



ARTÍCULO ORIGINAL

Diferencias geográficas y dimorfismo sexual en *Greta cubana* (Lepidoptera: Nymphalidae)

Geographic differences and sexual dimorphism in Greta cubana (Lepidoptera: Nymphalidae)

Liz Marrero¹ y Alejandro Barro^{2*}

¹ Instituto de Geografía Tropical

² Dpto. Biología Animal y Humana, Facultad de Biología

* Autor para correspondencia:
abarro@fbio.uh.cu

RESUMEN

Greta cubana (Lepidoptera: Nymphalidae) presenta poblaciones en las zonas montañosas central y oriental de Cuba, las cuales son hábitats estables y han estado aisladas por un lapso prolongado de tiempo. El presente trabajo evalúa las diferencias geográficas y el dimorfismo sexual de esta especie mediante métodos de morfometría geométrica, con la utilización de 91 individuos de cuatro poblaciones: Topes de Collantes (n=5), Pico Turquino (n=26), Loma del Gato (n=27) y Gran Piedra (n=33). Fueron calculados el tamaño del centroide, el área total del ala y el área relativa de las manchas blancas de cada individuo. Estas variables fueron comparadas entre sexos y poblaciones mediante una prueba U de Mann-Whitney y una de Kruskal-Wallis, respectivamente. Se aplicaron análisis discriminantes y análisis de curvaturas relativas a las matrices de peso para separar entre sexos y poblaciones. No se encontraron diferencias significativas del tamaño de las alas entre machos y hembras de *G. cubana*, pero sí de las manchas. Los análisis aplicados a las matrices de peso separaron con éxito los machos de las hembras. Al analizar las diferencias geográficas en el área del ala, sólo se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las hembras de Topes de Collantes y Pico Turquino. El tamaño del centroide y de las manchas blancas no presentó diferencias entre poblaciones. Las formas de las alas fueron discriminadas entre poblaciones, en ambos sexos. Se encontraron claras evidencias de dimorfismo sexual, pero no existen diferencias geográficas relevantes, por lo que se sigue considerando a *G. cubana* una especie monotípica.

Palabras clave: mariposas, morfometría geométrica, forma del ala

ABSTRACT

Greta cubana (Lepidoptera: Nymphalidae) presents populations in central and Eastern mountainous regions of Cuba, which are stable habitats that have been isolated for a long period of time. This study evaluates the geographic variation and the sexual dimorphism of this species using geometric morphometric tools,

Recibido: 2013-10-03

Aceptado: 2013-11-26

with 91 individuals of four populations: Topes de Collantes ($n=5$), Pico Turquino ($n=26$), Loma del Gato ($n=27$) and Gran Piedra ($n=33$). For each specimen was calculated its centroid size, wing's total area and white spots's relative areas. These variables were compared between sex and populations using Mann-Whitney's U and Kruskal-Wallis tests, respectively. Discriminant and relative warps analyses were applied to weight matrices to separate between sex and populations. There were not significant differences between males and females wing size, but we found differences in spots size. The analyses applied to weight matrices separated males and females successfully. When analysing geographic variation of forewing area, only significant differences among females from Topes de Collantes and Pico Turquino populations were found. Centroid size and white spots didn't have significant difference between populations. Both males and females show differences in shape wings between populations. We found clear evidences of sexual dimorphism, nevertheless not geographic differences exist. We are still supporting *G. cubana* as a monotypic species.

Keywords: butterfly, geometric morfometry, wing shape

INTRODUCCIÓN

La subfamilia Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) tiene una distribución exclusivamente neotropical (Brower *et al.*, 2006), que se extiende desde México hasta el sur de Brasil y Paraguay (Willmott y Freitas, 2006). *Greta* Hemming, con alrededor de 30 especies (Sourakov y Emmel, 1995; Lamas, 2004), es uno de los 50 géneros que se incluyen en esta subfamilia (Brower *et al.*, 2006; Muriel, 2006). Este género se asocia a pluvisilvas de montaña, ya que requiere de hábitats sombreados y bosques conservados (Galluser, 2002; Muriel, 2006). *Greta diaphanus* Drury, con una distribución que incluye a Jamaica y la Española (Schwartz, 1982; Smith *et al.*, 1994; Fontenla, 2003) y *G. cubana* (Herrich-Schäffer), especie monotípica endémica de Cuba (Smith *et al.*, 1994), son las dos únicas especies de esta subfamilia en el Caribe (Alayo y Hernández, 1987; Willmott y Freitas, 2006).

Los biotopos donde ha evolucionado *Greta cubana* están considerados entre los más antiguos y estables de Cuba (Iturralde-Vinent, 1982, 2004-2005). Además, *Greta* es una forma antigua (Brown, 1978) y su distribución vicariante corresponde a eventos geológicos aún más antiguos que la separación del bloque "Este de Cuba – Centro Española" (Fontenla y Sánchez, 1989). Sobre la base de lo anterior, es posible suponer que las poblaciones de los sistemas montañosos del centro y el oriente han estado aisladas por un lapso prolongado de tiempo.

Fontenla y Sánchez (1989) realizaron un estudio de variación geográfica y dimorfismo sexual en esta especie con métodos basados en dimensiones lineales. En esta investigación, los autores agrupan a los ejem-

plares en dos grandes poblaciones, una central y una oriental. En este estudio se demostró la existencia de diferencias geográficas de *G. cubana*, expresada en el tamaño promedio menor de los machos y hembras de la población central y en cierta diferencia del patrón de coloración de las alas de las hembras.

Galluser (2002) plantea que los Ithomiinae tienen una alta habilidad para dispersarse y que carecen de un ámbito hogareño ("home range") definido. Su movilidad y relativa longevidad –por encima de los seis meses– permiten un rápido flujo genético entre poblaciones. Sin embargo, Smith *et al.* (1994) plantean que *G. cubana*, al igual que la mayoría de las especies de Ithomiinae, tiene dificultad para dispersarse debido a sus hábitos sedentarios y vuelo débil. Saladrigas (2009), apoyándose en la idea anterior, refiere que *Greta cubana* está distribuida en seis localidades en el centro del país, que conforman tres poblaciones que se encuentran separadas entre sí por varios kilómetros de un hábitat diferente y, por lo tanto, es difícil que haya un constante intercambio de genes entre todas las localidades donde esta especie se encuentra. Esta situación se repite en el oriente del país, donde la especie se distribuye en nueve localidades agrupadas en cuatro poblaciones, separadas entre sí, como mínimo, por 50 kilómetros (Saladrigas, 2009). Esta autora encontró evidencias de variación en el tamaño de los estadios inmaduros, expresada en el ancho de la cápsula cefálica y el largo del cuerpo de la larva. Estas variables, medidas en ejemplares del primer estadio larval de *G. cubana*, en la población de Gran Piedra son significativamente mayores con respecto a los del mismo estadio en la población que habita en Aguada de Joaquín, Sierra Maestra.

En relación con el dimorfismo sexual, en *Greta*, como en el resto de Ithomiinae, la diferencia más notable consiste en la presencia de pelos androconiales en los machos (Alayo y Hernández, 1987). Fontenla y Sánchez (1989) no encontraron diferencias entre sexos de *G. cubana* al estudiar las alas anteriores y posteriores y caracteres cualitativos externos. Algo similar fue descrito en *Greta nero* (Young, 1972) e *Hypoletria ocalea* (Vitale y Rodríguez, 2008) donde el dimorfismo sexual es poco evidente.

Un enfoque relativamente nuevo, la morfometría geométrica, permite una mejor valoración de las características morfológicas. Ésta consiste en un conjunto de herramientas que han demostrado ser muy efectivas pues separan la variación del tamaño de la variación de la forma. Además, permiten la fácil interpretación de los cambios de forma (Zelditch *et al.*, 2004).

