



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

Reevaluación del status taxonómico de *Hamadryas julitta* respecto a *Hamadryas glauconome* por medio de análisis cuantitativos de caracteres morfológicos.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELA STEPHANIE ESQUIVEL RUÍZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS
Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: M. EN C. MOISÉS ARMANDO LUIS MARTÍNEZ
Facultad de Ciencias, UNAM

DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA
Instituto de Biología, UNAM

Ciudad Universitaria, CdMx.

2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

Reevaluación del status taxonómico de *Hamadryas julitta* respecto a *Hamadryas glauconome* por medio de análisis cuantitativos de caracteres morfológicos.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELA STEPHANIE ESQUIVEL RUÍZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS
Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: M. EN C. MOISÉS ARMANDO LUIS MARTÍNEZ
Facultad de Ciencias, UNAM

DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA
Instituto de Biología, UNAM

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/207/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de marzo de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** de la estudiante **ESQUIVEL RUÍZ ELA STEPHANIE** con número de cuenta **310621142** con la tesis titulada **“Reevaluación del status taxonómico de *Hamadryas julitta* respecto a *Hamadryas glauconome* por medio de análisis cuantitativos de caracteres morfológicos”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. BLANCA ESTELA HERNÁNDEZ BAÑOS**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. JUAN JOSÉ MORRONE**
Vocal: **DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA**
Vocal: **DR. ISMAEL ALEJANDRO HINOJOSA DÍAZ**
Vocal: **DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR**
Secretario: **DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 30 de mayo de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me permitió realizar mis estudios de posgrado (No. De Beca 717705).

A la UNAM, por el apoyo económico a través del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) para realizar la estancia de investigación para colecta de datos.

Al Proyecto PAPIIT de la Dirección General del Personal Académico (DGAPA) IN220620 por el financiamiento recibido.

A la Dra. Blanca Estela Hernández Baños, al M. en C. Moisés Armando Luis Martínez y al Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa por su apoyo, retroalimentación y ayuda, sin los cuales este proyecto no habría sido posible.

Agradecimientos a título personal

Gracias a la Dra. Blanca Estela Hernández Baños, por siempre creer en mí y en mi trabajo y alentarme cuando la situación se complicaba.

Al M. en C. Moisés Armando Luis Martínez por el acceso a los ejemplares y los datos de la colección de la Facultad de Ciencias, así como el apoyo en general en todo lo referente al conocimiento del grupo.

Al Dr. Andrew W. Warren, por recibirme durante mi estancia en Gainesville y brindarme acceso a los ejemplares de la colección del McGuire Center for Lepidoptera & Biodiversity.

A la Dra. María del Carmen Pozo de la Tijera, por el acceso a las bases de datos de la colección de ECOSUR.

A la M. en C. Isabel Vargas Fernández, por su apoyo con las descripciones originales.

A la M. en C. Fabiola Ramírez Corona por el apoyo técnico y la orientación brindada durante el desarrollo de este proyecto.

Dedicatoria

A Luis, que sin su apoyo no habría llegado hasta aquí.

A mis padres, que siempre me alentaron.

A mi familia, que es lo más importante para mí.

Índice

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
MÉTODO	5
Obtención de ejemplares	5
Análisis morfométricos.....	5
Variables bioclimáticas	6
Análisis de coloración	6
RESULTADOS.....	8
Análisis morfométricos.....	8
Variación de forma	8
Variación de tamaño	10
Variables bioclimáticas	11
Análisis de coloración	13
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	17
Análisis morfométricos.....	17
Variables bioclimáticas y análisis de coloración	17
Status taxonómico	18
REFERENCIAS	20
APÉNDICES.....	22
A. Ubicación de las marcas y semimarcas.	22
B. Gráficos de densidad del CVA de morfometría geométrica.....	23
a. CV1 de los datos de morfometría geométrica	23
b. CV2 de los datos de morfometría geométrica	24
C. Gráficos de densidad del CVA de las variables bioclimáticas por subespecie.....	25
a. CV1 de las variables bioclimáticas por subespecie.....	25
b. CV2 de las variables bioclimáticas por subespecie.....	26
c. CV1 de las probabilidades típicas de las variables bioclimáticas por subespecie	27
d. CV2 de las probabilidades típicas de las variables bioclimáticas por subespecie	28
D. Gráficos de densidad del CVA de las variables bioclimáticas por especie	29
a. CV1 de las variables bioclimáticas por especie	29
c. CV1 de las probabilidades típicas de las variables bioclimáticas por especie.....	30
E. Valores de p de las pruebas de Wilcoxon a las variables bioclimáticas	31

F.	Valores de p de las pruebas estadísticas de las proporciones de color de las subespecies de <i>Hamadryas glauconome</i>	31
G.	Gráficos de densidad del CVA de los resultados del análisis de adjacencia.....	32
a.	CV1 de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i)	32
b.	CV1 de las probabilidades típicas de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i).....	33
H.	Gráficos de densidad del CVA de los resultados del análisis de adjacencia y las variables bioclimáticas	34
c.	CV1 de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i) y las variables bioclimáticas.....	34
d.	CV1 de las probabilidades típicas de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i) y las variables bioclimáticas.....	35
I.	Resultados de las pruebas de correlación entre las variables bioclimáticas y las proporciones de color de <i>Hamadryas glauconome</i>	36
J.	Gráficas de las variables con correlación significativa (*) para las proporciones de color de <i>Hamadryas glauconome</i>	40
a.	Media del rango diario/variación de la temperatura.....	40
b.	Isoterma.....	41
c.	Estacionalidad de la temperatura	42
d.	Temperatura máxima del mes más cálido.....	43
e.	Rango de anual de la temperatura	44
f.	Temperatura media del trimestre más húmedo	45
g.	Temperatura media del trimestre más seco	46
h.	Temperatura media del trimestre más cálido	47
i.	Precipitación anual	48
j.	Precipitación en el mes más seco	49
k.	Estacionalidad de la precipitación	50
l.	Precipitación del trimestre más seco	51
m.	Precipitación del trimestre más cálido	52
n.	Precipitación del trimestre más frío	53

RESUMEN

El género *Hamadryas* Hübner [1806] es un ejemplo del problema de delimitación de especies y sinonimias que se presenta en Lepidoptera, actualmente se reconocen 20 especies con 33 subespecies, si bien llegaron a describirse cerca de 100 taxones dentro de este género.

En la filogenia de Garzón-Orduña *et al.* del 2013 se observó que *Hamadryas julitta* se encontraba anidada dentro de *Hamadryas glauconome*, lo cual resulta interesante si tomamos en cuenta que *H. julitta* fue inicialmente descrita como una subespecie de *H. glauconome*. En el 2017, Garzón-Orduña *et al.* encontraron que *H. glauconome* y *H. julitta* podían discriminarse empleando el gen COI, aunque no se realizó una revisión de caracteres morfológicos.

En el presente trabajo se evaluaron de manera cuantitativa las diferencias entre *H. glauconome* y *H. julitta*, tomando en cuenta los elementos empleados para su discriminación en la revisión de Jenkins (1983), tales como el tamaño alar, la forma de los ocelos y los patrones de coloración. Esto se llevó a cabo empleando morfometría geométrica, que permite considerar la forma y el tamaño de manera independiente; así como el paquete de R PAVO, que analiza tanto la coloración como los patrones presentes. Además se consideraron variables ambientales, tanto de manera independiente como contrastándolas con los caracteres morfológicos.

A partir de los datos analizados se pudo observar que *H. g. glauconome*, *H. g. grisea* y *H. julitta* son tres grupos significativamente diferentes al considerar la forma de los ocelos, mientras que solamente *H. glauconome* y *H. julitta* se separan al considerar el tamaño alar. La magnitud de estas diferencias, junto con los datos de las variables bioclimáticas, indican que *H. julitta* y *H. glauconome* son especies distintas, presentando esta última dos subespecies, *H. g. glauconome* y *H. g. grisea*, las cuales presentan un cambio abrupto en la coloración alar, no relacionada a las variables bioclimáticas.

ABSTRACT

The genus *Hamadryas* Hübner [1806] is an example of the problem of delimitation of species and synonymies that occurs in Lepidoptera, currently, 20 species with 33 subspecies are recognized, although at some point 100 taxa were described within this genus.

In the phylogeny of Garzón-Orduña *et al.* 2013, it was observed that *Hamadryas julitta* was nested inside *Hamadryas glauconome*, which is of interest considering that *H. julitta* was originally described as a subspecies of *H. glauconome*. In 2017, Garzón-Orduña *et al.* found that *H. glauconome* and *H. julitta* were dissimilar based on the COI gene, although no morphological character was assessed.

In the present work, the differences between *H. glauconome* y *H. julitta* were evaluated quantitatively, taking into account the elements used for their discrimination in Jenkin's taxonomic revision (1983), such as wing size, the shape of the ocelli, and coloring patterns. This was performed using geometric morphometrics, which allows considering shape and size independently; as well as the R package PAVO, which analyzes both the coloration and the patterns that are present. In addition, the environmental variables were considered, both independently and in contrast with morphological characters.

Given the analyzed data, it was observed that *H. g. glauconome*, *H. g. grisea* y *H. julitta* are three significantly different groups when considering the shape of the ocelli, while only *H. glauconome* and *H. julitta* are separated when considering wing size. The magnitude of these differences, along with the data from the bioclimatic variables, indicates that *H. julitta* and *H. glauconome* are distinct species, the latter presenting two subspecies, *H. g. glauconome*, and *H. g. grisea*, which present an abrupt change in the alar coloration, not related to bioclimatic variables.

INTRODUCCIÓN

Las mariposas han sido objeto de gran interés taxonómico, lo que ha permitido una lista bastante detallada de las especies, pero también a la existencia de un gran número de sinonimias (Wilson *et al.* 2013). Aunado a esto, muchos géneros de Lepidoptera presentan un problema en la delimitación de las especies que los conforman, debido principalmente al contraste entre la gran variación de los patrones de coloración y la gran conservación que presentan los caracteres genitales, dos de los aspectos más relevantes en la identificación y descripción de especies en este grupo (Garzón-Orduña *et al.* 2017), lo cual se ve reflejado en el uso extendido de subespecies para describir variaciones “moderadas” en su morfología, frecuentemente relacionadas a la distribución geográfica (Wilson *et al.* 2013).

El género *Hamadryas* Hübner [1806] se encuentra de manera conspicua en diversos hábitats del neotrópico, y es uno de los representantes del problema de las sinonimias a nivel específico y subespecífico. Esto debido a que sus miembros presentan una gran variación en los patrones de coloración alar, lo que llevó a la descripción de aproximadamente 100 taxones entre especies y subespecies. Actualmente se reconocen 20 especies con 33 subespecies (Garzón-Orduña, 2012; Garzón-Orduña *et al.* 2013).

En el 2013, Garzón-Orduña *et al.* realizaron una filogenia del género empleando datos tanto moleculares como morfológicos, lo cual no sólo proveyó una hipótesis de las relaciones filogenéticas del grupo, sino que también señaló la existencia de relaciones no resueltas entre las especies, entre ellas la ubicación de *Hamadryas julitta* (Fruhstorfer, 1914) anidada en *Hamadryas glauconome* (H.W. Bates, 1864). A este estudio han seguido otros para determinar la utilidad del “código de barras” (uso del gen COI) para la delimitación de las especies, tal como se ha empleado en otros grupos de Lepidoptera (Prado *et al.* 2011, Toussaint *et al.* 2015). Garzón-Orduña *et al.* (2017), al verificar la correspondencia de las especies sugeridas por el análisis de COI con las asignadas a priori, muestra que *H. glauconome* y *H. julitta* están claramente diferenciadas al menos por el gen COI, aunque sin mención a una revisión del componente morfológico, como sí se realizó con otras especies en el mismo estudio.

Los resultados obtenidos por los estudios de Garzón-Orduña (2012) y Garzón-Orduña *et al.* (2013) sugerían que era necesaria una revisión del status taxonómico de *H. glauconome* y *H. julitta*, con el interés añadido de que, previo a la revisión de Jenkins (1983), *H. julitta* era considerada una subespecie de *H. glauconome*. Actualmente se reconocen 2 subespecies de *H. glauconome*: *H. glauconome grisea* Jenkins, 1983, que se encuentra en el noroeste de México, y *H. glauconome glauconome*, que se distribuye en las vertientes este y oeste del país y llega hasta Costa Rica. Por su parte, *H. julitta* se encuentra restringida a la península de Yucatán (Fig. 1) (Luis-Martínez *et al.* 2003; Warren *et al.* 2016).

De acuerdo a la revisión de Jenkins (1983), el menor tamaño de *H. julitta* y la presencia de ocelos más aplanados son de los caracteres más relevantes para distinguirla de *H. glauconome*, por lo cual es importante integrar estos en los análisis realizados en este trabajo. Una manera de evaluar cuantitativamente estos caracteres es empleando la morfometría geométrica (Mutanen, 2005; Zelditch *et al.*, 2004), la cual permite analizar de manera independiente el tamaño y forma de las estructuras de interés (Torcida & Perez, 2012).

En el presente estudio se revisaron ejemplares de *H. julitta* y *H. glauconome*, con el fin de comprobar su *status taxonómico*, usando datos de morfometría geométrica para evaluar cuantitativamente las diferencias morfológicas tomadas en cuenta por Jenkins en 1983 y datos de variables bioclimáticas, para contrastar la información morfológica con la ecológica. Además, se analizó de manera cuantitativa la variación de la

coloración en *H. glauconome* a fin de comprobar si sigue un comportamiento clinal y por lo tanto si se deben considerar o no como subespecies válidas.

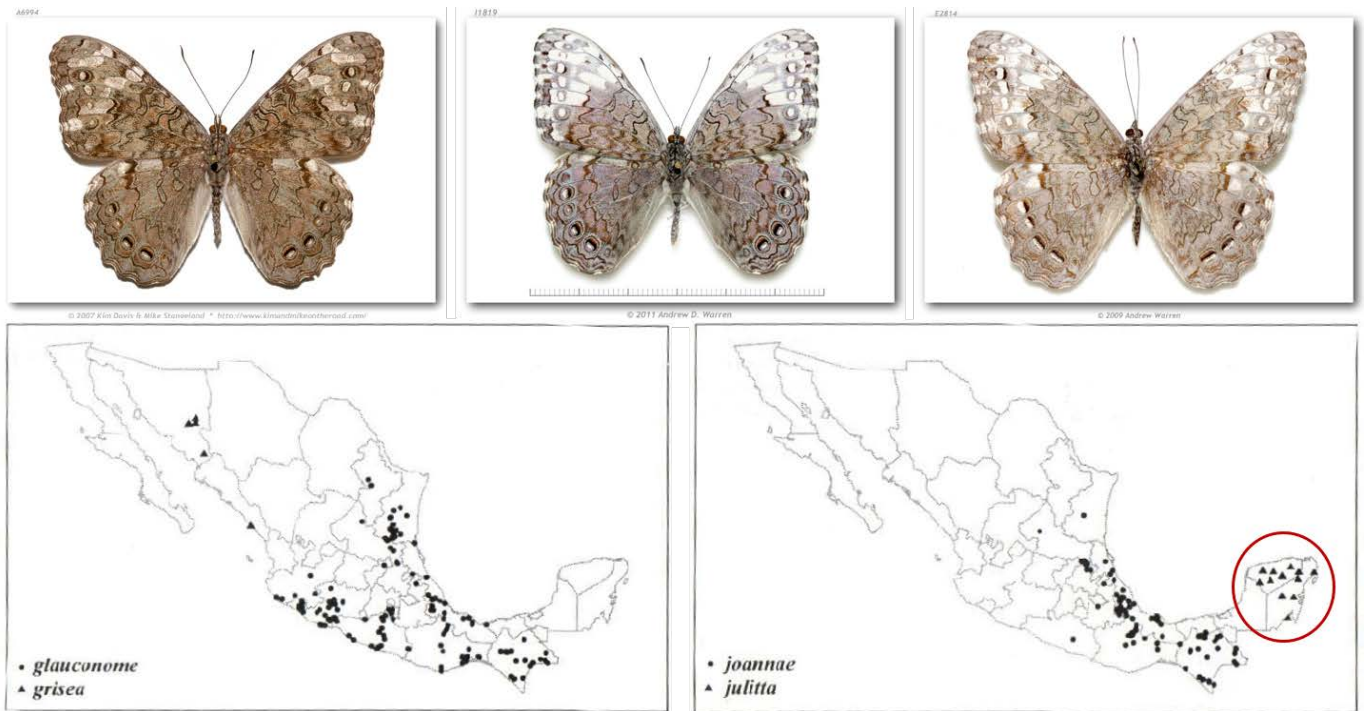


Figura 1. Superior: de izquierda a derecha, fotografías de *Hamadryas g. grisea*, *Hamadryas g. glauconome* y *Hamadryas julitta* (Warren *et al.* 2016). Inferior: mapas de distribución de *Hamadryas glauconome* (izq.) y *Hamadryas julitta* (der., círculo rojo) en México (Luis-Martínez *et al.* 2003).

MÉTODO

Obtención de ejemplares

Los ejemplares y bases de datos empleados en este estudio pertenecen a la colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC); el McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity (MGCL) del Florida Museum of Natural History (FMNH) y el Museo de Zoología de ECOSUR en la unidad Chetumal.

Análisis morfométricos

La toma de fotografías de las alas de los ejemplares se realizó mediante una cámara Canon EOS Rebel T1i con un lente de 18-55 mm con apertura de F8 e ISO 100, manteniendo la exposición entre 0 y +1, con una distancia de a 33.5 cm entre el ejemplar y la cámara.

Para los análisis de morfometría geométrica fueron seleccionadas 130 fotografías: 70 de *H. g. glauconome* (19 hembras y 51 machos), 18 de *H. g. grisea* (11 hembras y 7 machos) y 42 de *H. julitta* (25 hembras y 17 machos); esta selección se realizó de acuerdo al estado de las alas, descartando los ejemplares con daño o desgaste que interfirieran con el patrón de coloración.

La configuración consistió en 5 marcas y 121 semimarcas en la vista ventral del ala posterior izquierda. Estas se ubican en puntos de unión de las venas, señalando puntos homólogos por la yuxtaposición de tejidos (Torcida & Perez, 2012; Tatsuta *et al.* 2018); mientras que las semimarcas se agrupan en 6 curvas que delinean el interior y exterior de los ocelos, cada curva representa un contorno que puede ser comparado como un solo elemento (Palci & Lee, 2019) (Fig. 2, Ap. A.). Esta configuración se diseñó para identificar diferencias en los tamaños de ala y la forma de los ocelos de las alas posteriores, dos de los criterios que Jenkins (1983) emplea para separar ambas especies y que suelen evaluarse de manera cualitativa al asignar las especies. La digitalización de las marcas y semimarcas se realizó con el programa tpsDig2.

La superposición se realizó en el programa CoordGen8 (Sheets, 2014) empleando la superposición Procrustes, el deslizamiento de semimarcas se hizo por el método de minimizar la distancia Procrustes (Gunz & Mitteroecker, 2013). Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con el fin de reducir las variables empleadas en el análisis de variables canónicas (CVA) (Ramírez-Sánchez *et al.* 2016), estos análisis se llevaron a cabo con PCA8 y CVAGen8, respectivamente (Sheets, 2014), y adicionalmente se empleó RStudio para pruebas estadísticas. Por otra parte, las diferencias en el tamaño de las alas se analizaron con pruebas de Kruskal-Wallis y Wilcoxon repetidas utilizando el valor de tamaño centroide en RStudio.



Figura 2. Ubicación de marcas (rojo) y semimarcas (azul).

Variables bioclimáticas

Los valores de las 19 variables bioclimáticas utilizadas se extrajeron de los datos disponibles en la base de datos WorldClim a partir de las coordenadas geográficas de los ejemplares pertenecientes a las colecciones del MZFC y del Museo de Zoología de ECOSUR-Chetumal por medio de RStudio. En el caso de los ejemplares de MGCL se realizó georreferenciación a partir de las localidades de los ejemplares, previo a la obtención de las variables bioclimáticas.

Se empleó RStudio para las pruebas estadísticas, así como para el análisis de componentes principales (PCA) y el análisis de variables canónicas (CVA), para este último se empleó el paquete Morpho (Schlager, 2013). Los PCAs y CVAs se realizaron tanto para *H. julitta* y *H. glauconome*. En el caso de *H. glauconome*, las subespecies se tomaron como grupos separados.

