



SHILAP Revista de Lepidopterología

ISSN: 0300-5267

avives@eresmas.net

Sociedad Hispano-Luso-Americana de
Lepidopterología
España

García-Barros, E.; Meneguz, M.

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, vol. 40, núm. 159, septiembre, 2012, pp. 279-293

Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterología
Madrid, España

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45526096002>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

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)

E. García-Barros & M. Meneguz

Resumen

Se describe la morfología de las escamas de la cara ventral de las alas de cuatro especies de *Coenonympha*, con el objeto de identificar la naturaleza del color de la línea premarginal brillante que caracteriza el taxón *C. pamphilus lyllus* (Esper, 1805). La superficie de la mayor parte de las escamas es relativamente simple, mostrando una única fila de grandes poros (fenestras) entre cada dos costillas. Se han identificado dos tipos de escamas reflectantes: las de la línea de brillo metálico, y las del punto blanco de la pupila de los ocelos. En ambos tipos, el efecto que produce el color blanco parece consistir en el cerramiento total o parcial de las fenestras, lo que coincide con observaciones realizados por otros autores en otros ninfálidos con diseños reflectantes. La frecuencia de la línea plateada en especies del género hace pensar que esta característica, que diferencia el morfotipo *lyllus* de la forma típica de *C. pamphilus*, en un rasgo ancestral del grupo.

PALABRAS CLAVE: Lepidoptera, Nymphalidae, *Coenonympha*, escamas, morfología, color, ala, reflexión.

Structure of the wing ventral scales of *Coenonympha* Hübner, [1819] with special reference to *C. pamphilus* (L., 1758) and its morphotype *lyllus* (Esper, 1805) (Lepidoptera: Nymphalidae)

Abstract

The surface morphology of the ventral wing scales of four species of *Coenonympha* is described in order to identify the nature of the colour of the premarginal silvery stripe which characterizes the taxon *C. pamphilus lyllus* (Esper, 1805). The surface morphology of most scales is relatively simple, showing a single row of wide pores (fenestrae) between each pair of ribs. Two types of reflective scales were identified: those of the silvery stripe and those of the white spots of the wing ocelli. In both types of scales the reflective effect is likely to arise from a partial or complete occlusion of the fenestrae, which matches observations by other authors on nymphalids with reflective wing paths. However, this is probably combined with further different structural effects in the two kinds of scales. The frequency of the silvery line among members of *Coenonympha* suggests that this feature –diagnostic for the *lyllus* morphotype with respect to the ‘typical’ *C. pamphilus*– represents an ancestral feature for this group.

KEY WORDS: Lepidoptera, Nymphalidae, *Coenonympha*, scales, morphology, colour, wing, reflexion.

Introducción

El género *Coenonympha* Hübner, [1819] cuenta con cuatro especies ibéricas (FERNÁNDEZ-RUBIO, 1991; VIVES MORENO, 1994). Una de ellas, *C. pamphilus* (L., 1758) es la más ampliamente extendida (GARCÍA-BARROS *et al.*, 2004); presenta una subespecie característica, *C. pamphilus lyllus*

(Esper, 1805), con distribución geográfica aparentemente consistente limitada al centro, sur y suroeste de la península y a las islas Baleares y fuera de nuestro territorio en el norte de África, Cerdeña, Siria, noroeste de Irán y áreas en torno a la costa meridional del mar Caspio (BOILLAT, 2003). Esta variante, patente en los adultos estivales, ha sido considerada como forma estacional o como subespecie (véase a HIGGINS, 1975; TENNENT, 1996; BOZANO, 2002; TOLMAN & LEWINGTON, 2002), en tanto que BOILLAT (2003) defiende para ella el estatus específico basándose en la morfología del adulto y la de sus fases preimaginales.

Los imágos de *C. pamphilus lyllus* se distinguen de las formas típicas de la especie por su dimorfismo estacional que supone la presencia de un morfotipo vernal (de primavera) poco diferente de las del centro y norte de Europa, y otro estival. Este segundo es de mayor tamaño y presenta el color de fondo de la cara ventral de las alas posteriores, especialmente en las hembras, de color pajizo en lugar de gris. Esta característica ocurre en varias poblaciones meridionales de *C. pamphilus*. Ahora bien, BOILLAT (2003) apunta que la definición de *C. lyllus*, en su sentido original y de acuerdo con su propia y documentada revisión, se refiere a otros caracteres entre los que destaca la presencia de una serie de escamas submarginales con brillo metálico o plateado, en la cara ventral de ambos pares de alas. De acuerdo con el mismo autor estas escamas se encuentran en prácticamente todos los ejemplares ibéricos al sur de la cordillera cantábrica y al suroeste del valle del Ebro (además de en las Baleares), pero no en el resto de las poblaciones de nuestra zona, lo que llevaría a aceptar la presencia de dos especies diferentes en nuestro territorio.

Dado el interés de estas escamas plateadas submarginales como elemento definitorio del taxón (del que constituiría una posible autoapomorfía), nos proponemos aquí estudiar su estructura en esta especie, así como en otras congénéricas representadas en nuestra zona, para proporcionar un estudio comparativo preliminar. En segundo lugar, determinar la variación estacional de este rasgo para poner a prueba la idea de que la expresión extrema del morfotipo estacional de primavera minimizase este carácter, lo que haría pensar en su dependencia primaria de factores ambientales.

Material y métodos

Las imágenes se captaron usando un microscopio electrónico de barrido (Hitachi S- 3000N en el Servicio Interdepartamental de Investigación de la Universidad Autónoma de Madrid, SIDI), o bien por macrofotografía digital óptica convencional. En el último caso, según el propósito, empleamos una cámara Nikon D80 provista de un objetivo Micro-Nikkor de 105 mm y un flash anular Starblitz 1000 AUTO Macro-Lite, o bien un fotomicroscopio Olympus SZH con el citado cuerpo de cámara acoplado mediante un adaptador, y un anillo de luz reflejada acoplado al objetivo. El estudio se basó en las superficies ventrales de las alas anterior y posterior de al menos una pareja de cada especie representada en la península Ibérica, procedentes de la Colección del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid, de acuerdo con los datos siguientes. *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788) ssp. *iphioides* Staudinger, 1870 ó *C. iphioides* Staudinger, 1870 auct., 1 ♂: San Rafael, Gudillos (Segovia), 2-VI-1990, G. E. King leg.; 1 ♀: Pico del Ayuntamiento (Cuenca), 20-VII-2001, S. Jiménez y J. I. Arce leg. *C. arcania* (Linnaeus, 1761), 1 ♂: Altos de Áliva, Camaleño (Cantabria), 12-VII-1995, E. García-Barros leg.; 1 ♀: Oteruelo del Valle, Rascafría (Madrid), 21-VII-1993, E. García-Barros leg. *C. dorus* (Esper, 1782), 1 ♂: Gualda (Guadalajara), 1-VII- 1981, E. García-Barros leg.; 1 ♀: Teruel (Teruel), 3-VII-1999, G. E. King leg. *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758) ssp. *lyllus* (Esper, 1805), o *C. lyllus* (Esper, 1805) sensu auct., 1 ♂: Navacepeda (Ávila), 28-V-1986, J. L. Viejo & J. Martín leg.; 1 ♂: Manzanares el Real (Madrid), 3-VII-1996, E. García-Barros leg.; 1 ♀: mismos datos, (26-VI-1997); 1 ♂, 1 ♀ misma localidad, ex larvae, VI-1998. 1 ♀: El Duqueso (Ciudad Real), 29-VII-1980, B.L. Sánchez leg. *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758), formas diferentes de *lyllus* (Esper), 1 ♂, 1 ♀: Jaca (Huesca), 1/5-VIII-1974, M. L. Munguira leg.; 1 ♂: Burbia (León), 25-VIII-1999, E. García-Barros leg.; 1 ♂ y 1 ♀: Altos de Áliva, Camaleño (Cantabria), 12-VII-1995, J. Martín et al. leg.; 1 ♂: Aller (Asturias), 11-VII-1975, E. García-Barros leg.; 1 ♀: Puerto de Pandetrave, Posada de Valdeón (León), 12-VII-1995, E. García-Barros leg.; 1 ♂ y 1 ♀: Sandvik (Öland, Suecia), VII-1991, P.-O. Wickman leg.