La morfometría geométrica se ha utilizado ampliamente en estudios sobre dimorfismo sexual y variación geográfica en el orden Lepidoptera (e.g. Roggero y Passerin (2005): *Scythris obscurella* (Scythrididae); Zahiri *et al.* (2006): *Chilo suppressalis* (Crambidae); Mozaffarian *et al.* (2007): *Ectomyelois ceratoniae* (Pyrilidae); Khiaban *et al.* (2010 a, b): *Helicoverpa armigera* (Noctuidae); Benítez *et al.* (2011): *Synneura* (Geometridae)). Benítez (2013) plantea la importancia de las herramientas de la morfometría geométrica en el análisis del dimorfismo sexual en el orden Lepidoptera.

Este trabajo tiene como objetivo comprobar la existencia de dimorfismo sexual y de diferencias geográficas en *Greta cubana*, teniendo en cuenta su distribución disyunta, y mediante el uso de la morfometría geométrica.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el estudio se utilizaron ejemplares de *Greta cubana*, depositados en las colecciones entomológicas del Museo Felipe Poey de la Universidad de La Habana, del Instituto de Ecología y Sistemática del CITMA, y de la colección personal de Fernando de Zayas. Las localidades de procedencia de los individuos y la cantidad de ejemplares por cada sexo se relacionan en la Tabla I. Para todos los análisis se agruparon los individuos en cuatro de las poblaciones planteadas por Saladrigas (2009): Topes de Collantes (macizo Guamuha, en el centro del país), y Pico Turquino, Loma del Gato

y Gran Piedra (todas en la Sierra Maestra, al sur de la provincia Santiago de Cuba).

En el estudio se utilizaron las alas debido a que las características de la forma, el tamaño, la pigmentación y la venación, han desempeñado un papel importante en los estudios taxonómicos y evolutivos del orden Lepidoptera. Además, los aspectos cuantitativos de la forma del ala son muchas veces considerados en estudios del patrón de coloración (Brakefield, 1979; Kingsolver y Wiernasz, 1987; Monteiro *et al.*, 1997) y dimorfismo sexual (Mozaffarian *et al.*, 2007). Varios autores han utilizado las alas de los insectos en estudios de sistemática y filogenia (Rohlf, 1993; Gumiell *et al.*, 2003; Klingenberg, 2003) debido a que son estructuras articuladas sólidas y prácticamente bidimensionales. Por estas razones se han convertido en poderosos modelos en los estudios de morfometría geométrica (Palinov, 2001).

En el análisis del dimorfismo sexual se incluyeron individuos de *G. cubana* de las poblaciones Pico Turquino, Loma del Gato y Gran Piedra. Al carecer de ejemplares machos de la población de Topes de Collantes, se excluyó de este análisis.

Las alas anteriores y posteriores del lado derecho de cada individuo fueron digitalizadas con una cámara digital, de forma tal que el lente y el ala quedaran paralelos entre sí. En estas fotografías se incluyó una regla, con una precisión de 0,1 cm. La digitalización de los puntos claves se realizó con el programa TPS Dig versión 2.10 (Rohlf, 2006) y se tomó en cuenta la escala con la que fueron fotografiados los ejemplares. Se registraron 11 y 9 puntos claves de tipo I en las alas anteriores y posteriores, respectivamente (Fig. 1).

A partir de las configuraciones de puntos claves se calculó el tamaño del centroide –raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas desde el centroide a los puntos claves (Zelditch *et al.*, 2004)– para cada uno. El tamaño del centroide es la medida de tamaño más comúnmente usada en morfometría geométrica debido a que permite analizar el tamaño independientemente de la forma (Zelditch *et al.*, 2004).

Las configuraciones mencionadas fueron alineadas y superpuestas mediante el análisis generalizado de Procrustes por mínimos cuadrados (Rohlf y Slice, 1990). La configuración consenso fue tomada como referencia y usada para calcular los componentes uniformes y las curvaturas parciales (*partial warps*) utilizando para ello funciones TPS (*thin-plate splines*), que

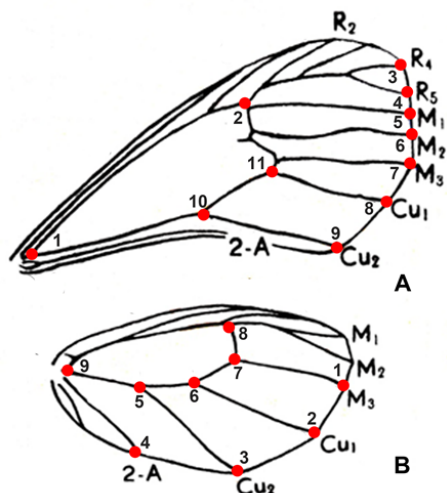


Figura 1. Ubicación de los puntos clave de tipo I en las alas derechos de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae). A) Ala anterior: base de la celda discoidal (1); unión de la base de la segunda nervadura radial, R_2 , con la celda discoidal (2); terminación de la cuarta, R_4 , (3) y quinta, R_5 , (4) nervadura radial; terminación de la primera, M_1 , (5), segunda, M_2 , (6) y tercera, M_3 , (7) nervadura medial; terminación de la primera, Cu_1 , (8) y segunda, Cu_2 , (9) nervadura cubital; bifurcación de la vena cubital (10) y unión de la tercera nervadura medial con la primera nervadura cubital (11). B) Ala posterior: terminación de la tercera nervadura medial, M_3 , (1); terminación de la primera, Cu_1 , (2) y segunda, Cu_2 , (3) nervadura cubital; terminación de la segunda nervadura anal, 2-A (4); bifurcación de la vena cubital (5); unión de la primera nervadura cubital, Cu_1 , con la celda discoidal (6); unión de la tercera nervadura medial, M_3 , con la celda discoidal (7); unión de primera nervadura medial, M_1 , con la celda discoidal (8); base de la celda discoidal (9).

Figure 1. Landmarks type 1 location in right wings of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae).

describen cómo cada individuo se deforma con respecto a dicha configuración. Las curvaturas parciales y los componentes uniformes fueron guardados en una matriz de peso y constituyen las variables de forma.

Con las matrices de configuración se realizó el análisis de curvaturas relativas (*relative warps*). Este es un análisis de componentes principales de las curvaturas parciales proyectadas al espacio tangente que permite visualizar los cambios de forma e identificar las zonas donde se encuentran las mayores diferencias entre sexos y entre poblaciones. Tanto los procedimientos para la obtención del tamaño del centroide y la matriz de peso, así como la realización del análisis de curvaturas relativas fueron ejecutados con el programa TPS Relw versión 1.46 (Rohlf, 2008).

Se realizó un análisis con las manchas de color blanco presentes en *G. cubana*, para lo cual se utilizaron las alas anteriores derechas de los individuos. Para la realización de dicho estudio se capturaron las imágenes con un fondo negro para que contrastara con las manchas de color blanco (Fig. 2A). Se utilizó el programa *Adobe Photoshop* versión 8.0.1 para aumentar el contraste de colores, disminuir el efecto causado por la pérdida de escamas, cambiar la imagen a escala de grises y recortar el ala derecha anterior de cada ejemplar. Se obtuvieron dos imágenes: el ala derecha anterior en escala de grises y con alto contraste (Fig. 2B) y la silueta del ala (Fig. 2C).

Posteriormente, se empleó el programa *ImageJ* versión 1.34s para estimar el área de las manchas de color blanco y el área total del ala anterior. Se nombró M1 a la mancha hialina transversal ubicada cerca del ápice del ala, y M2 al punto blanco localizado cerca del ángulo anal del ala (Fig. 2D). De este análisis se obtuvieron: i) la razón entre M1 y el área total del ala y ii) la razón entre M2 y el área total del ala. En la Tabla I se muestra el número de ejemplares utilizados de cada población para el estudio del patrón de coloración. El área total del ala anterior fue considerada también como variable para la determinación de diferencias geográfica y entre sexos.

