

Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

TESINA para optar al título de Bióloga

**Fenología, ciclo biológico y variabilidad morfológica de los adultos de
Eunica tatila bellaria (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector del Bosque
Serrano de Córdoba, Argentina**

Tesinista: Fernanda Maité Tuesta Zabala

Firma: 

Directora: Dra. Adriana Inés Zapata

Firma: 

Cátedra de Introducción a la Biología
Departamento de Fisiología
Escuela de Biología
FCEFN- UNC

Febrero 2022

**Fenología, ciclo biológico y variabilidad morfológica de los adultos de
Eunica tatila bellaria (Lepidoptera: Nymphalidae) en un sector del Bosque
Serrano de Córdoba, Argentina**

Tribunal Examinador

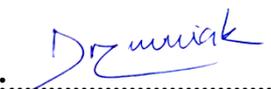
Dr. Walter Ricardo Almirón

Firma: 

Dra. Claudia Rodríguez

Firma: 

Mgtr. Ent. María Eugenia Drewniak

Firma: 

Calificación: 10 (Diez)

Fecha: 26/02/2022

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	4
RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
MATERIAL Y MÉTODOS	9
Área de estudio	9
La planta hospedadora	11
Estudio de la fenología	12
Ciclo biológico.....	13
1) Trabajo de campo	13
2) Trabajo de laboratorio	13
A. Cría de ejemplares	13
B. Descripciones	14
1. De los inmaduros y sus tiempos de desarrollo.....	14
2. De los adultos.....	15
RESULTADOS.....	17
Fenología	17
Descripción de inmaduros y sus tiempos de desarrollo	21
Variabilidad morfológica de adultos	29
DISCUSIÓN	34
CONSIDERACIONES FINALES.....	44
Aporte del trabajo a mi formación profesional.....	45
BIBLIOGRAFÍA	46

AGRADECIMIENTOS

A mi madre, Luisa y a mi padre, Waldir, por su cariño y apoyo incondicional a lo largo de mis estudios, y por ser ambos un excelente ejemplo de profesionalismo y resiliencia. Serán siempre una fuente de inspiración en mi vida. A ellos les dedico este trabajo.

A mi hermana, Celeste, a quien admiro profundamente por su creatividad y sentido del humor. Su amistad, compañía y consejo fueron fundamentales durante mis años como estudiante.

A mi profesora, directora de tesis y ahora amiga, Adriana, que con gran calidez humana me guio durante todo el proceso, facilitando el transporte, materiales, equipo y bibliografía para el presente trabajo, así como su conocimiento excepcional sobre mariposas.

Al Consejo Interuniversitario Nacional por la beca recibida y a la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Córdoba (SeCyt-UNC) por el subsidio a proyectos de investigación Consolidar en el que se incluyó la presente.

Al Dr. José Clavijo-Albertos del Museo de Zoología Agrícola Francisco Yepes (MIZA), Maracay, Venezuela por facilitar bibliografía.

Por último, quiero agradecer a mis profesores y compañeros de la Universidad Nacional de Córdoba, por enseñarme tanto sobre la profesión como sobre la vida, y por haber compartido juntos una maravillosa experiencia universitaria.

RESUMEN

Eunica tatila (Herrich-Schäffer) (Nymphalidae: Biblidinae: Biblidini) es una especie de mariposa diurna neotropical, de la que se reconocen dos subespecies centro-norteamericanas, *E. t. tatila*, *E. t. tatilista* Kaye, y una principalmente sudamericana, *E. t. bellaria* Fruhstorfer, presente en el norte y centro de Argentina. Con respecto a esta última, no existen datos publicados sobre la dinámica poblacional anual más allá de registros aislados de presencia y migración, y son escasos los antecedentes sobre sus estados inmaduros, contándose con reportes de *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L. B. Smith & R. J. Downs como planta hospedadora, y descripciones superficiales de la larva de último estadio y pupa. Los machos de esta subespecie se describen como dorsalmente castaños, con un intenso reflejo azul violáceo en la base de las alas, mientras que existen discrepancias en la descripción de las hembras de acuerdo al autor: totalmente castañas o con un reflejo azul verdoso. La faz ventral, por su parte, se describió con un patrón críptico de diseño, ampliamente variable en las alas posteriores, con ocelos submarginales con pupilas cuyo color sería de utilidad para el reconocimiento de las subespecies. Considerando estos antecedentes, se planteó como objetivo general para el presente trabajo conocer la fenología, el ciclo biológico y la variabilidad morfológica de los adultos de *E. t. bellaria* en un sendero dentro del Bosque Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina, entre noviembre de 2020 y junio de 2021. En 15 días soleados y sin viento, separados por al menos una semana, dos operadores registraron durante tres horas la abundancia relativa de adultos a lo largo del sendero. Además, algunos ejemplares adultos fueron capturados con red entomológica para estudiar su morfología, y los inmaduros encontrados sobre los guindillos fueron recolectados, trasladados y criados individualmente sobre brotes de la misma especie de planta en el laboratorio a fin de describir su ciclo y establecer sus tiempos de desarrollo. La dinámica temporal de los adultos y los tiempos de desarrollo de los inmaduros sugieren que la subespecie es multivoltina. Se confirma a *S. commersoniana* como planta hospedadora en el área de estudio, y se describe la morfología externa y tiempos de desarrollo de sus estados inmaduros, discutiendo sus similitudes y diferencias con los escasos estados inmaduros conocidos de otras especies del género. También se describe la variación morfológica de las alas de los adultos, desestimando parcialmente la descripción de las hembras respecto al color de su faz dorsal, y se describen ocho morfotipos en base a variaciones en el patrón de diseño del ala posterior, a la vez que se pone en duda la utilidad del color del centro de los ocelos como carácter taxonómico.

Palabras clave: fenología, estados inmaduros, polimorfismo, crípsis.

INTRODUCCIÓN

El género *Eunica* Hübner (Nymphalidae: Biblidinae: Biblidini) incluye 40 especies principalmente neotropicales, con la mayor riqueza en la región Andina y la cuenca del Amazonas (Jenkins, 1990; Lamas, 2004). En Argentina, hasta el presente, hay confirmadas cuatro especies de *Eunica* (*E. eburnea* Fruhstorfer, *E. maja maja* (Fabricius), *E. margarita* (Godart) y *E. tatila bellaria* Fruhstorfer) aunque, probablemente, dos más se encuentren en áreas selváticas (*E. caelina caelina* (Godart) y *E. macris macris* (Godart)). En Córdoba sólo dos especies de *Eunica* estarían presentes: *E. m. maja*, de presencia dudosa, y *E. t. bellaria* (Hayward, 1931, 1973; Klimaitis *et al.*, 2018), esta última en ambientes serranos (Volkman & Núñez–Bustos, 2013).

Eunica tatila (Herrich–Schäffer) es una de las especies más extendidas en el género, y de la que se reconocen tres subespecies: *E. t. tatila* que habita entre el sur de Estados Unidos de Norteamérica (Texas) y Costa Rica, *E. t. tatilista* Kaye que habita en Florida y las islas del Caribe, y *E. t. bellaria*, que habita en la mayor parte de Sudamérica, desde Panamá (Jenkins, 1990) (Fig. 1). Los adultos de *E. tatila* se caracterizan por presentar el ápice del ala anterior cóncavo o “recortado” y, dorsalmente, siete puntos blancos en la mitad externa del ala anterior, los que serían relativamente más pequeños y estarían parcialmente oscurecidos en *E. t. bellaria* (Hayward, 1931; Jenkins, 1990). En Argentina, *E. t. bellaria* se distribuye en todas las provincias del norte y centro, hasta los 1200 msnm y, aproximadamente, el paralelo 32° S, excepto en el este, que se extiende por las selvas en galería del Río Uruguay hasta, aproximadamente, el paralelo 34° 26' S (Hayward, 1973; Klimaitis *et al.*, 2018).

A los adultos de *E. t. bellaria* se los menciona como de hábitos posiblemente frugívoros (Hayward, 1931; Silva *et al.*, 2015), sin embargo, también ocasionalmente se los ha registrado libando néctar de *Chromolaena arnottiana* (Griseb.) R.M. King & H. Rob. (Asteraceae) (Malcolm & Slager, 2015) y, en general, poco se conoce sobre las fuentes de nutrientes de los adultos de las especies del género (DeVries, 1986). Por otra parte, se los refiere como ocasionalmente migrantes, con registros en Paysandú, Uruguay, en febrero de 1902 y marzo de 1943 (Williams, 1945), y en Tucumán, Argentina, en diciembre de 1918 (Williams, 1945) y en abril de 2010 (Malcolm & Slager, 2015). Salvo por estas últimas referencias, no hay datos publicados sobre la dinámica poblacional anual de la subespecie, aunque en observaciones realizadas durante los últimos tres años en el bosque serrano, se han registrado adultos desde finales de primavera hasta mediados de otoño (Zapata, com. pers.), en contraposición a la presencia otoñal referida por Volkman & Núñez–Bustos (2013).

A pesar de la amplia distribución de *E. t. bellaria* en Sudamérica, la única especie de planta que se ha reportado como hospedadora es *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L. B. Smith & R. J. Downs (Euphorbiaceae), conocida como “guindillo” (Volkman & Núñez–Bustos, 2013), la que tiene una distribución más restringida (Zuloaga *et al.*, 2008). Del resto de las subespecies de *E. tatila*, sólo de *E. t. tatilista* se conoce como hospedadora a *Gymnanthes lucida* Sw. (Euphorbiaceae) en Florida (Minno *et al.*, 2005), mientras que otras especies de *Eunica* se desarrollan sobre árboles y arbustos de las familias Burseraceae, Euphorbiaceae, Rutaceae, Caryocaraceae, Eleocarpaceae, Clusiaceae y Simaroubaceae (DeVries, 1986; Ackery, 1988; Jenkins, 1990; Beccaloni *et al.*, 2008).

En cuanto a los estados inmaduros de *Eunica*, existen escasas descripciones en la bibliografía: el huevo de *E. alcmena alcmena* (Doubleday) (Nieves–Uribe *et al.*, 2016), el ciclo completo de *E. bechina magnipunctata* Talbot (Oliveira & Freitas, 1991; Freitas & Oliveira, 1992; Nieves–Uribe *et al.*, 2015), la larva de último estadio y pupa de *E. malvina* Bates (Jenkins, 1990; Ríos, 2019), la larva de último estadio y pupa de *E. margarita* (Müller, 1886; Hayward, 1931), la larva de último estadio de *E. clororhoa mira* Godman & Salvin (DeVries, 1987; Jenkins, 1990), el huevo, larva de último estadio y pupa de *E. monima* (Stoll) (DeVries, 1987; Hall *et al.*, 2013; Nieves–Uribe *et al.*, 2015), la distribución de éscolos y espinas dorsales y subdorsales de la larva de último estadio de *E. mygdonia* (Godart) (Jenkins, 1990), parcialmente la larva de último estadio de *E. sophonisba* (Cramer) (Jenkins, 1990), y de *E. tatila* sólo se contaba hasta el presente con las descripciones superficiales de la larva de último estadio, los números de espinas en las hileras dorsales y subdorsales de ésta (subespecie no explicitada), y de la pupa de *E. t. bellaria* (Jenkins, 1990; Volkman & Núñez–Bustos, 2013).

Según Jenkins (1990), los machos de las tres subespecies de *E. tatila* se caracterizan por ser dorsalmente castaños, con un intenso reflejo azul violáceo en la base de las alas, mientras que las hembras serían variables: mientras las de *E. t. tatila* y *E. t. tatilista* presentarían también el área basal con reflejo azul violáceo, las de *E. t. bellaria* serían totalmente castañas. Esta descripción de *E. t. bellaria* es sostenida también por Volkman & Núñez–Bustos (2013) y Klimaitis *et al.* (2018), no así por Hayward (1931), quien indica que las hembras poseen un reflejo azul verdoso en la faz dorsal, por lo que el color o reflejo sería un atributo de escasa utilidad para reconocer los sexos. Estos, además, difícilmente se puedan diferenciar por su longitud del ala anterior, ya que existe una amplia superposición de los rangos de medidas de machos y hembras en las tres subespecies, la que varía entre los 20 y 31 mm (Jenkins, 1990).

Por otra parte, en vista ventral, ambos sexos de *E. tatila* presentan una coloración críptica pardo grisácea (DeVries, 1987), con los mismos puntos blancos de la faz dorsal más

uno en la celda discal del ala anterior, y una hilera de seis o siete ocelos submarginales en el ala posterior (Hayward, 1931; Jenkins, 1990). Según Jenkins (1990), las subespecies presentarían diferencias en el color del centro o pupila de estos ocelos: negro en *E. t. tatilista*, y blanco en *E. t. tatila* y *E. t. bellaria*, característica considerada también por Cavanzón–Medrano *et al.*, (2016) en el estudio de *E. tatila* en Yucatán, México. Adicionalmente a los ocelos, la faz ventral del ala posterior presenta un patrón de diseño ampliamente variable (Jenkins 1990, Volkmann & Núñez–Bustos 2013, Klimaitis *et al.*, 2018), tanto, que ha sido posible caracterizar 12 morfotipos diferentes de *E. tatila* (Cavanzón–Medrano *et al.*, 2016).



Figura 1. Mapa de distribución de las tres subespecies de *Eunica tatila*. Amarillo: *Eunica tatila tatila*; azul: *Eunica tatila tatilista*; verde: *Eunica tatila bellaria*. Modificado de Cavanzón–Medrano 2016, de acuerdo a Jenkins (1990) y Klimaitis *et al.* (2018), usando ArcView GIS 3.2.

Integrante habitual de la lepidopterofauna serrana de Córdoba (Villafañe *et al.*, 2009; Volkman & Núñez-Bustos, 2013; Drewniak *et al.*, 2016) y con escasa información biológica disponible según los antecedentes expuestos, se propuso como **OBJETIVO GENERAL** para el presente trabajo conocer la fenología, el ciclo biológico y la variabilidad morfológica de los adultos de *Eunica tatila bellaria* en un sector de Bosque Serrano próximo al barrio El Diquecito de la localidad de La Calera, en Córdoba, Argentina, durante el ciclo primavera-otoño 2020-2021. En este marco, los **OBJETIVOS ESPECÍFICOS** formulados fueron:

- 1) Describir la fenología de los adultos de la subespecie en el área de estudio.
- 2) Describir los estados inmaduros y establecer sus tiempos de desarrollo en laboratorio.
- 3) Estudiar la variabilidad de la longitud del ala anterior, coloración y patrón de diseño de las alas de los adultos provenientes del área de estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en las proximidades del barrio El Diquecito de la localidad de La Calera, a 530 msnm, ubicada dentro de la Reserva Hídrica y Recreativa Natural Bamba, creada en 2001 por la ordenanza municipal 059 de La Calera (sin reglamentar), y a la que se accede por la ruta provincial E55 en el Km 12 (Fig. 2). La localidad de La Calera pertenece al Departamento Colón de la Provincia de Córdoba, Argentina, y se encuentra emplazada entre las coordenadas 31° 20' 44" latitud sur, y 64° 20' 18" longitud oeste, entre el faldeo oriental de las Sierras Chicas y la llanura pampeana (Fernández & Martínez, 2019). De acuerdo con Cabrera (1976) el territorio forma parte del Distrito del Chaco Serrano, donde entre los 500 y 1300 msnm y, principalmente, en valles, quebradas y laderas escarpadas, se desarrolla el Bosque Serrano, caracterizado por la dominancia de *Schinopsis marginata* Engl. “orco-quebracho” (Anacardiaceae), junto con *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. “molle de beber” (Anacardiaceae) y *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook. f. et Arn “coco” (Rutaceae) (Giorgis *et al.*, 2011). Según Capitanelli (1979), el tipo climático es semi-húmedo, con tendencia a semi-seco, con precipitación media anual de 700 a 800 mm. En la zona el invierno térmico abarca de mayo a mediados de agosto y no habría verano térmico, sino una estación intermedia entre septiembre y abril (Capitanelli, 1979). Las precipitaciones se concentran entre mediados de septiembre y mediados de marzo, y los suelos se saturan de agua entre septiembre y diciembre (Capitanelli, 1979). La temperatura media anual es de 17,5°C, con una máxima media anual de 23,8°C y una mínima media anual de 12,1°C. (<https://es.weatherspark.com>). En

