razonable suponer que una duplicación de las células del tejido generador de escamas podría ser la causante de la duplicación de superficie alar que proponemos como mecanismo de especiación. La verosimilitud de esta hipotética duplicación se apoya en algunos ejemplos conocidos. Así, por ejemplo, la ecdisona es la responsable del control del crecimiento de los tejidos (Nijhout, 2003), con lo que pequeños cambios en dicha hormona podrían causar proliferación celular, en la forma de una duplicación adicional generalizada que finalmente resultaría en un número de células (y una superficie alar) doble.

Las subfamilias son el nivel taxonómico que mayor consenso reúne en cuanto a su consideración como líneas monofiléticas. Efectivamente, Heikkilä *et al.* (2012) muestran que la mayoría de subfamilias de papilionoideos se originaron entre finales del Cretácico superior y principios del Paleoceno (Terciario), es decir, de hace unos 60-70 millones de años, por lo que tomamos dicho nivel (subfamilia) como referencia para el estudio. Otro motivo es el hallazgo de Masó *et al.* (en preparación; Capítulo 2) de que las subfamilias muestran un patrón de incremento de escamas con el tamaño que difiere entre ellas, pero que es común en las especies de una misma subfamilia. El objetivo fundamental de este trabajo es comprobar si los datos empíricos sobre longitudes de alas de las subfamilias de papilionoideos recopilados muestran una distribución compatible con la existencia de fenómenos de duplicación y, concretamente, si existen grupos de especies cuya superficie alar siga una progresión de razón 2.

2. METODOLOGÍA

2.1. MEDIDA DEL TAMAÑO

En el presente trabajo definimos como tamaño de un determinado ejemplar la longitud de su ala anterior, cuya forma, más geométrica y constante que la de la posterior, facilita la medida. Hemos preferido esta variable a la envergadura (distancia entre los ápices de las alas anteriores con el ejemplar extendido), también bastante usada, porque la envergadura está menos relacionada con la superficie alar, incluye la anchura del tórax y puede variar según el ángulo en que se colocaron las alas en el momento de extenderlas.

La medida se realizó mediante un compás que acotara, con la máxima exactitud posible, desde el punto más prominente del ápice alar hasta el punto de inserción en el

tórax (Figura 1). La apertura del compás se trasladó a una regla con marcas cada 0,5 mm, y se anotó el valor del milímetro entero más cercano. Se considera por lo tanto que el error de medida es inferior a 1 mm.

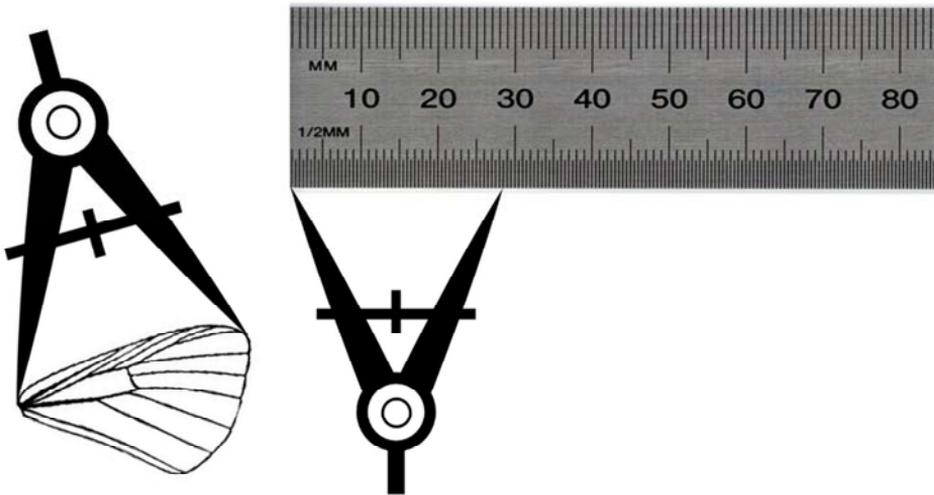


Figura 1. Resumen esquemático del proceso de medida de la longitud alar.

De cada especie se midieron las alas anteriores de 20 ejemplares (10 machos y 10 hembras) elegidos al azar, pero desestimando los casos claramente extremos, ya que no es raro encontrar esporádicamente ejemplares muy grandes (generalmente hembras), así como otros diminutos por desnutrición u otras causas, y que por curiosidad se guardan en los museos. El tamaño muestral de 20 se decidió después de una serie de ensayos preliminares con 15 especies (*Spialia sertorius*, *Heteropterus morpheus*, *Hesperia comma*, *Gonepteryx cleopatra*, *Euchloe tagis*, *Aporia crataegi*, *Papilio machaon*, *Coenonympha pamphilus*, *Erebia arvernensis*, *Limenitis camilla*, *Scolitantides baton*, *Plebejus hespericus*, *Laeosopis roboris*, *Nymphalis antiopa* y *Argynnis paphia*), de las que se midieron 30 ejemplares. Para cada una de ellas se calculó la media de manera secuencial y acumulada (considerando 1, 2, 3 ejemplares, y así sucesivamente hasta 30) para determinar el tamaño muestral a partir del cual la media de la longitud alar se estabilizaba. En todos los casos, a partir de 10-12 ejemplares medidos se alcanzaba un valor medio de longitud alar que ya apenas variaba, salvo en decimales no significativos, aunque se incrementara hasta 30 el número de observaciones (Figura 2). Para garantizar la fiabilidad de los resultados, se escogieron finalmente los 20 ejemplares mencionados.

Para determinar la longitud alar media de cada una de las especies consideradas en este trabajo, se ha recurrido a tres aproximaciones complementarias: una basada en la adquisición de datos propia, otra basada en el empleo de fuentes existentes y una tercera basada en la medida de ejemplares de una colección particular.

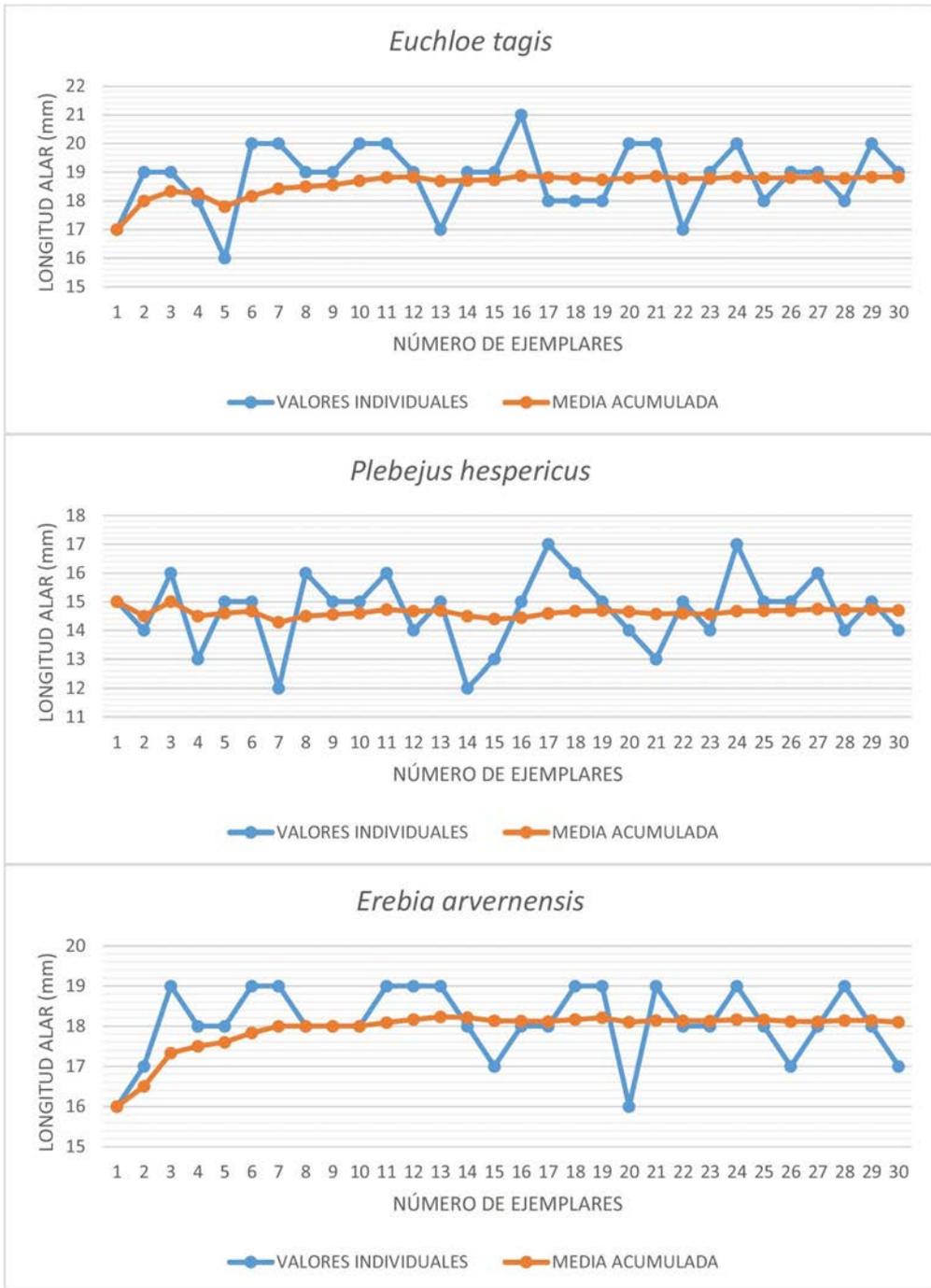


Figura 2. Longitud alar media (ordenadas, en mm) de tres especies, en función del número de ejemplares medidos (abscisas).

Para la primera de ellas, se recogieron datos, con la metodología especificada, de un total de 5.260 ejemplares, correspondientes a 263 especies, todas ellas pertenecien-

tes a la superfamilia Papilionoidea de la fauna del Paleártico occidental, es decir, de Europa (con Fenoscandia) y norte de África, incluyendo las islas mediterráneas. Esto abarca la mayoría de especies presentes en dicha área geográfica. No se han podido medir todas las especies del Paleártico occidental, pero sí la mayoría; las especies ibéricas sí están incluidas en su totalidad, sin ninguna excepción. Para determinar los ejemplares se han utilizado fundamentalmente las obras de García-Barros *et al.* (2013), Tolman & Lewington (2002), Manley & Allcard (1970) y Higgins & Riley (1980). En el Anexo A figura la lista completa de especies incluidas en nuestra base de datos. Los ejemplares para efectuar las medidas se obtuvieron en su mayor parte de la colección del Museu de Zoologia de Barcelona (ahora de Ciencias Naturales) y de la del autor de esta tesis. Para las medidas de las pocas especies ibéricas que faltaban, se consultó la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Para las especies no ibéricas, se visitaron diversos museos y sus colecciones de lepidópteros: el Laboratoire d'Entomologie del Musée d'Histoire Naturelle de París, el Department of Entomology del British Museum de Londres y el Museo Civico de Storia Naturale de Turín. Las medidas las efectuó el doctorando en todos los casos.

La segunda aproximación se basa en los datos de todas las especies ibéricas obtenidos por García-Barros *et al.* (2013), calculando la media entre los valores de ambos sexos que suministran estos autores. Dado que la forma de medir la longitud alar es idéntica a la empleada en el presente trabajo, los valores del trabajo citado son totalmente comparables a los nuestros. La tercera aproximación consistió en un cotejo externo, utilizando los datos de una colección particular (Josep Ylla leg.). Las longitudes alares fueron determinadas, siempre con la misma metodología, por el dueño de la colección.

El valor de longitud alar de cada especie se ha calculado mediante una media ponderada entre las tres fuentes, dando una ponderación de 2 a los datos propios y a los de García-Barros *et al.* (2013), y una ponderación de 1, por basarse en un número inferior de ejemplares, a los de la colección privada.

2.2. ANÁLISIS DE DATOS

Con el fin de validar nuestra hipótesis, hemos intentado determinar hasta qué punto el posible proceso de especiación por duplicación de la superficie alar era compatible con los datos de distribución de valores de superficies alares recopilados. Si bien la hipótesis se basa en la duplicación de la superficie alar, nuestros datos hacen referencia a la longitud alar, de modo que, a fines de análisis, aceptamos que una duplicación de superficie corresponde a un incremento de longitud de $\sqrt{2}$ (Figura 3). Efectivamente, la superficie se duplica porque la forma geométrica de las alas de los papilionoideos es triangular con las esquinas redondeadas, muy similar en todas las especies, y tanto más considerando las de una misma subfamilia.

En el análisis de datos, hemos seguido dos estrategias complementarias, que se detallan a continuación. En todos los casos, se ha trabajado de manera independiente dentro de cada subfamilia, por considerar que es el nivel taxonómico que mejor se aproxima al concepto de líneas monofiléticas.

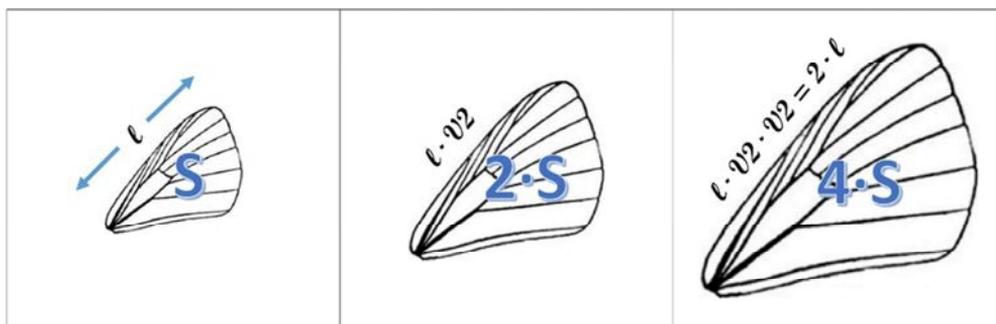


Figura 3. Representación esquemática de las relaciones entre longitud (l) y superficie (S) alar. Sea un ala de longitud l y de superficie S ; si la superficie se duplica, la longitud aumentará en una proporción aproximadamente igual a $\sqrt{2}$.

a) Identificación de especies con tamaños alares duplicados

Dentro de cada subfamilia, a excepción de aquellas con un número muy reducido de especies (una o dos), se han buscado conjuntos de especies cuya superficie alar siguiera una progresión geométrica de razón 2, que correspondería a las duplicaciones en las que se basa nuestra hipótesis. Para ello, y siempre dentro de cada subfamilia, se han ordenado todas las especies en función de su longitud alar, de menor a mayor. A partir de ahí, se definieron grupos de especies, considerando que pertenecen a un mismo grupo las especies que difieren entre sí menos del 1% de su longitud alar. En otras palabras, al seguir el orden ascendente de tamaños mencionado, cuando entre dos especies sucesivas hay una diferencia en su longitud alar mayor que el 1%, se considera que hay un salto y se inicia un nuevo grupo. Una vez formados todos los grupos para todas las subfamilias, se calcula la media de longitud alar para cada uno de dichos grupos, y a continuación se examina qué grupos tienen longitudes alares medias relacionados mediante la razón $\sqrt{2}$. Consideramos que dos grupos se relacionan si al multiplicar la media de la longitud alar del primer grupo por dicha razón obtenemos la media del segundo, con un margen de error una décima de milímetro superior a la del salto entre grupos (1% de la longitud alar). Aquellos grupos que cumplen esta premisa los llamamos “grupos enlazados” y formarán una línea de relación, a la que llamaremos, en el resto del trabajo, “linaje”. Un linaje consta, como mínimo, de dos grupos, pero en algunos casos puede haber más. Asimismo, en una misma subfamilia puede haber diferentes “linajes”. Para comprobar si la razón en la que se basa nuestra hipótesis ($\sqrt{2}$) formaba grupos enlazados con mayor o menor frecuencia que cualquier otra, se siguieron los mismos procedimientos de búsqueda de “linajes” utilizando otras razones (de 1,3 a 2,4 en incrementos de 0,1) y se determinó el número de grupos enlazados resultantes. Este ensayo se llevó a cabo tan solo

en dos subfamilias, Lycaeninae y Satyrinae, por ser, con diferencia, las de número de especies más alto (71 y 66 respectivamente).

b) Modelo evolutivo sencillo basado en el tamaño alar

Se ha desarrollado un modelo sencillo que intenta simular cambios en el tamaño alar a lo largo de la evolución. En esencia, en cada suceso de especiación, el modelo, según unas probabilidades bajo control del usuario, puede hacer que sucedan tres cosas: que la nueva especie mantenga el tamaño alar de la anterior, que lo disminuya o aumente levemente o que lo duplique. Después de un número suficientemente grande de iteraciones y de repeticiones, se obtiene una determinada distribución de superficies alares (que se transforman a longitudes), que puede compararse con la distribución realmente observada dentro de cada subfamilia. Los detalles del modelo, así como la metodología para comparar la salida del modelo con las distribuciones empíricas, figuran en el anexo C.

Finalmente, se combinaron ambas aproximaciones (a y b). Para ello, mediante el modelo de simulación, se generaron distribuciones de longitudes de alas (como antes, para las dos subfamilias con mayor número de especies, Lycaeninae y Satyrinae) bajo dos hipótesis: probabilidad de duplicación del tamaño alar nula y probabilidad de duplicación del tamaño alar no nula. El objetivo era comprobar si las agrupaciones mediante la razón $\sqrt{2}$ podían producirse con igual frecuencia con variaciones en el tamaño alar que no tuvieran nada que ver con la duplicación. A cada una de las distribuciones obtenidas se les aplicó la misma técnica de identificación de grupos enlazados o linajes descrita más arriba.

3. RESULTADOS

3.1. TAMAÑO ALAR

Las longitudes alares de las especies estudiadas son muy variables, y oscilan entre menos de 10 mm en los grupos de menor tamaño (algunas especies de Lycaeninae, por ejemplo) hasta casi 50 mm en *Danaus plexippus* (Danainae). Los datos se recogen en el Anexo A. De las 18 subfamilias representadas en el Paleártico occidental (Figura 4), se han excluido de los análisis aquellas con menos de tres especies. Siete subfamilias están en esta situación: Papilioninae, Dismorphiinae, Riodinidae, Lybytheinae, Danainae, Charaxinae y Apaturinae. Entre todas ellas incluyen 12 especies, que representan el 4,5% del total de especies estudiadas. En las 11 subfamilias finalmente analizadas, los tamaños alares de las distintas especies se distribuyen con un elevado nivel de agregación (Anexo B y Figura 5).