Para el análisis estadístico se aplicaron pruebas de normalidad y de homogeneidad de varianza a los datos. Para comprobar normalidad, se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk ($p < 0,05$) y para la homogeneidad de varianza, se aplicó la prueba de Levene ($p < 0,05$). Como los grupos de datos no tuvieron iguales varianzas, se utilizaron pruebas no paramétricas en el estudio.

Se comparó el tamaño del centroide entre machos y hembras mediante la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney ($p < 0,05$). La misma prueba se aplicó al área total de las alas anteriores derechas y a cada variable utilizada para el estudio del patrón de coloración. Con el objetivo de determinar si existen o no diferencias en estas variables entre las poblaciones se utilizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Un análisis discriminante fue aplicado a las matrices de peso con el objetivo de separar machos y hembras, así como poblaciones. Para el análisis estadístico realizado se empleó el programa *Statistica* versión 8.0 (StatSoft, 2007).

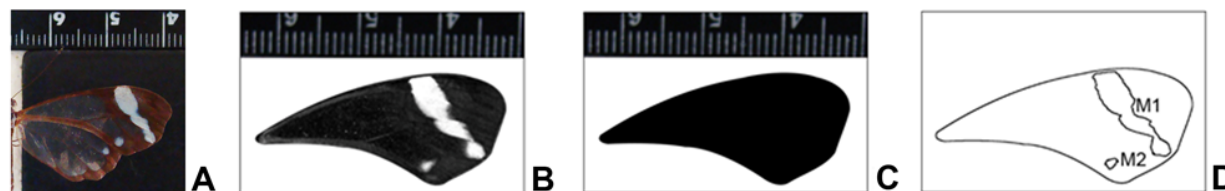


Figura 2. Secuencia de imágenes resultantes del análisis de las manchas hialinas de las alas anteriores de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) A) Foto original con escala, de *G. cubana*. B) Imagen en escala de grises y con alto contraste empleada para calcular el área de cada mancha. C) Silueta del ala anterior empleada para calcular su área total. D) Esquema resultante del programa *ImageJ* versión 1.34s. M1: mancha hialina transversal ubicada cerca del ápice del ala anterior, M2: punto blanco localizado cerca del ángulo anal del ala anterior.

Figure 2. Sequence of images resulting from the analysis of hialine spots in forewings of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) A) Original picture with the scale, of a *G. cubana* wing. B) Image in gray scale and high contrast used for estimate spot area. C) Forewing contour used for calculate total area. D) Drawing from *ImageJ*. M1: hialine transversal spot located near the tip of the forewing, M2: M1: hialine transversal spot located near forewing apex.

RESULTADOS

1. Dimorfismo sexual

Al analizar el tamaño de las alas anteriores, sobre la base del tamaño del centroide, no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras de las poblaciones Pico Turquino ($U=71,00$; $p=0,70$), Loma del Gato ($U=47,00$; $p=0,50$) y Gran Piedra ($U=92,00$; $p=0,46$). Lo mismo sucedió con el tamaño del centroide de las alas posteriores en estas tres poblaciones: ni en Pico Turquino ($U=47,00$; $p=0,24$), ni en Loma del Gato ($U=62,00$; $p=0,41$) ni en Gran Piedra ($U=110,00$; $p=0,67$) se encontraron diferencias significativas entre ambos sexos.

El área de las alas anteriores tampoco mostró diferencias significativas entre machos y hembras en nin-

guna de las poblaciones estudiadas (Fig. 3). En Pico Turquino, el área media de las alas anteriores de los machos de *G. cubana* fue $231,60 \pm 27,12 \text{ mm}^2$ y en las hembras $240,03 \pm 23,43 \text{ mm}^2$ ($U=56,00$; $p=0,77$). En Loma del Gato, el área de las alas anteriores de los machos fue de $215,67 \pm 23,88 \text{ mm}^2$, mientras que para las hembras fue de $229,54 \pm 27,24 \text{ mm}^2$ ($U=27,00$; $p=0,25$). Los machos de Gran Piedra presentaron un área de $230,59 \pm 16,40 \text{ mm}^2$, mientras que en las hembras fue de $225,93 \pm 23,70 \text{ mm}^2$ ($U=65,00$; $p=0,69$).

El análisis discriminante de la matriz de peso reveló diferencias en cuanto a la forma del ala anterior entre machos y hembras de Pico Turquino ($\lambda \text{ Wilk}=0,30$; $p<0,005$), Loma del Gato ($\lambda \text{ Wilk}=0,86$; $p<0,02$) y Gran

Tabla I. Número de individuos de cada sexo de *Greta cubana*, según la localidad, utilizados en los análisis utilizados en los análisis realizados. AA: alas anteriores, AP: alas posteriores, M: machos, H: hembras, M1: área de la mancha hialina transversal ubicada cerca del ápice del ala anterior, M2: área del punto blanco localizado cerca del ángulo anal del ala anterior, T: área total del ala anterior.

Table I. Number of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) individuals, by sex and locality, used in analysis. AA: forewings, AP: hindwings, M: males, H: females, M1: hyaline transversal spot located near forewing apex, M2: white spot located near forewing anal angle, T: total area of forewings.

Población/ Localidad	Tamaño y Forma				Patrón de coloración			
	M		H		M		H	
	AA	AP	AA	AP	M1/T	M2/T	M1/T	M2/T
Topes de Collantes					0	0	5	5
Loma de Altar	0	0	1	0				
Mi Retiro	0	0	2	2				
Parque Codina	0	0	1	1				
Topes de Collantes	0	0	1	1				
Pico Turquino					11	8	11	11
Loma Cardero a								
Pico Turquino	6	4	8	8				
Loma Cardero	1	1	0	0				
Pico Cuba	3	3	0	0				
Pico Joaquín	1	1	1	1				
Pico Turquino	2	2	4	4				
Loma del Gato					10	9	8	5
Loma del Gato	14	14	11	9				
El Cobre, Guamá	0	0	2	2				
Gran Piedra	11	11	20	22	9	8	16	15

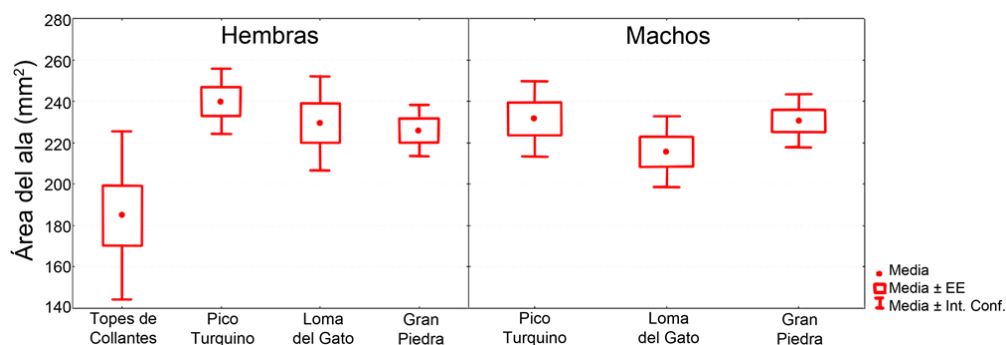


Figura 3. Área de las alas anteriores derechas de las hembras y machos de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae). Para las hembras se muestran los valores de una población central y de tres poblaciones orientales y para los machos de tres poblaciones orientales. EE: Error Estándar; Int. Conf.: Intervalo de Confianza.

Figura 3. Area of right forewings of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) females and males. For females are shown values from one central and three Eastern Cuban populations, and for males only three Eastern population. EE: Standar error; Int. Conf.: Confidence interval.

Piedra (λ Wilk=0,20; $p<0,04$). El 100 % de los individuos de Pico Turquino y Loma del Gato fueron clasificados correctamente. De la población de Gran Piedra fueron reubicados satisfactoriamente el 96,8 % de los individuos, ya que un macho fue clasificado como hembra. Las rejillas de deformación de las alas anteriores derechas mostraron que las tres poblaciones exhiben un patrón de variación similar, que consiste en un ligero alargamiento de las alas de los machos con respecto a las hembras (Fig. 4).