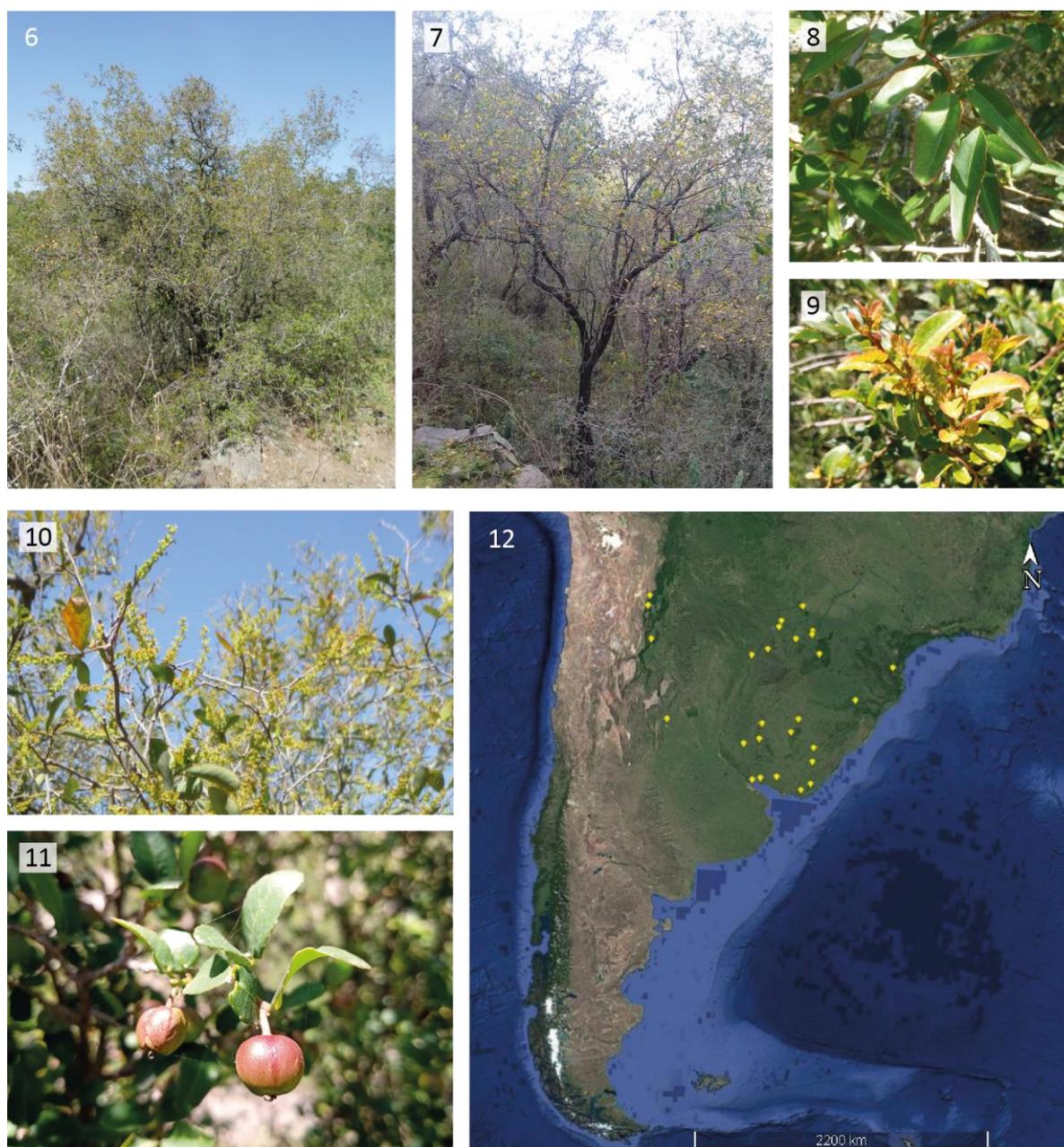
esta zona, en las márgenes del Río Suquía y arroyos tributarios, se encuentran numerosos ejemplares de *S. commersoniana* o guindillo, y se han observado ejemplares de *E. t. bellaria* en repetidas oportunidades (Zapata, com. pers.). Después de evaluar diferentes alternativas, se fijó un recorrido de 1500 m por un sendero preexistente, donde se encuentran numerosas plantas de guindillo (Figs. 2–5).



Figuras 2–5. Área de estudio. **2.** Mapa con ubicación del sendero. **3.** Ingreso al sendero en diciembre de 2020. **4.** Aspecto de un sector del sendero en febrero de 2021. **5.** Aspecto de un sector del sendero en mayo de 2021.

La planta hospedadora

Sebastiania commersoniana es un arbolito nativo del Cono Sur de Sudamérica, excepto Chile. Se lo encuentra en los estados del sur de Brasil, sureste de Paraguay, Uruguay y, en Argentina, en Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy, Misiones, Salta y Tucumán (Zuloaga *et al.*, 2019) (Figs. 6–12). En Córdoba se encuentra en formaciones boscosas del Chaco Serrano, asociado a cursos de agua y fue propuesto como árbol pionero (Demaio *et al.* 2002; Piaggio & Delfino 2009).



Figuras 6–12. *Sebastiania commersoniana*. **6 y 7:** porte del arbolito; **8:** hojas; **9:** brotes tiernos; **10:** inflorescencia; **11:** fruto; **12:** distribución en el Cono Sur de Sudamérica (según Zuloaga *et al.*, 2019, con Google Earth pro ver. 7.3.4.8248).

Estudio de la fenología

A partir del 13 de noviembre de 2020 (cuando fue posible circular entre departamentos por restricciones de la pandemia) en días despejados, de poco viento, y entre las 9 y las 15 horas, condiciones adecuadas para la actividad de los adultos de *Eunica* según Jenkins (1990), dos operadores recorrieron el sendero durante tres horas. En cada recorrido se registró el número de ejemplares avistados por ambos operadores durante las tres horas (abundancia relativa, Vargas–Fernández *et al.*, 1996). Cada punto de registro se dejó marcado con un hilo de color sobre las plantas próximas (Fig. 13) y durante el retorno, se capturaron algunos de los ejemplares con red entomológica (Fig. 14), acción que no siempre resultó efectiva por su comportamiento evasivo y vuelo rápido y errático. Al tratarse de una especie territorial (Jenkins, 1990; Tuesta–Zabala, obs. pers.), la probabilidad de registrar por duplicado el mismo ejemplar en dos sitios es muy baja. En los primeros muestreos se intentó utilizar un cebo de banana con azúcar fermentada por 24 hs para atraer ejemplares (Vargas–Zapata *et al.*, 2014) (Fig. 15), pero dado el escaso éxito observado (un ejemplar en dos fechas de muestreo, a pesar de observarse otros ejemplares en áreas cercanas) y la imposibilidad de dejar trampas tipo Van Someren–Rydon (Winter Jr., 2000) por el tránsito habitual de animales (caballos, cabras) y lugareños del área, se decidió no continuar con la práctica en los muestreos siguientes. Los muestreos se realizaron hasta el 3 de junio de 2021, cuando dejaron de registrarse adultos. En el período mencionado se realizaron 15 muestreos, separados por un mínimo de siete y un máximo de 22 días.

La descripción gráfica de la fenología, definida como la distribución temporal de la especie (Wolda, 1988), se realizó en base a los datos de abundancia relativa. La descripción está acompañada con valores de temperaturas y precipitaciones medidas en las estaciones meteorológicas instaladas en Escuela Voler Parapente – ICORDOBA22 y el barrio cerrado La Cuesta – ICOLND27 (La Calera) (<https://www.wunderground.com/>), o, en su defecto, de la Escuela de Aviación Militar (EAM) (Córdoba) (<https://www.smn.gob.ar/>). A fin de explorar posibles asociaciones entre los valores de abundancia de los adultos y las variables climáticas mencionadas, se realizaron análisis de correlación simple (Sokal & Rohlf, 1979) en InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016).

Ciclo biológico

1) Trabajo de campo

Durante los recorridos de retorno por el sendero, se revisaron los brotes (Fig. 9) de ramas bajas o ejemplares arbustivos de guindillo en busca de huevos a fin de registrar su presencia y obtener el material necesario para realizar la cría de los inmaduros (Freitas & Oliveira, 1992). Cuando huevos o larvas fueron encontrados, se cortaron los brotes y hojas con ellos, se los dispuso en recipientes individuales rotulados por fecha y se trasladaron al laboratorio para su seguimiento (Figs. 16 y 17). En seis muestreos se utilizó, además, el método de vareo para la obtención de larvas (Winter Jr., 2000), pero no se registró ningún caso positivo.

2) Trabajo de laboratorio

A. Cría de ejemplares

Los ejemplares inmaduros recolectados fueron trasladados a un laboratorio en la ciudad de Córdoba, en barrio Cárcano de Horizonte, donde se mantuvieron en condiciones seminaturales de luz y temperatura. Durante todo el desarrollo se registró la temperatura media diaria con un termómetro digital (termohigrómetro de máximas y mínimas TFA).

Los huevos fueron medidos en diámetro y altura (en mm) con un microscopio estereoscópico con ocular micrométrico (Zeiss Stemi 508) ($n = 3$), fotografiados (Axiocam ERc5S) y mantenidos en recipientes individuales hasta el nacimiento de las orugas. Las mismas se acomodaron sobre un brote tierno de guindillo, el que fue renovado y el recipiente higienizado cada uno o dos días, según necesidad. Se registró fotográficamente su evolución (Axiocam ERc5S o Nikon 5100, objetivo 18–55, según tamaño) y de cada larva se midió su longitud (en mm) con ocular micrométrico (primer estadio) o regla (estadios siguientes) cuando se fijó a una superficie para mudar (Fig. 18). De las cápsulas cefálicas que fueron retiradas del recipiente de cría con pincel y conservadas en seco en tubos Eppendorf, se tomaron medidas del ancho máximo (a la altura de los stemmata, Freitas & Oliveira, 1992) y longitud de los cuernos (en mm) a partir de imágenes digitales (Axiocam ERc5S) con el programa ImageJ vers. 1.53 (Schneider *et al.*, 2012) ($n = 3$ por estadio). Las pupas, medidas en largo (vista lateral) y diámetro a la altura del mesotórax (vista ventral) (en mm) con regla, fueron mantenidas en los mismos recipientes individuales ya que el espacio era suficiente para que el adulto extendiera las alas. Los adultos emergidos fueron sacrificados por congelación una vez extendidas completamente las alas, conservados en freezer, preparados según técnicas usuales

(Winter Jr., 2000; Andrade-C *et al.*, 2013) (Fig. 19) y depositados en cajas entomológicas (Fig. 20). Cinco larvas de primer estadio fueron sacrificadas en agua hirviendo y conservadas en etanol 80% a fin de disponer de material para las descripciones de quetotaxia (Winter Jr., 2000).

B. Descripciones.

1. De los inmaduros y sus tiempos de desarrollo

El rango en días de tiempo total de desarrollo se obtuvo a partir del seguimiento de individuos criados desde el huevo hasta la emergencia de los adultos. Con el total de individuos criados se calculó el promedio de las dimensiones (en mm) y del tiempo de desarrollo (en días) de cada estado y estadio. Como el seguimiento se realizó a partir de huevos y de individuos de distintos estadios larvales recolectados en el campo, el número de individuos (n) considerado en cada uno fue variable. Además, se calculó el tiempo promedio total de desarrollo como la suma de los tiempos promedio de desarrollo teniendo en cuenta todos los seguimientos, y el desvío estándar como el promedio de los desvíos de cada estado/estadio ponderado por el n correspondiente.

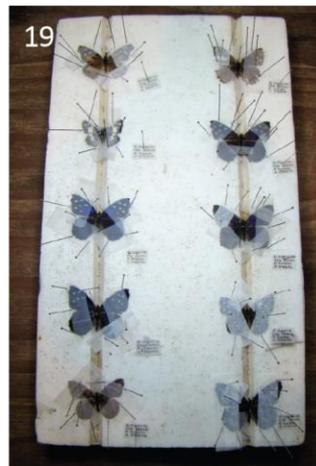
La descripción de la morfología del huevo se realizó a partir de las imágenes tomadas de huevos silvestres. La nomenclatura coriónica utilizada y esquemas de simetría se realizaron siguiendo a Llorente–Bousquets & Castro–Gerardino (2007), Nieves–Uribe *et al.* (2015, 2016).

Los patrones de coloración de las larvas y las pupas se describieron a partir del material fresco y las imágenes siguiendo a Mosher (1916) y Freitas & Oliveira (1992). La quetotaxia (distribución de cerdas primarias) de las larvas del primer estadio y la distribución de éscolos (elevaciones esclerosadas simples que soportan cerdas o ramificaciones espinosas) del quinto estadio, se realizaron a partir del material conservado siguiendo a Stehr (1987) y Freitas & Oliveira (1992).

Se representó la tasa de crecimiento del diámetro de la cápsula y cuernos cefálicos a través de los estadios larvales, estructuras esclerosadas que no varían con el número de días en el estadio ni con estado de turgencia corporal (Scoble, 1992), mediante una regresión lineal. Se compararon las medidas corporales de las pupas de ambos sexos (establecidos después de la emergencia) mediante pruebas Mann–Whitney–Wilcoxon (Sokal & Rohlf, 1979). Los análisis estadísticos fueron realizados en InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016).

2. De los adultos

En cada visita al área natural, se capturaron con red hasta diez ejemplares para el estudio de variabilidad morfológica. Dichos ejemplares fueron sacrificados in situ por compresión del tórax con los dedos, conservados en sobres de papel manteca rotulados por fecha y almacenados en freezer hasta su preparación y disposición como se describió en apartado anterior con los emergidos en laboratorio. Una vez preparado, cada ejemplar silvestre, así como los emergidos en laboratorio, fueron fotografiados con una cámara digital (Xiaomi Poco M3) en vista dorsal y ventral y luego fueron sexados mediante la inspección de la terminalia bajo estereomicroscopio (Zeiss Stemi 508), diferenciando a los machos por la presencia del hipandrio, una modificación del octavo esternito, considerado un carácter autapomórfico de Biblidinae (Leite *et al.*, 2017). La longitud del ala anterior izquierda de cada ejemplar, desde su inserción al cuerpo hasta el ápice, fue medida a partir de las fotografías digitales con el programa ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). La nomenclatura de las nervaduras alares utilizada es la propuesta por Scoble (1992). La longitud del ala anterior de los adultos fue comparada entre sexos y entre orígenes (silvestres o criados en laboratorio) mediante pruebas Mann–Whitney–Wilcoxon (W) (Sokal & Rohlf, 1979). Los análisis estadísticos fueron realizados en InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2016). La descripción de la variación morfológica de la faz ventral del ala posterior siguió a lo propuesto por Cavanzón–Medrano *et al.* (2016).



Figuras 13–20. Métodos empleados para el estudio de *E. t. bellaria*. **13:** hilo para señalar presencia de ejemplares adultos en el sendero; **14:** captura de ejemplares adultos mediante el uso de red entomológica; **15:** adulto libando cebo de fruta fermentada; **16 y 17:** recipiente para la cría de inmaduros; **18:** medición de ejemplar inmaduro (4^{to} estadio); **19:** ejemplares adultos en preparación; **20:** adultos resguardados en cajas entomológicas.

RESULTADOS

De los muestreos realizados, en el primero y en el último no se encontraron ejemplares adultos. Cuando estuvieron presentes, mostraron un comportamiento territorial caracterizado por vuelos rápidos y erráticos, con repetidos retornos a los mismos puntos de percha o descanso. Sólo en un par de ocasiones se observaron adultos libando sobre suelo húmedo de un arroyo temporal, y sólo un individuo muy desgastado fue atraído y desenrolló su espiritrompa sobre el cebo de banana fermentada ofrecida (Fig 15). Huevos y larvas sólo fueron observados en el campo a partir de marzo, a pesar de haberse realizado registro de brotes tiernos durante todo el período de estudio y vareo de ramas en distintas ocasiones. Los tiempos de desarrollo de estados inmaduros que se informan corresponden, por lo tanto, al otoño. Como resultado de las observaciones, sólo se registraron unos pocos ejemplares de hormigas en una oportunidad y éstas no se encontraban interactuando con los inmaduros. Adultos capturados, confinados en jaulas y a los que se les ofreció una solución de sacarosa en agua al 10% (Winter Jr., 2000), sobrevivieron sólo un par de días y no ovipusieron.

Fenología

En los 15 muestreos realizados entre el 11 de noviembre de 2020 y el 3 de junio de 2021 se registraron 131 ejemplares adultos de *E. t. bellaria* (Figs. 21–26). La distribución temporal de los adultos observados, junto con los valores de las variables climáticas de temperatura en los días de muestreo y precipitación acumulada entre muestreos se muestran en la Fig. 27. En la misma se observan tres incrementos de abundancia de adultos. El primero entre diciembre de 2020, con el registro del primer individuo, y el 7 de enero de 2021, cuando se registró el máximo de 24 individuos. El segundo en febrero, con un máximo de 17 individuos el día 26. El último ocurrió entre fines de marzo y el 17 de abril, con un máximo de 17 individuos avistados. A partir de junio no se observaron individuos. Entre cada máximo de abundancia pasaron 50 y 45 días respectivamente. La abundancia relativa no estuvo correlacionada con las variables climáticas diarias de temperatura máxima, promedio, y mínima ni con la precipitación acumulada entre muestreos (Tabla 1). Sin embargo, al observarse en el gráfico cierta correspondencia de los valores de abundancia y las precipitaciones acumuladas, se exploró la posible existencia de correlación de la abundancia con precipitaciones acumuladas entre 25 y 50 días previos a cada fecha de muestreo, límites establecidos en correspondencia con los datos bionómicos (tiempos de desarrollo obtenidos en la sección siguiente) y fenológicos (picos de abundancia). En estos análisis todas las

correlaciones fueron estadísticamente significativas, y la más elevada correspondió a las precipitaciones acumuladas en los 27 días previos a cada muestreo (Tabla 2; Fig. 28).