Análisis de coloración

Estos análisis se realizaron únicamente para *H. glauconome* debido a que la coloración es actualmente el principal factor para la discriminación entre sus subespecies válidas, mientras que la distinción entre *H. glauconome* y *H. julitta* se basa en su tamaño y la forma de los ocelos. Para ellos se seleccionaron 117 fotografías en vista dorsal: 24 de *H. g. grisea* y 93 de *H. g. glauconome*. Previo a los análisis se empleó el programa Raw Therapee 5.8 para la calibración del color y convertir a formato jpg.

Las fotografías se procesaron empleando el paquete pavo 2 en RStudio; las imágenes se importaron indicando su escala; así como, el contorno de las alas (Endler, 2012; Maia *et al.*, 2019). A continuación, se clasificaron las imágenes para separar los píxeles en clases de color discretas, el valor de k (número de colores distintos) se determinó mediante la simulación de mediciones de espectrofotómetros con el sistema visual de *Apis mellifera* (Eguchi *et al.*, 1982; Briscoe & Chittka, 2001) y se empleó una imagen de referencia para asegurar que se identifican de manera correcta los elementos homólogos del patrón. A partir de las imágenes clasificadas se realizó el análisis de adyacencia, empleando una cuadrícula de 1500 por 1500 puntos sobre cada imagen (Endler, 2012). A partir de estos resultados, se realizaron pruebas estadísticas y un agrupamiento UPGMA para visualizar la similitud de los patrones de coloración; así como pruebas de componentes principales y análisis de variables canónicas por sí solos e integrando con las variables bioclimáticas (Endler, 2012).

RESULTADOS

Análisis morfométricos

Variación de forma

El análisis de componentes principales (PCA) indica que el primer componente (PC) concentra 35.44% de la variación entre individuos, mientras que al PC2 y al PC3 les corresponden 10.63% y 7.7%, respectivamente. Los primeros 17 PC explican el 84.78% de la variación y se usaron para el análisis de variables canónicas (CVA) (Fig. 3).

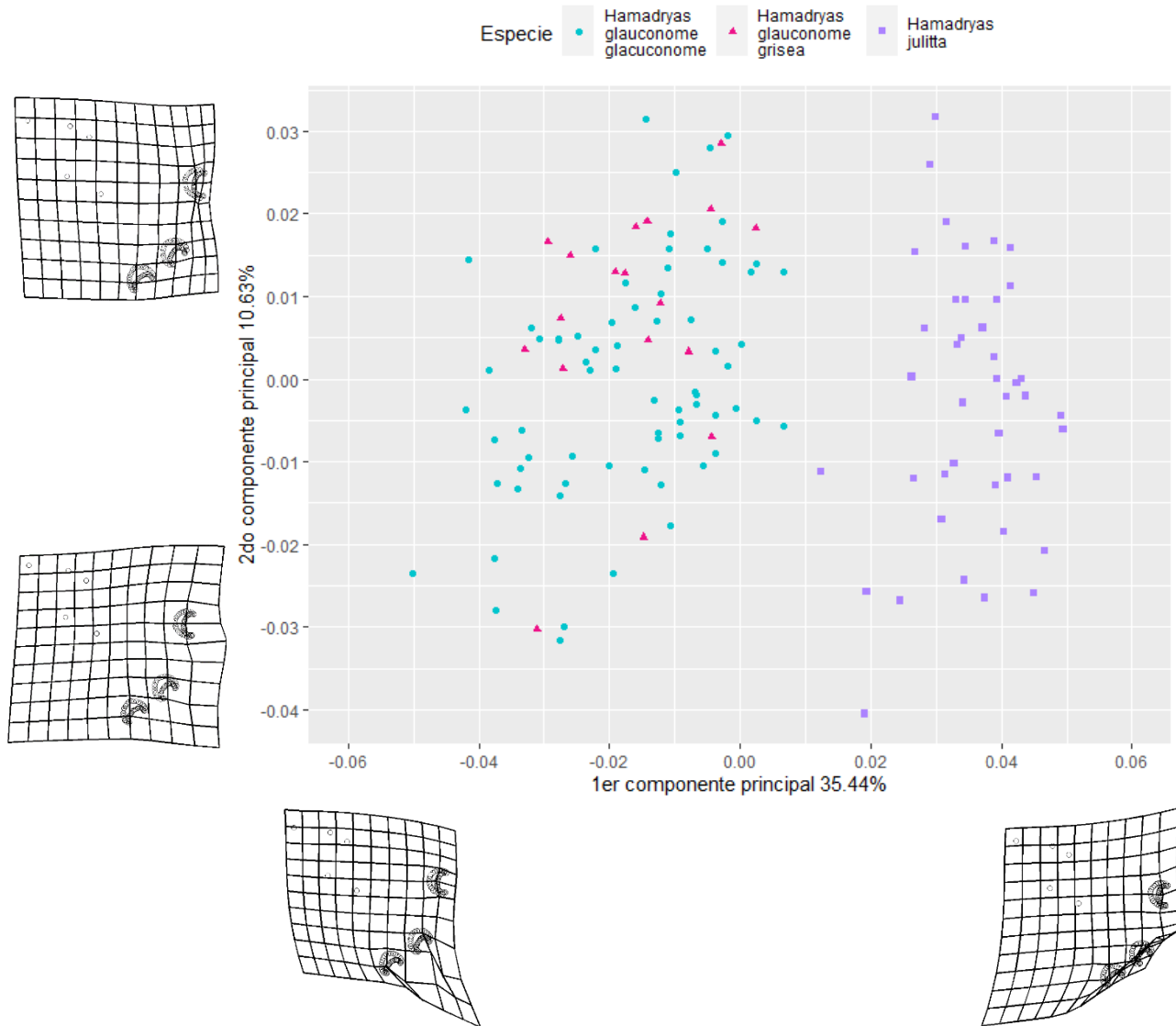


Figura 3. Gráfico de dispersión de los valores de componentes principales junto con las gradillas de deformación implicadas por el cambio en cada eje.

El CVA indicó que existen 2 ejes canónicos significativos ($p < 2.22045 \times 10^{-16}$, $p = 5.33393 \times 10^{-12}$), lo que corresponde a 3 grupos encontrados, consistente con el número de grupos indicados a priori; el primer eje explica el 94.7% de la variación y el segundo corresponde al 5.3% de esta (Ap. B). La prueba de asignación de Mahalanobis muestra que la pertenencia a *H. julitta* fue correctamente predicha, mientras que para *H. g. glauconome* y *H. g. grisea*, la predicción fue correcta en la mayoría de los casos, pero con algunas

asignaciones de individuos de *H. g. grisea* como *H. g. glauconome* y viceversa. A su vez la prueba de asignación cruzada mostró que los individuos de *H. julitta* se asignaron correctamente el 95.23% de las veces (el resto no se asignó a ningún grupo), mientras que en el caso de *H. g. glauconome* y *H. g. grisea* la proporción de asignación correcta fue de 84.28% y 88.89% respectivamente, con los casos erróneos asignados a la otra subespecie; en general, la prueba de validación cruzada mostró que el 88.46% de individuos pudieron ser asignados correctamente (Fig. 4).

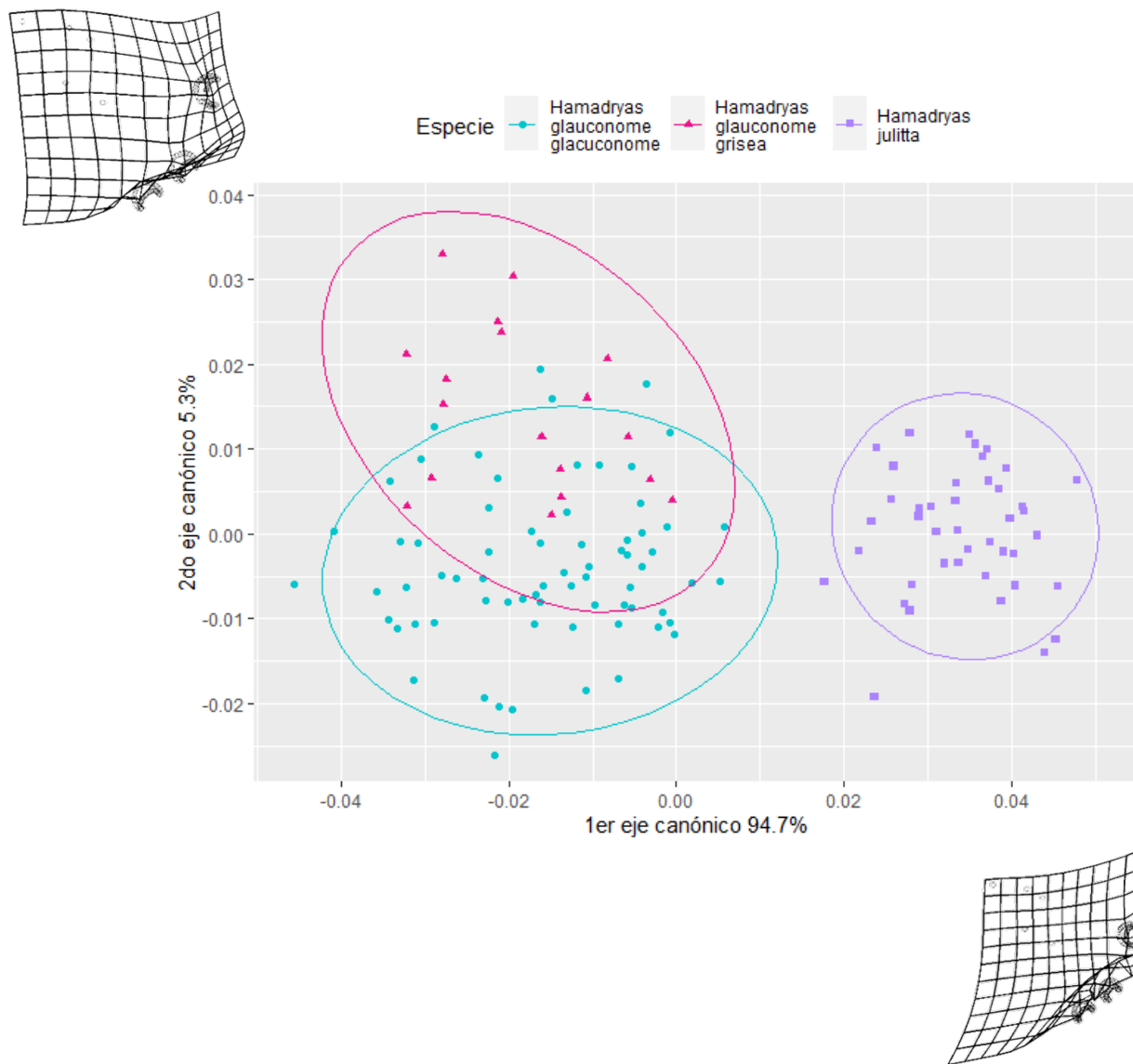


Figura 4. Gráfico de dispersión de los valores obtenidos del análisis de variables canónicas y las gradillas de deformación implicadas por el cambio en cada eje.

Al realizar una prueba de Wilcoxon repetida con los valores de la variable canónica 1 (CV1), *H. julitta* se diferenció significativamente tanto de *H. g. glauconome* como de *H. g. grisea*, sin que hubiera diferencias significativas entre las subespecies de *H. glauconome*; mientras que al aplicar la misma prueba a la variable canónica 2 (CV2), se observa que los 3 grupos son significativamente distintos, sobre todo al comparar *H. g. grisea* con los otros dos (tabla 1).

Tabla 1. Resultados de las pruebas de Wilcoxon realizadas con los valores de las variables canónicas 1 y 2. Hgg: *H. g. glauconome*; Hga: *H. g. grisea*; Hj: *H. julitta*.

Grupos	CV1			CV2		
	p	p ajustada	significancia	p	p ajustada	significancia
Hgg-Hga	0.472	.472	Ns	4.32 e-8	1.30 e-7	****
Hgg-Hj	1.03 e-18	3.09 e-18	****	0.004	0.004	**
Hga-Hj	2.16 e-15	4.32 e-15	****	2.97 e-7	5.94 e-7	****

Variación de tamaño

Al comparar el tamaño centroide de las alas mediante las pruebas de Kruskal-Wallis y Wilcoxon (tabla 2) no se encontraron diferencias significativas entre las subespecies de *H. glauconome*, pero sí entre *H. julitta* y los otros grupos. Estas diferencias se observan no sólo al considerar el dimorfismo sexual (Fig. 5), sino también sin separar por sexo.

Tabla 2. Pruebas estadísticas aplicadas al valor de tamaño centroide. Hgg: *H. g. glauconome*; Hga: *H. g. grisea*; Hj: *H. julitta*.

Prueba	Sexo	Grupos	p	P ajustada
Kruskal-Wallis		Hgg-Hga-Hj	2.56 e-12	na
		Hgg-Hga	0.832	0.832
Wilcoxon	na	Hgg-Hj	7.79 e-12	2.34 e-11 *
		Hga-Hj	2.85 e-9	5.7 e-9 *
Kruskal-Wallis	Hembras	Hgg-Hga-Hj	0.0000000152	na
	Machos		0.000000306	na
Wilcoxon	Hembras	Hgg-Hga	1	1
		Hgg-Hj	3.86 e-10	1.16 e-9 *
		Hga-Hj	2.23 e-7	4.46 e-7 *
	Machos	Hgg-Hga	0.07	0.07
		Hgg-Hj	2.94 e-7	8.82 e-7 *
		Hga-Hj	1.16 e-5	2.32 e-5 *

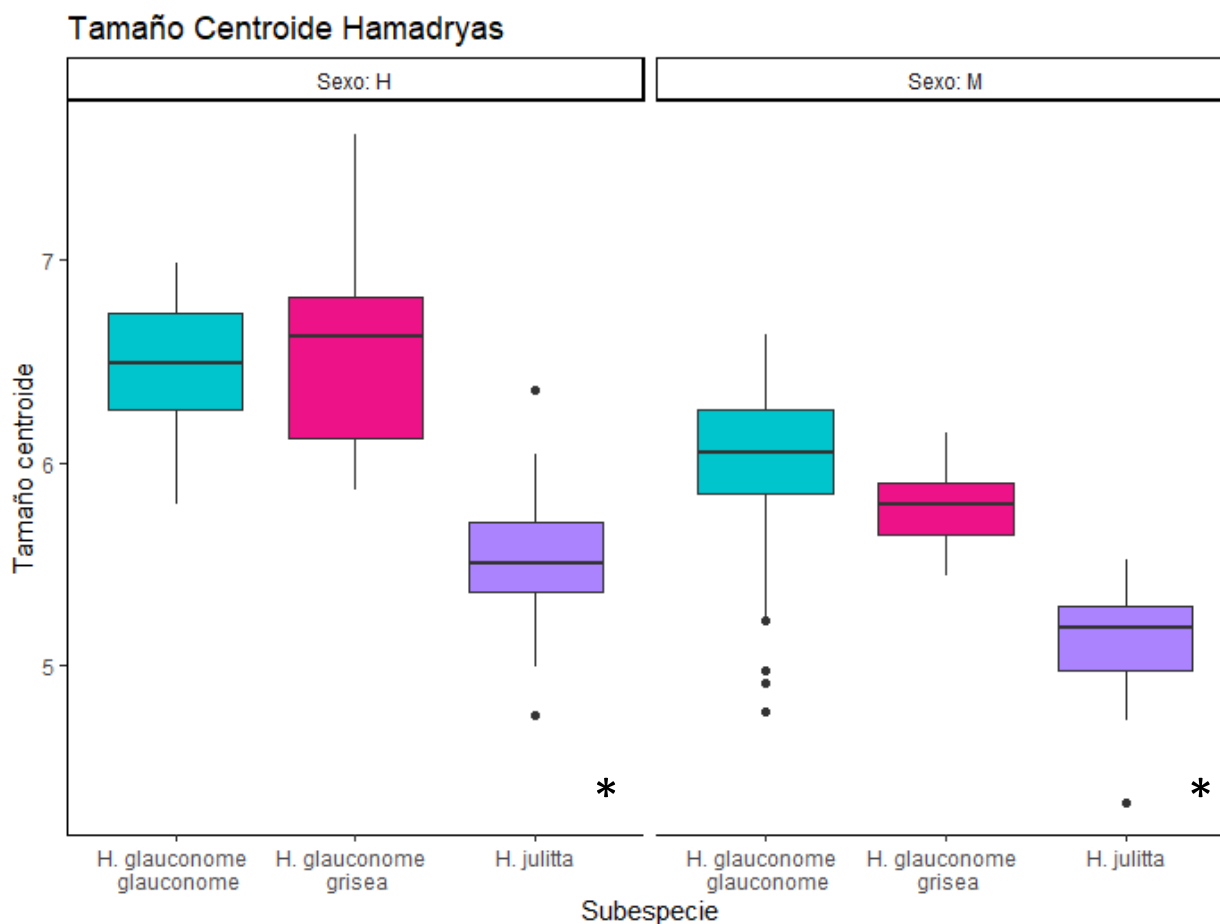


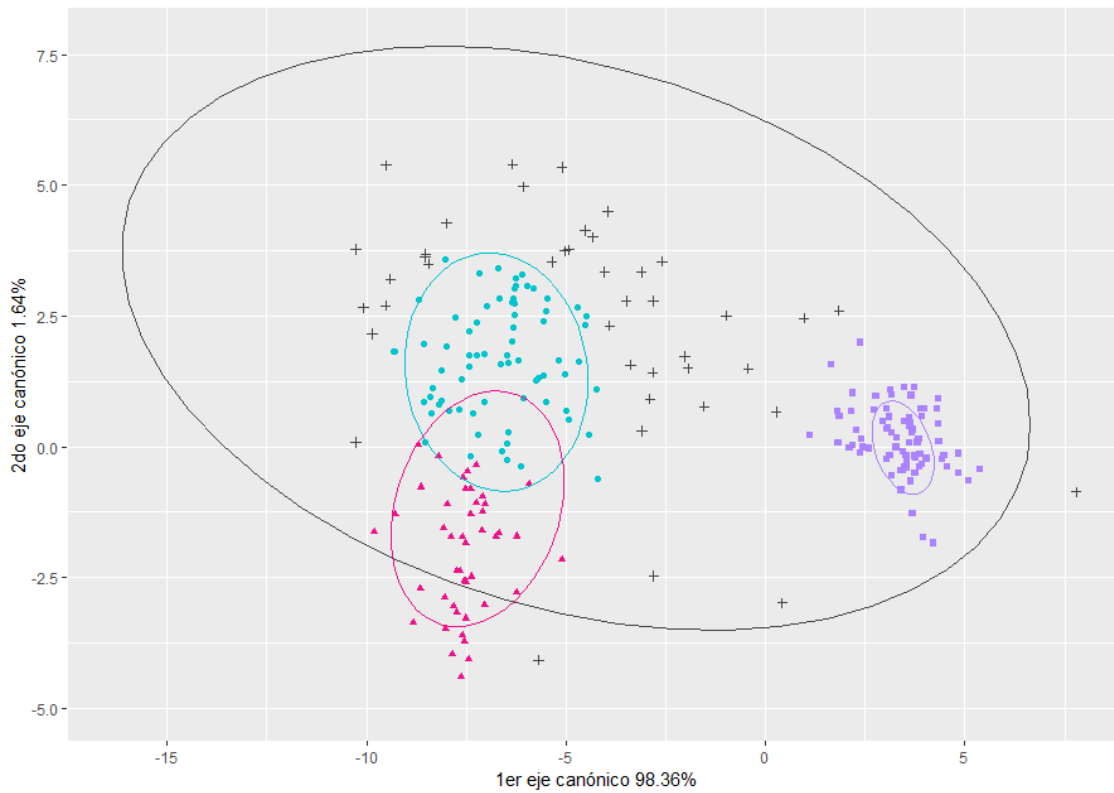
Figura 5. Diferencias del tamaño de las alas.