En relación con la forma del ala posterior, las matrices de peso mostraron diferencias entre machos y hembras de Pico Turquino (λ Wilk= 0,10; $p<0,01$), Loma del Gato (λ Wilk= 0,14; $p<0,01$) y Gran Piedra (λ Wilk= 0,29; $p<0,01$). De acuerdo a las distancias de Mahalanobis fueron reubicados correctamente el 100 % de los ejemplares de Pico Turquino. De los individuos de Loma del Gato y Gran Piedra fueron clasificados correctamente el 96 % y 97 %, respectivamente,

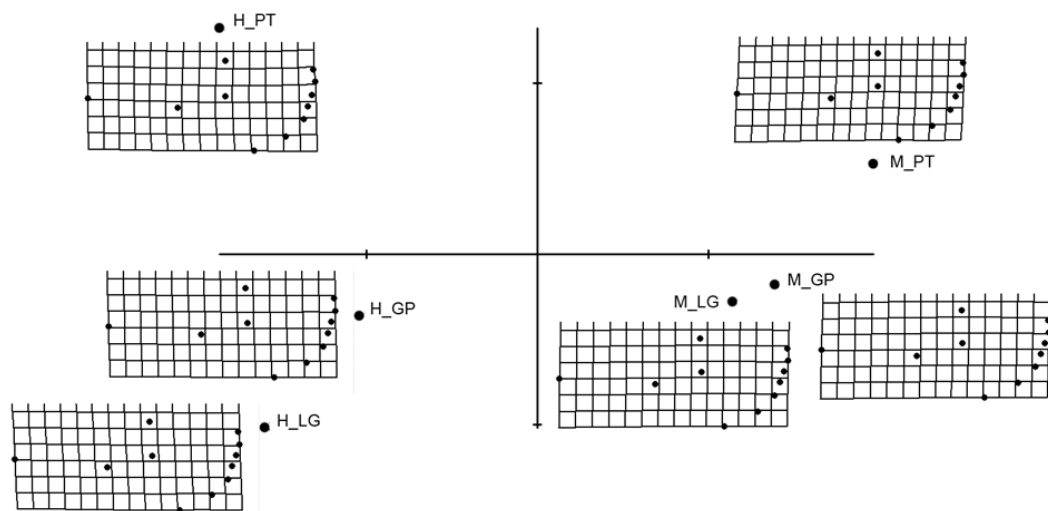


Figura 4. Posiciones relativas de las configuraciones consenso de las alas anteriores de machos y hembras de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) de las poblaciones orientales, en el espacio de forma definido por las dos primeras curvaturas relativas. También se muestran las rejillas de deformación de las formas consenso. H: hembra; M: macho; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

Figure 4. Relative locations of forewing consensus configurations of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) males and females of Eastern Cuban populations, in the shape space defined by the two first relative warps. Also are shown the deformation grids of consensus shapes. H: female; M: male; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

ya que un ejemplar hembra fue clasificado como macho en cada población. En las rejillas de deformación se observa que, de forma general, los machos presentan una zona de ensanchamiento hacia el borde inferior del ala, en la zona descrita por los puntos claves 1, 2 y 3 (Fig. 5). También hay un desplazamiento de los puntos que marcan la base de las venas M_1 y M_3 , de manera tal que la celda discoidal en los machos es más alargada que en las hembras.

La razón entre el área de M_1 y el área total del ala entre machos y hembras mostró diferencias significativas en cada población analizada, y siempre fue mayor en las hembras que en los machos. En los machos de Pico Turquino, M_1 ocupa el $8,3 \pm 1,6$ % del ala anterior, mientras que en las hembras cubre el $13,8 \pm 0,6$ % ($U=1,00$, $p<0,01$). En Loma del Gato, M_1 ocupa el $8,8 \pm 0,7$ % del ala de los machos, y el $13,5 \pm 2,1$ % de las hembras ($U=2,00$, $p<0,01$), mientras que en los machos de Gran Piedra, M_1 comprende el $8,5 \pm 0,8$ % del ala, y en las hembras, el $13,2 \pm 2,0$ % ($U=8,00$, $p<0,01$).

El área que ocupa M_2 en relación con el área total del ala anterior también muestra diferencias entre machos y hembras en cada población estudiada. En los machos de Pico Turquino es el $0,3 \pm 0,1$ %, y en las

hembras, el $1,0 \pm 0,3$ % ($U=0,00$, $p<0,01$). En Loma del Gato, M_2 también representa el $0,3 \pm 0,1$ % del ala de los machos, mientras que en las hembras, ocupa el $0,9 \pm 0,5$ % ($U=2,00$, $p<0,01$). Los machos de Gran Piedra, tienen una M_2 que abarca el $0,3 \pm 0,2$ % del ala, mientras que en las hembras de esa población, esta mancha es casi tres veces mayor, y cubre el $0,9 \pm 0,3$ % ($U=8,00$, $p<0,01$).

2. Diferencias geográficas

Al comparar el tamaño del centroide mediante la prueba de Kruskal-Wallis, ésta no mostró diferencias significativas entre las poblaciones estudiadas. Esto fue observado tanto en las alas anteriores ($H=1,95$; $p=0,58$) y posteriores ($H=2,35$; $p=0,50$) de las hembras, como en las anteriores ($H=0,48$; $p=0,79$) y posteriores ($H=0,27$; $p=0,87$) de los machos.

Cuando se compara el área de las alas anteriores de las hembras mediante la prueba de Kruskal-Wallis, ésta reflejó diferencias muy significativas sólo entre las poblaciones Topes de Collantes y Pico Turquino ($H=10,40$; $p<0,01$), con el menor tamaño en los individuos de la primera localidad ($184,97 \pm 32,54$ mm²) (Fig. 3). Los machos tampoco exhiben una diferenciación entre las poblaciones orientales en cuanto al

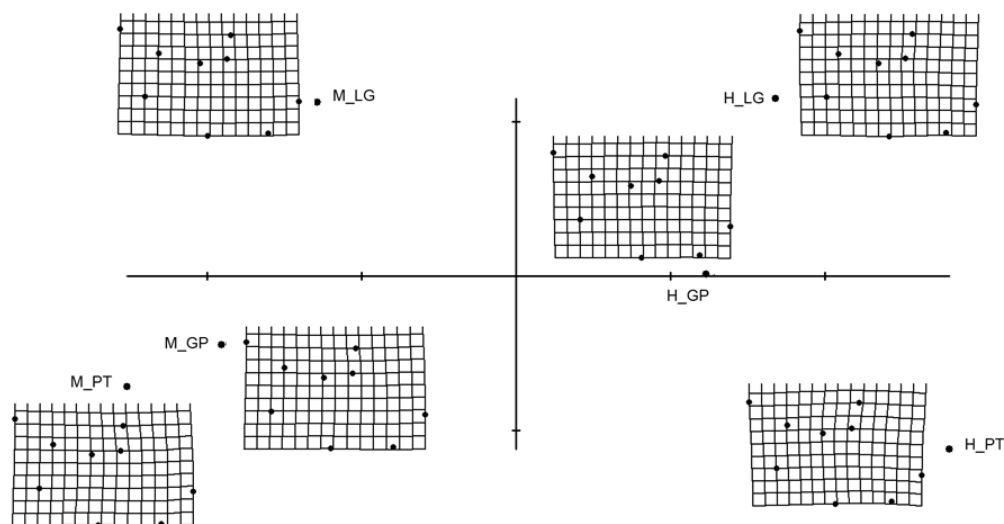


Figura 5. Posiciones relativas de las configuraciones consenso de las alas posteriores de machos y hembras de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) de las poblaciones orientales, en el espacio de forma definido por las dos primeras curvaturas relativas. También se muestran las rejillas de deformación de las formas consenso. H: hembra; M: macho; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

Figure 5. Relative locations of forewing and hindwing consensus configurations of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) males and females in Eastern Cuban populations, in the shape space defined by the two firsts relative warps. Deformation grids are also shown. H: female; M: male; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

tamaño, de acuerdo con el área de las alas anteriores ($H=2,99$; $p=0,22$) (Fig. 3).

