

FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LEPIDOPTERA

Enrique García-Barros

Departamento de Biología (Zoología)
Universidad Autónoma de Madrid. 28049 Madrid
garcia.barros@uam.es

Resumen

Se revisan de forma resumida los conocimientos disponibles sobre las relaciones filogenéticas de las superfamilias de Lepidoptera, así como la bibliografía relevante. Los caracteres que apoyan las hipótesis filogenéticas comentadas no son presentados en detalle, pero se comenta el papel que potencialmente han jugado algunos rasgos característicos en la evolución de este orden de insectos. Especialmente, la morfología y conductas relacionadas con el vuelo y tamaño, genitalia femenina y la especialización alimentaria en adultos y larvas son discutidas en términos no técnicos.

Palabras clave: Lepidoptera, Filogenia, Evolución.

Phylogeny and Evolution of Lepidoptera

Abstract

Current knowledge on the phylogenetic relationships among the Lepidopteran superfamilies, and the relevant pertinent literature, are summarised. The characters that support the present phylogenetic hypotheses are not listed in detail. Instead, the potential role that some relevant features may have played in the evolution of this insect order is addressed. Specifically, the morphological and behavioural trends related to wing and scale morphology, female genitalia, and feeding specialization in adults and larvae, are discussed within a non- strictly technical framework.

Key words: Lepidoptera, Phylogeny, Evolution.

INTRODUCCIÓN

Lepidoptera es uno de los órdenes de Hexapoda relevantes por su riqueza de especies. Aunque los textos clásicos (Bourgogne, 1951; Munroe, 1982) conceden unas 100.000, censos recientes han arrojado cifras de entre 146.000 y 165.000 especies contemporáneas (Heppner, 1991; Laithwaite et al., citado por Scoble, 1992). Si bien Gaston (1991) admite un máximo de hasta 500.000 especies, Heppner (1991) considera que el número real debe ser cercano a 255.000.

El número de especies permite una valoración exacta del trabajo a realizar para construir una hipótesis fundada sobre la filogenia de un grupo: un cladograma completamente resuelto tiene tantas dicotomías (o clados) como el número de especies, menos uno. Desde el punto de vista más estricto, la resolución del cladograma de Lepidoptera seguramente no supera actualmente el uno o el dos por ciento (tal vez, un valor medio comparable al de otros órdenes de insectos). Las cifras varían de acuerdo con diferentes expertos, pero suelen distinguirse entre 25 y más de 40 superfamilias de lepidópteros. Estas comprenden unas 120 familias y 230 subfamilias (por ejemplo: Heppner, 1991). No hay evidencia sólidamente cimentada del carácter monofilético de todos y cada uno de estos taxones, incluyendo al menos la mitad de las superfamilias. Por estos motivos es razonable aceptar que la reorganización de este orden de insectos progresará todavía durante bastante tiempo.

No intentaré en este artículo sino ofrecer una panorámica muy general del estado del estudio de la filogenia de polillas y mariposas, por encima del nivel de superfamilia, y limitando a lo imprescindible la mención de taxones de rango intermedio y las apomorfias definitorias de cada clado propuesto. Entre la bibliografía citada a modo de ejemplo se encontrará información, no exhaustiva, sobre filogenia de algunos taxones de otros niveles, que no comento en detalle.

La bibliografía es extensa. Para rastrearla, o como fuentes de información general, puedo recomendar un par de textos con carácter de síntesis: Common (1975), que recoge referencias anteriores a 1973, y Scoble (1992). Hay que añadir el reciente trabajo editado por Kristensen (1998), de consulta obligada, y del que sin embargo conozco solo algunas partes. Scott & Wright (1990) y especialmente Scott (1986) resumen con sencillez las ideas predominantes sobre la filogenia de Lepidoptera.

LOS SABIOS

La historia del estudio de la filogenia de los lepidópteros ha discurrido por caminos parecidos a la de otros grupos de animales. Su clasificación, por ejemplo, mereció la atención de Aristóteles (hace más de 2.300 años, en su *Historia de los*

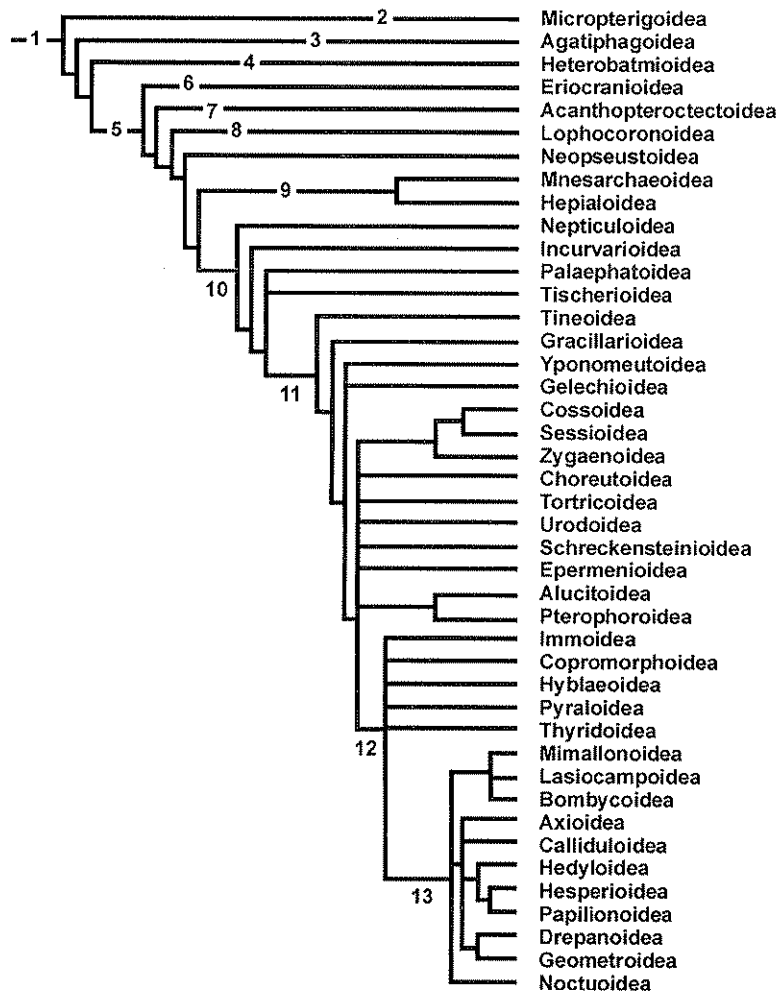


Fig. 1.- Una hipótesis de las relaciones filogenéticas entre las superfamilias de Lepidoptera, compuesta con datos de Kristensen (1984a), Minet (1991), y Nielsen & Kristensen (1996) (ver Kristensen, 1998). Nótese la presencia de numerosas politomías. Los taxones correspondientes a los nudos numerados son: 1- Orden Lepidoptera, 2- Suborden Zeugloptera, 3- Suborden Aglossata, 4- Suborden Heterobathmiina, 5- Suborden Glossata. 6 a 13 son categorías infrasubordinales, aunque algunos autores (Scott, 1986) han tratado algunas como subórdenes. No todas ellas cuentan con igual respaldo por parte de los especialistas; se trata de: 6- Dacnonypha, 7- Lophocoronina, 8- Neopseustina, 9- Exoporia, 10- Heteroneura, 11- Ditrysia, 12- Obtectomera, 13- Macrolepidoptera (ver también la Figura 3).