Para el estudio de la variación estacional dentro de una población se dispuso de 50 ejemplares de cada sexo recogidos a lo largo del año (marzo-septiembre) en las localidades de Manzanares el Real (950-980 m), Colmenar Viejo (850 m) y Rascafría (aprox. 1.000 m), todas ellas en Madrid, entre 1989 y 1997. En estos ejemplares se realizó el recuento de escamas con brillo metálico en los espacios E3 de las caras ventral de las alas anterior y posterior mediante observación directa bajo un estereomicroscopio (40-50 aumentos). La longitud del ala anterior de los mismos ejemplares se midió dorsalmente, desde su punto de inserción costal hasta el ápice, tras la captura digital de sus imágenes (escala de reproducción 1:1, 10.000 píxeles por pulgada), mediante la aplicación Scion Image (SCION, 2000).

Resultados

ESCAMAS DE LA CARA VENTRAL DE LAS ALAS EN *COENONYMPHA*

La cubierta de escamas de la cara ventral de las alas en las especies estudiadas corresponde a la típica de muchos lepidópteros ditrisianos (SCOBLE, 1992; KRISTENSEN & SIMONSEN, 2003). Sus zonas planas presentan, sobre todo, áreas dominadas por escamas de cobertura, de 125-190 μ de longitud y 30-50 μ de anchura, alternando con filas de escamas de fondo, con forma de paleta, más cortas y anchas, de 80-110 μ de largo por 55-75 μ de anchura dependiendo de las especies y ejemplares (Figs.1-43 y en especial Figs. 8, 17, 18 y 33- 37). Sobre las venas y en el margen externo aparecen escamas de mayor longitud. En la base del ala posterior son frecuentes las escamas piliformes (en forma de pelo, "piliform scales" según DOWNEY & ALLYN, 1975) (Figs. 34, 36, 37); en algunos ejemplares este tipo cubre buena parte del ala posterior (Figs. 12, 16).

La comparación de fotografías digitales de un mismo ejemplar con las tomadas con microscopio electrónico de barrido pone de manifiesto que no solo la pigmentación sino otras características determinan el diseño visible de las alas. Por ejemplo, el microscopio electrónico de barrido permite identificar, aunque en diferente medida según la especie, el anillo negro del ocelo del ápice del ala, en el que las escamas no solo muestran pigmentación oscura sino que se inclinan con respecto al plano del ala con un ángulo mayor que las escamas circundantes (Figs. 1-6). Por el contrario, la línea de escamas con brillo metálico se presenta, en *C. glycerion*, *C. dorus* y *C. arcania*, como una banda de 3-5 escamas de anchura, más regularmente ordenadas que el resto y más estrechamente aplicadas a la superficie del ala. Pueden encontrarse patrones comparables en *C. pamphilus* (Figs. 7-18), si bien menos marcados como se detalla posteriormente.

La morfología de la superficie de las escamas planas, aparte de sus dimensiones, es relativamente simple y recuerda al arquetipo propuesto por KRISTENSEN & SIMONSEN (2003) para Neolepidoptera. Su cara abalar (la opuesta a la superficie del ala y expuesta al aire) presenta costillas longitudinales regularmente espaciadas cada 1,5-2,0 μ , que delimitan canales cóncavos de sección curva. El culmen de las costillas muestra pequeñas pero patentes salientes en forma de teja (lamellae) con ápices poco destacados ("ridge lamellae, shelves, lappets": GHIRADELLA, 1991; KRISTENSEN & SIMONSEN, 2003); sus paredes presentan microcostillas más o menos perpendiculares al eje longitudinal de la escama, pero poco destacadas, y ninguna otra ornamentación. Los valles o acanaladuras entre las costillas presentan amplias perforaciones que a menudo ocupan casi totalmente el espacio entre aquellas, con longitudes comprendidas entre 0,3 y 0,7 μ (Figs. 19-25, 40). En ocasiones estas perforaciones o fenestras son incompletas, o sus paredes muestran algunas interconexiones (por ejemplo Fig. 21), pero por lo demás el mismo patrón caracteriza todas las escamas no reflectantes observadas. En las escamas negras de los ocelos, cuando existen, la longitud de las fenestras es aparentemente menor; esto puede ser debido a la mayor inclinación de estas escamas.

ESCAMAS REFLECTANTES CON FENESTRACIÓN REDUCIDA

Se han observado dos localizaciones en las que las escamas son, aparentemente, reflectantes. La pupila blanca de los ocelos, incluyendo los pequeños ocelos sin anillo negro del ala posterior de *C.*

pamphilus, y las escamas de la línea submarginal con brillo metálico. Aisladas del ejemplar y observadas con métodos ópticos, ambas parecen ser transparentes y reflectantes.

1.– Escamas blancas de la pupila de los ocelos (Figs. 26-33). Limitadas a la pupila de los ocelos; cuando los ocelos no están bien desarrollados, como es el caso de los del ala posterior de *C. pamphilus* (que pueden presentarse como un simple y pequeño punto blanco) estas escamas suelen seguir siendo identificables, pero con dificultad, al microscopio de barrido ya que en tales casos se presentan en número de 2-20 y su presencia no es resaltada por la diferente morfología de las escamas circundantes. Normalmente se trata de escamas de cobertura mayores que las circundantes, en mayor o menor medida irregularmente ordenadas, y ligeramente combadas (Figs. 26 y 33), con forma de paleta y 4-6 puntas, pero ocasionalmente las hemos encontrado más estrechas (por ejemplo con extremo distal bifido: Fig. 34). Su superficie (Figs. 27-32) se caracteriza por la ausencia total o parcial de fenestras, que pueden aparecer completamente ocluidas o limitadas a diminutos poros ocasionales. Hemos observado esta condición en los ejemplares estudiados de *C. dorus* y *C. glycerion*, e igualmente en algunos ejemplares de *C. pamphilus* (por ejemplo en las escamas de la pupila del ocelo del ala anterior: Fig. 32). Sin embargo, en algunas escamas blancas de *C. arcania* se identifican poros relativamente amplios (0,1-0,2 μ de diámetro mayor: Fig. 29). En *C. pamphilus* hay una variación importante: si bien estas escamas tienen fenestras pequeñas o reducidas, pueden presentar poros redondeados amplios, de hasta 0,7 μ (Fig. 31), lo que parece más frecuente en las escamas blancas de los ocelos reducidos de las alas posteriores.

2.– Escamas con brillo metálico (Figs. 34, 38-43). Limitadas al área premarginal del ala, donde forman bandas ordenadas (con mayor regularidad que las escamas circundantes y generalmente comprendiendo de tres a cinco filas de escamas) en *C. glycerion*, *C. dorus* y *C. arcania* (Figs. 1-6) o en grupos irregulares (ala posterior de *C. pamphilus*, cuando existen) o alineadas en zig-zag (ala anterior de *C. pamphilus lyllus*, Fig. 7). Más frecuentemente son relativamente anchas y cortas, con su margen distal provisto de cuatro o cinco puntas cortas, similares entre sí. La estructura de su superficie abalar es como la descrita de las escamas blancas: se caracteriza por una reducción de las fenestras, que puede ser total (de modo que solo las leves microcostillas se aprecian como relieve interconectando las costillas longitudinales: *C. glycerion*, Fig. 38). En *C. dorus* y *C. arcania* se aprecian en ocasiones pequeños poros desarrollados en alguna medida en al menos alguna de las escamas, de hasta 0,3 μ (Fig. 39). En los ejemplares de *C. pamphilus* del morfotipo *lyllus* se encuentra una variedad destacada por cuanto se refiere a la presencia y tamaño de las fenestras, que pueden faltar completa o casi completamente, o por el contrario alcanzar cierto tamaño (hasta 0,8 μ : Figs. 40-43) aunque sin llegar a ocupar más que, a lo sumo, un tercio de la superficie del canal intercostal.

