

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

TESIS DOCTORAL de **ALBERT MASÓ**



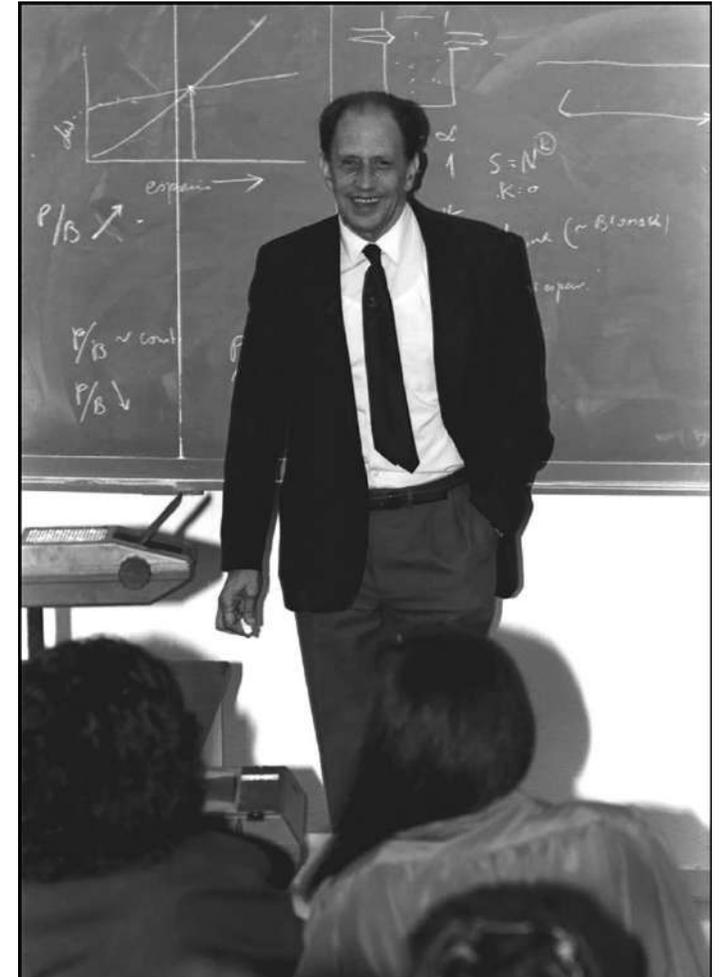
- ECOLOGÍA
 - Conocer la taxocenosis de **lepidópteros**
 - Relaciones entre lepidópteros y **vegetación**
- EVOLUCIÓN
 - Papel de la **duplicación celular** en la macroevolución
 - Distribución de las **escamas** y relación con el **tamaño**

ECOLOGÍA

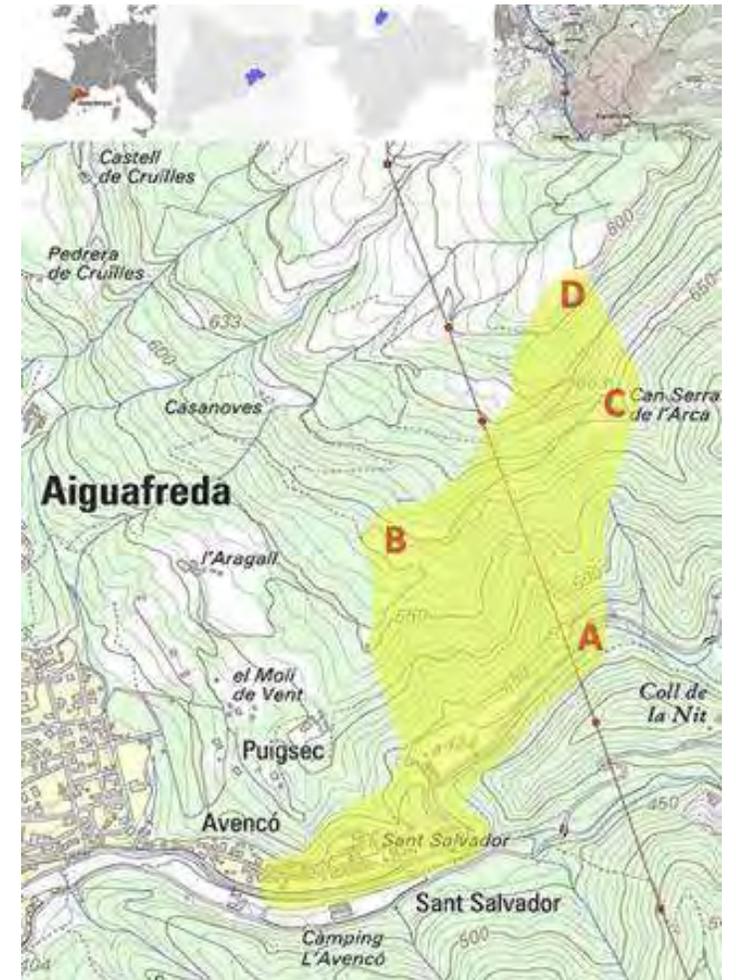
LEPIDÓPTEROS Y VEGETACIÓN



- **1975:** Aiguafreda, primeras observaciones
- Ideas iniciales del **Dr. Margalef**
- No quedar-se en la lista de capturas
- *“La información pertinente no consiste en la acumulación masiva de trivialidades”*
- Analizar distribución, estacionalidad, fenología, hibernación, densidades, uniformidad, diversidad...
- Estudiar la vegetación del ecosistema
- Relación entre plantas y lepidópteros

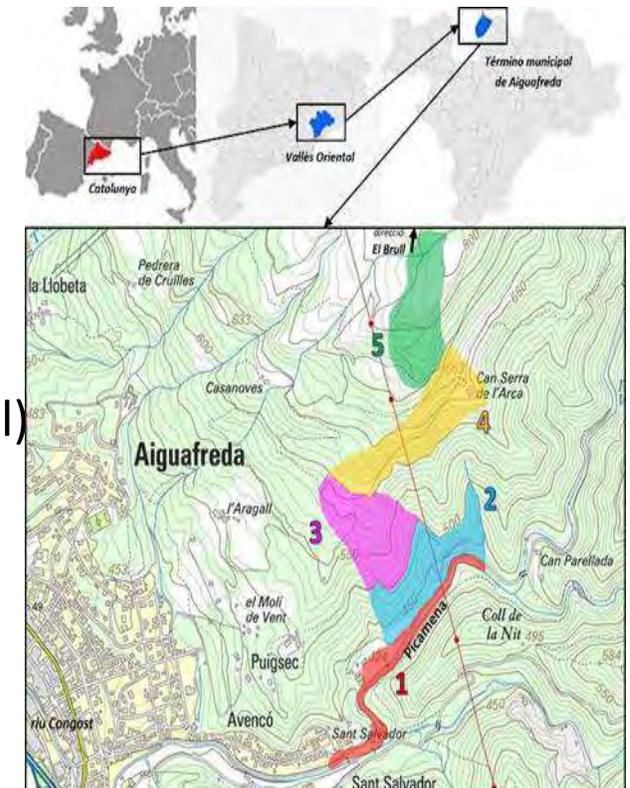


- ¿Las mariposas dependen de la vegetación?
 - Orugas fitófagas dependen de su planta nutricia
 - Flores: polinización ➡ coevolución...
 - Pero ¿se distribuyen dependiendo de la vegetación?
- Planteamiento: estudiar un área (tres fases)
 - 1- Mariposas
 - 2- Plantas
 - 3- Relación entre ambas comunidades



METODOLOGÍA

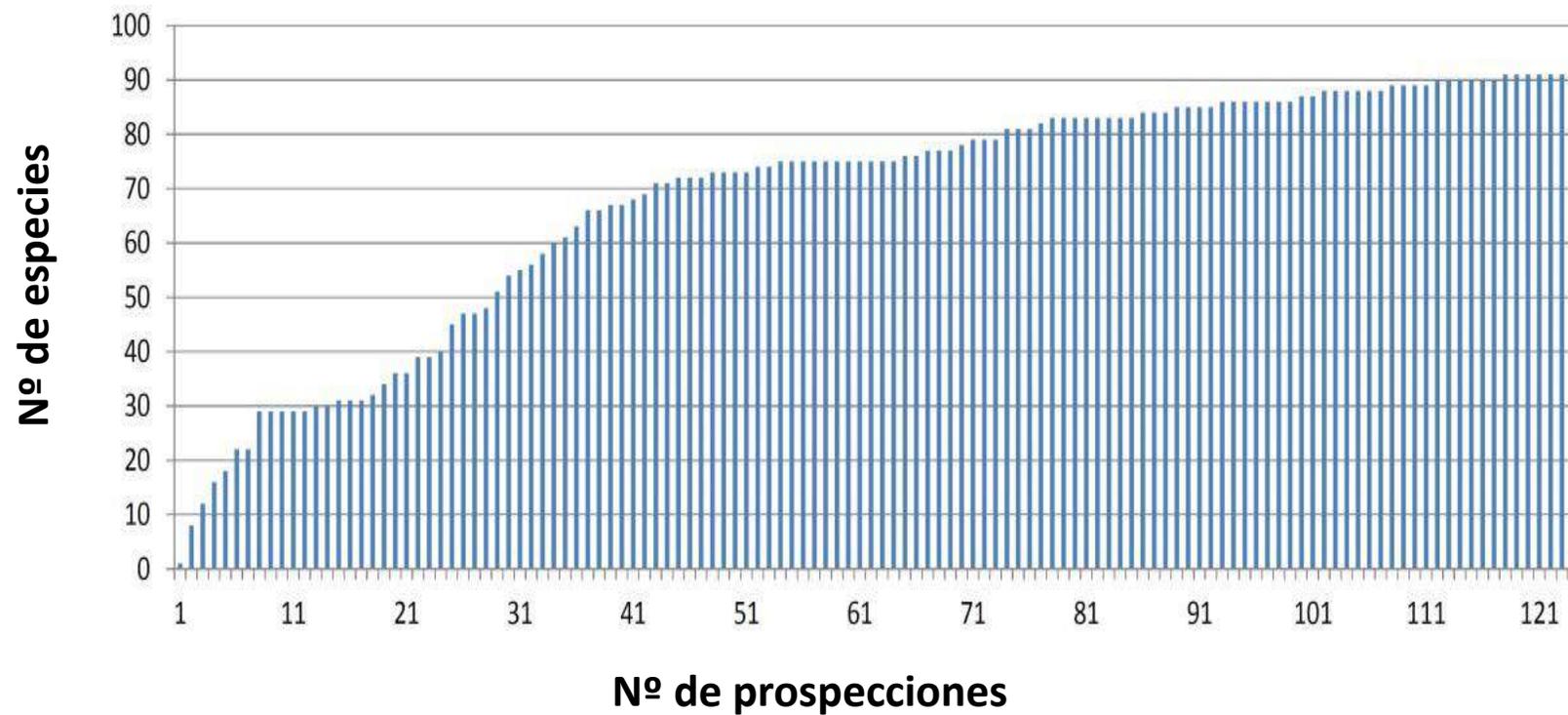
- **FASE 1: MUESTREO DE MARIPOSAS**
 1. 1 km² (5 zonas): 1 de río, 4 de montaña (400-800 m)
 2. Observación, macrofotografía, captura, genitalia
 3. Años 1975-1992: muestreos cualitativos (71 visitas)
 4. Año 1976: muestreo cuantitativo y estacional (1 visita semanal)
 5. Unidad de esfuerzo: 4 horas (1976)
 6. **Abundancia** de lepidópteros por **hábitats**
 7. Sistema de transectos (Pollard, 1977)



INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA

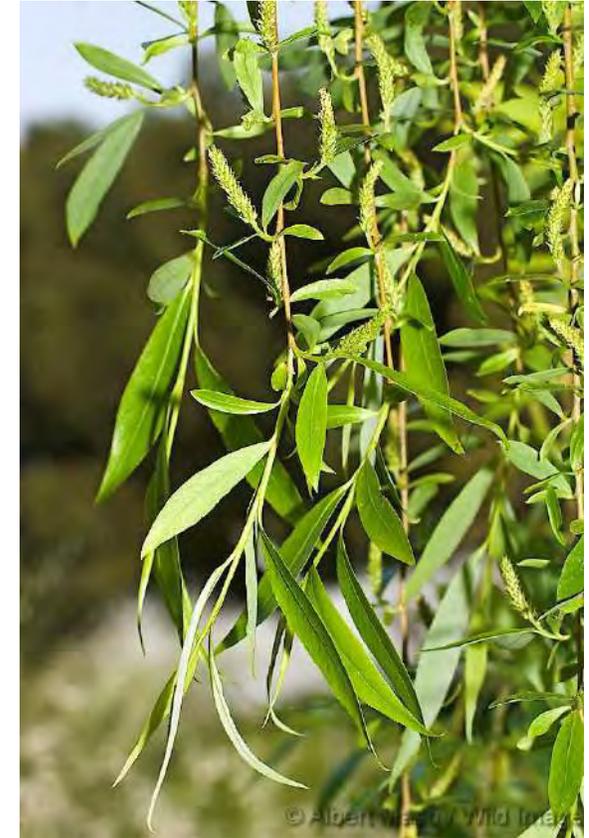
FASE 1

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



- **FASE 2: VEGETACIÓN**

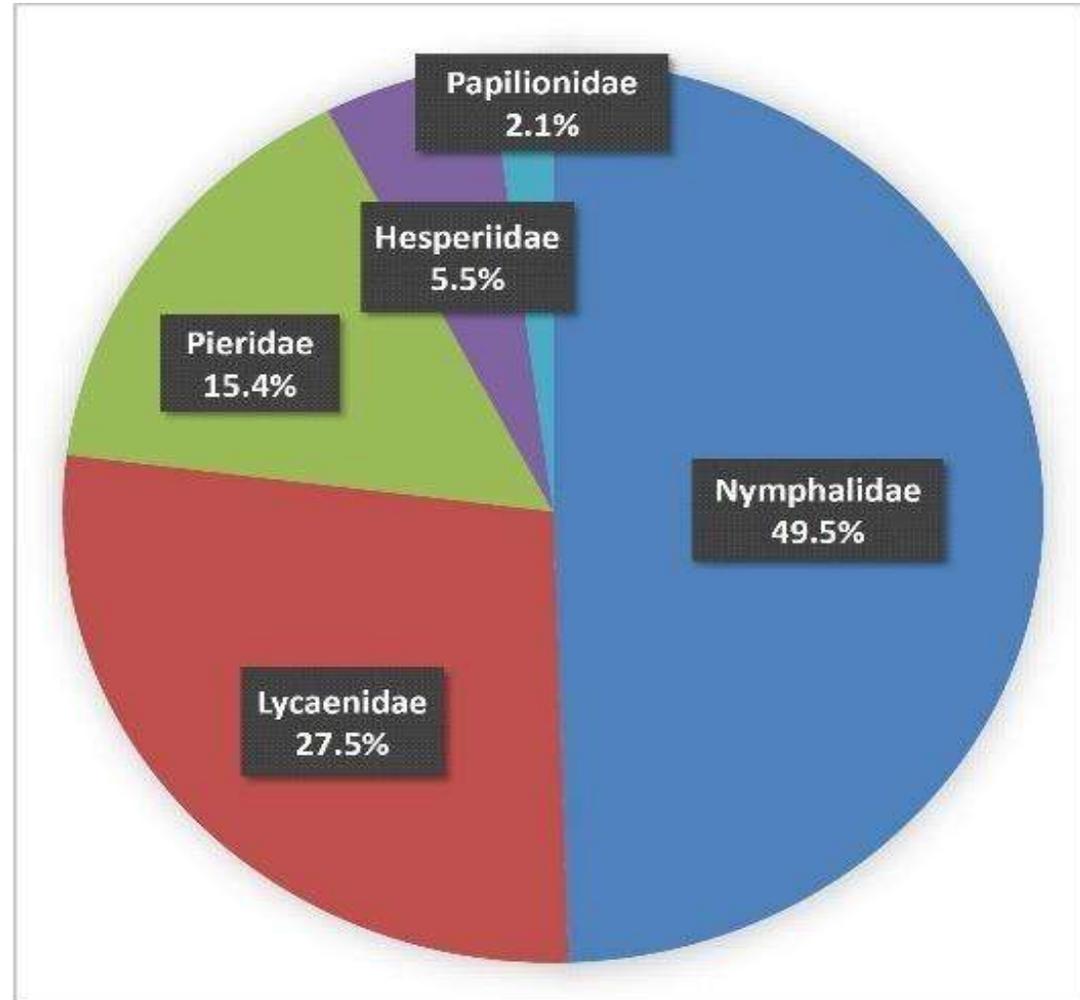
- Observación, fotografía, herbario, lupa
- Apreciación semicuantitativa de la cobertura
- 2 observadores y 2 recorridos por zona
- Cada visita era de 10 h (2 h por zona)
- 20 visitas entre 1975 y 1980



- **FASE 3: COMPARACIÓN DE LAS DOS TAXOCENOSIS**
 - Sin especies esporádicas (menos ruido de fondo)
 - Análisis de afinidad entre especies y entre zonas (basado en la distancia euclídea)
 - Análisis de correspondencias
 - Siempre:
 - Entre lepidópteros
 - Entre plantas
 - Evaluación de **paralelismos** y **diferencias** entre las dos