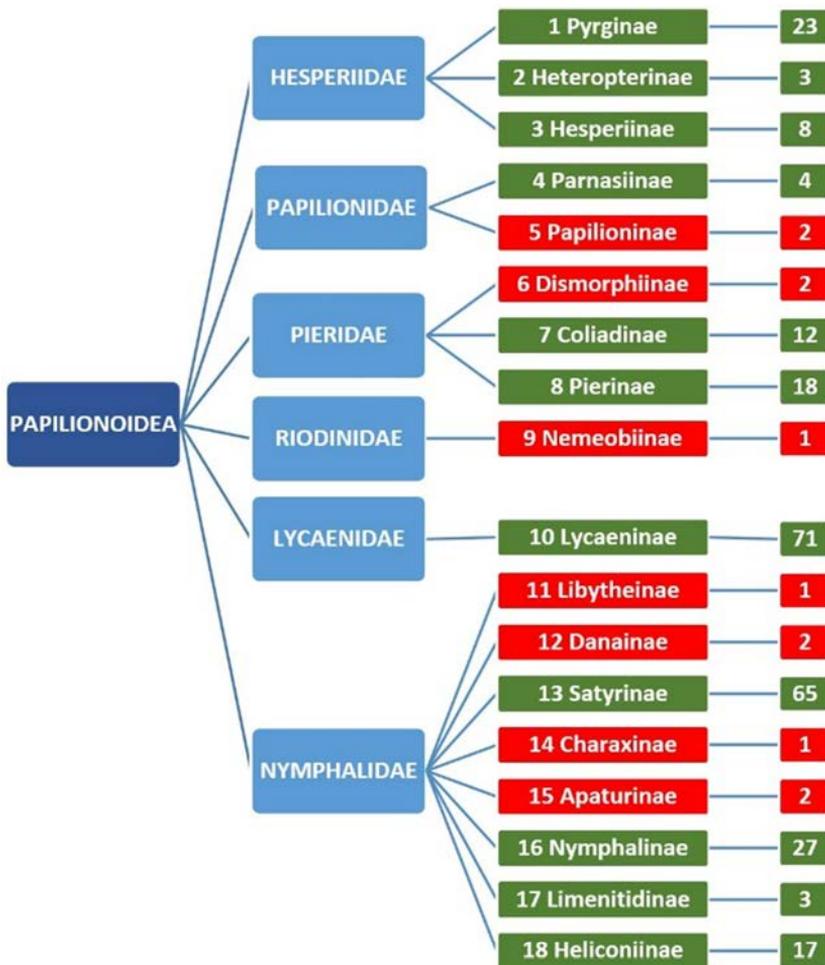


Figura 4. Situación taxonómica de las 18 subfamilias del Paleártico occidental que integran las seis familias de la superfamilia de los Papilionoidea. Se indica el número de especies estudiado en cada caso y, en rojo, las subfamilias que se han excluido de los análisis por poseer un número muy bajo de especies (una o dos).

3.2. GRUPOS ENLAZADOS Y LINAJES

Siguiendo los criterios descritos en la metodología, se forma un número variable de grupos por tamaños alares, entre 3 y 17 por subfamilia, de los cuales entre un 30 y un 100%, según la subfamilia, se integran en algún linaje (Tabla I). En conjunto, e independientemente de las subfamilias, un 55% de los grupos formados quedan incluidos en algún linaje. En términos de especies, del total de especies de las 11 subfamilias analizadas, un 70% aparecen incluidas en algún linaje. Más concretamente, en las dos subfamilias con mayor número de especies (Lycaeninae y Satyrinae), el porcentaje de grupos integrados en algún linaje es de 62 y 77%, respectivamente, y el de especies supera en ambos casos el 80%. El número de linajes por subfamilia oscila entre 1 y 5, y el número de grupos por linaje entre 2 y 3.

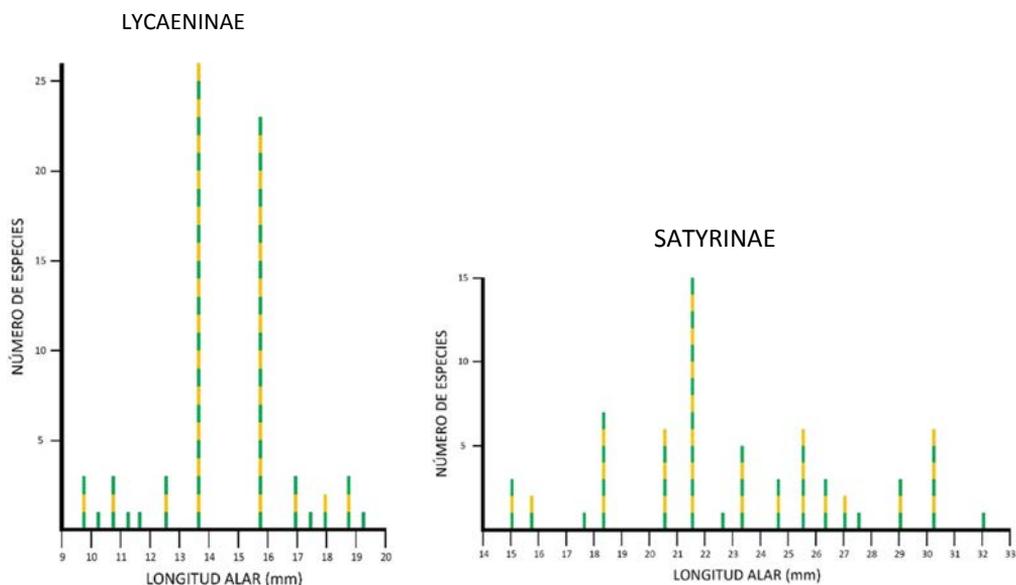


Figura 5. Distribución de longitudes alares en las dos subfamilias mayoritarias. En abscisas aparece el valor medio de su longitud alar (en intervalos de 0,1 mm) y en ordenadas la frecuencia con que aparece dicho valor en la subfamilia, es decir, el número de especies que lo presentan.

La mayor parte de grupos tienen alrededor de 6 o 7 especies, pero los Pierinae tienen uno de 9, en los Satyrinae hay uno de 12 y en los Lycaeninae uno de 26 especies. Algunos grupos solo tienen una especie, y en general el número de especies por grupo aumenta a medida que aumenta la longitud alar media del grupo considerado.

De las 11 subfamilias, en 9 el grupo de menor tamaño inicia un linaje que termina con el de mayor tamaño. En los Pyrginae el grupo más pequeño se enlaza con el mayor. Lo mismo ocurre con Heteropteriinae, Hesperinae, Coliadinae, Lycaeninae y Heliconiinae. En Parnasiinae y Pierinae, los grupos inicial y final también están enlazados pero no entre sí, sino mediante dos linajes distintos. Los Satyrinae tienen muchos linajes, aunque tanto el grupo menor como el mayor forman parte de alguno.

SUBFAMILIA	Nº DE GRUPOS	Nº DE GRUPOS ENLAZADOS	% DE GRUPOS ENLAZADOS	Nº DE LINAJES	Nº DE ESPECIES	Nº DE ESPECIES ENLAZADAS	% DE ESPECIES ENLAZADAS
PYRGINAE	6	2	33.3%	1	23	6	26.1%
HETEROPTERINAE	3	2	66.7%	1	3	2	66.7%
HESPERIINAE	5	2	40.0%	1	8	2	25.0%
PARNASIINAE	4	4	100.0%	2	4	4	100.0%
COLIADINAE	5	2	40.0%	1	12	8	66.7%
PIERINAE	10	3	30.0%	1	18	7	38.9%
LYCAENINAE	13	8	61.5%	3	71	60	84.5%
SATYRINAE	17	13	76.5%	5	66	55	83.3%
NYMPHALINAE	17	9	52.9%	5	27	20	74.1%
LIMENTIDINAE	3	2	66.7%	1	3	2	66.7%
HELICONIINAE	11	5	45.5%	2	17	10	58.8%
TOTAL					252	176	69.8%

Tabla I. Para las 11 subfamilias se indica el número de grupos que se forman, el de grupos enlazados (es decir, integrados dentro de algún linaje), su porcentaje, el número de linajes, el de especies estudiadas y el número y porcentaje de especies que se integran dentro de algún linaje.

Al aplicar la misma metodología de agrupación con razones entre 1,3 y 2,4 (sólo en las dos subfamilias con más especies: Lycaeninae y Satyrinae) se observa que el número de especies que se integra en algún linaje es máximo al utilizar la razón $\sqrt{2}$, y disminuye para valores superiores o inferiores (Figura 6).

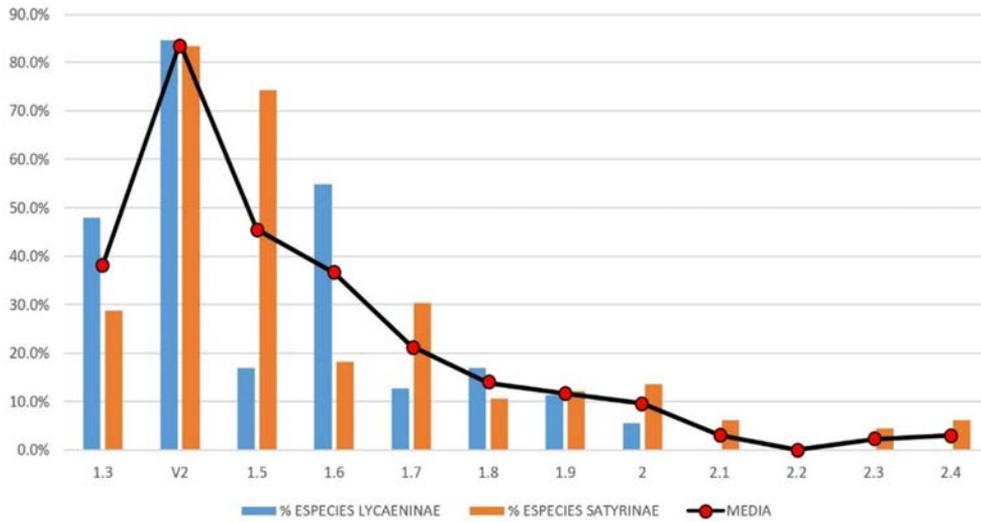


Figura 6. Porcentaje de especies (en ordenadas) de las subfamilias Lycaeninae y Satyrinae (barras azules y ocre, respectivamente) que resultan integradas en algún linaje en función de la razón utilizada para construir los grupos (en abscisas). Se da también el valor promedio para ambas familias conjuntamente.

3.3. MODELO DE SIMULACIÓN

Se ha trabajado únicamente con las dos subfamilias con más especies, Satyrinae y Lycaeninae. En ambos casos, se ha hecho correr el modelo (Anexo C) bajo dos situaciones contrastadas en cuanto a la existencia de una cierta probabilidad de duplicación de la superficie alar p_c , una con $p_c=0$ y otra con $p_c>0$, modificando los demás parámetros hasta obtener, en cada caso, una discrepancia media mínima respecto a los datos empíricos. De las 4 combinaciones (para cada una de las dos subfamilias consideradas, con y sin duplicación) que minimizaban las discrepancias, se observa un mejor ajuste global del modelo cuando se incluye una cierta probabilidad de duplicación de la superficie alar que cuando no (Tabla II). Nótese que en el caso de los Lycaeninae, la probabilidad de duplicación que da un mejor ajuste es mucho más elevada que en el de los Satyrinae y, a la vez, la existencia de duplicación mejora mucho más el percentil.

SUBFAMILIA	p_c	PERCENTIL
LYCAENINAE	0	49
	0.01	43
SATYRINAE	0	83
	0.2	44

Tabla II. Ajuste del modelo de simulación, para las dos familias con mayor número de especies, ejecutado considerando probabilidad de duplicación (p_c) nula o no nula. La bondad de ajuste se expresa mediante el percentil que ocupa en la distribución de discrepancias entre simulaciones la discrepancia media entre los valores empíricos y los simulados; un valor menor indica pues un mejor ajuste (ver Anexo C para más detalles). Los valores de p_c difieren entre subfamilias porque son los que, tras diversos ensayos, han dado un mejor ajuste.

Utilizando la salida del modelo para cada uno de los cuatro casos mencionados (Lycaeninae y Satyrinae, con y sin duplicación), se ha aplicado, a las distribuciones de longitudes alares obtenidas, el método de formación de grupos utilizado en el apartado anterior. En ambas subfamilias el porcentaje de especies que quedan incluidas en algún linaje, sin alcanzar los valores de los datos empíricos, es netamente mayor en el caso de $p_c > 0$ que en el de $p_c = 0$ (Tabla III y Figura 7).

	Lycaeninae	Satyrinae
Datos Empíricos	84.5%	83.3%
Modelo con Duplicación	70.0%	60.1%
Modelo sin Duplicación	45.5%	30.3%

Tabla III. Porcentajes de especies que se integran en algún linaje en las subfamilias con mayor número de especies según los datos empíricos y según los resultados del modelo, con y sin duplicación de la superficie alar.

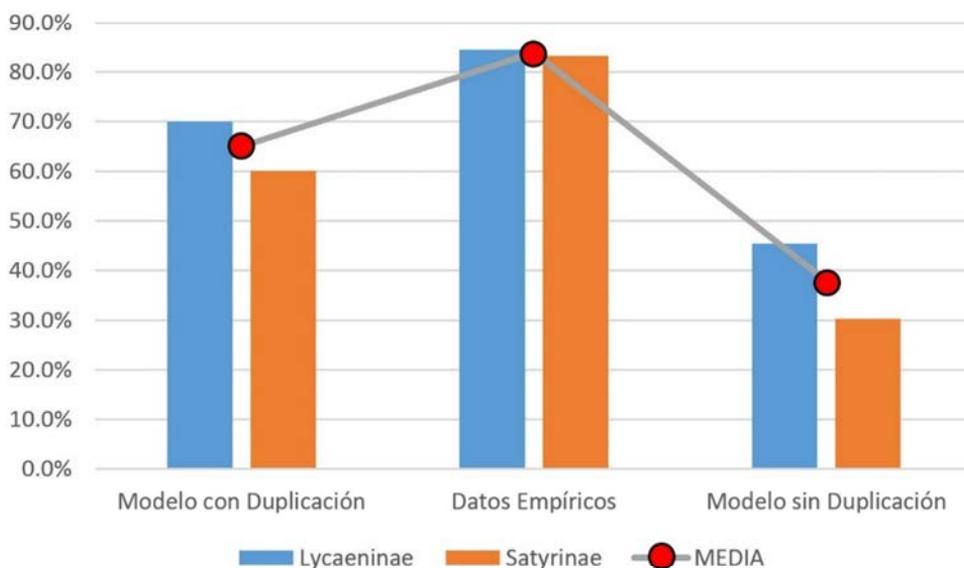


Figura 7. Representación de los porcentajes de especies que se integran en algún linaje según los datos empíricos y según los resultados del modelo, con y sin duplicación de la superficie alar.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Sin que los resultados sean absolutamente concluyentes, los análisis efectuados con nuestra base de datos indican que las distribuciones empíricas de longitudes alares dentro de las diferentes subfamilias son compatibles con la hipótesis de la duplicación del tamaño alar como mecanismo de especiación y diversificación. Existe una serie de evidencias que apoyan nuestra hipótesis. En primer lugar, se constata que hay muchas especies de tamaño coincidente, en los términos definidos en la metodología (diferencias de menos del 1%). Así, los grupos de 3 o más especies engloban el 69% del total de especies analizadas, y son habituales los grupos de 5-6 o incluso de más. Aunque no se haya demostrado de manera estadística, se aprecia que la distribución de longitudes alares no cubre de manera continua todo el espectro de tamaños, sino que exhibe una clara agregación (Anexo B y Figura 5). Esta agregación sugiere la posible existencia de fenómenos discontinuos en los cambios evolutivos del tamaño alar. En segundo lugar, la mayoría de grupos presentan longitudes alares que se enlazan mediante la razón $\sqrt{2}$. Así, de las 252 especies de las 11 subfamilias analizadas, 176 (el 70% del total) están englobadas en linajes que se enlazan mediante dicha razón, en ocasiones con notable exactitud. En tercer lugar, el número de linajes que aparece mediante la razón $\sqrt{2}$ es muy superior al que aparece utilizando cualquier otra razón, al menos en las dos subfamilias con más especies, lo cual sugiere que la evolución discontinua en cuanto a la longitud alar que antes mencionábamos es más probable por duplicaciones de superficie que por cualquier otro mecanismo. En cuarto lugar, el modelo de evolución de la longitud alar que hemos puesto a punto se ajusta, en las dos subfamilias con mayor número de especies, mucho mejor (especialmente en el caso de los Satyrinae) cuando se introduce una cierta probabilidad de duplicación que cuando no. Finalmente, y en quinto lugar, empleando ese mismo modelo de simulación, se generan distribuciones que producen un mayor número de linajes (y más próximo al observado empíricamente) cuando las distribuciones se han obtenido con una probabilidad de duplicación no nula.

El tamaño alar es un rasgo biológico de la máxima importancia para la probabilidad de reproducción de los lepidópteros, y por lo tanto para su fitness (García-Barros, 1999a, 1999b). En concreto, los papilionoideos son todos de actividad diurna y voladores activos, por lo que una duplicación de la superficie alar forzosamente ha de tener consecuencias drásticas. Dicha duplicación modificaría, muy probablemente, la relación superficie alar/peso, y, en consecuencia, alteraría una serie de funciones relacionadas con el acceso a recursos alimenticios, la huida frente a depredadores, la dispersión, la danza nupcial, el apareamiento (García-Barros, 1999b) e incluso la tasa metabólica (Niven & Scharlemann, 2005). En particular, y en lo que se refiere a la dispersión, Jenkins *et al.* (2007) demostraron que el tamaño estaba asociado positivamente a la capacidad de dispersión en animales de dispersión activa, como los lepidópteros. Más concretamente, Hill *et al.* (1999) documentaron cómo las mariposa-

sas colonizadoras poseían alas más alargadas que las residentes (sedentarias), mientras que Breuker *et al.* (2007) observaron que solo las hembras que se dispersaban tenían las alas significativamente por encima de la media. Por otra parte, hay que considerar que la duplicación de la superficie alar puede constituir, por sí sola, una barrera de reproducción pre-zigótica, ya que en los papilionoideos la danza nupcial previa a la cópula es importante y la elección que hace la hembra es decisiva (Dincă *et al.* 2013); resulta difícil suponer que una hembra aceptase un macho el doble de grande de lo habitual. Todo ello parece apoyar la idea de que las duplicaciones de la superficie alar, de existir, tendrían una gran relevancia evolutiva y sería verosímil que dieran lugar a episodios de especiación a partir de los cuales se generaría una diversificación posterior estable en el tamaño alar, como parece sugerir la acumulación de especies dentro de unos límites extremadamente pequeños de tamaño alar. Muchos de los linajes que hemos señalado se podrán comprobar cuando en el futuro se disponga de un mapa completo del árbol filogenético de los papilionoideos del Paleártico occidental.

Trabajos recientes indican que, en los lepidópteros, la evolución de los patrones de coloración viene muy influida por el sistema de venación alar (Nijhout, 1994; Schachat y Brown, 2016). Asimismo, se sabe que dichos patrones se establecen de una forma individualizada en cada sector, lo que determina una clara compartimentación que se concreta en los sectores delimitados por las venas (Nijhout, 2001). Ello resulta especialmente interesante en el contexto de la presente investigación, ya que sugiere la posibilidad de que una mutación que produjese la duplicación celular de todas las células de las alas pudiera mantener la estructura de cada sector, haciendo viable el conjunto. Asimismo, Reed & Serfas (2004) demuestran que los patrones alares evolucionan a partir de la modificación de un solo gen, lo que hace pensar que una única mutación pudiera provocar la duplicación celular. Por otra parte, pequeñas adiciones de insulina en los discos imaginales de lepidópteros desencadenan la producción de importantes factores de crecimiento (Nijhout, 2003). Todo lo dicho constituye un conjunto de indicios que apoyan la verosimilitud de la duplicación celular generalizada que proponemos como parte de nuestra hipótesis, probablemente producto de escalones en el control hormonal. La idea del control genético sobre el número de escamas queda reforzada a partir de la constatación, hecha en nuestro anterior trabajo (Masó *et al.*, en preparación; Capítulo 4), de que el número de escamas de la celda discal tenía un fuerte componente específico.