Animales); Linnaeus (1758) perfiló varios grupos entre los que algunos pueden encontrar equivalencia en taxones actuales. Entre los autores del último siglo cabría destacar a F. Karsch, J. H. Comstock, T. A. Chapman, G. Hampson, E. Meyrick, C. Börner, H. E. Hinton, J. Bourgogne, D. S. Leraut, D. S. Fletcher, S. E. Heppner, I. F. B. Common, E. Munroe, E. Niculescu, S. G. Kiriakoff, J. S. Miller, V. I. Kutznetzov, D. Nielsen, D. R. Davis, N. P. Kristensen, J. Minet, J. A. Scott, por citar algunos cuyo área de interés taxonómico es amplia.

LOS MÉTODOS

El trabajo anterior a 1970 podría encuadrarse, aunque a *posteriori*, y quizá en ocasiones sin consentimiento de los autores, dentro de la escuela de la sistemática evolutiva. Pueden ser ejemplos las dicotomías clásicas: Rhopalocera — Heterocera, Jugatae — Frenatae, Homoneura — Heteroneura, en las que parte de la dicotomía representa de hecho un grupo monofilético, pero la otra no (Scoble, 1992). La escuela feneticista no ha tenido gran impacto en la organización de altos niveles taxonómicos de lepidópteros, aunque algunos

trabajos (como Ehrlich, 1958, 1967) son todavía referencias frecuentes. En cualquier caso, cierto tipo de datos se prestan con más facilidad al análisis fenético (p. ej. Geiger & Scholl, 1985; Cook et al., 1997). Después de Hennig (1965, 1966) se populariza la metodología filogenética, cuya aplicación a Lepidoptera dista de ser uniforme. En la organización de altas categorías taxonómicas predomina el análisis hennigiano con discusión de caracteres apoyada en el estudio comparado, y el establecimiento de planes estructurales hipotéticos. En ocasiones persiste un grado de subjetividad que se manifiesta en el peso otorgado a determinadas apomorfias (p. ej.: Kristensen, trabajos citados en la bibliografía, o Minet, 1991). Los análisis de matrices de caracteres de cierto tamaño y sustentados en el principio de parsimonia predominan en los trabajos a nivel de familia o inferior (Kitching, 1984; De Jong et al., 1996, entre otros). Y, finalmente, los métodos filogenéticos apoyados en principios diferentes de el de parsimonia, como los análisis de compatibilidad de caracteres (Meacham & Estabrook, 1985), en minoría frente a los anteriores (por ejemplo Kitching, 1985).

LOS MATERIALES

Entre los caracteres empleados destaca en primer lugar la anatomía del insecto adulto. Son numerosos los trabajos especializados; se encontrará información general y abundantes referencias en, nuevamente, Scoble (1992), o Bourgogne (1951). Las fases preimaginales son otra importante fuente de información (Chapman, 1896; Mosher, 1916; Hinton, 1958; Hasenfuss, 1960; DeVries et al., 1985; Kyrki, 1990; Miller, 1991; Fehrenbach, 1995; o Epstein, 1996, por citar unos pocos ejemplos). De hecho, si nos permitimos presumir cierta independencia entre la evolución de al menos parte de las características de las distintas fases del ciclo biológico (huevo, larva, pupa, adulto), habremos de admitir la posibilidad de que ciertos caracteres de una de las fases reflejen cambios evolutivos que no dejaron huella visible en las otras. Las secuencias de bases de los ácidos nucleicos (genes nucleares, ADN mitocondrial) se ha incorporado recientemente como fuente de caracteres (Martin & Pashley, 1992; Pashley & Ke, 1992; Weller et al., 1992, 1994; Brown et al., 1994; Friedlander et al., 1998; Regier et al., 1998). Otras fuentes de caracteres son la bioquímica o la embriología (p. ej.: Cook et al., 1997; Kobayashi, 1998). Por una u otra razón, generalmente relacionadas con la economía de medios y tiempo, es frecuente que el alcance de cualquiera de los materiales usados contenga una cantidad limitada de información. En esas condiciones, tanto la intuición como algún docto científico (Miyamoto, 1985) hacen pensar que la combinación de caracteres de distinto origen permitirá mayor resolución de las hipótesis filogenéticas. Para los lepidopterólogos, esta aventura apenas ha comenzado.

RELACIÓN DE LEPIDOPTERA CON OTROS ÓRDENES

No se han formulado objeciones sobre la posición de Lepidoptera entre el grupo de cinco órdenes Panorpoides (o Mecopteroideos: Trichoptera, Lepidoptera, Mecoptera, Siphonaptera y Diptera) (Kristensen, 1975, 1981; Kristensen en Hennig, 1981). La relación entre lepidópteros y tricópteros como grupos hermanos cuenta también con un amplio consenso. El taxon formado por ambos órdenes recibe el nombre de Amphiesmenoptera, y constituye una de las relaciones entre dos órdenes de insectos mejor definida por el número de sinapomorfías. Entre estas destacan la heterogamia de las hembras (la hembra posee cromosomas sexuales XY), la fusión de las venas alares anales en forma de y griega, la superficie de las alas con un tapiz denso de sedas largas, el número de tubos de Malpigio (seis), y otros caracteres citológicos, cariológicos y anatómicos (Kristensen, 1975), embriológicos (Kobayashi & Ando, 1988) incluyendo, posiblemente, similitudes en la quetotaxia larvaria (Kristensen, 1984b).

DELIMITACIÓN DEL ORDEN LEPIDOPTERA

Resultaría extraño dejar de escribir en este punto: 'Los lepidópteros, como indica la etimología del término, son insectos caracterizados por tener las alas recubiertas de escamas; presentan, además, una espiritrompa...' Es probable que la presencia de escamas sirva para definir los Lepidoptera; pero como las escamas se dan también en ciertos tricópteros, y en otros órdenes de hexápodos, su carácter apomórfico no es indiscutible. La espiritrompa nunca existió en los lepidópteros más primitivos, por lo que ciertamente no es una apomorfia de Lepidoptera. Si lo serían, de acuerdo con Hennig (1981) y Kristensen (1981, 1984a, 1984b, 1986): La cabeza del adulto con sólo los dos ocelos laterales, la presencia del órgano de Rath en los palpos labiales del adulto (una invaginación con sensilios que detectan la presencia de anhídrido carbónico), la de un apodema tergo-pleural (porción dorsal de la sutura pleural del mesotórax del imago), la posesión de una epifisis en la cara interna de las tibiae anteriores del adulto, y otras.

DIVISIONES PRINCIPALES DE LEPIDOPTERA

La aplicación de los principios filogenéticos a la taxonomía de lepidópteros, combinada con la asimetría que presentan las ramas basales en cuanto respecta al número de familias y especies, resulta en que tres de los cuatro subórdenes de Lepidoptera agrupan a un número muy pequeño de especies, que corresponden exactamente a tres familias: Zeugloptera (familia Micropterigidae), Aglossata (Agatiphagidae, género *Agatiphaga*), y Heterobathmiina (Heterobathmiidae, género *Heterobathmia*). Los representantes de estos tres subórdenes suman unas 130 especies actuales mientras que todos los demás lepidópteros constituyen el cuarto, Glossata.

UN FILOGRAMA DE LAS SUPERFAMILIAS

La figura 1 resume una hipótesis de las relaciones entre superfamilias de Lepidoptera, de acuerdo con Kristensen (1984a), Minet (1991) y Nielsen & Kristensen (1996). Se presenta en forma de árbol de consenso, con un criterio laxo: no hay constancia de la monofilia de todas las politomías, y la definición de algunas superfamilias varía según los autores.