Variables bioclimáticas

Al comparar las variables bioclimáticas de cada taxón por separado, por medio de la prueba no paramétrica de Wilcoxon, se encontraron diferencias significativas entre los tres grupos para 10 de las 19 variables. *H. julitta* fue significativamente diferente de *H. g. glauconome* en todas las variables y de *H. g. grisea* en 15 de las 19 variables. En el caso de las subespecies de *H. glauconome*, estas presentaron diferencias significativas en 13 de las 19 variables (Ap. E).

Los análisis de componentes principales no muestran claramente la separación de los grupos, aunque indican que las variables que más contribuyen al primer y segundo componentes son la estacionalidad de la temperatura y la precipitación anual, respectivamente.

En el CVA que compara *H. julitta* con las subespecies de *H. glauconome*, muestra que el 98.36% de la variación es explicado por el primer eje, mientras que el segundo contiene solamente el 1.64% de la variación. Al realizar la clasificación por probabilidades típicas se encontró que la clasificación de los individuos coincidía con el grupo asignado a priori en el 87.88%. En el caso de *H. julitta* el 98.87% de los individuos se asignaron correctamente, con 0.07% asignado a *H. g. glauconome* y 1.06% no se asignó a ninguno de los grupos; para *H. g. glauconome* el 52.93% de los individuos se asignó a esa misma subespecie, mientras que el 32.88% se asignó a *H. g. grisea* y el 14.19% restante no correspondió a ningún grupo; por último, un 87.5% de los individuos de *H. g. grisea* quedó dentro de la misma subespecie, mientras el 8.2% se alineó con *H. g. glauconome* y el 4.3% restante no se alineó con ningún grupo (Fig. 6, Ap. C-D).



Especie ● Hamadryas glaucónome glaucónome ▲ Hamadryas glaucónome grisea ■ Hamadryas julitta + ninguna

Figura 6. Gráficos de dispersión de los valores obtenidos del análisis de variables canónicas de las variables bioclimáticas, mostrando los grupos asignados a priori y los grupos por probabilidades típicas.

Al realizar una prueba de Wilcoxon sobre los valores obtenidos del CVA se obtuvo que los 3 grupos son significativamente diferentes, en donde la separación de *H. julitta* es mucho más clara que el de las subespecies de *H. glauconome*. Al realizar el CVA, sin considerar los dos taxones de *H. glauconome*, la coincidencia de la clasificación de los individuos con el grupo a priori aumenta al 96.70%, con asignación coincidente de *H. glauconome* en un 92.29% y 98.74% para *H. julitta*.

Análisis de coloración

A partir de la simulación de lecturas de espectrofotómetro para las fotografías de *H. glauconome* se determinaron cuatro clases de color (k), que se identificaron con las letras A, B, C y D; A correspondiendo al color más oscuro y D al más claro (Fig. 7).

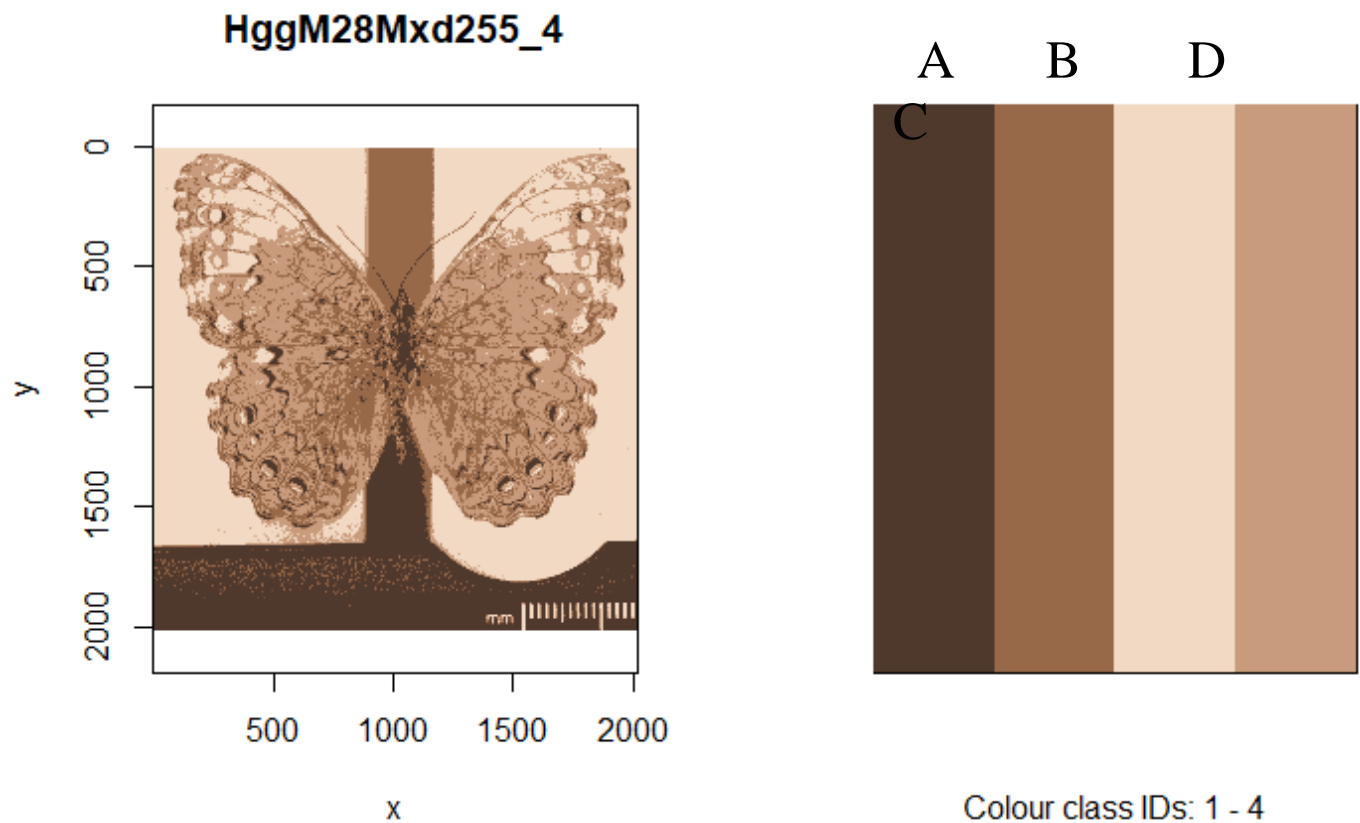


Figura 7. Resultados de la clasificación de las imágenes empleando el paquete pavo 2.

Al realizar pruebas de t de student y de Wilcoxon (dependiendo de si los datos seguían o no una distribución normal), se encontró que las proporciones del color C, eran significativamente diferentes entre *H. g. glauconome* y *H. g. grisea* tanto en el caso de las hembras como en el de los machos, mientras que había diferencias de las proporciones de los colores B y D únicamente entre los machos (Fig. 8, Ap. F).

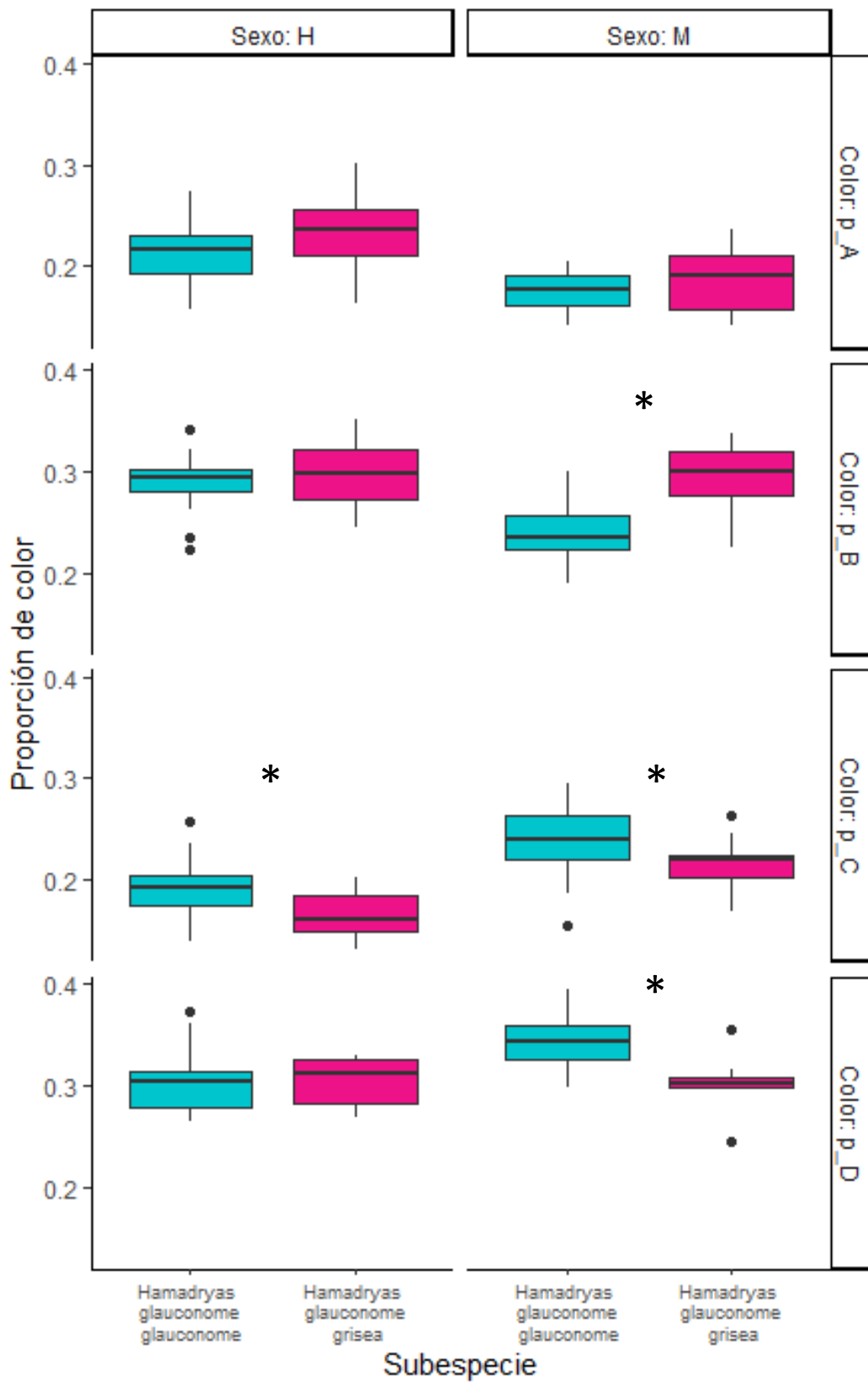


Figura 8. Proporciones de color en *Hamadryas glauconome*.

A partir de los datos de proporción de color (p_i) y proporción de transiciones de color (t_i) se realizó un árbol UPGMA, que agrupa de manera jerárquica la similitud de los patrones de coloración (Fig. 9), sin que hubiera agrupación de tipo geográfica, excepto para los individuos de *H. g. grisea* correspondientes a Sonora.

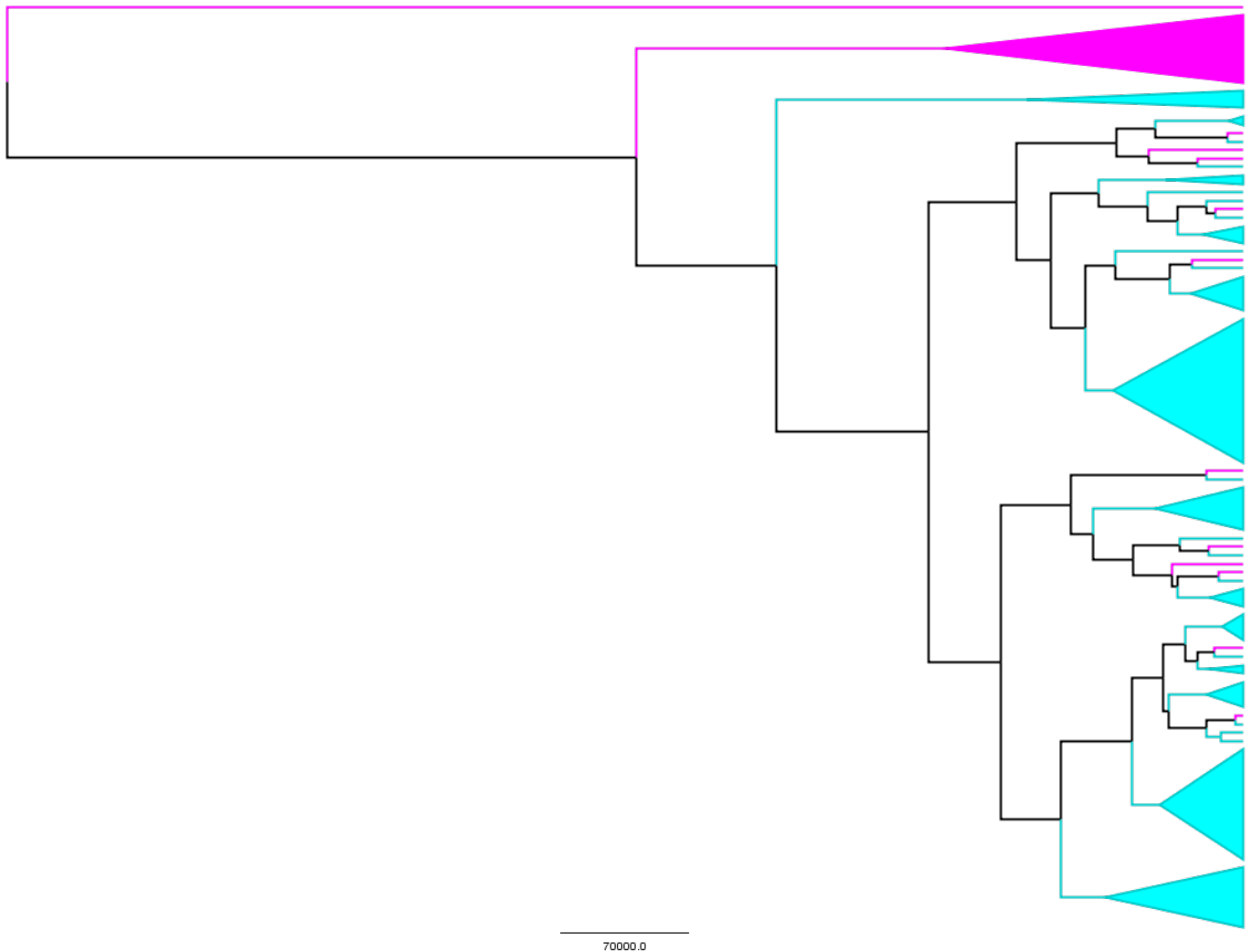


Figura 9. Árbol UPGMA a partir de los valores de p (proporciones de color) y t (transiciones). *Hamadryas g. glauconome* (azul), *Hamadryas g. grisea* (rosa).

En el CVA realizado con los resultados del análisis de adyacencia (p_i y t_i) comparando las subespecies de *H. glauconome*, ambas fueron significativamente diferentes. La clasificación por probabilidades típicas asignó el 91.25% de los individuos de *H. g. glauconome*, 6.25% a *H. g. grisea* y 2.5% no se asignó a ninguna subespecie; mientras que para los individuos de *H. g. grisea*, el 90% quedó en la misma categoría y el 10% restante se clasificó dentro de la otra subespecie; con una precisión general de la clasificación del 91% (Ap. G).

El CVA integrando los datos del análisis de adyacencia y las variables bioclimáticas empleó los primeros 19 componentes principales del PCA, que explican el 0.655 de la variación, también aquí ambas subespecies resultan significativamente diferentes. En este caso la precisión de la clasificación por probabilidades típicas aumentó a 96%, con el 95% de los individuos de *H. g. glauconome* de los asignados a esta subespecie y el 5% a *H. g. grisea*, mientras que todos los individuos de *H. g. grisea* se mantuvieron en este grupo (Ap. H).

Las pruebas de correlación entre las proporciones de color y cada una de las variables bioclimáticas mostraron que no existían correlaciones fuertes, aún si resultaban significativas (Ap. I-J). La variable que presentó más correlaciones significativas fue la estacionalidad de la precipitación, donde mientras mayor fuera el coeficiente de variación, menor proporción de los colores claros (C y D) y mayor proporción de los oscuros (A y B) tanto para hembras como para machos (Fig. 10).

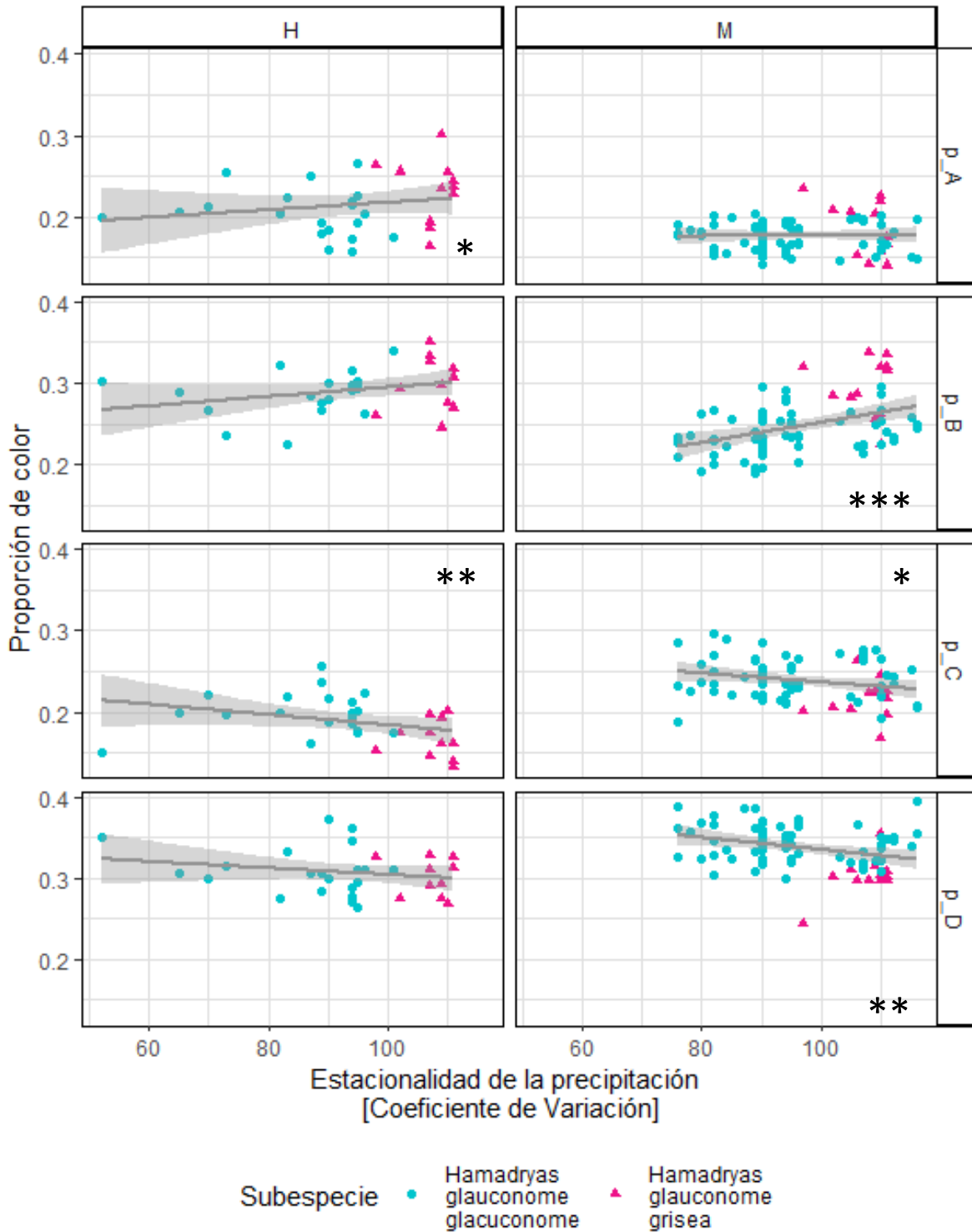


Figura 10. Gráfica de la estacionalidad de la precipitación contra las proporciones de coloración, separada por sexo. Los asteriscos indican los casos en que la correlación fue significativa.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A partir de los análisis morfométricos de las alas se puede observar que existen 3 grupos significativamente diferentes al considerar la forma de los ocelos: *H. g. glauconome*, *H. g. grisea* y *H. julitta*; mientras que únicamente se observan dos grupos en cuanto al tamaño alar: *H. glauconome* y *H. julitta*, lo cual es consistente con lo observado por Jenkins (1983) para estos caracteres. Por otra parte, el análisis de coloración junto con la información de las variables bioclimáticas provee la mejor asignación de individuos a las subespecies de *H. glauconome*. En conjunto, los análisis realizados indican que *H. julitta* y *H. glauconome* son especies distintas, esta última presentando dos subespecies.