El análisis discriminante realizado a partir de la matriz de peso de las alas anteriores de las hembras discriminó entre las poblaciones (λ Wilk=0,81; $p<0,0008$). De acuerdo a la matriz de clasificación el 80 % de los ejemplares (4 hembras) de Topes de Collantes fueron clasificadas correctamente y una de las hembras de esta población fue ubicada dentro del grupo de Gran Piedra. La clasificación de las hembras de Pico Turquino se realizó con éxito para el 91,7 % de ellas (11), con una sola clasificada dentro del grupo de Topes de Collantes. De las hembras de Gran Piedra fueron clasificadas correctamente el 90 % (18 individuos), y una de ellas fue ubicada incorrectamente en el grupo de Pico Turquino y otra en el de Loma del Gato. La población con menor porcentaje de éxito fue Loma del Gato con el 69,2 % (9 hembras) de los ejemplares ubicados correctamente; las restantes cuatro hembras fueron clasificadas dentro del grupo de Gran Piedra. Aunque la ordenación de curvaturas relativas (Fig. 6) separa a Pico Turquino de las restantes poblaciones, en las rejillas de deformación de las alas ante-

teriores de las hembras (Fig. 6) no se observan diferencias notables en cuanto a la forma.

Entre las alas anteriores de los machos de las tres poblaciones orientales estudiadas, no se observaron diferencias según mostró el análisis discriminante (λ Wilk= 0,17; $p<0,15$). La matriz de clasificación muestra que el 92,3 % (12 machos) de los individuos fueron correctamente clasificados y el ejemplar restante fue ubicado en el grupo de Gran Piedra. En Loma del Gato fueron clasificados con éxito el 92,9 % (13 machos) de los ejemplares y solo un individuo fue incorrectamente ubicado en el grupo de Pico Turquino. Por su parte, el 90,9 % (10 machos) de los individuos de Gran Piedra fueron clasificados exitosamente y un ejemplar fue ubicado en la población de Pico Turquino.

El análisis discriminante de las alas derechas posteriores de las hembras discriminó entre las poblaciones (λ Wilk=0,16; $p<0,004$). El 100 % de las hembras de Topes de Collantes fueron ubicadas correctamente. De acuerdo a la matriz de clasificación el análisis no pudo discernir correctamente entre las poblaciones orientales. El 91,7 % (11 hembras) fueron clasificadas con éxito en la población de Pico Turquino, mientras

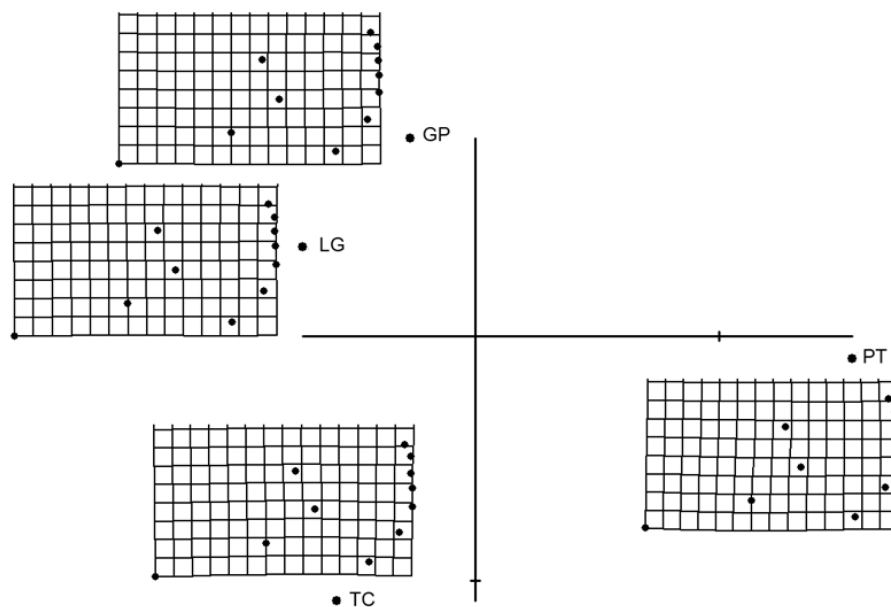


Figura 6. Posiciones relativas de las configuraciones consenso de las alas anteriores de las hembras de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) de las poblaciones estudiadas, en el espacio de forma definido por las dos primeras curvaturas relativas. También se muestran las rejillas de deformación de las formas consenso. TC: Topes de Collantes; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

Figure 6. Relative locations of forewing consensus configurations of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) females of all studied populations, in the shape space defined by the two firsts relative warps. Deformation grids are also shown. TC: Topes de Collantes; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

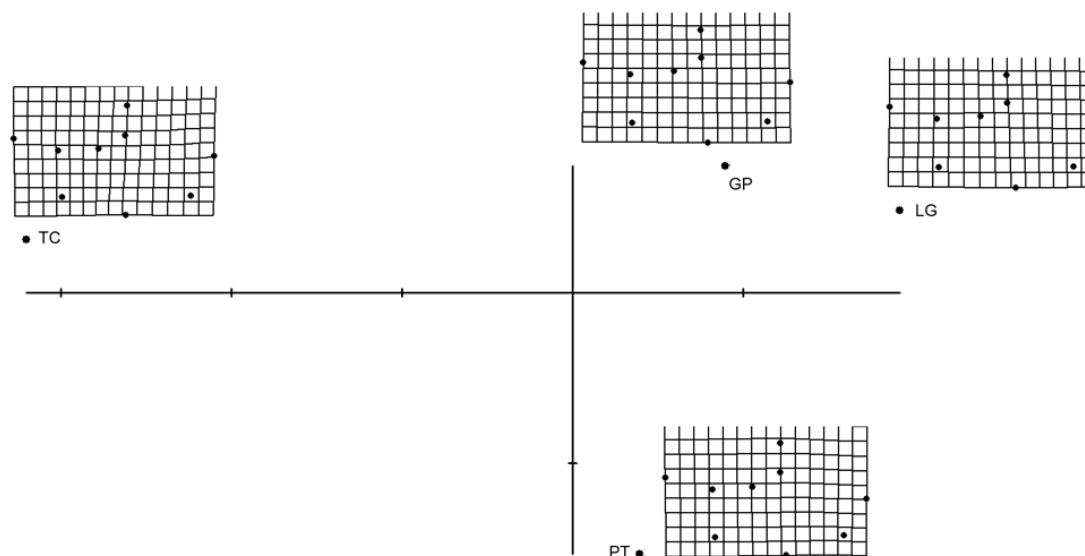


Figura 7. Posiciones relativas de las configuraciones consenso de las alas posteriores de las hembras de *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) de las poblaciones estudiadas, en el espacio de forma definido por las dos primeras curvaturas relativas. También se muestran las rejillas de deformación de las formas consenso. TC: Topes de Collantes; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

Figure 7. Relative locations of hindwing consensus configurations of *Greta cubana* (Nymphalidae: Ithomiinae) females of all studied populations, in the shape space defined by the two firsts relative warps. Deformation grids are shown. TC: Topes de Collantes; PT: Pico Turquino; LG: Loma del Gato; GP: Gran Piedra.

que la hembra restante fue ubicada en el grupo de Gran Piedra. De esta última población, el 86,4 % (19 hembras) de los ejemplares fueron clasificados correctamente, mientras que dos fueron ubicadas en el grupo de Loma del Gato y otra en el de Pico Turquino. El porcentaje más bajo de todos es el de Loma del Gato, 45,5 % (5 hembras) de los ejemplares fueron ubicados con éxito, 4 hembras fueron clasificadas incorrectamente dentro del grupo de Gran Piedra y dos en el de Pico Turquino. Las rejillas de deformación de las alas posteriores de las hembras (Fig. 7) de la población de Topes de Collantes muestra una zona de contracción entre las terminaciones de las venas Cu_2 y 2-A, con respecto a las poblaciones orientales entre las que no se observan diferencias notables. La ordenación de las curvaturas relativas (Fig. 7) también separa claramente a la población central de las restantes.