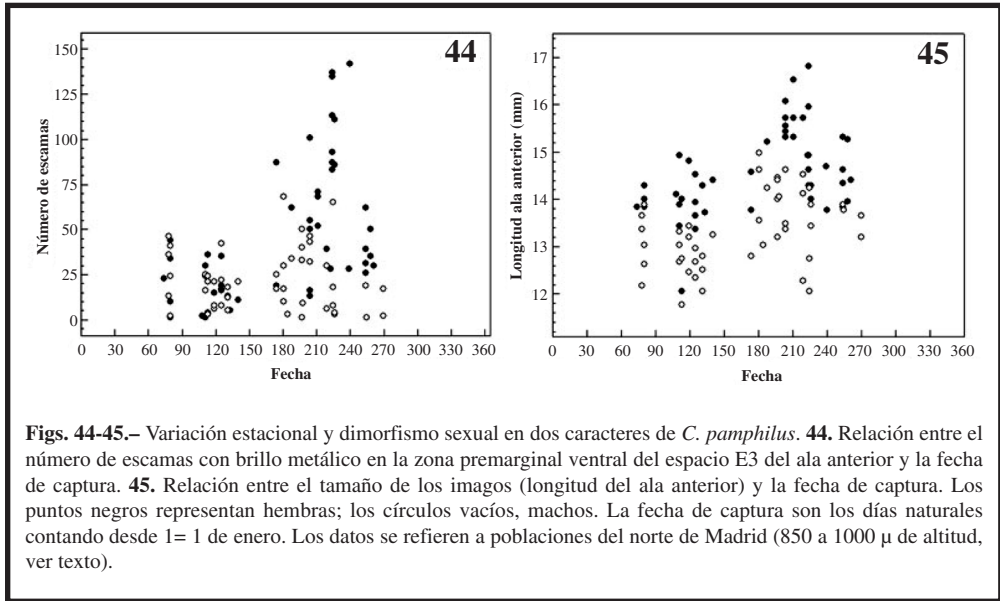
VARIACIÓN EN *C. PAMPHILUS*

En concordancia con las observaciones mediante métodos ópticos, no hemos encontrado escamas con esta morfología en las áreas homólogas de los ejemplares de *C. pamphilus* que carecen de escamas con brillo metálico; tampoco fuera de la zona premarginal mencionada (salvo el punto blanco de los ocelos) en ninguno de los ejemplares de tipo *lyllus*.

Tal como afirma BOILLAT (2003), el número de escamas con brillo metálico en la cara ventral de las alas posteriores es bastante variable (en el espacio E3, entre 0 y 69; 11,2 como promedio), y menor que en las anteriores (en el espacio E3, 1-142; 33,3 como promedio). Algunos de los ejemplares del centro de España estudiados carecen incluso completamente de estas escamas en los espacios E2-E4 del ala posterior, pero todos los observados muestran alguna en el ala anterior, donde suelen ser más abundantes en el espacio E3. Aunque no se trata de una tendencia robusta, el número de escamas brillantes de los espacios E3 de ambos pares de alas se correlaciona positivamente ($r = 0,20$, $p = 0,04$), por lo que tomaremos como referencia el número de ellas en ese espacio del ala anterior.

Se observa cierta variación estacional (Fig. 44) que implica un mayor número de escamas premarginales plateadas en verano (la correlación entre el número de escamas y la fecha es significativa: en conjunto $r = 0,374$; $p = 0,0001$). Pero tomando por separado los individuos de ambos sexos, la relación opera en las hembras ($r = 0,562$; $p < 0,0001$) y no en los machos ($r = 0,062$; $p = 0,669$), por lo que parece

representar principalmente un más acusado polifenismo del sexo femenino. Cabría relacionar el tamaño del insecto con el número de escamas reflectantes ya que la talla varía estacionalmente (ambos sexos $r = 0,435$; $p < 0,00001$; machos, $r = 0,422$; $p = 0,002$; hembras, $r = 0,509$; $p = 0,0002$; Fig. 45). Dicha relación se da considerando conjuntamente machos y hembras ($r = 0,406$; $p = 0,00003$) pero es débil o no significativa dentro de cada sexo (machos, $r = 0,033$; $p = 0,052$; hembras, $r = 0,360$; $p < 0,05$). Por tanto, aunque el número de escamas reflectantes del espacio E3 difiere entre sexos ($F_{1,98} = 15,986$; $p = 0,00012$) siendo el promedio mayor en las hembras, y esta diferencia coincide con un mayor tamaño de los adultos hembra ($F_{1,98} = 54,019$; $p < 0,00001$) ambos rasgos son probablemente independientes.



Figs. 44-45.— Variación estacional y dimorfismo sexual en dos caracteres de *C. pamphilus*. **44.** Relación entre el número de escamas con brillo metálico en la zona premarginal ventral del espacio E3 del ala anterior y la fecha de captura. **45.** Relación entre el tamaño de los imagos (longitud del ala anterior) y la fecha de captura. Los puntos negros representan hembras; los círculos vacíos, machos. La fecha de captura son los días naturales contando desde 1= 1 de enero. Los datos se refieren a poblaciones del norte de Madrid (850 a 1000 μ de altitud, ver texto).

Discusión

Nuestras observaciones, basadas en pocos ejemplares, no confirman ni refutan las conclusiones de BOILLAT (2003) relativas al estatus taxonómico de *C. pamphilus lyllus*, aunque apoyan las diferencias relativas a la ausencia de escamas premarginales con brillo metálico en las poblaciones de *C. pamphilus* de la Península Ibérica septentrional. Aunque es cierto que tales escamas se encuentran en algún número en los adultos de primavera, cuando menos en el ala anterior, cabe preguntarse si la tendencia estacional observada excluye la posibilidad de un fenotipo primaveral extremo que converja en este aspecto con los tipos “no *lyllus*” de la especie. Esto requiere un estudio más detallado ya que en su concienzudo trabajo, BOILLAT (2003) afirma que cierto número de esas escamas plateadas se encuentra, por ejemplo, en ejemplares gallegos que por otros caracteres no corresponden a *lyllus*.

La identidad de posición entre escamas con fenestración reducida y las de brillo metálico, o las del punto blanco de la pupila del ocelo, sugiere una naturaleza primariamente estructural para ambos tipos de color. Buena parte de los colores de las escamas de lepidópteros apreciables a nivel macroscópico tienen una base al menos en parte estructural, y esa es la norma en los colores metálicos y brillantes (GHIRADELLA, 1991; VUKUSIC, 2006; VUKUSIC & SAMBLES, 2003; VUKUSIC *et al.*, 2004, 2009). En nuestro caso, los dos tipos de escamas mencionadas tienen aspecto transparente (con iridescencias) cuando se observan aisladas del ejemplar, además de completa o marcada obliteración de sus fenestras. Por ello creemos razonable la hipótesis de que ambos efectos (gris-plateado y blanco) tienen

como base, al menos parcialmente, un incremento de la capacidad de reflexión de su superficie. En este sentido es digna de destacar la similitud de la superficie de estas escamas de *Coenonympha* spp. con las de los ninfálidos argininos que muestran dibujos blancos nacarados, al tiempo blanco y de aspecto reflectante (SIMONSEN, 2007) y presentan en esas zonas escamas sin poros, o con fenestras reducidas como las aquí ilustradas. La reflectancia se relaciona en ambos casos, por tanto, con la oclusión de las fenestras. De hecho, SIMONSEN (2007) documenta esta diferencia entre las escamas de los ejemplares con marcas nacaradas y los que las presentan de color blanco mate en igual posición, cuando esta variación existe a nivel intraespecífico como en el caso de *Argynnis niobe* (L., 1758); encuentra, además, cierta correlación entre el grado de oclusión de las fenestras y la reflectividad de las manchas nacaradas de diferentes especies. Otras características de las propias escamas pueden ser responsables de las propiedades de la luz reflejada por el conjunto: en el punto blanco de los ocelos, el ligero alabeo de las escamas y su disposición poco regular, junto con su mayor talla, posiblemente permite la existencia de capas de aire intercaladas entre ellas, que podría favorecer el efecto macroscópico de color blanco por otros fenómenos estructurales. El color argénteo de las escamas brillantes de los márgenes podría deberse, en parte, a la pigmentación de su cara adalar (la adyacente al ala), a la de la cutícula de la superficie del ala, a la estrecha aplicación de unas escamas sobre otras, o a la combinación de estos fenómenos. Sin embargo VUKUSIC *et al.* (2009) han documentado el origen de la notable coloración plateada de las escamas del Ninfálido Satirino *Argyrophorus argenteus* Blanchard, 1852 como “reflectividad plateada difusa” debida a la mezcla aditiva de colores producidos por dispersión (síntesis de color aditiva), consecuencia a su vez por la periodicidad en sentido longitudinal de los elementos del relieve de las escamas, que son por cierto semejantes a las aquí ilustradas.