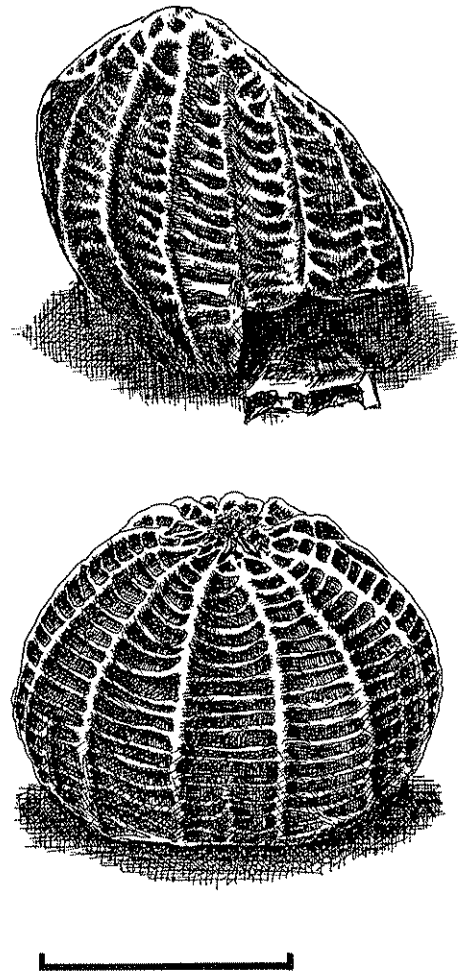


Fig. 2.- En la parte superior, un huevo fósil del Cretácico tardío, probablemente de un noctuido o hespérido (basado en Gall & Tiffney, 1983). En la parte inferior, un huevo de noctuido actual, de tamaño semejante. El trazo de escala representa 0,5 mm.

CRONOLOGÍA DE LA EVOLUCIÓN DE LEPIDOPTERA

Para pasar de puntillas por este apartado, del que se da cuenta en otro artículo de esta monografía, valga decir que, si el origen de Trichoptera puede situarse entre los 290 y 220 millones de años de antigüedad (Whalley, 1977), el de Lepidoptera pudiera no ser muy posterior. Los fósiles más antiguos de lepidópteros datan, sin embargo, de épocas más recientes (110 a 130 M.a.). Los Macrolepidoptera han dejado rastros de 70-80 millones de años de antigüedad (Mackay, 1970; Gall & Tiffney, 1983; Figura 2). Así, es razonable pensar que las grandes líneas de lepidópteros, equivalentes a subórdenes y superfamilias, estuvieran plenamente establecidas en el Cretácico medio (Scott, 1986), y fueran testigos del declive de los dinosaurios y de la diversificación de las plantas con flores.

POSIBLES ARGUMENTOS DE UNA HISTORIA

Podríamos intentar narrar algunos sucesos comparativamente recientes de la historia de Lepidoptera, pero no sin presentar con detalle a todos sus personajes, que no son pocos (pongamos por caso el melanismo de *Biston*, algunos complejos miméticos). Pero de los primeros capítulos, la mayor parte ha sido velada por el paso del tiempo. La fracción que podemos interpretar no es extensa, pero sí interesante porque se refiere

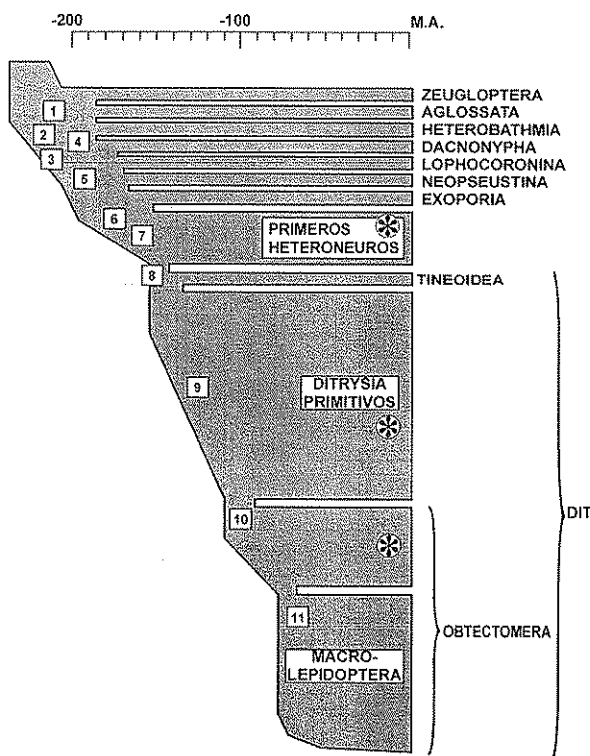


Fig. 3.- Un esquema ideal de la evolución del Orden Lepidoptera, basado en gran parte en la Figura 1. La cronología (margen superior) está calculada a vuelapluma sobre un esquema de Scott (1986), que es especulativo. Los sectores marcados con un asterisco son aglomerados parafiléticos, o politomías no resueltas, de superfamilias. Algunos acontecimientos en la evolución del grupo están marcados con casillas numeradas, a saber: 1- La larva utiliza plantas vasculares como alimento. 2- Aparecen las falsas patas larvarias. 3- Las escamas desarrollan un lumen o cavidad interna patente. 4- Aparece la espiritrompa. 5- La espiritrompa desarrolla músculos internos intrínsecos. 6- La venación se convierte en heteroneura (difiere entre alas anteriores y posteriores), y aparece un frénulo. 7- Las mandíbulas del adulto, o sus esbozos, desaparecen completamente. 8- Aparece un segundo orificio genital femenino que sirve para la transferencia de los espermátóforos, diferente del oviporo. 9- Diversos grupos con tendencia a la alimentación larvaria exófaga. 10- La pupa pierde movilidad, y presenta los cuatro primeros segmentos abdominales soldados. 11- Tendencia al incremento de tamaño máximo, predominantemente larvas en partes aéreas, expuestas, de las plantas.

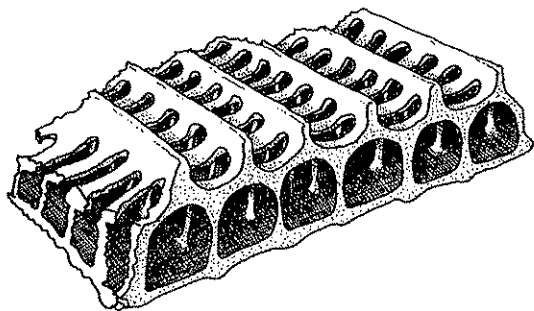


Fig. 4.- Corte transversal de una escama típica de macro-lepidóptero, mostrando el interior hueco.

a unos pocos acontecimientos ligados a la aparición de los grandes linajes del Orden. La exposición de estos hechos es, en parte, tautológica (las características interesadas son las mismas que han servido para establecer los linajes), cosa que en este punto no debiera preocuparnos. El relato atañe a mecanismos relacionados con el vuelo, las escamas, la estructura de las piezas bucales de los adultos y la alimenta-

ción y modo de vida de las orugas, principalmente, cuya distribución en la historia evolutiva de Lepidoptera se resume -con cierta libertad- en la figura 3.