RESULTADOS

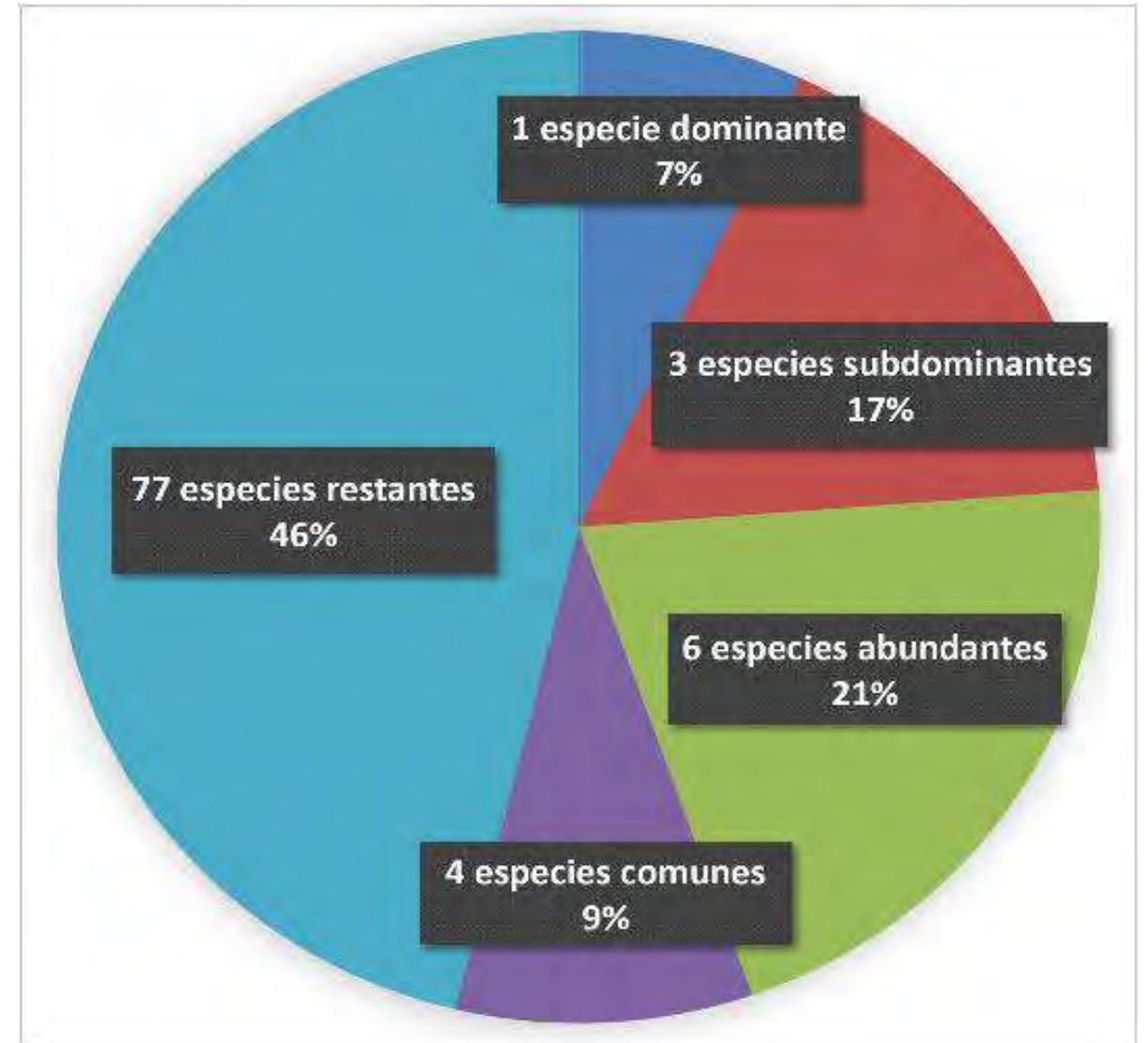
- CATÁLOGO FAUNÍSTICO
 - 91 especies de 5 familias
- VEGETACIÓN
 - 267 especies de plantas



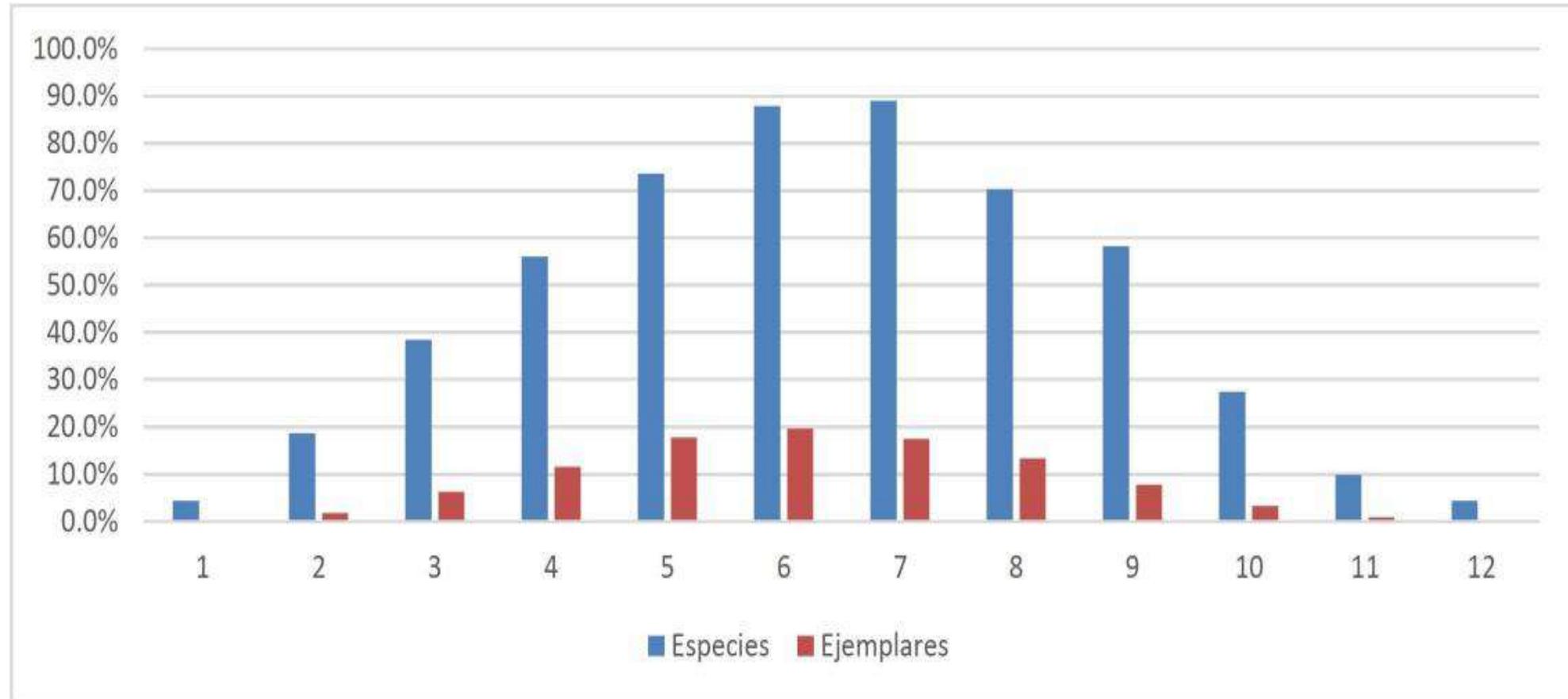
RESULTADOS Y SU INTERPRETACIÓN FAUNÍSTICA

- Especies dominantes, abundantes...

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>Glaucopsyche alexis</i>	3.4 %
	<i>Pararge aegeria</i>	3.2 %
	<i>Maniola jurtina</i>	3.0 %
	<i>Glaucopsyche melanops</i>	2,9 %
COMUNES	<i>Lasiommata megera</i>	2.6 %
	<i>Polyommatus icarus</i>	2.4 %
	<i>Callophrys rubi</i>	2.2 %
	<i>Colias crocea</i>	2.0 %

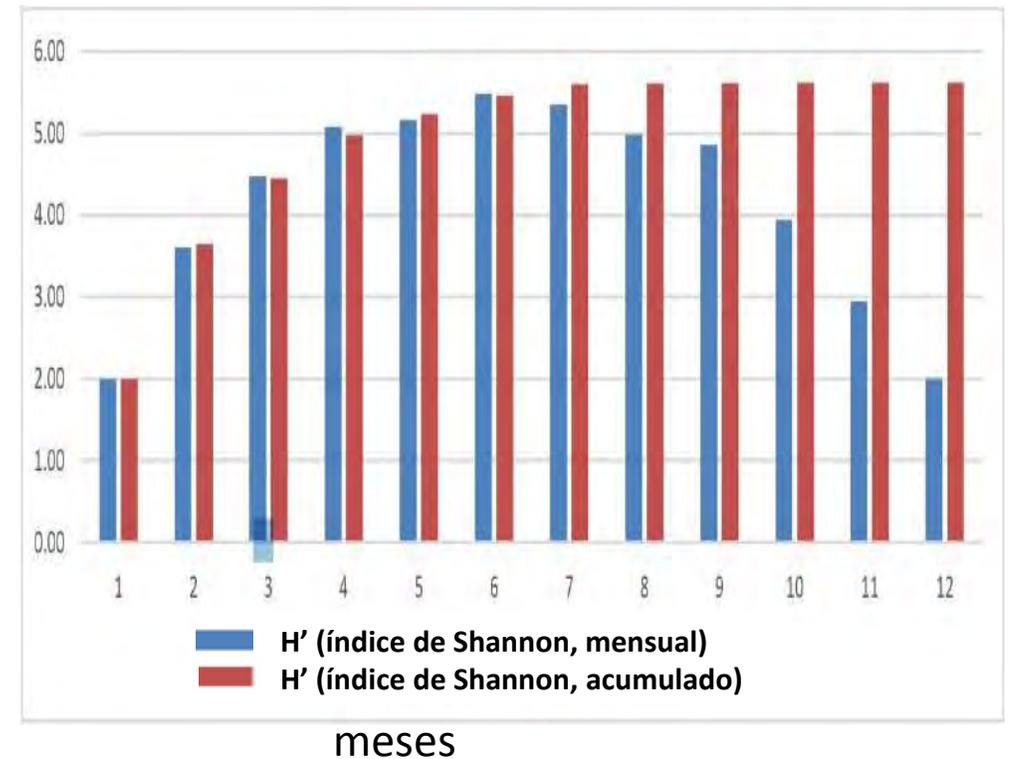
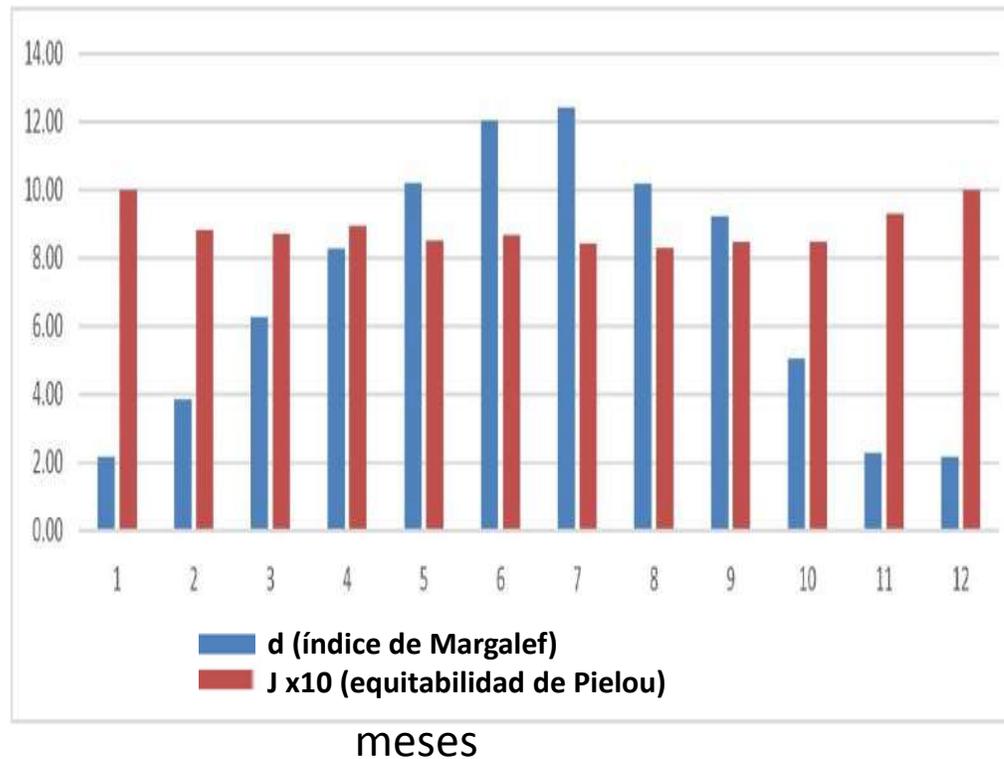


- **Estacionalidad / Fenología**



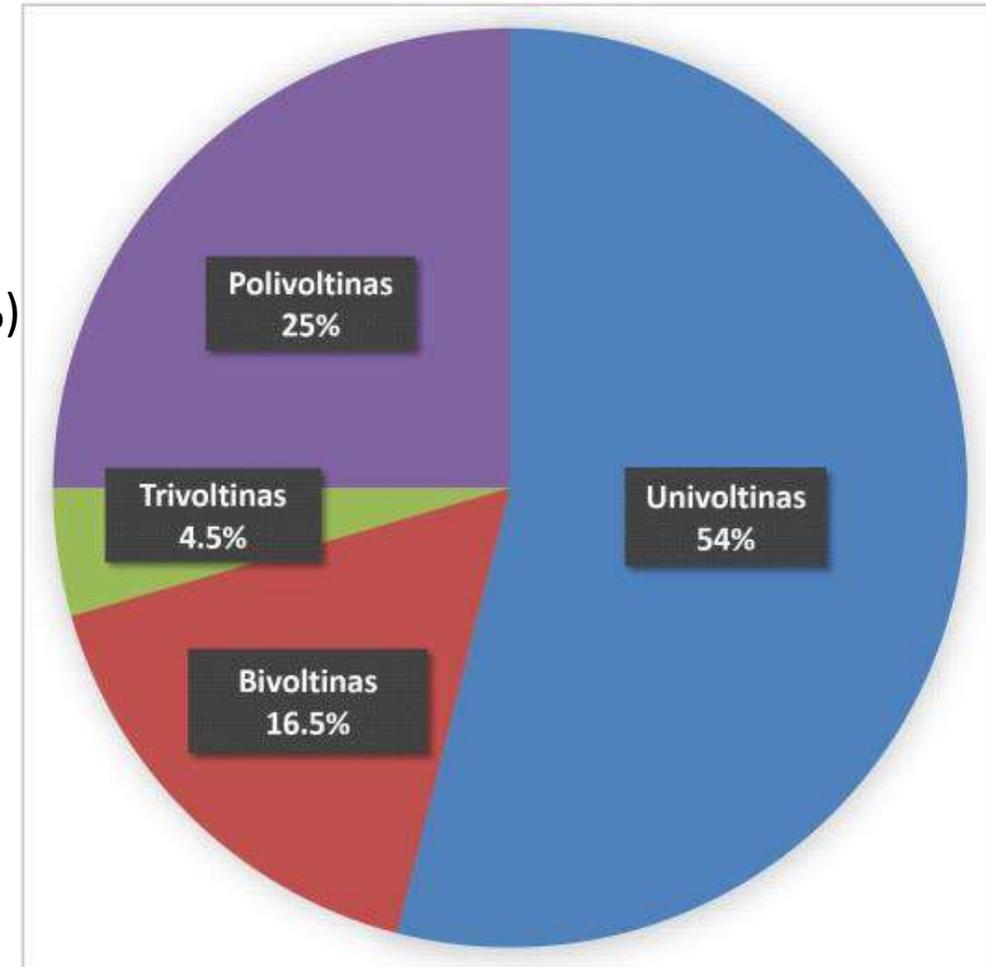
RESULTADOS Y SU INTERPRETACIÓN FAUNÍSTICA

- La **equitabilidad** es bastante constante: 0,80 - 0,85
- La **diversidad ecológica** es variable y elevada ($d=11$) ($H=5,62$)