En comparación la estructura de las escamas que en otros grupos de Papilionoideos producen colores mediante fenómenos físicos (reflectancia, interferencia, etc.), el diseño estructural de las escamas aquí tratadas es extraordinariamente sencillo (por ejemplo JONES & TILLEY, 1999a, 1999b; WILTS *et al.*, 2011; otros ejemplos y referencias en GHIRADELLA, 1991; NIJHOUT, 1991; SCOBLE, 1992; KRISTENSEN & SIMONSEN, 2003). El patrón observado permite proponer una homología estructural, independiente de la deposición de pigmentos, entre dos elementos del patrón de simetría marginal (del borde) del ala. En el caso de *Coenonympha*, tomando como referencia las especies que, como *C. dorus*, presentan un mayor número de elementos, la línea de brillo metálico representaría el elemento “j” de NIJHOUT (1991). Diferentes investigadores han propuesto nomenclaturas para los elementos pigmentarios del *habitus* ventral de Nymphalidae basándose en el criterio de homología de posición, primero, y más tarde también en argumentos relativos al desarrollo (referencias en NIJHOUT, 2003). Los autores anteriores al citado se han referido al mismo elemento o línea premarginal como R₂ o EII (ver equivalencias en NIJHOUT, 1991, 2001, 2003).

Pese al escaso número de especies de *Coenonympha* cuyas escamas alares se han estudiado, es razonable presumir la homología de la línea de escamas argénteas en las diferentes especies; de acuerdo con las descripciones e ilustraciones disponibles, la mayor parte de las especies del género muestran esta característica (por ejemplo: D’ABRERA, 1990; y en especial BOZANO, 2002). La filogenia de este grupo ha sido estudiada por WIEMERS (2007) y, con más detalle, por KODANDARAMAIAH & WAHLNERG (2009). De acuerdo con estas fuentes, el taxón parece comprender -además de varias especies basales- tres clados principales de los que uno (el “grupo *tullia*”) incluye *C. dorus*, *C. pamphilus* y su especie hermana, *C. thyrsis* (Freyer, 1845). Los otros dos grupos son el “grupo *glycerion*” y el “grupo *hero*”, al que pertenece *C. arcania*. Aparentemente, la línea plateada existe tanto en especies basales de *Coenonympha* como el género *Triphysa* Zeller, 1850 y *C. oedippus* (Fabricius, 1787), así como en la mayor parte de los miembros de cada uno de los tres clados citados incluida *C. thyrsis* (ver BOILLAT, 2003). Esto indica que su presencia en parte de las poblaciones de lo que la mayor parte de los autores ha considerado *C. pamphilus* (concretamente, en el morfotipo *lyllus*) representaría un rasgo ancestral del género, más que una originalidad (en el sentido de autoapomorfía) de algunas de sus divisiones geográficas, lo que dificultaría la definición de *C. lyllus* como especie independiente. Por lo tanto, en principio cabría antes pensar en la reducción de ese elemento, tal vez con otros del patrón alar, en poblaciones que de modo secundario puedan haber ocupado latitudes o altitudes altas (por ejemplo como

resultado de recolonización post-glacial a partir de refugios meridionales), que en su aparición independiente en poblaciones meridionales. La comprobación de este aspecto requiere, claro, datos de tipo genético.

Agradecimientos

Agradecemos su paciencia y colaboración a Esperanza Salvador y Enrique Rodríguez del Servicio Interdepartamental de Investigación de la Universidad Autónoma de Madrid, así como a Per-Olof Wickman, por su cesión de ejemplares que fueron de utilidad en este trabajo y al resto de los colectores del material usado (J. I. Arce, S. Jiménez, G. E. King, J. Martín, M. L. Munguira, B. L. Sánchez y J. L. Viejo).