Análisis morfométricos

La morfometría geométrica permitió evaluar de manera cualitativa la forma de los ocelos del ala posterior y el tamaño del ala de *H. glauconome* y *H. julitta* de manera independiente, caracteres presentes tanto en machos como hembras, y que Jenkins (1983) empleó para separar ambas especies. A partir de esta información se pudo demostrar de manera cuantitativa que existen 3 grupos significativamente diferentes de acuerdo a la forma de los ocelos ($p < 0.001$), correspondientes a *H. g. glauconome*, *H. g. grisea* y *H. julitta*, y que es un carácter útil para diferenciar *H. julitta* de *H. glauconome*, tal como lo indica la prueba de Wilcoxon sobre el primer eje canónico ($p < 0.001$), que contiene el 94.7% de la variación y corresponde a la forma de los ocelos ubicados en M_1 - M_2 y Cu_1 - Cu_2 ; así como la prueba de asignación, que en ningún caso colocó a los individuos en la especie incorrecta.

Los datos del tamaño de las alas indican que este es significativamente diferente y permite la separación entre *H. julitta* y *H. glauconome* ($p < 0.001$), pero no la de las subespecies de esta última; esto ocurre tanto al separar por sexos, considerando que las hembras son más grandes, como al no hacerlo.

Las diferencias de los caracteres evaluados son evidentes, también de manera cualitativa, pero el uso de la morfometría geométrica puede extenderse al análisis de otros caracteres más complejos, como por ejemplo la forma de la genitalia (Mutanen, 2005), que en la revisión de Jenkins (1983) tiene sólo una descripción escueta; o la forma del exocorion de los huevos (Nieves-Uribe, *et al.* 2019).

Variables bioclimáticas y análisis de coloración

Los datos de las variables bioclimáticas, muestran que *H. julitta* y *H. glauconome* son ecológicamente distintas y que, si bien existe diferencia entre las subespecies de *H. glauconome*, estas no son suficientes para asignar de manera inequívoca que se trata de subespecies distintas.

Dado que la mayor diferencia que Jenkins (1983) encontró entre *H. g. glauconome* y *H. g. grisea* fue la coloración alar, el uso de una herramienta como el paquete pavo 2.0 (Maia, *et al.* 2019) ha permitido analizar esta variable sin el sesgo del ojo humano. Por este método, se identificaron 4 colores presentes en el patrón de coloración alar de *H. glauconome*; así como las características de éste en cuanto a proporciones de color y los perímetros de cada parche de color. Con los datos del análisis de adyacencia, fue posible observar que no solamente cambia el patrón alar en los machos con respecto a la pérdida del parche calcáreo (correspondiente al color D), sino que tanto en las hembras como en los machos disminuye la proporción del color C, es decir, que también las hembras de *H. g. grisea* son más oscuras que las de *H. g. glauconome*.

Asimismo, tenemos que en general la variación del patrón de coloración no tiene una tendencia geográfica, con patrones muy similares para localidades muy distantes, así como individuos de *H. g. grisea* cuyo patrón

es muy similar al de especímenes pertenecientes a *H. g. glauconome*. Sin embargo, cabe notar que en los individuos provenientes de Sonora existe una alta similitud del patrón.

En los CVA's se puede ver que la asignación de los individuos de *H. glauconome* no es muy exacta considerando sólo las variables bioclimáticas (52.93%) para *H. g. glauconome* y 87.5% para *H. g. grisea*, mientras que con los datos del análisis de adyacencia aumenta considerablemente la proporción de individuos determinados correctamente (91.25% y 90%), con la mayor asignación correcta cuando se combinan ambos tipos de datos (95% y 100%), siendo que aquellos individuos con ambigüedades se encuentran en Colima y Guerrero, considerados parte de la zona de transición entre subespecies por Jenkins (1983), por lo cual sería de interés analizar un mayor número de individuos de estos dos estados, así como de otros considerados zona de intergradación, como Michoacán, Jalisco y Morelos.

Si bien la consideración de las variables bioclimáticas junto con el patrón de coloración permite una mejor determinación de las subespecies de *H. glauconome*, no se observa algún tipo de correlación clara entre ellas que pueda sugerir una clina en el patrón de coloración o que este siga alguna regla biogeográfica como la regla de Gloger (Delhey, 2019)

Status taxonómico

Desde su descripción en 1914 hasta la revisión de Jenkins en 1983, cuando fue elevada al nivel de especie, *Hamadryas julitta* fue considerada como una subespecie válida de *H. glauconome*. Posteriormente, en el trabajo realizado por Garzón-Orduña, *et al.* (2013) empleando ADN nuclear, mitocondrial y caracteres morfológicos, los especímenes de *H. julitta* aparecían dentro del grupo de *H. glauconome* tanto al considerar sólo los datos moleculares como con la evidencia combinada, lo cuál establecía un problema taxonómico que era necesario esclarecer empleando distintos tipos de caracteres y un mayor tamaño de muestra, además de incluir especímenes de las dos especies propuestas por Jenkins, así como de todas sus subespecies. Los resultados de Garzón-Orduña *et al.* (2013) podrían indicar tanto que *H. julitta* debería de considerarse como una subespecie más de *H. glauconome*, como que las subespecies de esa última deberían elevarse a especies; lo cual dependería de la magnitud de las diferencias entre los taxones.

Dado la gran magnitud de las diferencias aquí encontradas en el tamaño alar, la forma de los ocelos y las condiciones ecológicas (descritas por las variables bioclimáticas), podemos concluir que *H. julitta* y *H. glauconome* son especies distintas. El grado de diferenciación observado es consistente con el encontrado en otros caracteres para estas dos especies, tal como la estructura del exocorion de los huevos (Nieves-Urbe, *et al.* 2019) y la forma de la genitalia (Jenkins, 1983; Prado, *et al.* 2011), que es mucho más notoria entre *H. julitta* y *H. glauconome* que entre las subespecies de esta última.

La variación encontrada entre los individuos de *H. g. glauconome* y *H. g. grisea* es significativa incluso en caracteres no considerados previamente, como la forma de los ocelos de las alas posteriores, por lo cual podemos hablar de que se tratan de grupos distintos. Sin embargo, esta diferenciación es de una magnitud mucho menor a la que presentan al compararse con *H. julitta*, y no es suficiente para considerarlas especies distintas. En su lugar, estaríamos hablando de que se trata de un caso de subespecies parapátridas, que presentan un cambio abrupto en un carácter (la pérdida del parche calcáreo y en general una coloración más oscura), y que se considera representan unidades de divergencia adaptativa (Braby *et al.* 2012).

Los métodos actuales permiten discriminar *H. g. glauconome* y *H. g. grisea* de una manera bastante buena, pero la integración de múltiples tipos de datos puede permitir una mejor delimitación de las zonas de

contacto y por lo tanto de los límites de las subespecies, tal como se pudo ver al considerar las variables bioclimáticas además del análisis de adyacencia; a estos se podrían añadir, por ejemplo, datos moleculares (Wilson *et al.* 2013), distribuciones de las plantas hospederas o análisis de nicho ecológico.

REFERENCIAS

- ~ Braby, M. F., Eastwood, R., & Murray, N. (2012). The subspecies concept in butterflies: has its application in taxonomy and conservation biology outlived its usefulness?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(4), 699-716.
- ~ Briscoe, A. D., & Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. *Annual review of entomology*, 46(1), 471-510.
- ~ Delhey, K. (2019). A review of Gloger's rule, an ecogeographical rule of colour: Definitions, interpretations and evidence. *Biological Reviews*, 94(4), 1294-1316.
- ~ Eguchi, E., Watanabe, K., Hariyama, T., & Yamamoto, K. (1982). A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *Journal of Insect Physiology*, 28(8), 675-682.
- ~ Endler, J. A. (2012). A framework for analysing colour pattern geometry: adjacent colours. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(2), 233-253.
- ~ Fruhstorfer, H. (1916). 54. *Gattung: Ageronia* Hbn. In: Seitz, A. (Ed.), *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*. Stuttgart, Alfred Kernen, 5, 537-544.
- ~ Garzón-Orduña, I. J. (2012). Phylogenetic evidence for loss of sound production and a shift in sexual recognition signals in *Hamadryas* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae). *Systematic Entomology*, 37(1), 84-101. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2011.00599.x>
- ~ Garzón-Orduña, I. J., Marini-Filho, O., Johnson, S. G., & Penz, C. M. (2013). Phylogenetic relationships of *Hamadryas* (Nymphalidae: Biblidinae) based on the combined analysis of morphological and molecular data. *Cladistics*, 29(6), 629–642. <https://doi.org/10.1111/cla.12021>
- ~ Garzón-Orduña, I. J., Brower, A., Kamilari, M., Iribar, A., & Murienne, J. (2017). Cracking the code: examination of species delimitations among *Hamadryas* butterflies with DNA barcodes suggests Caribbean cracker is *Hamadryas februa* Hübner (Nymphalidae: Biblidinae). *Journal of the Lepiderologists' Society*, 71(4). <https://doi.org/10.18473/lepi.72i1.a6>
- ~ Gunz, P., & Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian journal of mammalogy*, 24(1), 103-109.
- ~ Jenkins, D. W. (1983). Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum* 81.
- ~ Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., & Vargas-Fernández, I. (2003). Nymphalidae de México I: Danainae, Apaturinae, Biblidinae y Heliconiinae. Distribución Geográfica e Ilustración. Las Prensas de Ciencias, Fac. Ciencias. UNAM. 250 p.

- ~ Maia, R., Gruson, H., Endler, J. A., & White, T. E. (2019). pavo 2: new tools for the spectral and spatial analysis of colour in R. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(7), 1097-1107.
- ~ Mutanen, M. (2005). Delimitation difficulties in species splits: a morphometric case study on the *Euxoa tritici* complex (Lepidoptera, Noctuidae). *Systematic Entomology*, *30*(4), 632-643.
- ~ Nieves-Uribe, S., Flores-Gallardo, A., Llorente-Bousquets, J., Luis-Martínez, A., & Pozo, C. (2019). Use of exochorion characters for the systematics of *Hamadryas* Hübner and *Ectima* Doubleday (Nymphalidae: Biblidinae: Ageroniini). *Zootaxa*, *4619*(1), 77-108.
- ~ Palci, A., & Lee, M. S. (2019). Geometric morphometrics, homology and cladistics: Review and recommendations. *Cladistics*, *35*(2), 230-242.
- ~ Prado, B. R., Pozo, C., Valdez-Moreno, M., & Hebert, P. D. (2011). Beyond the colours: discovering hidden diversity in the Nymphalidae of the Yucatan Peninsula in Mexico through DNA barcoding. *PLoS One*, *6*(11), e27776.
- ~ Ramírez-Sánchez, M. M., De Luna, E., & Cramer, C. (2016). Geometric and traditional morphometrics for the assessment of character state identity: multivariate statistical analyses of character variation in the genus *Arrenurus* (Acari, Hydrachnidia, Arrenuridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *177*(4), 720-749.
- ~ Schlager, S. (2013). *Soft-tissue reconstruction of the human nose: population differences and sexual dimorphism* (Doctoral dissertation, Universität).
- ~ Sheets, H. D. (2014) Integrated Morphometrics Package (IMP) 8, 2014.
- ~ Tatsuta, H., Takahashi, K. H., & Sakamaki, Y. (2018). Geometric morphometrics in entomology: Basics and applications. *Entomological Science*, *21*(2), 164-184.
- ~ Torcida, S., & Perez, S. I. (2012). Análisis de Procrustes y el estudio de la variación morfológica/Procrustes analysis and the study of morphological variation. *Revista argentina de antropología biológica*, *14*(1), 131-141.
- ~ Toussaint, E. F. A., Morinière, J., Müller, C. J., Kunte, K., Turlin, B., Hausmann, A., & Balke, M. (2015). Comparative molecular species delimitation in the charismatic Nawab butterflies (Nymphalidae, Charaxinae, Polyura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *91*, 194–209. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.05.015>
- ~ Warren, A. D., Davis, K. J., Stangeland, E. M., Pelham, J. P., & Grishin, N. V. (2016). *Illustrated Lists of American Butterflies*. <http://www.butterfliesofamerica.com/>
- ~ Wilson, J. J., Sing, K. W., & Sofian-Azirun, M. (2013). Building a DNA barcode reference library for the true butterflies (Lepidoptera) of Peninsula Malaysia: what about the subspecies?. *PloS one*, *8*(11), e79969.
- ~ Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2004). *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Academic Press.

APÉNDICES

A continuación, se presenta información más detallada de los análisis realizados, principalmente de sus resultados gráficos y valores de significancia.

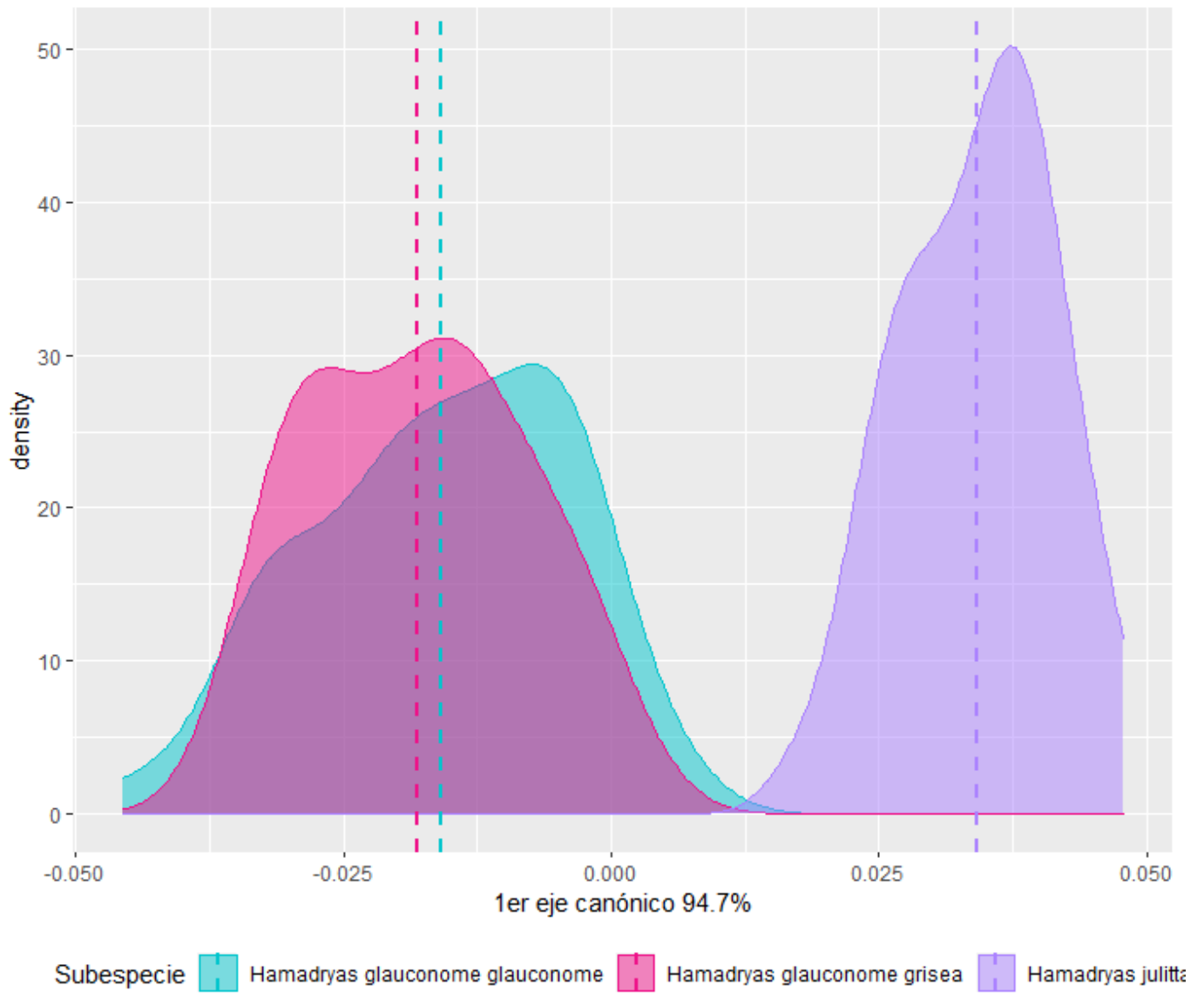
A. Ubicación de las marcas y semimarcas.

Nomenclatura de venación alar obtenida de Garzón-Orduña 2012.

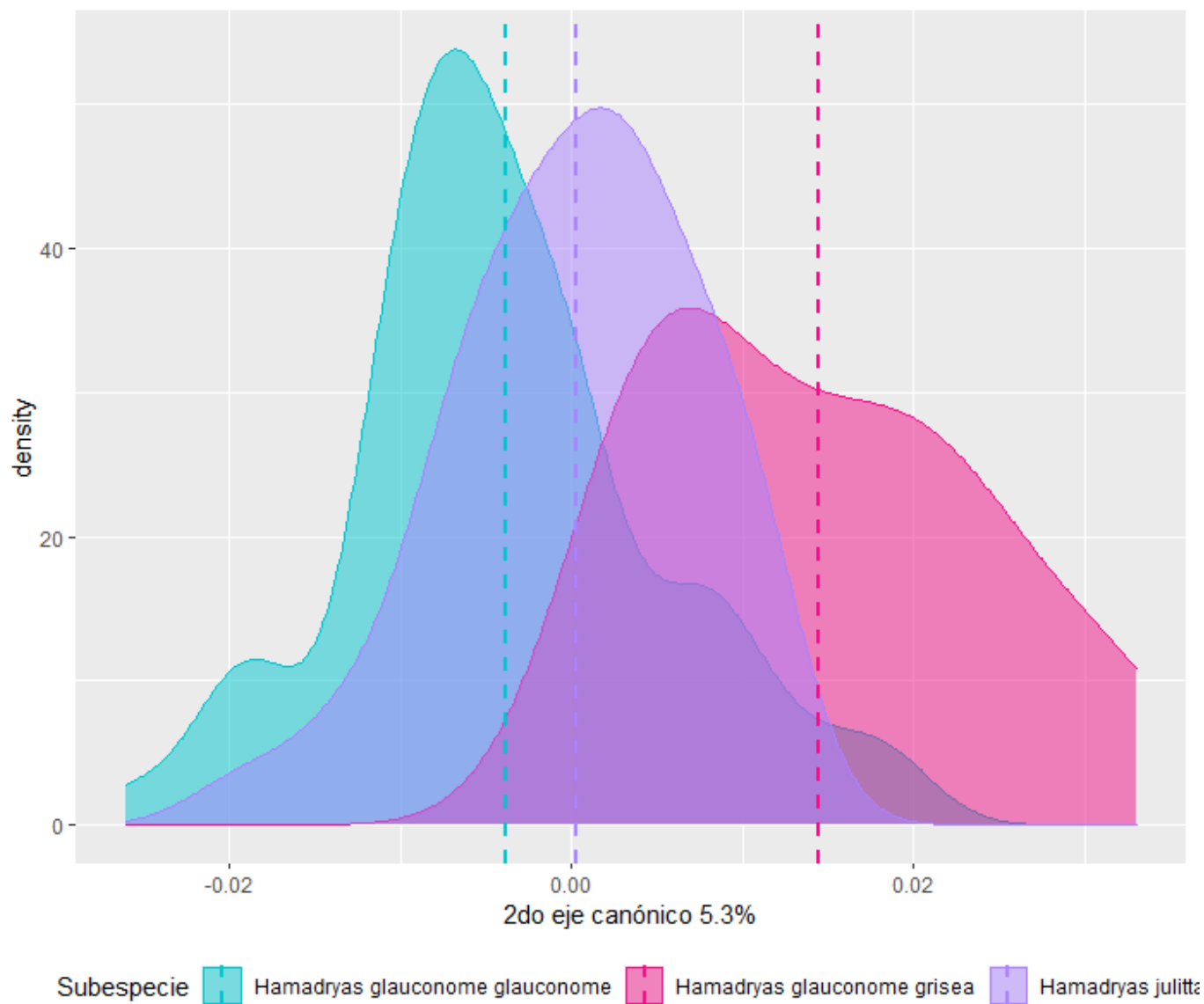
Tipo de marca	Número de marca	Posición anatómica
Tipo 1	1	Unión de las venas Sc + R ₁ con la celda discal
	2	Unión de la vena Rs con la celda discal
	3	Unión de la vena M ₁ con la celda discal
	4	Unión de las venas M ₃ y Cu ₁
	5	Unión de la vena Cu ₂ con la celda discal
Semimarcas	Curva 1: 6-26	Interior del ocelo en M ₁ -M ₂
	Curva 2: 27-46	Exterior del ocelo en M ₁ -M ₂
	Curva 3: 47-66	Interior del ocelo en M ₃ -Cu ₁
	Curva 4: 67-86	Exterior del ocelo en M ₃ -Cu ₁
	Curva 5: 87-106	Interior del ocelo en Cu ₁ -Cu ₂
	Curva 6: 107-126	Exterior del ocelo en Cu ₁ -Cu ₂