En capítulos anteriores, hemos demostrado que el número de escamas, tanto dentro de una misma especie (Masó *et al.*, en preparación; Capítulo 3) como entre especies (Masó *et al.*, en preparación; Capítulo 4) depende fuertemente del tamaño alar; o, dicho de otra forma, el tamaño de una mariposa es una medida indirecta del número de escamas que posee en las alas. Esta dependencia sugiere que un posible mecanismo que explique la duplicación de la superficie alar sea la duplicación del número de células (y por lo tanto de escamas) de sus alas. Si bien dentro de los lepidópteros el tamaño de las escamas puede ser muy variable (Grodnitsky & Kozlov, 1989; Si-

monsen & Kristensen, 2002), en el grupo que nos ocupa (papilionoideos) el tamaño de las escamas, en la mayor parte de especies, se sitúa entre 140 y 200 micrómetros (Simonsen & Kristensen, 2002), lo que apoya la idea apuntada de la relación entre número de escamas (y no el tamaño de dichas escamas) y superficie alar.

En cualquier caso, en este trabajo no podemos aclarar qué mecanismos podrían ser responsables de la duplicación del número de células de las alas, y por lo tanto de la superficie alar. No obstante, los datos experimentales recopilados son compatibles con la existencia de dicho mecanismo: el examen mediante aproximaciones complementarias de los datos aportados parece aportar pruebas indirectas de su existencia. Este mecanismo de evolución por duplicación podría constituir, a la vez, un mecanismo de diversificación. En efecto, las duplicaciones exitosas (es decir, las que dieran lugar a una nueva especie) serían sucesos relativamente poco frecuentes (y lógicamente limitados por el tamaño máximo viable), que generarían discontinuidades en la distribución de tamaños, a partir de la cual se producirían nuevos fenómenos de especiación por otros procesos con pequeñas variaciones alrededor del tamaño alar alcanzado. Por lo tanto, la evolución del tamaño alar sería fruto de la superposición de consecuencia de un modelo discontinuo, similar al que se atribuye a la evolución de morfologías exageradas (Emlen & Nijhout, 2000) y que podríamos calificar de macroevolución, y de un modelo más progresivo y continuo (microevolución).

Aunque no nos consta que se hayan descrito fenómenos de especiación por duplicación celular generalizada como los que aquí proponemos, nuestros resultados inducen a considerar la posibilidad de dicho mecanismo, y subrayan la importancia de profundizar en estudios de este tipo, así como de investigar la filogenia de nuestros linajes para comprobar las posibles relaciones evolutivas que apuntamos, así como para explorar las bases genéticas y fisiológicas de la duplicación celular generalizada. La idea de fenómenos discontinuos en la evolución de un carácter continuo como es el tamaño alar es tremendamente atractiva y puede abrir la puerta a nuevos planteamientos para entender mejor la evolución de los lepidópteros y, por qué no, de otros grupos de insectos y demás artrópodos.

5. BIBLIOGRAFÍA

ATKINSON, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Adv.Ecol.Res.*, 25: 1-58

BETTS, C. R. & R. J. WOOTTON 1988. Wing shape and flight behavior in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A preliminary analysis. *J. exp. Biol.*, 138: 271-288.

BERWAERTS, K., H. VAN DYCK & P. AERTS 2002. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, 16: 484-491.

BÖHNI, R. *et al.* 1999. Autonomous control of cell and organ size by CHICO, a drosophila homolog of vertebrate IRS1-4. *Cell*, 97: 865-975.

- BREUKER, C. J. *et al.* 2007. The association between wing morphoplogy and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Eur. J. Entomol.*, 104: 445-452.
- CHO, E. H. & H. F. NIJHOUT 2013. Development of polyploidy of scale-Building Cells in the Wings of *Manduca sexta*. *Arthropod Structure & Development*, 42: 37-46.
- CORE TEAM, R 2014. *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org/>).
- COSTANZO, K. & A. MONTEIRO 2007. The use of chemical and visual cues in female choice in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 845-851.
- DENNIS, R. L. H. & T. G. SHREEVE 1989. Butterfly wing morphology variation in the British Isles: the influence of climate, behavioural posture and the hostplant-habitat. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 323-348.
- DHUNGEL, B. & J. M. OTAKI 2014. Morphometric analysis of nymphalid butterfly wings: number, size and arrangement of scales, and their implications for tissue-size determination. *Entomological Science*, 17: 207-218.
- DINCĂ, V., C. WIKLUND, V. A. LUKHTANOV, U. KODANDARAMAIAH, K. NORÉN, L. DAPPOR-TO, N. WAHLBERG, R. VLIA & M. FRIBERG 2013. Reproductive isolation and patterns of genetic differentiation in a cryptic butterfly species complex. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 2095-2106.
- EMLÉN, D. J. & H. F. NIJHOUT 2000. The Development and Evolution of Exaggerated Morphologies in Insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 661-708.
- GARCÍA-BARROS, E. 1999a. Filogenia y evolución de Lepidoptera. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 26: 475-483.
- GARCÍA-BARROS, E. 1999b. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 26: 657-678.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, C. STEFANESCU & A. VIVES MORENO 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. In: Fauna Ibérica, vol. 37. Ramos, M. A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1.213 pp.
- HASSALL, C. 2015. *Strong geographical variation in wing aspect ratio of a damselfly, Calopteryx maculata (Odonata: Zygoptera)*. PeerJ, 3:e1219; DOI 10.7717/peerj.1219
- HEINRICH, B. 1993. *The hod-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlín.
- HENRIKSEN, H. J. & KREUTZER, I. 1982. *Skandinaviens dagsommerfugle i naturen*. Skandinavisk bogforlag. Odense.
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY 1980. *Guía de campo de las mariposas de España y de Europa* (traducción de la 2ª edición revisada). Ediciones Omega, Barcelona, 452 pp.
- HILL *et al.* 1999. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographical range. *Oecologia*, 121: 165-170.
- JENKINS, D. G. *et al.* 2007. Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, 16: 415-425.
- KRISTENSEN, N. P. 1998. *Systematics, evolution and Biogeography*. In: The Lepidoptera, I. Handbuch der Zoologie, IV, 35. Berlín.
- KRISTENSEN, N. P. & T. J. SIMONSEN 2003. *Hairs' and scales*. In: (editor) Kristensen, Handbook of Zoology, 4, Arthropoda: Insecta, Part 36: Lepidoptera, Moths and Butterflies, vol. 2: Morphology, Physiology, and Development. De Gruyter, Berlin, pp.: 9-22.
- MANLEY, W. B. L. & H. G. ALLCARD 1970. *A Field Guide to the Butterflies and Burnets of Spain*. E. W. Classey Ltd. Hampton, 192 pp (+ 40 láminas).
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- MASÓ, A., J. BAIXERAS & J. ROMERO (en preparación; Capítulo 4). *Influencia del tamaño alar en el número de escamas de diversas especies, géneros y subfamilias de Papilionoidea (Hexapoda: Lepidoptera)*.
- MASÓ, A., J. ROMERO & J. BAIXERAS (en preparación; Capítulo 3). *Análisis de la variabilidad en el número, densidad y distribución de las escamas alares de Colias crocea (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae)*.

- McCABE, J. *et al.* 1997. Joint regulation of cell size and cell number in the wing blade of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res., Camb.*, 69: 61-68.
- McCABE, J., V. FRENCH & L. PARTRIDGE 1997. Joint Regulation of Cell Size and Cell Number in the Wing Blade of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res., Camb.*, 69: 61-68.
- NIJHOUT, H. F. 1994. Symmetry systems and compartments in Lepidopteran wings: the evolution of a patterning mechanism. *Development (Supplement)* 1994: 225-233.
- NIJHOUT, H. F. 2001. *Origin of butterfly wing patterns*. Cap. 22: 511-529.
- NIJHOUT, H. F. 2003. The control of body size in insects. *Developmental Biology*, 261: 1-9.
- NIVEN, J. E. & J. P. W. SCHARLEMANN 2005. Do Insect Metabolic Rates at Rest and During Flight Scale with Body Mass? *Biology Letters*, 1: 346-349.
- NYLIN, S. & L. SVÄRD 1991. Latitudinal patterns in the size of European butterflies. *Holarctic Ecology*, 14: 192-202.
- REED, R. D. & M. S. SERFAS 2004. Butterfly wing pattern evolution is associated with changes in a notch/distal-less temporal pattern formation process. *Current Biology*, 14: 1159-1166.
- SCHACHAT, S. R. & R. L. BROWN, 2016. Forewing color pattern in Micropterigidae (Insecta: Lepidoptera): homologies between contrast boundaries, and a revised hypothesis for the origin of symmetry systems. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 1-25.
- SCOBLE, M. J. 1992. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press. Oxford. 420 pp.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON 2002. *Guía de las mariposas de España y de Europa*. Lynx Edicions, Bellaterra, 322 pp (+ 104 láminas)
- VAN DYCK, H., E. MATTHYSEN & A. A. DHONDT 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour*, 53: 39-51.
- WEINKOVE, D. *et al.* 1999. Regulation of imaginal disc cell size, cell number and organ size by *Drosophila* class IA phosphoinositide 3-kinase and its adaptor. *Current Biology*, 9(18): 1019-1029.
- YUAN, S., W. HUANG, L. GENG, B. T. BEERNTSEN, H. SONG & E. LING 2017. Differentiation of lepidoptera scale cells from epidermal stem cells followed by ecdysone-regulated DNA duplication and scale secreting. *Cell Cycle*, 21: 1-12.
- ZWAAN, B. J., R. B. R. AZEVEDO, A. C. JAMES, J. V. 'T. LAND & L. PARTIDGE 2000. Cellular basis of wing size variation in *Drosophila melanogaster*: a comparison of latitudinal clines on two continents. *Heredity*, 84: 338-347.

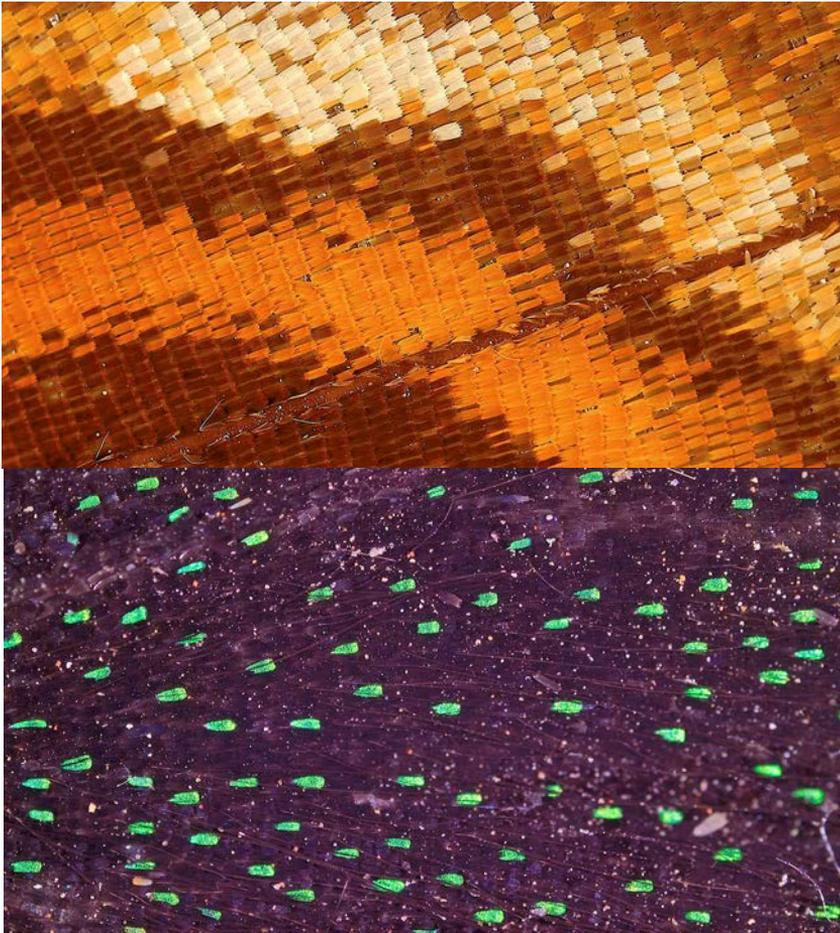
6. AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ramon Margalef, catedrático de Ecología de la Universitat de Barcelona (UB), que nos acogió en su departamento desde el principio (1974) y que dirigió la tesis doctoral del primer autor (de la que este artículo forma parte) los primeros años, que fueron la mayoría, inspirando y sugiriendo todos los temas y enfoques de la misma, y en concreto el de este artículo. Después de su fallecimiento, codirigieron la tesis los coautores segundo y cuarto de este artículo.

Para el estudio de la colección del Museu de Zoologia de Barcelona (ahora de Ciencias Naturales), colaboraron Oleguer Escolà, Anna Omedes, Glòria Masó, Amador Viñolas y, de manera muy especial, el Dr. Francesc Español (†). Para acceder a la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid colaboraron Victoria Remón, Marian Ramos, Mercedes Paris y, sobre todo, Isabel Izquierdo (†). Para estudiar la colección del Laboratoire d'Entomologie del Musée d'Histoire Naturelle de

París participaron Gérard Christian Luquet, Patrice Léraut y, especialmente, Hervé de Toulgoet. En mi visita al Museo Civico de Storia Naturale de Turín me asistió activamente el Dr. Umberto Parenti, y durante mi estancia en el Department of Entomology del British Museum de Londres he de agradecer la ayuda del Dr. Martin Honey.

En los procesos de medición me ayudaron Lluís Simó y el Dr. Josep Ylla, este último aportando también su colección particular como cotejo externo. En la recopilación bibliográfica colaboró David Carrera y los doctores José Martín Cano y Constantí Stefanescu. En la confección de este artículo ha ayudado la familia más próxima del primer autor: Lizzy, Boris y, de forma muy especial, Yuri; y en distintos aspectos del artículo, Manuel Pijoan y varios compañeros de la Societat Catalana de Lepidoptero-
logia. En el asesoramiento general, los doctores Miguel López Munguira y, sobre todo, Enrique García-Barros y muy especialmente Roger Vila.



Arriba: escamas de colores pigmentarios. Abajo: escamas de brillantes colores "ópticos" iridiscentes producidos por fenomenos de interferència debido a que las trabéculas de las escamas están separadas por distancias inferiores a la longitud de onda de la luz.

ANEXO A. BASE DE DATOS

Datos de longitudes alares usados en el presente trabajo. Se recogen los valores de todas las especies, ordenadas por subfamilias. De cada especie se indica la longitud alar obtenida mediante cada una las tres aproximaciones realizadas: la obtenida por el primer autor del trabajo (tesis), la que se ha tomado de García-Barros *et al.* (2013) (F.Ib.) y la de la colección privada (ext). En la columna coloreada figura la media ponderada de las tres.

1 - PYRGINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)	11.1		11.0	11.1
<i>Spialia sertorius</i> (Hoffmansegg, 1804)	11.0	11.2	11.9	11.2
<i>Spialia orbifer</i> Hübner, 1823	11.4			11.4
<i>Pyrgus malvoides</i> (Elwes & Edwards, 1897)	11.3	11.0	12.3	11.4
<i>Pyrgus warrenensis</i> Verity, 1928	11.5			11.5
<i>Pyrgus onopordi</i> (Rambur, 1839)	11.3	11.9	12.8	11.8
<i>Carcharodus baeticus</i> (Rambur, 1839)	13.5	12.7		13.1
<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	13.5	12.7		13.1
<i>Pyrgus armoricanus</i> (Oberthür, 1910)	13.3	12.8		13.1
<i>Carcharodus tripolinus</i> (Verity, 1925)	13.6	12.5		13.1
<i>Sloperia proto</i> (Ochsenheimer, 1808)	13.3	12.9	13.5	13.1
<i>Pyrgus serratulae</i> (Rambur, 1839)	13.5	13.0	13.0	13.2
<i>Pyrgus cirsii</i> (Rambur, 1839)	13.5	12.9	13.8	13.3
<i>Pyrgus cinarae</i> (Rambur, 1839)	12.0	14.8		13.4
<i>Erynnis tages</i> (Linnaeus, 1758)	14.0	13.9	13.9	13.9
<i>Pyrgus cacaliae</i> (Rambur, 1839)	13.9	14.0		13.9
<i>Pyrgus andromedae</i> (Wallengren, 1853)	14.2	14.0		14.1
<i>Pyrgus foulquieri</i> (Oberthür, 1910)	14.2	14.3		14.2
<i>Carcharodus lavatherae</i> (Esper, 1783)	15.3	13.9	14.1	14.5
<i>Carcharodus flocciferus</i> (Zeller, 1847)	14.6	14.5		14.6
<i>Pyrgus alveus</i> (Hübner, 1803)	15.1	14.8	14.2	14.8
<i>Pyrgus carthami</i> (Hübner, 1813)	15.2	14.6	15.2	14.9
<i>Pyrgus sidae</i> (Esper, 1784)	15.7	16.5		16.1

2 - HETEROPTERINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Carterocephalus silvicolus</i> Meigen, 1829	12.1			12.1
<i>Carterocephalus palaemon</i> (Pallas, 1771)	14.2	13.8		14.0
<i>Heteropterus morpheus</i> (Pallas, 1771)	18.1	15.5	18.2	17.1

3 - HESPERIINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Thymelicus acteon</i> (Rottemburg, 1775)	11.0	12.2	11.4	11.5
<i>Thymelicus lineola</i> (Ochsenheimer, 1808)	11.5	11.8	13.0	11.9
<i>Thymelicus sylvestris</i> (Poda, 1761)	13.4	13.3	13.2	13.3
<i>Gegenes pumilio</i> (Hoffmansegg, 1804)	15.0	14.5		14.7
<i>Borbo borbonica</i> (Boisduval, 1833)	15.1	14.5		14.8

<i>Ochlodes sylvanus</i> (Esper, 1777)	14.7	15.5	14.4	14.9
<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	15.1	14.9	15.2	15.0
<i>Gegenes nostradamus</i> (Fabricius, 1793)	16.4	15.8		16.1

4 - PARNASIINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Zerynthia rumina</i> (Linnaeus, 1758)	22.2	23.9	25.0	23.4
<i>Parnassius mnemosyne</i> (Linnaeus, 1758)	27.2	28.1	29.3	27.9
<i>Zerynthia cerisy</i> Godart, 1824	33.3			33.3
<i>Parnassius apollo</i> (Linnaeus, 1758)	40.6	38.7	38.6	39.4

5 - PAPILIONINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Iphiclidus feisthamelii</i> (Duponchel, 1832)	38.4	38.8	29.3	36.7
<i>Papilio machaon</i> (Linnaeus, 1758)	39.9	39.0	40.7	39.7

6 - DISMORPHIINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Leptidea sinapis</i> (Linnaeus, 1758)	18.8	19.4	19.0	19.1
<i>Leptidea reali</i> Reissinger, 1990	18.8	19.4		19.1

7 - COLIADINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Colias hecla</i> Lefèbvre, 1836	22.6			22.6
<i>Colias chrysotheme</i> Esper, 1781	22.8			22.8
<i>Colias nastes</i> Boisduval, 1832	23.1			23.1
<i>Colias myrmidone</i> Esper, 1781	23.2			23.2
<i>Colias phicomone</i> (Esper, 1780)	23.6	23.3	22.5	23.2
<i>Colias crocea</i> (Geoffroy, 1785)	23.1	23.9		23.5
<i>Colias erate</i> Esper, 1804	23.5			23.5
<i>Colias alfacariensis</i> Ribbe, 1905	25.4	24.6	25.8	25.1
<i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)	29.8	28.5	30.2	29.3
<i>Gonepteryx cleopatra</i> (Linnaeus, 1767)	29.7	28.6	30.3	29.4
<i>Gonepteryx farinosa</i> Zeller, 1847	31.0			31.0
<i>Catopsilia florella</i> Fabricius, 1775	32.2			32.2