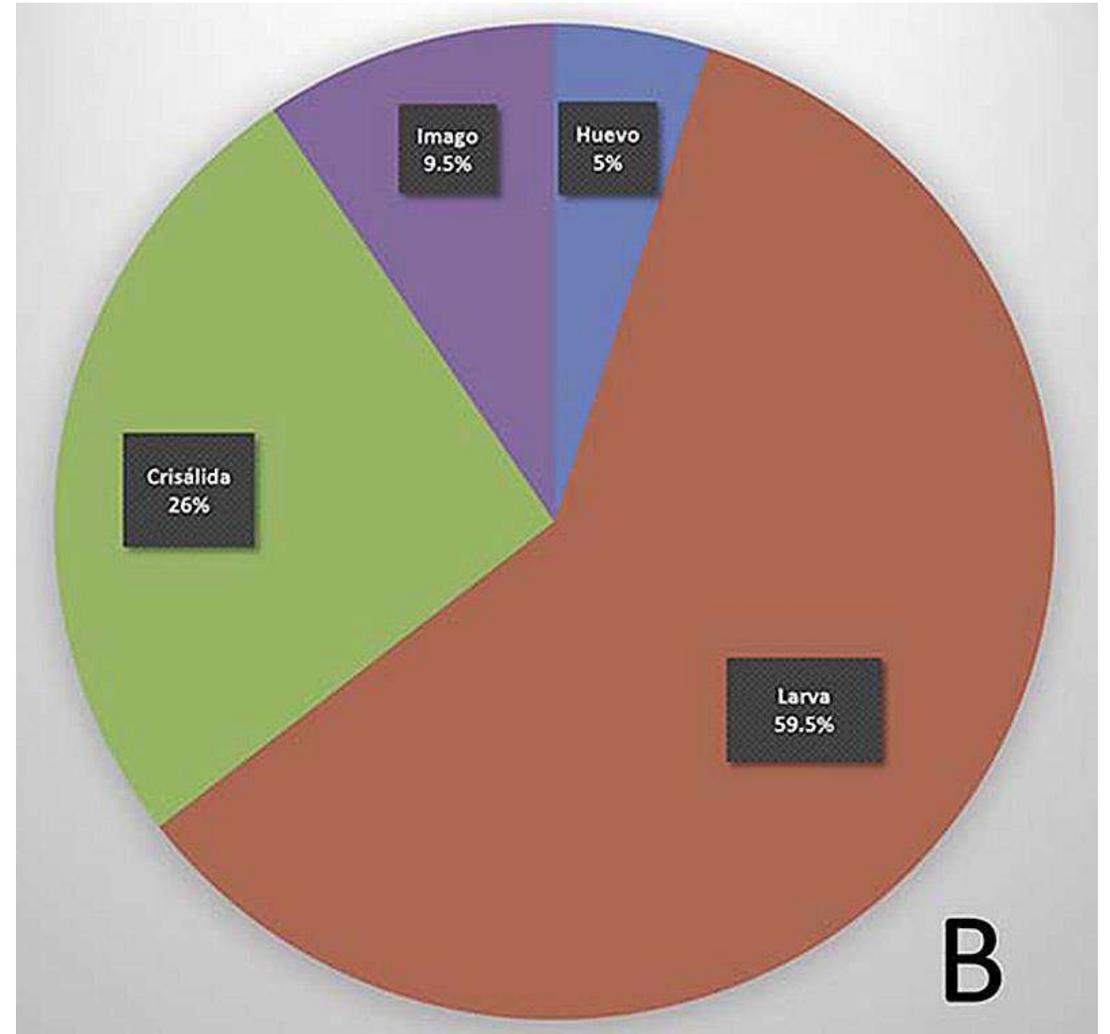
VOLTINISMO

- El % de **univoltinas** (54%) es inferior al europeo (66%)
- El % de **polivoltinas** (28,4%) es muy superior al europeo (13,8%)
- La temporada del **buen tiempo** es más larga



HIBERNACIÓN

- Larva
- **Perfil:** ninfálido, 1 generación, larva
- Similar a las medias europeas
- Excepción: **adultos** (12,5%; duplica el de Europa, 5,7%)
- Un invierno más benigno permite mayor supervivencia de la fase adulta

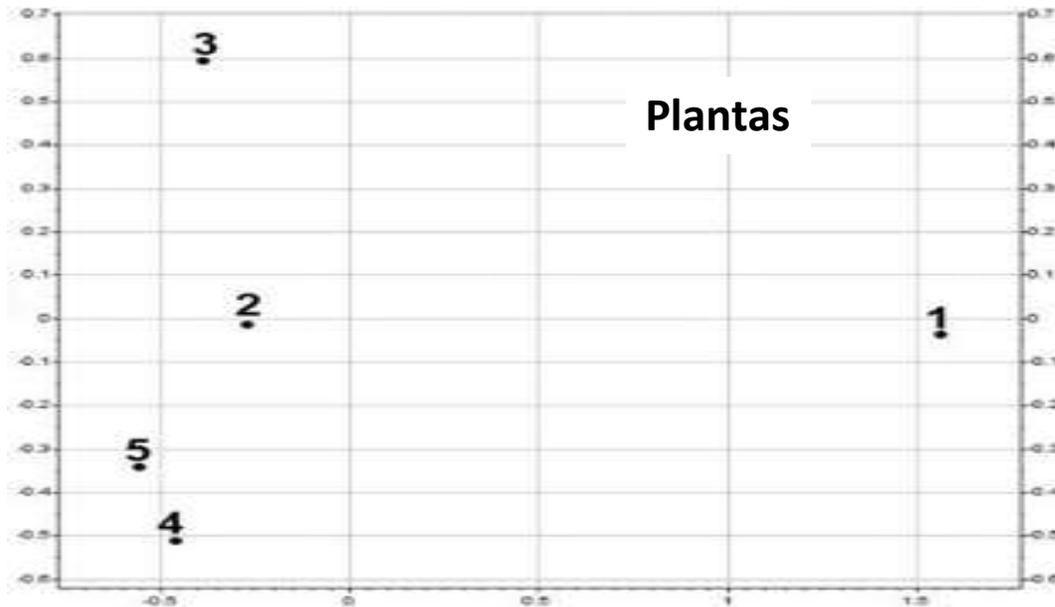


- HIBERNACIÓN Y VOLTINISMO
 - Coincidencia especies próximas filogenéticamente
 - De los 20 géneros con más de 1 especie:
 - En 14 todas tienen el mismo número de generaciones
 - En 16 todas hibernan en la misma fase
 - Y en 12 todas coinciden en ambos aspectos
 - Sugiere que son caracteres que se conservan en la filogenia

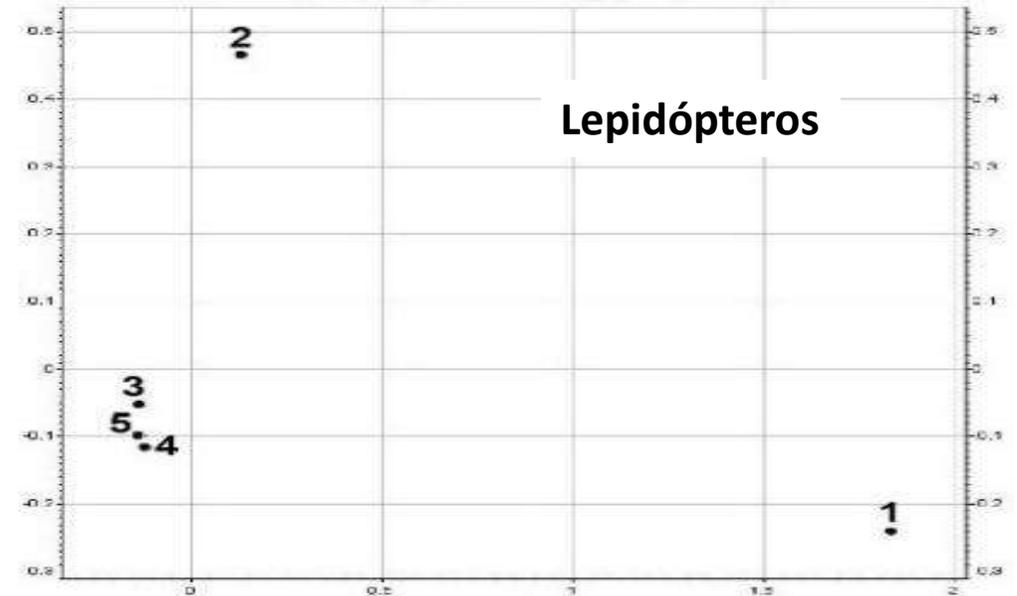


RESULTADOS Y SU INTERPRETACIÓN ECOLOGÍA

- AFINIDAD DE LAS ZONAS
 - Análisi de correspondencias: 2 primeros ejes

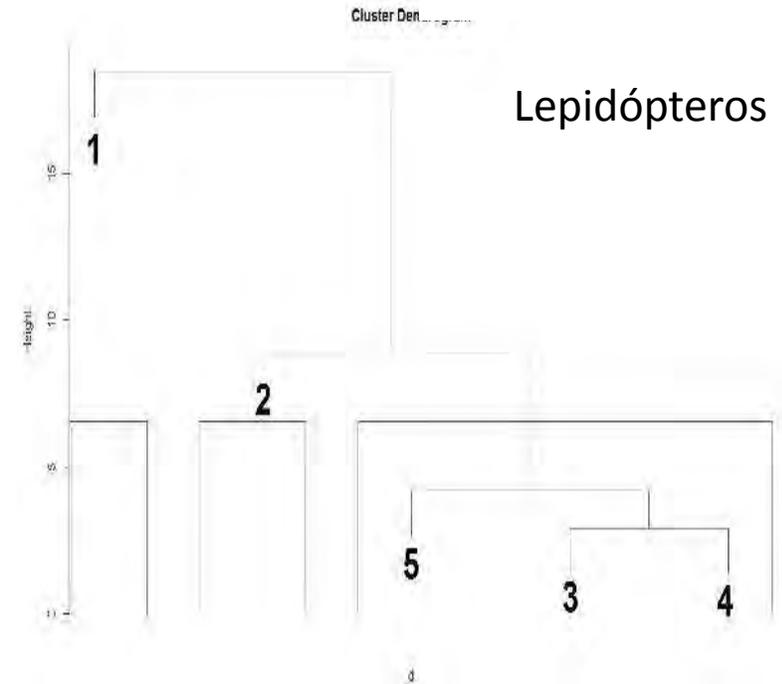
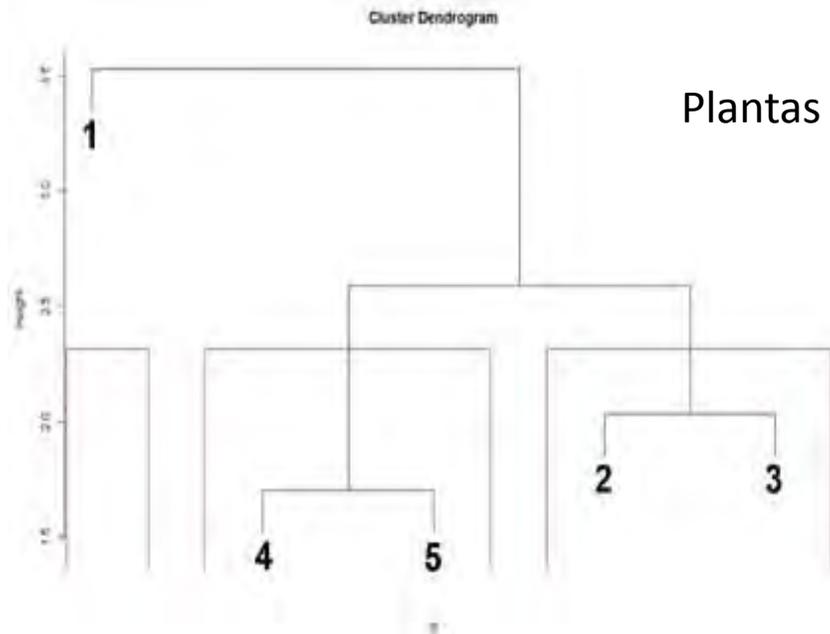


Varianza explicada: 64% (eje I) + 17% (eje II)



Varianza explicada: 67% (eje I) + 19% (eje II)

- DENDROGRAMAS: AFINIDAD ENTRE ZONAS



- En ambas: distribución de especies es **heterogénea**
- Pero siguen **patrones** diferentes

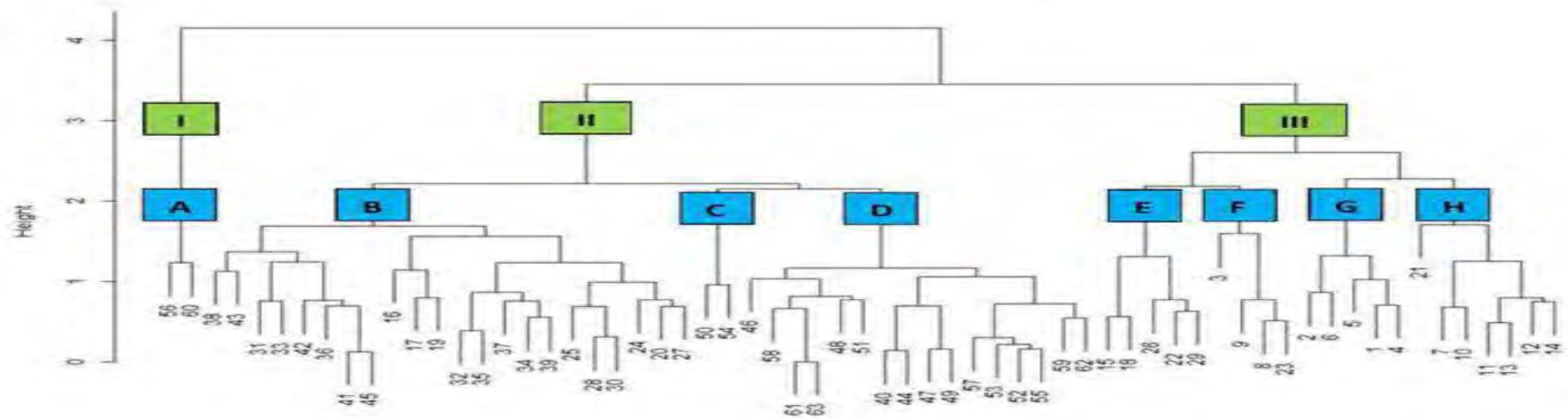
- DENDROGRAMA: AFINIDAD ECOLÓGICA ENTRE ESPECIES

Plantas



- DENDROGRAMA: AFINIDAD ECOLÓGICA ENTRE ESPECIES

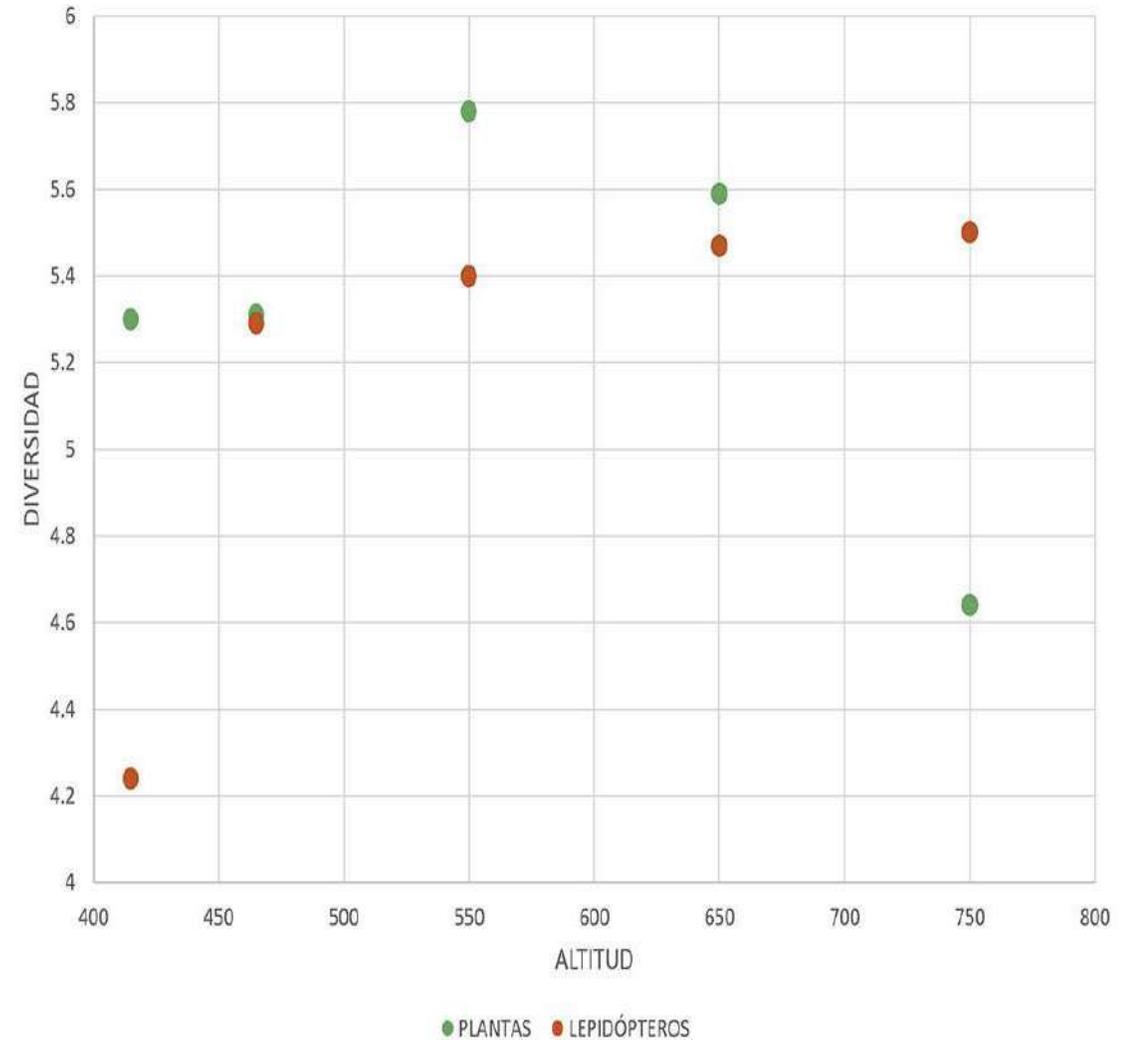
Lepidópteros



- La **afinidad** ecológica dentro de ambas taxocenosis **no** tiene relación con su **filogenia**

- COMPARACIÓN ENTRE **DIVERSIDADES**
- No coinciden las zonas con **máximos**:
 - En **plantas**: influencia fluvial y mínima altura
 - En **lepidópteros**: montaña y máxima altura
- Y también son opuestas en las **mínimas**.