B. Gráficos de densidad del CVA de morfometría geométrica

a. *CVI de los datos de morfometría geométrica*

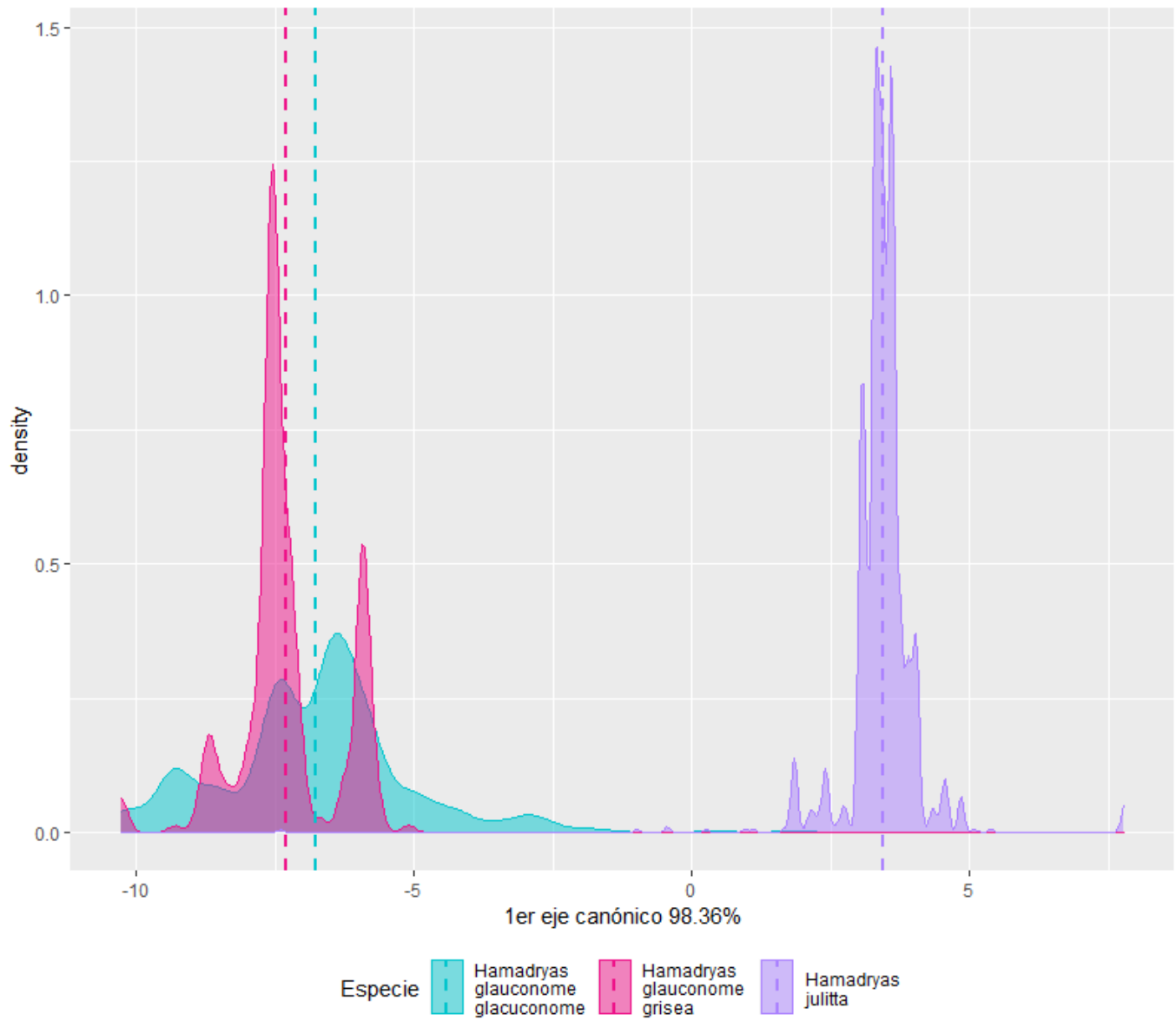


b. CV2 de los datos de morfometría geométrica

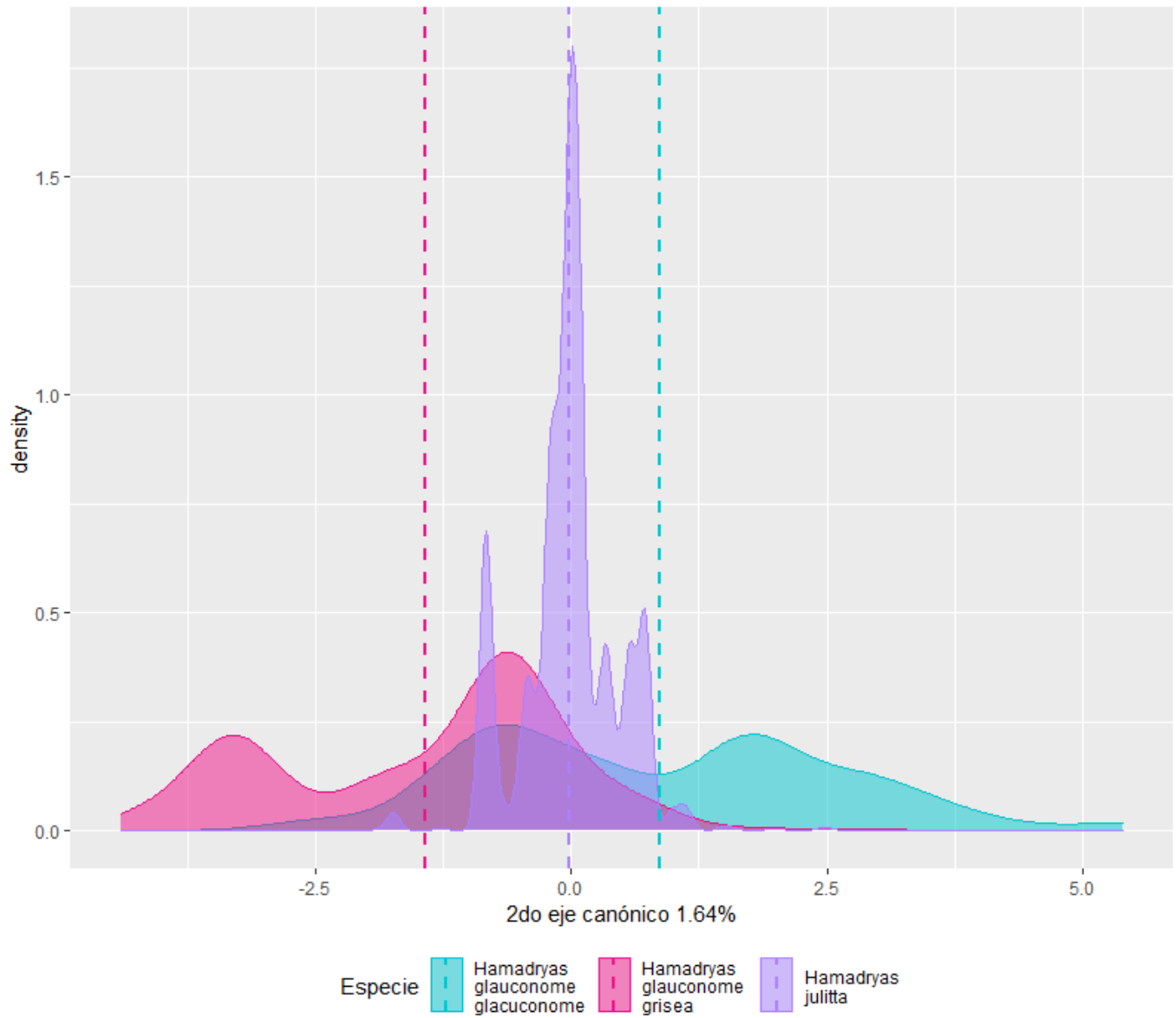


C. Gráficos de densidad del CVA de las variables bioclimáticas por subespecie

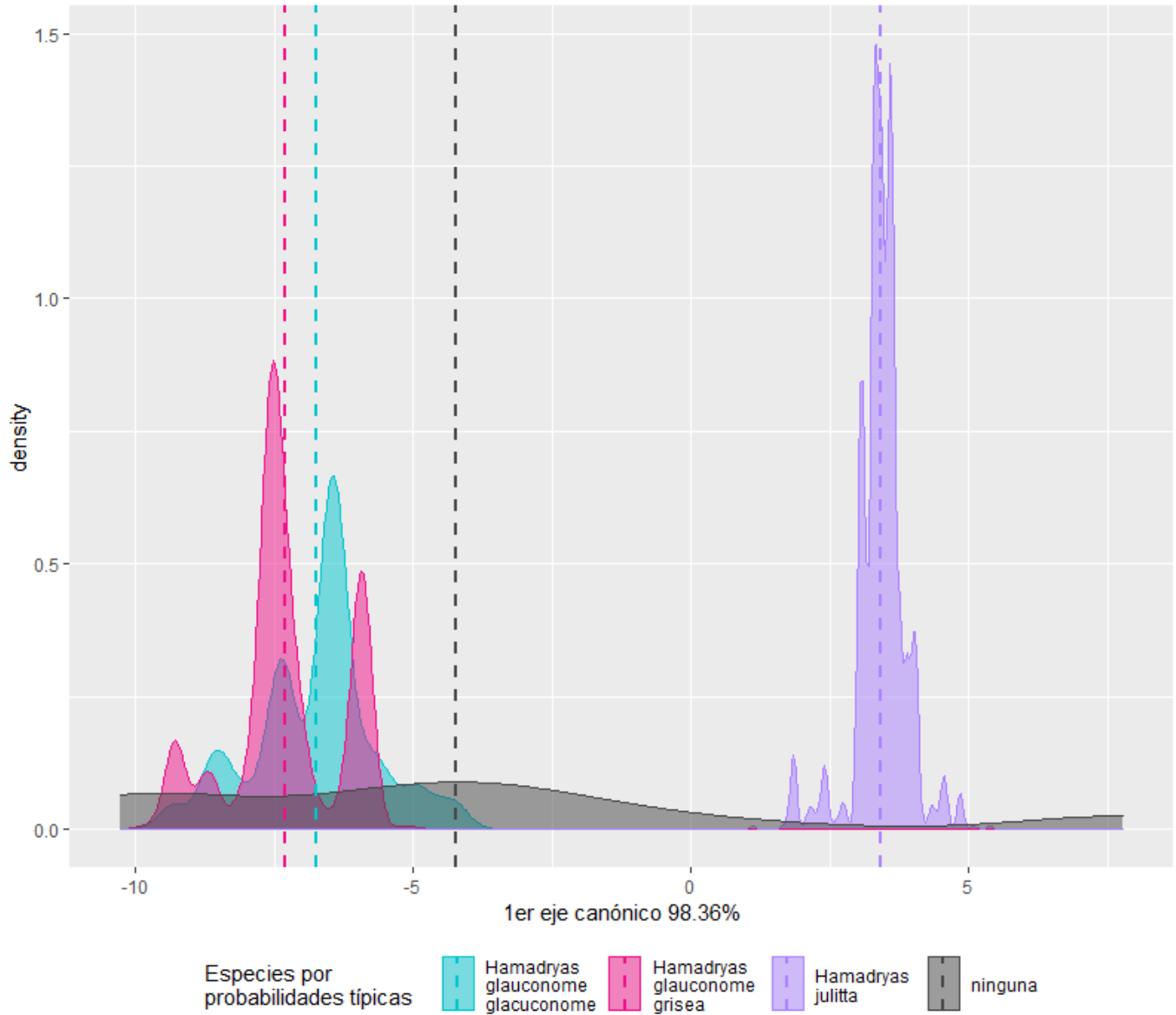
a. *CVI de las variables bioclimáticas por subespecie*



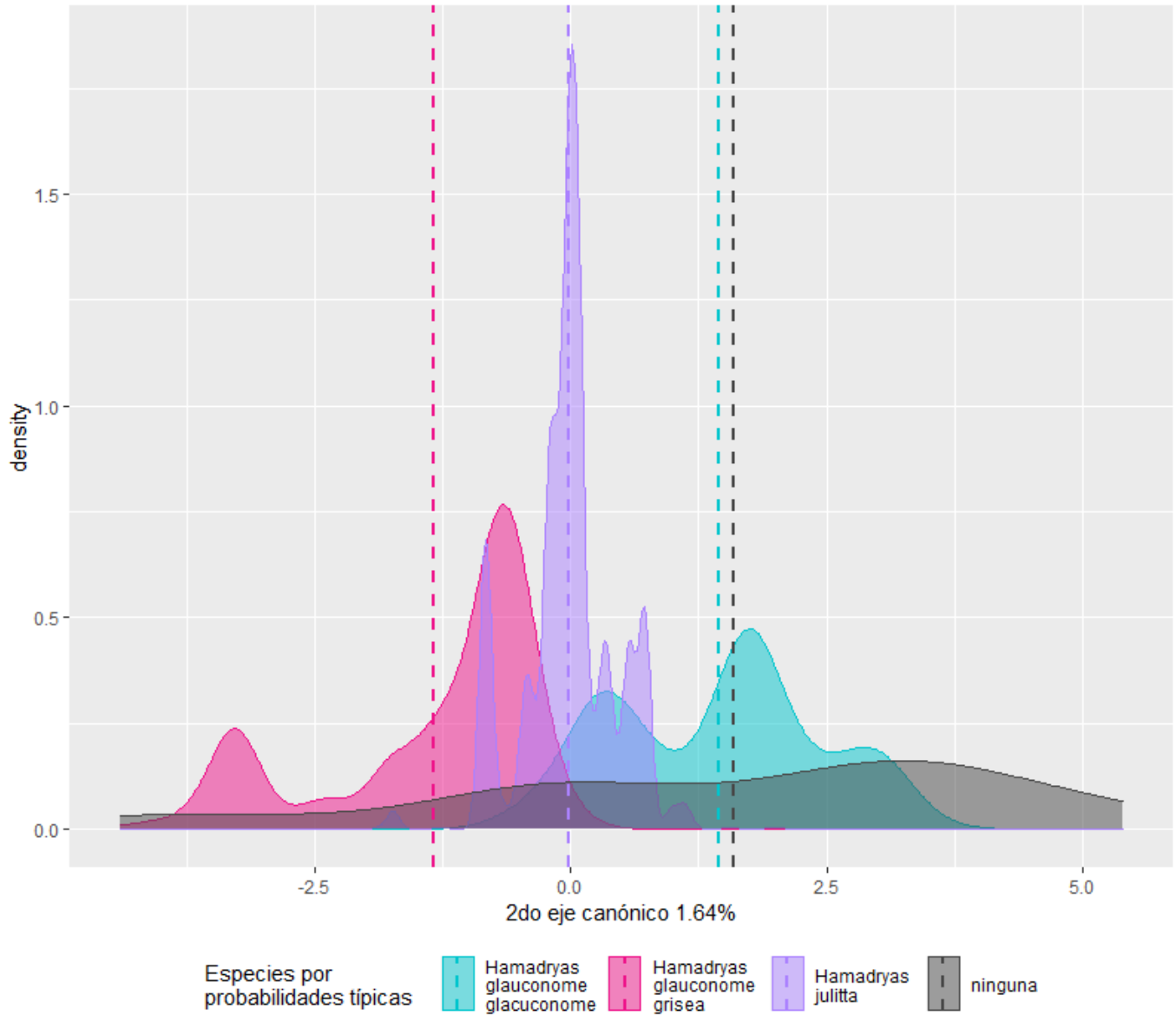
b. CV2 de las variables bioclimáticas por subespecie



c. CVI de las probabilidades típicas de las variables bioclimáticas por subespecie

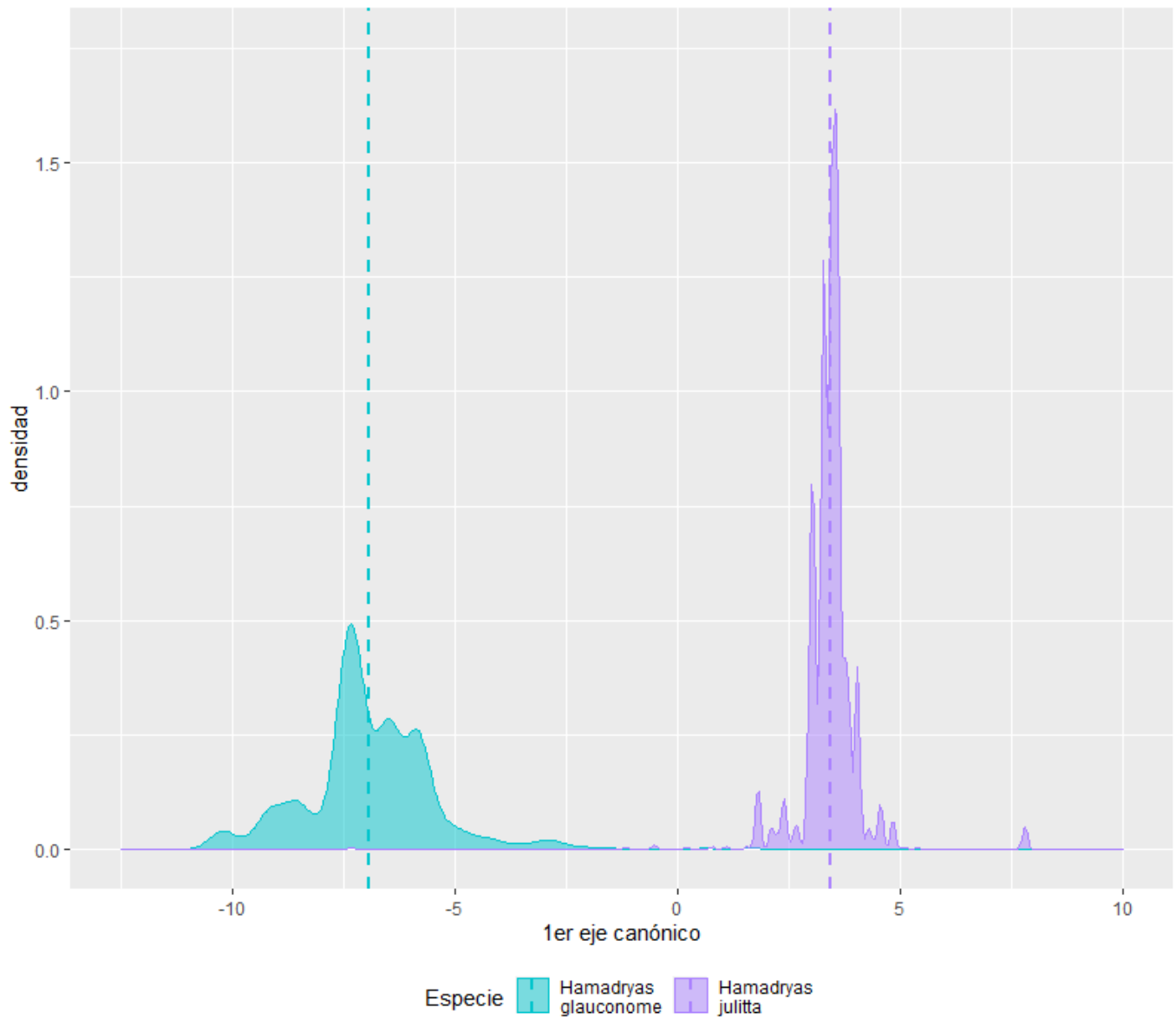


d. CV2 de las probabilidades típicas de las variables bioclimáticas por subespecie

