

TAXONOMÍA E HISTORIA NATURAL DE LAS MARIPOSAS TRONADORAS *HAMADRYAS* SPP. (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE)

Luis Ricardo Murillo-Hiller
Universidad de Costa Rica

Jim Córdoba-Alfaro
Universidad Nacional de Costa Rica

Recibido: agosto 22, 2012

Aceptado: abril 1, 2013

Pág. 61-66

Resumen

Se realizó una revisión del género *Hamadryas* Hübner (1806) tomando en consideración principalmente su historia taxonómica y en función de los aspectos morfológicos, etológicos, ecológicos y filogenéticos.

Palabras y frases claves: biblidinae, taxonomía, *Ageronia*, *Ectima*, *Panacea*, melanismo industrial, cripsis.

Abstract

A revision of the *Hamadryas* Hübner (1806) genus was conducted by mainly considering its taxonomic history as a function of the morphological, ethological, ecological, and phylogenetic aspects.

Keywords: biblidinae, taxonomy, *Ageronia*, *Ectima*, *Panacea*, industrial melanism, crypsis.

El género *Hamadryas* Hübner (1806), como es conocido en este momento, comprende un grupo de 20 especies de mariposas neotropicales [13]. Todas ellas presentan alas anteriores y posteriores con márgenes relativamente redondeados y su tamaño varía entre los 40 mm. de envergadura en *H. chloe* hasta los 80 mm. en *H. guatemalena* [26].

Linnaeus describió por primera vez a *Papilio feronia* en 1758 y a *Papilio amphinome* en 1767; estas fueron las dos primeras especies descritas de lo que ahora es *Hamadryas* y fueron producto de las primeras recolectas exploratorias realizadas en América tropical. Posteriormente, en 1775 Cramer describió a *Papilio arethusa* y a *Papilio laodamia* en 1777. Stoll en 1787 describió a *Papilio chloe* y con las especies conocidas hasta ese momento Hübner (1806) describe el nuevo género *Hamadryas* donde incluyó las especies *feronia*, *guatemalena*, *iphthime*, *epinome*, *foranax*, *amphinome*, *belladona*, *arinome*, *alicia* y *rosandra*. Posteriormente, en 1819 Hübner describe un nuevo género: *Ageronia* en él que incluye a las especies *februa*, *amphichloe*, *glauconome*, *honorina*, *atlantis*, *chloe* y *albicornis*. En 1833 Lacordaire describe *Peridromia* como nuevo género y en el incluye las especies *laodamia*, *arete* y *velutina*. El primer trabajo con características de revisión taxonómica lo escribieron [9, 7]. Ellos acomodaron todas las especies dentro de

dos géneros: *Ageronia* (Hübner (1819) y *Peridromia*. La primera revisión completa del género la realizó [22]. A partir de esto no se vuelve a revisar sino hasta que [5] lo retoma y trata a todas las especies dentro del género *Hamadryas* y las divide en tres grupos de especies: el grupo de especies “februa” (= subgénero *Ageronia*), el grupo “feronia” (= subgénero *Hamadryas*) y el grupo “laodamia” (= subgénero *Peridromia*). En su trabajo el menciona que las especies *H. alicia* y *H. rosandra* posiblemente representen otro grupo de especies intermedio entre los grupos februa y feronia.

Algunos autores han propuesto que *Hamadryas* debería pertenecer a una familia propia (Ageronidae), otros han sugerido tribu, género y hasta un subgénero. Las afinidades taxonómicas del grupo han sido controversiales [12, 14] proponen que *Ageronia* está muy relacionada al género *Pandora* y que *Peridromia* a los géneros *Symphaedra* y *Romaleosoma*. *Hamadryas* está actualmente incluido en la familia Nymphalidae y según [9] en la subfamilia Limenitidinae y en la tribu Ageroniini. Según [24], *Hamadryas* está dentro de la subfamilia Biblidinae, en la tribu Biblidini y en la subtribu Ageroniina, la que comparte con los géneros *Batesia*, *Panacea* y *Ectima*. La estrecha relación entre estos tres géneros esta también respaldada por los análisis de [4, 25, 13].