Tabla 1. Análisis de correlación entre la abundancia relativa de adultos de *E. tatila bellaria* observada en el área de estudio y condiciones meteorológicas. *r*: coeficiente de correlación de Pearson; *p*: valor de probabilidad asociada.

	r	p
Temperatura máxima	0,24	0,3807
Temperatura media	0,16	0,5752
Temperatura mínima	-0,04	0,8796
Precip. Acum. entre muestreos	0,48	0,0724

Tabla 2. Correlaciones entre la abundancia relativa de adultos de *E. tatila bellaria* observada en el área de estudio y precipitaciones acumuladas entre 25 y 50 días previos a la fecha de muestreo. *r*: coeficiente de correlación de Pearson; *p*: valor de probabilidad asociada; * valor estadísticamente significativo. Negritas: valor de correlación más elevado.

Días de acumulación previo al muestreo	r	p
25	0,65	0,008*
26	0,67	0,006*
27	0,83	0,0001*
28	0,82	0,0002*
29	0,81	0,0002*
30	0,82	0,0002*
31	0,81	0,0002*
32	0,75	0,001*
33	0,76	0,001*
34	0,74	0,001*
35	0,74	0,001*
36	0,77	0,0008*
37	0,76	0,001*
38	0,77	0,0007*
39	0,80	0,0004*
40	0,80	0,0003*
41	0,78	0,0006*
42	0,77	0,0008*
43	0,79	0,0005*
44	0,79	0,0005*
45	0,78	0,0006*
46	0,77	0,0007*
47	0,77	0,0009*
48	0,78	0,0006*
49	0,78	0,0006*
50	0,78	0,0006*



Figuras 21–26. Adultos de *Eunica tatila bellaria* avistados en el sendero del área de estudio. **21–24. Ejemplares posados en vegetación.** 21: ejemplar emergido recientemente, con alas poco gastadas. 22: ejemplar muy desgastado. 23–24. ejemplares mimetizados con la corteza de un tronco. **25–26. Ejemplar asoleándose sobre suelo arenoso.** 25: asoleándose; 26: con alas plegadas.

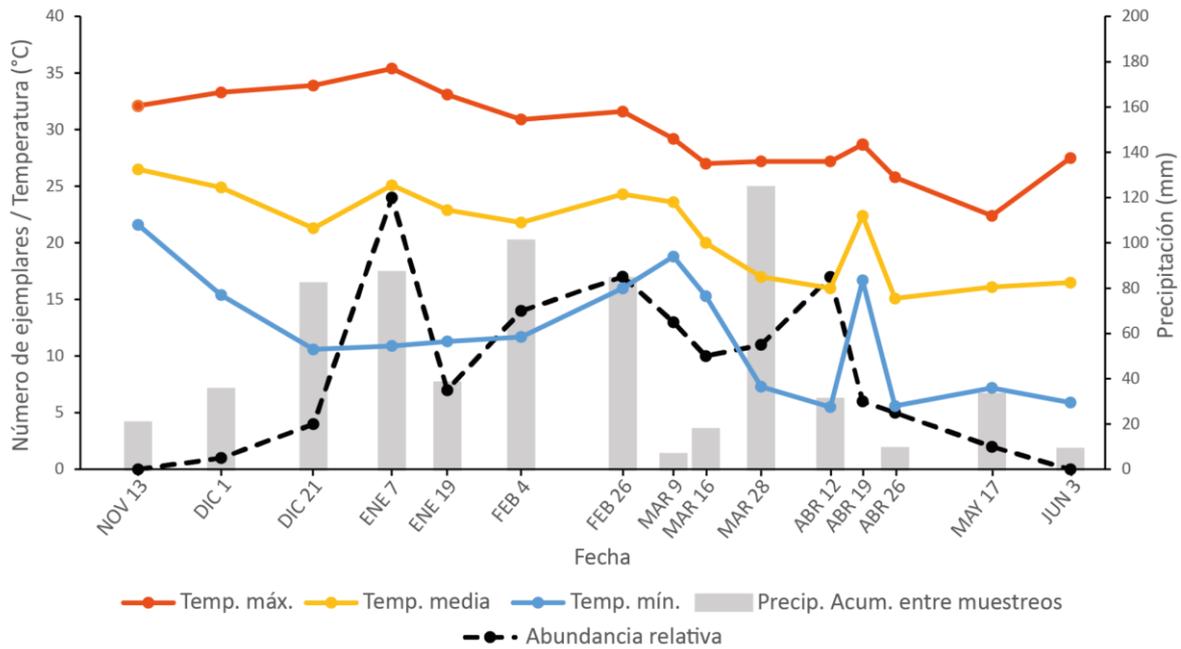


Figura 27. Abundancia relativa de adultos de *Eunica tatila bellaria* entre noviembre 2020 y junio 2021 en el área de estudio y variables meteorológicas provenientes de estaciones próximas: temperatura máxima, media y mínima diaria correspondiente a las fechas de muestreo y precipitación acumulada entre fechas de muestreo.

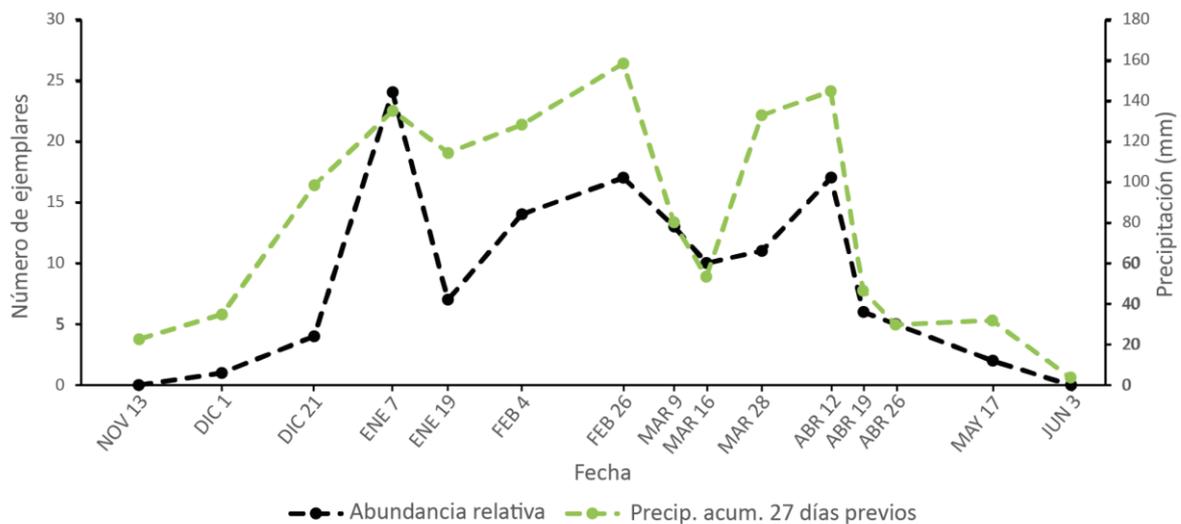


Figura 28. Abundancia relativa de ejemplares adultos de *Eunica tatila bellaria* entre noviembre 2020 y junio 2021 en el área de estudio y precipitación acumulada 27 días previos a cada fecha de muestreo.

Descripción de inmaduros y sus tiempos de desarrollo

Huevo (Figs. 29–33). Forma entre semioblarga y cónica, base levemente convexa, ápice truncado. Color blanco amarillento inicialmente, se vuelve amarillo claro en poco tiempo y se oscurece a medida que avanza el desarrollo. Ornamentación del corion: desde la base se extienden regularmente 12 ejes longitudinales y aproximadamente 20 costillas transversales, que en el ápice se desordenan formando el relieve micropilar. Dos tipos de ejes longitudinales se alternan pudiendo ser: ejes largos (L) con crestas poco desarrolladas que alcanzan la zona perimicropilar, o ejes cortos (C) sin cresta, que al ser interrumpidos por varias costillas llegan al ápice pero no hasta la zona perimicropilar. La sucesión de estos ejes es variable: se observaron huevos con simetría bilateral, con fórmula LCLCCLCCLC (Fig. 30), y otros con simetría radial, con fórmula LLCLLCLLCLL (Fig. 31). Dimensiones: altura $\bar{x} = 0,69 \pm 0,06$ mm, diámetro de la base $\bar{x} = 0,50 \pm 0,08$ mm, diámetro del ápice $\bar{x} = 0,32 \pm 0,04$ mm ($n = 3$). En general, los huevos se encontraron puestos de forma solitaria (Fig. 32) principalmente sobre yemas, aunque también se encontraron algunos en tallos y hojas jóvenes de brotes tiernos. En pocas ocasiones se observaron huevos agrupados o superpuestos (Fig. 33) en brotes muy tiernos.

Larva de primer estadio (Figs. 34–38). Cilíndrica; cabeza castaña translúcida. Cuerpo amarillo translúcido; patas torácicas y espuripedios del mismo color del cuerpo, con 12–14 ganchitos castaños, uniseriales, de disposición circular y longitud no uniforme, más cortos los mesales; espiráculos circulares castaños. Longitud máxima 4 mm ($\bar{x} = 3,17 \pm 0,52$ mm; $n = 6$); diámetro mayor de la cabeza $\bar{x} = 0,33 \pm 0,01$ mm ($n = 3$), sin cuernos. La larva solitaria se alimenta de hojas jóvenes de guindillo y construye una cadena o percha de seda y pellets fecales en el margen de la hoja, donde reposa cuando no se alimenta (Figs. 36–37). El cuerpo presenta cerdas primarias y la quetotaxia se ilustra en la figura 38.

Larva de segundo estadio (Fig. 39–42). Cabeza negra con numerosas espinas y un par de cuernos divergentes, cortos, gruesos, de ápice romo. Cuerpo amarillo con numerosos puntos o círculos blanquecinos pequeños dispersos, algunos de ellos conformando una franja subespiracular discontinua, desarrolla éscolos secundarios amarillentos y cortos; patas torácicas y espuripedios castaños, espiráculos circulares castaños. Longitud máxima 7 mm ($\bar{x} = 5,43 \pm 1,27$ mm; $n = 7$); diámetro mayor de la cabeza $\bar{x} = 0,49 \pm 0,04$ mm ($n = 3$); longitud de los cuernos $\bar{x} = 0,23 \pm 0,01$ mm ($n = 3$). Este estadio continúa construyendo cadenas de seda y pellets fecales (Fig. 41–42).

Larva de tercer estadio (Fig. 43–44). Cabeza negra, frente con una mancha central verdosa, dos cuernos oscuros, generalmente con una franja blanca subterminal, largos, divergentes, armados con espinas notorias en la mitad proximal, que rematan en una protuberancia con espinas cortas. Cuerpo castaño claro con los círculos o puntos blancos más evidentes, segmentos con éscolos negros y una franja subspiracular blanca difusa; patas torácicas negras, espuripedios con base del mismo color del cuerpo y planta negra, espiráculos circulares castaños. Longitud máxima 9 mm ($\bar{x} = 8 \pm 1,22$ mm; n = 5); diámetro mayor de la cabeza $\bar{x} = 0,79 \pm 0,04$ mm (n = 3); longitud de los cuernos $\bar{x} = 1,12 \pm 0,15$ mm (n = 3).

Larva de cuarto estadio (Fig. 45–46). Cabeza como en el estadio anterior, pero la frente con una región verde clara más amplia en la parte central y los cuernos de mayor longitud en relación al diámetro de la cabeza. Cuerpo castaño oscuro moteado de blanco, con éscolos más desarrollados que en el estadio previo, una línea dorsal, otra espiracular y una franja subspiracular blancas, éscolos negros excepto cuando se encontraron sobre la franja subspiracular; patas torácicas, espuripedios y espiráculos como en el estadio anterior. Longitud máxima 16 mm ($\bar{x} = 14,18 \pm 0,98$ mm; n = 11); diámetro mayor de la cabeza $\bar{x} = 1,26 \pm 0,06$ mm (n = 3); longitud de los cuernos $\bar{x} = 2,28 \pm 0,07$ mm (n = 3).

Larva de quinto estadio (Figs. 47–52). Cabeza como en el estadio anterior, aunque más clara, frente generalmente completamente verde y cuernos sin franja subterminal blanca. Región dorsal y lateral del cuerpo castaño oscuro, moteado de blanco, con éscolos negros, presenta una línea dorsal blanca y una franja lateral también blanca en la que se encuentran los espiráculos castaños y ovalados; región ventral, patas torácicas, éscolos ventrales y espuripedios verdes. Cuerpo con éscolos dispuestos en hileras longitudinales: una dorsal impar y el resto una por lado: subdorsal, lateral (supraespiracular), subventral (subspiraculares), y ventral. La posición de los éscolos en los segmentos corporales varía: los dorsales pueden ubicarse en la parte anterior (A1–A6) o en la parte posterior del segmento (A7–A8). En el resto de hileras, los éscolos se ubican en la zona media, ya sea ligeramente hacia anterior, posterior, o alineados respecto al espiráculo. El número de espinas en los éscolos es variable (Fig. 49). Hacia el final del estadio se observa un drástico cambio en la coloración: 1–3 días antes de pupar el cuerpo se vuelve completamente verde ($\bar{x} = 1,88 \pm 0,83$ días, n = 8) con una gran reducción del tamaño de los éscolos, aunque conserva los puntos y la franja lateral blancos, los espiráculos se tornan más amarillos (Figs. 50–51). Finalmente teje un amplio parche de seda sobre el que se fija con los espuripedios anales y la prepupa asume una posición en “J” (Fig.

52). Longitud máxima 24 mm ($\bar{x} = 20,67 \pm 3,39$, $n = 9$); diámetro mayor de la cabeza $\bar{x} = 1,86 \pm 0,14$ mm ($n = 4$); longitud de los cuernos $\bar{x} = 3,08 \pm 0,35$ mm ($n = 5$).

La tasa de crecimiento del diámetro de la cabeza y los cuernos cefálicos a través de los diferentes estadios larvales siguen un patrón lineal pero con pendientes muy diferentes, diámetro cefálico: $y = -0,178 + 0,37x$, $R^2 = 0,95$; longitud de los cuernos: $y = -1,15 + 0,836x$, $R^2 = 0,94$. Estas relaciones se ilustran en las figuras 53–54.