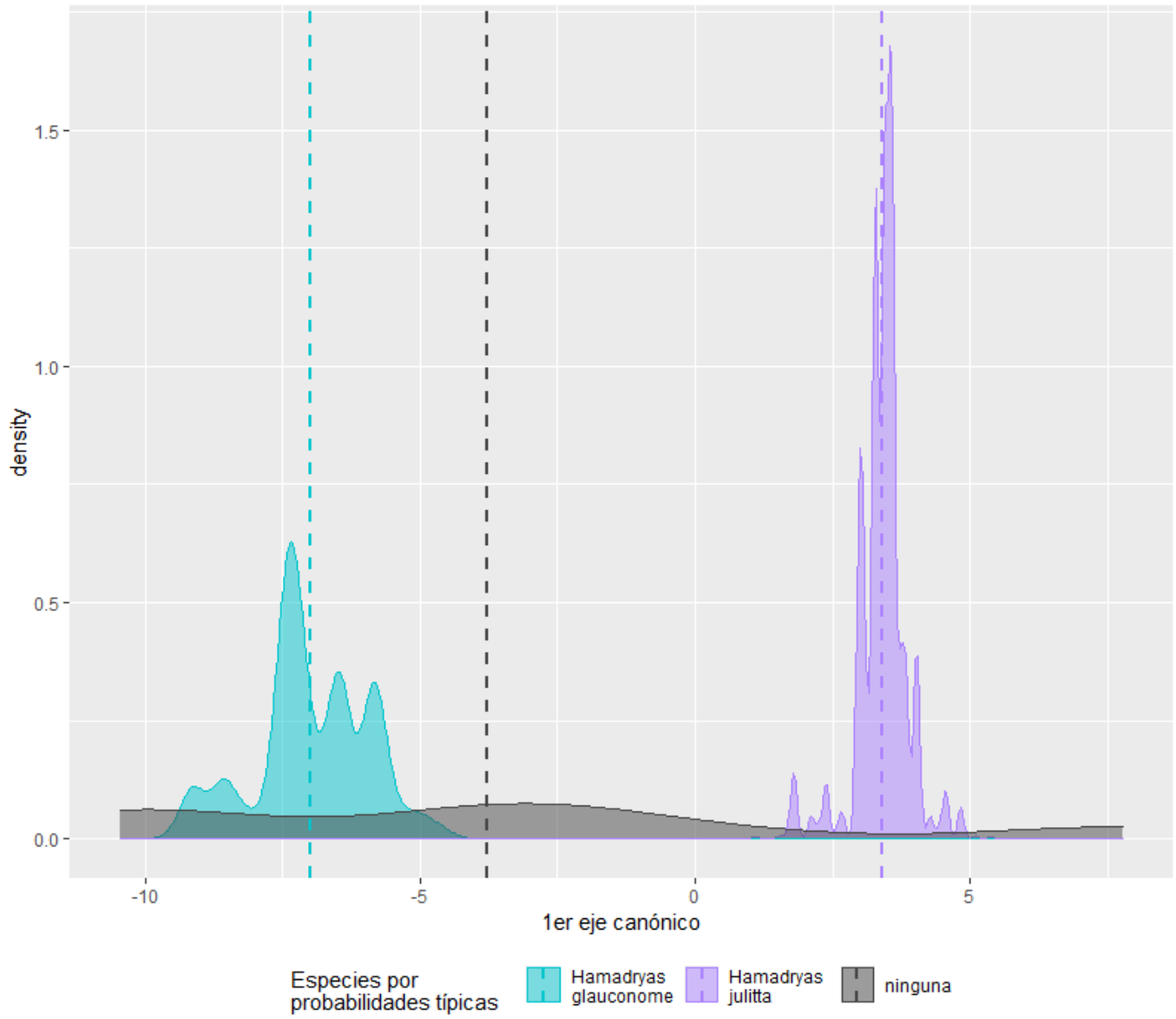


D. Gráficos de densidad del CVA de las variables bioclimáticas por especie

a. *CVI de las variables bioclimáticas por especie*



c. CVI de las probabilidades típicas de las variables bioclimáticas por especie



E. Valores de p de las pruebas de Wilcoxon a las variables bioclimáticas

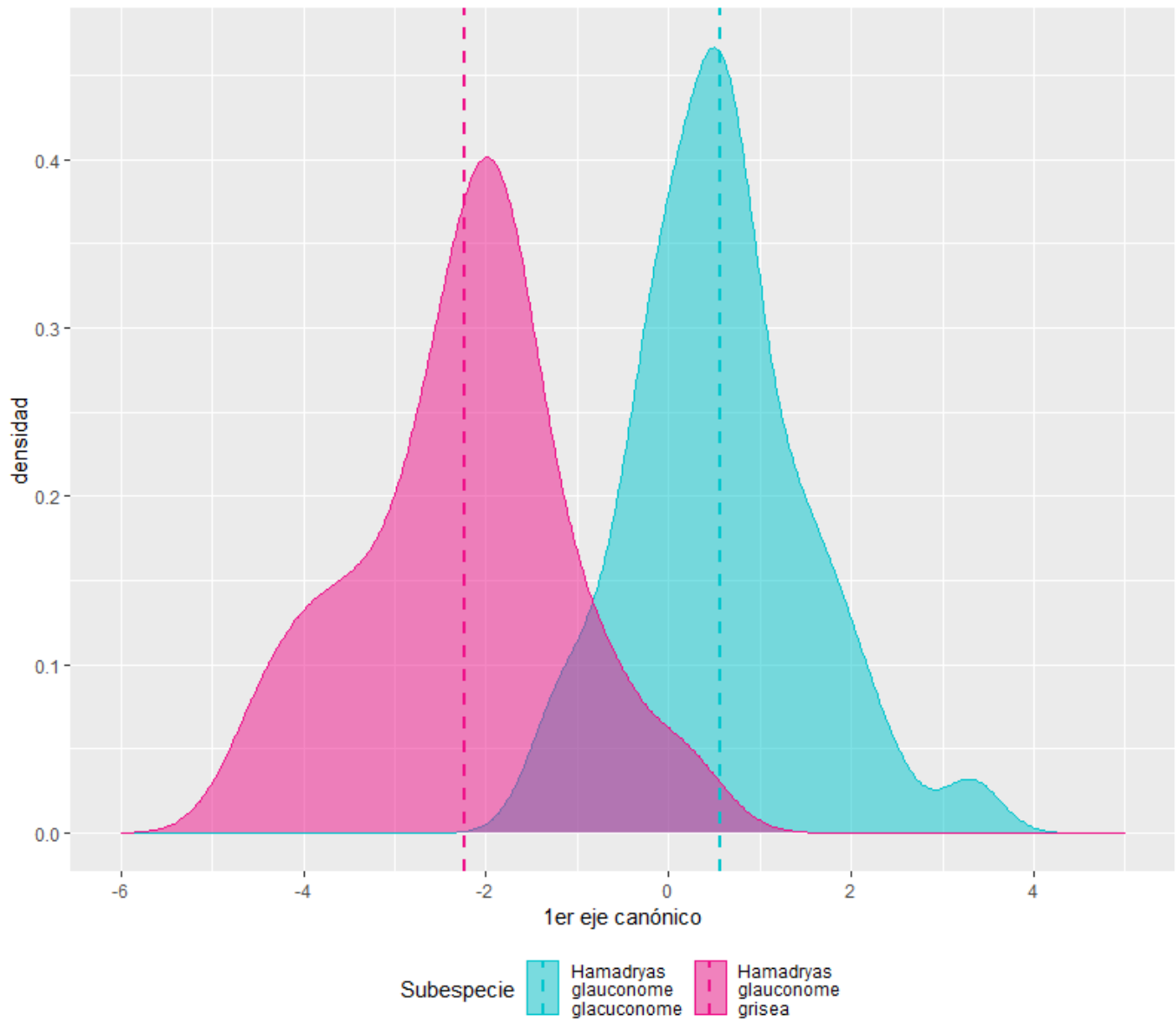
Variable bioclimática	p ajustada		
	Hgg-Hga	Hj-Hgg	Hj-Hga
Temperatura anual promedio	0.055	6.87 e-13 ****	0.08
Media del Rango Diurno (°T max - °T mín)	1.58 e-24 ****	8.5 e-106 ****	2.12 e-132 ****
Isoterma	0.23	5.91 e-60 ****	2.04 e-59 ****
Estacionalidad de la temperatura	0.086	1.57 e-67 ****	3.04 e-63 ****
Temperatura máxima en el mes más cálido	1.34 e-12 ****	0.002 **	7.65 e-21 ****
Temperatura mínima del mes más frío	0.028 *	4.46 e-42 ****	6.87 e-68 ****
Rango de anual de la temperatura	2.04 e-17 ****	1.03 e-45 ****	7.89 e-105 ****
Temperatura media en el trimestre más húmedo	0.003 **	1.29 e-15 ****	0.8
Temperatura media en el trimestre más seco	2.51 e-5 ****	1.15 e-22 ****	6.10 e-06 ****
Temperatura media en el trimestre más cálido	2.66 e-7 ****	2.57 e-17 ****	0.206
Temperatura media en el trimestre más frío	0.081	2.1 e-4 ***	6.98 e-4 ***
Precipitación anual	1.24 e-4 ***	1.82 e-42 ****	1.61 e-78 ****
Precipitación en el mes más húmedo	0.931	4.8 e-13 ****	1.81 e-12 ****
Precipitación en el mes más seco	5.73 e-4 ***	3.06 e-160 ****	1.92 e-141 ****
Estacionalidad de la precipitación	4.7 e-21 ****	4.59 e-213 ****	2.76 e-144 ****
Precipitación del trimestre más húmedo	0.662	1.28 e-48 ****	2.48 e-56 ****
Precipitación del trimestre más seco	1.41 e-11 ****	9.36 e-166 ****	288 e-141 ****
Precipitación del trimestre más cálido	1.58 e-6 ****	1.78 e-13 ****	0.403
Precipitación del trimestre más frío	0.002 **	4.14 e-171 ****	3.62 e-128 ****

F. Valores de p de las pruebas estadísticas de las proporciones de color de las subespecies de *Hamadryas glauconome*

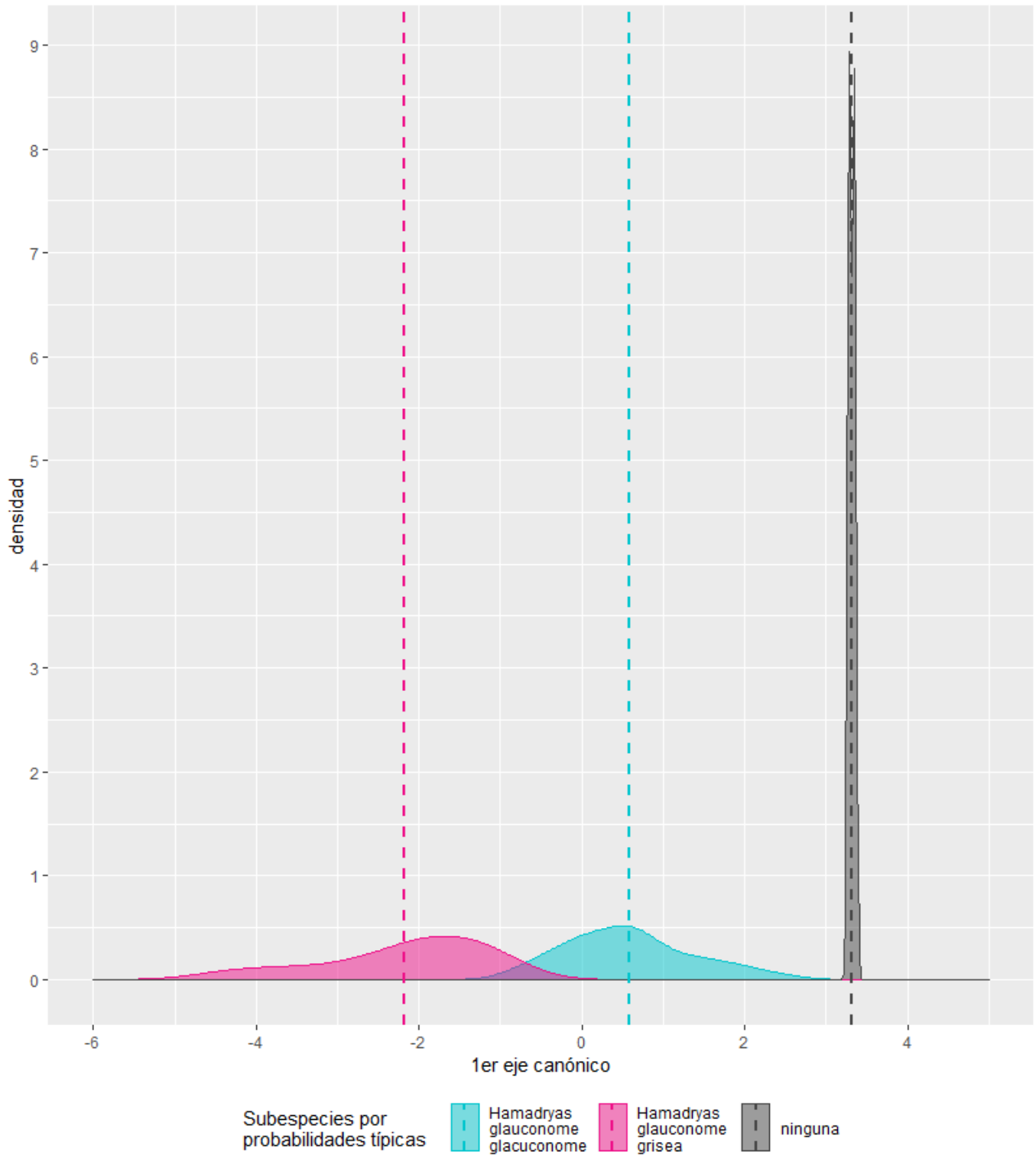
Color	Sexo	Prueba	p
A	Hembras	Wilcoxon	0.0954
	Machos		0.27
B	Hembras		0.528
	Machos		3.09 e-5 **
C	Hembras	t de Student	0.00816 *
	Machos		0.00565 *
D	Hembras		0.87
	Machos		6.17 e-5 **

G. Gráficos de densidad del CVA de los resultados del análisis de adjacencia

a. *CVI de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i)*

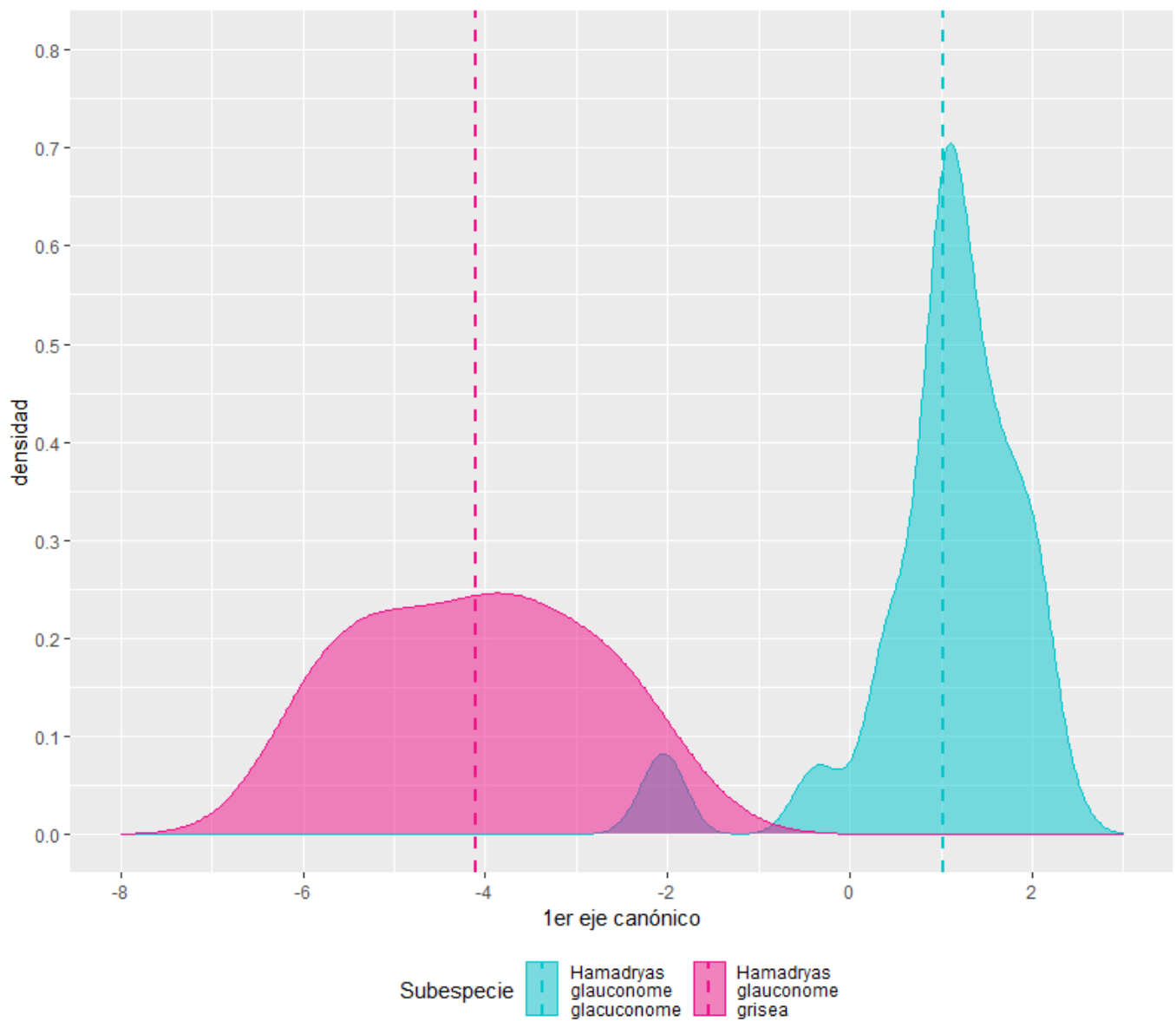


b. CVI de las probabilidades típicas de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i)