LAS ESCAMAS DE LOS LEPIDÓPTEROS

Las escamas podrían ser una convergencia de Lepidoptera y Trichoptera, o un carácter ancestral compartido por ambos grupos. Pero la aparición de un lumen en su interior parece marcar un paso importante en la radiación de los lepidópteros. En los de origen más antiguo (zeuglópteros, aglosados, heterobazminos y los eriocranioideos) las escamas de las alas son esencialmente macizas. En los demás son huecas (Fig. 4), lo que refuerza una hipótesis relacionada con su utilidad como aislante térmico. Tiene sentido, porque muchos lepidópteros son endotermos dentro de un rango de temperatura del ambiente, y hacen uso de la actividad muscular para elevar su temperatura corporal hasta el nivel necesario para el vuelo (Heinrich, 1993).

Las escamas pueden también ayudar a concentrar o reflejar radiación solar en mariposas diurnas (Kingsolver, 1985a, 1985b; Miaoulis & Heilman, 1998) que, en contraste con las otras, funcionan como ectotermas. Las escamas constituyen además las piezas del mosaico de color y dibujos que apreciamos en las mariposas y polillas, y por ello han debido verse implicadas en gran número de eventos evolutivos relacionados con fenómenos de crípsis, aposematismo, mimetismo o termorregulación. La variedad de diseños es sorprendente, pero interpretar su significado evolutivo es difícil sin antes determinar el mecanismo inmediato responsable de la variación. Puede que éste consista en una serie de interacciones entre agentes morfogénos y las capas de células de la superficie de las alas que originarán las escamas (Nijhout, 1982, 1991).

Las escamas pueden haber permitido aumentar la capacidad de elevación de las alas, produciendo diferencias de rugosidad entre las caras dorsal y ventral (Brodsky, 1994), y su presencia ha propiciado la aparición de diversas especializaciones, tales como sistemas difusores de feromonas o capas protectoras para los huevos.

MODIFICACIONES RELACIONADAS CON LAS ALAS Y EL VUELO

Hay tres mecanismos básicos que pueden permitir mantener unidas las alas anterior y posterior de cada lado: yugal, frénulo-retinacular y amplexiforme. El sistema yugal, parecido al de Trichoptera, parece el más primitivo; el de frénulo y retináculo es el más extendido, aunque se ha perdido en diferentes momentos (entre otros, en los casos en que la coaptación alar es amplexiforme). De cualquier manera, su efecto sería mantener las alas unidas durante al menos parte del ciclo de giro necesario para el vuelo, con lo que estos insectos tetrápteros se convierten en funcionalmente dípteros. De forma hipotética, una mayor coaptación alar puede haber sido importante para los grupos en los que la frecuencia de batido de las alas ha aumentado. La transición de yugo a frénulo parece coincidir con una simplificación de la venación de las alas posteriores, de un patrón homoneuro (venación similar en ambos pares de alas) a otro heteroneuro (venación distinta en alas anteriores y posteriores, ver Fig. 5). Tales cambios podrían guardar relación con el incremento de tamaño corporal, que requeriría mayor envergadura alar y mayor frecuencia de batido para el vuelo (Kozlov et al., citados por Brodsky, 1994), y con un mayor desarrollo proporcional del mesotórax, portador del primer par de alas.

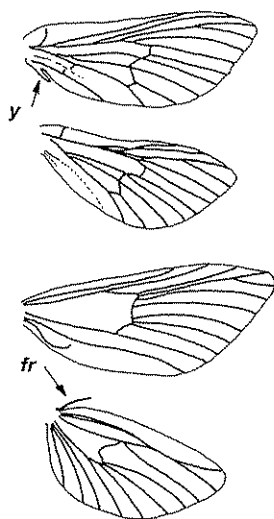
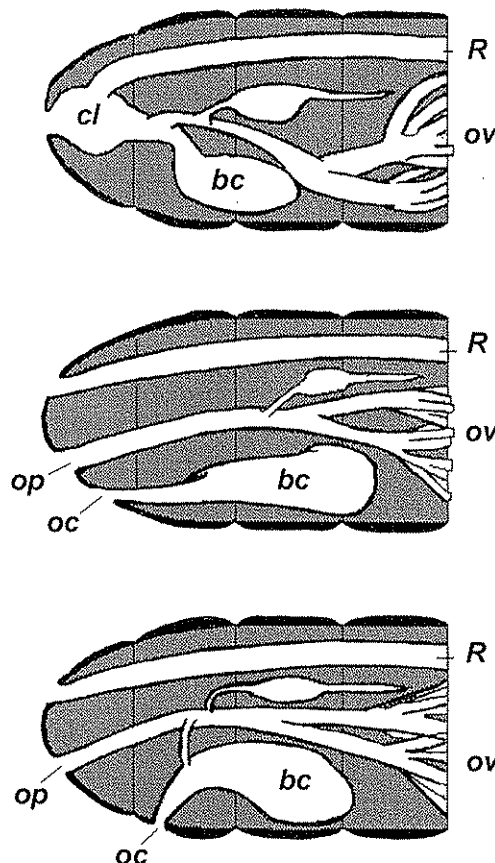


Fig. 5.- Esquema de los dos tipos principales de venación: homoneura (arriba) y heteroneura (debajo); en cada caso, alas anterior y posterior. En el ala anterior homoneura se aprecia un yugo (y) y la posterior heteroneura muestra un frénulo (fr).

Fig. 6.- Esquemas simplificados representando parte de los órganos internos del abdomen de la hembra de Lepidoptera, para mostrar las principales peculiaridades de la genitalia de tipo monotrísiano (arriba), de Exoporia (centro) y de Ditrysia (abajo). En el 'tipo monotrísiano', que presumimos el más antiguo, el orificio copulador coincide con el de la puesta. No así en Exoporia o Ditrysia; en estos, el esperma (contenido en un espermatóforo formado por el macho) es depositado en la bolsa copuladora, y desde allí debe ser trasladado para poder fecundar los huevos. bc = bolsa copuladora, cl = cloaca, oc = orificio copulador, op = orificio de la puesta (oviporo), ov = ovariolas, r = recto. →



GENITALIA FEMENINA: ¿LA HEMBRA DECIDE?

Suelen distinguirse tres patrones de organización en la genitalia femenina en los lepidópteros: monotrísiano, el más primitivo; exoporian y ditrisiano (ver Fig. 6). En los dos segundos, el esperma, contenido en un espermatóforo, es depositado durante la cópula en un receptáculo del abdomen femenino (la bolsa copuladora); posteriormente, la hembra se encargará de romperlo, y de transferir el esperma al lugar adecuado para la fecundación. En una documentada monografía sobre la genitalia de los animales, Eberhard (1985) pone en duda que el aislamiento interespecífico sea una causa dominante de la complejidad de las genitales; en otras palabras, pone en duda que la 'teoría de la llave y la cerradura' tenga una base real. En su lugar, propone la selección de la pareja por parte de la hembra como clave de la complicación de las estructuras genitales. En las genitales de tipo exoporia y ditrysia, el principal efecto es que la hembra tiene bajo su control el momento de la fecundación efectiva, pudiendo aceptar nuevas cópulas, o quizá incluso neutralizar el esperma adquirido. A un nivel altamente especulativo ¿podría ser éste uno de los pasos claves en la diversificación de Lepidoptera?

ALIMENTACIÓN DEL ADULTO: EL CAMBIO DE LAS ESPORAS POR EL NÉCTAR FLORAL Y SUS SECUELAS

Uno de los cambios cruciales en Lepidoptera ha sido, con toda probabilidad, la adaptación a la dieta líquida de los adultos. Al tiempo que los imagos pasaron a depender de alimentos fluidos, y principalmente del néctar de las flores, hubieron de enfrentarse a ciertas restricciones. Entre ellas está la compo-

sición del néctar, que es esencialmente agua azucarada, y carece de aminoácidos o grasas. Consecuencia o no de lo anterior, la fase larvaria hubo de asumir el papel de acumulador de reservas; por ejemplo, del material que el insecto adulto debe procesar para producir los huevos. Como contrapartida, el néctar es adecuado para compensar con rapidez el gasto de un proceso energéticamente caro: el vuelo.