BIBLIOGRAFÍA

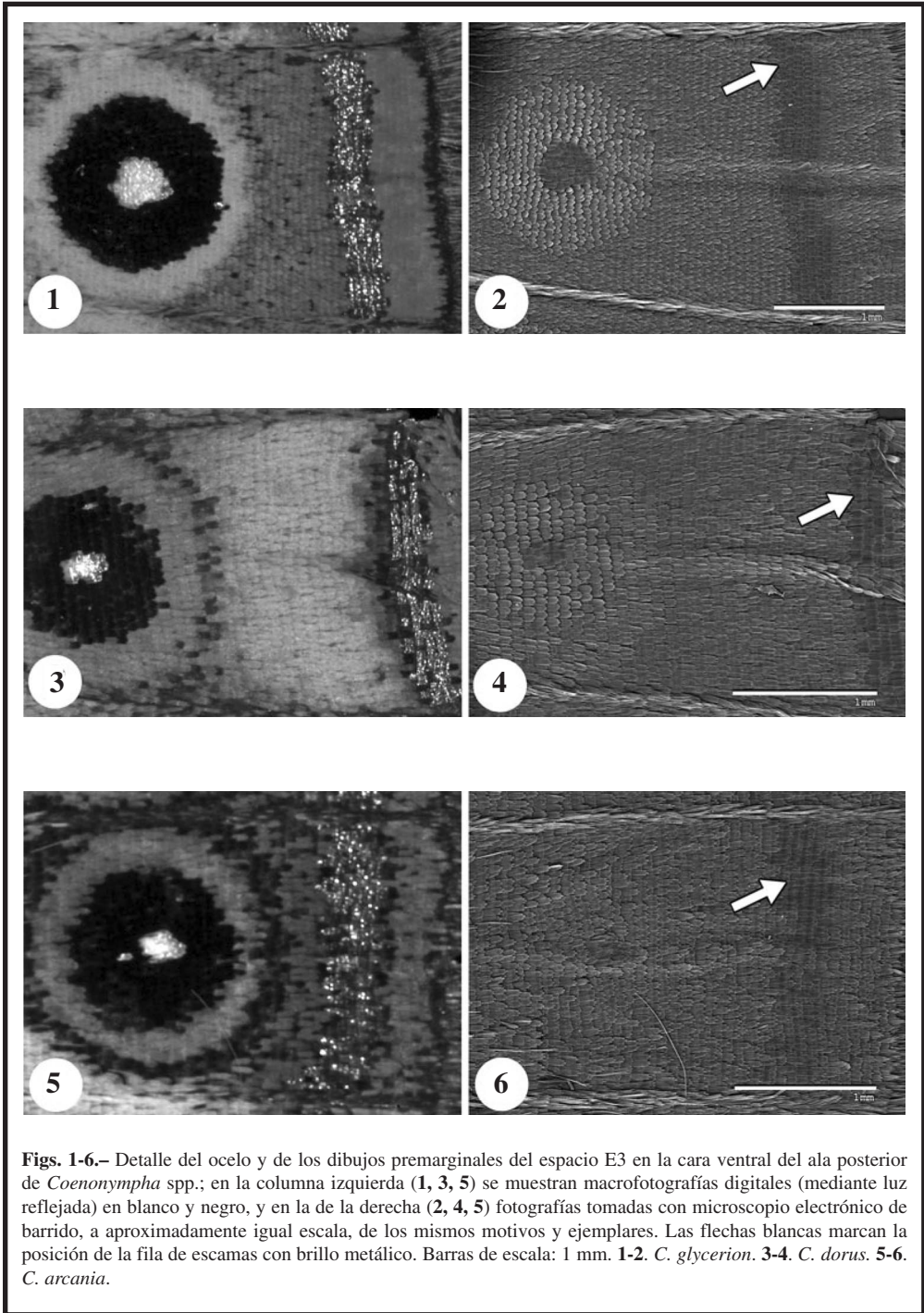
- BOILLAT, H., 2003.– *Coenonympha lyllus* Esper, 1805, spec. rev. Une nouvelle approche taxinomique du complexe *pamphilus*.– *Alexanor*, **22**(5): 243-309.
- BOZANO, G. C., 2002.– *Guide to the butterflies of the Palearctic Region. Satyridae part 3. Tribe Satyrini. Subtribes Melanargiina and Coenonymphina*: 71 pp. Omnes Artes, Milano.
- D'ABRERA, B., 1990.– *Butterflies of the Holarctic Region. Part I. Papilionidae, Pieridae, Danaidae & Satyridae (partim)*: 185 pp. Hill House, Victoria.
- DOWNEY, J. C. & ALLYN, A. C., 1975.– Wing-scale morphology and nomenclature.– *Bulletin of the Allyn Museum*, **31**: 1-32.
- FERNÁNDEZ-RUBIO, F., 1991.– *Guía de mariposas diurnas de la Península Ibérica, Baleares, Canarias, Azores y Madeira*. 2 vols.: 418 + 408 pp. Pirámide, Madrid.
- GARCÍA-BARROS, E., MUNGUIRA, M. L., MARTÍN CANO, J., ROMO BENITO, H., GARCIA-PEREIRA, P. & MARAVALHAS, E., 2004.– Atlas de las mariposas diurnas de la Península Ibérica e Islas Baleares (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea).– *Monografías de la S.E.A.*, **11**: 1-228.
- GHIRADELLA, H., 1991.– Light and colour on the wing: structural colours in butterflies and moths.– *Applied Optics*, **30**: 3492-3500.
- HIGGINS, L. G., 1975.– *The classification of European butterflies*: 320 pp. Collins, London.
- JONES, R. W. & TILLEY, R. J. D., 1999a.– A light and electron microscope study of the green scales of the underside of the wings of the butterflies *Callophrys rubi* (Linnaeus, 1758) and *C. avis* (Chapman, 1909) (Lepidoptera: Lycaenidae).– *Entomologist's Gazette*, **50**: 39-47.
- JONES, R. W. & TILLEY, R. J. D., 1999b.– Colour, ultraviolet reflectivity and iridescent scale structure in *Quercusia quercus* (L., 1758) and *Laeosopis roboris* (Esper, 1793) (Lepidoptera, Lycaenidae).– *Entomologist's Gazette*, **50**: 181-187.
- KRISTENSEN, N. P. & SIMONSEN, T. J., 2003.– 2. 'Hairs' and scales.– In N.P. Kristensen. Lepidoptera, Moths and Butterflies. Vol. 2: Morphology, Physiology, and development. *Handbook of Zoology*, IV (36): Arthropoda: Insecta: 7-22. Walter de Gruyter, Berlin.
- KODANDARAMAIAH, U. & WAHLBERG, N., 2009.– Phylogeny and biogeography of *Coenonympha* butterflies (Nymphalidae: Satyrinae) patterns of colonization in the Holarctic.– *Systematic Entomology*, **34**: 315-323.
- NIJHOUT, H. F., 1991.– *The development and evolution of butterfly wing patterns*: 297 pp. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- NIJHOUT, H. F., 2001.– Elements of Butterfly Wing Patterns.– *Journal of Experimental Zoology, Part B: Molecular and Developmental Evolution*, **291**(3): 213-225.
- NIJHOUT, H. F., 2003.– 3. Coloration: Patterns and Morphogenesis.– In N. P. KRISTENSEN. Lepidoptera, Moths and Butterflies. Vol. 2: Morphology, Physiology, and development. *Handbook of Zoology*, IV (36): Arthropoda: Insecta: 23-38. Walter de Gruyter, Berlin.
- SCION, 2000.– *Scion Image for Windows, vers. Alpha 4.0.3.2*. Scion Corporation. Disponible en <http://scionimage.software.informer.com> (accedido el 24 de diciembre de 2011).
- SCOBLE, M. J., 1992.– *The Lepidoptera. Form, function and diversity*: 404 pp. Oxford University Press, New York.
- SIMONSEN, T. J., 2007.– Comparative morphology and evolutionary aspects of the reflective under wing scale-pattern in Fritillary butterflies (Nymphalidae: Argynnini).– *Zoologischer Anzeiger*, **246**: 1- 10.

- TENNENT, W. J., 1996.– *The butterflies of Morocco, Algeria and Tunisia*: 217 pp. Gem Publishing Company, Wallingford.
- TOLMAN, T. & LEWINGTON, R., 2002.– *Guía de las mariposas de España y Europa*: 320 pp. Lynx. Bellaterra.
- VIVES MORENO, A., 1994.– *Catálogo sistemático y sinonímico de los lepidópteros de la Península Ibérica y Baleares*: 775 pp. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- VUCUSIK, P., 2006.– Structural colour in Lepidoptera.– *Current Biology*, **16**: R621-R623.
- VUKUSIC P., KELLY, R. & HOOPER, I., 2009.– A biological sub-micron thickness optical broadband reflector characterized using both light and microwaves.– *Journal of the Royal Society Interface*, **6**: 193- 201.
- VUKUSIC, P. & SAMBLES, R., 2003.– Photonic structures in biology.– *Nature*, **424**: 852-855.
- VUKUSIC, P., SAMBLES, J. R. & LAWRENCE, C. R., 2004.– Structurally assisted blackness in butterfly scales.– *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Supplement*, **271**: 237-239.
- WIEMERS, M., 2007.– Die Gattung *Coenonympha* Hübner, 1819, in Europa: Systematik, Ökologie und Schutz (Lepidoptera: Papilionoidea: Nymphalidae: Satyrinae).– *Oedippus*, **25**: 1- 42.
- WILTS, B. D., PIRIH, P. & STAVENGA, D. G., 2011.– Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings.– *Journal of Comparative Physiology, A*, **197**(6): 693-702.

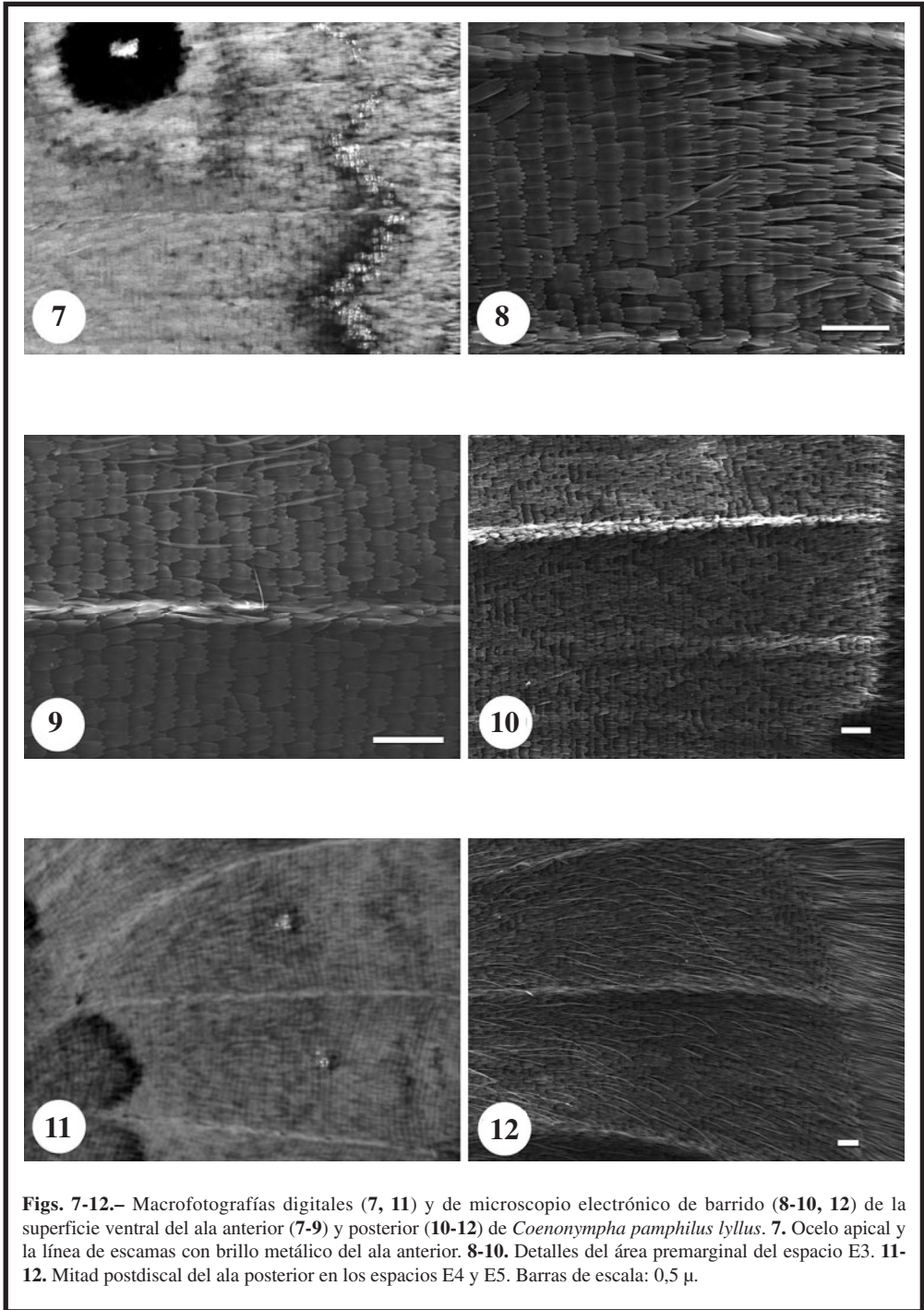
*E. G.–B. & M. M.
Departamento de Biología
Universidad Autónoma de Madrid
Calle Darwin 2, Campus de Cantoblanco
28049 Madrid
ESPAÑA / SPAIN
E-mail: garcia.barros@uam.es