Aunque el análisis discriminante de las alas posteriores de los machos discriminó entre las poblaciones orientales (λ Wilk=0,10; $p<0,005$), solo en la población de Gran Piedra los 11 machos fueron clasificados correctamente. De la población de Loma del Gato fueron ubicados correctamente el 92,9 % (13 machos) de

los individuos y el ejemplar restante fue clasificado dentro del grupo de Pico Turquino. Esta última población fue la de menor porcentaje de clasificación exitosa, 81,8 % (9 machos), 2 machos fueron incorrectamente clasificados, uno en Loma del Gato y otro en Gran Piedra.

En cuanto al análisis de las manchas hialinas de las alas anteriores, la proporción entre M1 y el área total del ala anterior derecha no muestra diferencias significativas entre las hembras de las poblaciones estudiadas ($H=3,33$; $p=0,34$). La razón entre M2 y el área total del ala anterior derecha tampoco mostró diferencias estadísticas entre las poblaciones luego del análisis mediante una prueba de Kruskal-Wallis ($H=6,98$; $p=0,07$). En Topes de Collantes M1 ocupó el $13,0 \pm 0,7$ % y M2, el $0,6 \pm 0,2$ %.

La proporción entre M1 y el área total del ala anterior de los machos no evidenció diferencia alguna entre las poblaciones orientales ($H=3,53$; $p=0,17$). Lo mismo sucede con la razón entre M2 y el área total del ala ($H=0,25$; $p=0,88$).

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual

Entre los machos y hembras de *Greta cubana* no se encontraron diferencias significativas en relación con el tamaño de las alas, aunque el tamaño es la diferencia sexual más conspicua en la mayoría de los animales (Gannon y Rácz, 2006). En los insectos, la hembra comúnmente es más grande que el macho y esto está relacionado con ventajas adaptativas tales como una mayor fecundidad y un mejor cuidado parental (Benítez, 2013). Se ha descrito que en los insectos, cuando el macho es de mayor o igual tamaño que la hembra, por lo general posee una menor masa relativa (e.g. Cepeda *et al.*, 1996). Por esta razón, serían necesarios estudios complementarios dirigidos a la determinación de diferencias en el peso o el estudio mediante la morfometría geométrica de otras estructuras, tales como las antenas, las patas, o el abdomen.

Mediante el uso de las variables de forma pura, en este trabajo se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en relación con la forma de las alas, aunque Fontenla y Sánchez (1989) habían registrado que no existe dimorfismo sexual estadísticamente significativo en *G. cubana* al analizar las alas y el cuerpo mediante morfometría tradicional. Existe un número creciente de estudios con métodos de morfometría geométrica que han encontrado diferencias significativas de forma y tamaño en diferentes objetos de estudio en los cuales los métodos basados en dimensiones lineales no han sido efectivos (e.g. Adams y Funk, 1997: *Neochlamisus bebbianae* (Coleoptera); Monteiro y Abe, 1999: escápula de mamíferos; Monteiro-Filho *et al.*, 2002: *Sotalia fluviatilis* (Cetacea); Reis *et al.*, 2002: *Thrichomys apereoides* (Rodentia); Benítez *et al.*, 2010, 2011: *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera)). Las diferencias de la forma de las alas entre machos y hembras en el orden Lepidoptera están involucradas con la dispersión, la migración y la selección sexual; en los machos las características del ala están relacionadas con el vuelo nupcial, territorialidad y selección sexual, y en hembras, principalmente con una conducta de vuelo característica en la búsqueda de plantas hospedadoras (Breuker *et al.*, 2007; Dockx, 2007; Johansson *et al.*, 2009; Benítez *et al.*, 2011). Por tanto, la selección natural podría actuar de manera tal que se optimice la forma de las alas en cada sexo en función de las características del vuelo (DeVries *et al.* 2010).

En el orden Lepidoptera es frecuente observar dimorfismo sexual en cuanto al patrón de coloración (Mozaffarian *et al.*, 2007). El estudio del área de las manchas de las alas delanteras también evidenció la existencia de diferencias entre sexos. Así, las manchas blancas de las hembras de *G. cubana* son de mayor tamaño que las que se presentan en los machos. Este carácter puede ser utilizado por los machos y hembras de *G. cubana* en el reconocimiento interespecífico, sobre todo si se tiene en cuenta que esta especie vuela en hábitats con poca iluminación (dentro de los bosques de montaña), en donde el color blanco resalta más que el resto de la coloración del cuerpo del animal, incluidas las alas.

Variación geográfica

En relación a la variación geográfica, Fontenla y Sánchez (1989) encontraron que los ejemplares de la región central, como promedio, son de menor tamaño, aunque estadísticamente sólo resultó significativa la longitud de las alas anteriores. La longitud del ala es una medida lineal, no independiente de la forma del ala. Quizás por esta razón, en este trabajo las diferencias del tamaño del centroide entre la población central y las poblaciones orientales no resultaron estadísticamente significativas. Sin embargo, cuando se compararon las áreas de las alas anteriores de las hembras (variable no independiente de la forma) se hallaron diferencias significativas entre los especímenes de Topes de Collantes y los de Pico Turquino. Además del criterio de independencia de la forma, se debe tener en cuenta que los puntos claves escogidos no cubren la totalidad del ala anterior. Esto se debió a que no fue posible distinguir en las imágenes el patrón de venación que describe el margen anterior del ala.

Las hembras de Topes de Collantes exhiben los menores valores tanto para el tamaño del centroide de las alas anteriores y posteriores, como para el área de las alas anteriores. En contraposición a esto, las poblaciones orientales presentan valores mayores, aunque no es posible determinar la presencia de un gradiente. Quizás la marcada diferencia en la cantidad de ejemplares analizados de cada población y de cada sexo, bastante pequeño en algunos casos, pudo enmascarar diferencias mayores que necesitarían análisis posteriores.

El hecho de que Topes de Collantes tiene una altitud entre 700 y 850 msnm, con cimas de hasta 931 msnm (Pico Potrerillo) (CNNG, 2000), mientras que la altitud

máxima de Pico Turquino es 1974 msnm (CNNG, 2000) podría ser una de las razones que explique las diferencias en el valor del área total del ala anterior entre las poblaciones central y oriental. Schwartz y Hedges (1991) observaron ejemplares de *Greta cubana* en el Turquino por encima de los 1647 msnm, y la registraron como muy común en la cima. Estos mismos autores también la detectaron en Pico Cuba entre los 1647 msnm y 1769 msnm. Esta especie también ha sido colectada en el camino de Loma Cardero a Pico Turquino por encima de los 1200 msnm. La altitud, combinada con la humedad, puede influir en el tamaño de los individuos, fenómeno observado en la especie *Parides gundlachianus* (Alayo y Hernández, 1987), la cual presenta mayor tamaño a mayor altitud. Bitner-Mathé *et al.* (1995) observaron el mismo patrón altitudinal en *Drosophila mediopunctata* (Diptera: Drosophilidae). Tal vez por esta razón no exista diferencia significativa entre la población central y el resto de las poblaciones orientales estudiadas, las cuales tienen una altura similar. La altitud máxima de Gran Piedra es de 1226 msnm (CNNG, 2000) y la de Loma El Gato se encuentra cerca de los 1020 msnm (CNNG, 2000), en donde ha sido colectada por encima de los 790 msnm. Estos hábitats se ubican en altitudes intermedias entre Topes de Collantes y Pico Turquino. La temperatura es una variable también relacionada con el tamaño. En *Drosophila* las alas tienen gran plasticidad, especialmente de acuerdo con el aumento de la temperatura. Las normas de reacción del tamaño han sido descritas en varias especies (David *et al.*, 1994; Moreteau *et al.*, 1998; Morin *et al.*, 1999; Debat *et al.*, 2003). El efecto es una disminución del tamaño con el aumento de la temperatura y la talla máxima se alcanza a temperaturas más bajas. Jaramillo *et al.* (2002) registran que el tamaño de *Rhodnius pallescens* (Hemiptera) varía con la temperatura; a temperaturas más bajas los individuos son de mayor tamaño, y viceversa. En Topes de Collantes la temperatura promedio es de 21°C (<http://www.hicuba.com/geografia.htm>, consultado en junio de 2010), mientras que en Pico Turquino puede llegar a ser de 16°C en la cima (<http://www.cuba-santiagodecuba.net/sp/clima.asp>, consultado en junio de 2010), lo que podría explicar la diferencia de tamaño. Es muy probable que una mayor superficie alar permita aprovechar mejor la radiación solar, lo que a su vez posibilitaría lograr un adecuado calentamiento corporal (Blackburn *et al.*, 1999).