La alimentación fluidófaga depende de la presencia de espiritrompa. Esta aparece en distintas fases de complejidad y desarrollo a lo largo de la historia del Orden (Fig. 7). Los adultos de micropterígidos, agatífagidos y heterobázmidos carecen de espiritrompa alguna, y poseen en cambio un par de mandíbulas. Éstas son alargadas, y parece ser que son usadas para recoger polen o esporas que constituyen el alimento de la polilla. La probóscide, formada por las gálea maxilares modificadas, aparece en los Glossata (de ahí el término), y muestra progresiva complejidad: sin músculos intrínsecos en Eriocraniidae, con músculos sencillos en Neopseustoidea y con músculos intrínsecos desarrollados en los otros grupos. Los primeros Glossata conservan mandíbulas, o esbozos de las mismas, no útiles para la alimentación; pero las mandíbulas no se encuentran ya en los Ditrysia.

La reducción de la espiritrompa ha ocurrido, independientemente, en varias ocasiones. Podemos interpretar este fenómeno como una exacerbación del cometido de la oruga en el ciclo biológico. En tales casos el adulto es un elemento efímero, dispersor, y es consecuente asumiendo un papel breve en la obra. Este sistema debe ser evolutivamente rentable bajo ciertas circunstancias, ya que aparece pronto en la historia de los lepidópteros (Hepialoidea, Incurvarioidea, Tineoidea, etc.), y es recurrente a lo largo de todo el Orden.

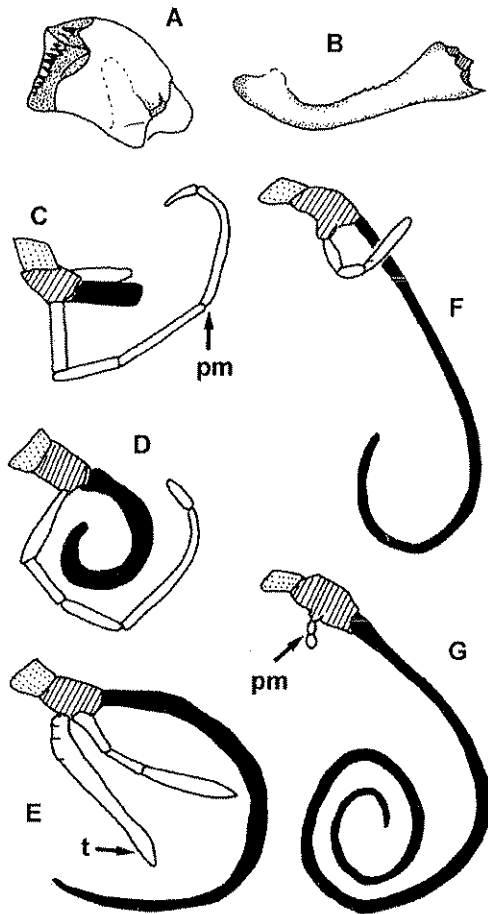


Fig. 7. - Piezas bucales. A = mandíbula de un adulto de *Micropterygidae*. B = mandíbula de una pupa exarata (con apéndices libres) de un *Eriocranioidea*. C-G, estructura de la maxila de lepidópteros adultos, mostrando distintos grados de desarrollo de la gálea (en negro) y el palpo maxilar (pm). En todos los casos, más o menos esquematizado: C = *Zeugloptera*, D = *Neopseustoidea* y *Eriocranioidea*, E = *Incurvarioidea* (*Prodoxidae*, las polillas de las yucas, que presentan una pieza adicional, el tentáculo [t] que no existe en otros lepidópteros y les sirve para recoger polen). F = *Gracillarioidea*, G = *Ditrysia*. Nótese el progresivo desarrollo de la gálea (que junto con la de la otra maxila origina la espiritrompa), y la reducción del palpo, a lo largo de la secuencia C-G. (Basado en Bourgoigne, 1951 y Scoble, 1992, que a su vez citan diversas fuentes).

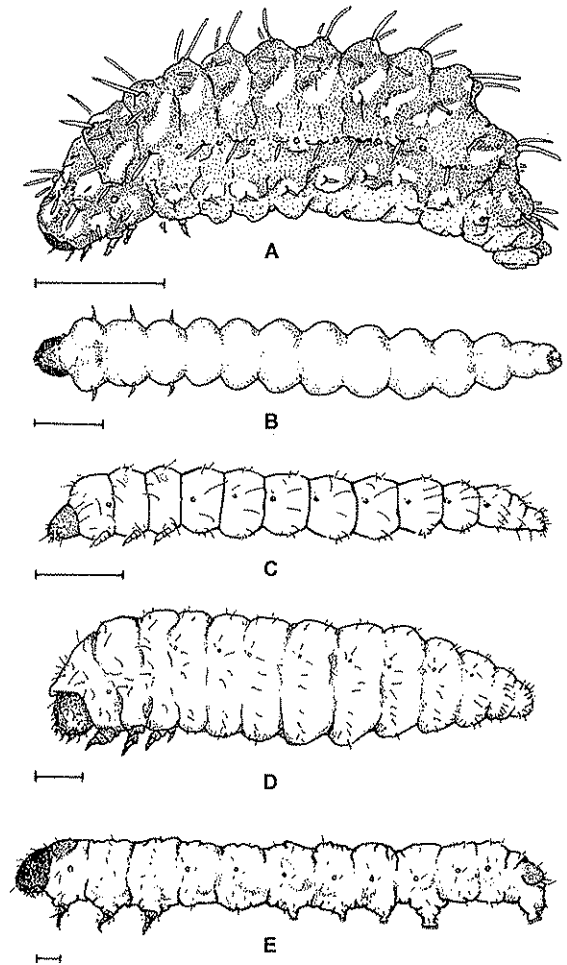


Fig. 8.- Orugas de lepidópteros. Los primeros lepidópteros probablemente carecían de los cinco pares de falsas patas abdominales (A, B, comparar con E). Éstas pueden haberse reducido de forma secundaria en diferentes grupos con larvas endofitas (D), un modo de vida frecuentemente ligado a modificaciones especiales. Entre los casos ilustrados, sólo A y E son exófagas. A = *Micropterygoidea*, B = *Heterobathmiina*, C = *Eriocranioidea*, D = *Incurvarioidea*, E = *Geometroidea*. El trazo de escala es de 1 mm; todas en vista lateral, excepto B (ventral). Basado en Kristensen & Nielsen (1983), Stehr (1987) y Yashuda & Hashimoto (1989).

ALIMENTACIÓN LARVARIA: EL VEGETARIANISMO

Los lepidópteros son casi monotemáticos en cuanto a su alimentación larvaria vegetariana, más o menos específica. Hay excepciones (ver por ejemplo Pierce, 1995), pero su relativa escasez sugiere que la fitofagia ha representado el filón particular de estos insectos. El vegetarianismo tiene sus inconvenientes, como la dieta pobre en proteínas, y a menudo tóxica (Slansky, 1993). Parte del secreto podría tener que ver con el resultado de la lucha entre lepidópteros (como parásitos) y las plantas, y la capacidad de los primeros de neutralizar, o incluso sacar provecho, de los mecanismos químicos defensivos desarrollados por las segundas.