Pupa (Figs. 55–62). Adéctica y obtecta. Forma general cónica alargada (Figs. 55–57, 57–61). Región cefálica con dos estructuras cónicas cortas que se proyectan desde el vértex (Fig. 58), ceratotecas desde la frente hasta casi hasta el extremo caudal de las pterotecas (Figs. 56 y 60), ojos ovales laterales, con la porción anterior vítrea y la posterior rugosa, fosetas tentoriales visibles (Fig. 58), palpos labiales no visibles, gáleas centrales que superan el ápice de las ceratotecas (Figs. 56 y 60); protórax subtriangular con región proximal redondeada, mesotórax proyectado dorsalmente en la línea media, metatórax con márgenes anterior y posterior redondeados, y proyectados mesalmente hacia anterior y posterior respectivamente (Figs. 55 y 59), podotecas pro y mesotorácicas visibles, pterotecas llegan hasta el margen posterior de A4 (Figs. 61), línea de ecdisis pálida muy conspicua, tanto en el mesotórax como el metatórax (Fig. 57); abdomen de forma cónica, espiráculos visibles dorsalmente en A2–A3, y lateralmente en A4–A8, segmentos A4–A7 móviles, hendiduras genitales en A8–A9 difícilmente distinguibles, A10 con dos protuberancias alargadas rugosas a ambos lados de la hendidura anal (Fig. 62); cremáster ligeramente bilobado, proyectado hacia ventral, rugoso, extremo distal con numerosos ganchitos de terminación bífida (Fig. 62). La pupa pende sostenida por el cremáster a un parche de seda, en un ángulo aproximado de 45 grados respecto al sustrato, sin cingulo. Longitud máxima 19 mm ($\bar{x} = 16,25 \pm 1,69$ mm; $n = 17$), diámetro máximo 6 mm ($\bar{x} = 5,10 \pm 0,78$ mm; $n = 16$). No se encontraron diferencias significativas entre la longitud de ambos sexos ($W_{5,12} = 53,5$; $p = 0,4$), ni entre su diámetro ($W_{5,11} = 45,5$; $p = 0,9$). Se observaron tres coloraciones diferentes: a) pupa uniformemente verde con espiráculos amarillos (Fig. 55–57); b) pupa pardo claro con manchas y puntos más oscuros esparcidos en el tórax y abdomen, espiráculos con borde beige y centro castaño (Figs. 58 y 59); en ambas coloraciones se observa una franja lateral blanquecina que comienza en el borde dorsal del primer par de alas y se continúa en el abdomen (Fig. 55 y 59); c) pupa castaño oscuro, más oscuro en el pro y metatórax, con el tagma cefálico y el primer par de patas verde pálido y espiráculos castaños (Fig. 60). Hacia el final del estado los espiráculos de todas las pupas se

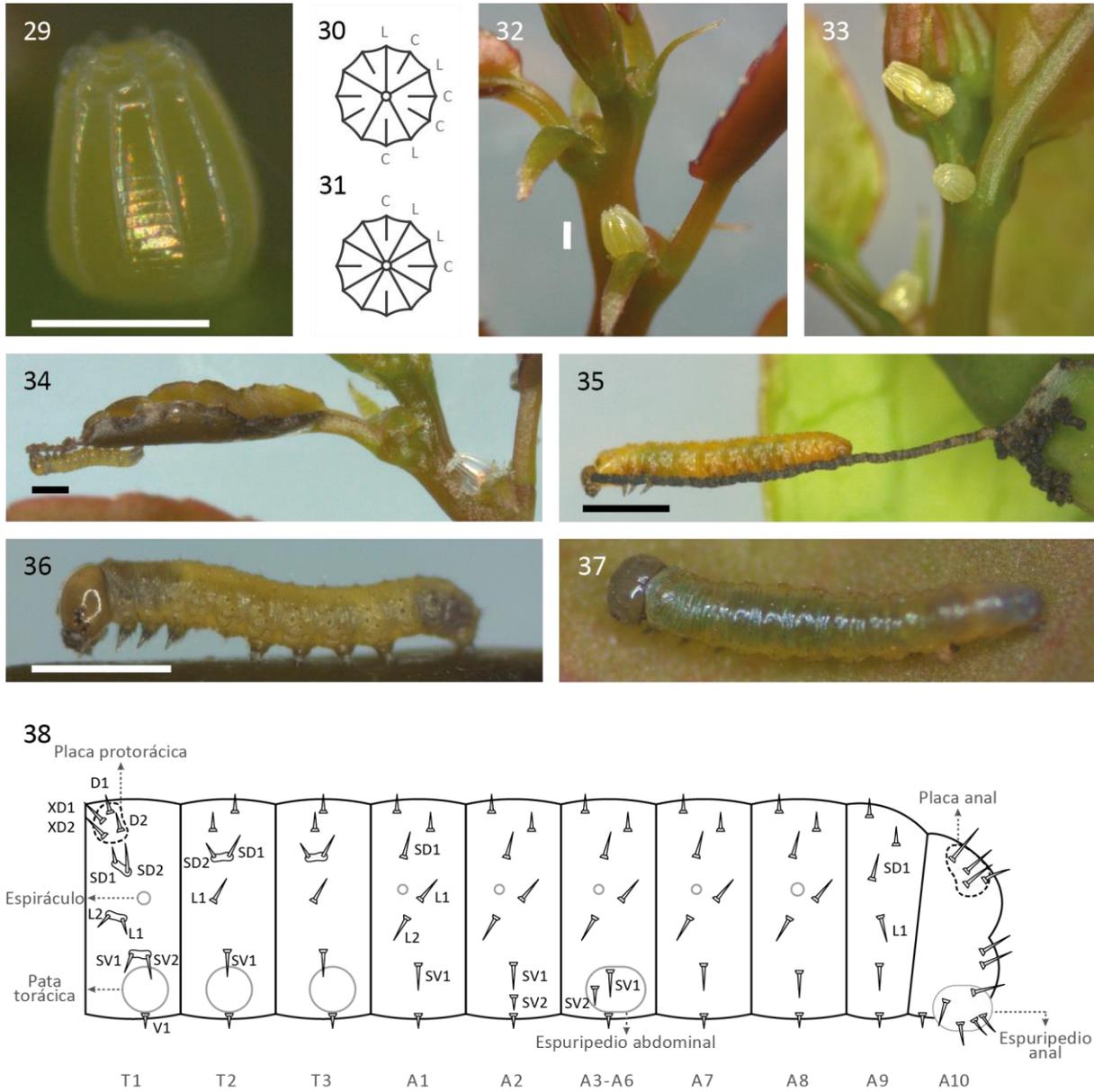
vuelven amarillo-verdoso y se aprecia por transparencia el color y diseño de las alas (adulto farado) (Fig. 61).

El tiempo de desarrollo de los individuos criados en laboratorio desde el huevo hasta la emergencia de los adultos varió entre 25 a 30 días ($n = 5$), de los cuales entre 13 y 17 días correspondieron al estado de larva. La temperatura media en dicho período fue de $23,33 \pm 0,61$ °C. Dado que no se observaron oviposturas en el campo de forma directa, el tiempo de embriogénesis se estimó a partir de los huevos recolectados de color más claro. Como se obtuvo una única hembra entre los individuos criados desde huevos, no se pudo poner a prueba la existencia de diferencias en el tiempo de desarrollo entre sexos. La duración de cada uno de los estados y estadios de individuos criados en el laboratorio, tanto desde huevo como desde cualquier estadio larval recolectado en el campo, se resumen en la Tabla 3.

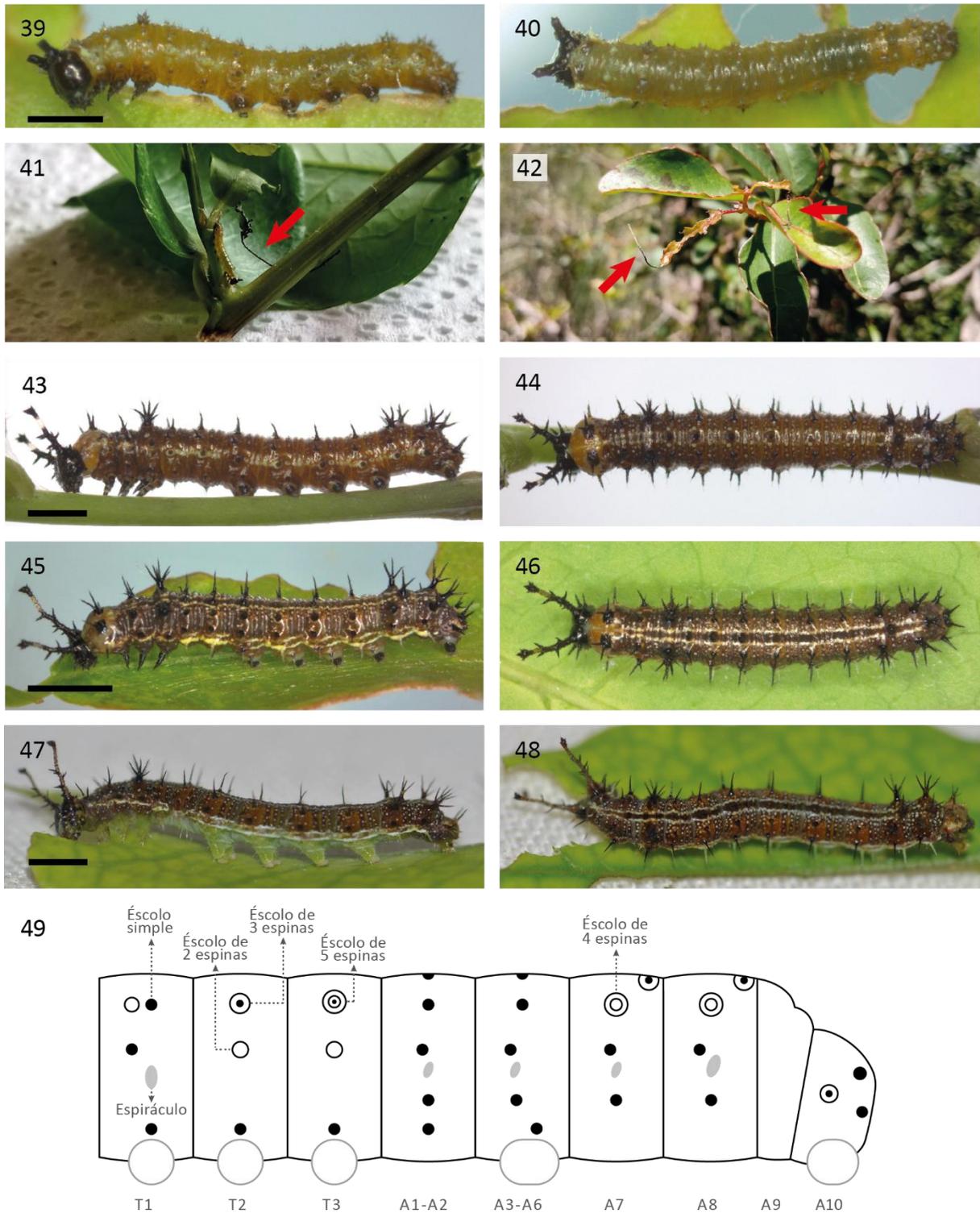
Durante la cría de ejemplares de inmaduros traídos de campo se registraron, además, dos casos de parasitoidismo: un huevo parasitado por un Trichogrammatidae (Hymenoptera) y varios Tachinidae (Diptera) que emergieron de una pupa. Su identidad está en estudio.

Tabla 3. Tiempos de desarrollo en laboratorio de los estados inmaduros de *Eunica tatila bellaria*, criados con *Sebastiania commersoniana* en Córdoba, Argentina. d.e.: desvío estándar.

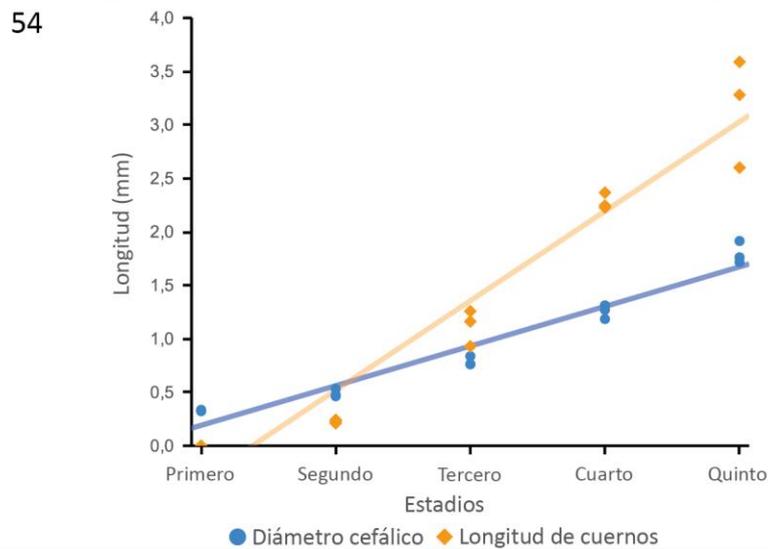
Estado	Estadio	N	Tiempo de desarrollo (días)		Temperatura de cría (°C)	
			Promedio \pm d.e.	Rango	Promedio \pm d.e.	Rango
Huevo		3	4 ± 0	4 – 4	$23,50 \pm 0,33$	20 – 25
Larva	1	9	$3 \pm 0,71$	2 – 4	$22,85 \pm 1,02$	21,4 – 24,3
	2	12	$1,67 \pm 0,65$	1 – 3	$23,08 \pm 1,11$	20,8 – 24,4
	3	17	$2,12 \pm 0,70$	1 – 4	$22,49 \pm 1,32$	20,5 – 24,4
	4	15	$2,87 \pm 0,74$	2 – 4	$23,01 \pm 1,06$	20,4 – 24,8
	5	18	$5,11 \pm 1,02$	3 – 7	$23,41 \pm 0,45$	22,0 – 23,9
Pupa		19	$8,53 \pm 1,22$	6 – 12	$23,20 \pm 0,52$	22,1 – 23,7
Total (promedio)		–	$27,3 \pm 0,85$	–	$23,07 \pm 0,83$	20,0 – 25,0



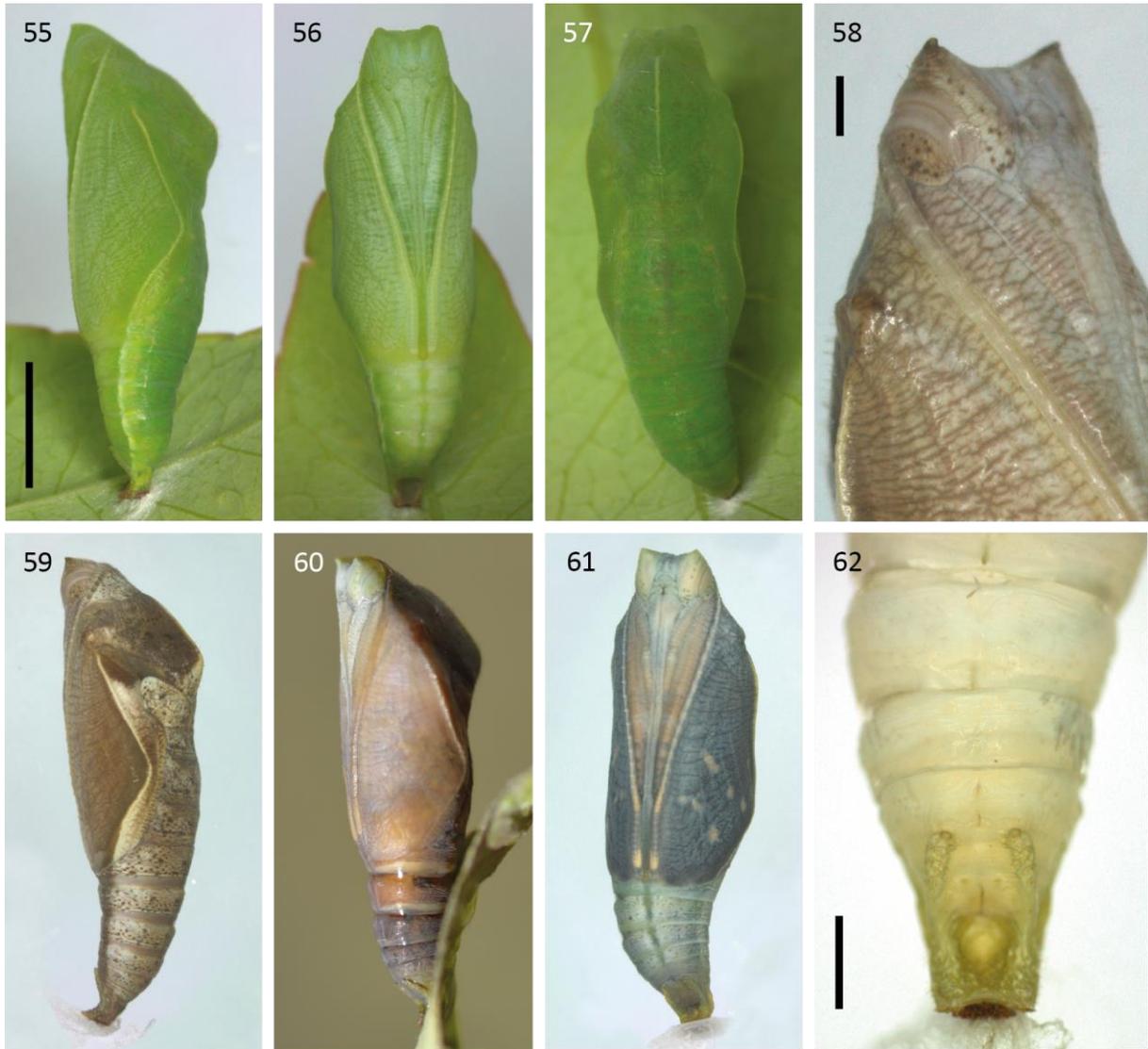
Figuras 29–38. Estados inmaduros de *Eunica tatila bellaria*. **29–33. Huevo.** 29: vista lateral; 30–31: diagramas de simetría en vista apical, L: ejes largos, C: ejes cortos; 30: simetría bilateral; 31, simetría radial; 32: huevo solitario, disposición habitual en planta hospedante; 33: huevos agrupados. **34–38. Larva 1^{er} estadio.** 34: recién nacida construyendo cadena de seda y pellets fecales; 35: avanzada en percha de seda y pellets fecales; 36: vista lateral; 37: vista dorsal; 38: quetotaxia del cuerpo, D: grupo dorsal, XD: grupo dorsal extra, SD: grupo subdorsal, L: grupo lateral, SV: grupo subventral, V: grupo ventral. Escalas: en huevos 0,5 mm, en larva 1^{er} estadio 1 mm.



Figuras 39–49. Estados inmaduros de *Eunica tatila bellaria*. **39–42. Larva 2^{do} estadio.** 39: vista lateral; 40: vista dorsal; 41: ejemplar en laboratorio junto a cadenas de seda y pellets fecales; 42: cadenas de seda y pellets fecales observadas en el área de estudio. **43–44. Larva 3^{er} estadio.** 43: vista lateral; 44: vista dorsal. **45–46. Larva 4^{to} estadio.** 45: vista lateral; 46: vista dorsal. **47–49. Larva de 5^{to} estadio en sus primeros días.** 47, vista lateral; 48: vista dorsal; 49: mapa de éscolos. Escalas: en larvas de 2^{do} y 3^{er} estadio 1 mm, 4^{to} y 5^{to} estadio 3 mm.