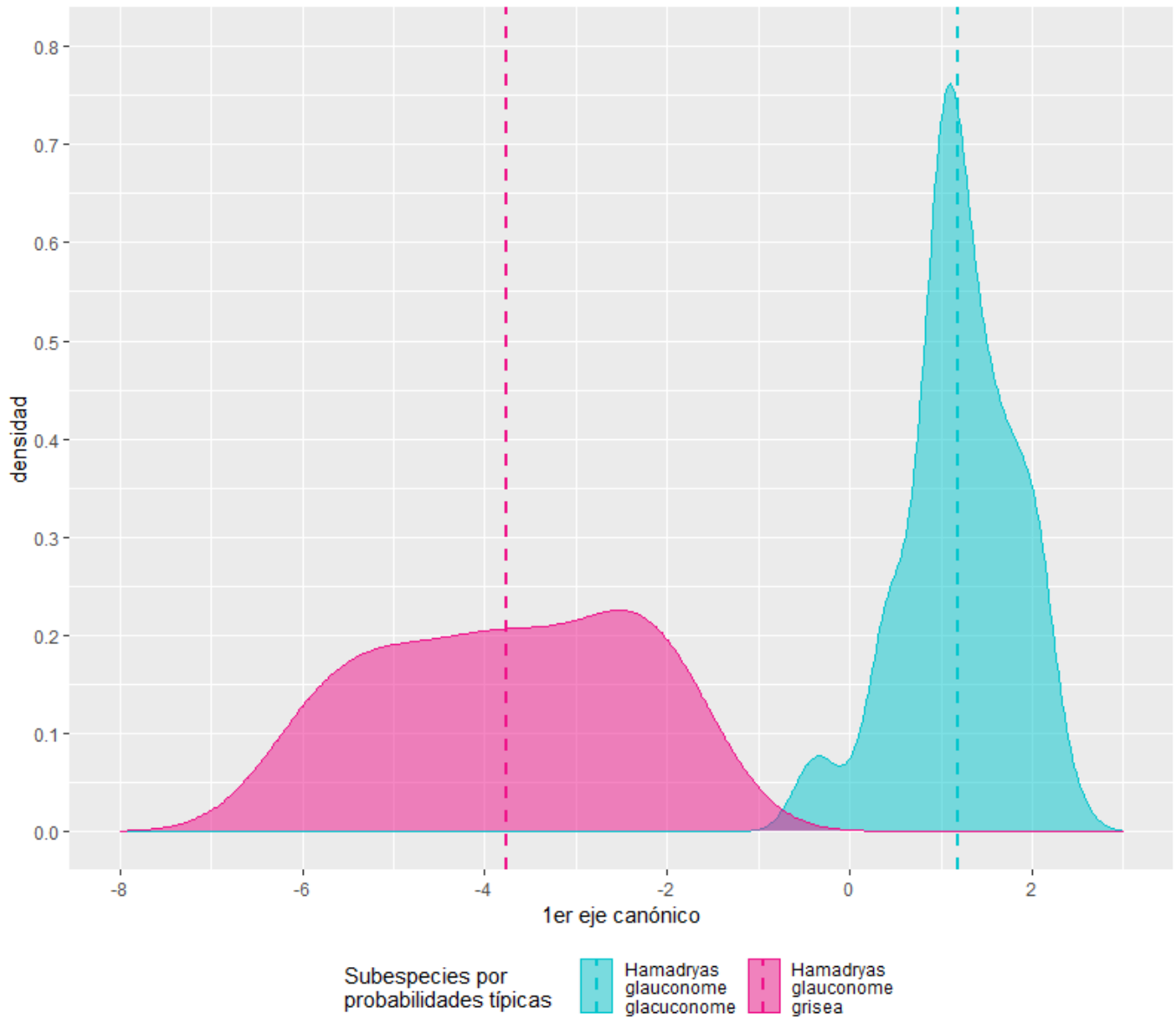


H. Gráficos de densidad del CVA de los resultados del análisis de adjacencia y las variables bioclimáticas

c. *CVI de los resultados del análisis de adjacencia (p_i y t_i) y las variables bioclimáticas*



d. CVI de las probabilidades típicas de los resultados del análisis de adyacencia (p_i y t_i) y las variables bioclimáticas



I. Resultados de las pruebas de correlación entre las variables bioclimáticas y las proporciones de color de *Hamadryas glauconome*

Variable bioclimática	Color	Sexo	Correlación	p
Temperatura anual promedio	A	Hembras	-0.074	0.654
		Machos	0.14	0.213
	B	Hembras	0.028	0.864
		Machos	-0.023	0.847
	C	Hembras	0.0046	0.978
		Machos	-0.02	0.861
	D	Hembras	0.082	0.622
		Machos	-0.012	0.917
Media del Rango Diurno (°T max - °T mín)	A	Hembras	0.28	0.0801
		Machos	-0.062	0.593
	B	Hembras	-0.02	0.905
		Machos	0.28	0.0137 *
	C	Hembras	-0.19	0.248
		Machos	-0.072	0.535
	D	Hembras	-0.016	0.922
		Machos	-0.37	0.00107 **
Isotherma	A	Hembras	0.023	0.888
		Machos	-0.19	0.108
	B	Hembras	0.38	0.0186 *
		Machos	0.062	0.598
	C	Hembras	-0.24	0.148
		Machos	-0.072	0.534
	D	Hembras	-0.18	0.279
		Machos	0.29	0.0121 *
Estacionalidad de la temperatura	A	Hembras	-0.049	0.768
		Machos	0.16	0.168
	B	Hembras	-0.35	0.0302 *
		Machos	0.026	0.823
	C	Hembras	0.15	0.346
		Machos	0.033	0.779
	D	Hembras	0.27	0.097
		Machos	-0.36	0.00155 **

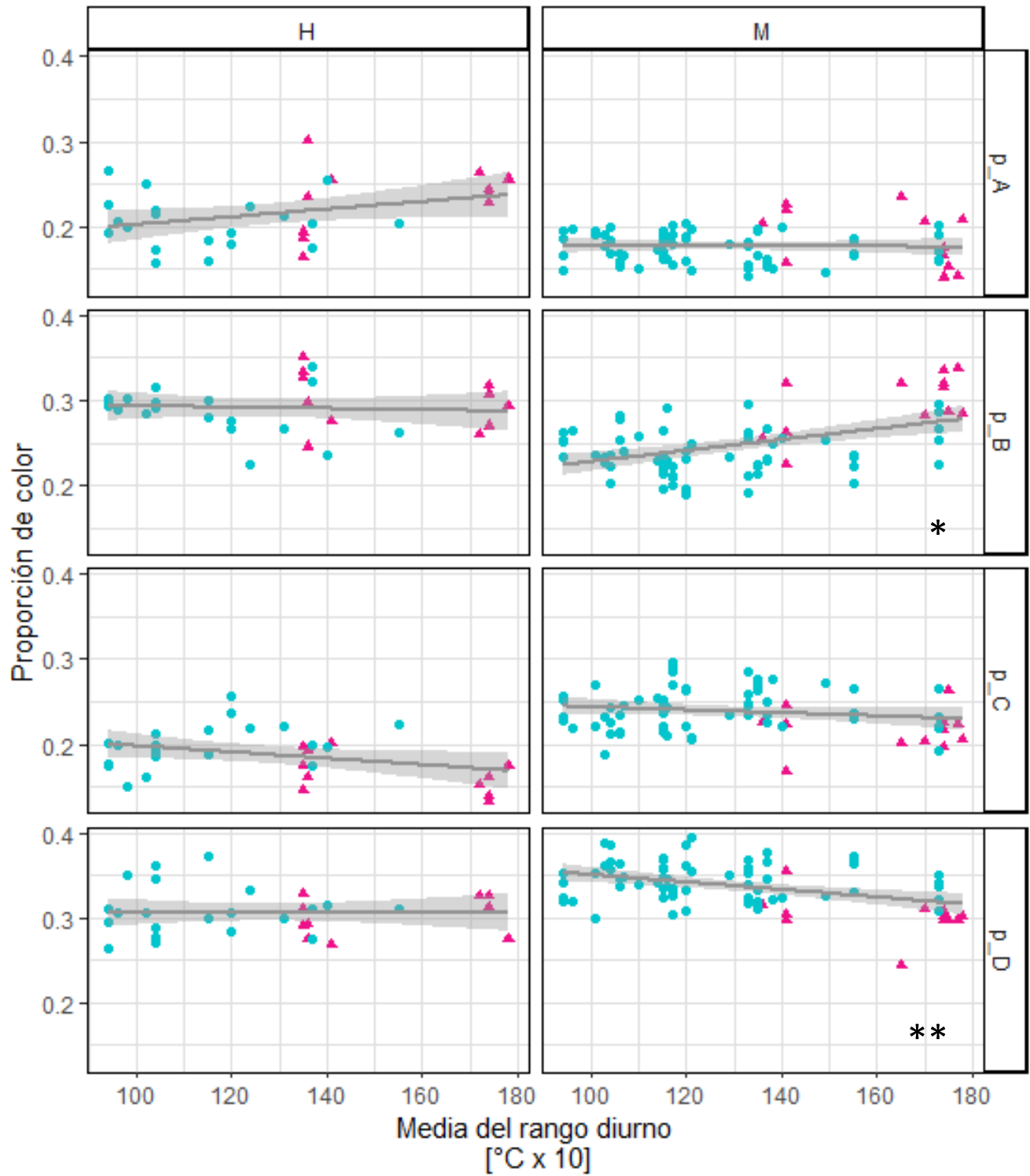
Variable bioclimática	Color	Sexo	Correlación	p
Temperatura máxima en el mes más cálido	A	Hembras	0.19	0.24
		Machos	0.12	0.289
	B	Hembras	-0.17	0.304
		Machos	0.3	0.00805 **
	C	Hembras	-0.16	0.324
		Machos	-0.14	0.214
	D	Hembras	0.25	0.129
		Machos	-0.47	1.6 e-5 ***
Temperatura mínima del mes más frío	A	Hembras	-0.15	0.374
		Machos	0.033	0.779
	B	Hembras	0.22	0.174
		Machos	-0.096	0.409
	C	Hembras	-0.057	0.731
		Machos	0.025	0.833
	D	Hembras	-0.048	0.77
		Machos	0.18	0.13
Rango de anual de la temperatura	A	Hembras	0.2	0.216
		Machos	0.096	0.41
	B	Hembras	-0.25	0.128
		Machos	0.11	0.348
	C	Hembras	-0.005	0.976
		Machos	0.033	0.778
	D	Hembras	0.07	0.672
		Machos	-0.41	0.000222 ***
Temperatura media en el trimestre más húmedo	A	Hembras	0.085	0.608
		Machos	0.14	0.216
	B	Hembras	-0.17	0.294
		Machos	0.15	0.201
	C	Hembras	-0.043	0.796
		Machos	-0.028	0.812
	D	Hembras	0.23	0.152
		Machos	-0.41	0.0002 ***
Temperatura media en el trimestre más seco	A	Hembras	0.16	0.337
		Machos	0.044	0.703
	B	Hembras	0.26	0.109
		Machos	0.14	0.217
	C	Hembras	-0.36	0.0249 *
		Machos	-0.12	0.321
	D	Hembras	-0.045	0.784
		Machos	-0.081	0.487

Variable bioclimática	Color	Sexo	Correlación	p
Temperatura media en el trimestre más cálido	A	Hembras	0.1	0.526
		Machos	0.086	0.459
	B	Hembras	-0.17	0.313
		Machos	0.2	0.0868
	C	Hembras	-0.027	0.872
		Machos	-0.075	0.521
	D	Hembras	0.19	0.235
		Machos	-0.35	0.00174 **
Temperatura media en el trimestre más frío	A	Hembras	-0.056	0.736
		Machos	0.044	0.707
	B	Hembras	0.27	0.0991
		Machos	-0.015	0.898
	C	Hembras	-0.16	0.325
		Machos	-0.015	0.895
	D	Hembras	-0.071	0.666
		Machos	0.081	0.488
Precipitación anual	A	Hembras	-0.29	0.073
		Machos	-0.11	0.356
	B	Hembras	0.031	0.852
		Machos	-0.24	0.0373 *
	C	Hembras	0.21	0.204
		Machos	0.16	0.177
	D	Hembras	0.0032	0.984
		Machos	0.36	0.00158**
Precipitación en el mes más húmedo	A	Hembras	-0.21	0.196
		Machos	-0.087	0.452
	B	Hembras	0.066	0.69
		Machos	-0.1	0.383
	C	Hembras	0.13	0.414
		Machos	0.079	0.498
	D	Hembras	-0.036	0.829
		Machos	0.2	0.091
Precipitación en el mes más seco	A	Hembras	-0.38	0.0176 *
		Machos	0.1	0.373
	B	Hembras	-0.26	0.113
		Machos	-0.35	0.00224 **
	C	Hembras	0.43	0.00699 **
		Machos	0.19	0.109
	D	Hembras	0.17	0.304
		Machos	0.13	0.254

Variable bioclimática	Color	Sexo	Correlación	p
Estacionalidad de la precipitación	A	Hembras	0.34	0.0365 *
		Machos	0.0098	0.933
	B	Hembras	0.32	0.0503
		Machos	0.38	0.000707 ***
	C	Hembras	-0.44	0.0047 **
		Machos	-0.23	0.0419 *
	D	Hembras	-0.19	0.253
		Machos	-0.32	0.00435 **
Precipitación del trimestre más húmedo	A	Hembras	-0.27	0.0952
		Machos	-0.028	0.808
	B	Hembras	0.084	0.612
		Machos	-0.19	0.0951
	C	Hembras	0.16	0.342
		Machos	0.17	0.15
	D	Hembras	-0.031	0.851
		Machos	0.18	0.117
Precipitación del trimestre más seco	A	Hembras	-0.37	0.0198 *
		Machos	0.09	0.439
	B	Hembras	-0.21	0.205
		Machos	-0.32	0.00517 **
	C	Hembras	0.39	0.0149 *
		Machos	0.19	0.0994
	D	Hembras	0.17	0.303
		Machos	0.12	0.318
Precipitación del trimestre más cálido	A	Hembras	-0.11	0.503
		Machos	0.061	0.599
	B	Hembras	-0.17	0.315
		Machos	-0.018	0.875
	C	Hembras	0.27	0.103
		Machos	0.15	0.202
	D	Hembras	0.036	0.827
		Machos	-0.28	0.0153 *
Precipitación del trimestre más frío	A	Hembras	0.071	0.668
		Machos	0.18	0.118
	B	Hembras	-0.28	0.0844
		Machos	-0.077	0.508
	C	Hembras	-0.15	0.367
		Machos	-0.06	0.604
	D	Hembras	0.36	0.0245 *
		Machos	-0.03	0.795

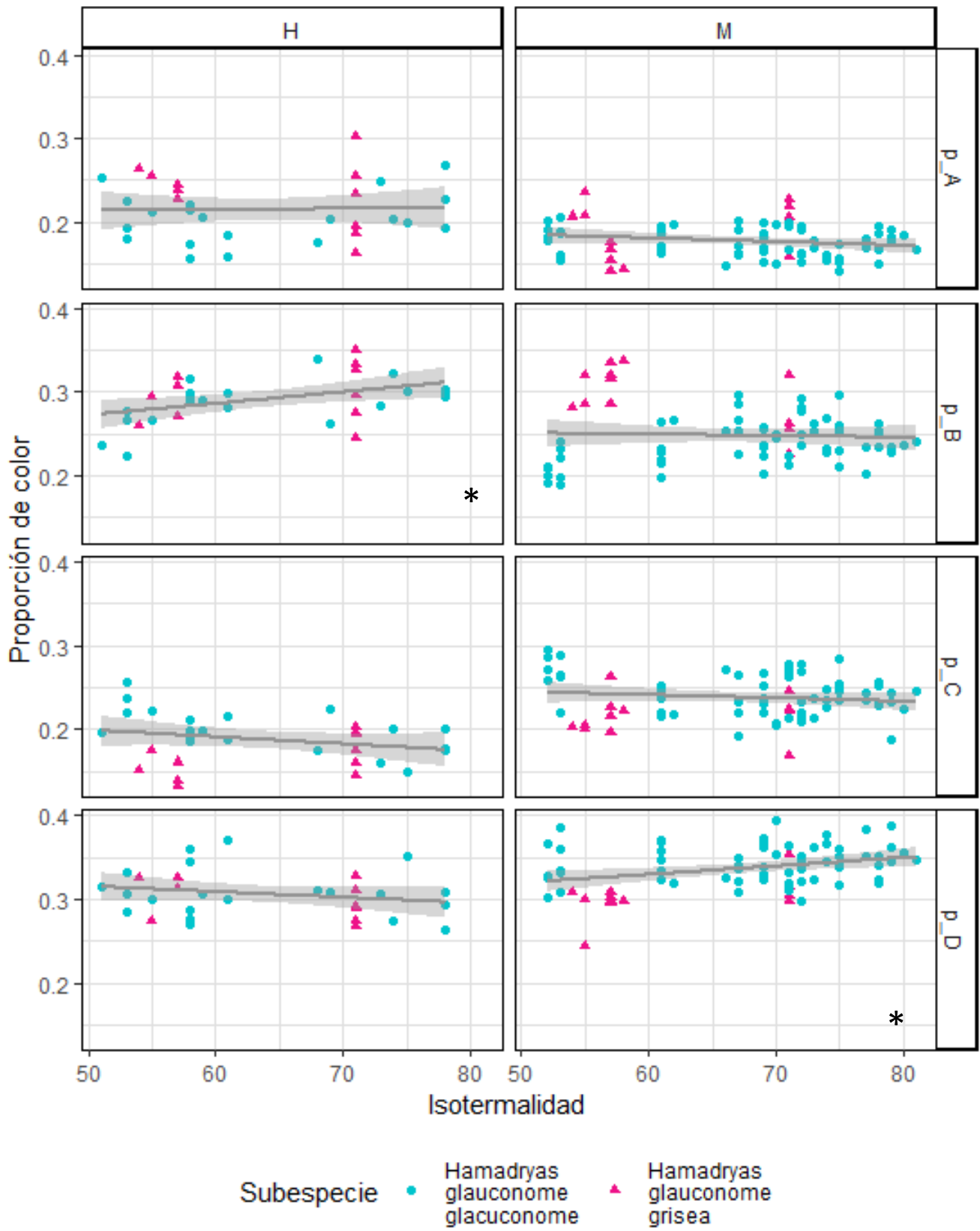
J. Gráficas de las variables con correlación significativa (*) para las proporciones de color de *Hamadryas glauconome*.