RESULTADOS Y SU INTERPRETACIÓN ECOLOGÍA



INTERPRETACIÓN

- Zona de influencia fluvial:
 - La diversidad de **microclimas** favorece las plantas
 - La menor **insolación** dificulta el vuelo (por menor calentamiento)
- Bosque de montaña:
 - Menos **denso** que el de ribera y con más claros
 - Facilita el vuelo
- Lepidópteros: tendencia a ganar altura para reproducirse (*hilltopping*)



ASOCIACIÓN ENTRE PLANTAS Y MARIPOSAS

- **No** encontramos correspondencia entre la **composición de especies** de ambas comunidades
- **No** se confirma la **dependencia** de la taxocenosis de lepidópteros con la composición específica de la **vegetación**
- La composición de la vegetación **no** parece tener valor **predictivo** para lepidópteros
- **Poca especificidad**: Los lepidópteros **monófagos son minoría**, tanto en fase de oruga como de adulto.
- Poco frecuente en nuestra literatura, pero antecedentes:
 - *Väisänen* (1992): la distribución viene determinada por el **tipo** de hábitat, la **sombra** de los árboles y los **microclimas**, más que por la composición florística
 - *Kitahara* (2004): remarca la importancia de la perturbación **humana** y del efecto **sombra** del hábitat y no las relaciones entre la estructura de las 2 taxocenosis.

UTILIDAD: para seguimiento del CAMBIO CLIMÁTICO

- De forma general, el incremento **temperatura** ha producido un desplazamiento de muchas especies hacia el **norte** de Europa y hacia mayor **altitud**
- Montseny: especial interés por su sensibilidad al cambio global
- En nuestra área: desplazamiento **límite** del **bosque** en altura (Peñuelas & Boada, 2003)
- *Boloria selene* era abundante (Cuní i Martorell, 1880) y nunca más
- Desaparecido *Lycaena tityrus* en siglo XX sin pérdida de su habitat
- Podría modificarse la estacionalidad y la hibernación
- Datos consistentes y valor cuantitativo de **70s** permiten constatar recesión de la poblaciones (CBMS) y cuantificar efectos **cambio climático**

3. EVOLUCIÓN

TAMAÑO, ESCAMAS Y DUPLICACIÓN

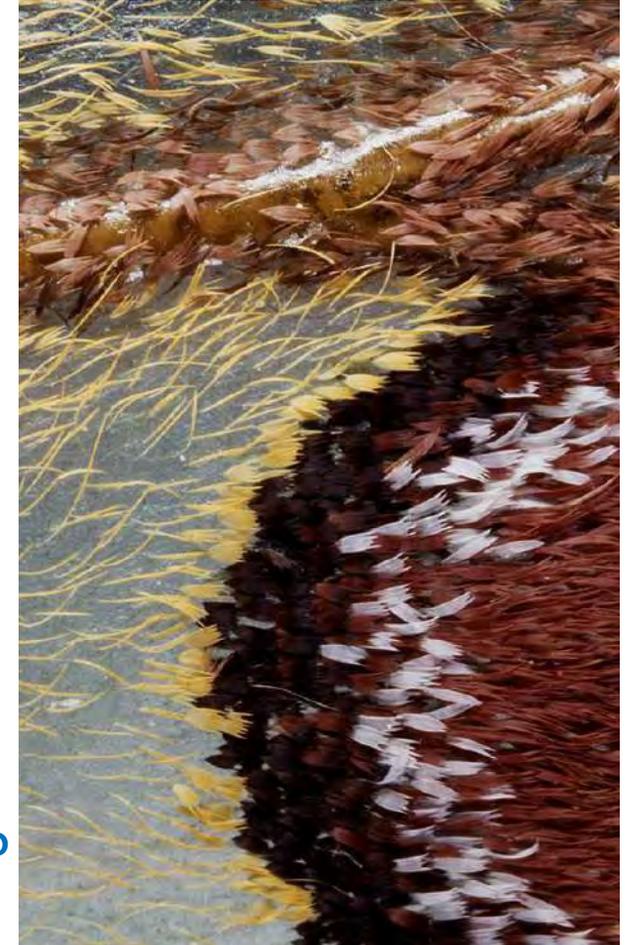


- Ideas del Dr. Margalef:
 - Grupos de especies del mismo **tamaño**
 - **Grupos** de pequeñas, medianas y grandes
 - Tamaños no al azar → **proporciones** entre grupos
 - ¿Se produce una **duplicación de la superficie**?
 - ¿Podría suponer una **duplicación de escamas**?
 - Hipótesis duplicación **celular**



FASE 1:

- ¿El recubrimiento de escamas es uniforme?
- ¿Las mariposas grandes tienen escamas grandes?
- ¿Qué relación hay entre tamaño y número de escamas?



- **FASE 2**

¿Sucede lo mismo entre especies?



- **FASE 3**

¿Distribución de tamaños al azar?

¿Existen proporciones preferentes entre grupos de especies?

¿Son las proporciones compatibles con la hipótesis de duplicación celular?



FASE 1

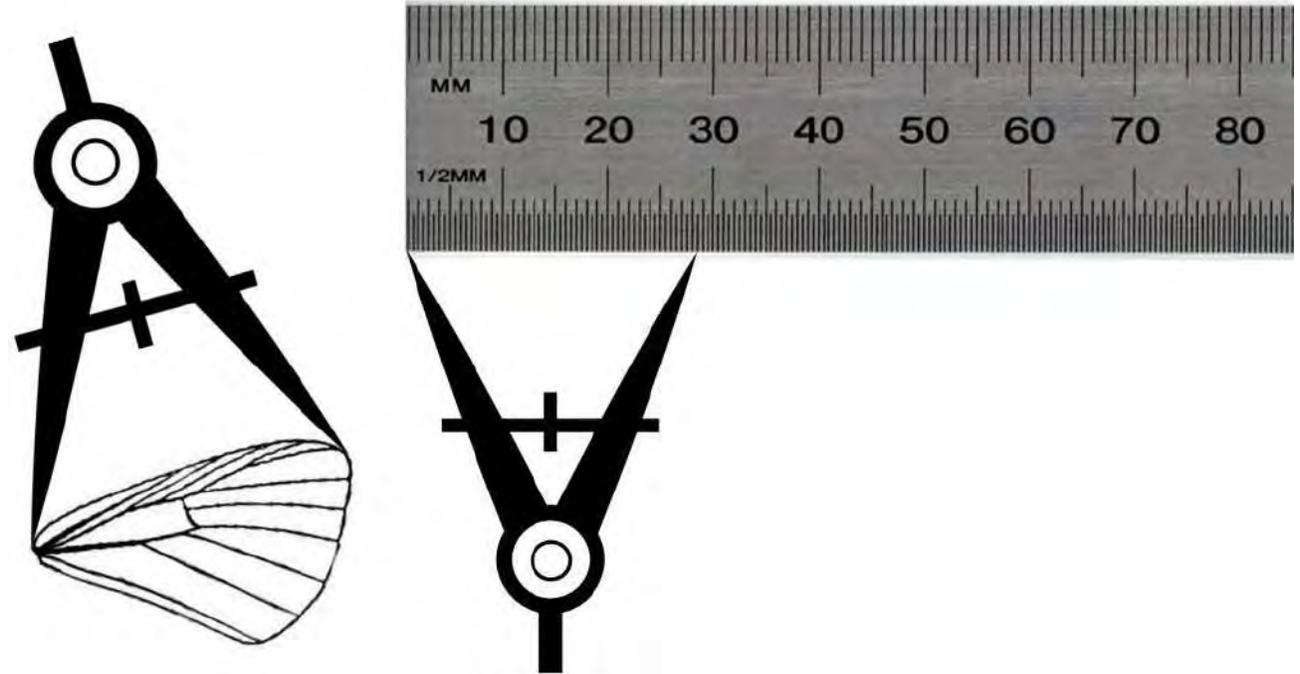
METODOLOGÍA



- Contamos escamas en 4 ejemplares de *Colias crocea*
- Medimos el **tamaño** de los ejemplares, expresado como **longitud alar**
- **Analizamos** la variabilidad en la densidad de escamas

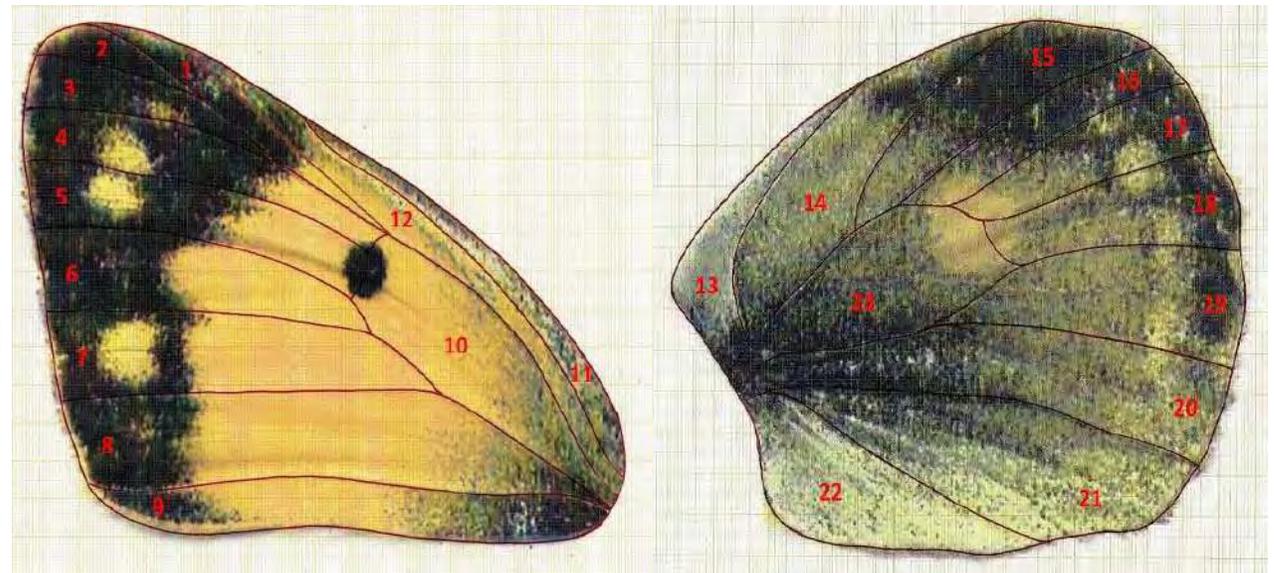
TAMAÑO

- Longitud ala anterior
- No envergadura
- Compás: ápice – punto de inserción en tórax
- Regla milimetrada (0,5 mm)



NÚMERO DE ESCAMAS

- **Estima** de la densidad de escamas en todos los sectores de las 4 alas
- 2 caras de cada ala (2 x 4 alas = 8)
- 12 sectores anteriores
- 11 sectores posteriores
- Total: 92 recuentos (sectores)
(separados por venas)



Necesitábamos datos de **DENSIDADES Y SUPERFICIES**

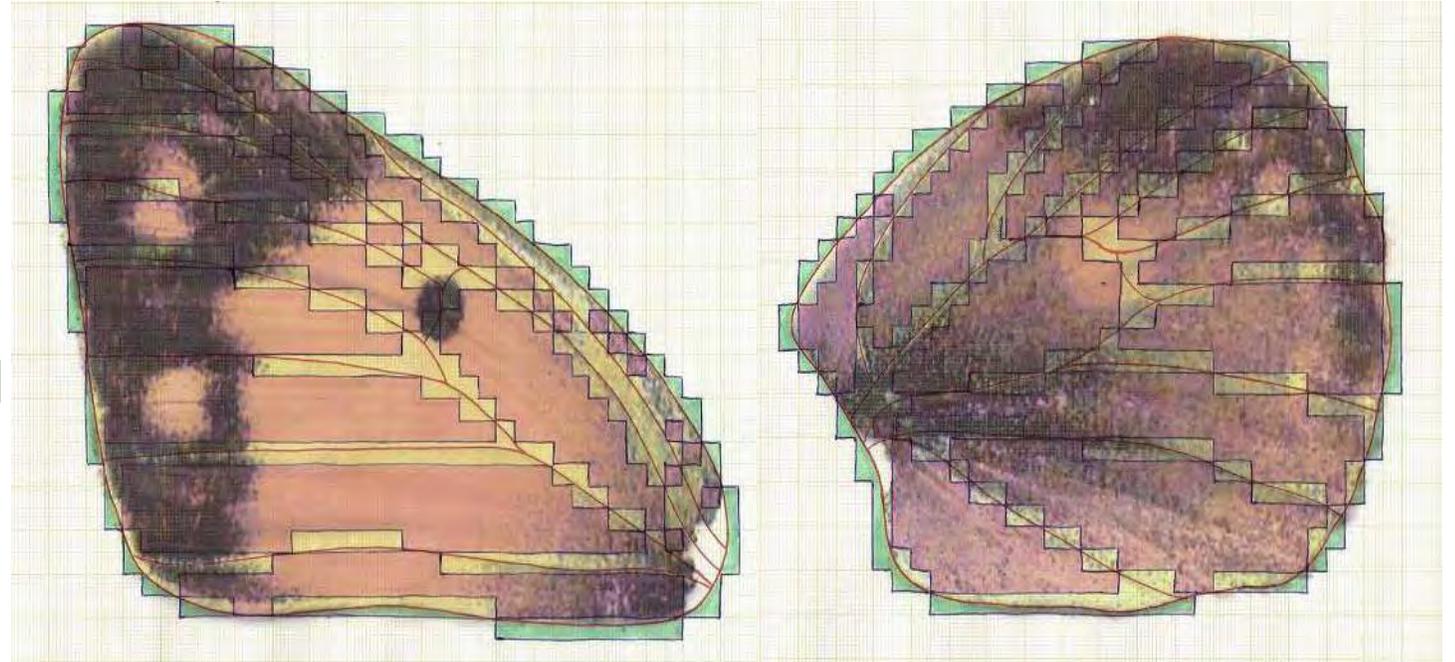
- Muestreo: **DENSIDADES**

- Estéreo-microscopio con cámara clara
- Cuadrados de 1 mm²
- Doble recuento de las escamas del cuadrado



- **SUPERFICIES**

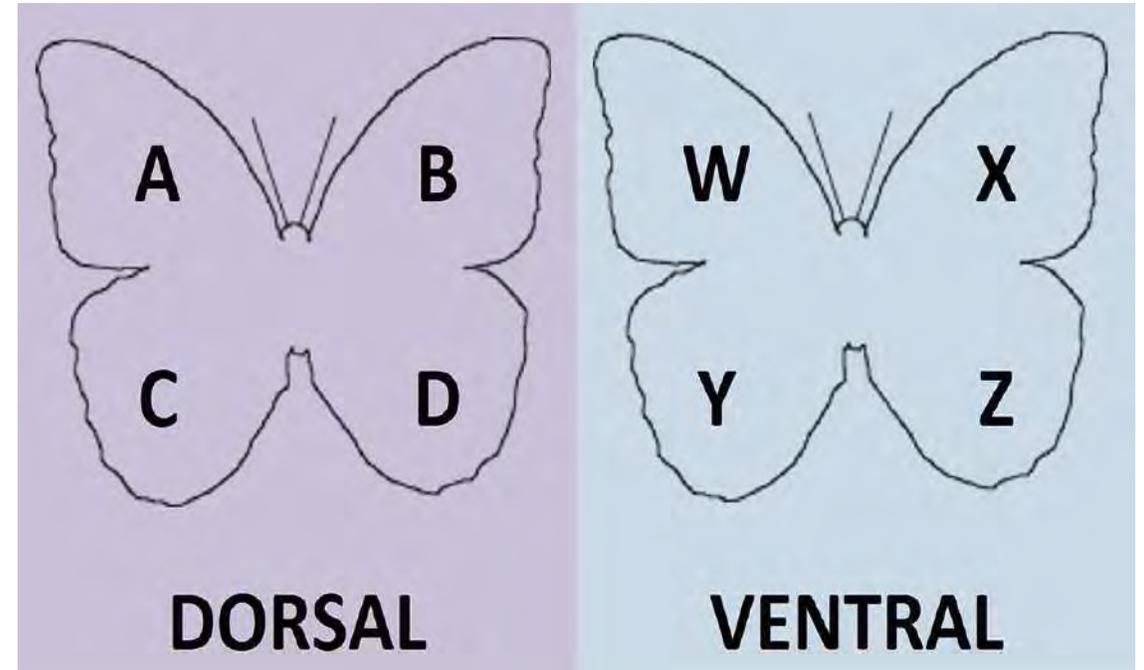
- Superficie de cada sector
- Fotografía ampliada
- Superposición sobre papel milimetrado



Densidad y superficie ➡ Número de escamas de cada sector ➡ Número total de escamas

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

- Análisis de **varianza**
 1. Efecto del observador
 2. **Efecto** de las variables independientes:
 - Sectores (11 ó 12)
 - Caras (2)
 - Lados (2)
 - Longitud alar
 3. Alas **anteriores** y **posteriores** por separado