Figuras 53–54. Estados inmaduros de *Eunica tatila bellaria*. **53.** Cápsulas cefálicas del 1^{er} al 5^{to} estadio, de izq. a der. **54.** Medidas cefálicas en relación a los estadios larvales; diámetro cefálico: $y = -0,178 + 0,37x$, $R^2 = 0,95$; longitud de cuernos cefálicos: $y = -1,15 + 0,836x$, $R^2 = 0,94$. Escala: 1 mm.



Figuras 55–62. Pupas de *Eunica tatila bellaria*. **55–57. Pupa verde.** 55: vista lateral; 56: vista ventral; 57: vista dorsal. **58–59. Pupa parda.** 58: vista lateral; 59: vista ventrolateral de la cabeza. **60. Pupa castaña,** vista lateral. **61.** Adulto farado. **62.** Exuvia de pupa, detalle del sector posterior ventral y cremáster. Escalas: en pupas enteras 5 mm, en detalles anterior y posterior 1 mm.

Variabilidad Morfológica de Adultos

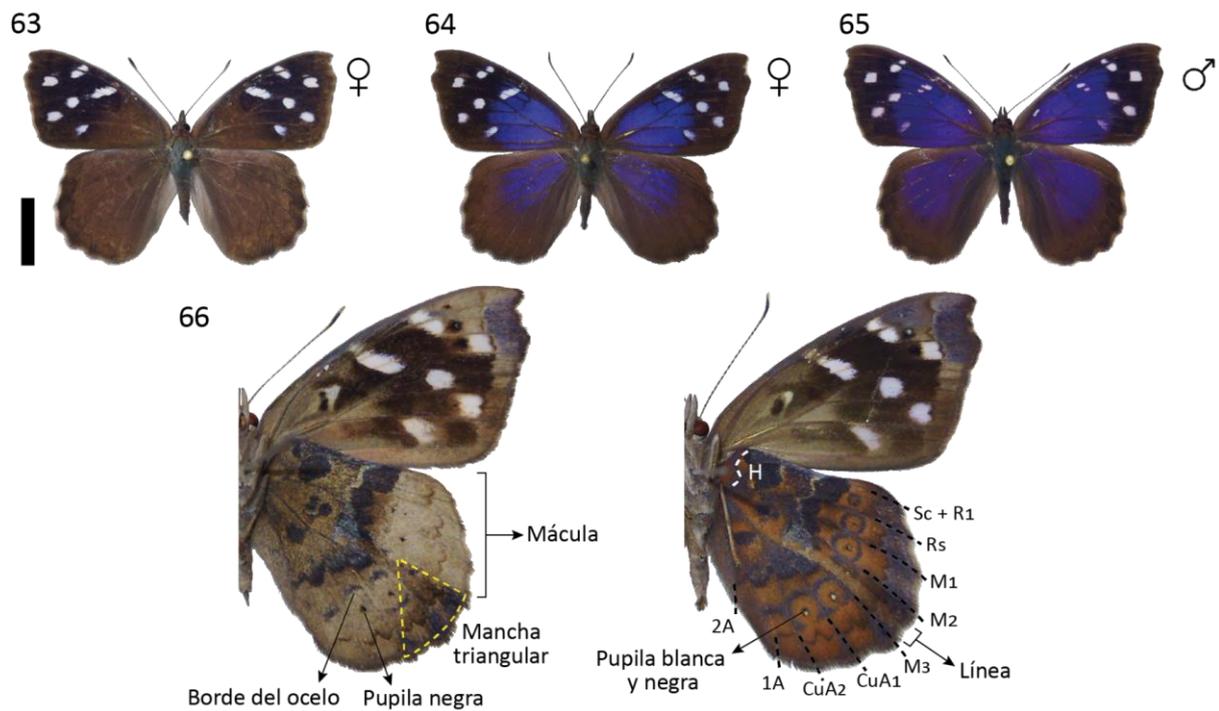
En el campo se capturaron 43 ejemplares adultos de *E. t. bellaria* (13♀, 30♂), de los cuales 29 (8♀ y 21♂) presentaron escaso desgaste (reducida pérdida de escamas y daño en los márgenes) y resultaron aptos para los estudios morfológicos. Por su parte, en laboratorio se obtuvieron 20 adultos (8♀ y 12♂) que se sacrificaron a las 24 horas de emergidos, por lo que no presentaron desgaste.

La longitud promedio del ala anterior de las hembras silvestres fue de $23,6 \pm 1,6$ mm (rango 20–25 mm), y la de los machos $23,8 \pm 1,7$ mm (rango 20–26 mm), diferencia que no fue estadísticamente significativa ($W_{8,21} = 112,5$; $p = 0,7$). El promedio y rango de longitud alar de las hembras emergidas en el laboratorio fueron similares a las del campo, $23,6 \pm 1,7$ mm (rango 20–25 mm), mientras que los machos fueron más pequeños, con un promedio de $22,2 \pm 2,1$ mm (rango 17–25 mm). Si bien no se encontraron diferencias significativas entre la longitud del ala anterior de hembras y machos de laboratorio ($W_{8,12} = 107$; $p = 0,07$), si las hubo entre las de machos silvestres y de laboratorio ($W_{21,12} = 135$, $p < 0,008$).

Respecto al color, considerando tanto ejemplares silvestres no desgastados y emergidos en laboratorio, se observa una notable variación en la superficie dorsal de las hembras: algunas completamente castañas, con los dos tercios distales del ala anterior más oscuros ($n = 6$) (Fig. 63), y otras con el área basal con reflejo azul metalizado, más reducido en extensión en el ala posterior ($n = 10$) (Fig. 64). En contraposición, los machos estudiados son bastante similares en su superficie dorsal: castaños, con uno o dos tercios distales del ala anterior más oscuros, y área basal con reflejo azul metalizado de extensión variable (Fig. 65). Generalmente los machos presentan mayor extensión del reflejo azul metalizado que las hembras. Por su parte, en ambos sexos la superficie ventral del ala posterior presenta variación de patrón de diseño y coloración del centro de los ocelos. Siguiendo a Cavanzon *et al.* (2016) se describen ocho morfotipos alares ($n = 49$). La nomenclatura utilizada en las descripciones se ilustra en la Fig. 66 y los diferentes fenotipos en la Fig. 67.

- 1) Morfotipo pardo con mácula (P/M) (20♂, 40,8%). Fondo de escamas pardo claras con finas franjas y pequeñas manchas negras, sutil mácula post discal entre venas Sc+R₁ y M₂ de color más claro que el fondo. Ocelos con bordes generalmente poco definidos y centros diminutos, especialmente en la zona de la mácula. Es el morfotipo más simple y frecuente encontrado en los machos en casi todos los muestreos de campo e individuos emergidos en laboratorio, desde enero hasta mayo.

- 2) Morfotipo blanco con mácula (B/M) (6♀, 1♂, 14,3%). Fondo de escamas pardo claras, en ocasiones pardo blanquecinas, con gruesas franjas negras y grises muy contrastantes. Presencia de una mácula post-discal de color más claro que el fondo ocupando el espacio entre las venas Sc+R₁ y M₂ y una mancha triangular oscura en la porción distal del espacio entre M₂ y CuA₁. Definición de ocelos similar al morfotipo anterior. Encontrado tanto en ejemplares silvestres como en emergidos en laboratorio entre febrero y abril.
- 3) Morfotipo blanco con línea y mácula (B/L/M) (1♀, 2%). Similar al morfotipo anterior, posee adicionalmente una línea color beige que cruza desde la vena H hasta el final de M₃. El único ejemplar fue criado en laboratorio y emergió en abril.
- 4) Morfotipo normal (N) (2♀, 7♂, 18,4%). Fondo pardo oscuro con franjas negras y grises, y algunas manchas anaranjadas. Ocelos con borde y centro generalmente definidos, aunque pueden pasar desapercibidos por el fondo oscuro. Presente en ejemplares silvestres y emergidos en laboratorio desde febrero hasta abril.
- 5) Morfotipo normal con línea (N/L) (3♀, 2♂, 10,2%). Similar al morfotipo anterior, con una línea anaranjada que cruza desde la vena H hasta el final de M₃. Un solo ejemplar hembra silvestre fue encontrado en abril, el resto emergió en laboratorio durante el mismo mes.
- 6) Morfotipo rojo (R) (1♀, 2♂, 6,1%). Fondo de escamas de pardo rojizas a anaranjadas, con un patrón de franjas negras y grises similar a los morfotipos B/M (2) y B/L/M (3). Ocelos con borde y centro muy prominente. Un solo ejemplar macho fue encontrado en el campo en enero, el resto fue criado en laboratorio y emergió a principios y mediados de abril.
- 7) Morfotipo rojo con mácula (R/M) (1♂, 2%). Similar al morfotipo anterior, con una mácula post discal color anaranjada entre las venas Sc+R₁ y M₂. Ocelos en mácula reducidos. El único ejemplar fue encontrado en el campo en abril.
- 8) Morfotipo rojo con línea (R/L) (3♀, 6,1%). Similar al morfotipo R (6), con una línea del mismo color del fondo que cruza desde la vena H hasta el final de M₃. Se encontró un ejemplar silvestre en febrero y los otros dos emergieron en laboratorio a principios de abril y finales de mayo.



Figuras 63–66. Adultos de *Eunica tatila bellaria*. **63–65. Vista dorsal.** **63:** hembra castaña sin reflejo metalizado; **64:** hembra con reflejo azul metalizado basal y márgenes castaños; **65:** macho con reflejo azul metalizado basal y márgenes castaños. **66. Vista ventral.** Nomenclatura de los elementos del ala posterior, H: vena humeral, Sc: vena subcostal, R: vena radial, M: vena medial, CuA: vena cubito-anal, A: vena anal. Escala: 10 mm

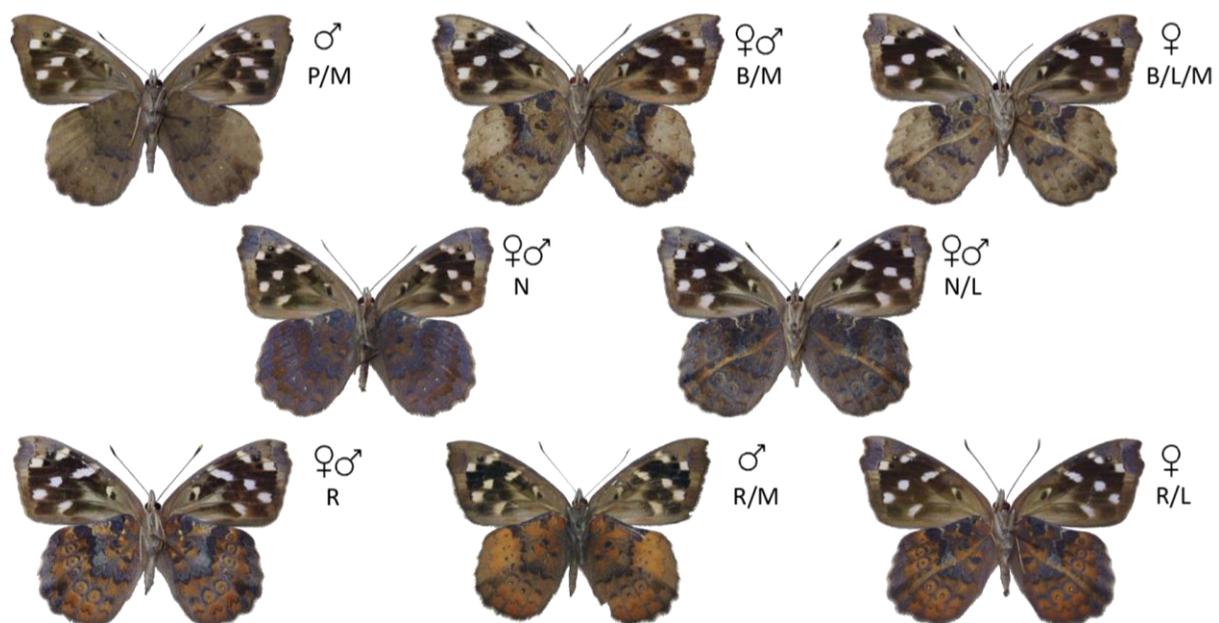


Figura 67. Morfotipos de adultos de *Eunica tatila bellaria* según los patrones de la faz ventral del ala posterior encontrados en La Calera. P/M: pardo con mácula, morfolitipo novedoso, B/M: blanco con mácula, B/L/M: blanco con línea y mácula, N: normal, N/L: normal con línea, R: rojo, R/M: rojo con mácula, R/L: rojo con línea. ♀ encontrado solo en hembras, ♂ encontrado solo en machos, ♀♂ encontrado en ambos sexos.

La distribución temporal de morfotipos e individuos desgastados se ilustra en las figuras 68 (silvestres) y 69 (de laboratorio). De los capturados en el campo, entre diciembre y marzo se hallaron ejemplares con alas muy desgastadas. Los ejemplares con escaso desgaste se capturaron a partir de enero y, en ellos, se reconocieron siete morfotipos: P/M, B/M, N, N/L, R, R/M y R/L, sin un patrón estacional de aparición. Entre los ejemplares criados en laboratorio se observaron los mismos morfotipos que en los silvestres, con la excepción de R/M, y con la adición de B/L/M, igualmente sin patrón estacional.

En relación a los ocelos y sus centros o pupilas, en todos los ejemplares estudiados el ocelo en la celda delimitada por las venas $CuA_2 - 1A$ se encuentra reducido a un borde negro sin centro. El resto de los ocelos presentan borde negro y centro más o menos definido según el morfotipo. Por lo general, en morfotipos con mácula el ocelo en el espacio $Sc+R_1 - Rs$ está muy reducido o ausente, y en morfotipos con una línea que atraviesa el ocelo $M_2 - M_3$, este se encuentra reducido a la mitad.

El color del centro de los ocelos es variable: el 8,2% de los ejemplares estudiados (2♀ y 2♂) presenta todos los centros negros, mientras que en el 91,8% (14♀, 31♂) los ocelos que se encuentran entre $M_3 - CuA_1$ y $CuA_1 - CuA_2$ presentan una mezcla de escamas blancas y negras, en tanto que el resto de los ocelos pueden ser negros o con mezcla de blanco y negro en proporciones variables.

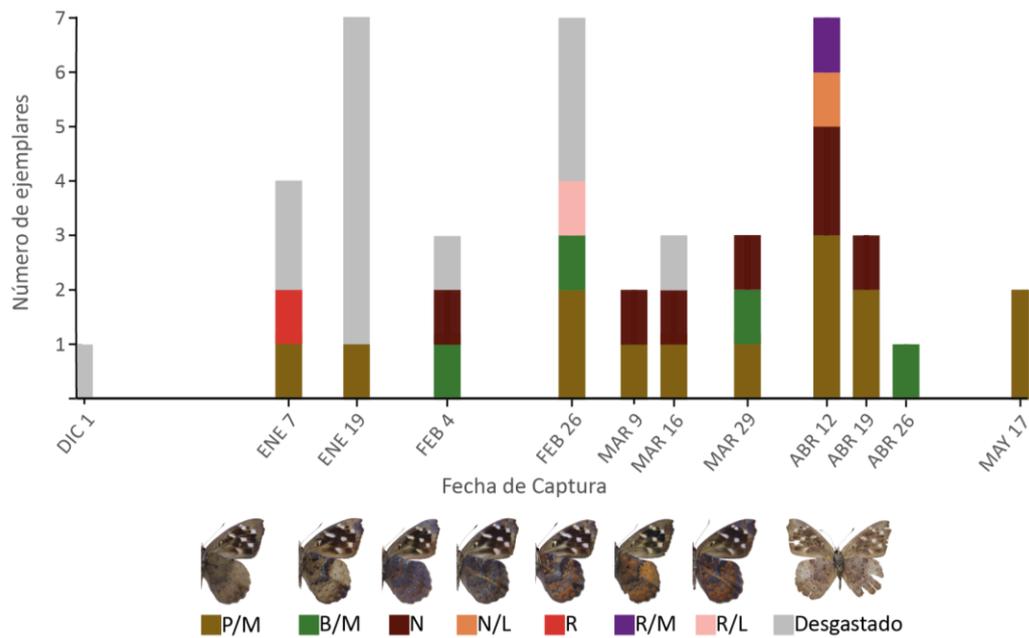


Figura 68. Distribución temporal de morfotipos alares de *Eunica tatila bellaria* en ejemplares silvestres capturados en La Calera entre diciembre de 2020 y mayo de 2021.