Por la coloración de las alas, las *Hamadryas* se pueden ordenar en dos grandes grupos básicos: las grises y de colores crípticos, y las negras con puntos azules y aposemáticas. Estos dos patrones básicos de coloración se encuentran bien representados en toda la distribución del género y están acompañados de otras diferencias que separan de igual manera a estos dos grupos. Entre las diferencias tenemos la presencia de un parche sexual dorsal en el margen costal de las alas posteriores, carácter descrito por [5] en las *Hamadryas* negras. Esta estructura implica el cambio de la forma del margen de esta ala de recto, en las especies con coloración críptica, a fuertemente curvo en las especies negras [11]. A esto también se le suma el cambio de la forma del margen distal de las alas anteriores, que en las especies crípticas es recto y en las especies negras es marcadamente cóncavo. Sin embargo, otros autores han separado a las especies, según otras diferencias encontradas en la venación, coloración y genitales masculinos, en tres grupos que incluso en algún momento se les trató de subgéneros [5]. Otros autores, como [23], interpretaron que las *Hamadryas* representaban en realidad dos géneros: *Ageronia* Hübner (1819) y *Peridromia* Lacordaire (1833) y que se diferencian por características de las patas anteriores y la venación de las alas anteriores. Existe, sin embargo, un carácter sinapomórfico (rami), exclusivo de los machos del género *Hamadryas*, que consiste de dos prolongaciones de aproximadamente dos o tres milímetros que salen del ángulo superior-posterior del octavo externito abdominal y que están dirigidos posteriormente [13, 27].

El comportamiento de las mariposas de este género también es muy característico. Ellas se posan en los troncos de los árboles con las alas abiertas contra la superficie y con la cabeza apuntando hacia abajo [21, 25]. Este es un comportamiento poco usual en mariposas diurnas, sin embargo, *Ectima*, que pertenece a la misma tribu, también lo presenta ([6, 1]).

Otro de los aspectos importantes del comportamiento de *Hamadryas* es su capacidad de producir sonidos que pueden ser escuchados por el ser humano [20, 27, 12, 18]. Este

sonido ha sido asociado por diferentes investigadores con funciones como la defensa [19, 8], territorialidad y cortejo [26].

Las mariposas del género *Hamadryas* se pueden encontrar en diferentes hábitats, desde el bosque tropical seco al nivel del mar (*H. guatemalena*) hasta los 2.000 m de altitud en las montañas de los Andes ecuatoriales. Algunas especies se pueden encontrar en más de un hábitat, desde el bosque pluvial basal hasta el bosque tropical seco (*H. amphinome*); sin embargo, otras son altamente dependientes de las características de un hábitat en particular, como por ejemplo *H. rosandra* que solo se puede encontrar en bosque denso siempre verde entre los 0 y los 100 m.s.n.m. en el centro de la cuenca amazónica [5, 16].

Las mariposas del género *Hamadryas* presentan una coloración que las hace crípticas con la corteza de los árboles [5], especialmente en corteza gris y marrón que esté cubierta con líquenes [12].

Cripsis es un fenómeno en el que un organismo se protege de sus depredadores al ser difícil de distinguir del entorno que lo rodea [28]. Este fenómeno ha sido generalmente aceptado en el orden Lepidoptera desde que se realizaron los primeros estudios con el caso del melanismo industrial en la polilla *Biston betularia* (L.). Sin embargo, aún es controversial porque: a) la mayoría de los datos son experimentales, b) la historia natural de esta especie es poco conocida y c) la interpretación taxonómica de la especie aún es incierta [6, 14, 15, 2, 17, 16]. Utilizar otras especies de mariposa que presenten el potencial de brindar evidencia, ya sea a favor o en contra de este fenómeno, es importante pues los resultados que se obtengan pueden mejorar nuestro entendimiento de mecanismos evolutivos tan importantes como lo es la selección natural.

Los estudios de campo y análisis filogenéticos de *Hamadryas*, *Batesia*, *Panacea*, *Ectima* y otros géneros relacionados son el próximo paso para comprender la evolución y la diversificación de la tribu Biblidini [10, 4]. Diferentes especies de mariposas se posan en diferentes lugares, posiblemente dependiendo de su habilidad de camuflarse con el tronco [12, 10, 6].