La relación evolutiva que surge de la interacción entre lepidópteros y plantas constituye un campo de trabajo sugestivo (Ehrlich & Raven, 1964). La dieta de los miembros más antiguos del orden denota paralelismo entre su evolución y la de las plantas: Las larvas de micropterígido comen briófitos, las de *Agatiphaga*, gimnospermas, y las de *Heterobathmia*, fagáceas... Pero a partir de ahí, la relación es confusa (Mitter

& Brooks, 1983). Los casos mejor documentados sugieren que la colonización de nuevas plantas, junto con un cierto conservadurismo en la elección de nuevos hospedadores, puede en gran medida dar cuenta de los actuales patrones de correspondencia taxonómica entre lepidópteros y plantas (Niller, 1987; Janz & Nylin, 1998). Powell (1980) ha sugerido un escenario en el cual la diversificación de las grandes ramas de *Lepidoptera* habría respondido más bien a patrones de especialización ecológica (minadores, detritívoros, comedores de semillas, taladradores de tallos o troncos), cada uno de los cuales podría haberse extendido a diferentes taxones vegetales

FORMA DE VIDA DE LAS ORUGAS, O DE LA IMPORTANCIA EVOLUTIVA DE LA INMADUREZ

Conforme a lo expuesto, la vida de un lepidóptero es en cierto modo el resultado de la 'renuncia' del adulto a la adquisición de toda comida que no sea esencialmente combustible para el movimiento, conjugada con la adapta-

ción de la larva a una fuente de alimento quizá abundante, pero fisiológicamente costosa. Difícil combinación, que otorga a la oruga un papel relevante, a veces quizá protagonista (Epstein, 1997), en la evolución de las polillas y mariposas. En contraste con otros órdenes de insectos, la morfología de la larva es notablemente uniforme (Fig. 8). Puede admitirse que las larvas de los primeros lepidópteros eran prognatas, tal vez carentes de falsas patas en los segmentos abdominales tercero a sexto, con cierta semejanza a las larvas de frigánea (Hinton, 1955; Kristensen 1984b, 1997). Los miembros más primitivos del Orden tienen actualmente hábitos minadores, con excepción de los micropterígid; pero por la configuración de la cápsula cefálica de éstos, se admite que su forma de vida exófaga es una condición secundaria. En consecuencia, las formas más antiguas pudieron ser minadoras, perforadoras, o en cualquier caso habitaron algún medio que les evitaba la exposición directa al ataque de enemigos. Pudo tener importancia el empleo de la seda para fabricar túneles, estuches o refugios, como en Trichoptera (por ejemplo, Fig. 9). En tal caso, el paso a la vida epífita representaría una ampliación de los límites del nicho físico de la oruga, con la posibilidad de alcanzar mayor tamaño. Tal pudiera ser el caso de algunos Hepialoideos, con especies de tamaño considerable; sus larvas suelen vivir en túneles de seda, dentro o fuera de vegetales. La exposición de la larva de forma permanente en partes aéreas de las plantas pudo aparecer en *Ditrysia* (Powell, 1980) y es predominante en los Macrolepidoptera, el grupo de lepidópteros con mayores tallas máximas. El incremento de tamaño puede haber supuesto ventajas, como la mayor capacidad de dispersión en adultos y orugas. Sus inconvenientes incluyen un mayor riesgo de ser atacadas por otros animales insectívoros (Bernays, 1997).

No sabemos, en realidad, si el incremento de tamaño es una constante en la evolución de los lepidópteros (lo que constituiría un ejemplo de la regla de Cope en insectos), o si se trata de una especialización de un par de grupos. Sin embargo, este podría ser verdaderamente el caso, y para ello me remito a la figura 10. En ella me he permitido especular empleando el dendrograma de la Figura 1 como filogenia, y la envergadura (mediana, basada en diversas fuentes) de las superfamilias de lepidópteros. Se diría que sí, que a nivel de superfamilia, y sobre la base de sus representantes actuales, los taxones más modernos (o más derivados) tienden a alcanzar mayores envergaduras.

CONCLUSIÓN

¿Cuánto queda por hacer? Este escrito termina por el principio, o casi, ya que la pregunta se contesta en el segundo párrafo de la introducción. Los lepidópteros constituyen un buen material comparativo y experimental para el evolucionista, pero muchos patrones biológicos pueden analizarse con detalle sólo cuando las hipótesis filogenéticas alcanzan cierto grado de fiabilidad y estabilidad.

Los episodios evolutivos de interés más general no guardan relación necesariamente con el origen del orden, sino frecuentemente con acontecimientos muy posteriores relativos a familias, tribus o géneros (pensemos en las relaciones entre gregarismo larvario y aposematismo y/o toxicidad, el desarrollo de órganos timpánicos en relación con la evolución de la ecolocación en los murciélagos, etc). Por otra parte, la necesidad de afinar en la elección de grupos externos en el trabajo filogenético a bajos niveles taxonómicos (familia, género) convive con la de corroborar la monofilia de estos niveles para utilizarlos como unidades operativas en los estudios sobre altas

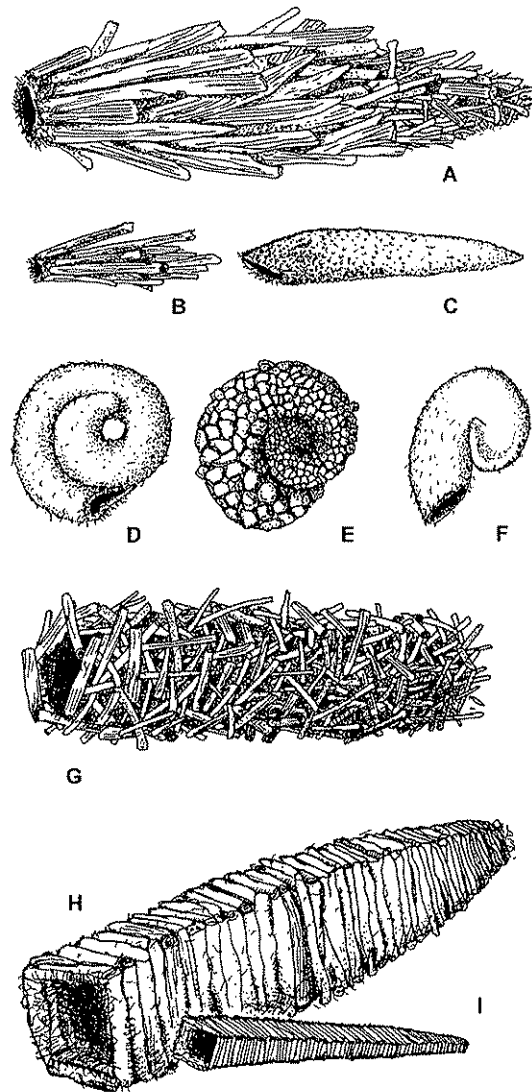


Fig. 9.- Estuches construidos por larvas de lepidópteros y tricópteros. La posesión de glándulas sericígenas ha permitido numerosas modificaciones del comportamiento de las larvas en ambos órdenes, incluyendo la elaboración de telas comunales y estuches portátiles que protegen y ocultan el cuerpo de la larva (y frecuentemente servirán de capullo). La semejanza entre los estuches larvarios de algunos tricópteros y lepidópteros es notable: A-D, F y H pertenecen a lepidópteros (A, B, D, H= Psychidae; C, F= Coleophoridae); E, G, I, son de tricópteros. Basado en diversas fuentes (D y F aumentados aproximadamente el doble que el resto).

categorías taxonómicas. Por ello, todas las piezas del rompecabezas importan. Las principales líneas de diversificación de Lepidoptera parecen bien establecidas. Sin embargo Kristensen & Nielsen (1983) (y Kristensen, citado por Minet, 1991) admiten que la posición relativa de Aglossata y Heterobathmiina (y, por implicación, Zeugloptera) puede no ser definitiva. Los dos autores citados han dedicado más de veinte años al problema, y publicado diecinueve trabajos directamente relacionados con el mismo, que suponen en conjunto cerca de 300 páginas impresas. ¿Es el trabajo de, por ejemplo, Niel P. Kristensen representativo del ritmo de avance real? ¿Cuántos años serán necesarios para disponer de una idea razonable de la filogenia de, digamos, todas las tribus y subtribus? Es probable que el renovado interés por la filogenia, consecuencia de su utilidad en biología comparada, consiga acelerar el proceso. Pero su conclusión dista de ser inminente.