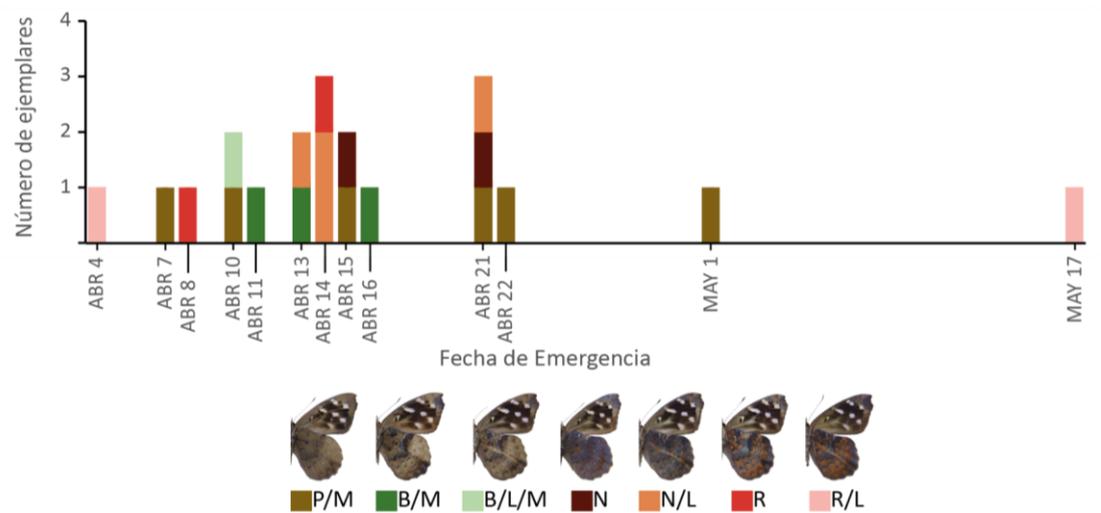


Figura 69. Distribución temporal de morfotipos alares de *Eunica tatila bellaria* en ejemplares emergidos en laboratorio entre abril y mayo de 2021, a partir de la cría de inmaduros provenientes de La Calera.

DISCUSIÓN

Eunica tatila bellaria es una mariposa diurna territorial, de vuelo rápido y errático. Es capaz, en segundos, de exhibir su brillante reflejo azul violáceo dorsal al asolearse sobre suelo desnudo, rocas o ramas (Figs. 21, 22, 25), y de camuflarse completamente con el sustrato, sea éste el suelo o la corteza de los árboles sobre los que reposa con las alas plegadas ante la percepción de cualquier potencial amenaza (Figs. 23, 24, 26). Tanto el color y diseño de la faz ventral de las alas, como el comportamiento de los adultos de descansar con las alas plegadas, alertas, y al menor movimiento o ruido girar hasta disponerse de frente al observador, la convierte en una “maestra del camuflaje” y hace difícil su captura.

El análisis fenológico de los adultos de *E. t. bellaria* en el sendero por el Bosque Serrano próximo al barrio El Diquecito muestra que el período de actividad observable, que se extendió entre diciembre de 2020 y mayo 2021, tuvo tres distintivos picos de abundancia, separados entre sí por cerca de 47 días (Fig. 27). Este patrón podría deberse a dos procesos diferentes: la presencia de tres generaciones de adultos con mortalidad constante y cierto grado de solapamiento (ya que no hubo ausencia en todo el período), que correspondería a multivoltinismo, o la emergencia constante de adultos con mortalidad fluctuante, debida a la ocurrencia de enemigos naturales como predadores, parasitoides y patógenos o a factores abióticos (Kishimoto–Yamada & Itioka, 2015). El antecedente de multivoltinismo en *Eunica monima* (Minno *et al.*, 2005) acordaría más con la primera hipótesis, en tanto que en otras especies, como *E. malvina*, se refiere una presencia constante durante todo el año (De Vryes, 1987), lo que podría estar más acorde con la segunda. La correlación positiva y significativa encontrada en el presente estudio entre la abundancia de adultos y la precipitación acumulada, con valor máximo cuando se consideran los 27 días previos a la fecha de muestreo (Tabla 2, Fig. 28), también parecería estar más acorde a la primera hipótesis. Esta correlación podría vincularse con la fenología de la planta hospedera, ya que diversos estudios muestran que picos en la producción de follaje están correlacionados con periodos de alta disponibilidad del recurso hídrico (Alvim & Alvim, 1978; Wolda, 1978; Lieberman & Lieberman, 1984; Murphy & Lugo, 1986). Este aumento de follaje se traduciría en un aumento en la disponibilidad de alimento adecuado y refugio para los inmaduros de *E. t. bellaria*, lo que se vería reflejado en el posterior incremento de la abundancia de adultos. En este mismo sentido, Muniz *et al.*, (2012) encontraron en el Cerrado de Brasil que la abundancia de larvas de *E. b. magnipunctata* siguió el patrón de producción de hojas de la planta hospedante, con un máximo al inicio de la época lluviosa. Si además, se tiene en cuenta que el tiempo total de desarrollo de los inmaduros

obtenido en el laboratorio fue de entre 25 y 30 días, con un promedio de 27,3 días, se podría pensar en un multivoltinismo relativamente sincrónico, que podría dar origen a los picos de abundancia detectados. Una asociación tan fuerte con datos meteorológicos de estaciones algo distantes llama mucho la atención (Tabla 2), y sería muy interesante disponer de datos locales, por ejemplo mediante el empleo de dataloggers, que permitan verificar si la tendencia es la misma y la correlación mejora.

En el presente estudio sólo se pudieron registrar inmaduros en el campo después del segundo pico de adultos (en marzo), cuando fueron muy frecuentes, especialmente los huevos, en las plantas que presentaban brotes tiernos y que serían los causantes del tercer pico de abundancia de adultos detectado. Queda para develar, entonces, la incógnita sobre la procedencia de los adultos de los dos primeros picos. Con los antecedentes migratorios referidos en la bibliografía sobre *E. tatila* (Williams, 1945; Weling, 1959; Alayo & Hernández, 1987; DeVries, 1987; Malcolm & Slager, 2015; Shiels *et al.*, 2017), *E. caelina augusta* Bates (DeVries, 1987), *E. maja* (Jenkins, 1990), *E. monima* (DeVries, 1987; Jenkins, 1990; Vargas–Fernández *et al.*, 1996; Hall *et al.*, 2013; Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013), *E. mygdonia* (DeVries, 1987) y *E. phasis* Felder & Felder (Jenkins, 1990), cabe la posibilidad que al menos uno de tales picos se deba a ejemplares arribados desde otras regiones. Asimismo, la disminución de adultos durante mayo hasta su ausencia en junio podría deberse a mortalidad o bien un fenómeno de diapausa facultativa que, en el caso de ocurrir en adultos, se denomina diapausa reproductiva (Denlinger, 2009). Este tipo de diapausa está documentada en *E. monima* y *E. malvina* (DeVries, 1987; Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013), y puede darse acompañada, o no, de un vuelo migratorio en búsqueda de un sitio protegido de las condiciones ambientales en preparación para la misma (Denlinger, 2009). La captura de ejemplares con alas marcadamente desgastadas durante los primeros muestreos podría ser evidencia de cualquiera de las dos situaciones (diapausa reproductiva con o sin migración). Habría que realizar una búsqueda más amplia de adultos durante los meses de presunta ausencia (junio–noviembre) a fin de detectar posibles imagos u otros estados invernantes refugiados, una búsqueda más exhaustiva de estados inmaduros entre noviembre y marzo, un diseño de muestreo específico para detectar posibles migraciones de imagos, y registros a mediano–largo plazo para conocer si lo encontrado en el presente trabajo se trata de un patrón estacional que se repite anualmente o supra–anualmente de manera predecible, o no estacional, de fluctuación caótica (Kishimoto–Yamada & Itioka, 2015).

En cuanto a la morfología de los estados inmaduros, es posible reconocer algunas similitudes y diferencias con otras especies del género. El huevo de *E. t. bellaria* (Figs. 29-33)

se asemeja en color y forma al de *E. b. magnipunctata* (Oliveira & Freitas, 1991; Freitas & Oliveira, 1992), *E. monima* y *E. a. alcmena* (Nieves–Uribe *et al.* 2015, 2016), especies de las que se conoce el estado, aunque en la primera sería más cónico, y en las dos últimas más oblongo respecto a la especie aquí estudiada. Considerando otras características, como las dimensiones y la cantidad de ejes longitudinales y costillas transversales, los más semejantes serían los huevos de *E. monima* (Nieves–Uribe *et al.* 2015, 2016). Las crestas apicales poco desarrolladas, como en otras especies de *Eunica*, serían una condición ancestral en huevos de Biblidinae (Nieves–Uribe *et al.*, 2015, 2016). Respecto al comportamiento de oviposición, al igual que lo observado por Oliveira & Freitas (1991) de *E. b. magnipunctata* en *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae), *E. t. bellaria* realiza oviposturas solitarias en *Sebastiania commersoniana*, pero, a diferencia de aquella, lo hace principalmente sobre yemas axilares (Figs. 32-33) y no sobre hojas jóvenes y tallos. Por su parte, *E. monima* también realiza posturas en hojas jóvenes de su hospedadora, *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), pero en esta especie las posturas son en masa y ubicadas en el envés de las hojas (Jenkins, 1990; Hall *et al.*, 2013; Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013).

El estado larval de *E. t. bellaria* se desarrolla en cinco estadios (Figs. 34-52), al igual que lo reportado en *E. b. magnipunctata* (Freitas & Oliveira, 1992). Las larvas de primer estadio de ambas subespecies son semejantes en aspecto y dimensiones. Además, la quetotaxia es prácticamente idéntica, sólo se diferenciarían por una cerda subventral adicional en el segmento A7 de *E. b. magnipunctata* (Freitas & Oliveira, 1992) y una cerda ventral en el A9 presente en *E. t. bellaria* (Fig. 38). No existen descripciones de morfología y quetotaxia de la larva de primer estadio de otras especies de *Eunica* que permitan realizar comparaciones, pero en *Temenis laothoe meridionalis* Ebert (Biblidinae) se registró el mismo patrón de cerdas primarias (Salik *et al.*, 2016). Según Nakanishi (1988) esta distribución de cerdas correspondería al patrón basal de Nymphalidae.

Las larvas del segundo y hasta el inicio del quinto estadio de *E. t. bellaria* coinciden en buena medida con la descripción morfológica y de coloración de los estadios correspondientes de *E. b. magnipunctata*, aunque la longitud del cuerpo, el diámetro cefálico, la longitud de cuernos y el desarrollo de los éscolos son mayores en esta última (Freitas & Oliveira, 1992). Las diferencias en dimensiones se hacen más evidentes a partir del tercer estadio, llegando a ser la larva completamente desarrollada del último estadio de *E. t. bellaria* de, aproximadamente, la mitad de longitud que la de *E. b. magnipunctata*. Esto se evidencia también en las dimensiones y las pendientes de los modelos de crecimiento de las cápsulas y cuernos cefálicos. Mientras el diámetro de la cabeza de la larva de primer estadio de *E. b.*

magnipunctata es apenas 1,2 veces la de *E. t. bellaria*, el de la cabeza de último estadio es 1,76 veces, y la longitud de los cuernos de este estadio más de 2 veces. En ambas especies el crecimiento de estas estructuras se ajusta a un modelo lineal con un R^2 mayor a 0,9, pero mientras en *E. t. bellaria* la pendiente es 0,37 para el diámetro de la cabeza y 0,836 para la longitud de los cuernos (Figs. 53 y 54), en *E. b. magnipunctata* esos valores son 0,7 y 1,74 respectivamente (calculados a partir de los datos disponibles en Freitas & Oliveira, 1992).

Respecto a las características de los éscolos dorsales y subdorsales en las larvas de quinto estadio (Fig. 49), se constató que la posición de los presentes en *E. t. bellaria* coincide, en su mayor parte, con lo representado por Jenkins (1990) para *E. tatila* (subespecie no explicitada) y el resto de las larvas conocidas de las especies de *Eunica*. Las principales diferencias con *E. b. magnipunctata*, la descrita de forma más completa hasta el presente (Freitas & Oliveira, 1992), se observan tanto en el número de espinas como en el desarrollo general de éscolos y espinas. Mientras en *E. t. bellaria* los éscolos dorsomediales entre A1–A6 son simples y en A7–A8 de tres espinas, *E. b. magnipunctata* presenta uno simple en A2 y de cuatro espinas en A7–A8. En la hilera dorsal, T1 de *E. t. bellaria*, presenta un éscolo doble y uno pequeño simple más a posterior, en tanto que en T2 y T3 hay éscolos de tres y cinco espinas respectivamente, en A1–A6 los éscolos son simples y en A7–A8 de 4 espinas. *E. b. magnipunctata* presenta éscolos de una espina en T1, de cinco espinas en T2–T3 y A7, de tres espinas en A1–A6, y de 4 espinas en A8. Además, en *E. b. magnipunctata* todos los éscolos toracoabdominales están igualmente desarrollados, mientras que en *E. t. bellaria* los éscolos en T1, T2 y A1–A6 son notablemente más pequeños que los que se encuentran en T3 y A7–A8. Por otra parte, los éscolos laterales que en *E. t. bellaria* son simples en T1 y A1–A8 y dobles en T2–T3, son simples en T1 y dobles entre T2–A8 en *E. b. magnipunctata*, y los subventrales, simples en ambas, son más largos y conspicuos en *E. b. magnipunctata* que en *E. t. bellaria*. En *E. malvina*, por su parte, los éscolos presentan desarrollo y posición similares a *E. tatila*, pero el número de espinas en los éscolos difiere de las dos anteriores (Jenkins, 1990; Ríos, 2019). Por su parte, la larva de último estadio de *E. monima* contrasta mucho con las anteriores: los éscolos están reducidos a verrugas, con excepción de tres éscolos gruesos dorsales situados en A8 con espinas reducidas.

Respecto al color y la presencia de cuernos en la larva de último estadio, la cabeza castaña con frente verde, que luego se vuelve completamente verde, y cuernos prominentes castaños de *E. t. bellaria* no se parece a ninguna de las descritas de otras especies. Mientras la cabeza de *E. malvina* es roja con cuernos prominentes (Jenkins, 1990; Ríos, 2019), la de *E. monima* es horizontalmente bicolor, ventralmente oscura, dorsalmente anaranjada, con cuernos

reducidos (Hall *et al.*, 2013, Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013), la de *E. b. magnipunctata* negra con cuernos prominentes (Freitas & Oliveira, 1992), en tanto que la de *E. margarita* es negra con espinas nudosas (Müller, 1886).

La superficie ventral del cuerpo de la larva de último estadio, por su parte, es siempre verde en *E. t. bellaria* (Figs. 47, 50), igual que en *E. margarita* (Müller, 1886) mientras que en *E. b. magnipunctata* puede ser variable (amarillo, naranja o rojo) (Freitas & Oliveira, 1992), en *E. monima* es anaranjado verdosa (Hall *et al.*, 2013, Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013) y oscura en *E. malvina* (Jenkins, 1990; Ríos, 2019). Por su parte, la superficie dorsal, inicialmente castaña en *E. t. bellaria*, lleva éscolos principalmente negros (Figs. 47, 48, 50), mientras que en *E. b. magnipunctata*, también castaña, los éscolos están moteados de amarillo y rojo (Freitas & Oliveira, 1992), son amarillos en *E. malvina*, cuyo color dorsal es oscuro (Jenkins, 1990; Ríos, 2019), negros reducidos sobre el dorso anaranjado verdoso de *E. monima* (Hall *et al.*, 2013, Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013), y son también reducidos pero blanquecinos sobre el dorso verde de *E. margarita* (Müller, 1886).

Quizás uno de los aspectos del color más llamativos observados en *E. t. bellaria*, es que la mitad dorsal castaña se vuelve verde hacia el final del estadio (Figs. 50–52), algo que no ha sido reportado previamente para ésta ni ninguna de las especies del género. Las descripciones que se encuentran en Jenkins (1990) y Volkman & Nuñez–Bustos (2013) sólo mencionan la presencia en *E. tatila* de una línea lateral longitudinal rojiza. Es posible que esa observación se haya realizado en individuos durante el proceso de cambio de color ya que el mismo comienza por el dorso y progresa hacia ventral, y al ser verde la mitad ventral, la coloración lateral es temporalmente marrón–rojiza. La franja lateral clara está también presente en *E. b. magnipunctata* (Freitas & Oliveira, 1992), *E. margarita* (Müller, 1886), *E. monima* (Hall *et al.*, 2013, Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013), mientras que *E. malvina* está ausente (Jenkins, 1990; Ríos, 2019).