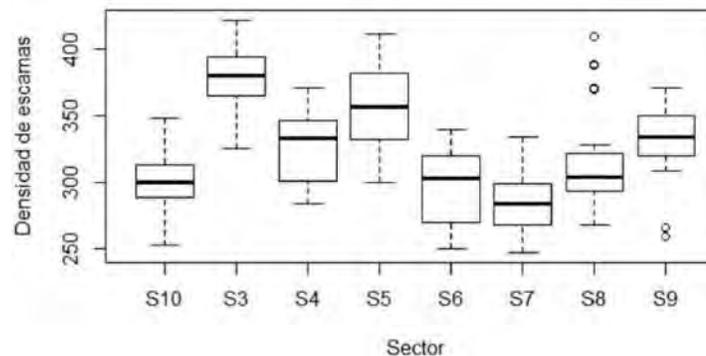


RESULTADOS

ALAS ANTERIORES

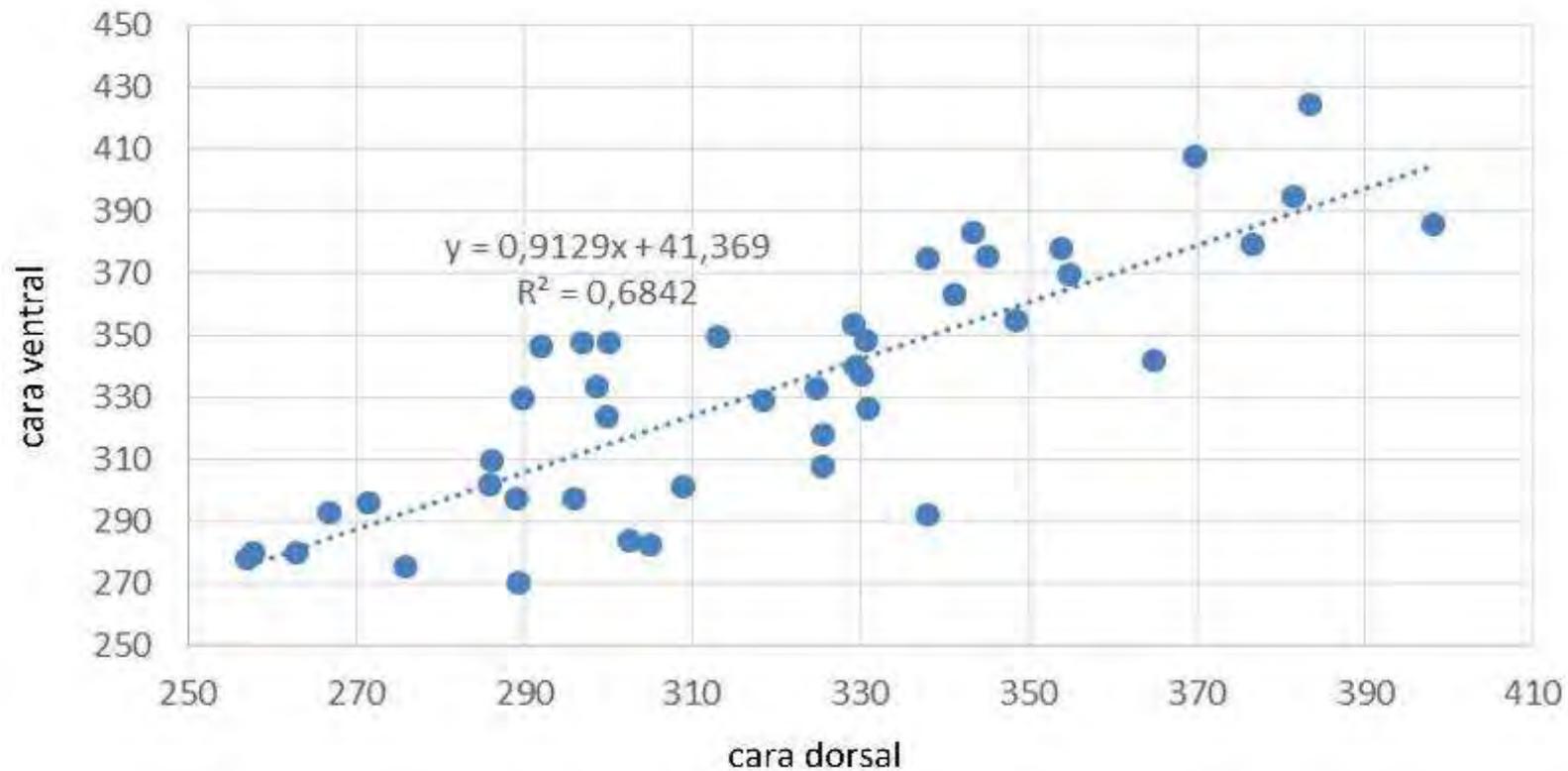
- La mayor variabilidad (55%) la causan las diferencias entre **sectores**
- A lo largo de la zona **marginal**, la densidad disminuye a partir del **ápice**

FACTORES FIJOS (variables independientes)	p	% DE LA VARIANZA
DORSAL - VENTRAL	0.00009	2.44%
IZQUIERDA - DERECHA	< 0.00001	5.42%
SECTORES	< 0.00001	54.58%
LONGITUD DEL ALA	0.67	0.03%
ERROR (varianza residual)	-	37.53%



RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES
FASE 1: ESTUDIO INTRAESPECÍFICO

- Diferencia entre **lados**: no más del 10% ➡ razonable **simetría bilateral**
- Diferencia de **cara**: sectores **dorsales** se corresponden bien con **ventrales**

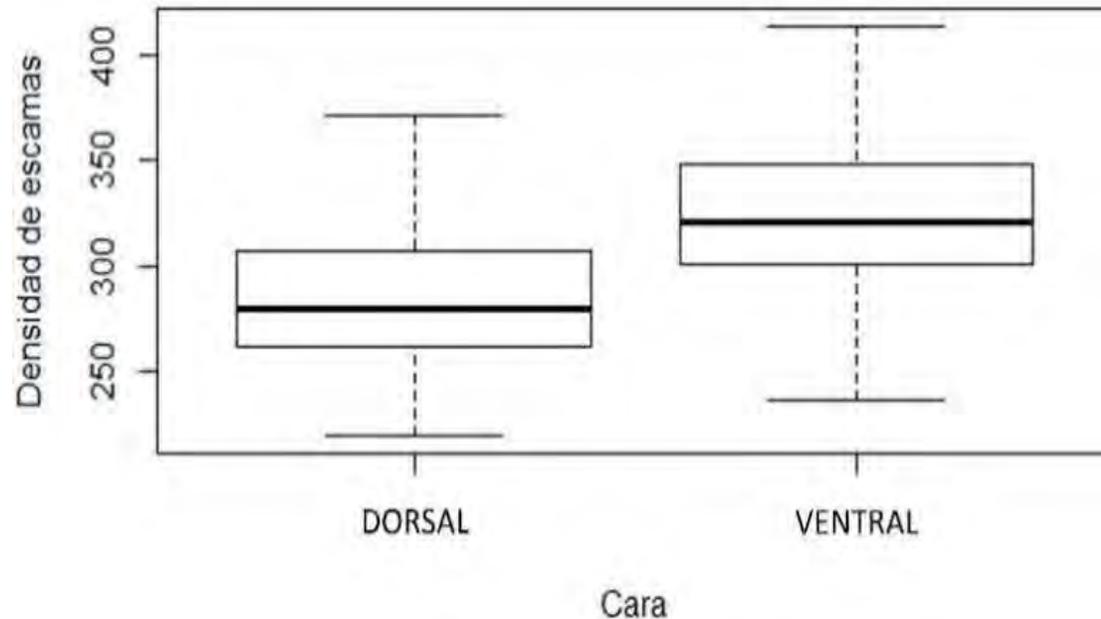


RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FASE 1: ESTUDIO INTRAESPECÍFICO

ALAS POSTERIORES

- La mayor variabilidad (29%) la causan las diferencias entre **caras**
- La cara ventral tiene un 19% más de escamas que la dorsal



FACTORES FIJOS (variables independientes)	p	% DE LA VARIANZA
DORSAL - VENTRAL	< 0.00001	28.7%
IZQUIERDA - DERECHA	0.007	1.0%
SECTORES	< 0.00001	10.3%
LONGITUD DEL ALA	< 0.00001	15.4%
ERROR (varianza residual)	-	44.6%

INTERPRETACIÓN

- Cara **ventral posterior** y cuña **distal anteriores** son las que tienen **mayor densidad** de escamas y las más **expuestas**
- Posición de **reposo**, pliegan alas verticalmente
- Una mayor densidad de escamas implica un **patrón más robusto**
- Si se amortigua **pérdida** de escamas se mantienen sus **funciones**: aposematismo, distracción, cripsis...
- Todo ello repercute en la *fitness* (eficacia biológica) de los individuos



RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES
FASE 1: ESTUDIO INTRAESPECÍFICO





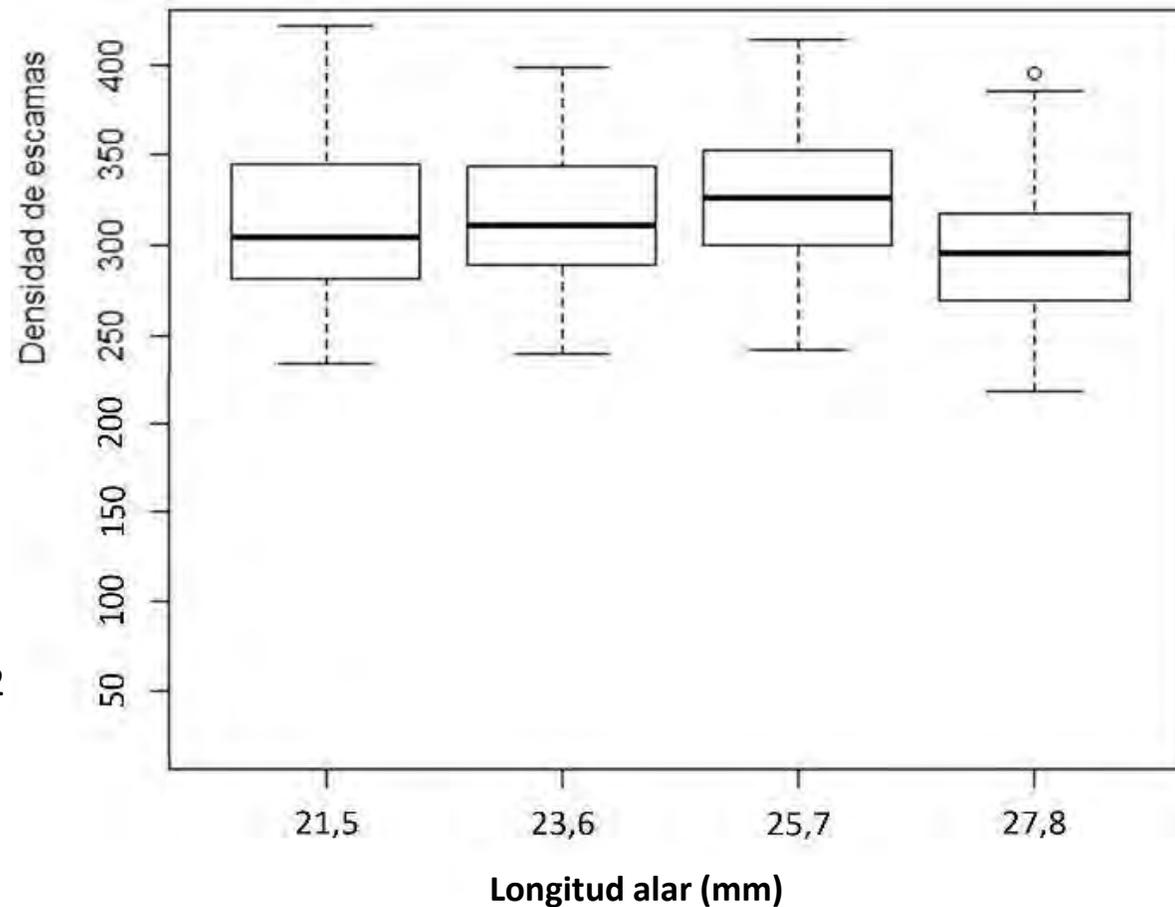
RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FASE 1: ESTUDIO INTRAESPECÍFICO

CONCLUSIONES

- Se rechaza la idea habitualmente aceptada de **uniformidad** en el recubrimiento de escamas
- La distribución de la densidad es **heterogénea**: varía con sectores, caras y lados
- **Alas anteriores** y **posteriores** tienen una densidad media similar pero patrones distintos
- La varianza residual es alta ➡ otros factores están operando

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FASE 1: ESTUDIO INTRAESPECÍFICO

- El único factor que **no influye** en la densidad: **LONGITUD ALAR**

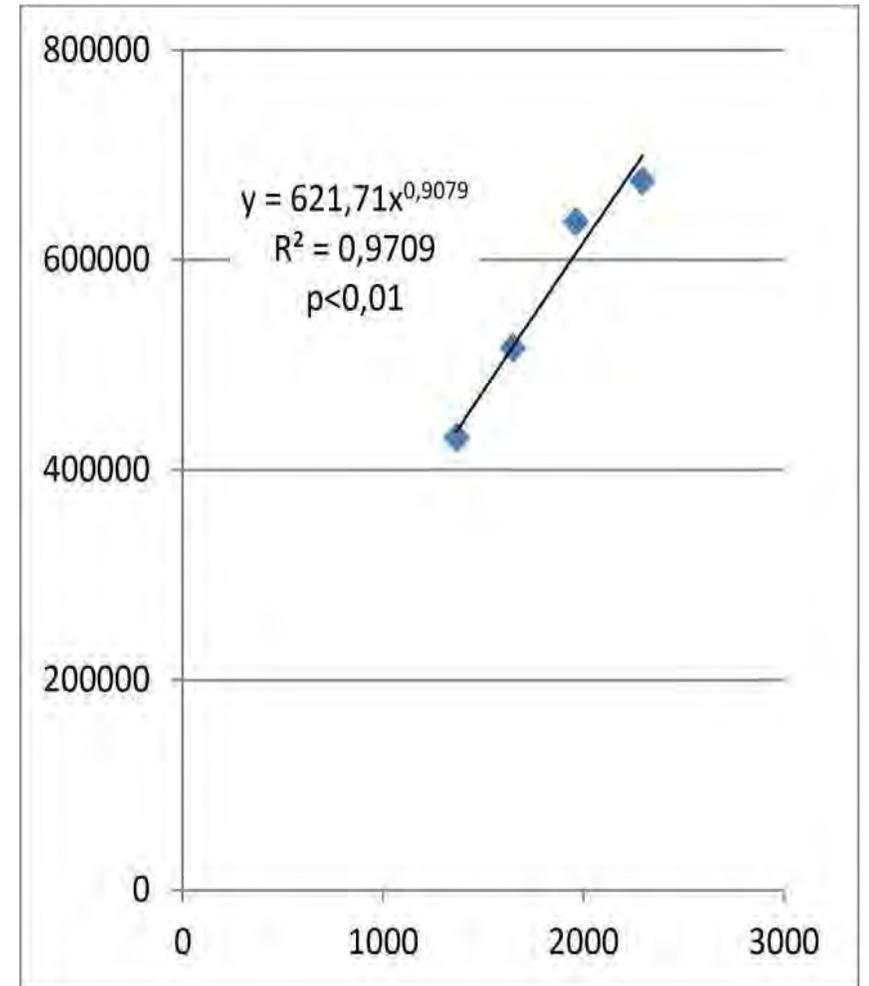


- **D = 319** escamas mm^{-2}

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES
FASE 1: ESTUDIO INTRAESPECÍFICO

• ¿CUÁNTAS ESCAMAS TIENE *COLIAS CROCEA*?

- Aproximación al número **total**
(limitación de 4 ejemplares)
- Margen variación = 430.000 a 675.000
- Longitud media = 23,7 mm
- **Media** característica de la **especie: 520.000**



- ¿CUÁNTAS ESCAMAS PUEDE TENER UNA MARIPOSA?