Se ha reportado que las mariposas del género *Hamadryas* son muy apropiadas para realizar estudios de melanismo industrial porque: a) descansan en superficies expuestas y son lo suficientemente grandes como para observarlas a distancia [5, 26, 17], b) su comportamiento natural no es alterado con la presencia de seres humanos [5, 25], c) su taxonomía es bien entendida [5, 26], y d) su historia natural es bien conocida, así, los elementos que afecten su selección del sustrato pueden ser también identificados [5, 11, 26].

En general, el color del tronco está asociado al interés de las especies *H. februa*, *H. guatemalena*, *H. amphinome*, *H. glauconome* y *H. feronia* por perchar en él, determinado en un análisis estadístico con resultados significativos por [12].

Sin embargo, hay otros factores que se han sugerido que influyen en la selección del sitio de descanso; como por ejemplo, la presencia de barro con contenido de sales

importantes, la presencia de frutas en fermentación como alimento [5, 27] y la posición de los árboles de acuerdo con las rutas de vuelo de las hembras [1].

Hipotéticamente los machos preferirían árboles grandes que sean visibles por las hembras desde lejos o evitarían corteza muy corrugada que les pueda causar daño en las alas, pero según los experimentos de [12], ni el tamaño del árbol ni la textura de la corteza tienen relación estadística con los árboles utilizados.

En condiciones naturales, las mariposas del género *Hamadryas* ocasionalmente perchan sobre fondos inapropiados, como los de café claro del árbol *Psidium guajava* (Myrtaceae). Tal vez el costo de un fondo inapropiado es menor que el beneficio obtenido de la comida que es abundante, ofrecida por los frutos caídos de estos árboles [12].

Experimentalmente [12] demostraron que *Hamadryas* percha diferencialmente en gran variedad de sustratos y que la selección de la percha está asociada al color del sustrato, por lo menos al ojo del ser humano. Esto apoya la hipótesis de que la selección de la percha ha sido influenciada por la selección natural debido al fenómeno de crípsis.

Por ejemplo, *H. amphinome* se posa más frecuentemente en corteza oscura que está bajo un dosel más denso, mientras que *H. februa* se percha en corteza café clara expuesta a la luz. Esto es consistente con la hipótesis de que las mariposas activamente seleccionan los fondos en los que son crípticas en la naturaleza [12].

Agradecimientos

A Julián Monge Nájera y a James Coronado por sus importantes comentarios y revisión del manuscrito.

Referencias bibliográficas

- [1] Baker, R. R. (1972). Territorial Behavior of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *J. Anim. Ecol.* 41: 453-469.
- [2] Boardman, M., R. R. Askew & L.M. Cook. (1974). Experiments on resting site selection by nocturnal moths. *J. Zool. London* 172: 343-355.
- [3] Butler, A. G. (1869). Descriptions of new and little known forms of diurnal lepidoptera. *Trans. Ent. Soc. London* p. 274, pl. 1. Citado en Jenkins 1983.
- [4] Hill, R., Penz, C., & DeVries, P. J. . (2002). Phylogenetic analysis and review of *Panacea* and *Batesia* butterflies (Nymphalidae). *J. Lep. Soc.* 56(4) 199-215.
- [5] Jenkins, D. W. (1983). Neotropical Nymphalidae. I. Revision of *Hamadryas*. *Bull. Allyn Mus.* 81, 1-146.
- [6] Keiper, R. (1969). Behavioral adaptations of cryptic moths. IV. Preliminary studies of species resembling dead leaves. *J. Lepid. Soc.* 23: 205-210.