Respecto a la actividad de alimentación, las larvas de primer estadio tanto *E. t. bellaria* como *E. b. magnipunctata* se alimentan de las hojas en desarrollo de brotes recientes de sus hospedantes, y forman cadenas de pellets fecales y seda, donde reposan cuando no se están alimentando. En *E. t. bellaria*, esta actividad se observó hasta el segundo estadio, a diferencia de *E. b. magnipunctata* que lo mantuvo hasta el cuarto (Freitas & Oliveira, 1992). Estas cadenas fueron conspicuas en el campo y sirvieron como indicadores de presencia (Fig. 42). A diferencia de las dos especies mencionadas, en *E. monima*, las larvas son gregarias, se alimentan juntas luego de nacer causando serias defoliaciones (Sermeño–Chicas & Henríquez–Martínez, 2013; Shiels *et al.*, 2017), y no se ha descrito que formen cadenas de seda y pellets

fecales. La construcción de cadenas de seda y pellets fecales en los primeros estadios larvales es un comportamiento generalizado en algunas subfamilias de Nymphalidae como Eurytelinae, Charaxinae, Limenitidinae y Biblidinae (Muyschondt, 1973a, b, c; Casagrande & Mielke, 1985; DeVries, 1987; Freitas & Oliveira, 1992; Barbosa *et al.*, 2010; Dias *et al.*, 2014; Huang & Hsu, 2016; Salik *et al.*, 2016). En el caso de *E. bechina*, Freitas & Oliveira (1992) proponen que el descanso de las larvas en las cadenas hasta el cuarto estadio, junto con la oviposición selectiva de adultos, serían mecanismos que evitarían la predación por hormigas que patrullan a *C. brasiliense* atraídas por sus nectarios extraflorales. Ellos sostienen que las hormigas no podrían percibir a las larvas cuando éstas se quedan quietas sobre la cadena. Por su parte, Huang & Hsu (2016) sugieren que en *Neptis hesione podarces* Nire (Nymphalidae: Limenitidinae) serían las vibraciones que producen las larvas al estar sobre las cadenas las que disuadirían a las hormigas de acceder a las mismas. En el presente estudio no se percibió ningún tipo de vibración en las pequeñas orugas de primero y segundo estadio cuando se encontraban sobre sus cadenas de pellets fecales y seda. Es posible que escasa concurrencia de hormigas a los guindillos pueda estar relacionada con la construcción de esas cadenas o perchas de pellets fecales y seda sólo hasta el segundo estadio y, quizás también con la reducción del tamaño de los éscolos y número de espinas en los mismos, estructuras que se consideran tradicionalmente defensivas (Greeney *et al.*, 2012), sin embargo, habría que evaluar la concurrencia nocturna de hormigas a las plantas y su interacción con los inmaduros, para sostener tal afirmación.

La pupa de *E. t. bellaria* (Figs. 55-62) es similar en morfología y variación de color a la de *E. b. magnipunctata* (Freitas & Oliveira, 1992) y a la de *E. monima* (Hall *et al.*, 2013, Sermeño-Chicas & Henríquez-Martínez, 2013), aunque de menor longitud respecto a la primera. Las tres poseen dos proyecciones cefálicas cónicas hacia anterior, que son notoriamente más largas en *E. monima* (Hall *et al.*, 2013), una proyección como una quilla, hacia dorsal en el metatórax, y las tres presentan policromatismo. De *E. margarita* se conoce que la pupa es verde, delgada, con pequeñas protuberancias agudas en la cabeza y con una quilla dorsal (Hayward, 1931), mientras que en *E. malvina* se observa que es de color verde y carece de proyecciones cefálicas (Ríos, 2019). Se desconoce si estas dos especies presentan policromatismo. Según Hall *et al.* (2013) la variación de color dependería del sustrato que rodea al individuo y sería una estrategia más de crípsis que le permitiría mimetizarse con el entorno. Para que un organismo sea críptico, su patrón de coloración debe representar una muestra aleatoria del fondo en el que los depredadores lo ven habitualmente (Endler, 1978). Las prepupas pasan por un “periodo sensitivo” durante el que la exposición a una variedad de estímulos externos, como fotoperíodo, humedad relativa, color y textura de fondo, y forma,

tamaño y/o geometría del sustrato, influyen en la producción de color de la pupa que está controlado por hormonas (Hartfelder & Emlen, 2005; Jones *et al.*, 2006). Existen numerosos ejemplos en las familias Nymphalidae, Papilionidae, y Pieridae que exhiben policromatismo de la pupa y, en la mayoría, los autores refieren la cripsis como motivo que se asociaría a tal variabilidad (Ishizaki & Kato, 1956; West *et al.*, 1972; Gardiner, 1974; Smith, 1978; Heredia & Alvarez-López, 2004; Mayekar & Kodandaramaiah, 2017; Yumnam *et al.*, 2021). En las pupas de *E. t. bellaria* obtenidas en el laboratorio se apreció una variación notable de color sin cambios sustanciales del entorno, y no pudo establecerse relación alguna con la temperatura o fotoperiodo, ya que la mayoría se formaron en un lapso de tiempo corto. Quizás variaciones sutiles del entorno durante la manipulación de los ejemplares o el sustrato ofrecido durante el periodo sensitivo de la larva de último estadio pudieron determinar la coloración de la pupa. Posiblemente el policromatismo pupal sea una estrategia críptica de supervivencia favorecida en entornos cambiantes o impredecibles (Wiklund, 1975), como lo es el Bosque Serrano, ya que durante el periodo de estudio se observaron ejemplares de guindillo en distintos estados fenológicos en una misma fecha de muestreo. Una diferencia notoria de la pupa de *E. t. bellaria* con la de *E. monima* y *E. malvina* es el ángulo en que reposan con respecto al sustrato, que es aproximadamente de 45° en *E. t. bellaria* y 90° en *E. monima* y *E. malvina* (Hall *et al.*, 2013; Sermeño-Chicas & Henríquez-Martínez, 2013; Ríos, 2019), mientras que esta información sobre *E. b. magnipunctata* no está disponible. Sería interesante encontrar pupas en el medio natural para evaluar tanto la distribución de frecuencias de los colores y estado fenológico de su planta hospedante, como su posición de reposo.

Los tiempos de desarrollo promedio de inmaduros de *E. t. bellaria* (Tabla 3) fueron apenas inferiores a los registrados en laboratorio para *E. b. magnipunctata* (Freitas & Oliveira, 1992) y el rango similar a los de otras especies de la subtribu Epicaliina cuyos tiempos de desarrollo en laboratorio están documentados, como *Sea sophronia* (Godart) (Otero, 1994), *Cybdelis phaesyala* (Hübner) y *C. mnasylyus* Doubleday (Freitas *et al.*, 1997). Estos tiempos corresponden a los menores tiempos de desarrollo de inmaduros de la subfamilia Biblidinae (Barbosa *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2011; Dias *et al.*, 2014; Salik *et al.*, 2015, 2016).

La longitud del ala de los adultos silvestres de *E. t. bellaria* se encontró dentro de los rangos de variación de la subespecie registrados previamente por Jenkins (1990), correspondiendo a las hembras un valor promedio ligeramente inferior al informado por dicho autor, y observándose un gran solapamiento entre sexos. Respecto a los adultos obtenidos en el laboratorio, sólo los machos tuvieron un tamaño significativamente menor respecto a los silvestres. Si bien es conocido que la crianza en laboratorio puede afectar el tamaño de los

ejemplares por no desarrollarse éstos en las condiciones óptimas y obteniéndose, en general, ejemplares de menor talla (Winter Jr., 2000), el efecto diferencial en los sexos no es tan frecuente. Sin embargo, como no todos los individuos fueron criados en el laboratorio desde el estado de huevo y el tamaño de muestra es reducido, estas diferencias podrían ser, en realidad, un artefacto del método y no tener significado alguno. Se podría verificar criando mayor número de ejemplares en laboratorio desde huevo en condiciones controladas. Por otra parte, las diferencias observadas en tamaño de los inmaduros conocidos de otras especies de *Eunica* también se ve reflejada en la longitud promedio de las alas de los de los adultos, siendo *E. b. magnipunctata* mayor que *E. monima* y *E. t. bellaria*, y estas últimas de aproximadamente de la misma talla, de acuerdo con las medidas publicadas por Jenkins (1990).

Respecto al color, como resultado del presente estudio se puede afirmar que la coloración dorsal no es de utilidad para diferenciar los sexos en esta subespecie: las hembras también pueden presentar áreas con reflejo azul metalizado en el área basal de las cuatro alas (Fig. 64). Esto sumado al solapamiento en las dimensiones de ambos sexos, torna necesario el examen de la terminalia de los individuos con reflejos azules para sexarlos correctamente. Sin embargo, es posible apreciar que existe cierta diferencia en la forma del ala posterior de machos y hembras (Figs. 63–65), diferencia que podría explorarse con morfometría geométrica cuando se cuente con un tamaño de muestra suficiente (Monteiro & Furtado Dos Reis, 1999). Si bien *E. t. bellaria* sería la única subespecie de *E. tatila* presente en Sudamérica, Jenkins (1990) observó que especímenes de Perú eran muy similares a los de *E. t. tatila* de Centroamérica, y propuso la existencia de una posible clina hasta hasta Jujuy, Argentina, hasta la *E. t. bellaria* típica, la que tiene hembras de dorso castaño. Una hipótesis alternativa, como sugerirían las observaciones de Hayward (1931), podría ser que la coloración dorsal de las hembras sea variable en todas las poblaciones de la subespecie, sólo que éstas han sido submuestreadas, o ejemplares femeninos con reflejo azul metalizado han sido erróneamente asignados al otro sexo, al considerar válida la descripción de Jenkins (1990). Habría que disponer de un buen número de ejemplares hembra de poblaciones procedentes de toda el área de dispersión de la especie y de diferentes momentos del año, para poner a prueba la validez de estas hipótesis.

Como fuera anticipado por Jenkins (1990) y Cavanzone–Medrano *et al.* (2016), la coloración ventral del ala posterior, mostró una importante variación de patrones crípticos. Se reconocieron siete de los diez morfotipos descritos por Cavanzone–Medrano *et al.* (2016) para *E. tatila* en península de Yucatán y un morfotipo nuevo, de mayor predominancia en el área de estudio y que fue exclusivo de machos (Fig. 67). Cuatro de los morfotipos se presentaron en ambos sexos en proporciones variables, y sólo dos que aparecieron únicamente en hembras y

uno en machos, pero como su representación en el total fue relativamente baja, sería aventurado suponer que se trate de morfotipos exclusivos del sexo.

En Lepidoptera, los polimorfismos en el patrón de coloración de las alas pueden deberse a la determinación genética o bien a un fenómeno de plasticidad fenotípica (Beldade & Brakefield, 2002). La plasticidad fenotípica permitirá la generación de polimorfismos estacionales en respuesta a cambios ambientales (Beldade & Brakefield, 2002). En una especie con polimorfismo genético, entre tanto, si los patrones de los morfotipos no son igualmente crípticos, entonces las frecuencias de los mismos serán proporcionales a las frecuencias de los elementos del patrón de fondo con los que están asociados, y un fondo más complejo permitirá la coexistencia de un mayor número de morfotipos (Endler, 1978). Alternativamente, si la capacidad críptica de los morfotipos es similar, la frecuencia de morfotipos observados puede estar relacionada con distintas características de sus predadores visuales (Endler, 1978). Así, la selección apostática, proceso inducido por la tendencia de ciertos predadores de alimentarse de los morfotipos más comunes en un hábitat mientras ignoran a los más raros, lleva al mantenimiento de altos niveles de polimorfismo en la población presa (Bond & Kamil, 2002). De manera similar, la cautela de un predador en la incorporación a la dieta de morfotipos presa nuevos, originados por mutaciones, puede llevar a una mayor cantidad de morfotipos igualmente crípticos (Franks & Oxford, 2009). En *E. t. bellaria* no se encontró una ocurrencia estacional en la variación de patrón de coloración, por lo que se descarta, en principio, que el origen de la misma se deba a plasticidad fenotípica. Es probable, entonces, que la gran diversidad de morfotipos coexistentes esté condicionada en parte por la heterogeneidad del hábitat, y, en parte por la selectividad de los predadores visuales. Así, la mayor frecuencia del morfotipo pardo con mácula (P/M) posiblemente se deba a una mayor cantidad de fondos de reposo coincidentes con este patrón, como las cortezas de árboles, la hojarasca y los suelos arenosos y con rocas (Figs. 23–26), el que le conferirá mayor capacidad críptica. Mientras tanto, la coexistencia de otros patrones, podría mantenerse por alguna selectividad de los predadores presentes. Serían necesarios más estudios observacionales que permitan conocer los predadores visuales de *E. t. bellaria* en el área de estudio, y también experimentales, para evaluar la capacidad críptica de la especie ante los mismos.

De acuerdo a Jenkins (1990), las subespecies *E. t. tatila* y *E. t. bellaria* se caracterizan en parte por poseer ocelos con pupilas o centros blancos, mientras los ocelos de *E. t. tatilista* serían de centro negro. En el presente estudio se encontraron pocos ejemplares con pupilas negras y la mayoría presentó pupilas con una mezcla variable de blanco y negro, por lo que se cuestiona la utilidad de este carácter para la identificación de las subespecies. Estos resultados

concuerdan con los hallazgos de Cavanzón–Medrano *et al.* (2016) en una población de *E. tatila* en la Península de Yucatán en la que, si bien encontraron ejemplares con ocelos de centro blanco o negro característicos de *E. t. tatila* o *E. t. tatilista* respectivamente, encontraron un mayor número de ejemplares con una mezcla de ambos colores y proponen la hibridación de ambas subespecies, considerando a la zona como de contacto histórico entre ellas, la compleja biogeografía de la región y los antecedentes migratorios de *E. tatila*. Alternativamente proponen la hipótesis de una variación fenotípica regional sugiriendo una nueva subespecie para la Península de Yucatán. Debido a la distancia geográfica entre las poblaciones de *E. t. tatilista* y *E. t. bellaria* en el área de estudio (Fig. 1), sería poco probable que los ocelos de centro blanco y negro se deban a una hibridación entre estas subespecies, y, si se tiene en cuenta a su vez la ocurrencia de un morfotipo novedoso, la hipótesis de variaciones locales de coloración críptica sería más plausible.

CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo se da a conocer por primera vez la dinámica temporal de la presencia de adultos de *Eunica tatila bellaria* en un sendero dentro del Bosque Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina, así como la morfología y tiempos de desarrollo de sus estados inmaduros y la variación morfológica de los adultos. Se confirma a *Sebastiania commersoniana* como planta hospedadora de la especie en el área de estudio y se refuta parcialmente la descripción de las hembras respecto al color de su faz dorsal, ya que algunas de ellas exhiben, al igual que los machos, un reflejo azul en el área basal, a la vez que se pone en duda la utilidad de la coloración del centro de los ocelos en la faz ventral de las alas como carácter taxonómico en la identificación de subespecies de *E. tatila*. Se describe la quetotaxia corporal de la larva de primer estadio y la distribución de éscolos de quinto estadio, y se discuten sus similitudes y diferencias con la de *E. b. magnipunctata*, la única del género conocida previamente, así como similitudes y diferencias con los escasos estados inmaduros conocidos de otras especies del género. Conocer la morfología completa y comportamiento de las larvas, pupas e imagos de todas las especies de *Eunica* permitirá proponer o clarificar hipótesis sobre las relaciones filogenéticas dentro del género.

Lejos de considerar exhaustivo el conocimiento alcanzado sobre esta especie, múltiples interrogantes nuevos han surgido. Entre ellos están, por ejemplo, conocer la fuente de nutrientes, longevidad de los adultos y posibilidad de obtener oviposturas en cautiverio, ya que en contadas ocasiones se los pudo observar libando en superficies húmedas de un arroyo, los cebos de fruta fermentada no parecieron ser efectivos, dos ensayos de mantenimiento en jaulas de ejemplares capturados en campo no dieron resultados positivos y no existen antecedentes en el género sobre la obtención de huevos en cautividad. Otras incógnitas con respecto a adultos están referidas a lo que ocurre con ellos durante la época seca, podrían morir y alguno de los estados inmaduros ser el estado de resistencia, cambiar su comportamiento de vuelo por encontrarse en diapausa reproductiva o, tal vez, desplazarse a otros sitios con mejores condiciones y continuar allí su ciclo, ninguna de ellas completamente excluyente. Estudiar la morfología de las estructuras genitales y realizar análisis moleculares, considerando representantes de toda el área de distribución, podrían esclarecer estos aspectos. Además, conociendo los antecedentes de otras especies del género, resta indagar si el patrón de variación anual registrado en el período estudiado se repite, o si existen fluctuaciones interanuales de la población. Respecto a los estados inmaduros, y teniendo en cuenta que *S. commersoniana* no se encontraría en toda el área de dispersión de *E. t. bellaria* y, por lo tanto, allí se alimentan

sobre otra especie de planta, surge la pregunta de si es posible que en el área de estudio las larvas puedan utilizar otra especie de planta hospedadora como alternativa. Por último, y sin por esto agotar los posibles interrogantes, resta mencionar la presencia e incidencia de los controladores naturales del lepidóptero, especialmente parasitoides, predadores y patógenos. En la bibliografía sólo se han mencionado a diferentes especies de hormigas como predadores de orugas de *Eunica*, las que parecerían no estar asociadas a *S. commersoniana* en el área de estudio. Unos pocos registros obtenidos durante el presente trabajo llevan a considerar a parasitoides de huevos, larvas y pupas como probables controladores naturales de la especie, como así también algunas aves insectívoras.