- Extrapolando, la especie de mayor superficie:
- *Attacus atlas* = 100.000 mm² (2 caras)
- **25 Millones**
- Orientativo, muy superior a 1,5 M (*Morpho*)



- **Mariposas grandes no tienen escamas más grandes, sino MÁS ESCAMAS**

FASE 2

METODOLOGÍA

- Analizar **especies diferentes**
- 7 subfamilias, 14 géneros y 27 especies
- En total: 135 ejemplares
- Escamas solo de la celda **discal**

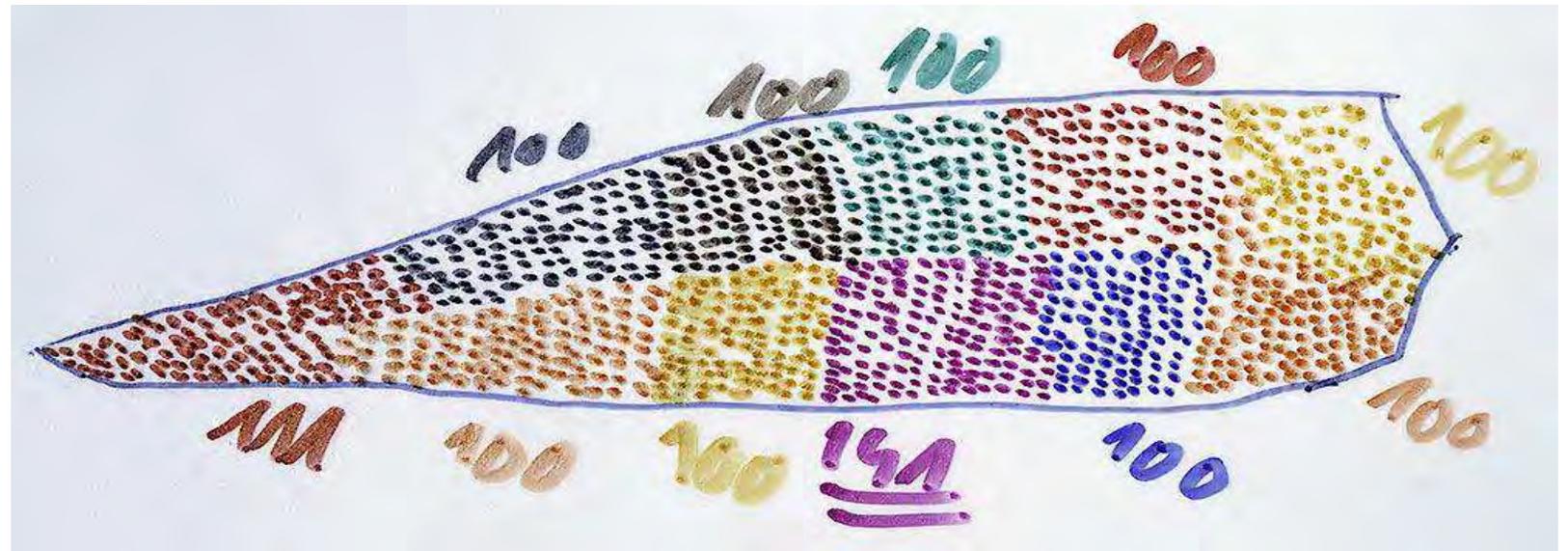


PROCEDIMIENTO:

- Ala:
 - anterior
 - derecha
 - dorsal
- Fotos macro
- Ampliadas a 20x30 cm



- Papel transparente sobre la foto y punteado
- Grupos de 100 escamas en colores
- Recuento **completo** del número de escamas de la celda discal



ANÁLISIS ESTADÍSTICO

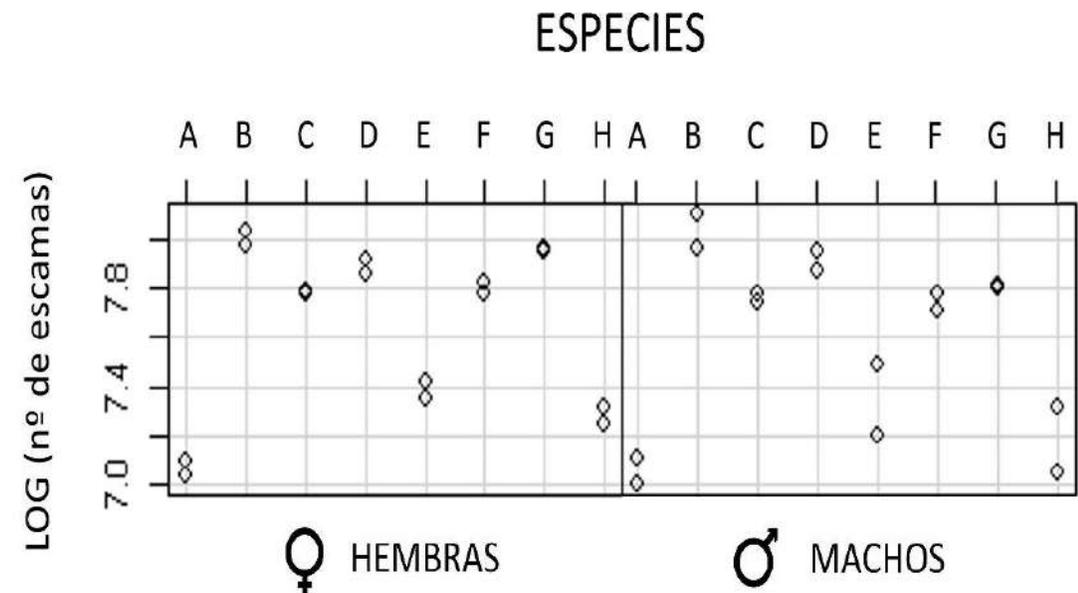
- Relaciones alométricas entre Longitud y Número de escamas
- Otras fuentes de variabilidad evaluadas mediante análisis de la covarianza (*Ancova*)
 - Variable dependiente: Número de escamas (transformación logarítmica)
 - Variable independiente continua: Longitud (transformación logarítmica)
 - Variables independientes: sexo y taxón

- Se utilizaron 3 variables independientes sucesivamente:
 - a) especie b) género c) subfamilia
- Y para cada subfamilia, un *ancova* con las mismas variables dependientes e independiente continua y con la especie como independiente categórica



RESULTADOS

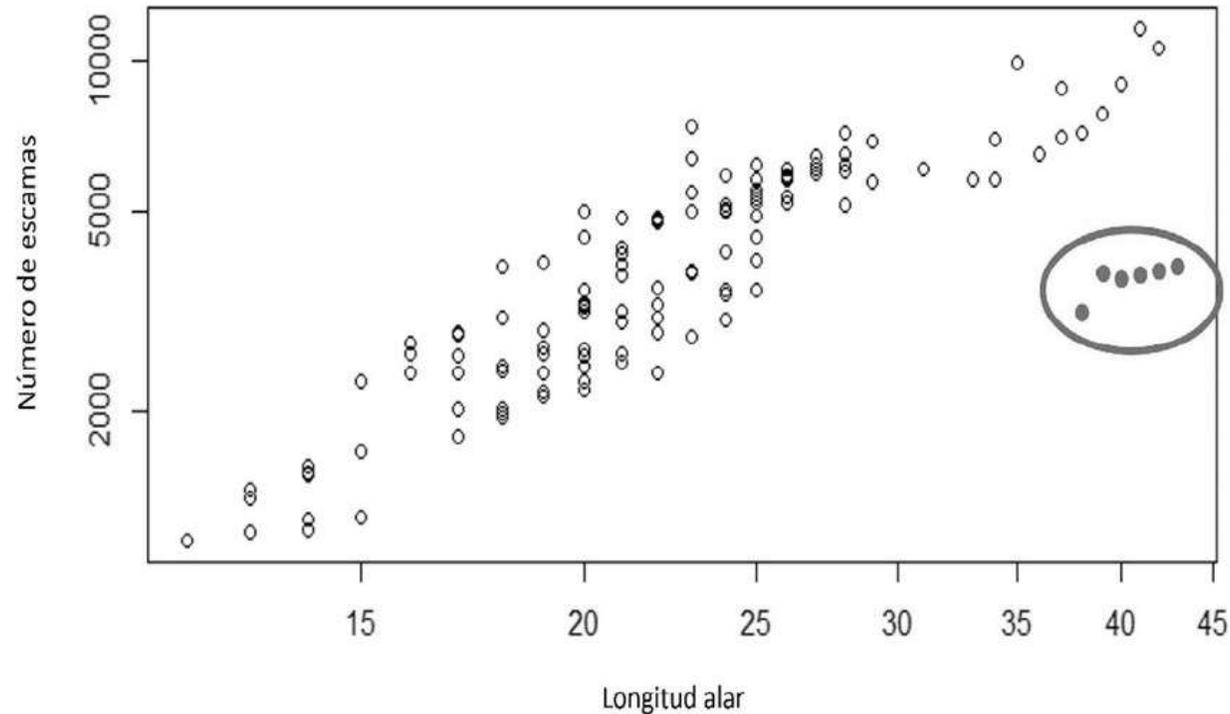
- El sexo no afecta al número de escamas ni aisladamente ni en interacción con los demás factores
- No hay, por lo tanto, dimorfismo sexual respecto a este carácter (las hembras tienen más escamas pero no por ser hembras, sino por ser mayores)



RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FASE 2: ESTUDIO INTERESPECÍFICO

- Longitud y Número de escamas (en logaritmos) están correlacionados positivamente considerando **todos** los ejemplares en conjunto, y también desglosados por **especie, género y subfamilia**



- **Longitud (superficie)**: valor predictivo del número de escamas (explica más del 60% de la varianza siempre)
- Pero **especie, género y subfamilia** influyen significativamente → aspectos **filogenéticos** implicados

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FASE 2: ESTUDIO INTERESPECÍFICO

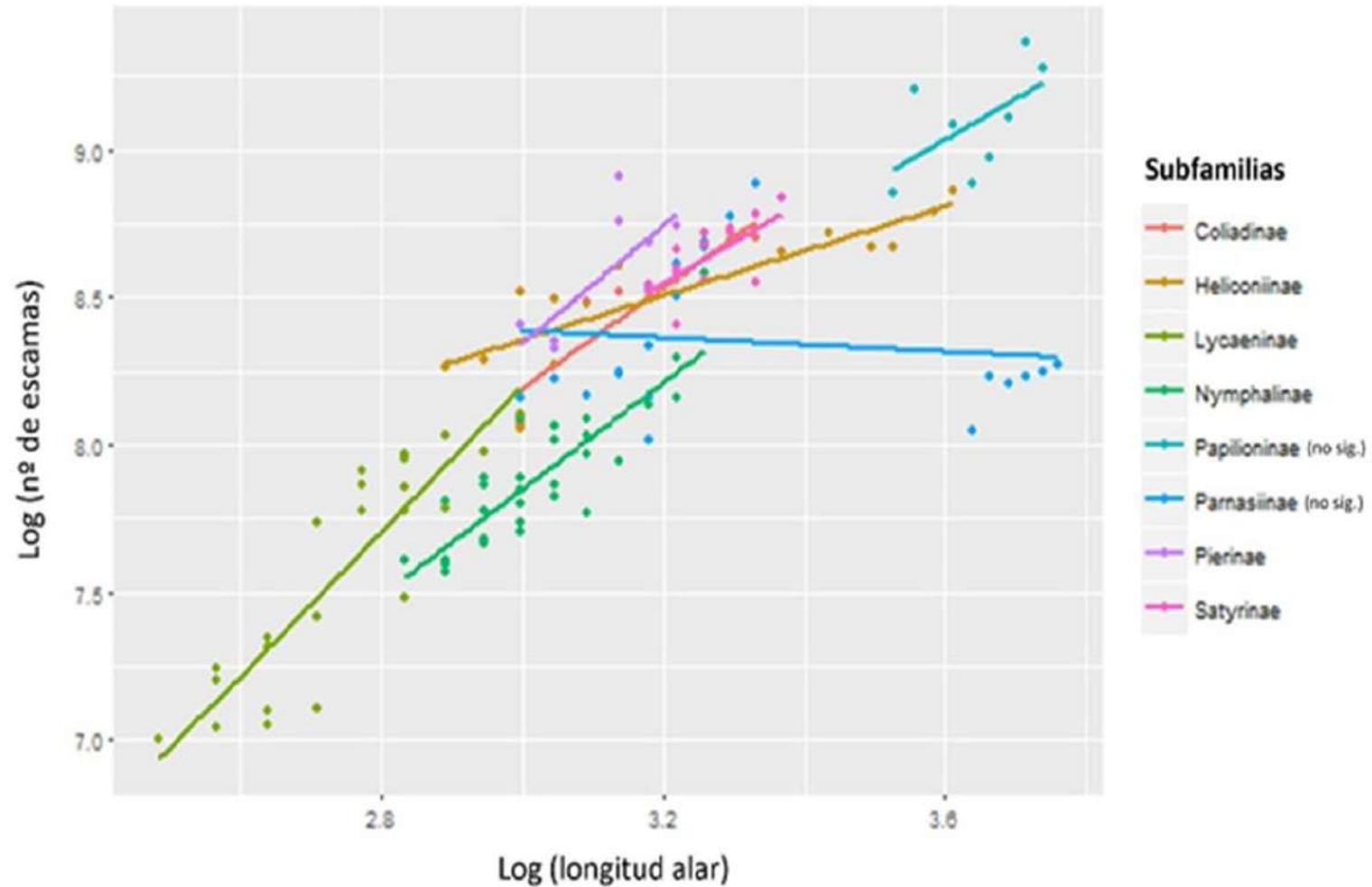
- La pendiente de la regresión entre Longitud y Número (en logaritmos) varía significativamente **entre subfamilias**
- Pero es **homogénea** para todas las especies de **cada subfamilia** (con excepciones)

Es decir:

- Cada subfamilia tiene un **patrón común** de incremento del número de escamas con la longitud alar
- Este patrón difiere entre subfamilias

FACTORES FIJOS (variables independientes)	% DE LA VARIANZA	p
LONGITUD ALAR	65.79%	< 0.001
SUBFAMILIA	17.71%	< 0.001
LONGITUD ALAR X SUBFAMILIA	7.88%	< 0.001
ERROR (varianza residual)	8.62%	-

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FASE 2: ESTUDIO INTERESPECÍFICO



RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FASE 2: ESTUDIO INTERESPECÍFICO

Pendiente de las rectas (coeficiente de alometría)

- Indica la tasa de aumento del número de escamas con la longitud alar
- Tasa de aumento consistente:
 - 3 subfamilias (Nym, Pie y Lyc):
aumento muy rápido (pendiente > 2: alometría positiva)
 - 2 subfamilias (Helic y Sat):
aumento lento (pendiente < 2: alometría negativa)
- Además:
 - Las 3 subfamilias tasa elevada son las pequeñas
 - Las 2 subfamilias de tasa reducida son grandes

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.	-

Los resultados son congruentes con:

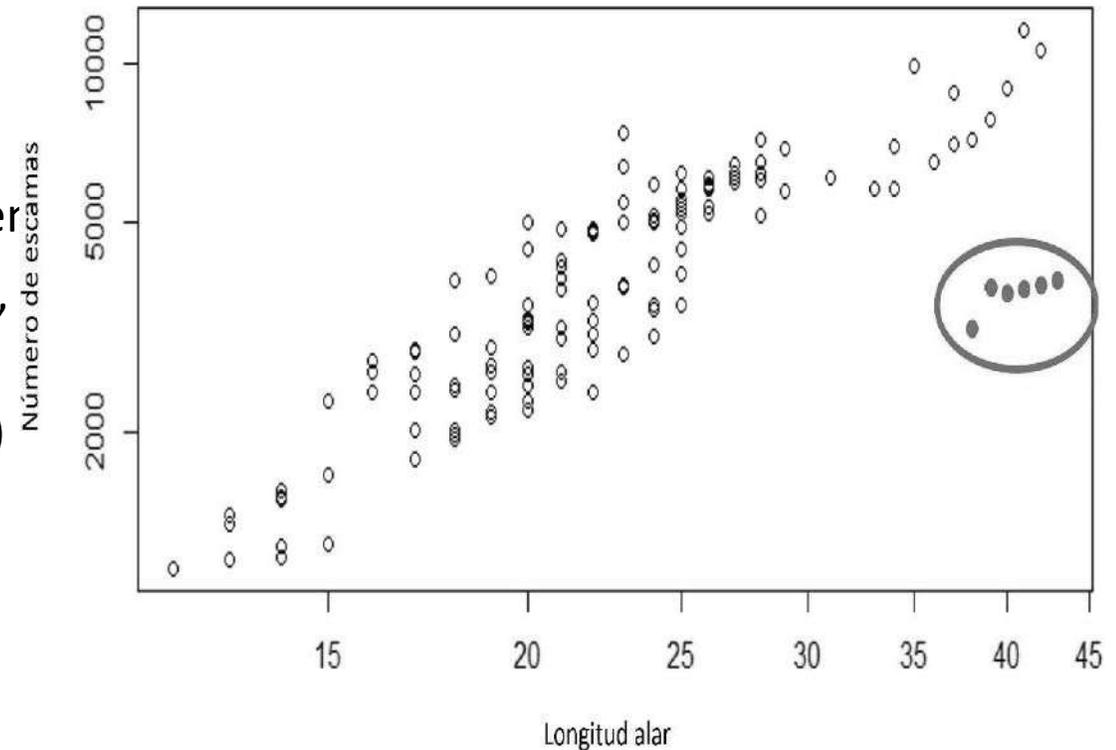
- **Evolución:** subfamilias son líneas monofiléticas
- **Filogenia:** la diferenciación (coeficientes alométricos) se aprecia entre subfamilias pero no entre unidades más próximas (especie y género)
- **Genética:** existe un componente específico (genético) que contribuye a determinar el número de escamas

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FASE 2: ESTUDIO INTERESPECÍFICO

EXCEPCIONES:

- Hay 2 subfamilias (Pap y Par) sin correlación significativa entre Longitud y Número
- Ambas son las de mayor tamaño
- PAPILIONINAE: solo una especie (*P. machaon*);
la correlación no es significativa, pero la pendiente se aproximaría a la de las subfamilias “grandes”
- PARNASIINAE: dos especies (*P. apollo* y *Z. rumina*)
con patrones muy distintos



RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FASE 2: ESTUDIO INTERESPECÍFICO

- *P. apollo* y *Z. rumina* tienen correlación significativa por separado
- *P. apollo* es muy grande ($L_{\text{media}} = 41 \text{ mm}$) → pendiente “baja”
- *Z. rumina* es pequeña ($L_{\text{media}} = 24 \text{ mm}$) → pendiente “alta”
- Se comportan como si pertenecieran a subfamilias distintas
- Numerosos autores las consideran subfamilias por
 - Caracteres no exhaustivos
 - Caracteres no exclusivos
 - Grupo polifilético
- Interesante argumentación a favor de asignarles categoría de subfamilia

PATRONES MUY CONSISTENTES

- Tasa de aumento de escamas común en todas las especies de cada subfamilia
- Dos tipos de pendientes en las subfamilias:
 - 3 subfamilias “pequeñas”  alometría positiva: pendientes 2,38 – 2,45
 - 2 subfamilias “grandes”  alometría negativa: pendientes 1,37 – 1,39
- Sugiere relación **filogenética**, importancia **evolutiva** y papel **funcional** del número de escamas