8 - PIERINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Colotis evagore</i> (Klug, 1829)	15.7	16.7	17.3	16.4
<i>Anthocharis euphenoides</i> Staudinger, 1869	18.6	18.3	16.7	18.1
<i>Euchloe tagis</i> (Hübner, 1804)	18.8	18.9	18.9	18.8
<i>Anthocharis cardamines</i> (Linnaeus, 1758)	19.7	19.3	21.2	19.8
<i>Euchloe bazae</i> Fabiano, 1993	20.2	20.1	19.0	19.9
<i>Pieris ergane</i> (Geyer, 1828)	20.9	21.0	21.0	20.9
<i>Pontia daplidice</i> (Linnaeus, 1758)	22.7	21.5	22.4	22.2
<i>Euchloe crameri</i> Butler, 1869	22.7	21.5	22.9	22.2
<i>Euchloe belemia</i> (Esper, 1800)	22.9	22.4	20.8	22.2
<i>Pieris napi</i> (Linnaeus, 1758)	22.0	23.1	22.9	22.6
<i>Euchloe simplonia</i> (Freyer, 1829)	22.3	23.0		22.7
<i>Pontia chloridice</i> Hübner, 1808	22.8			22.8
<i>Pieris manni</i> (Mayer, 1851)	22.5	23.9		23.2
<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)	23.9	22.8	24.6	23.6
<i>Pontia callidice</i> (Hübner, 1800)	23.4	23.7	23.8	23.6
<i>Zegris eupheme</i> (Esper, 1804)	24.4	24.3	23.6	24.2
<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	33.9	29.2	32.7	31.8
<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	32.6	31.1	31.5	31.8

9 - NEMEOBIINAE				
ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Hamearis lucina</i> (Linnaeus, 1758)	15.3	14.5	16.5	15.2

10 - LYCAENINAE				
ESPECIE	TESI	F.lb.	ext	X
<i>Scolitantides abencerragus</i> (Pierret, 1837)	9.3	9.6	10.4	9.6
<i>Tarucus theophrastus</i> (Fabricius, 1793)	9.5	9.9	9.8	9.7
<i>Cupido lorquini</i> (Herrich-Schäffer, 1850)	9.8	9.9		9.8
<i>Scolitantides panoptes</i> (Hübner, 1813)	9.5	10.9		10.2
<i>Zizeeria knysna</i> (Trimen, 1862)	10.6	10.6		10.6
<i>Cacyreus marshalli</i> Butler, 1898	10.7	10.7		10.7
<i>Scolitantides baton</i> (Bergsträsser, 1779)	10.6	10.5	11.5	10.7
<i>Cupido minimus</i> (Fuessly, 1775)	10.5	10.7	13.7	11.2
<i>Agrides zullich</i> Hemming, 1933	11.6	11.6		11.6
<i>Aricia morronensis</i> (Ribbe, 1910)	12.5	11.8	13.0	12.3
<i>Cupido osiris</i> (Meigen, 1829)	12.5	12.3	13.2	12.5
<i>Aricia cramera</i> (Eschscholtz, 1821)	12.5	12.6		12.6
<i>Scolitantides orion</i> (Pallas, 1771)	13.1	12.6	13.6	13.0
<i>Plebejus argus</i> (Linnaeus, 1758)	13.2	12.5	13.5	13.0
<i>Lycaena helle</i> ([Denis y Schiffermüller], 1775)	13.4	12.4	13.3	13.0
<i>Agrides glandon</i> (Prunner, 1798)	13.2	12.8	13.4	13.1
<i>Agrides pyrenaicus</i> (Boisduval, 1840)	13.1	13.0	13.3	13.1
<i>Cupido alcetas</i> (Hoffmansegg, 1804)	13.5	12.8	13.4	13.2
<i>Cupido argiades</i> (Pallas, 1771)	13.5	12.9	13.7	13.3
<i>Polyommatus celina</i> (Austaut, 1879)	13.6	13.4		13.5
<i>Aricia nicias</i> (Meigen, 1829)	13.7	13.0	14.4	13.6
<i>Polyommatus eros</i> (Ochsenheimer, 1808)	13.7	13.4	13.7	13.6
<i>Leptotes pirithous</i> (Linnaeus, 1767)	13.7	12.9	15.1	13.6
<i>Plebejus idas</i> (Linnaeus, 1760)	13.5	13.4	14.6	13.6
<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)	13.6	13.4	14.3	13.6
<i>Satyrium acaciae</i> (Fabricius, 1787)	13.5	13.3	14.7	13.6
<i>Polyommatus golgus</i> (Hübner, 1813)	13.5	13.7	14.2	13.7
<i>Lycaena tityrus</i> (Poda, 1761)	13.5	13.7	14.5	13.7
<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1760)	13.5	13.8	14.5	13.8
<i>Polyommatus thersites</i> (Cantener, 1835)	13.8	13.9		13.8
<i>Aricia agestis</i> (Denis y Schiffermüller, 1775)	13.9		14.0	13.9
<i>Aricia montensis</i> Verity, 1928	13.9	14.1		14.0
<i>Tomares ballus</i> (Fabricius, 1787)	13.9	14.1	14.1	14.0
<i>Glaucopsyche melanops</i> (Boisduval, 1828)	14.1	13.8	14.4	14.0
<i>Polyommatus icarus</i> (Rottemburg, 1775)	14.4	13.4	14.8	14.0
<i>Polyommatus damon</i> ([Denis y Schiffermüller], 1775)	13.9	13.8	15.4	14.1
<i>Polyommatus violeetae</i> (Gómez Bustillo, Expósito y Martínez, 1979)	13.4	15.0		14.2
<i>Eumedonia eumedon</i> (Esper, 1780)	14.0	14.7	14.0	14.2
<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	14.4	14.7	14.3	14.5
<i>Plebejus hespericus</i> (Rambur, 1840)	14.7	14.7		14.7
<i>Lycaena bleusei</i> (Oberthür, 1884)	14.7	14.8		14.7
<i>Satyrium w-album</i> (Knoch, 1782)	14.8	14.8	15.1	14.8
<i>Polyommatus ripartii</i> (Freyer, 1830)	15.0	14.4	16.5	15.0
<i>Satyrium pruni</i> (Linnaeus, 1758)	15.4	15.0		15.2
<i>Polyommatus fabressei</i> (Oberthür, 1910)	15.6	15.0		15.3
<i>Polyommatus dorylas</i> ([Denis y Schiffermüller], 1775)	15.5	15.1	16.0	15.4
<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	15.6	15.2	16.4	15.6
<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	15.7	15.3	16.1	15.6
<i>Satyrium esculi</i> (Hübner, 1804)	15.7	15.9	15.1	15.6
<i>Callophrys avis</i> Chapman, 1909	15.8	15.5		15.7
<i>Polyommatus fulgens</i> (Sagarra, 1925)	15.8	15.1	17.0	15.7
<i>Satyrium spini</i> (Fabricius, 1787)	15.9	16.0	16.0	15.9
<i>Polyommatus bellargus</i> (Rottemburg, 1775)	16.1	15.9	16.2	16.0
<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus, 1767)	16.7	15.0	17.2	16.1
<i>Polyommatus nivescens</i> (Keferstein, 1851)	16.3	16.1		16.2
<i>Satyrium ilicis</i> (Esper, 1779)	16.2	16.5	15.9	16.3
<i>Lycaena virgaureae</i> (Linnaeus, 1758)	16.2	16.5	16.1	16.3
<i>Polyommatus coridon</i> (Poda, 1761)	16.4	16.1	17.0	16.4

<i>Favonius quercus</i> (Linnaeus, 1758)	16.4	16.4	16.5	16.4
<i>Lycaena hippothoe</i> (Linnaeus, 1760)	16.5	16.5	16.2	16.4
<i>Polyommatus escheri</i> (Hübner, 1823)	16.5	16.1	17.0	16.4
<i>Phengaris nausithous</i> (Bergsträsser, 1779)	16.7	16.7	16.6	16.7
<i>Polyommatus amandus</i> (Schneider, 1792)	16.7	17.3	16.7	16.9
<i>Polyommatus daphnis</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	17.1	16.6	18.2	17.1
<i>Polyommatus hispana</i> (Herrich-Schäffer, 1851)	17.5	17.0	18.1	17.4
<i>Phengaris alcon</i> ([Denis y Schiffermüller], 1775)	17.8	17.8		17.8
<i>Lycaena alciphron</i> (Rottemburg, 1775)	17.9	17.8	18.4	17.9
<i>Iolana debilitata</i> (Schultz, 1905)	19.0	18.2		18.6
<i>Thecla betulae</i> (Linnaeus, 1758)	19.2	18.0	19.0	18.7
<i>Laeosopis roboris</i> (Esper, 1793)	19.0	19.1	17.6	18.7
<i>Phengaris arion</i> (Linnaeus, 1758)	19.5	19.1	19.1	19.2

11 - LIBYTHEINAE				
ESPECIE	TESI	F.lb.	ext	̄
<i>Libythea celtis</i> (Laicharting, 1782)	20.4	21.0	20.8	20.7

12 - DANAINAE				
ESPECIE	TESI	F.lb.	ext	̄
<i>Danaus chrysippus</i> (Linnaeus, 1758)	40.5	37.5		39.0
<i>Danaus plexippus</i> (Linnaeus, 1758)	47.7	47.2		47.4

13 - SATYRINAE				
ESPECIE	TESI	F.lb.	ext	̄
<i>Coenonympha arcanioides</i> Pierret 1837	14.9			14.9
<i>Coenonympha corinna</i> (Hübner, [1804])	15.0			15.0
<i>Coenonympha pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	14.9	14.8	16.5	15.1
<i>Coenonympha dorus</i> (Esper, 1782)	15.4	15.8	16.0	15.7
<i>Coenonympha gargetta</i> Verity, 1957	15.9		15.5	15.7
<i>Coenonympha arcania</i> (Linnaeus, 1761)	17.7	17.5	17.9	17.6
<i>Coenonympha glycerion</i> (Borkhausen, 1788)	18.2	18.1	17.9	18.1
<i>Erebia arvernensis</i> Oberthür, 1908	18.1	18.1		18.1
<i>Erebia epiphron</i> (Knoch, 1783)	18.2	18.0	18.5	18.2
<i>Erebia cassioides</i> (Reiner y Hohenwarth, 1792)	18.3			18.3
<i>Erebia rondoui</i> Oberthür, 1908	18.3	18.6		18.4
<i>Erebia gorge</i> (Hübner, 1804)	18.1	18.5	19.0	18.4
<i>Pyronia cecilia</i> (Vallantin, 1894)	18.4	18.2	19.7	18.5
<i>Erebia manto</i> ([Denis y Schiffermüller], 1775)	21.0	20.0	19.1	20.2
<i>Pyronia tithonus</i> (Linnaeus, 1771)	21.2	19.3	20.9	20.4
<i>Erebia hispania</i> Butler, 1868	21.1	20.6	19.0	20.5
<i>Erebia oeme</i> (Hübner, 1804)	20.8	20.5	20.5	20.6
<i>Erebia gorgone</i> (Boisduval, 1833)	21.2	20.0	21.1	20.7
<i>Erebia zapateri</i> Oberthür, 1875	21.4	19.8	21.9	20.8
<i>Erebia neoridas</i> (Boisduval, 1828)	21.4	20.6	21.8	21.2
<i>Pyronia bathseba</i> (Fabricius, 1793)	21.4	20.6	22.0	21.2
<i>Erebia lefebvrei</i> (Boisduval, 1828)	21.1	22.0	19.7	21.2
<i>Pararge aegeria</i> (Linnaeus, 1758)	20.8	21.3	21.9	21.2
<i>Erebia polaris</i> Staudinger, 1871	21.2			21.2
<i>Erebia sthenno</i> Graslin, 1850	21.2			21.2
<i>Erebia alberganus</i> (Prunner, 1798)	21.5		20.8	21.2
<i>Erebia euryale</i> (Esper, 1805)	21.0	22.0	20.7	21.3
<i>Erebia pandrose</i> (Borkhausen, 1788)	21.0	22.5	20.1	21.4
<i>Lasiommata petropolitana</i> (Fabricius, 1787)	20.8	22.0	21.7	21.4
<i>Hyponephele lycaon</i> (Kühn, 1774)	21.6	21.7		21.6
<i>Erebia pronoe</i> (Esper, 1780)	21.7	23.0	20.4	21.9
<i>Lasiommata megera</i> (Linnaeus, 1767)	21.4	21.9	23.5	22.0
<i>Aphantopus hyperantus</i> (Linnaeus, 1758)	21.6	22.2	22.7	22.0
<i>Erebia montana</i> (Prunner, 1798)	22.5		21.8	22.2
<i>Hyponephele lupinus</i> (Costa, 1836)	22.9	22.4		22.6
<i>Erebia epistygne</i> (Hübner, 1819)	23.3	23.5	21.7	23.1

<i>Erebia triaria</i> (Prunner, 1798)	23.1	23.4	22.7	23.1
<i>Erebia meolans</i> (Prunner, 1798)	23.7	22.8	22.9	23.1
<i>Erebia aethiops</i> (Esper, 1777)	23.3		23.5	23.4
<i>Arethusana arethusia</i> ((Denis & Schiffermüller), 1775)	23.4	23.3	24.6	23.6
<i>Hipparchia neomiris</i> (Godart, 1824)	24.5			24.5
<i>Pseudochazara mercurius</i> (Staudinger, 1887)	24.5	24.5	24.8	24.5
<i>Melanargia galathea</i> (Linnaeus, 1758)	24.6	24.6	25.6	24.8
<i>Melanargia ines</i> (Hoffmansegg, 1804)	25.1	25.5	25.1	25.2
<i>Erebia ligea</i> (Linnaeus, 1758)	25.4		25.5	25.4
<i>Melanargia lucasi</i> Rambur, 1858	25.5			25.5
<i>Lasiommata maera</i> (Linnaeus, 1758)	25.6	25.3	26.2	25.6
<i>Maniola jurtina</i> (Linnaeus, 1758)	25.7	25.1	26.3	25.6
<i>Lopinga achine</i> (Scopoli, 1763)	25.5	26.0	25.4	25.7
<i>Erebia palarica</i> Chapman, 1905	26.2	26.5	25.7	26.2
<i>Melanargia occitanica</i> (Esper, 1793)	26.4	26.5	25.8	26.3
<i>Satyrus actaea</i> (Esper, 1781)	26.4	25.8	28.0	26.5
<i>Hipparchia statilinus</i> (Hufnagel, 1766)	27.0	26.5	28.0	27.0
<i>Melanargia lachesis</i> (Hübner, 1790)	26.8	27.1	27.2	27.0
<i>Melanargia russiae</i> (Esper, 1783)	26.6	29.0	26.4	27.5
<i>Hipparchia semele</i> (Linnaeus, 1758)	29.8	28.2		29.0
<i>Melanargia larissa</i> Geyer, 1828	29.1			29.1
<i>Satyrus ferula</i> (Fabricius, 1793)	29.4	28.5	29.6	29.1
<i>Hipparchia fidia</i> (Linnaeus, 1767)	30.3	29.2	30.1	29.8
<i>Chazara briseis</i> (Linnaeus, 1764)	30.4	29.5	30.2	30.0
<i>Hipparchia alcyone</i> ((Denis & Schiffermüller), 1775)	30.2	30.6	29.4	30.2
<i>Minois dryas</i> (Scopoli, 1763)	29.6	30.4	31.2	30.2
<i>Hipparchia (Pseudotergumia) wyssii</i> Christ, 1889	30.5			30.5
<i>Chazara priouri</i> (Pierret, 1837)	30.5	30.3	31.9	30.7
<i>Hipparchia fagi</i> (Scopoli, 1763)	31.9	32.8	30.6	32.0
<i>Kanetisa circe</i> (Fabricius, 1775)	36.0	35.5	37.2	36.0

14 - CHARAXINAE

ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Charaxes jasius</i> (Linnaeus, 1767)	43.0	43.1	42.6	42.9

15 - APATURINAE

ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Apatura ilia</i> ((Denis & Schiffermüller), 1775)	33.4	32.5	32.8	32.9
<i>Apatura iris</i> (Linnaeus, 1758)	35.1	34.5	35.6	34.9

16 - NYMPHALINAE

ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	X̄
<i>Melitaea asteria</i> Freyer, 1828	14.8			14.8
<i>Melitaea aurelia</i> (Nickerl, 1850)	15.2			15.2
<i>Araschnia levana</i> (Linnaeus, 1758)	18.1	18.4	17.9	18.2
<i>Melitaea parthenoides</i> Keferstein, 1851	18.7	18.9	19.6	18.9
<i>Melitaea trivialis</i> ((Denis & Schiffermüller), 1775)	19.3	19.2		19.2
<i>Melitaea diamina</i> (H.G. Lang, 1789)	19.6	19.5	19.8	19.6
<i>Melitaea deione</i> (Geyer, 1832)	20.5	19.7	19.9	20.0
<i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758)	20.1	20.3	19.6	20.1
<i>Melitaea celadussa</i> Fruhstorfer, 1910	20.9	20.2		20.5
<i>Euphydryas aurinia</i> (Rottemburg, 1775)	21.5	21.4	20.3	21.2
<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1778)	21.3	21.1	21.3	21.2
<i>Euphydryas intermedia</i> (Ménétrières, 1859)	21.2			21.2
<i>Melitaea phoebe</i> (Goeze, 1779)	21.1	21.9	21.7	21.5
<i>Euphydryas desfontainii</i> (Godart, 1819)	21.3	21.9	23.2	21.9
<i>Melitaea aetherie</i> (Hübner, 1826)	22.6	22.7		22.7
<i>Euphydryas maturna</i> (Linnaeus, 1758)	22.7			22.7
<i>Polygonia egea</i> (Cramer, 1775)	22.8			22.8
<i>Vanessa virginiensis</i> (Drury, 1773)	22.6	26.0		24.3
<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)	25.4	24.9	26.3	25.4

<i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus, 1758)	24.9	27.1	23.1	25.4
<i>Aglais io</i> (Linnaeus, 1758)	29.5	28.8	28.3	29.0
<i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	30.2	27.7	29.8	29.1
<i>Vanessa atalanta</i> (Linnaeus, 1758)	29.8	28.5	29.6	29.2
<i>Vanessa indica</i> (Herbst, 1794)	29.3			29.3
<i>Nymphalis polychloros</i> (Linnaeus, 1758)	29.6	30.9	29.2	30.0
<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	30.9			30.9
<i>Nymphalis antiopa</i> (Linnaeus, 1758)	32.1	33.3	32.0	32.5

17 - LIMENITIDINAE

ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	\bar{X}
<i>Limenitis reducta</i> (Staudinger, 1901)	27.0	25.0	26.3	26.1
<i>Limenitis camilla</i> (Linnaeus, 1764)	27.4	26.7	26.5	26.9
<i>Limenitis populi</i> (Linnaeus, 1758)	38.4			38.4

18 - HELICONIINAE

ESPECIE	TESI	F.Ib.	ext	\bar{X}
<i>Boloria chariclea</i> Schneider, 1794	17.6			17.6
<i>Boloria dia</i> (Linnaeus, 1767)	17.3	17.7	19.3	17.8
<i>Boloria pales</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	18.4	19.2	19.1	18.8
<i>Boloria eunomia</i> (Esper, 1800)	19.7	20.0		19.9
<i>Boloria selene</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	21.2	20.7	20.1	20.7
<i>Boloria napaea</i> (Hoffmansegg, 1804)	21.1	20.5		20.8
<i>Brenthis ino</i> (Rottenburg, 1775)	21.9	19.9	21.4	21.0
<i>Boloria euphrosyne</i> (Linnaeus, 1758)	20.8	21.0	21.6	21.0
<i>Boloria titania</i> (Esper, 1794)	21.1		22.2	21.4
<i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)	22.2	21.6	23.5	22.2
<i>Brenthis hecate</i> ([Denis y Schiffermüller], 1775)	22.3	22.6	22.0	22.3
<i>Brenthis daphne</i> (Bergsträsser, 1780)	25.2	24.9	23.2	24.7
<i>Argynnis niobe</i> (Linnaeus, 1758)	29.9	27.5	29.7	28.9
<i>Argynnis aglaja</i> (Linnaeus, 1758)	30.4	29.9	27.9	29.7
<i>Argynnis adippe</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	29.5	30.8	29.4	30.0
<i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus, 1758)	32.4	31.8	33.2	32.3
<i>Argynnis pandora</i> ([Denis & Schiffermüller], 1775)	36.1	33.8	35.4	35.0

ANEXO B. GRUPOS DE ESPECIES Y ENLACES

Resumen de los análisis hechos en la formación de grupos e identificación de linajes mediante las “especies enlazadas” (ver metodología) con las 11 subfamilias que poseen 3 o más especies. Para cada subfamilia y resaltado en lila se indica el número de especies, el número de las que están enlazadas y el porcentaje que estas representan. Dentro de cada subfamilia, se indica la longitud alar de cada especie (\bar{X}), marcando los grupos que se forman alternando los colores amarillo y anaranjado y, para cada grupo, el valor medio de longitud alar (\bar{X} grupo). Los grupos enlazados se señalan mediante colores: cada linaje es de un color y sus grupos adoptan distintas intensidades. Se indica también el resultado de multiplicar por $\sqrt{2}$ y la diferencia (DIF) entre este resultado y la media real del grupo siguiente del linaje, señalando si es por exceso (+) o por defecto (-). Todas las longitudes están en mm y no se ha redondeado para poder disponer también de los resultados exactos.