*Autor para la correspondencia / *Corresponding author*

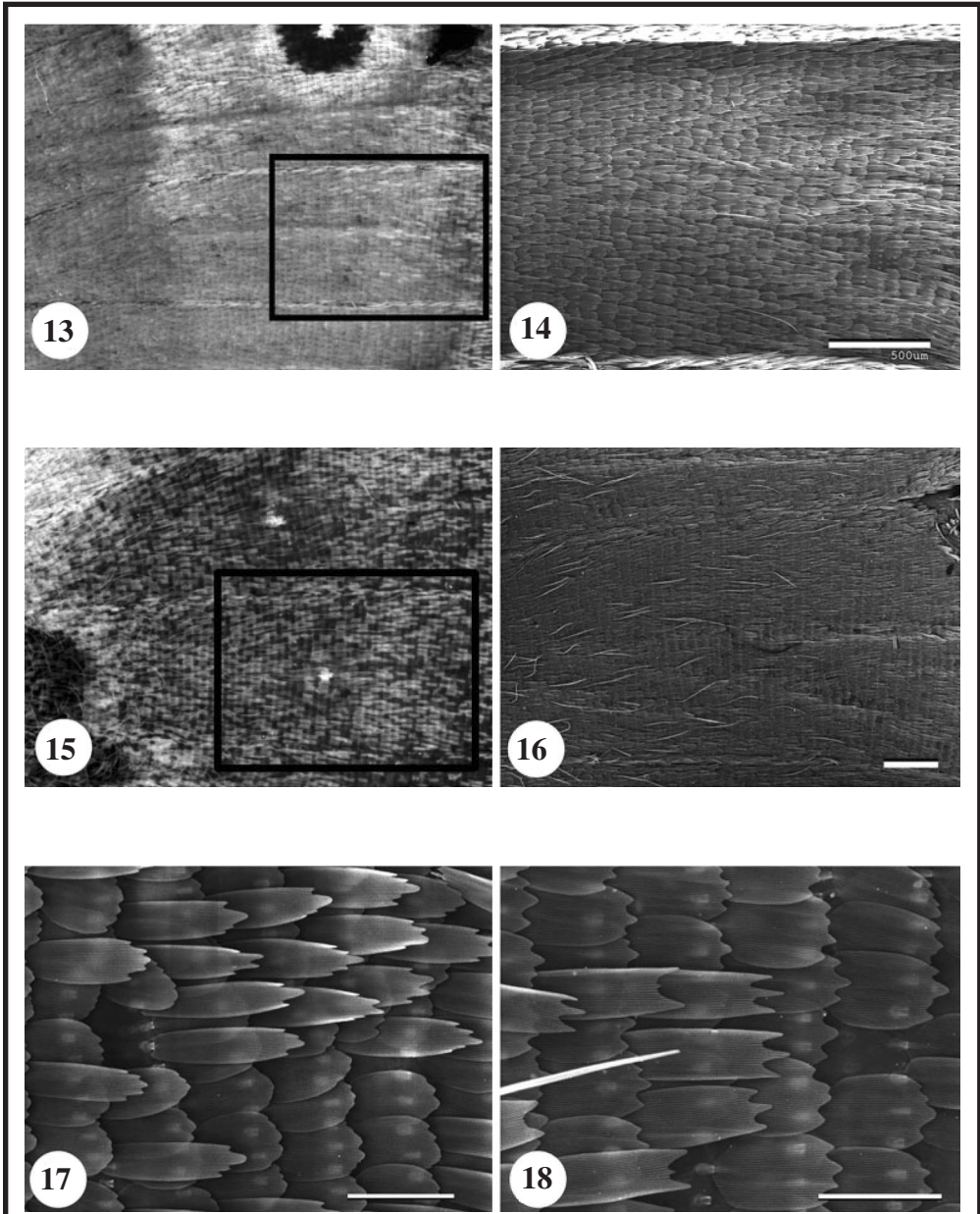
(Recibido para publicación / *Received for publication* 14-VIII-2011)
(Revisado y aceptado / *Revised and accepted* 4-XI-2011)
(Publicado / *Published* 30-IX-2012)



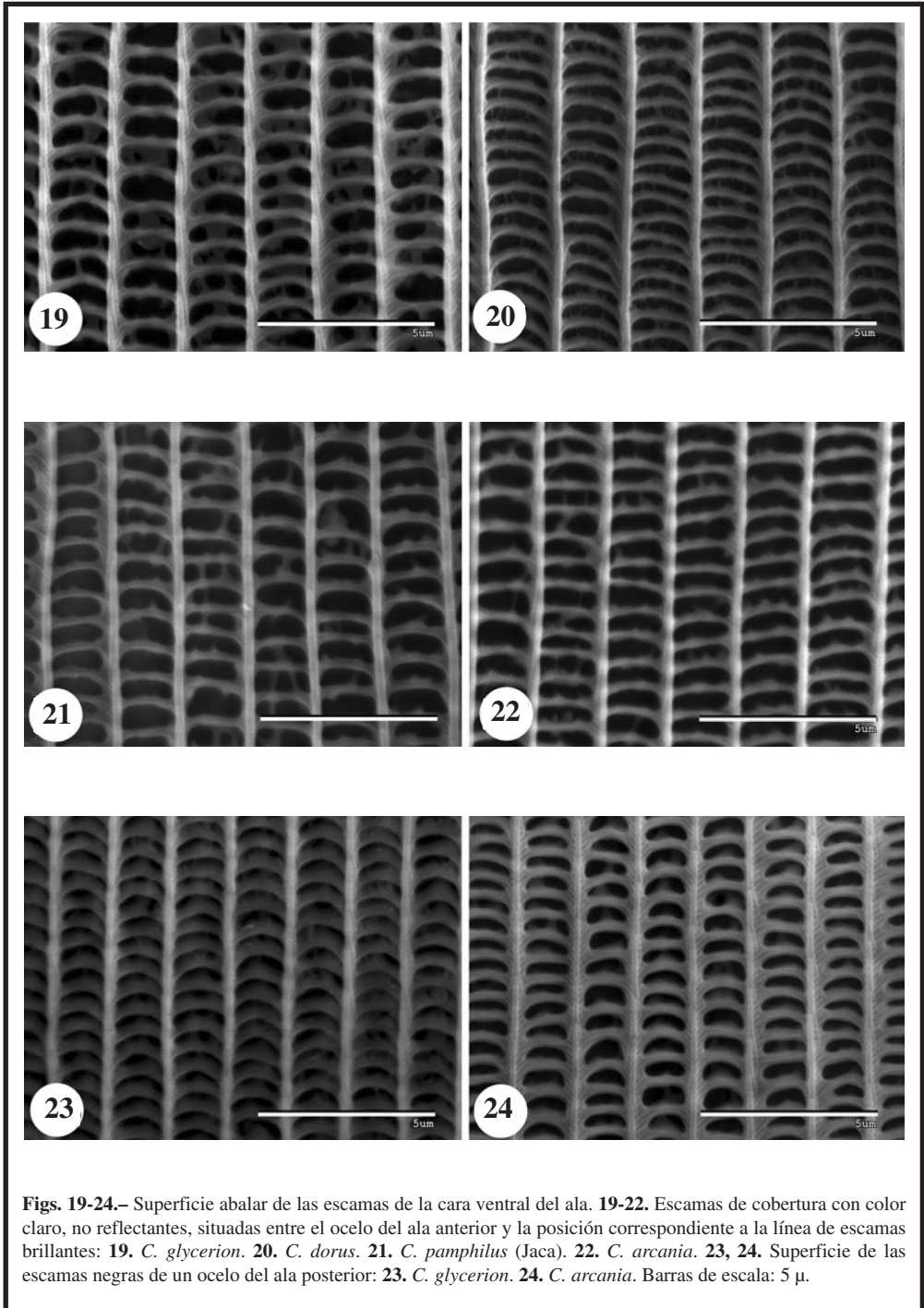
Figs. 1-6.– Detalle del ocelo y de los dibujos premarginales del espacio E3 en la cara ventral del ala posterior de *Coenonympha* spp.; en la columna izquierda (1, 3, 5) se muestran macrofotografías digitales (mediante luz reflejada) en blanco y negro, y en la de la derecha (2, 4, 5) fotografías tomadas con microscopio electrónico de barrido, a aproximadamente igual escala, de los mismos motivos y ejemplares. Las flechas blancas marcan la posición de la fila de escamas con brillo metálico. Barras de escala: 1 mm. 1-2. *C. glycerion*. 3-4. *C. dorus*. 5-6. *C. arcania*.