- [7] Lacordaire, J. T. (1833). Notice sur les habitudes des Lépidopteres Rhopaloceres (Diurnes) de la Guyana française. *An. Soc. Ent. Fr.* 2:379-397.
- [8] Masters, W. M. (1979). Insect disturbance stridulation: its defensive role. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 187-200.
- [9] Miller, L. D. & F. M. Brown. (1981). A catalogue of the butterflies of America north of Mexico. *Lep. Soc. Mem. No. 2*, 280pp Citado en Jenkins 1983.
- [10] Murillo-Hiller, L. R. (2012). Phylogenetic analysis of the subtribe Ageroniina with special emphasis on *Hamadryas* (Lepidoptera, Nymphalidae) with an identification key to the species of *Hamadryas*. *ISRN Zoology*. Vol. 2012. Article ID 635096, doi: 10.5402/2012/635096.
- [11] Monge-Nájera, J. & Hernández, F. (1991). A morphological search for the sound mechanism of *Hamadryas* butterflies. *J. Res. Lepid.* 30: 196-208.
- [12] Monge-Nájera, J., Hernandez, F., Gonzáles, M. I., Soley, J., Araya, J. & Zolla, S. (1998). Spatial distribution, territoriality and sound production by tropical cryptic butterflies (*Hamadryas*, Lepidoptera: Nymphalidae): implications for the “industrial melanism” debate. *Rev. Biol. Trop.*, 46(2): 297-330.
- [13] Reverdin, J. L. (1914) A hitherto unknown organ in the ancillary appendages of the Lepidoptera (*Ageronia* sp.). *Entomol. Record.* 27(5): 97-98.
- [14] Sargent, T. D. & Keiper, R. R. (1969). Behavioral adaptations of cryptic moths. I. Preliminary studies on bark-like species. *J. Lepid. Soc.* 23: 1-9.
- [15] Sargent, T. D. (1973). Behavioral adaptations of cryptic moths. VI. Further experimental studies on bark-like species. *J. Lepid. Soc.* 27: 8-12.
- [16] Sargent, T. D. (1985). Melanism in *Phigalia titea* (Cramer) (Lepidoptera: Geometridae) in southern New England: a response to forest disturbance? *J. N. Y. Entomol. Soc.* 93: 1113-1120.
- [17] Steward, R.C. (1977). Industrial and non-industrial melanism in the peppered moth *Biston betularia* (L.). *Ecol. Entomol.* 2: 231-243.
- [18] Yack, J. E., Otero, L. D., Dawson, J. W., Surlykke, A. & Fullards, J. H. (2000). Sound production and hearing in the blue cracker butterfly *Hamadryas feronia* (Lepidoptera, Nymphalidae) from Venezuela. *Journal of Experimental Biology*. 203: 3689-3702.
- [19] Busnell, R. G. (1963). (ed.). Acoustic behavior of animals. Amsterdam, Elsevier. 933 p.
- [20] Darwin, C. R. (1871). The descent of man and selection in relation to sex. Murray, Londres.

- [21] DeVries, P. J. (1987). *The Butterflies of Costa Rica and Their Natural History: Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press: New Jersey, USA. 327 pp.
- [22] Fruhstorfer, H. (1916). *Ageronia*. In: Seitz (ed.) *Macrolepidoptera of the world*. 5: 537-545.
- [23] Godman, F. D. & Salvin, O. (1883). *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. London, Taylor & Francis. Suppl. 2: 689-690.
- [24] Lamas, G. (2004). *Biblidinae*, p. 234-247. In: G. Lamas (ed.). *Atlas of the neotropical Lepidoptera: Part 4A Hesperioidea-Papilionoidea*. Scientific Publishers. Florida. 439 pp.
- [25] Monje-Nájera, J. (1988). *Mariposas crípticas del Género Hamadryas (Lepidoptera: Nymphalidae): uso de sustrato, territorialidad, emisión de sonido y morfología*. M.Sc. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 61 p.
- [26] Monge-Nájera, J. (1992) *Clicking butterflies, Hamadryas, of Panama: Their biology and classification (Lepidoptera, Nymphalidae)*, p. 567-572. In: D. Quintero & A. Aiello (eds.). *Insects of Panama and Mesoamerica: Selected Studies*. Oxford University, Oxford.
- [27] Otero, L. D. (1988). *Contribución a la historia natural del género Hamadryas (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Ph.D. Tesis. Universidad Central del Venezuela, Maracay, Venezuela. 108 p.
- [28] Pasteur, G. (1972). *Le Mimétisme*. Universitaires de France, Paris. 128 pp.

Dirección de los autores

Luis Ricardo Murillo-Hiller

Zoocriadero de Mariposas, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José - Costa Rica

murillo.luis@lycos.com

Jim Córdoba-Alfaro

Bachillerato en Biología, Universidad Nacional de Costa Rica, San José - Costa Rica

jim.cordoba@gmail.com