1 - PYRGINAE							
Nº Especies	Nº Enlazadas		Porcentaje				
23	6		26.1%				
ESPECIE	\bar{X}	\bar{X} grupo	$\cdot \sqrt{2}$	DIF			
<i>Pyrgus malvae</i>	11.1	11.29	15.97				
<i>Spialia sertorius</i>	11.2						
<i>Spialia orbifer</i>	11.4						
<i>Pyrgus malvoides</i>	11.4						
<i>Pyrgus warrenensis</i>	11.5						
<i>Pyrgus onopordi</i>	11.8	11.80					
<i>Carcharodus baeticus</i>	13.1	13.14					
<i>Carcharodus alceae</i>	13.1						
<i>Pyrgus armoricanus</i>	13.1						
<i>Carcharodus tripolinus</i>	13.1						
<i>Sloperia proto</i>	13.1						
<i>Pyrgus serratulae</i>	13.2						
<i>Pyrgus cirsii</i>	13.3						
<i>Pyrgus cinarae</i>	13.4						
<i>Erynnis tages</i>	13.9						
<i>Pyrgus cacaliae</i>	13.9						
<i>Pyrgus andromedae</i>	14.1	14.03					
<i>Pyrgus foulquieri</i>	14.2	14.68					
<i>Carcharodus lavatherae</i>	14.5						
<i>Carcharodus flocciferus</i>	14.6						
<i>Pyrgus alveus</i>	14.8						
<i>Pyrgus carthami</i>	14.9						
<i>Pyrgus sidae</i>	16.1				16.10		+ 0.13

2 - HETEROPTERINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas		Porcentaje	
3	2		66.7%	
<i>Carterocephalus silvicolus</i>	12.1	12.10	17.11	
<i>Carterocephalus palaemon</i>	14.0	14.00		
<i>Heteropterus morpheus</i>	17.1	17.10		- 0.01

3 - HESPERIINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas		Porcentaje	
8	2		25.0%	
<i>Thymelicus acteon</i>	11.5	11.50	16.26	
<i>Thymelicus lineola</i>	11.9	11.90		
<i>Thymelicus sylvestris</i>	13.3	13.30		

<i>Gegenes pumilio</i>	14.7	14.85		
<i>Borbo borbonica</i>	14.8			
<i>Ochlodes sylvanus</i>	14.9			
<i>Hesperia comma</i>	15.0			
<i>Gegenes nostradamus</i>	16.1	16.10		- 0.16

4 - PARNASIINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas		Porcentaje	
4	4		100.0%	
<i>Zerynthia rumina</i>	23.4	23.40	33.09	
<i>Parnassius mnemosyne</i>	27.9	27.90	39.46	
<i>Zerynthia cerisy</i>	33.3	33.30		+ 0.21
<i>Parnassius apollo</i>	39.4	39.40		- 0.06

7 - COLIADINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas		Porcentaje	
12	8		66.7%	
<i>Colias hecla</i>	22.6	23.12	32.69	
<i>Colias chrysotheme</i>	22.8			
<i>Colias nastes</i>	23.1			
<i>Colias myrmidone</i>	23.2			
<i>Colias phicomone</i>	23.2			
<i>Colias crocea</i>	23.5			
<i>Colias erate</i>	23.5			
<i>Colias alfacariensis</i>	25.1	25.10		
<i>Gonepteryx rhamni</i>	29.3	29.33		
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	29.4			
<i>Gonepteryx farinosa</i>	31.0	31.00		
<i>Catopsilia florella</i>	32.2	32.20		- 0.49

8 - PIERINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas		Porcentaje	
18	7		38.9%	
<i>Colotis evagore</i>	16.4	16.40	23.19	
<i>Anthocharis euphenoides</i>	18.1	18.10		
<i>Euchloe tagis</i>	18.8	18.80		
<i>Anthocharis cardamines</i>	19.8	19.86		
<i>Euchloe bazae</i>	19.9			
<i>Pieris ergane</i>	20.9	20.90		
<i>Pontia daplidice</i>	22.2			
<i>Euchloe crameri</i>	22.2	22.21		

<i>Euchloe belemia</i>	22.2			
<i>Pieris napi</i>	22.6			
<i>Euchloe simplonia</i>	22.7	22.69	32.09	
<i>Pontia chloridice</i>	22.8			
<i>Pieris manni</i>	23.2	23.30		+ 0.11
<i>Pieris rapae</i>	23.6	23.60		
<i>Pontia callidice</i>	23.6			
<i>Zegris eupheme</i>	24.2	24.20		
<i>Pieris brassicae</i>	31.8			
<i>Aparia crataegi</i>	31.8	31.76		- 0.33

10 - LYCAENINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas	Porcentaje		
71	60	84.5%		
<i>Scolitantides abecerragus</i>	9.6			
<i>Tarucus theophrastus</i>	9.7	9.72	13.75	
<i>Cupido lorquini</i>	9.8			
<i>Scolitantides panoptes</i>	10.2	10.20		
<i>Zizeeria knysna</i>	10.6			
<i>Cacyreus marshalli</i>	10.7	10.67		
<i>Scolitantides baton</i>	10.7			
<i>Cupido minimus</i>	11.2	11.20	15.84	
<i>Agriades zullich</i>	11.6	11.60		
<i>Aricia morronensis</i>	12.3			
<i>Cupido osiris</i>	12.5	12.46	17.62	
<i>Aricia cramera</i>	12.6			
<i>Scolitantides orion</i>	13.0			
<i>Plebejus argus</i>	13.0			
<i>Lycaena helle</i>	13.0			
<i>Agriades glandon</i>	13.1			
<i>Agriades pyrenaicus</i>	13.1			
<i>Cupido alcetas</i>	13.2			
<i>Cupido argiades</i>	13.3			
<i>Polyommatus celina</i>	13.5			
<i>Aricia nicias</i>	13.6			
<i>Polyommatus eros</i>	13.6			
<i>Leptotes pirithous</i>	13.6			
<i>Plebejus idas</i>	13.6			
<i>Callophrys rubi</i>	13.6	13.62	19.27	- 0.13
<i>Satyrion acaciae</i>	13.6			
<i>Polyommatus golgus</i>	13.7			
<i>Lycaena tityrus</i>	13.7			
<i>Lycaena phlaeas</i>	13.8			
<i>Polyommatus thersites</i>	13.8			
<i>Aricia agestis</i>	13.9			
<i>Aricia montensis</i>	14.0			
<i>Tomares ballus</i>	14.0			
<i>Glaucopsyche melanops</i>	14.0			
<i>Polyommatus icarus</i>	14.0			
<i>Polyommatus damon</i>	14.1			
<i>Polyommatus violetae</i>	14.2			
<i>Eumedonia eumedon</i>	14.2			
<i>Glaucopsyche alexis</i>	14.5			
<i>Plebejus hespericus</i>	14.7			
<i>Lycaena bleusei</i>	14.7			
<i>Satyrion w-album</i>	14.8			
<i>Polyommatus ripartii</i>	15.0			
<i>Satyrion pruni</i>	15.2			
<i>Polyommatus fabressei</i>	15.3			
<i>Polyommatus dorylas</i>	15.4			
<i>Cyaniris semiargus</i>	15.6			

<i>Celastrina argiolus</i>	15.6			
<i>Satyrion esculi</i>	15.6			
<i>Callophrys avis</i>	15.7	15.66		- 0.18
<i>Polyommatus fulgens</i>	15.7			
<i>Satyrion spini</i>	15.9			
<i>Polyommatus bellargus</i>	16.0			
<i>Lampides boeticus</i>	16.1			
<i>Polyommatus nivescens</i>	16.2			
<i>Satyrion ilicis</i>	16.3			
<i>Lycaena virgaureae</i>	16.3			
<i>Polyommatus coridon</i>	16.4			
<i>Favonius quercus</i>	16.4			
<i>Lycaena hippothoe</i>	16.4			
<i>Polyommatus escheri</i>	16.4			
<i>Phengaris nausithous</i>	16.7			
<i>Polyommatus amandus</i>	16.9	16.90		
<i>Polyommatus daphnis</i>	17.1			
<i>Polyommatus hispana</i>	17.4	17.40		- 0.22
<i>Phengaris alcon</i>	17.8			
<i>Lycaena alciphron</i>	17.9	17.86		+ 0.24
<i>Iolana debilitata</i>	18.6			
<i>Thecla betulae</i>	18.7	18.66		
<i>Laeosopis roboris</i>	18.7			
<i>Phengaris arion</i>	19.2	19.20		- 0.07

13 - SATYRINAE				
Nº Especies	Nº Enlazadas	Porcentaje		
66	55	83.3%		
<i>Coenonympha arcanioides</i>	14.9			
<i>Coenonympha corinna</i>	15.0	15.01	21.23	
<i>Coenonympha pamphilus</i>	15.1			
<i>Coenonympha dorus</i>	15.7	15.71	22.22	
<i>Coenonympha gardetta</i>	15.7			
<i>Coenonympha arcania</i>	17.6	17.60	24.89	
<i>Coenonympha glycerion</i>	18.1			
<i>Erebia arvernensis</i>	18.1			
<i>Erebia epiphron</i>	18.2			
<i>Erebia cassioides</i>	18.3	18.29	25.86	
<i>Erebia rondoui</i>	18.4			
<i>Erebia gorge</i>	18.4			
<i>Pyronia cecilia</i>	18.5			
<i>Erebia manto</i>	20.2			
<i>Pyronia tithonus</i>	20.4			
<i>Erebia hispania</i>	20.5	20.52	29.02	
<i>Erebia oeme</i>	20.6			
<i>Erebia gorgone</i>	20.7			
<i>Erebia zapateri</i>	20.8			
<i>Erebia neoridas</i>	21.2			
<i>Pyronia bathseba</i>	21.2			
<i>Erebia lefebvrei</i>	21.2			
<i>Pararge aegeria</i>	21.2			
<i>Erebia polaris</i>	21.2			
<i>Erebia sthenno</i>	21.2			
<i>Erebia alberganus</i>	21.2			
<i>Erebia euryale</i>	21.3	21.49	30.39	0.26
<i>Erebia pandrose</i>	21.4			
<i>Lasiommata petropolitana</i>	21.4			
<i>Hyponephele lycaon</i>	21.6			
<i>Erebia pronae</i>	21.9			
<i>Lasiommata megera</i>	22.0			
<i>Aphantopus hyperantus</i>	22.0			

<i>Erebia montana</i>	22.2			
<i>Hyponephele lupinus</i>	22.6	22.60	31.96	0.38
<i>Erebia epistygne</i>	23.1			
<i>Erebia triaria</i>	23.1			
<i>Erebia meolans</i>	23.1	23.25		
<i>Erebia aethiops</i>	23.4			
<i>Arethusana arethusa</i>	23.6			
<i>Hipparchia neomiris</i>	24.5			
<i>Pseudochazara mercurius</i>	24.5	24.58		-0.31
<i>Melanargia galathea</i>	24.8			
<i>Melanargia ines</i>	25.2			
<i>Erebia ligea</i>	25.4			
<i>Melanargia lucasi</i>	25.5			
<i>Lasiommata maera</i>	25.6	25.49	36.05	-0.37
<i>Maniola jurtina</i>	25.6			
<i>Lopinga achine</i>	25.7			
<i>Erebia palarica</i>	26.2			
<i>Melanargia occitanica</i>	26.3	26.32		
<i>Satyrus actaea</i>	26.5			
<i>Hipparchia statilinus</i>	27.0	26.97		
<i>Melanargia lachesis</i>	27.0			
<i>Melanargia russiae</i>	27.5	27.50		
<i>Hipparchia semele</i>	29.0			
<i>Melanargia larissa</i>	29.1	29.04		0.02
<i>Satyrus ferula</i>	29.1			
<i>Hipparchia fidia</i>	29.8			
<i>Chazara briseis</i>	30.0			
<i>Hipparchia alcyone</i>	30.2			
<i>Minois dryas</i>	30.2			
<i>Hipparchia wyssii</i>	30.5			
<i>Chazara prieuri</i>	30.7			
<i>Hipparchia fagi</i>	32.0	32.00		0.04
<i>Kanetisa circe</i>	36.0	36.00		-0.05

<i>Nymphalis polychloros</i>	30.0	30.00		- 0.09
<i>Nymphalis xanthomelas</i>	30.9	30.90		- 0.07
<i>Nymphalis antiopa</i>	32.5	32.50		+ 0.37

17 - LIMENITIDINAE			
Nº Especies	Nº Enlazadas	Porcentaje	
3	2	66.7%	
<i>Limnitis reducta</i>	26.1	26.10	
<i>Limnitis camilla</i>	26.9	26.90	38.04
<i>Limnitis populi</i>	38.4	38.40	+ 0.38

18 - HELICONIINAE			
Nº Especies	Nº Enlazadas	Porcentaje	
17	10	58.8%	
<i>Boloria chariclea</i>	17.6	17.72	25.05
<i>Boloria dia</i>	17.8		
<i>Boloria pales</i>	18.8	18.83	
<i>Boloria eunomia</i>	19.9	19.85	
<i>Boloria selene</i>	20.7		
<i>Boloria napaea</i>	20.8		
<i>Brenthis ino</i>	21.0	20.89	29.54
<i>Boloria euphrosyne</i>	21.0		
<i>Boloria titania</i>	21.4	21.40	30.26
<i>Issoria lathonia</i>	22.2	22.27	31.49
<i>Brenthis hecate</i>	22.3		
<i>Brenthis daphne</i>	24.7	24.70	34.93
<i>Argynnis niobe</i>	28.9	28.90	
<i>Argynnis aglaja</i>	29.7	29.83	+ 0.29
<i>Argynnis adippe</i>	30.0		
<i>Argynnis paphia</i>	32.3	32.30	
<i>Argynnis pandora</i>	35.0	35.00	+ 0.07

16 - NYMPHALINAE			
Nº Especies	Nº Enlazadas	Porcentaje	
27	20	74.1%	
<i>Melitaea asteria</i>	14.8	14.80	
<i>Melitaea aurelia</i>	15.2	15.20	21.50
<i>Araschnia levana</i>	18.2	18.20	25.74
<i>Melitaea parthenoides</i>	18.9	18.90	
<i>Melitaea trivialis</i>	19.2	19.20	
<i>Melitaea diamina</i>	19.6	19.60	
<i>Melitaea deione</i>	20.0		
<i>Melitaea cinxia</i>	20.1	20.05	
<i>Melitaea celadussa</i>	20.5	20.50	28.99
<i>Euphydryas aurinia</i>	21.2		
<i>Melitaea didyma</i>	21.2	21.28	30.09
<i>Euphydryas intermedia</i>	21.2		- 0.22
<i>Melitaea phoebe</i>	21.5		
<i>Euphydryas desfontainii</i>	21.9	21.90	30.97
<i>Melitaea aetherie</i>	22.7		
<i>Euphydryas maturna</i>	22.7	22.72	32.13
<i>Polygonia egea</i>	22.8		
<i>Vanessa virginiensis</i>	24.3	24.30	
<i>Aglais urticae</i>	25.4	25.38	- 0.36
<i>Polygonia c-album</i>	25.4		
<i>Aglais io</i>	29.0		
<i>Vanessa cardui</i>	29.1		
<i>Vanessa atalanta</i>	29.2	29.14	+ 0.15
<i>Vanessa indica</i>	29.3		

ANEXO C. DESCRIPCIÓN DEL MODELO MATEMÁTICO

Se ha construido un programa en Visual Basic para aplicaciones de Excel que trata de simular parte del proceso evolutivo dentro de una línea filogenética, por ejemplo una subfamilia, y que intenta reproducir la aparición de diversas especies con diferentes longitudes alares. La suposición de fondo es que existe un grupo de genes que determina la superficie del ala, superficie que es aproximadamente igual al cuadrado de la longitud de dicha ala. En un evento de especiación, pueden suceder tres cosas relacionadas con el tamaño alar de la nueva especie:

- (i) Que no haya cambios importantes y que la superficie, y por tanto la longitud, del ala de la nueva especie sea similar a la especie original más una ligera perturbación aleatoria de esperanza nula. Sea p_a la probabilidad de dicho suceso y sea ε la perturbación aleatoria. Supondremos que la superficie del ala de la nueva especie S_{new} es aproximadamente igual a:

$$S_{new} = S_{old} + \varepsilon$$

donde S_{old} es la superficie media del ala de la especie de origen y ε sigue una distribución normal de media cero y desviación típica σ_r , es decir: $\varepsilon \sim N(0, \sigma_r)$. Así, $S_{new} \sim N(S_{old}, \sigma_r)$.

- (ii) Que haya un cambio ligero que favorezca un aumento modesto de la superficie del ala, y por tanto de su longitud, de forma que la superficie del ala de la nueva especie es la de la especie original más una ligera perturbación aleatoria de esperanza positiva y pequeña. Sea p_b la probabilidad de dicho suceso y sea ε la perturbación aleatoria. Supondremos que la superficie media del ala de la nueva especie S_{new} es aproximadamente igual a:

$$S_{new} = S_{old} + \varepsilon$$

donde S_{old} es la superficie media del ala de la especie de origen y ε sigue una distribución normal de media α (valor medio del incremento ligero) y desviación típica σ_r , es decir: $\varepsilon \sim N(\alpha, \sigma_r)$.