El análisis discriminante realizado en esta investigación discriminó entre las poblaciones estudiadas, tanto en los machos como en las hembras, en cuanto a la forma de las alas. El fenotipo de cada individuo es el resultado de la interacción entre su genotipo y el ambiente, relacionado con diferentes condiciones geográficas, altitudinales y climatológicas (Khiaban *et al.*, 2010a). En *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuoidea) se han relacionado las diferencias en las formas de las alas entre poblaciones con la variación en cuanto a hábitat, altitudes y condiciones ambientales, tales como la temperatura (Khiaban *et al.*, 2010 a, b). Khaghaninia *et al.* (2011) encontraron una relación directa entre la variación de la forma alar de *Cyndia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) y la velocidad del viento en poblaciones diferentes. Aunque *Greta cubana* ha evolucionado en hábitats con varias características similares, las condiciones de temperatura, humedad y altura varían entre ellos.

Este estudio demuestra la existencia de diferencias geográficas en *Greta cubana* entre Topes de Collantes y Pico Turquino. Estas se reflejan en el valor del área de las alas, lo que quizás se deba a las diferencias en la altitud y la temperatura, y no al aislamiento geográfico como sugieren Fontenla y Sánchez (1989). Si lo planteado por estos autores fuera cierto, entonces las poblaciones más alejadas (Topes de Collantes y Gran Piedra) hubieran presentado diferencias estadísticas, lo cual no fue el caso. En concordancia con Fontenla y Sánchez (1989) se considera a *G. cubana* una especie monotípica. Mayr (1982) y Phillips (1982) plantean que la variación geográfica no indica, necesariamente, un fenómeno de especiación, a no ser que esta variación sea bien marcada y claramente adaptativa. El estudio de la genitalia masculina y femenina, los apéndices cefálicos (antenas y palpos), las patas anteriores y los estadios inmaduros (larva y pupa), combinando métodos de morfometría geométrica y tradicional, podrían reforzar los resultados obtenidos en este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Adams, D.C. y D.J. Funk (1997): Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.* 46: 180-194.
- Alayo, P.D. y L.R. Hernández (1987): *Atlas de las mariposas diurnas de Cuba (Lepidoptera: Rhopalocera)*. Editorial Científico-Técnica, La Habana. 148 pp.

- Benítez, H.A. (2013): Sexual dimorphism using geometric morphometric approach. En: Moriyama H (eds.) *Sexual dimorphism*. InTech Publisher. 140 pp.
- Benítez, H.; L.E. Parra, E. Sepulveda y M.J. Sanzana (2011): Geometric perspectives of sexual dimorphism in the wing shape of Lepidoptera: the case of *Synneuria* sp. (Lepidoptera: Geometridae). *J. Entomol. Res. Soc.* 13(1): 53-60.
- Benítez, H.; M. Vidal, R. Briones y V. Jerez (2010): Sexual dimorphism and population morphological variation of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz) (Coleoptera, Carabidae). *J. Entomol. Res. Soc.* 12(2): 87-95.
- Bitner-Mathé, B.C.; A.A. Peixoto y L.B. Klaczko (1995): Morphological variation in a natural population of *Drosophila mediopunctata*: altitudinal cline, temporal changes and influence of chromosome inversions. *Heredity* 75: 54-61.
- Blackburn, T.M.; K.J. Gaston y N. Loder (1999): Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165-174.
- Brakefield, P. (1979): Spot number in *Maniola jurtina* – Variation between generations and selection in marginal populations. *Heredity* 42: 259-266.
- Breuker, C.; P.M. Brakefield y M. Gibbs (2007): The associations between wing morphology and dispersal is sex-limited in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea conxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European J. Entomol.* 104: 445-452.
- Brower A.V.Z.; A.V.L. Freitas, M. Lee, K.L. Silva-Breandão, et al. (2006): Phylogenetic relationships among the Ithomiini (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from one mitochondrial and two nuclear gene regions. *Syst. Biol.* 31:288-301.
- Brown, K.S. (1978): The origin of West Indies butterfly fauna. *Zoogeography on the Caribbean. Acad. Nat. Sci. Phil., special publication* 13: 5-30.
- Cepeda-Pizarro JG, H Vázquez, H Veas y G O Colon (1996): Relaciones entre tamaño corporal y biomasa en adultos de Tenebrionidae (Coleoptera) de la estepa costera del margen meridional del desierto chileno. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 69: 67-76.
- CNNG (2000): *Comisión Nacional de Nombres Geográficos. Diccionario geográfico de Cuba*. Ediciones GEO, La Habana. 386 pp.
- David, J.R.; B. Moreteau, J.P. Gauthier, G. Petavy, A. Stockel y A.G. Imasheva (1994): Reaction norms of size characters in relation to growth temperature in *Drosophila melanogaster*: an isofemale lines analysis. *Genet. Sel. Evol.* 26: 229-251.
- Debat, V.; M. Bejín, H. Legout y J.R. David (2003): Allometric and nonallometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature. *Evolution* 57(12): 2773-2784.
- DeVries, P.J.; C.M. Penz y R.I. Hill (2010): Vertical distribution, flight behaviour and evolution of wing morphology in *Morpho* butterflies. *J. Animal Ecol.* 79: 1077-1089.
- Dockx, C. (2007): Directional and stabilizing selection on wing size and shape in migrant and resident monarch butterflies, *Danaus plexipus* (L), in Cuba. *Biol. J. Linn. Soc.* 92: 605-616.
- Fontenla, J.L.R. (2003): Biogeography of Antillean Butterflies (Lepidoptera: Rhopalocera): Patterns of Association Among Areas of Endemism. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 129 (3+4): 399-410.
- Fontenla, J.L.R. y C.S. Sánchez (1989): Variación geográfica de las poblaciones central y oriental de *Greta cubana* (Herrich-Schäffer, 1862) (Lepidoptera: Ithomiidae). *Poeyana* 382: 1-9.
- Galluser, S.A. (2002): Biology, behavior and taxonomy of two *Oleria onega* subspecies (Ithomiinae, Nymphalidae, Lepidoptera) in north-eastern Peru. *Tèse présentée pour l'obtention du grade de docteur ès science*. Faculté des Sciences, Université de Neuchâtel. 124 pp.
- Gannon, W.L. y G.R. Rácz (2006): Character displacement and ecomorphological analysis of two long-eared *Myotis* (*M. auriculus* and *M. evotis*). *Journal of Mammalogy* 87 (1): 171-179.
- Gumiel, M.; S. Catala, F. Noireau, A. Rojas de Arias, A. García y J.P. Dujardin (2003): Wing geometry in *Triatoma infestans* (Klug) and *T. melanosome* Martinez, Olmedo y Calcavallo (Hemiptera: Reduviidae). *Syst. Entomol.* 28:173-179.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan (2001): Past: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Iturralde-Vinent, M.A. (1982): Aspectos geológicos de la biogeografía de Cuba. *Cien. Tier. Esp.* 5: 85-100.
- Iturralde-Vinent, M.A. (2004-2005): La paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Jard. Bot. Nac. Univ. Hab.* 25-26: 49-78.
- Jaramillo, N.; D.A. Calle, H. Caro-Riaño, J. Calle y E. Ortega-Barría (2002): Diferencias morfométricas asociadas a la distribución geográfica de *Rhodnius pallescens* provenientes de siete localidades de Colombia y Panamá. Taller técnico de estudios sobre *Rhodnius pallescens* Braber, 1932, su vigilancia y control. *Publicación oficial de la OPS*: 15-23.
- Johansson, F., M. Soderquist, F. Bokma (2009): Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biol. J. Linn. Soc.* 97: 362-372.
- Khaghaninia, S.; S.A. Mohammadi, A.M. Srafrazi, K.H. Irani y R. Zahiri (2011): Geometric morphometric study on geographic dimorphism of coding moth *Cydia pomonella*