Aporte del trabajo a mi formación profesional

La elaboración de la presente tesina de grado me permitió profundizar conocimientos adquiridos durante la carrera de biología en relación a la identificación, muestreo, manipulación y cría de un organismo de estudio, con las dificultades particulares que esto conlleva tratándose de un lepidóptero críptico de pequeña talla y vuelo evasivo, cuyos estados inmaduros habían sido documentados escasamente. El procesamiento de la información recolectada mediante la identificación e interpretación de patrones fenológicos por un lado, y de elementos y patrones morfológicos y comportamentales por el otro, llevaron a una amplia exploración de conceptos y terminología abarcando distintas ramas de la biología como la taxonomía, ecología y biología del desarrollo. El trabajo en conjunto con mi directora de tesina, la Dra. Adriana Inés Zapata, me permitió ganar nuevas perspectivas al momento de resolver problemas metodológicos, interpretar resultados y proponer hipótesis plausibles. La experiencia en su totalidad me proveyó de herramientas fundamentales para mi futuro ejercicio profesional como bióloga.

BIBLIOGRAFÍA

- Ackery, P.R. (1988) Hostplants and classification: a review of Nymphalid butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, **33**, 95–203.
- Alayo, P.D., & Hernández, L.R. (1987) *Atlas de las mariposas diurnas de Cuba (Lepidoptera: Rhopalocera)*. Editorial Científico-Técnica, La Habana, Cuba.
- Alvim, P.T., & Alvim, R. (1978) Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. *Tropical trees as living systems* (ed. Tomlinson, P.B., & Zimmerman, M.H.), pp. 445-464. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Andrade-C., M.G., Henao-Bañol, E.R., & Triviño, P. (2013) Técnicas y procesamiento para la recolección, preservación y montaje de mariposas en estudios de biodiversidad y conservación. (Lepidoptera: Hesperioidea–Papilionoidea). *Revista Académica Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, **37(144)**, 311–325.
- Barbosa, E.P., Kaminski, L.A., & Freitas, A.V.L. (2010). Immature stages of the butterfly *Diaethria clymena janeira* (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Zoologia (Curitiba)*, **27(5)**, 696–702.
- Beccaloni, G.W., Vilorio, A.L., Hall S.K & Robinson, G.S. (2008) *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. Monografías Tercer Milenio Vol. 8, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Beldade, P., & Brakefield, P.M. (2002) The genetics and evo–devo of butterfly wing patterns. *Nature Reviews Genetics*, **3(6)**, 442-452.
- Bond, A.B., & Kamil, A.C. (2002) Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. *Nature*, **415**, 609–613
- Cabrera, A.L. (1976) *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Capitanelli, R.G. (1979) Clima. *Geografía Física de la provincia de Córdoba* (eds. Vázquez, J., Miatello R., & Roqué M.), pp. 48–138. Boldt, Buenos Aires, Argentina.
- Casagrande, M.M. & Mielke, O.H.H. (1985) Estagios imaturos de *Agrias claudina claudianus* Staudinger (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Revista Brasileira de Entomología*, **29**, 139–142.
- Cavanzón-Medrano, L., Pozo, C., Hénaut, Y., Legal, L., Salas-Suárez, N., & Machkour-M'Rabet, S. (2016) Complex population patterns of *Eunica tatila* Herrich-Schäffer (Lepidoptera: Nymphalidae), with special emphasis on sexual dimorphism. *Neotropical Entomology*, **45**, 148–158.
- Demaio, P., Karlin, U.O., & Medina, M. (2002) *Árboles nativos del centro de Argentina*. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Denlinger, D.L. (2009) Chapter 72 – Diapause. *Encyclopedia of Insects* (2ª Ed.) (eds. Resh, V.H, & Cardé, R.T), pp. 267–271. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- DeVries, P.J. (1986) Hostplant records and natural history notes on Costa Rican butterflies (Papilionidae, Pieridae & Nymphalidae). *The Journal of Research on the Lepidoptera*, **24**, 290–333.
- DeVries, P.J. (1987) *The butterflies of Costa Rica and their natural history*. Princeton University Press, Princeton, EEUU.

- Dias, F.M.S., Casagrande, M.M., & Mielke, O.H.H. (2014). Biology and external morphology of the immature stages of the butterfly *Callicore pygas eucala*, with comments on the taxonomy of the genus *Callicore* (Nymphalidae: Biblidinae). *Journal of Insect Science*, **14**(91), 1–18.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., & Robledo C.W. (2016) InfoStat. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Drewniak, M.E., Zapata A.I. & Beccacece H.M. (2016) Mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) de la Reserva Natural Urbana General San Martín, Córdoba, Argentina). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, **44**(174), 287–298.
- Endler, J.A., (1978) A predator's view of animal color patterns. *Evolutionary Biology*, **11**(3):319-364.
- Fernández, A. & Martínez G.J. (2019) Las plantas en la alimentación de pobladores rurales de los ambientes serranos de La Calera (Dpto. Colón, Córdoba, Argentina). Una perspectiva etnobotánica diacrónica. *Bonplandia*, **28**(1), 43–69.
- Franks, D.W., & Oxford, G.S. (2009) The evolution of exuberant visible polymorphisms. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, **63**(10), 2697-2706.
- Freitas, A.V.L., & Oliveira, P.S. (1992) Biology and behavior of *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae) with special reference to larval defense against ant predation. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, **31**, 1–11.
- Freitas, A.V.L., Brown–Jr, K.S., & Otero, L.D. (1997) Juvenile stages of *Cybdelis*, a key genus uniting the diverse branches of the Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera Research*, **8**(1), 29–34.
- Gardiner, B.O.C. (1974) Observations on green pupae in *Papilio machaon* L. and *Pieris brassicae* L. *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, **176**, 13–22.
- Giorgis, M., Cingolani, A., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Espinar, L., Morero, R., Gurvich, D., Tecco, P., Subils, R., & Cabido, M. (2011) Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, **36**, 9–43.
- Greeney, H.F., Dyer, L.A., & Smilanich, A.M. (2012) Feeding by lepidopteran larvae is dangerous: a review of caterpillars' chemical, physiological, morphological, and behavioral defenses against natural enemies. *Invertebrate Survival Journal*, **9**(1), 7-34.
- Hall, D.W., Minno, M.C., & Butler J.F. (2013) Dingy purplewing butterfly, *Eunica monima* (Stoll) (Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae: Limenitidinae). *University of Florida. The Institute of Food and Agricultural Sciences–Extension*, **EENY–412(IN748)**, <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.492.1082&rep=rep1&type=pdf> Accedido 9 de diciembre de 2021.
- Hartfelder, K., & Emlen, D.J. (2012). Endocrine control of insect polyphenism. *Insect endocrinology* (ed. Gilbert, L.I), pp. 464–522. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hayward, K.J. (1931) Lepidópteros Argentinos. Familia Nymphalidae. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **4**(1–3), 1–190.
- Hayward, K.J. (1973) Catálogo de los Ropalóceros Argentinos. *Opera Lilloana*, **23**, 1–318.
- Heredia, M. D. & Álvares–Lopez, H. (2004) Larval morphology and behavior of *Antirrhoea weymeri* Salazar, Constantino & López, 1998 (Nymphalidae: Morphinae) in Colombia. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **58**(2):88–93.

- Huang, C. & Hsu, Y. 2016. Immature biology of *Neptis hesione podarces* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Taiwan, with discussion on its frass chain function. *Annals of the Entomological Society of America*, **109** (3), 357–365.
- Ishizaki, H., & Kato, M. (1956) Environmental factors affecting the formation of orange pupa in *Papilio xuthus*. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto. Series B*, **23**(1), 11–18.
- Jenkins, D.W. (1990) Revision of *Eunica*. Neotropical Nymphalidae VIII. *Bulletin of the Allyn Museum*, **131**, 1–177.
- Jones, M., Rakes, L., Yochum, M., Dunn, G., Wurster, S., Kinney, K., & Hazel, W. (2007) The proximate control of pupal color in swallowtail butterflies: implications for the evolution of environmentally cued pupal color in butterflies (Lepidoptera: Papilionidae). *Journal of Insect Physiology*, **53**(1), 40–6.
- Klimaitis, J., Núñez–Bustos, E., Klimaitis, C., & Güller, R. (2018) *Mariposas – Butterflies – Argentina Guía de Identificación – Identification Guide*. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina.
- Kishimoto–Yamada, K., & Itioka, T. (2015) How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*, **18**(4), 407–419.
- Lamas, G. (2004) *Atlas of Neotropical Lepidoptera: Checklist Pt. 4A Hesperioidea–Papilionoidea*. Scientific Publishers for the Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville, EEUU.
- Leite, L.A.R., Bonfantti, D., Lidke, A.L, Casagrande, M.M., & Mielke, O.H.H. (2017) Comparative study on the hypandrium of the Neotropical Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, **45**(178), 263–282.
- Lieberman, D., & Lieberman, M. (1984) The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica*, **16**(3), 193–201.
- Llorente–Bousquets, J., & Castro–Gerardino, J., (2007) Estudios en sistemática de Dismorphiini (Lepidoptera: Pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica. *Revista de la Academia Colombiana de ciencias exactas, físicas y naturales*, **31**(118), 145–164.
- Malcolm, S.B., & Slager, B.H. (2015) Migration and host plant use by the southern monarch, *Danaus erippus*. *Monarchs in a changing world: Biology and conservation of an iconic insect* (ed. Oberhauser, K.S., Nail, K.R., & Altizer, S.), pp. 225–235. Cornell University Press, Ithaca, EEUU.
- Mayekar, H.V., & Kodandaramaiah, U. (2017) Pupal colour plasticity in a tropical butterfly, *Mycalasis mineus* (Nymphalidae: Satyrinae). *Plos One*, **12**(2), e0171482.
- Minno M.C., Butler J.F., & Hall D.W. (2005) *Florida butterfly caterpillars and their host plants*. University Press of Florida, Gainesville, Florida.
- Monteiro, L. & Furtado dos Reis S. (1999) *Principios de morfometría geométrica*. Holos Editora, San Pablo, Brasil.
- Mosher, E. (1916) A Classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, **12**(1–4), 17–153.
- Müller, W. 1886. Südamerikanische Nymphalidenraupen, Versuch einer natürlichen Systems der Nymphaliden, *Zoologische Jahrbücher*, **1**, 417–678.

- Muniz, D.G., Freitas, A.V., & Oliveira, P.S. (2012) Phenological relationships of *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae) and its host plant, *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), in a Neotropical savanna. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **47**(2), 111-118.
- Murphy, P.G., & Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**(1), 67-88.
- Muyschondt, A. (1973a) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador I A. *Catonephele numilia esite* (Nymphalidae–Catonephelinae). *Journal of the New York Entomological Society*, **81**(3), 164–174.
- Muyschondt, A. (1973b) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III A. *Temenis laothoe liberia* (Nymphalidae–Catonephelinae). *Journal of the New York Entomological Society*, **81**(3), 224–233.
- Muyschondt, A. (1973c) Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. IV A. *Pseudonica flavilla canthara* (Nymphalidae–Catonephelinae). *Journal of the New York Entomological Society*, **81**(3), 234–242.
- Nakanishi, A. 1988. Study on the first instar larvae of the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera, Nymphalidae). *Special Bulletin of the Lepidopterological Society of Japan*, **6**, 83-99.
- Nieves–Uribe, S., Flores–Gallardo, A., Hernández–Mejía, B.C., & Llorente–Bousquets, J. (2015) Exploración morfológica del corion en Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae): aspectos filogenéticos y clasificatorios. *Southwestern Entomologist*, **40**(3), 589–648.
- Nieves–Uribe, S., Flores–Gallardo, A., & Llorente–Bousquets, J. (2016) Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, **41**(2), 505–532.
- Oliveira, P.S., & Freitas, A.V.L. (1991) Hostplant record for *Eunica bechina magnipunctata* (Nymphalidae) and observations on oviposition sites and immature biology. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, **30**, 140–141.
- Otero, L. D. (1994). Early stages and natural history of *Sea sophronia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Eurytelinae). *Tropical Lepidoptera Research*, **5**(1), 25–27.
- Piaggio, M., & Delfino, L. (2009) Florística y fitosociología de un bosque fluvial en Minas de Corrales, Rivera, Uruguay. *Iheringia, Série Botânica*, **64**(1), 45–51.
- Ríos L. (2019) *Eunica malvina* (Nymphalidae). <https://www.acguanacaste.ac.cr/paginas-de-especies/insectos/104-nymphalidae/3994-i-eunica-malvina-i-nymphalidae>. Accedido 4 de diciembre de 2021.
- Salik, L.M.G., Dias, F.M.S., Carneiro, E., Casagrande, M.M., & Mielke, O.H.H. (2016) Immature stages of *Temenis laothoe meridionalis* Ebert (Lepidoptera, Nymphalidae, Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **61**(1), 16–24.
- Salik, L.M.G., Leite, L.A.R., Dias, F.M.S., Casagrande, M.M., & Mielke, O.H.H. (2015) Immature stages of *Hamadryas fornax fornax* (Hübner) (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **59**(4), 301–306.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., & Eliceiri, K.W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, **9**(7), 671–675.
- Scoble, M.J. (1992) *The Lepidoptera. Form, function and diversity*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.

- Sermeño–Chicas, J.M., & Henríquez–Martínez, G. (2013) Bioecología y migración de la mariposa *Eunica monima* (Stoll) (Lepidoptera: Nymphalidae) en El Salvador. *Bioma*, **8**, 37–43.
- Shiels, A.B., Haines, W.P., Swinnerton, K.J., Silander, S., Figuerola–Hernández, C., Will, D., García–Cancel, J.G., & Torres–Santana, C.W. (2017) Sudden Appearance and Population Outbreak of *Eunica monima* (Lepidoptera: Nymphalidae) on Desecheo Island, Puerto Rico. *Florida Entomologist*, **100**(1), 176–179.
- Silva, A.R.M., Pontes, D.V., Guimarães, M.P., Oliveira, M.V., Assis, L.T.F., & Uehara–Prado, M. (2015) Fruit–feeding butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) of the Área de Proteção Especial Manancial Mutuca, Nova Lima and Species list for the Region of Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotropica*, **15**(3), 1–9.
- Smith, A.G. (1978) Environmental factors influencing pupal colour determination in Lepidoptera. 1. Experiments with *Papilio polytes*, *Papilio demoleus* and *Papilio polyxenes*. *Proceedings of the Royal Society B*, **200**, 295–329.
- Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1979) *Introducción a la bioestadística*. Reverté, Madrid, España.
- Stehr, F.W. (1987) Order Lepidoptera. *Immature insects* (ed. Stehr, F.W), pp. 288–596. Kendall/Hunt, Dubuque, EEUU.
- Vargas–Fernández, I., Llorente–Bousquets, J., & Luis–Martínez, A. (1996) Distribución y fenología de tres especies del género *Eunica* en México (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, **7**(2), 121–126.
- Vargas–Zapata, M.A., Boom–Urueta, C.J., Seña–Ramos, L.I., Echeverry–Iglesias, A.L., & Martínez–Hernández, N.J. (2015) Composición vegetal, preferencias alimenticias y abundancia de Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, **20**(3), 79–92.
- Villafañe, N.A., Zapata, A.I., Zarco, A., Beccacece, H.M., Cherini, M.P., & Pereyra, M.C. (2009) Lepidópteros diurnos de la Reserva Hídrica Municipal Los Manantiales. *En: X Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral. II Reunión Argentina de Ciencias Naturales, 2009*, Santa Fe, Argentina.
- Volkmann, L., & Núñez–Bustos, E. (2013) *Mariposas serranas de Argentina central. Tomo II: Hesperiiidae y Nymphalidae*. Equipo Gráfico, Huerta Grande, Argentina.
- Welling, E. (1959) Notes on butterfly migrations in the Peninsula of Yucatan. *Journal of the Lepidopterists' Society*, **(13)**, 62–64
- West, D.A., Snelling, W.M., & Herbeck, T.A. (1972) Pupal colour dimorphism and its environmental control in *Papilio polyxenes asterias* Stoll (Lepidoptera: Papilionidae). *Journal of the New York Entomological Society*, **80**, 205–211.
- Wiklund, C., (1975). Pupal colour polymorphism in *Papilio machaon* L. and the survival in the field of cryptic versus non-cryptic pupae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **127**(1), 73–84.
- Williams, C.B., (1945). Evidence for the migration of Lepidoptera in South America. *Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)*, **16**(1–2): 113–131.
- Winter Jr., W.D. (2000) *Basic techniques for observing and studying moths and butterflies*. The Lepidopterists Society, Los Angeles, EEUU.

- Wolda, H. (1978) Fluctuations in abundance of tropical insects. *The American Naturalist*, **112**(988), 1017–1045.
- Wolda, H. (1988) Insect seasonality: why?. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**(1), 1–18.
- Yumnam, T., Banerjee, B., & Kodandaramaiah, U. (2021) Pupal colour plasticity in the butterfly *Catopsilia pomona* (Lepidoptera: Pieridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **134**(2), 331–341.
- Zuloaga, F.O., Belgrano, M.J., & Zanotti, C.A. (2019) Actualización del catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Darwiniana (nueva serie)*, **7**(2), 208–278. Apéndice I.