Así,

$$S_{new} \sim N(S_{old} + \alpha, \sigma_r)$$

- (iii) Se produce una duplicación aproximada de la superficie alar (o, en otras palabras, un incremento de la longitud alar en una proporción de $\sqrt{2}$), con una cierta perturbación aleatoria. Sea p_c la probabilidad de dicho suceso. Evidentemente:

$$p_a + p_b + p_c = 1$$

Sea ε la perturbación aleatoria.

Supondremos que la superficie media del ala de la nueva especie S_{new} es aproximadamente igual a:

$$\mathbf{S}_{\text{new}} = \mathbf{S}_{\text{old}} + \varepsilon$$

donde S_{old} es la superficie media del ala de la especie de origen y ε sigue una distribución normal de media S_{old} y desviación típica σ_r , es decir: $\varepsilon \sim N(S_{\text{old}}, \sigma_r)$.

Así,

$$\mathbf{S}_{\text{new}} \sim N(2\mathbf{S}_{\text{old}}, \sigma_r)$$

La longitud aumentará según un factor aproximado igual a $\sqrt{2}$.

En cualquiera de estos casos se simula otro suceso, el suceso extinción, que ocurre con probabilidad, p_{ext} , probabilidad que crece según un modelo exponencial si la superficie media del ala de la especie nueva supera un cierto umbral, $S_0 > 0$, y es 0 en caso contrario. Tenemos pues:

$$p_{\text{ext}} = \beta e^{-\beta S} \quad \text{si } S > S_0, \quad p_{\text{ext}} = 0 \quad \text{si } S \leq S_0$$

Todo esto se simula eligiendo en cada momento al azar y con equiprobabilidad entre todas las especies existentes cuál es la especie que origina la especie nueva, suceso que se produce siguiendo una de las tres posibilidades antes descritas. Se parte de una única especie, de longitud igual a la mínima de las longitudes de la subfamilia que estamos examinando, y se van realizando iteraciones hasta que se ha producido un cierto número de especies, que fijamos en el número de especies de la subfamilia en cuestión.

Las probabilidades, p_b , p_c (p_a se calcula por diferencia de las dos anteriores respecto a 1) y p_{ext} se fijan inicialmente en la entrada de datos del programa, así como los valores de α (media del incremento ligero) y β (ritmo o tasa de decaimiento que controla la selección adversa por tamaño). De la misma manera, se suministra también como entrada al programa la varianza de las perturbaciones aleatorias (σ_r). Se ejecuta un elevado número de simulaciones ($N = 400$). El resultado de cada una de estas simulaciones es un conjunto de n valores de longitudes medias del ala de las especies de mariposas de la subfamilia considerada, con n igual al número de especies de la subfamilia en cuestión (ver Figura C1).

Para evaluar hasta qué punto los valores de longitudes alares obtenidos por simulación se parecen a la distribución empírica de longitudes alares, se han comparado los resultados de las diferentes simulaciones entre sí y a su vez con la empírica. Para ello, se ha construido un índice que mide hasta qué punto se parece una serie de n valores (n número de especies de la subfamilia) con otra. Sean dos secuencias de valores de longitudes alares x_1, \dots, x_n y y_1, \dots, y_n . Definimos:

$$F_x(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n 1_{[x_i, \infty)}(x)$$

$$F_y(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n 1_{[y_i, \infty)}(x)$$

Entonces, una medida razonable de discrepancia (desemejanza) entre ambos conjuntos de valores, digamos 1 y 2, puede ser la cantidad, formalmente igual a la distancia de Kolmogorov entre funciones de distribución, definida por:

$$D(1,2) := \sup_{x \in R} |F_x(x) - F_y(x)|$$

Una vez obtenidas las $N = 400$ réplicas, para determinar hasta qué punto los resultados de la simulación se ajustan a los datos empíricos, se ha comparado la discrepancia entre simulaciones con la discrepancia entre las simulaciones y la distribución observada. Para ello, se ha analizado la distribución del índice de discrepancia entre simulaciones, mediante un remuestreo de las simulaciones, escogiendo al azar un número grande de pares de réplicas ($N_{\text{par}} = 1000$). Para cada par de réplicas se ha calculado el índice de discrepancia D , y se ha establecido así su función de distribución. Por otra parte, se ha calculado la discrepancia media (D_{med}) entre la distribución empírica y cada una de las 400 ejecuciones del modelo. Se determina a continuación el percentil que ocupa D_{med} en dicha función de distribución; lógicamente, cuanto menor sea este valor, mejor será el ajuste.

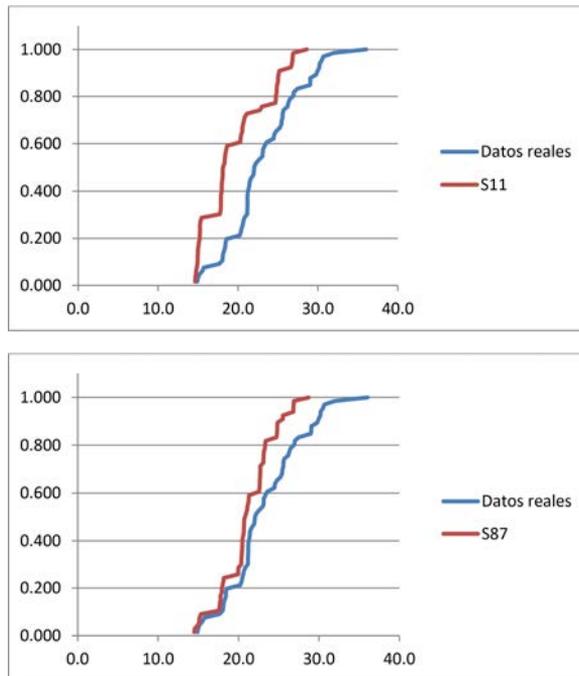


Figura C1. Dos ejemplos (S11 y S87) de la salida del modelo (en rojo), que simula la evolución de las longitudes alares, en este caso de la subfamilia de los Satyrinae. En abscisas figura la longitud alar (en mm) y en ordenadas, la frecuencia acumulada correspondiente a cada longitud. Se dan los datos empíricos (en azul) correspondientes a dicha subfamilia como comparación.

DISCUSIÓN GENERAL

Como se ha dicho, la presente tesis consta de dos partes claramente diferenciadas, cuyo vínculo es el objeto de estudio: la biología de los papilionoideos (mariposas diurnas) del Paleártico occidental. La primera parte tiene una orientación esencialmente ecológica, concretamente de ecología de comunidades, y la segunda una orientación morfológica y evolutiva. Separaremos ambas discusiones en dos apartados independientes.

MARIPOSAS Y VEGETACIÓN

El primer objetivo de nuestro trabajo era contrastar la creencia generalizada de que las características de una taxocenosis de lepidópteros vienen determinadas por la vegetación, mediante el estudio de un área concreta. Un primer paso para examinar esta cuestión fue elaborar el catálogo de especies de esta área, lo cual se llevó a cabo mediante un muestreo de gran exhaustividad (Capítulo 1). Dicho catálogo muestra que la taxocenosis es muy biodiversa (91 especies en total), con también, una elevada diversidad ecológica (H superior a 5). La taxocenosis está dominada por un número de especies relativamente reducido, ya que las 12 más abundantes agrupan prácticamente a la mitad de los individuos hallados.

Existe una coincidencia en el voltinismo (número de generaciones) y la fase de hibernación entre las especies filogenéticamente más próximas, especialmente a nivel de género. Los rasgos biológicos de las especies, en cuanto a voltinismo e hibernación, son similares a otras zonas europeas, si bien con ciertas características particulares; así, aunque las especies son mayoritariamente univoltinas (53,7%), este valor está algo por debajo de la media europea (66,4%), e hibernan en forma de larva, si bien el porcentaje de las que lo hacen en forma de imago (12,5%) duplica dicha media (5,7%, Munguira *et al.*, 2009). Es probable que ello se deba a que el invierno más benigno permite una mayor supervivencia de la fase adulta. Este primer capítulo contribuye también a ampliar datos sobre la biogeografía de la península Ibérica y suministra información potencialmente útil para trabajos de síntesis, atlas y similares. Asimismo, por su exhaustividad, naturaleza cuantitativa y época en la que se inició (1975), puede ser útil como línea de base en el seguimiento a largo plazo de las poblaciones de mariposas, así como para analizar los efectos del cambio climático, pues hay evidencias de que el incremento global de temperatura ha producido un desplazamiento de muchas especies hacia el norte de Europa y hacia mayor altitud ((Wilson *et al.*, 2007; Devictor *et al.*, 2012)). Precisamente en el área geográfica estudiada ha habido un desplazamiento del límite del bosque en altura (Peñuelas & Boada, 2003) y se ha constatado la desaparición de varias especies de papilionoideos ((Stefanescu, 1998)).

Una vez bien establecido el catálogo de especies, se procedió a sectorizar el área de estudio, en la que distinguimos cinco zonas, una de vegetación de ribera y las otras cuatro de montaña, separadas en función de su altitud. Cada una de ellas fue prospectada concienzudamente en cuanto a la taxocenosis de mariposas y la de plantas superiores (Capítulo 2), ambas en términos cuantitativos. De los resultados se deduce que en ambas taxocenosis se hace patente una cierta estructura de distribución de especies por zonas, pero los patrones en plantas y en mariposas son distintos. Así, por ejemplo, en la zona influida por el río la diversidad es máxima en las plantas y mínima en los lepidópteros, mientras que en la zona de mayor altitud sucede exactamente lo contrario.

Es innegable que entre lepidópteros y plantas existe una dependencia trófica, pero esta dependencia puede quedar enmascarada por otros factores cuando se aborda el estudio de la comunidad como un todo, más allá de las interacciones entre pares de especies concretas. Parece razonable que estos otros factores actúen de manera muy diferente sobre las plantas que sobre los lepidópteros. Así, por ejemplo, la mayor diversidad vegetal en la zona de influencia fluvial está probablemente asociada a la existencia de un número elevado de microclimas, mientras que la baja diversidad de lepidópteros probablemente se deba a la menor insolación, pues las mariposas necesitan calor para volar. Asimismo, el bosque del sector de montaña es menos denso y con muchos más claros, lo que facilita el vuelo. Por otra parte, hay unas cuantas especies que tienen tendencia a ganar altura para conseguir reproducirse (hilltopping), lo que explicaría que la zona de mayor altitud fuese la de máxima diversidad de mariposas (Baughman & Murphy, 1988).

Los lepidópteros, por ser fitófagos, han venido considerándose dependientes de la vegetación. Sin embargo, aunque esto pueda ser cierto desde el punto de vista autoecológico (distribución de especies concretas de mariposas), no implica, según se deduce de nuestros resultados, que haya una correspondencia clara entre la composición específica de ambas taxocenosis y no confirma la hipótesis de que los lepidópteros tengan una dependencia determinista de la vegetación, y mucho menos que la tipología de la vegetación sea predictiva con respecto al poblamiento de mariposas. Ello se explica porque las plantas que establecen un vínculo funcional específico con los lepidópteros son muy pocas, básicamente las que sirven de alimento a las orugas monófagas y, tal vez, las que confieren una cierta estructura física al hábitat, como árboles y algunos arbustos (Margalef, *com.per.*). Deducimos pues, que el efecto de la vegetación es menor del que se le supone, y es posible que radique en otros rasgos diferentes a su composición específica, tales como atributos de paisaje (fragmentación, existencia de claros, mosaicos de vegetación, etc.), rasgos biológicos o tipos funcionales. Estas consideraciones pueden ayudar a la comprensión de las relaciones entre lepidópteros y vegetación, algo fundamental en un mundo enfrentado al cambio global.

ESCAMAS ALARES, TAMAÑO Y MACROEVOLUCIÓN

En la segunda parte de la tesis exploramos a fondo una sugerencia del Dr. Margalef: que la duplicación de la superficie alar podía ser un mecanismo implicado en la evolución y diversificación de los lepidópteros. Pensar en una posible duplicación de superficie alar sólo tiene sentido si se produce una duplicación de todas las células del ala (duplicación generalizada), por lo que en primer lugar hubo que analizar las relaciones entre densidad de escamas y superficie alar, tanto dentro de una misma especie (Capítulo 3) como entre diferentes especies con distinto grado de proximidad filogenética (Capítulo 4).

Utilizando cuatro ejemplares de una misma especie (*Colias crocea*) pero de distintos tamaños, pusimos en evidencia una notable heterogeneidad en la distribución de escamas (Capítulo 3), si bien demostramos que la densidad de escamas era independiente del tamaño. O, en otras palabras, que el número total de escamas está estrechamente relacionado con la superficie alar y por lo tanto con el tamaño del ejemplar. El mismo trabajo de recuento de escamas (pero ahora circunscrito a la celda discal, considerada representativa del conjunto; Capítulo 4) se extendió a distintas especies pertenecientes a distintas subfamilias. Así se demostró que la superficie del ala estaba también estrechamente relacionada con el número de escamas en un conjunto multiespecífico, y que por lo tanto la primera variable era un buen predictor de la segunda. Por otra parte, además del tamaño, existe un componente ligado a la especie que también explica una parte importante y significativa de la variabilidad en el número de escamas. Esto sugiere la relevancia de la base genética que controla tanto el tamaño como el número de escamas.

Más aún, la relación entre tamaño y número de escamas, siendo siempre positiva, varía significativamente entre subfamilias, pero es homogénea para las distintas especies dentro de una subfamilia. Es decir, que todas las especies de una subfamilia presentan un patrón común de aumento del número de escamas con el tamaño, pero dicho patrón difiere entre subfamilias, y estas diferencias parecen tener a la vez un significado funcional y filogenético. En efecto, las subfamilias de especies más pequeñas presentan un aumento rápido del número de escamas con el tamaño (coeficiente de alometría “número de escamas/longitud alar” superior a 2), mientras que las mayores muestran un aumento más lento (coeficiente inferior a 2), con valores muy similares dentro de cada uno de los dos grupos.

Las escamas desempeñan una serie de funciones muy importantes, como las relacionadas con los patrones de coloración (camuflaje, visibilidad, advertencia o identificación de la pareja), con el vuelo (las especies de tamaño pequeño o mediano precisarían de un mayor recubrimiento de escamas para coadyuvar eficazmente en la sustentación del vuelo batido o vibrado que les es propio) o con la defensa (las escamas ayudan a la mariposa a librarse de la telaraña cuando cae en una), y algunas de

estas funciones están relacionadas con el tamaño, lo cual refuerza la importancia evolutiva y adaptativa de este carácter.

Demostrada la relación estrecha entre número de escamas y superficie alar, pudimos abordar la hipótesis de que la duplicación de la superficie alar era un fenómeno en conexión con eventos de especiación en los Papilionoidea (Capítulo 5). Para ello, analizamos los tamaños medios (expresados como longitudes alares) de la mayoría de especies de este grupo del Paleártico occidental, estudiando, para cada subfamilia (escogidas como nivel de referencia con una clara unidad monofilética) la distribución de longitudes alares. Se observó que dichas longitudes no se distribuyen homogéneamente por todo el rango de tamaños, sino que muestran una elevada agregación alrededor de ciertos valores. Ello, de por sí, ya sugiere la existencia de fenómenos discontinuos en la evolución del tamaño alar. Ahora bien, estos tamaños preferentes aparecen relacionados por la razón $\sqrt{2}$ (que es la que corresponde, para la longitud alar, a una duplicación de la superficie del ala) en mucha mayor proporción que por cualquier otra razón. Las especies incluidas en grupos que se relacionan mediante dicha razón engloban el 70% de las especies estudiadas. Como apoyo a nuestra hipótesis de duplicación, se puso a punto un modelo sencillo de evolución del tamaño alar que podía o no incluir fenómenos de duplicación: los resultados se ajustaban mucho mejor a las distribuciones empíricas cuando existía la posibilidad de duplicación que cuando no. Todo lo indicado, sin ser una demostración concluyente, indica al menos que las distribuciones de tamaños observadas son compatibles con la hipótesis de duplicación.

El tamaño es un parámetro muy influido por el entorno, pero también viene determinado genéticamente y el control genético sobre el número de escamas queda reforzado por la constatación ya comentada (Capítulo 4) de que el número de escamas de la celda discal tiene una fuerte componente específica. Por otro lado, y aunque no se han descrito duplicaciones de la superficie alar basadas en la duplicación del número de células como las que proponemos, parecen posibles a la luz de algunos indicios. Por ejemplo, McCabe (1997) concluye que los distintos tamaños alares son debidos a la variación del número de células en *Drosophila melanogaster*. También se ha demostrado que un solo gen puede ser responsable de la evolución del patrón alar (Reed & Serfas, 2004), por lo que es razonable pensar que una mutación relativamente simple pueda provocar una duplicación celular generalizada en las alas.

Por otra parte, pequeñas adiciones de insulina pueden provocar un crecimiento importante en los discos imaginales de lepidópteros, con el proceso bajo el control de un solo gen (Nijhout, 2003) El tamaño alar es un rasgo biológico de la máxima importancia para la reproducción de los lepidópteros. En concreto, los papilionoideos son todos de actividad diurna y voladores activos, por lo que una duplicación de la superficie alar forzosamente ha de tener consecuencias drásticas. Por de pronto modificaría la relación superficie alar/peso y, en consecuencia, alteraría el acceso a recursos alimenticios, la huida frente a depredadores, la dispersión, la danza nupcial,

el apareamiento e incluso la tasa metabólica (Niven & Schalermann, 2005). Además, la duplicación de la superficie alar puede constituir, por sí sola, una barrera de reproducción pre-zigótica (que propiciaría la especiación), ya que en los papilionoideos la danza nupcial previa a la cópula es muy importante y la elección que hace la hembra, decisiva, difícilmente podría decantarse hacia machos de tamaño doble del normal.

De ser cierta nuestra hipótesis, las duplicaciones exitosas (es decir, las que dieran lugar a una nueva especie) serían sucesos relativamente poco frecuentes (y lógicamente limitados por el tamaño máximo viable), que generarían discontinuidades en la distribución de tamaños. Una vez alcanzado el nuevo tamaño, podrían producirse nuevos fenómenos de especiación por los procesos evolutivos graduales ya conocidos con pequeñas variaciones alrededor del tamaño alar alcanzado. Así pues, la evolución del tamaño alar sería fruto de la superposición de un modelo discontinuo, similar al que se atribuye a la evolución de morfologías exageradas (Emlen & Nijhout, 2000) y que podríamos calificar de macroevolución y de un modelo más progresivo y continuo, más cercano a la microevolución y constituiría, en definitiva, un mecanismo relevante de diversificación dentro del grupo. En este sentido, debería tenerse en consideración en la confección del árbol filogenético de los papilionoideos del Paleártico occidental.

Nuestros resultados, y la hipótesis que parecen sustentar, apuntan al menos tres ideas sugerentes: una, la posibilidad de establecer filogenias por tamaños alares, filogenias que deberían apoyarse en otros argumentos, como los morfológicos y, especialmente, los moleculares; dos, el interés de indagar si este tipo de mecanismo puede tener también algún tipo de papel en otros grupos de lepidópteros o incluso de otros insectos; y tres, incorporar la idea de la existencia de fenómenos discontinuos en la evolución de un carácter continuo como es el tamaño, lo cual puede abrir la puerta a nuevos planteamientos en el campo de la Evo-Devo para entender mejor la evolución de los lepidópteros y, por qué no, de otros grupos de insectos y artrópodos.