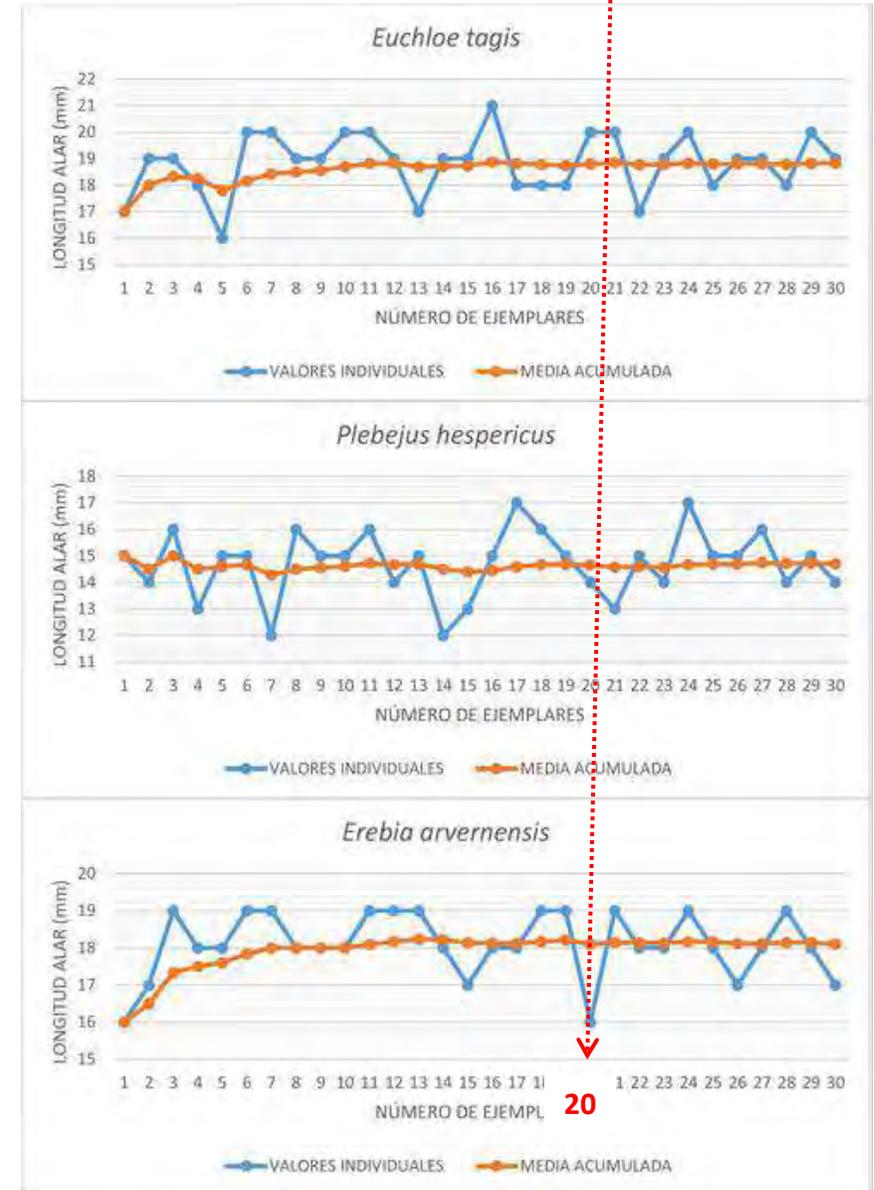
INTERPRETACIONES:

- 1- Para reproducir **diseños** las especies **pequeñas** necesitan **mayor densidad** por tener menor superficie. Densidad: análoga a **resolución** en píxeles.
- 2- Función aerodinámica de ayuda al **vuelo**:
 - Vuelo **planeado**: propio de especies **grandes** (necesitan **menos** escamas)
 - Vuelo **batido** y **vibrado**: necesitan **mayor** número para ayudar a sustentación (crece rápido)
- 3- **Depredación** de las arañas (importante en lepidópteros):
 - Las mariposas **grandes** se pueden librar de la telaraña con su mayor fuerza
 - Las **pequeñas** necesitan **más** escamas para que se desprendan enganchadas en los hilos de seda y poder así zafarse.

FASE 3

METODOLOGÍA

- Determinar el **tamaño medio** del máximo número de especies del Paleártico occidental
- Para determinar el tamaño de 1 especie ¿cuántos ejemplares hay que medir?



FUENTES DE INFORMACIÓN:

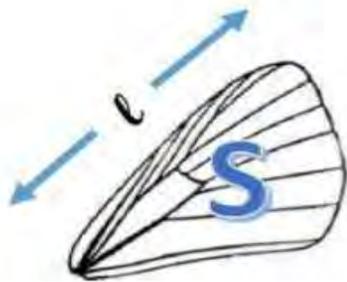
- 1- Colección particular y de 5 museos
(263 especies x 20 = 5260 ejemplares)
- 2- Fauna ibérica
- 3- Colección privada externa (J. Ylla)
- Media ponderada: **x2, x2, x1**
- Valores muy robustos

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

LONGITUD ALAR:

- Muy relacionada con la **superficie**
- Forma triangular

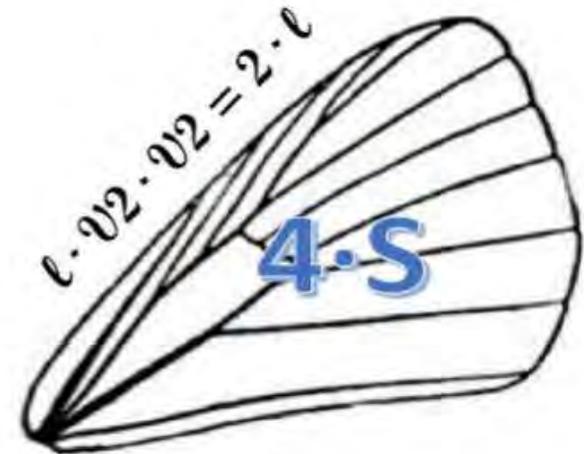
$$L \times \sqrt{2} \Rightarrow 2 \cdot S$$



$$L \times \sqrt{2} \times \sqrt{2} \Rightarrow 2 \times 2 \times S$$



$$L \times 2 \Rightarrow 4 \cdot S$$

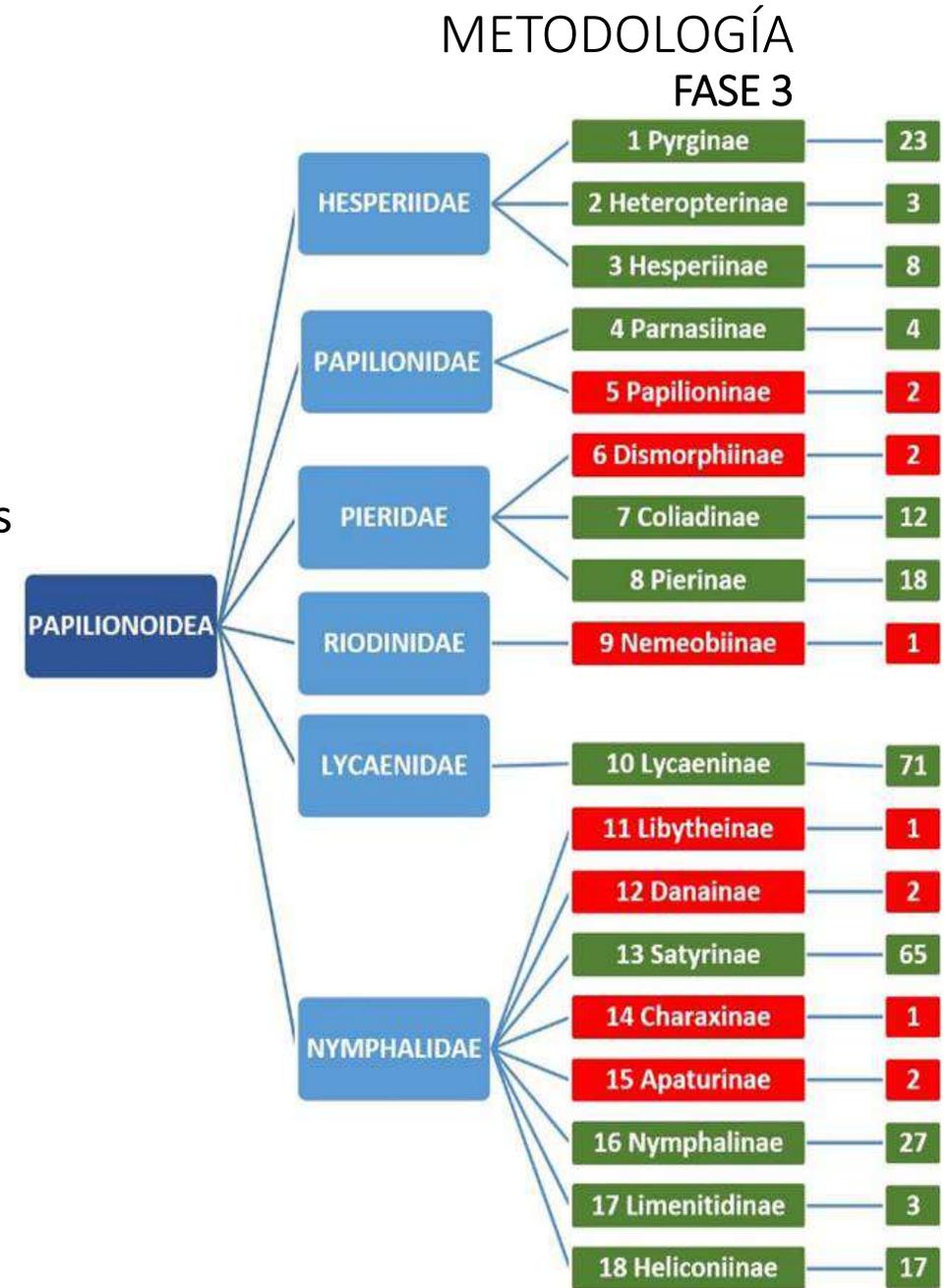


ANÁLISIS DE DATOS

- Por **separado** cada subfamilia (líneas **monofiléticas**)
- De las 18, se ha trabajado con las 11 de 3 o más especies
- 252 especies (de las 263)

TRES APROXIMACIONES:

- A. GRUPOS ENLAZADOS POR v2
- B. MODELO MATEMÁTICO
- C. COMBINAR A y B



A. GRUPOS ENLAZADOS POR $\sqrt{2}$

- 1º FORMAR LOS GRUPOS:

IDENTIFICAR LAS ESPECIES DE “IGUAL” tamaño

1. **Ordenación** de menor a mayor
2. Grupos de especies < 1%
3. Cuando 2 especies sucesivas superan 1%  salto
4. Longitud **media** de cada grupo

4 - PARNASIINAE		
Nº Especies	Nº Enlazadas	
4	4	
Zerynthia rumina	23.4	23.40
Parnassius mnemosyne	27.9	27.90
Zerynthia cerisy	33.3	33.30
Parnassius apollo	39.4	39.40

7 - COLIADINAE		
Nº Especies	Nº Enlazadas	
12	8	
Colias hecla	22.6	23.12
Colias chrysotheme	22.8	
Colias nastes	23.1	
Colias myrmidone	23.2	
Colias phicomone	23.2	
Colias crocea	23.5	
Colias erate	23.5	
Colias alfacariensis	25.1	
Gonepteryx rhamni	29.3	29.33
Gonepteryx cleopatra	29.4	
Gonepteryx farinosa	31.0	31.00
Catopsilia florella	32.2	32.20

METODOLOGÍA FASE 3

- 2º DETECTAR GRUPOS RELACIONADOS POR $\sqrt{2}$
 1. $L_{media} \times \sqrt{2} = L_{media}$ siguiente grupo (1% + 0,1 mm)
 2. Grupos **enlazados** = “linaje”
 3. Varios linajes en una subfamilia

- 3º COMPROBAR HIPÓTESIS CON LYCAENINAE Y SATYRINAE

(mayor número de especies): mismo procedimiento de enlaces, pero multiplicando con valores distintos a $\sqrt{2}$

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

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

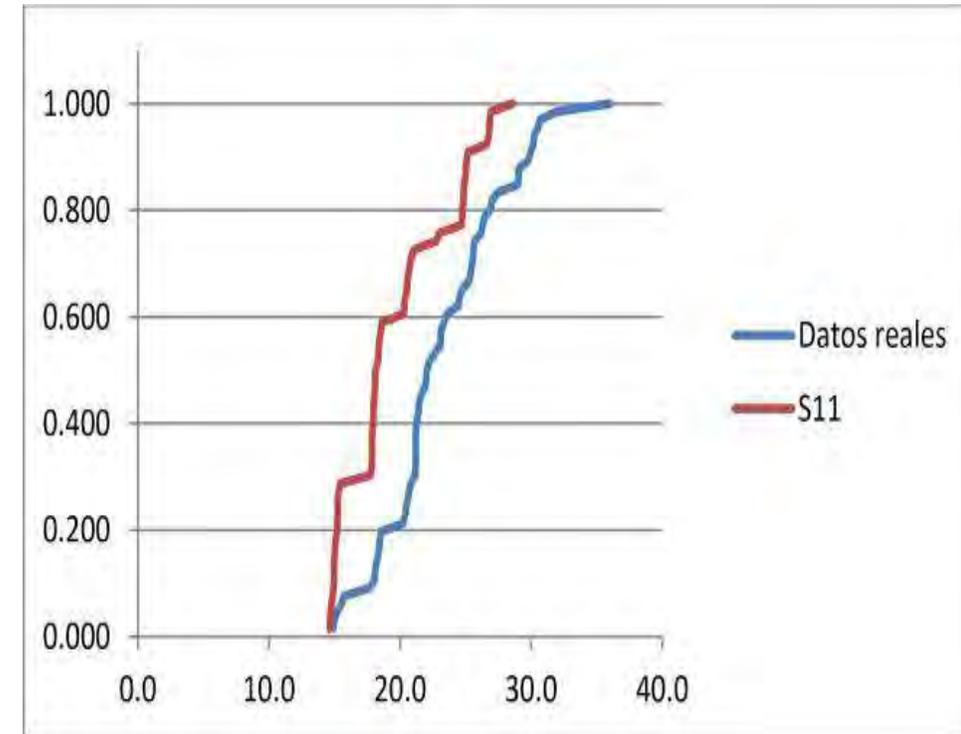
B. MODELO MATEMÁTICO

(diseñado por Josep Maria Oller)

- Basado en el tamaño alar (longitud)
- Simula cambios de longitud alar a lo largo de la evolución
- En cada suceso de especiación puede ocurrir:
 - que la nueva especie mantenga el tamaño de la original
 - que lo disminuya o aumente levemente
 - que lo duplique

Procedimiento:

- El usuario define los parámetros: crecimiento, tamaño inicial, frecuencia de duplicación, etc.
- Después de un número grande de iteraciones se obtiene una distribución de longitudes alares que se comparan con los datos empíricos