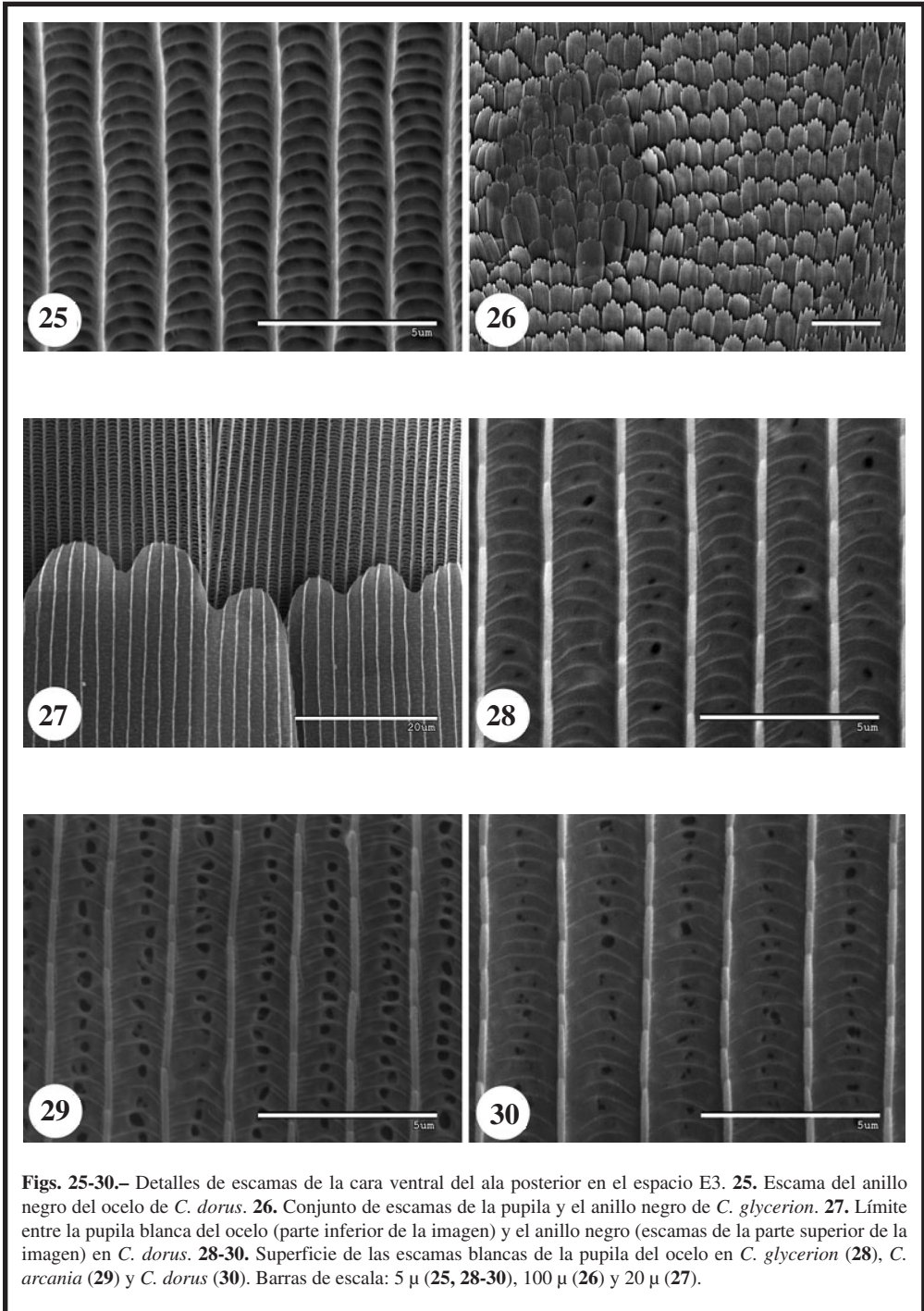


Figs. 7-12.— Macrofotografías digitales (7, 11) y de microscopio electrónico de barrido (8-10, 12) de la superficie ventral del ala anterior (7-9) y posterior (10-12) de *Coenonympha pamphilus lyllus*. 7. Ocelo apical y la línea de escamas con brillo metálico del ala anterior. 8-10. Detalles del área premarginal del espacio E3. 11-12. Mitad postdiscal del ala posterior en los espacios E4 y E5. Barras de escala: 0,5 μ.