*Escamas androconiales que los machos de *Argynnis paphia* (Papilionoidea, Nymphalidae, Heliconiinae) poseen en la cara dorsal de las alas anteriores. Son escamas odoríferas que, en vez de disponerse como las tejas de un tejado, están insertadas verticalmente para favorecer la emisión de la feromona que utilizan durante el cortejo.*

CONCLUSIONES GENERALES

1. El Oeste del Montseny incluye una taxocenosis de papilionoideos de al menos 91 especies. Doce de ellas pueden considerarse dominantes, ya que agrupan el 50% de los individuos prospectados. Su diversidad ecológica es elevada ($H=5,62$).
2. La mayor parte de las especies de esta taxocenosis son univoltinas e hibernan en forma de larva, aunque una proporción mayor de la habitual lo hace en forma de imago. Asimismo, existe una coincidencia entre el voltinismo (número de generaciones) y la fase de hibernación entre las especies filogenéticamente más próximas.
3. El estudio en paralelo de la taxocenosis de lepidópteros y de plantas muestra que, en ambos casos, existe una distribución de especies heterogénea entre las distintas zonas del área de estudio. Ahora bien, los patrones que aparecen en la taxocenosis de mariposas son diferentes de los que aparecen en la de plantas. Tampoco coinciden las zonas donde se obtienen los valores máximos de diversidad de plantas (zona de influencia fluvial) y de lepidópteros (zona de máxima altitud). En resumen, no existe una correspondencia clara entre la composición específica de ambas taxocenosis y, por tanto, no se confirma la hipótesis de que la tipología de la vegetación tenga valor predictivo respecto a la composición de la taxocenosis de lepidópteros.
4. La distribución de escamas sobre la superficie de las alas es heterogénea, al menos dentro de la especie estudiada (*Colias crocea*), ya que varía entre los distintos sectores de una misma ala, entre caras (dorsal/ventral) y entre lados de inserción (derecha/izquierda). La mayor heterogeneidad se ha detectado en las alas posteriores, donde la densidad ventral es un 19% superior a la dorsal.
5. Siempre dentro de la especie estudiada, el tamaño no influye sobre la densidad de escamas, por lo que la longitud alar del ejemplar es determinante en el número total de escamas. En consecuencia, los ejemplares mayores no tienen escamas más grandes, sino más escamas. A partir de nuestros recuentos, estimamos que el número de escamas de un ejemplar de tamaño medio de *C. crocea* debe tener algo más de medio millón de escamas (5×10^5).

6. Trabajando sobre un conjunto amplio de especies pertenecientes a varias subfamilias, la longitud alar y el número de escamas de la celda discal aparecen correlacionados positivamente (más del 60% de la variabilidad explicada), lo que refuerza la idea de que la longitud alar y, por extensión, la superficie alar, tienen un valor predictivo sobre el número de escamas. El análisis de la variabilidad en el número de escamas de la celda discal indica que, además de la longitud alar, dicho número varía significativamente entre unidades taxonómicas, pero no entre sexos.
7. Todas las especies de una subfamilia presentan, casi sin excepción, un patrón común de aumento del número de escamas con el tamaño, pero dicho patrón difiere entre subfamilias, lo que es compatible con el monofiletismo de esta categoría taxonómica. Las tres subfamilias de talla más pequeña (Nymphalinae, Pierinae y Lycaeninae) presentan un aumento rápido del número de escamas con el tamaño (pendientes superiores a 2; alometría positiva), mientras que las dos de tamaño mediano-grande (Heliconiinae y Satyrinae) lo presentan relativamente más lento (pendientes inferiores a 2; alometría negativa).
8. El hecho de que el coeficiente alométrico sea común para las especies de una subfamilia refuerza la importancia filogenética del número de escamas. Ahora bien, que los valores de dicho coeficiente sean prácticamente coincidentes entre subfamilias sin una especial relación filogenética es indicativo del papel funcional de este carácter y de su importancia evolutiva y adaptativa.
9. En la subfamilia de los Parnasiinae, la correlación entre tamaño alar y número de escamas no es significativa. Ello se debe a que las dos especies estudiadas de esta subfamilia, analizadas por separado, presentan coeficientes de alometría muy diferentes, con alometría negativa (pendiente 1,37) la de mayor tamaño (*Parnassius apollo*) y positiva (2,38) la de menor (*Zerynthia rumina*). Ello apoya la idea, defendida por numerosos autores, del polifiletismo de esta subfamilia, que tendría al menos dos líneas filéticas independientes: una incluiría *Zerynthia rumina* y la otra, *Parnassius apollo*.
10. El estudio de las longitudes alares de 252 especies de Papilionoidea, separadamente para cada una de las 11 subfamilias con tres o más especies, indica que, en todas ellas, la distribución de longitudes alares es discontinua, con una considerable agregación alrededor de ciertos valores. Estos valores de longitud alar tienden a estar en una progresión de razón $\sqrt{2}$ (o, en otras palabras, duplicación de la superficie alar) con mucha mayor frecuencia que con cualquier otra razón.

La distribución de longitudes alares observada resulta compatible con la obtenida mediante simulaciones numéricas de la evolución de los tamaños alares en las que existía una cierta probabilidad de duplicación de la superficie alar.

- 11.** En consecuencia, y puesto que cada escama procede de una célula, proponemos que un posible mecanismo de macroevolución en los Papilionoidea puede estar relacionado con la duplicación de la superficie alar por duplicación generalizada de las células de las alas.

- 12.** Los datos experimentales son concordantes con dicho mecanismo de macroevolución y los análisis realizados parecen aportar pruebas indirectas de su existencia. Esta evolución por duplicación sería compatible con la diversificación: las duplicaciones exitosas (las que dieran lugar a una nueva especie) serían sucesos relativamente poco frecuentes que generarían discontinuidades en la distribución de tamaños, a partir de la cual se producirían nuevos fenómenos de especiación mediante procesos con pequeñas variaciones alrededor del tamaño alar alcanzado. En definitiva, la evolución global del tamaño alar sería fruto de la concatenación de un modelo discontinuo (macroevolución) y de un modelo gradual y continuo (microevolución).



Danaus plexippus (Papilionoidea, Nymphalidae, Danainae), la mariposa monarca que realiza migraciones de miles de km, bebiendo el agua que deja la noche en forma de rocío sobre la planta.

BIBLIOGRAFÍA COMPLETA

Heredity is nothing but stored environment

Luther Burbank

- ABÓS-CASTEL, F. 2003. Análisis de las comunidades de mariposas en diferentes paisajes del quejigar y del carrascal en el Somontano de Barbastro, Aragón, España (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *SHILAP, Revta lepid*, 31(123): 257-278.
- ABÓS-CASTEL, F. 2005. Análisis de las comunidades de mariposas en los agrosistemas en Aragón, España (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea). *SHILAP, Revta lepid*, 33(131): 247-263.
- ACKERY, P. R., R. DE JONG & R. I. VANE-WRIGHT 1999. *The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea*: 263-300. In: Kristensen, N. P. (ed.). *Lepidoptera, moths and butterflies*. Volume I. Evolution, systematics and biogeography. *Handbuch Zool.*, 4 (35): I-X, 1-487.
- ALLUE ANDRADE, J. L. 1966. *Subregiones fitoclimáticas de España*. Instituto forestal de Investigaciones y Experiencias. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- ARRIZABALAGA, A., J. M. CAMARASA, E. MONTAGUD, I. ORÓ & R. SERRA 1993. *Científics i naturalistes al Monteny (les generacions del s. XIX)*. Museu de Granollers, 45 pp.
- ATKINSON, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Adv.Ecol.Res.*, 25: 1-58
- AYMONE, A. C. B., V. L. S. VALENTE & A. M. DE ARAÚJO 2013. Ultrastructure and morphogenesis of the wing scales in *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae): What silvery/brownish surfaces can tell us about the development of color patterning? *Arthropod Structure & Development*, 42: 349-359.
- BAREA-AZCÓN, J.M., B. M. BENITO, F. J. OLIVARES, H. RUIZ, J. MARTÍN, A. L. GARCÍA & R. LÓPEZ 2014. Distribution and conservation of the relict interaction between the butterfly *Agriades zullichi* and its larval foodplant (*Androsace vitaliana nevadensis*). *Biodiversity and Conservation*, 23(4): 927-944.
- BATES, D., M. MAECHLER, B. BOLKER & S. WALKER 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. (doi: 10.18637/jss.v067.i01).
- BAUGHMAN, J. F. & D. D. MURPHY 1988. What Constitutes a Hill to a Hilltopping Butterfly? *The American Midland Naturalist*, 120(2): 441-443.
- BENZÉCRI, J. P. 1973. *L'Analyse des Données. Vol II: L'Analyse des Correspondances*. Dunod, Paris, France. 619 pp.
- BERWAERTS, K., H. VAN DYCK & P. AERTS 2002. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, 16: 484-491.
- BETTS, C. R. & R. J. WOOTTON 1988. Wing shape and flight behavior in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A preliminary analysis. *J. exp. Biol.*, 138: 271-288.
- BLACKWELL, S. H. & K. JOHNSON 2001. *Fine Lines: Vladimir Nabokov's Scientific Art*. Yale University Press, 336 pp.
- BÖHNI, R. et al. 1999. Autonomous control of cell and organ size by CHICO, a drosophila homolog of vertebrate IRS1-4. *Cell*, 97: 865-975.
- BOLÒS, O. 1983. *La vegetació del Montseny*. Diputació de Barcelona, Barcelona, 170 pp.
- BOLÒS, O., J. VIGO, J. M. MASALLES & J. M. NINOT 2005. *Flora manual dels Països Catalans* (3ª edició). Editorial Pòrtic, 1310 pp.
- BONNIER, G. 1990. *Los nombres de las flores*. Ediciones Omega, Barcelona, 333 pp.

- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. Blume, Madrid. 835 pp.
- BREUKER, C. J. *et al.* 2007. The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Eur. J. Entomol.*, 104: 445-452.
- CARNEIRO, E., O. H. H. MIELKE, M. M. CASA-GRANDE & K. FIEDLER 2014. Community Structure of Skipper Butterflies (Lepidoptera, Hesperidae) along Elevational Gradients in Brazilian Atlantic Forest Reflects Vegetation Type Rather than Altitude. *PLoS ONE*, 9(10): e108207. doi:10.1371/journal.pone.0108207.
- CHO, E. H. & H. F. NIJHOUT 2013. Development of polyploidy of scale-building cells in the wings of *Manduca sexta*. *Arthropod Structure & Development*, 42: 37-46.
- CORE TEAM, R 2014: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org/>).
- COSTANZO, K. & A. MONTEIRO 2007. The use of chemical and visual cues in female choice in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 845-851.
- CUNÍ I MARTORELL, M. 1874. *Catálogo metódico y razonado de los lepidópteros que se encuentran en los alrededores de Barcelona, de los pueblos cercanos y otros lugares de Cataluña (...)*. Editorial Tomás Bosch, Barcelona, 232 pp.
- CUNÍ I MARTORELL, M. 1880. Excursión entomológica a San Miguel del Fay, Arbucias y cumbreres del Montseny. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, IX: 205-239.
- DE CÁCERES, M, F. OLIVA & X. FONT 2003. *GINKGO, a Multivariate Analysis Program Oriented Towards Distance-based Classifications*. CARME (Correspondence Analysis and Related Methods), Barcelona.
- DE LA TORRE, S. L. 1946. Notas sobre las escamas de los lepidópteros. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural*, 18 (1): 107-127.
- DENNIS, R. L. H. 1985. The 'edge effect' in butterfly oviposition. Hostplant condition, edge effect breakdown and opportunism. *Entomologist's Gazette*, 36: 285-291.
- DENNIS, R. L. H., J. G. HODGSON, R. GRENYER, T. G. SHREEVE & D. B. ROY 2004. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology*, 29: 12-26.
- DENNIS, R. L. H. & T. G. SHREEVE 1989. Butterfly wing morphology variation in the British Isles: the influence of climate, behavioural posture and the hostplant-habitat. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 323-348.
- DEVICTOR, V., C. VAN SWAAY, T. BRERETON, L. BROTONS, D. CHAMBERLAIN, J. HELIÖLÄ, S. HERRANDO, R. JULLIARD, M. KUUSSAARI, Å. LINDSTRÖM, J. REIF, D. B. ROY, O. SCHWEIGER, J. SETTELE, C. STEFANESCU, A. VAN STRIEN, C. VAN TURNHOUT, Z. VERMOUZEK, M.W. DEVRIES, I. WYNHOFF & F. JIGUET 2012. *Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale*. Nature Climate Change (published online: 10.1038/nclimate1347).
- DHUNGEL, B. & J. M. OTAKI 2014. Morphometric analysis of nymphalid butterfly wings: number, size and arrangement of scales, and their implications for tissue-size determination. *Entomological Science*, 17: 207-218. doi:10.1111/ens.12046
- DINCĂ V., S. MONTAGUD, G. TALAVERA, J. HERNÁNDEZ-ROLDÁN, M. L. MUNGUIRA, E. GARCÍA-BARROS, P. HEBERT & R. VILA 2015. DNA barcode reference library for Iberian butterflies enables a continental-scale preview of potential cryptic diversity. *Scientific Reports*, 5: 12395.
- DINCĂ, V., C. WIKLUND, V. A. LUKHTANOV, U. KODANDARAMAIAH, K. NORÉN, L. DAPPOR-TO, N. WAHLBERG, R. VLIA & M. FRIBERG 2013. Reproductive isolation and patterns of genetic differentiation in a cryptic butterfly species complex. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 2095-2106.
- EHRlich, P. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 39: 305-370.
- EHRlich, P.R. & P. H. RAVEN 1964. Butterflies and plants: A study in co-evolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- EISNER, T., R. ALSOP & G. ETTERS- HANK 1964. Adhesiveness of Spider Silk. *Science*, 146: 1058-1061.

- EMLÉN, D. J. & H. F. NIJHOUT 2000. The Development and Evolution of Exaggerated Morphologies in Insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 661-708.
- ERHARDT, A. 1985. Diurnal Lepidoptera: sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology*, 22: 849-861.
- ESPERK, T., C. STEFANESCU, T. TEDER, C. WIKLUND, A. KAASIK & T. TAMMARU 2013. Distinguishing between anticipatory and responsive plasticity in a seasonally polyphenic butterfly. *Evolutionary Ecology*, 27: 315-332.
- FORD, E. B. 1944. Studies in chemistry of pigments in the Lepidoptera with reference to their bearing on systematics. 4. The classification of the Papilionidae. *Trans.R. Entomol.Soc.London*, 94: 201-223.
- FOURNIER, P. 1977. *Les quatre flores de la France* Vol I y II. Ed. Lechevalier S.A.R.L. 1106, 308 pp.
- GALIANO, E.F., A. STERLING & J. L. VIEJO 1985. The role of Riparian Forests in the Conservation of Butterflies in a Mediterranean Area. *Environmental Conservation*, 12: 361-362.
- GARCÍA PEREIRA, P. 2003. *Mariposas diurnas de Portugal continental: faunística, biogeografía y conservación* (tesis doctoral dirigida por E. García-Barros y M. L. Munguira). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.
- GARCÍA-BARROS, E. 1999. Filogenia y evolución de Lepidoptera. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 26: 475-483.
- GARCÍA-BARROS, E. 1999b. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 26: 657-678.
- GARCÍA-BARROS, E., 2000. Notas sobre la biología de los adultos de *Pandoriana pandora* (Denis & Schiffermüller, 1775) en la España central (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 28 (109): 97-102.
- GARCÍA-BARROS, E. & M. MENEGUZ 2012. Estructura de las escamas ventrales de las alas de *Coenonympha Hübner*, [1819], con especial referencia a *C. pamphilus* (L., 1758) y su morfotipo *lyllus* (Esper, 1805) (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, 40(159): 279-293.
- GARCÍA-BARROS, E., J. MARTÍN, M. L. MUNGUIRA & J. L. VIEJO 1993. Fauna de mariposas y macroheteróceros (Lepidoptera) del Parque Regional de la Cuenca Alta del Manzanares (Madrid). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 21 (82): 119-129.
- GARCÍA-BARROS, E., J. MARTÍN, M. L. MUNGUIRA & J. L. VIEJO 1998. Relación entre espacios protegidos y la diversidad de la fauna de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea) en la Comunidad de Madrid: Una evaluación. *Ecología*, 12: 423-439.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, C. STEFANESCU & A. VIVES MORENO 2013. *Lepidoptera Papilionoidea*. In: Fauna Ibérica, vol. 37. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 1.213 pp.
- GARCÍA-BARROS, E., M. L. MUNGUIRA, J. MARTÍN CANO, H. ROMO BENITO, P. GARCÍA-PEREIRA & E. S. MARAVALHAS 2004. *Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea)*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías S.E.A., 11, Zaragoza, 228 pp.
- GÓMEZ BUSTILLO, M. R. & F. FERNÁNDEZ-RUBIO 1974. *Mariposas de la Península Ibérica*. Ropalóceros, II. ICONA, Madrid, 258 pp.
- GREATOREX-DAVIES, J.N., T. H. SPARKS, M. L. HALL & R. H. MARRS 1993. The influence of shade on butterflies in rides of coniferised lowland woods in southern England and implications for conservation management. *Biological Conservation*, 63: 31-41.
- GRODNITSKY, L. & M. V. KOZLOV 1989. The structural and functional organisation of wing scale covering of butterflies and moths (Papilionida – Lepidoptera). *Uspechi sovremennoj biologii*, 107(3): 446-457 (en idioma ruso).
- GUTIÉRREZ ILLÁN, J., D. GUTIÉRREZ, S. B. DIEZ & R. J. WILSON 2012. Elevational trends in butterfly phenology: implications for species responses to climate change. *Ecological Entomology*, 37(2):134-144.
- GUTIÉRREZ, D., 2009. *Butterfly richness patterns and gradients*. In: SETTELE, J., T. SHREEVE, M. KONVICKA & H. VAN SYCK. Ecology of Butterflies in Europe. Cambridge University Press, New York, 18: 281-295.