- (Lepidoptera: Tortricidae) from north west of Iran. *Vestnik zoologii* 45 (5): 20-28.
- Khiaban, N.G.M.Z.; K. Haddad, M.S. Hejazi, S.A. Mohammadi y N. Sokhandan (2010a): A geometric morphometric study on the host populations of the pod borer, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in some parts of Iran. *Mun. Ent. Zool.* 5: 140-147.
- Khiaban, N.G.M.Z.; K. Haddad, M.S. Hejazi, S.A. Mohammadi y N. Sokhandan (2010b): A geometric morphometric study on geographical Iranian populations of the pod borer, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Entomol. Soc. Iran* 29 (3): 13-24.
- Kingsolver, J.G. y D.C. Wiernasz (1987): Dissecting correlated characters: Adaptive aspects of phenotypic covariation in melanization pattern of *Pieris* butterflies. *Evolution* 41: 491-503.
- Klingenberg, C.P. (2003): Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. 427-442 pp. En: Polak, M. (Ed). *Developmental instability, causes y consecuencias*. Oxford University Press.
- Lamas, G. (2004): Nymphalidae. Ithomiinae. pp. 172-191. En: Heppner, J. B. (eds) *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A, Hesperioidea – Papilionoidea*. Vol. 5A. Scientific Publishers, Gainesville, Florida.
- Mayr, E. (1982): Of what use are subspecies? *Auk* 99:593-595.
- Monteiro, L.R. y A.S. Abe (1999): Functional and historical determinants of shape in the scapula of xenarthran mammals: evolution of a complex morphological structure. *J. Morphol.* 241: 251-263.
- Monteiro, A.; P.M. Brakefield y V. French (1997): The relationship between eyespot shape and wing shape in the *Bicyclus anynana*: A genetic and morphometrical approach. *J. Evol. Biol.* 10: 787-802.
- Monteiro-Filho, E.L.A.; L.R. Monteiro y S.F. Reis (2002): Skull shape and size divergente in the genus *Sotalia* (Cetacea): a tridimensional morphometric analysis. *J. Mammal.* 83: 125-134.
- Moreteau, B.; A.G. Imasheva, J.P. Morin y J.R. David (1998): Wing shape and developmental temperature in two *Drosophila* sibling species: different wing regions exhibit different norms of reaction. *Genetika* 34: 248-258.
- Morin, J.P.; B. Moreteau, G. Petavy y J.R. David (1999): Divergence of reaction norms of size characters between tropical and temperate populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *J. Evol. Biol.* 12: 329-339.
- Mozaffarian, F.; A. Sarafrazi y G.N. Ganbalani (2007): Sexual dimorphism in the wing shape and size of the carob moth, *Ectomyelois ceratoniae* (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Entomol. Soc. Iran* 26: 61-73.
- Muriel, S. (2006): Mariposas Ithomiinae (Familia Nymphalidae) de parches de vegetación natural del suroccidente antioqueño (Colombia). *Bol. Mus. Entomol. Univ. Valle*. 7 (2): 1-8.
- Palinov, I.Y. (2001): Geometric morphometrics, a new analytical approach to comparison of digitized images. 41-90 pp. En: *Information technology in Biodiversity Research. Abstracts of the 2nd International Symposium*, St. Petersburg.
- Phillips, A.R. (1982): Subspecies and species: fundamental, needs and obstacles. *Auk* 99: 612-615.
- Reis, S.F.; L.C. Duarte, L.R. Monteiro y F.J. Von Zuben (2002): Geographic variation in craneal morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometrics descriptors of shape and multivariate analysis of geographic variation in shape. *J. Mammal.* 83: 333-344.
- Roggero, A. y P. Passerin (2005): Geometric morphometric analysis of wings variation between two populations of the *Scythris obscurella* species-group: geographic or interspecific differences? (Lepidoptera: Scythrididae). *Rev. Lepidopterología* 33(130): 101-112.
- Rohlf, F.J. (1993): Relative warp analysis and an example of its applications to mosquito wings. 131-159 pp. En: Marcus L F, E Bello y A García-Valdecasas (Eds). *Contributions to morphometrics*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, España.
- Rohlf, F.J. (2006): TPS Dig version 2.10. Ecology & Evolution. Morphometrics at SUNY at Stony Brook (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>) Activo en junio de 2010.
- Rohlf, F.J. (2008): TPS Relw version 1.46. Ecology & Evolution. Morphometrics at SUNY Stony Brook (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>) Activo en junio 2010.
- Rohlf, F.J. y D. Slice (1990): Extensions of the Procrustes methods for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40-59.
- Saladrigas, D. (2009): Ciclo de vida y distribución geográfica de *Greta cubana* (Eric-Schäfer, 1862) (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *Tesis de Diploma*. Facultad de Biología, Universidad de La Habana, Cuba. 47 pp
- Schwartz, A. (1982): Variation in Hispaniolan *Greta diphana* (Ithomiidae). *Bull. Allyn. Mus.* 69: 1-10.
- Schwartz, A. y S.B. Hedges (1991): An elevational transect of Lepidoptera on Pico Turquino, Cuba. *Carib. J. Sci.* 27(3-4): 130-138.
- Smith, D.S., L.D. Miller y J.Y. Miller (1994): *The butterflies of the West Indies and South Florida*. Oxford University Press, New York. 264 pp.

- Sourakov A. y T.C. Emmel (1995): Life history of *Greta diaphana* from the Dominican Republic (Lepidoptera: Nymphalidae). *Trop. Lepid.* 6 (2):155-157.
- StatSoft, Inc. (2007): STATISTICA (data análisis software system) version 8.0. <http://www.statsoft.com/> Activo en junio de 2010.
- Vitale, F. y G. Rodríguez (2008): New Ithomiinae from Colombia (Lepidoptera: Nymphalidae). *Genus* 19(3): 577-584.
- Willmott, K.R. y A.V.L Freitas (2006): Higher- level phylogeny of the Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae): patterns of larval hostplant colonization and diversification. *Cladistics* 22: 297-368.
- Young, A.M. (1972): On the life cycle and natural history of *Hymenitis nero* (Lepidoptera: Ithomiinae) in Costa Rica. *Psyche*: 284-294.
- Zahiri, R.; A. Sarafrazi, L. Salehi y J. Kunkel (2006): A geometric study on populations of the Rice Stem Borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae) in northern Iran. *Zoology in the Middle East* 38: 73-84.
- Zelditch, M.L.; D.L. Swiderski, H.D. Sheets y W.L. Fink (2004). *Geometric morphometric for biologists: a primer*. Elsevier/Academic Press, Paris. 443 pp.

• • •

Editor para correspondencia: Dr. Dennis Denis

REVISTA CUBANA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

RNPS: 2362 • ISSN: 2307-695X • VOL. 2 • N.º 3 • AGOSTO—DICIEMBRE • 2013 • pp. 48-61