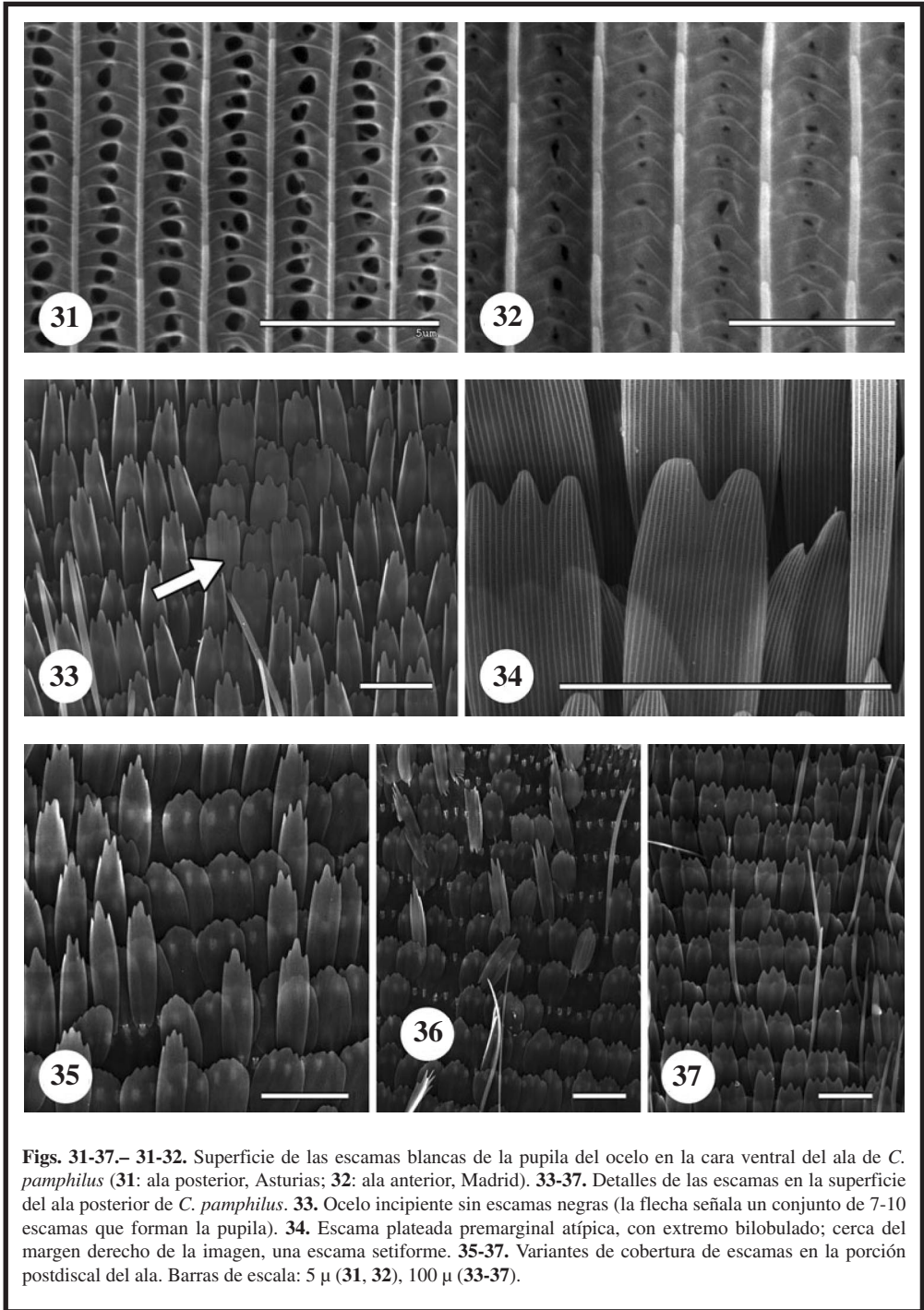


Figs. 13-18.— Macrofotografías digitales (13, 15) y de microscopio electrónico de barrido (14, 16-18) de la cara ventral de las alas de *C. pamphilus* típicas (“no *lyllus*”). 13. Ala anterior. 14. Detalle del espacio recuadrado en 13. 15, 16. Ala posterior (16, detalle del espacio recuadrado en 15). 17. Detalle del área premarginal del espacio E3. 18. Detalle de la pupila blanca del ocelo incipiente del espacio E3. Ejemplares del sur de Suecia, excepto 17 (Asturias). Barra de escala: 0,5 μ (14-16), 100 μ (17, 18).

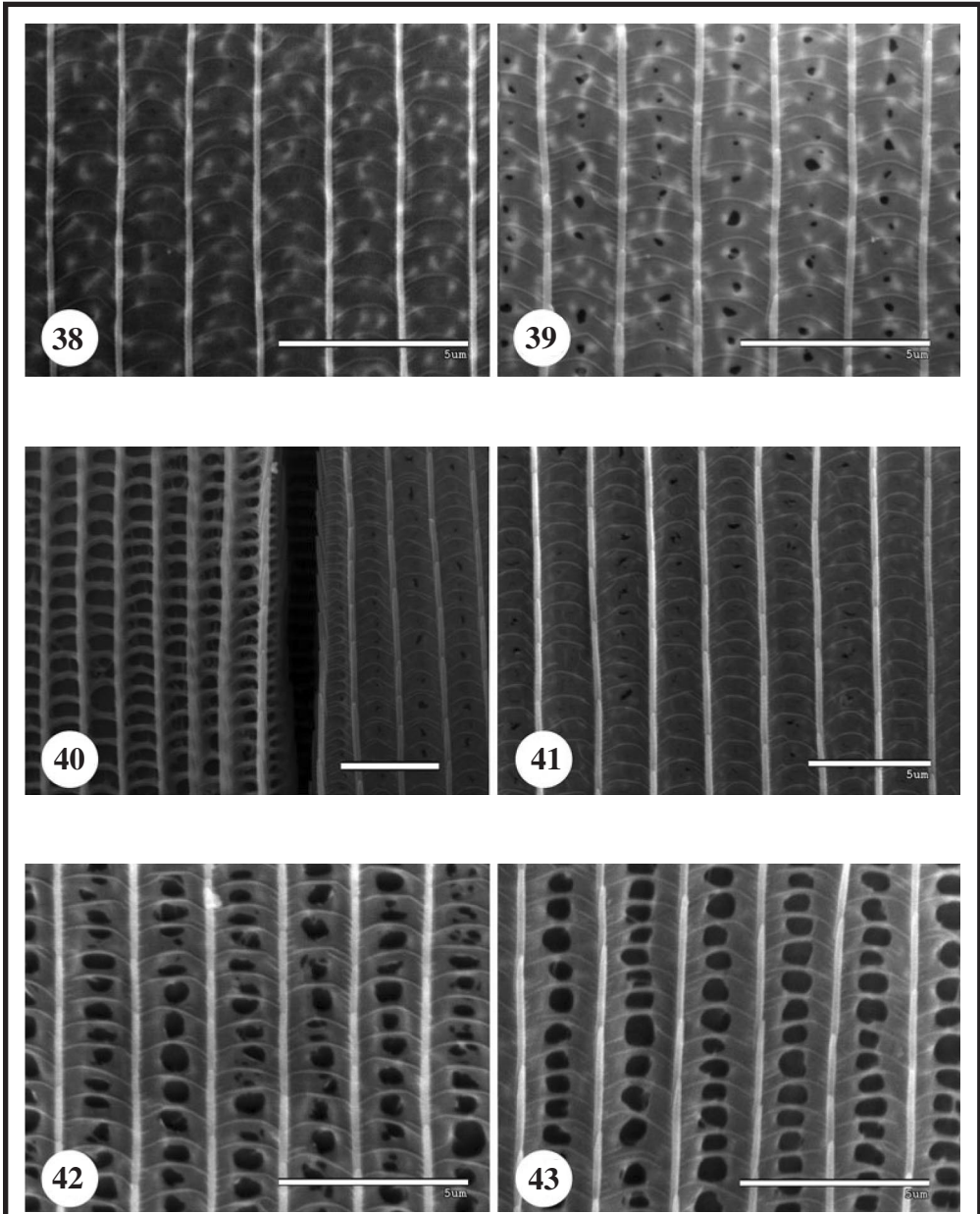




Figs. 25-30.— Detalles de escamas de la cara ventral del ala posterior en el espacio E3. **25.** Escama del anillo negro del ocelo de *C. dorus*. **26.** Conjunto de escamas de la pupila y el anillo negro de *C. glycerion*. **27.** Límite entre la pupila blanca del ocelo (parte inferior de la imagen) y el anillo negro (escamas de la parte superior de la imagen) en *C. dorus*. **28-30.** Superficie de las escamas blancas de la pupila del ocelo en *C. glycerion* (**28**), *C. arcania* (**29**) y *C. dorus* (**30**). Barras de escala: 5 μ (**25**, **28-30**), 100 μ (**26**) y 20 μ (**27**).



Figs. 31-37.— 31-32. Superficie de las escamas blancas de la pupila del ocelo en la cara ventral del ala de *C. pamphilus* (31: ala posterior, Asturias; 32: ala anterior, Madrid). 33-37. Detalles de las escamas en la superficie del ala posterior de *C. pamphilus*. 33. Ocelo incipiente sin escamas negras (la flecha señala un conjunto de 7-10 escamas que forman la pupila). 34. Escama plateada premarginal atípica, con extremo bilobulado; cerca del margen derecho de la imagen, una escama setiforme. 35-37. Variantes de cobertura de escamas en la porción postdiscal del ala. Barras de escala: 5 μ (31, 32), 100 μ (33-37).



Figs. 38-43.— Superficie de las escamas premarginales con brillo metálico. **38.** *C. glycerion*, ala posterior. **39.** *C. arcana*, ala posterior. **40-43.** *C. pamphilus* procedentes de Madrid y Ciudad Real (**40** y **42** ala anterior, **41** y **43** ala posterior; la figura 40 muestra una escama normal a la izquierda y una reflectante a la derecha). Barras de escala: 5 μ .