- HASSALL, C. 2015. *Strong geographical variation in wing aspect ratio of a damselfly, Calopteryx maculata (Odonata: Zygoptera)*. PeerJ, 3:e1219; DOI 10.7717/peerj.1219
- HEIKKILÄ, M., L. KAILA, M. MUTANEN, C. PEÑA & N. WAHBERG 2011. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society, B*, 279: 1093-1099 [doi: 10.1098/rspb.2011.1430].
- HEINRICH, B. 1993. *The hod-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlín.
- HENRIKSEN, H. J. & KREUTZER, I. 1982. *Skandinaviens dagsommerfugle i naturen*. Skandinavisk bogforlag, Odense.
- HERRANDO, S., L. BROTONS, M. ANTO, F. PÁRAMO, D. VILLERO, N. TITEUX, J. QUESADA & C. STEFANESCU 2015. Assessing impacts of land abandonment on Mediterranean biodiversity using indicators based on birds and butterfly monitoring data. *Environmental Conservation* [doi:10.1017/S0376892915000260].
- HIGGINS, L. G. & N. D. RILEY 1980. *Guía de campo de las mariposas de España y de Europa* (traducción de la 2ª edición revisada). Ediciones Omega, Barcelona, 452 pp.
- HIGGINS, L. G. 1975. *The Classification of European Butterflies*. Collins, London, 320 pp.
- HILL *et al.* 1999. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. *Oecologia*, 121: 165-170.
- ILLA, J. 2009. *Informe de sostenibilitat ambiental preliminar d'Aiguafreda*. Ajuntament d'Aiguafreda. 108 pp.
- INSTITUTO GEOLÓGICO Y MINERO DE ESPAÑA 1976. *Mapa geológico de España* (texto). E: 1:50.000; segunda serie, 364. 37-14: La Garriga. Servicio de publicaciones del Ministerio de Industria, Madrid.
- JANSSEN, J. M., A. MONTEIRO & P. M. BRAKEFIELD 2001. Correlations between scale structure and pigmentation in butterfly wings. *Evolution & Development*, 3:6, 415-423.
- JENKINS, D. G. *et al.* 2007. Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*, 16: 415-425.
- JOHNSON, K. & S. COATES 2001. *Nabokov's Blues: The Scientific Odyssey of a Literary Genius*. McGraw-Hill Companies, 372 pp.
- KARSHOLT, O. & E. J. VAN NIEUKERKEN 2015. *Lepidoptera, Papilionoidea*. Fauna Europaea, versión 2.6.2. [www.faunaeur.org].
- KITAHARA, M. 2004. Butterfly community composition and conservation in and around a primary woodland of Mount Fuji, central Japan. *Biodiversity and Conservation*, 13: 917-942.
- KRISTENSEN, N. P. 1998. *Systematics, evolution and Biogeography*. In: The Lepidoptera, I. Handbuch der Zoologie, IV, 35. Berlín.
- KRISTENSEN, N.P. & SIMONSEN, T.J. 2003. *'Hairs' and scales*. In: (editor) Kristensen, Handbook of Zoology, 4, Arthropoda: Insecta, Part 36: Lepidoptera, Moths and Butterflies, vol. 2: Morphology, Physiology, and Development. De Gruyter, Berlin, pp.: 9-22.
- LERAUT, P. J. A. 1997. *Liste Systématique et Synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse* (deuxième édition). Supplément à Alexanor, Paris, 526 pp.
- MAECHLER, M., P. ROUSSEEUW, A. STRUYF, M. HUBERT & K. HORNIK 2014. *Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 1.15.3.
- MAGURRÁN, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, 215 pp.
- MANLEY, W. B. L. & H. G. ALLCARD 1970. *A Field Guide to the Butterflies and Burnets of Spain*. E. W. Classey Ltd. Hampton, 192 pp (+ 40 láminas).
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- MARGALEF, R. 1998. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, 951 pp.
- MASCLANS, F. 1977. *Guia per a conèixer els arbres*. Centre Excursionista de Catalunya, Barcelona. 254 pp.
- MASCLANS, F. 1978. *Guia per a conèixer els arbusts i les lianes*. Centre Excursionista de Catalunya, Barcelona. 268 pp.
- MASÓ, A. 1978. Estudio faunístico de una comunidad de lepidópteros diurnos de un prado anti-

- guamente cultivado. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 2: 65-70.
- MASÓ, A. 2015. Estudio faunístico de los Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) del oeste del Montseny (Aiguafreda). *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 57: 269-282.
- MASÓ, A. & J. ROMERO 2016. Ecología de una taxocenosis de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera) del oeste del Montseny y sus relaciones con la vegetación. *Boletín de la Sociedad Entomológica de Aragón*, 59: 127-147.
- MASÓ, A. & LL. SIMÓ 1980. *Contribució al coneixement de la flora de de la vall de l'Avencó* (inédito; premio de Botánica Institució Catalana d'Història Natural-1981). 58 pp.
- MASÓ, A. & M. PIJOAN 1997. *Observar mariposas*. Editorial Planeta, Barcelona, 320 pp.
- MASÓ, A., J. BAIXERAS & J. ROMERO (en preparación; Capítulo 4). *Influencia del tamaño alar en el número de escamas de diversas especies, géneros y subfamilias de Papilionoidea (Hexapoda: Lepidoptera)*.
- MASÓ, A., J. BAIXERAS, J. ROMERO & J. M. OLLER (en preparación; Capítulo 5). *Biometría alar y generación de nuevas especies por duplicación celular en los Papilionoidea del Paleártico occidental (Hexapoda: Lepidoptera)*.
- MASÓ, A., J. J. PÉREZ DE-GREGORIO & F. VALLHONRAT 1994. *Macrolepidopters nocturns dels aiguamolls dels voltants del riu Muga*. In: GOSÁLBEZ, J., J. SERRA & E. VELASCO, Els sistemes naturals dels aiguamolls de l'Empordà. Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural, 13: 287-305.
- MASÓ, A., J. ROMERO & J. BAIXERAS (en preparación; Capítulo 3). *Análisis de la variabilidad en el número, densidad y distribución de las escamas alares de Colias crocea (Geoffroy, 1785) (Hexapoda: Lepidoptera, Pieridae)*.
- McCABE, J. *et al.* 1997. Joint regulation of cell size and cell number in the wing blade of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res., Camb.*, 69: 61-68.
- McCABE, J., V. FRENCH & L. PARTRIDGE 1997. Joint Regulation of Cell Size and Cell Number in the Wing Blade of *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res., Camb.*, 69: 61-68.
- MONTAGUD, S. & J. A. GARCÍA-ALAMÁ 2010. *Mariposas diurnas de la Comunitat Valenciana (Papilionoidea & Hesperioidea)*. Generalitat Valenciana, València, 472 pp.
- MONTEIRO, A., B. CHEN, L. C. SCOTT, L. VEDDER, H. J. PRIJS, A. BELICHA-VILLANUEVA & P. M. BRAKEFIELD 2007. The combined effect of two mutations that alter serially homologous color pattern elements on the fore and hindwings of a butterfly. *BMC Genetics*, 8: 22 (doi: 10.1186/1471-2156-8-22).
- MONTEIRO, A., G. GLASER, S. STOCKSLAGER, N. GLANSDORP & D. RAMOS 2006. Comparative insights into questions of lepidopteran wing pattern homology. *BioMed Central*, 6: 52 (doi:10.1186/1471-213X-6-52).
- MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. 135 pp.
- MUNGUIRA, M. L., E. GARCÍA-BARROS & J. MARTÍN CANO, 2009. *Butterfly herbivory and larval ecology*. In: SETTELE, J., T. SHREEVE, M. KONVICKA & H. VAN SYCK. *Ecology of Butterflies in Europe*. Cambridge University Press, New York, 5: 43-54.
- MUNGUIRA, M.L., J. MARTÍN, E. GARCÍA-BARROS & J. L. VIEJO 1997. Use of space and resources in a Mediterranean population of the butterfly *Euphydrya saurinia*. *Acta Oecologica*, 18(5): 597-612.
- NAVÀS, L. 1928. Excursiones por la provincia de Gerona. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 28: 37-53.
- NENTWIG, W. 1982. Why Do Only Certain Insects Escape from a Spider's Web? *Oecologia*, 53: 412-417.
- NIJHOUT, H. F. 1982. Patrones de coloración de las mariposas diurnas y nocturnas. *Investigación y Ciencia (Scientific American)*, 64: 70-81.
- NIJHOUT, H. F. 1994. Symmetry systems and compartments in Lepidopteran wings: the evolution of a patterning mechanism. *Development (Supplement)* 1994: 225-233.
- NIJHOUT, H. F. 1991. *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press, 297 pp.

- NIJHOUT, H. F. 2001. *Origin of butterfly wing patterns*. Cap. 22: 511-529.
- NIJHOUT, H. F. 2003. The control of body size in insects. *Developmental Biology*, 261: 1-9.
- NIVEN, J. E. & J. P. W. SCHARLEMANN 2005. Do Insect Metabolic Rates at Rest and During Flight Scale with Body Mass? *Biology Letters*, 1: 346-349.
- NYLIN, S. & L. SVÄRD 1991. Latitudinal patterns in the size of European butterflies. *Holarctic Ecology*, 14: 192-202.
- OÑATE-OCAÑA, L., M. TRUJANO-ORTEGA, J. LLORENTE-BOUSQUETS, A. LUIS-MARTÍNEZ & I. VARGAS-FERNÁNDEZ 2006. *Patrones de distribución de la familia Papilionidae (Lepidoptera)*: 661-714. In: MORRONE, J. J. & J. LLORENTE BOUSQUETS (eds.). Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las prensas de ciencias, UNAM, México DF.
- PARMESAN, C., N. RYRHOLM, C. STEFANESCU, J. K. HILL, C. D. THOMAS, H. DESCIMON, B. HUNTLEY, L. KAILA, J. KULLBERG, T. TAMMARU, W. J. TENNENT, J. A. THOMAS & M. WARREN 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579-583.
- PEÑUELAS, J. & M. BOADA 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 9: 131-140.
- PINHEIRO, C. E. G. & J. V. C. ORTIZ 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brasil. *Journal of Biogeography*, 19: 505-511.
- POLLARD, E. & T. J. YATES 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation*. Chapman & Hall, London, 258 pp.
- PULLIN, A. S. 1986b. Effect of photoperiod and temperature on the life cycle of different populations of the peacock butterfly *Inachis io*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 41:237-242.
- QUERCI, O. 1932. Contributo alla conoscenza della biologia dei Rhopaloceri iberici. *Treballs del Museu de Ciències Naturals de Barcelona*, 14(4): 1-269.
- REED, R. D. & M. S. SERFAS 2004. Butterfly wing pattern evolution is associated with changes in a notch/distal-less temporal pattern formation process. *Current Biology*, 14: 1159-1166.
- REGIER, J. C., C. MITTER, A. ZWICK, A. L. BAZINET, M. P. CUMMINGS, A. Y. KAWAHARA, J. C. SOHN, D. J. ZWICKL, S. CHO, D. R. DAVIS, J. BAIXERAS, J. BROWN, C. PARR, S. WELLER, D. C. LEES & K. T. MITTE 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the Insect Order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE*, 8 (3): 58568.
- ROMO, H. & E. GARCÍA-BARROS 2005. Distribución e intensidad de los estudios faunísticos sobre mariposas diurnas en la Península Ibérica e Islas Baleares (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Graellsia*, 61: 37-50.
- ROMO, H., E. GARCÍA-BARROS & J. M. LOBO 2006. Identifying recorder-induced geographic bias in an Iberian butterfly database. *Ecography*, 29: 873-885.
- SAGARRA, I. 1914. Contribució a un catàleg dels Lepidòpters de Catalunya. Enumeració crítica de les espècies catalanes delsgèneres CARCHARODUS Hb. I HESPERIA F. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 14: 1-11.
- SARTO, V. 1986. *Lepidòpters del Montseny*. In: TERRADAS, J. y MIRALLES, J. (ed): El patrimoni biològic del Montseny. Catàlegs de flora i fauna, 1: 105-141, Diputació de Barcelona, Servei de parcs naturals.
- SCHACHAT, S. R. & R. L. BROWN, 2016. Forewing color pattern in Micropterigidae (Insecta: Lepidoptera): homologies between contrast boundaries, and a revised hypothesis for the origin of symmetry systems. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 1-25.
- SCOBLE, M. J. 1992. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press. Oxford. 420 pp.
- SEKIMURA, T., A. MADZVAMUSE, A. J. WATHEN & P. K. MAINI 2000. A model for colour pattern formation in the butterfly wing of *Papilio dardanus*. *Proceedings of The Royal Society of London B (Biological Sciences)*, 267: 851-859.
- SEKIMURA, T., M. ZHU, J. COOK, P. K. MAINI & J. D. MURRAY 1999. Pattern Formation of Scale Cells in Lepidoptera by Differential Origin-

- dependent Cell Adhesion. *Bulletin of Mathematical Biology*, 61: 807-828.
- SIMONSEN, T. J. & N. P. KRISTENSEN 2002. Scale length / wing length correlation in Lepidoptera (Insecta). *Journal of Natural History*, 2002: 1-7.
- STEFANESCU, C. 1987. Distribució d'alguns ropalòcers al massís del Montseny. *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 54: 39-46.
- STEFANESCU, C. 1990. Estrategias ecológicas en las poblaciones de ropalóceros y noctuidos de los Aiguamolls de l'Empordà (NE Catalunya) (Lep.: Rhopalocera, Noctuidae). *Treballs de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, X: 45-63.
- STEFANESCU, C. 1998. Distribució i fenologia de *Boloria selene* ([Denis & Schiffermüller], 1775) i *Boloria euphrosyne* (Linnaeus, 1758) a Catalunya (Lepidoptera: Nymphalidae). *Butlletí de la Societat Catalana de Lepidopterologia*, 82: 29-48.
- STEFANESCU, C. 1999. *Les papallones del Montseny: una aproximació a la seva ecologia*. Museu de Granollers Ciències Naturals, Granollers, 69 pp.
- STEFANESCU, C. 2001. The nature of migration in the red admiral butterfly *Vanessa atalanta*: evidence from the population ecology in its southern range. *Ecological Entomology*, 26: 525-536.
- STEFANESCU, C. 2011. Com diferenciar les espècies del gènere *Hipparchia* (2). *Cynthia*, *Butlletí del Butterfly Monitoring Scheme a Catalunya*, 11: 24.
- STEFANESCU, C. 2015. *Catalan Butterfly Monitoring Scheme* (CBMS). (www.catalanbms.org).
- STEFANESCU, C., J. PEÑUELAS & I. FILELLA 2003. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, 9(10): 1494-1506.
- STEFANESCU, C., J. PEÑUELAS & I. FILELLA 2005. Butterflies highlight the conservation value of hay meadows highly threatened by land-use changes in a protected Mediterranean area. *Biological Conservation*, 126: 234-246.
- TEMPLADO, J. & J. L. VIEJO 1985. Ninfalidos y paisaje vegetal en la región de Madrid. *Graellsia*, 41: 197-202.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON 1997. *Butterflies of Britain and Europe*. Harper Collins Publishers, London. 320 pp.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON 2002. *Guía de las mariposas de España y de Europa*. Lynx Edicions, Bellaterra, 322 pp (+ 104 láminas).
- TSHIKOLOVETS, V. V. 2011. *Butterflies of Europe and the Mediterranean Area*. Tshikolovets (ed.), Kiev, 544 pp.
- VÄISÄNEN R., 1992. Distribution and abundance of diurnal Lepidoptera on a raised bog in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 29: 75-92.
- VAN DYCK, H., E. MATTHYSEN & A. A. DHONDT 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour*, 53: 39-51.
- VAN NIEUKERKEN, E.J., L. KAILA, I. J. KITCHING, N. P. KRISTENSEN, D. C. LEES, J. MINET, C. MITTER, M. MUTANEN, J. C. REGIER, T. J. SIMONSEN, N. WAHLBERG, S.-H. YEN, R. ZAHIRI, D. ADAMSKI, J. BAIXERAS, D. BARTSCH, B. A. BENGTSOON, J. W. BROWN, S. R. BUCHELLI, D. R. DAVIS, J. DE PRINS, W. DE PRINS, M. E. EPSTEIN, P. GENTILI-POOLE, C. GIELIS, P. HÄTTENSCHWILER, A. HAUSMANN, J. D. HOLLOWAY, A. KALLIES, O. KARSHOLT, A. Y. KAWAHARA, S. (J. C.) KOSTER, M. W. KOZLOV, J. D. LAFONTAINE, G. LAMAS, J.-F. LANDRY, S. LEE, M. NUSS, K.-T. PARK, C. PENZ, J. ROTA, A. SCHINTLMEISTER, B. C. SCHMIDT, J. C. SOHN, M. A. SOLÍS, G. M. TARMANN, A. D. WARREN, S. WELLER, R. V. YAKOVLEV, V. V. ZOLOTUHIN & A. ZWICK 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *Zootaxa*, 3148: 212-221.
- VIEJO, J.L. 1982. Las preferencias ambientales de *Pieris*, *Melanargia* y *Pyronia* en el Centro de la Península. *SHILAP Revista lepidopterológica*, 10(38): 105-109.
- VIEJO, J.L. 1983. *Las mariposas de la Depresión del Tajo*. Editorial de la Universidad Complutense de Madrid, Tesis Doctoral, 399 pp.
- VIEJO, J.L. 1984. Estudio faunístico de los ropalóceros del quejigar supramediterráneo de Madrid. *SHILAP Revista de lepidopterologia*, 12(46): 135-140.
- VIEJO, J.L. & C. SÁNCHEZ 1982. Patrones de distribución de las mariposas de la Depresión del Tajo. *SHILAP Revista lepidopterológica*, 10(39): 211-215.
- VIEJO, J.L. & J. MARTÍN 1989. *Las mariposas del Macizo Central de Gredos (Lepidoptera:*

Hesperioidea et Papilionoidea). Actas de Gredos 1988. Boletín Universitario, 7, Caja de Ahorros de Ávila: 81-93.

VIEJO, J. L., E. F. GALIANO & A. STERLING 1992. The importance of riparian forests in the conservation of butterflies in Central Spain. *Nota lepid.* *Supplement*, 3: 29-42.

VIEJO, J.L., J. GONZÁLEZ GRANADOS & C. GÓMEZ DE AIZPURUA 2014. Biodiversidad de lepidópteros en relación con sus hábitats, formaciones vegetales y flora de las Marismillas (Parque Nacional de Doñana, Huelva, Sur de España). Resultados preliminares. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (sección Biología), 108: 79-101.

WARD, J. H. Jr. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 236–244.

WEINKOVE, D. *et al.* 1999. Regulation of imaginal disc cell size, cell number and organ size by *Drosophila* class IA phosphoinositide 3-kinase and its adaptor. *Current Biology*, 9(18): 1019-1029.

WILSON, R.J., D. GUTIÉRREZ, J. GUTIÉRREZ & V. J. MONSERRAT 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13: 1873–1887.

YUAN, S., W. HUANG, L. GENG, B. T. BEERNTSEN, H. SONG & E. LING 2017. Differentiation of lepidoptera scale cells from epidermal stem cells followed by ecdysone-regulated DNA duplication and scale secreting. *Cell Cycle*, 21: 1-12.

ZWAAN, B. J., R. B. R. AZEVEDO, A. C. JAMES, J. V. T. LAND & L. PARTIDGE 2000. Cellular basis of wing size variation in *Drosophila melanogaster*: a comparison of latitudinal clines on two continents. *Heredity*, 84: 338-347.

Lapides crescunt; plantae crescunt et vivunt; animalia crescunt et vivunt et sentiunt

Karl von Linnaeus, Systema Naturae



Esta “lluvia de escamas” recuerda el fuego de los diablos de la Patum de Berga.



UNIVERSITAT DE BARCELONA

ECOLOGY AND EVOLUTION OF PAPILIONOIDEA OF WESTERN
PALEARCTIC (Hexapoda: Lepidoptera)

Ph.D. ALBERT MASÓ PLANAS

Department of Evolutive Biology, Ecology and Environmental Sciences
Faculty of Biology, University of Barcelona (UB), Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona

[+34 636 216 898](tel:+34636216898)

natura@albertmaso.com

www.albertmaso.com

© *Albert Masó* | *Wild Images* 

All images and materials are copyright protected and are the property of Albert Masó Planas.

Barcelona, 2017



*Adulto emergiendo del envoltorio pupal de seda (*Bombyx mori*), después de disolverlo químicamente por un extremo ayudado del meconio (líquido de deshecho producido durante la metamorfosis). Las alas todavía son pequeñas y blandas, tal como se forman dentro del capullo.*

Evolution is written on the wings of butterflies

Charles Robert Darwin

***The important thing is not to stop questioning.
Curiosity has its own reason for existing***

Albert Einstein