C. COMBINAR AMBAS APROXIMACIONES

- A- grupos enlazados por $\sqrt{2}$
- B- modelo matemático

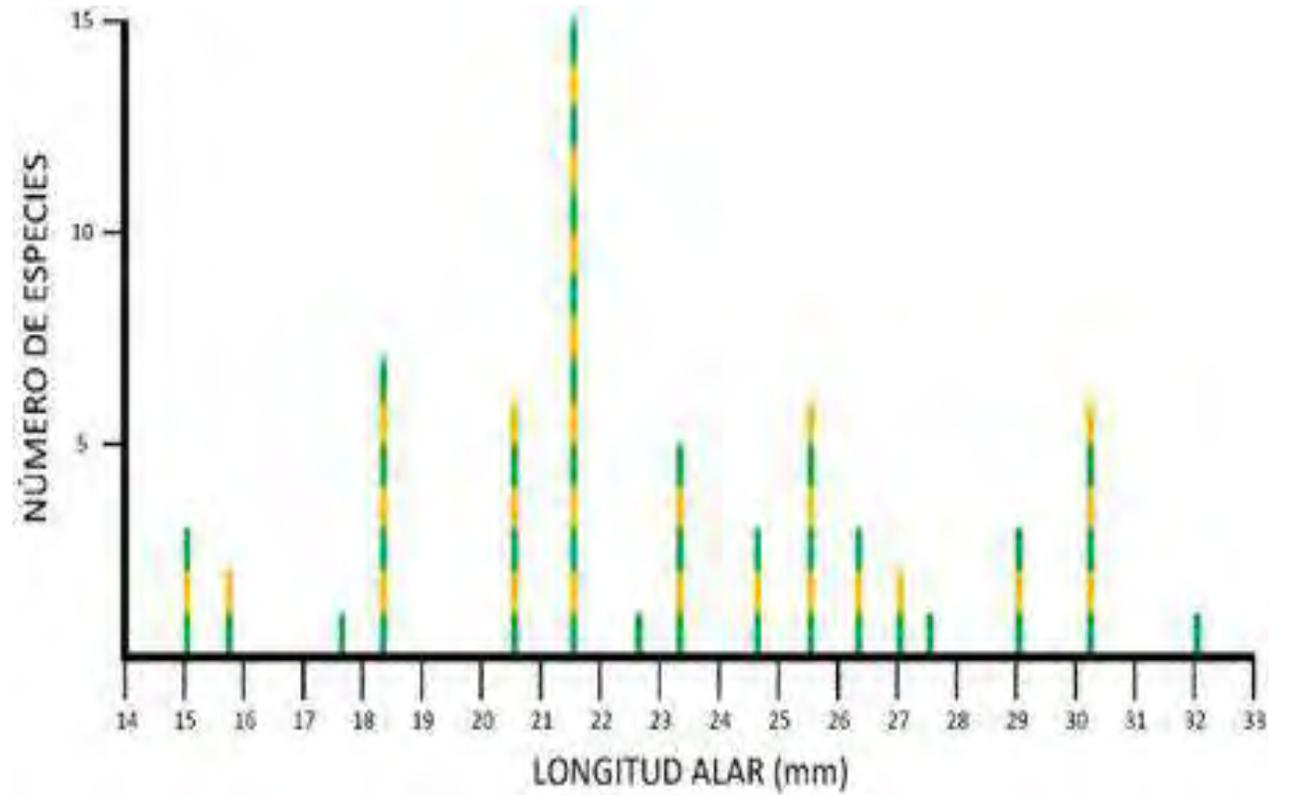
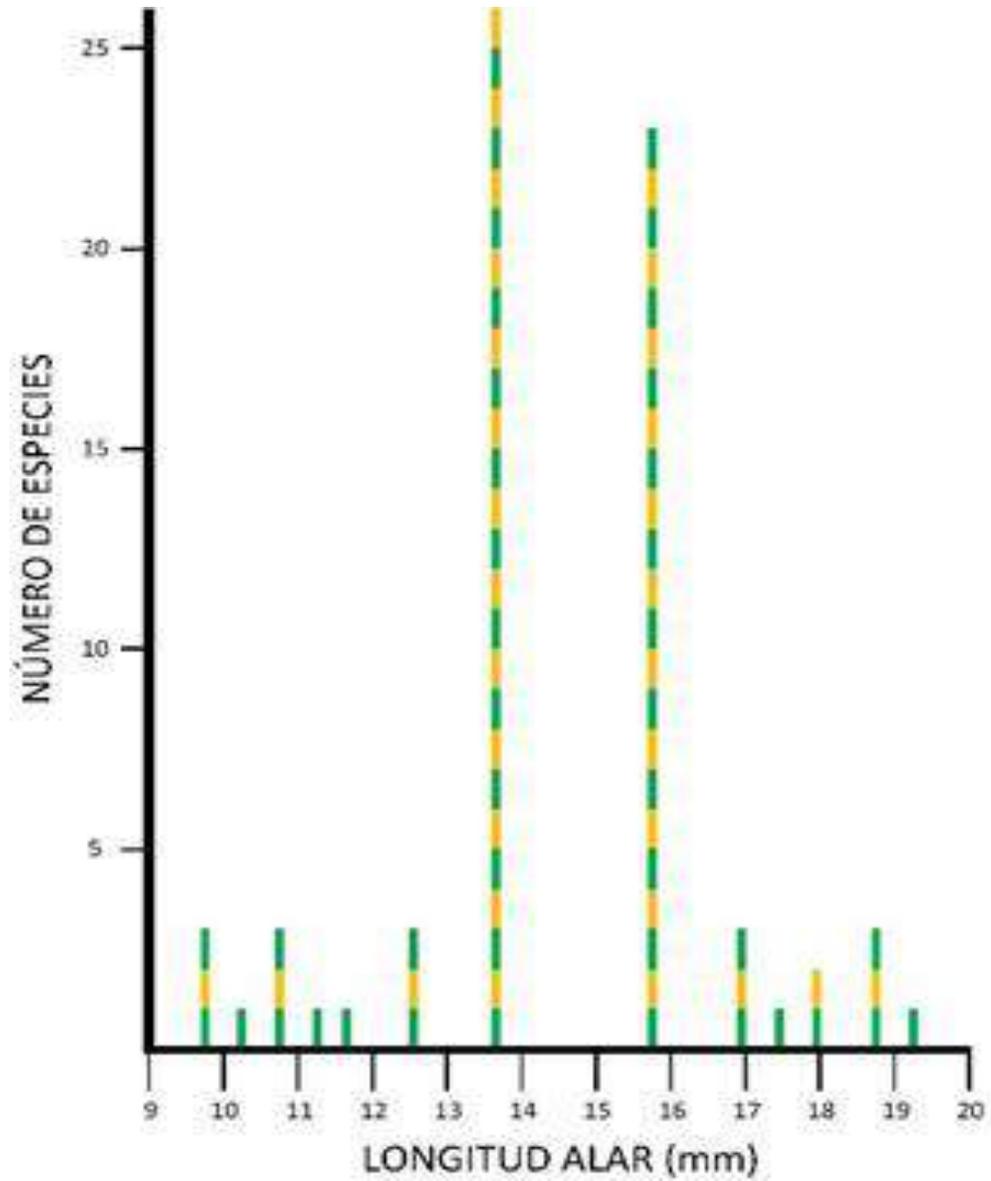
Con el modelo se generaron series de longitudes alares para Lyc y Sat con 2 hipótesis:

- **Con** probabilidad de duplicación
- **Sin** probabilidad de duplicación
- A ambas series se aplicó la técnica de identificación de grupos enlazados por $\sqrt{2}$
- Se comprobó cual se acercaba más a los datos empíricos

RESULTADOS

- De la base de datos y los análisis  compatibilidad con la hipótesis de **duplicación de la superficie alar** como mecanismo de **especiación**.
- Evidencias que lo apoyan
 1. **AGREGACIÓN**
 - **69 %** de especies forman **grupos** de 2 o más especies del mismo tamaño
 - Sugiere fenómenos **discontinuos** en la evolución del tamaño alar

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES FASE 3: DUPLICACIÓN CELULAR



RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

FASE 3: DUPLICACIÓN CELULAR

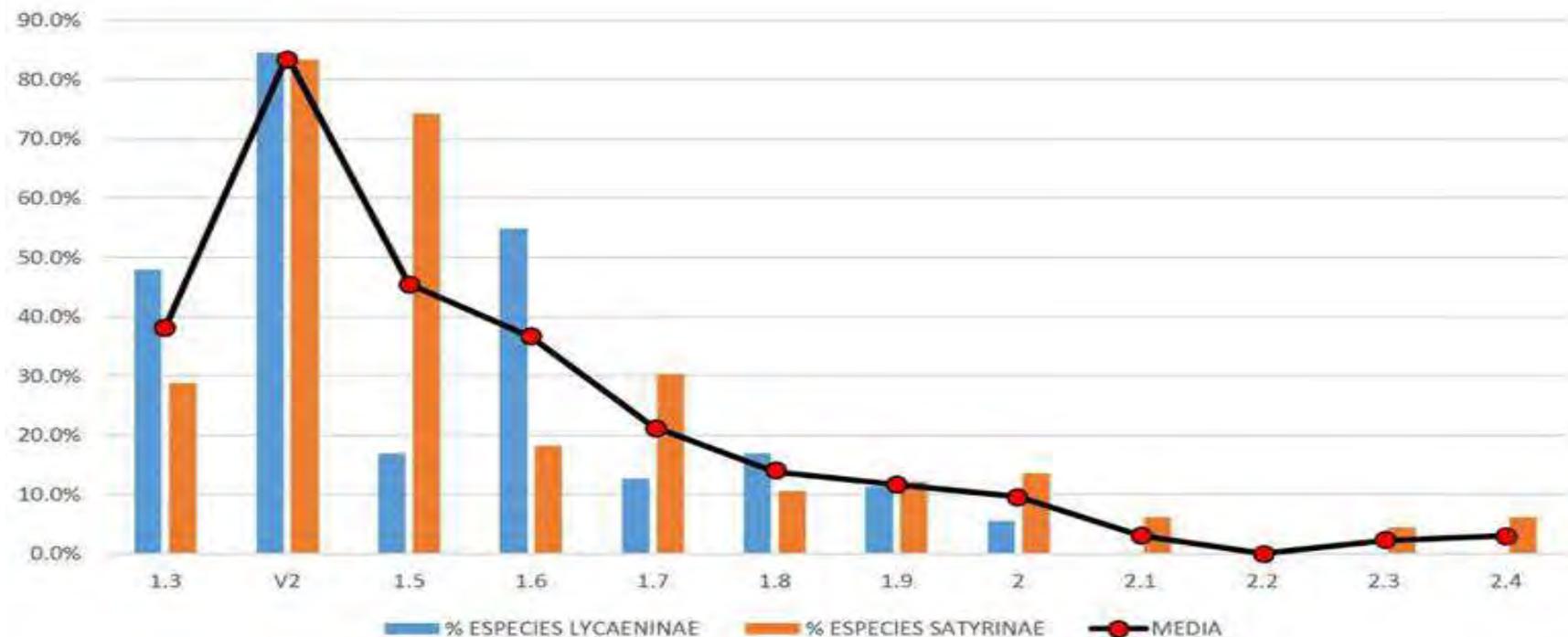
2. LINAJES

- La mayoría de grupos están enlazados por razón V2, a veces con gran exactitud
- El **70% de especies** están en estos grupos **enlazados**
- En las 2 mayoritarias (Lyc y Sat)
 - > **80%** y muy similares

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

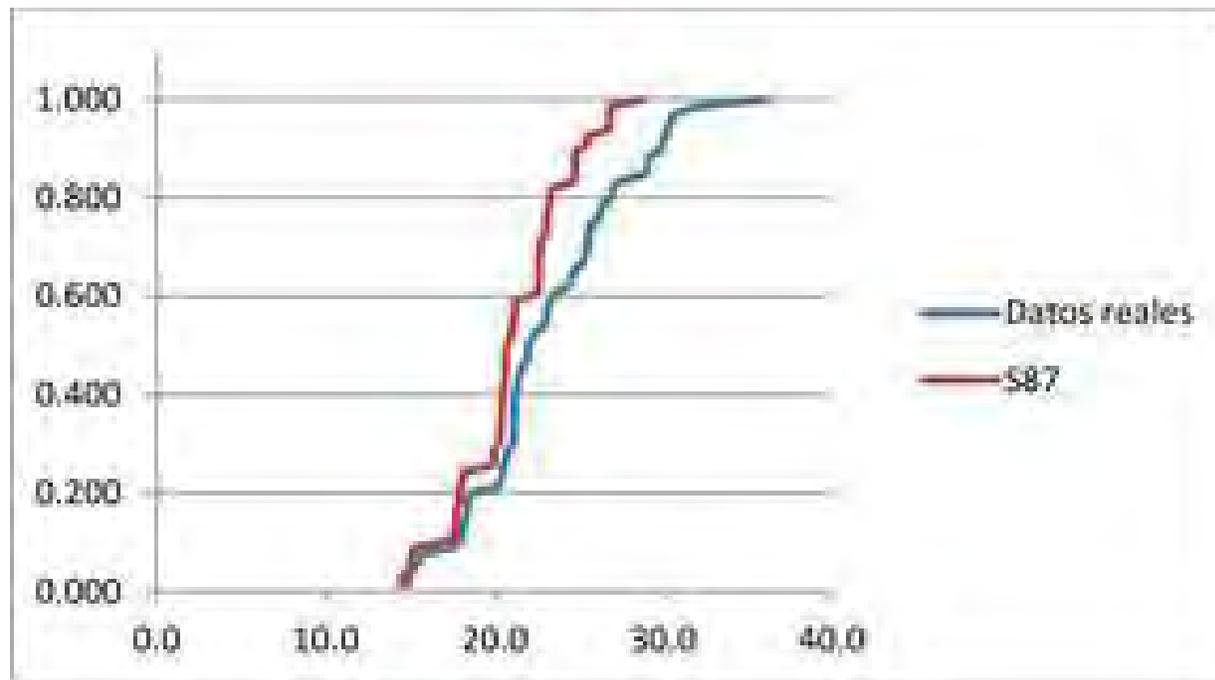
3. ENLACES QUE NO SON AL AZAR

- Con las 2 más numerosas (Lyc y Sat): mismo método de enlazar grupos con otras proporciones distintas a $\sqrt{2}$, incluyendo muchas menos especies
- Evolución **discontinua** es más probable por **duplicación** que por cualquier otro mecanismo



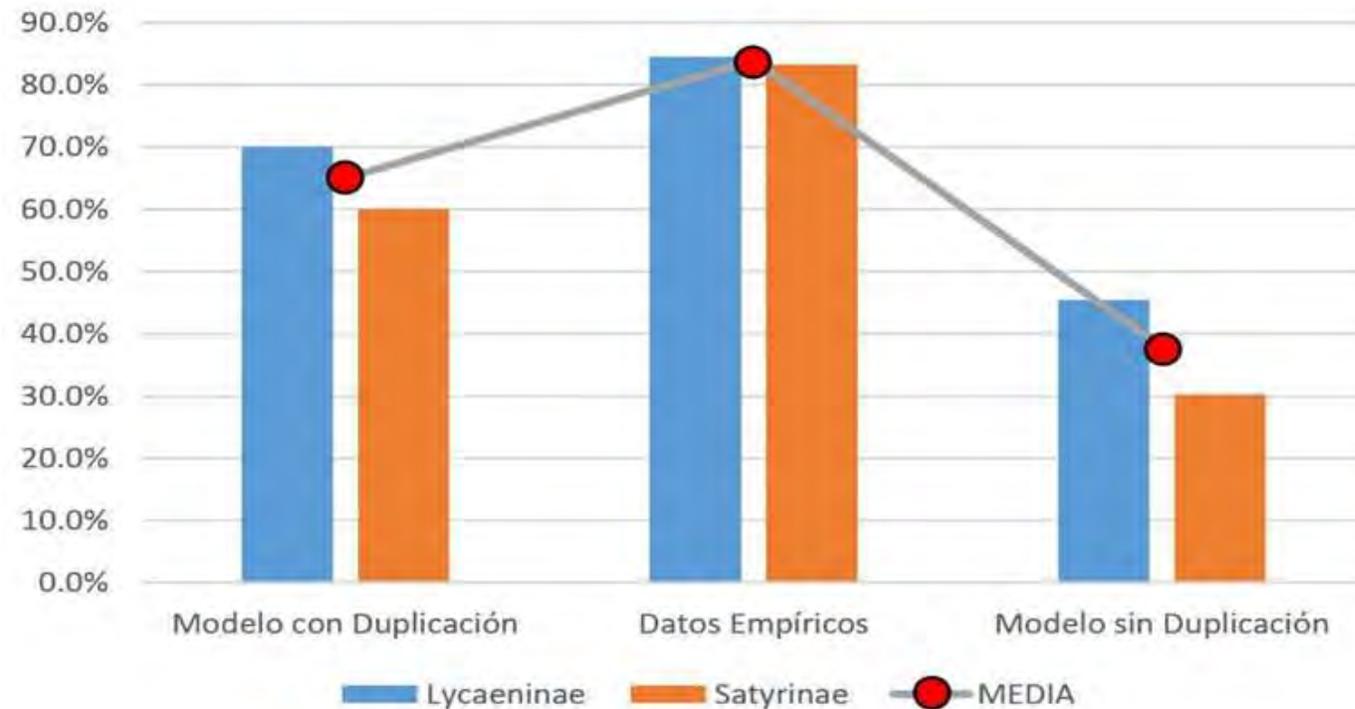
4. MODELO MATEMÁTICO

- La simulación de evolución del tamaño se ajusta mucho mejor cuando se introduce cierta probabilidad de **duplicación** que cuando no



5. GENERACIÓN DE DISTRIBUCIONES

- El modelo produce mayor número de linajes y de especies enlazadas (y más próximo al real) cuando las distribuciones se han generado con una probabilidad de duplicación no nula



CONSIDERACIONES:

1. **Tamaño alar:** máxima importancia en la *fitness* → evolución
2. Un solo **gen** puede producir una mutación que **duplique** el número de células del ala, **manteniendo** la estructura de cada sector, haciendo **viable** el conjunto
3. **Duplicar tamaño:**
 - Cambio de la relación **superficie alar / peso**
 - Acceso a recursos **alimenticios**
 - Huida de **depredadores**
 - Dispersión **geográfica**
 - Barrera de **reproducción** pre-zigótica: hembra decide aceptación

CONFIRMACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE DUPLICACIÓN CELULAR:

1. Los datos y análisis son **compatibles** con la hipótesis (pruebas indirectas)
2. **Número de escamas** depende de la longitud alar
3. El **tamaño** es una **medida indirecta** del número de escamas
4. La duplicación de la **superficie** alar implica la **duplicación celular**
5. Se produce una especie **nueva de mayor tamaño (doble superficie): fenómeno de MACROEVOLUCIÓN**
6. A partir del nuevo **tamaño**, se puede producir otras especies (**diversificación**) por otros mecanismos de evolución gradual (cambio progresivo) que apenas modifiquen el tamaño, formando un **grupo** de especies: **MICROEVOLUCIÓN**.

RESULTADOS, DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES
FASE 3: DUPLICACIÓN CELULAR



Hipótesis de MACROEVOLUCIÓN

- La **evolución** sería la superposición de un modelo **discontinuo** (macroevolución) con un modelo **continuo** (microevolución)
- Estos fenómenos **discontinuos** de **duplicación** que proponemos con nuestra hipótesis en la evolución de un carácter **continuo** (tamaño alar) son un planteamiento novedoso que sugiere nuevas estrategias para entender mejor la **evolución de los lepidópteros...** y porque no, de otros insectos y artrópodos.



ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE LOS PAPILIONOIDEA DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL



ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE LOS PAPILIONOIDEA DEL PALEÁRTICO OCCIDENTAL

(Hexapoda: Lepidoptera)



ALBERT MASÓ

2017



ALBERT MASÓ PLANAS

Tesis doctoral, Barcelona, 2017