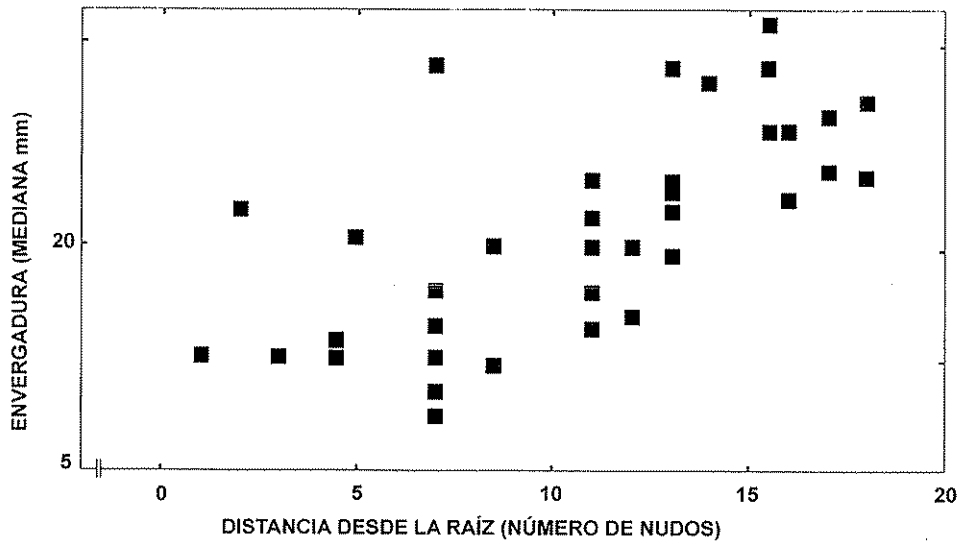


Fig. 10.- Relación entre el tamaño (envergadura alar, mediana) de las superfamilias de lepidópteros, y su altura en el árbol de consenso de la Figura 1. Esta 'altura' se ha medido como el número de nudos o clados necesarios para llegar a la superfamilia desde la base; en el caso de politomías, se ha corregido para cada superfamilia asumiendo que el cladograma resuelto (desconocido) tendría un patrón de ramificación lo más simétrico posible. Si interpretamos que la altura en el cladograma es inversamente proporcional a la antigüedad de las superfamilias, obtenemos un resultado interesante: ambos factores están negativa y significativamente correlacionados ($r = 0,68$; $p < 0,0001$; 41 superfamilias). ¿Son más grandes los lepidópteros más modernos?

AGRADECIMIENTO

Deseo agradecer la colaboración del Dr. Niele P. Kristensen, que me permitió acceder justo a tiempo a algunas modificaciones de las hipótesis filogenéticas vigentes.

BIBLIOGRAFÍA

- BERNAYS, E. A., 1997. Feeding by Lepidopteran larvae is dangerous. *Ecol. Entomol.*, **22**: 121-123.
- BOURGOGNE, J., 1951. Ordre des Lépidopteres. In: P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, vol. 10: 174-448.
- BRODSKY, A. K., 1994. *The evolution of insect flight*. Oxford University Press, Oxford.
- BROWN, J. M., PELLMYR, O., THOMPSON, J. N. & HARRISON, R. G., 1994. Mitochondrial DNA phylogeny of the Prodoxidae (Lepidoptera: Incurvarioidea) indicates rapid ecological diversification of yucca moths. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **87**: 795-802.
- CHAPMAN, T. A., 1896. On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint. *Trans. Ent. Soc. London*, **1896**: 567-587.
- COMMON, I. F. B., 1975. Evolution and classification of the Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, **20**: 183-203.
- COOK, M. A., HARWOOD, L. M. & ROBINSON, G. S., 1997. Long-chain fatty acids and systematics of the Tineidae (Lepidoptera). *Biochem. Syst. Ecol.*, **25**: 603-610.
- DE JONG, R., VANE-WRIGHT, R. I., & ACKERY, P. R., 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Ent. Scand.*, **27**: 65-101.
- DEVRIES, P. J., KITCHING, I. J. & VANE-WRIGHT, R. I., 1985. The systematic position of *Antirrhaea* and *Caerois*, with comments on the classification of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Entomology*, **10**: 11-32.
- EBERHARD, W. G., 1985. *Sexual selection and animal cyenitalia*. Harvard University Press, Cambridge.
- EHRlich, P. R., 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **39**: 305-370.
- EHRlich, P. R., 1967. The phenetic relationships of the butterflies. I. Adult taxonomy and the non-specificity hypothesis. *Syst. Zool.*, **16**: 301-317.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H., 1964. Butterflies and plants: a study on coevolution. *Evolution*, **18**: 586-608.
- EPSTEIN, M. E., 1996. Revision and phylogeny of the limacodid-group families, with evolutionary studies on slug caterpillars. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **582**: 1-101.
- EPSTEIN, M. E., 1997. Evolution of locomotion in slug caterpillars (Lepidoptera: Zygaenoidea: Limacodid group). *J. Res. Lepid.*, **34**: 1-13.
- FEHRENBACH, H., 1995. Eggs Shells of Lepidoptera — Fine structure and phylogenetic implications. *Zool. Anz.*, **234**: 19-41.
- FRIEDLANDER, T. P., HORST, K. R., MITTER, C., PEIGLER, R. S. & FANG, Q. Q., 1998. Two nuclear genes yield concordant relationships within Attacini (Lepidoptera: Saturniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**: 122-127.
- GALL, L. F. & TIFFNEY, B. H., 1983. A fossil noctuid egg from the late Cretaceous of Eastern North America. *Science*, **219**: 507-509.
- GASTON, K. J., 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, **5**: 283-296.
- GEIGER, H. & SCHOLL, A., 1985. Systematics and evolution of holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzyme electrophoretic approach. *Experientia*, **41**: 24-29.
- HASENFUSS, I., 1960. *Die Larvalsystematik der Zünsler (Pyralidae)*. Akademie-Verlag, Berlin.
- HEINRICH, B., 1993. *The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlin.
- HENNIG, W., 1965. Phylogenetic systematics. *Ann. Rev. Entomol.*, **10**: 97-116.

- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago, USA.
- HENNIG, W., 1981. *Insect phylogeny*. Wiley & Sons, Londres.
- HEPPNER, J. B., 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. *Tropical Lepidoptera*, 2 (suppl. 1): 1-85.
- HINTON, H. E., 1955. On the structure, function and evolution of the prolegs of the Panorpoidea, with a criticism of the Berlese-Imms theory. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 106: 455-540.
- HINTON, H. E., 1958. The phylogeny of the panorpooid orders. *Ann. Rev. Entomol.*, 3: 181-206.
- KINGSOLVER, J. G., 1985a. Thermoregulatory significance of wing melanization in *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae): Physics, posture, and pattern. *Oecologia*, 66: 546-553.
- KINGSOLVER, J. G., 1985b. Ingeniería de la mariposa. *Investigación y Ciencia*, 109: 82-91.
- KITCHING, I. J., 1984. An historical review of the higher classification of the Noctuidae (Lepidoptera). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 49: 153-234.
- KITCHING, I. J., 1985. Early stages and the classification of milkweed butterflies (Lepidoptera, Danainae). *Zool. J. Linn. Soc. London*, 85: 1-97.
- KOBAYASHI, Y., 1998. Embryogenesis of the fairy moth, *Nemophora albigentella* (Lepidoptera, Adelidae), with special emphasis on its phylogenetic implications. *Int. J. Ins. Morphol. Embryol.*, 27: 157-166.
- KOBAYASHI, Y. & ANDO, H., 1988. Phylogenetic relationships among the lepidopteran and trichopteran suborders (Insecta) from the embryological standpoint. *Z. zool. Evolut.-forsch.*, 26: 186-210.
- KRISTENSEN, N. P., 1975. The phylogeny of hexapod 'orders'. A critical review of recent accounts. *Z. zool. Syst. Evolut.—forsch.*, 13: 1-44.
- KRISTENSEN, N. P., 1981. Phylogeny of insect orders. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 135-157.
- KRISTENSEN, N. P., 1984a. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia*, 10: 141-191.
- KRISTENSEN, N. P., 1984b. The larval head of *Agatiphaga* (Lepidoptera, Agatiphagidae) and the lepidopteran ground plan. *Syst. Entomol.*, 9: 63-81.
- KRISTENSEN, N. P., 1986. The higher classification of Lepidoptera. In: SCHNACK et al., *Katalog over de Danske Sommerfugle. Ent. Neded.*, 52: 6-20.
- KRISTENSEN, N. P., 1997. Evolution of the Lepidoptera + Trichoptera Lineage: Phylogeny and the ecological scenario. Pp: 253-272. In: P. GRANDCOLAS (ed.), *The origin of biodiversity in insects: Phylogenetic tests of evolutionary scenarios*. Mém. Mus. d'Hist. Nat., 173, Paris.
- KRISTENSEN, N. P. (ed.), 1998. *The Lepidoptera, I. Systematics, evolution and biogeography*. Handbuch der Zoologie, IV, 35. Berlin.
- KRISTENSEN, N. P. & NIELSEN, E. S., 1983. The *Heterobathmia* life history elucidated: Immature stages contradict assignment to suborder Zeugloptera (Insecta, Lepidoptera). *Zeitschr. zool. Syst. Evol.*, 21: 101-124.
- KYRKI, J., 1990. Tentative reclassification of holarctic Yponomeutoidea (Lepidoptera). *Nota lepid.*, 13: 23-42.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema Naturae* (10ª edición). Estocolmo.
- MACKAY, M.R., 1970. Lepidoptera in Cretaceous amber. *Science*, 167: 379-380.
- MARTIN, J. A. & PASHLEY, D. P., 1992. Molecular systematic analysis of butterfly family and some subfamily relationships (Lepidoptera: Papilionoidea). *Ann. ent. Soc. Am.*, 85: 127-135.
- MEACHAM, C. A. & ESTABROOK, G. F., 1985. Compatibility methods in systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 431-446.
- MIAOULIS, I. N. & HEILMAN, B. D., 1998. Butterfly thin films serve as solar collectors. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 91: 122-127.
- MILLER, J. S., 1987. Host-plant relationships in the Papilionidae: Parallel cladogenesis or colonization? *Cladistics*, 3: 105-120.
- MILLER, J. S., 1991. Cladistics and classification of the Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea) based on larval and adult morphology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 204: 1-230.
- MINET, J., 1991. Tentative reconstruction of the ditrysian phylogeny (Lepidoptera: Glossata). *Ent. Scand.*, 22: 69-95.
- MITTER, C. & BROOKS, D. R., 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. Pp.: 65-98. In: FUTUYMA, D.J. & SLATKIN, M. (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland.
- MIYAMOTO, M. M., 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics*, 1: 186-189.
- MOSHER, E., 1916. A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. *Bull. Illinois State Laboratory of Natural History*, 12: 15-159 + 8 láms.
- MUNROE, E. G., 1982. Lepidoptera. Págs.: 612-651. In S. P. PARKER (ed.), *Synopsis and classification of living organisms. Vol. 2*. McGraw-Hill, Nueva York.
- NIELSEN, E. S. & KRISTENSEN, N. P., 1996. The Australian moth family Lophocoronidae and the basal phylogeny of the Lepidoptera-Glossata. *Invertebrate Taxonomy*, 10: 1199-1302.
- NIJHOUT, H. F., 1982. Patrones de coloración de las mariposas diurnas y nocturnas. *Investigación y Ciencia*, 64: 70-81.
- NIJHOUT, H. F., 1991. *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- JANZ, N. & NYLIN, S., 1998. Butterflies and plants: A phylogenetic study. *Evolution*, 52: 486-502.
- PASHLEY, D. P. & KE, L. D., 1992. Sequence evolution in mitochondrial ribosomal and ND-1 genes in Lepidoptera: implications for phylogenetic analyses. *Mol. Biol. Evol.*, 9: 1961-1075.
- PIERCE, N. E., 1995. Predatory and parasitic Lepidoptera. *J. Lepid. Soc.*, 49: 412-453.
- POWELL, J. A., 1980. Evolution of larval food preferences in Microlepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 25: 133-159.
- REGIER, J. C., FANG, Q. Q., MITTER, C., PEIGLER, R. S., FRIEDLANDER, T. P. & SOLIS, N. A., 1998. Evolution and phylogenetic utility of the period gene in Lepidoptera. *Holec. Biol. Evol.*, 15: 1172-1182.
- SCOBLE, N. J., 1992. *The Lepidoptera. Form, Function and diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- SCOTT, J. A., 1986. *The butterflies of North America. A natural history and field guide*. Stanford University Press, Stanford.
- SCOTT, J. A. & WRIGHT, D. M., 1990. Butterfly phylogeny and fossils. Págs.: 152-208. In: O. KUDRNA (ed.), *Butterflies of Europe, Vol. 2*. Wiesbaden.
- SLANSKY, F. J., 1993. Nutritional ecology: The fundamental quest for nutrients. Pp.: 29-91. In: N. E. STAMP & T. M. CASEY (eds.), *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman and Hall, New York.
- STEHR, F. W. (ed.), 1987. *Immature insects. Vol. 1*. Kendall/Hunt, Dubuque.
- WHALLEY, P., 1970. Lower Cretaceous Lepidoptera. *Nature*, 266: 526.
- WELLER, S. J., FRIEDLANDER, T. P., MARTIN, J. A. & PASHLEY, D. P., 1992. Phylogenetic studies of ribosomal RNA variation in higher moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia). *Hol. Phylogenet. Evol.*, 1: 312-337.
- WELLER, S. J., PASHLEY, D. P., MARTIN, J. A. & CONSTABLE, J. L., 1994. Phylogeny of Noctuid moths and the utility of combining independent nuclear and mitochondrial genes. *Syst. Biol.*, 43: 194-211.
- YASUDA, T. & HASHIMOTO, S., 1989. On the larva of *Paramartyria semisasciella* Isiki (Zeugloptera, Micropterigidae). *Tyo to Ga*, 40: 229-234 (en japonés, resumen en inglés).