a. Media del rango diario/variación de la temperatura

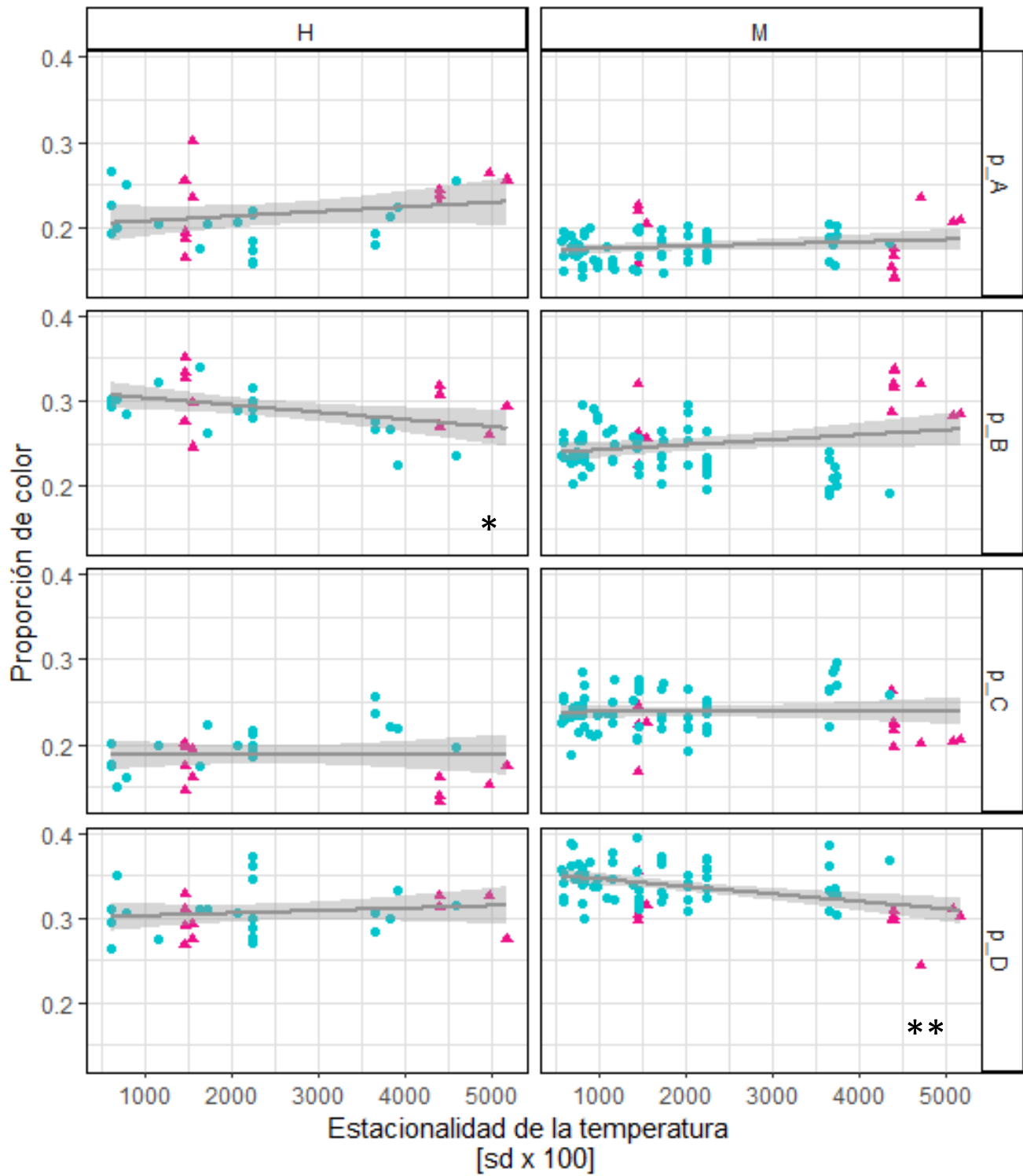


Subespecie ● Hamadryas glauconome glauconome ▲ Hamadryas glauconome grisea

b. Isotherma

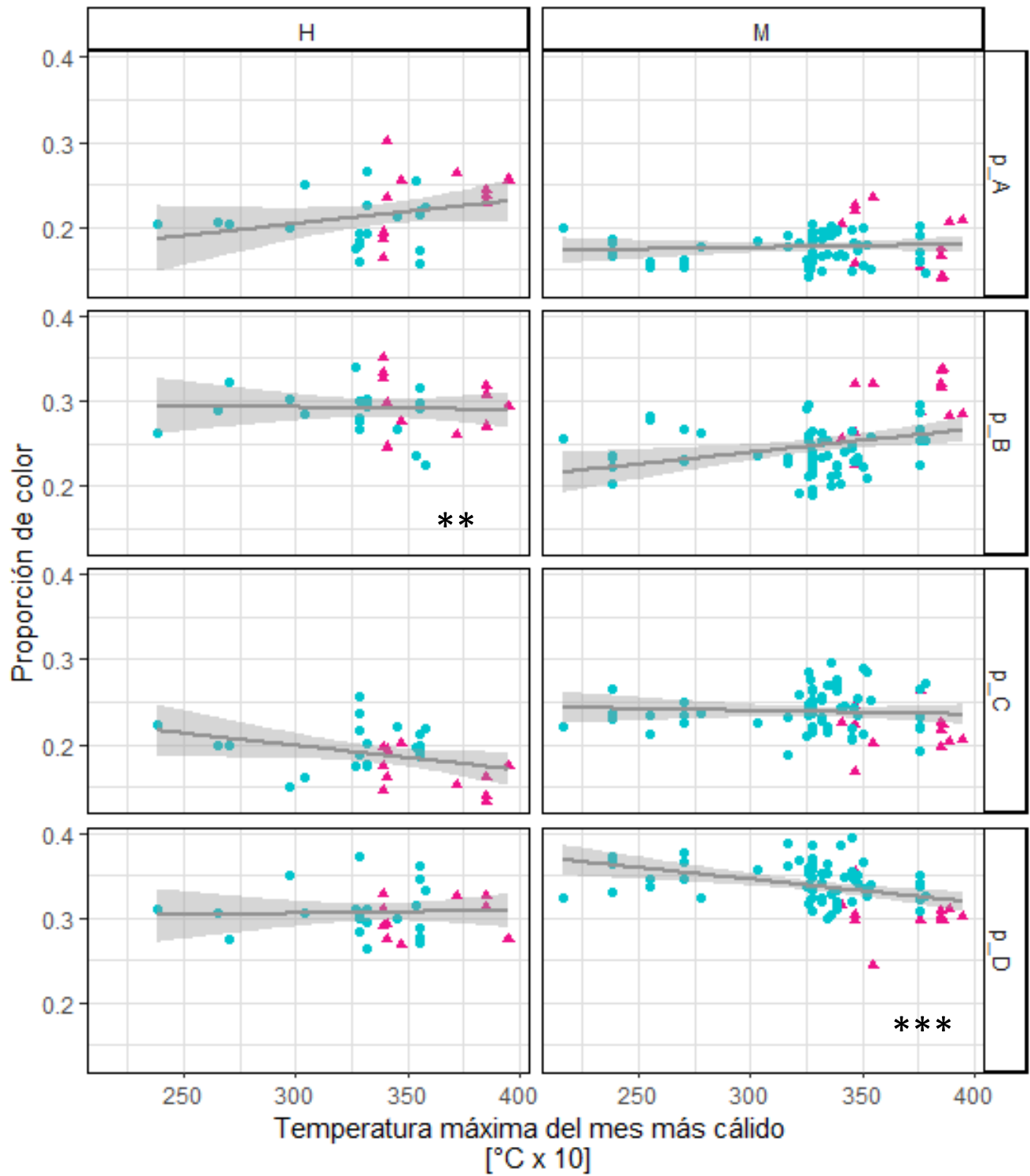


c. Estacionalidad de la temperatura



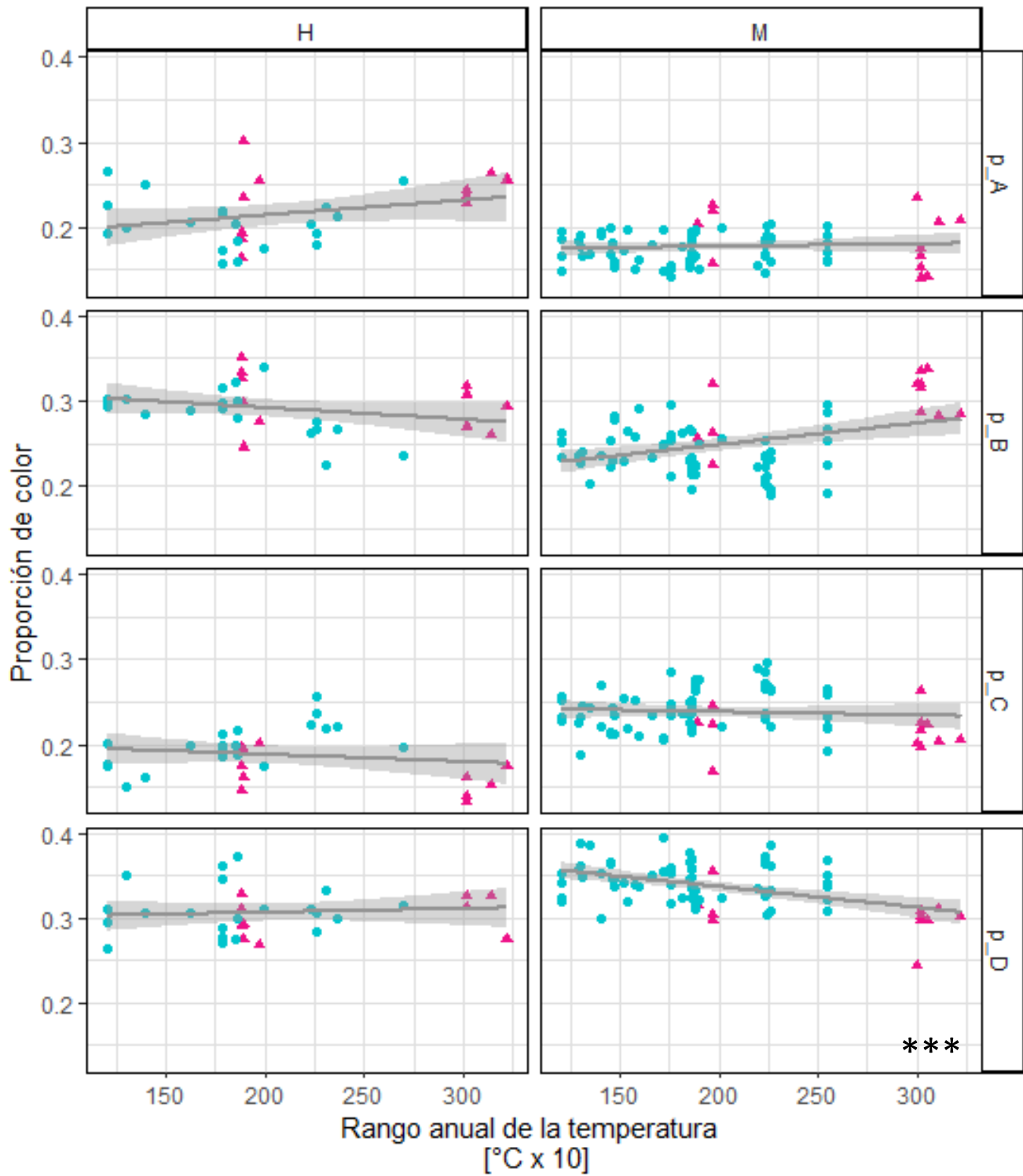
Subespecie ● *Hamadryas glauconome glaucuonome* ▲ *Hamadryas glauconome grisea*

d. *Temperatura máxima del mes más cálido*

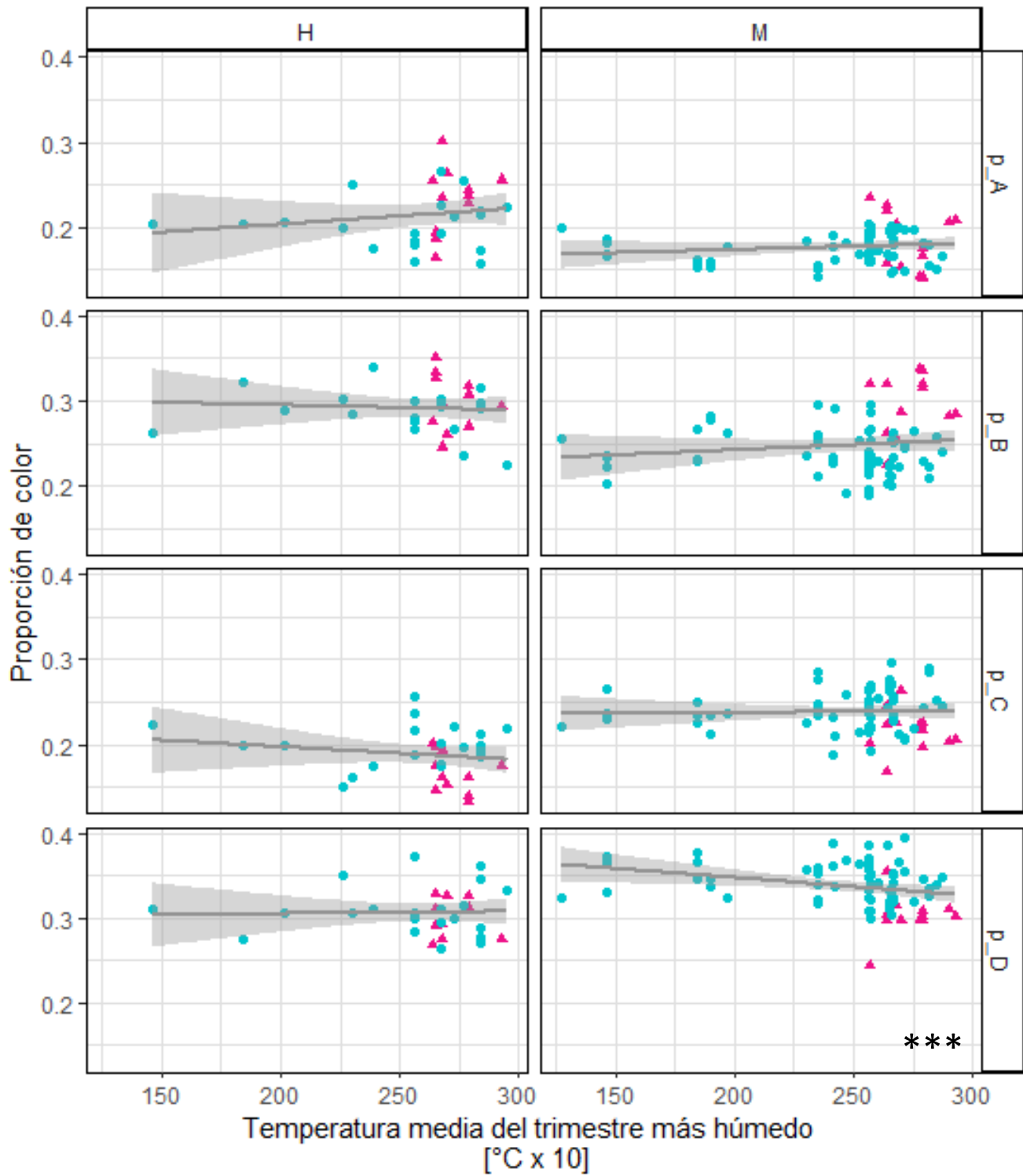


Subespecie ● *Hamadryas glauconome glauconome* ▲ *Hamadryas glauconome grisea*

e. Rango de anual de la temperatura

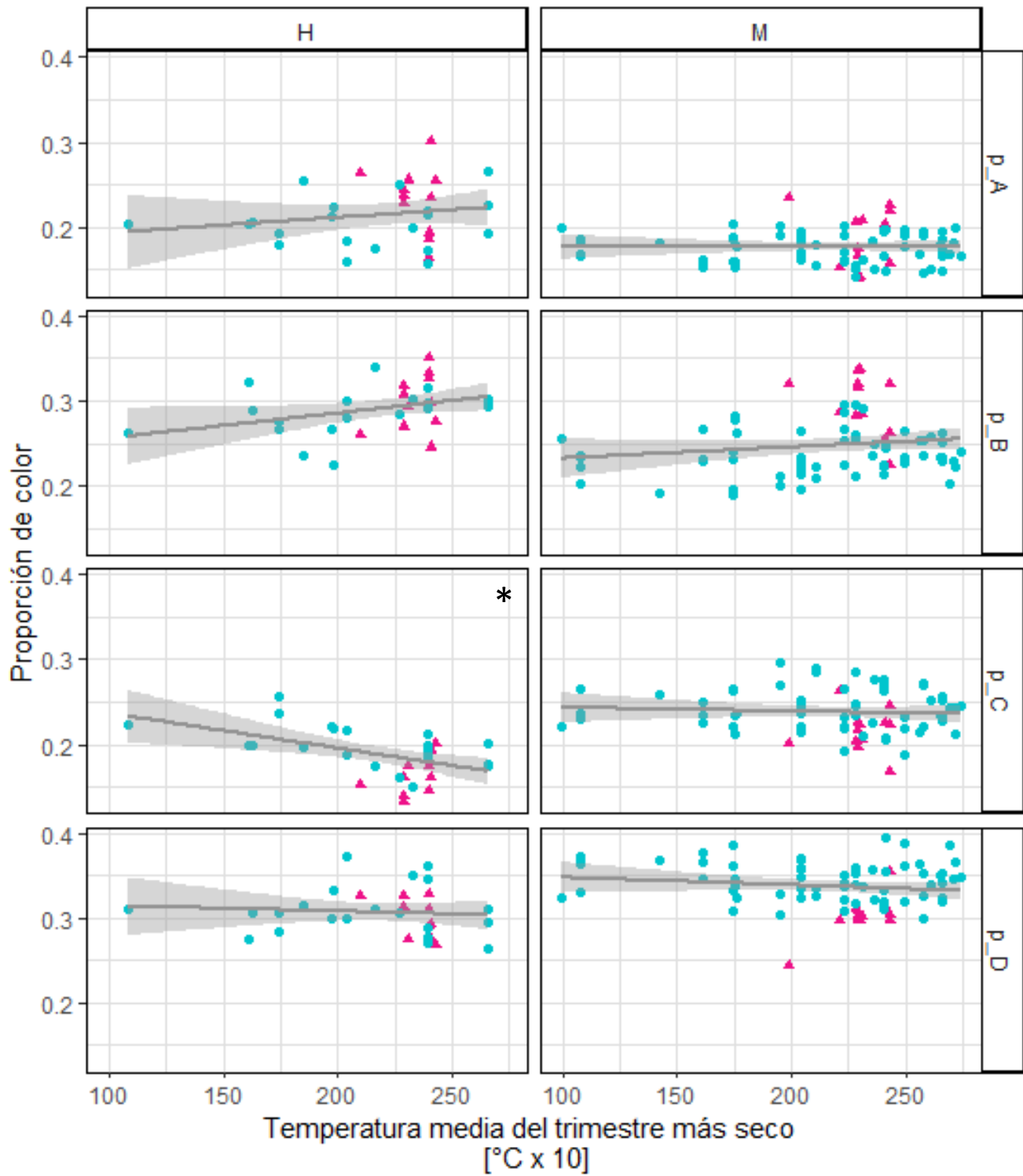


f. *Temperatura media del trimestre más húmedo*



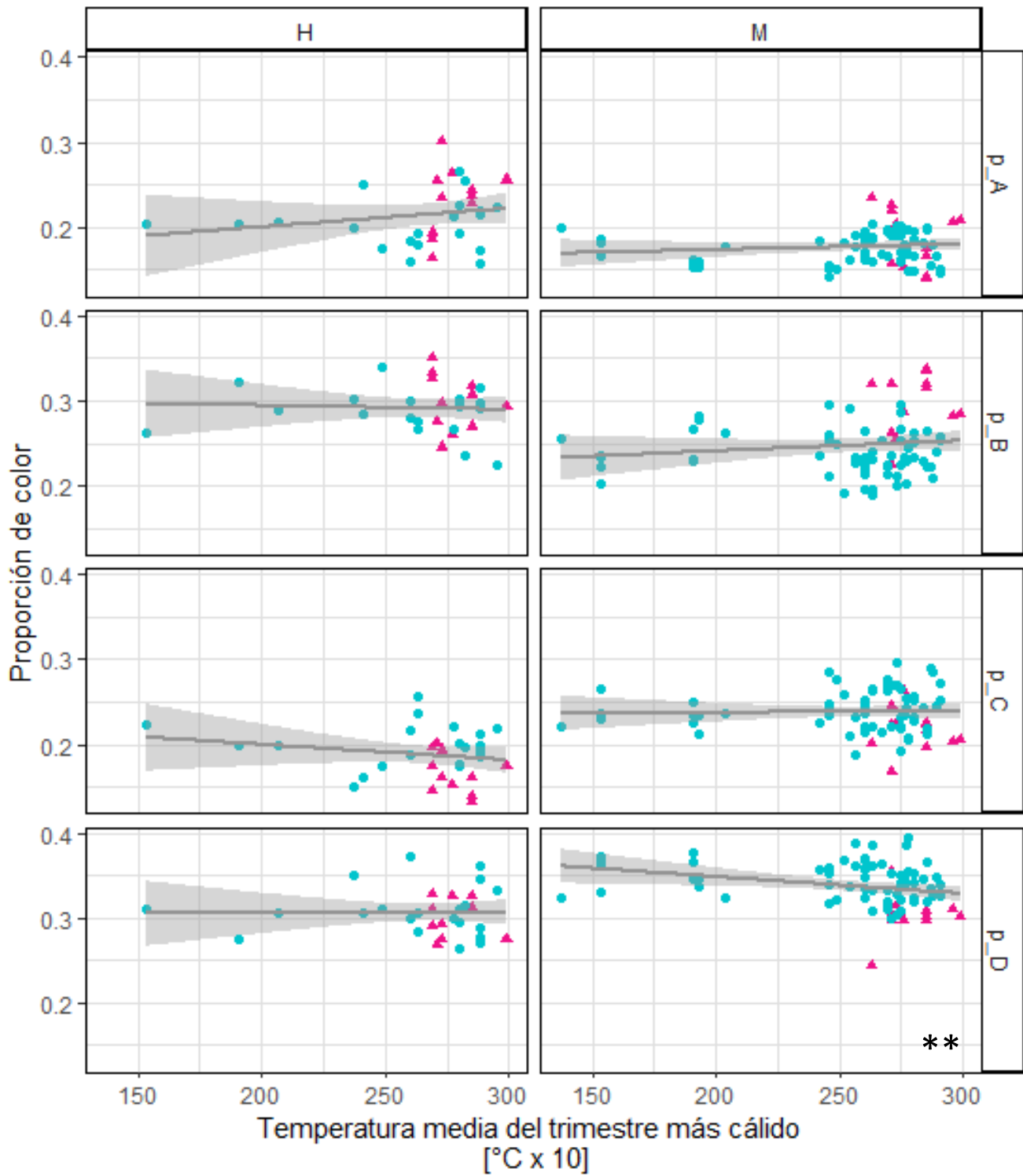
Subespecie ● *Hamadryas glauconome glauconome* ▲ *Hamadryas glauconome grisea*

g. *Temperatura media del trimestre más seco*



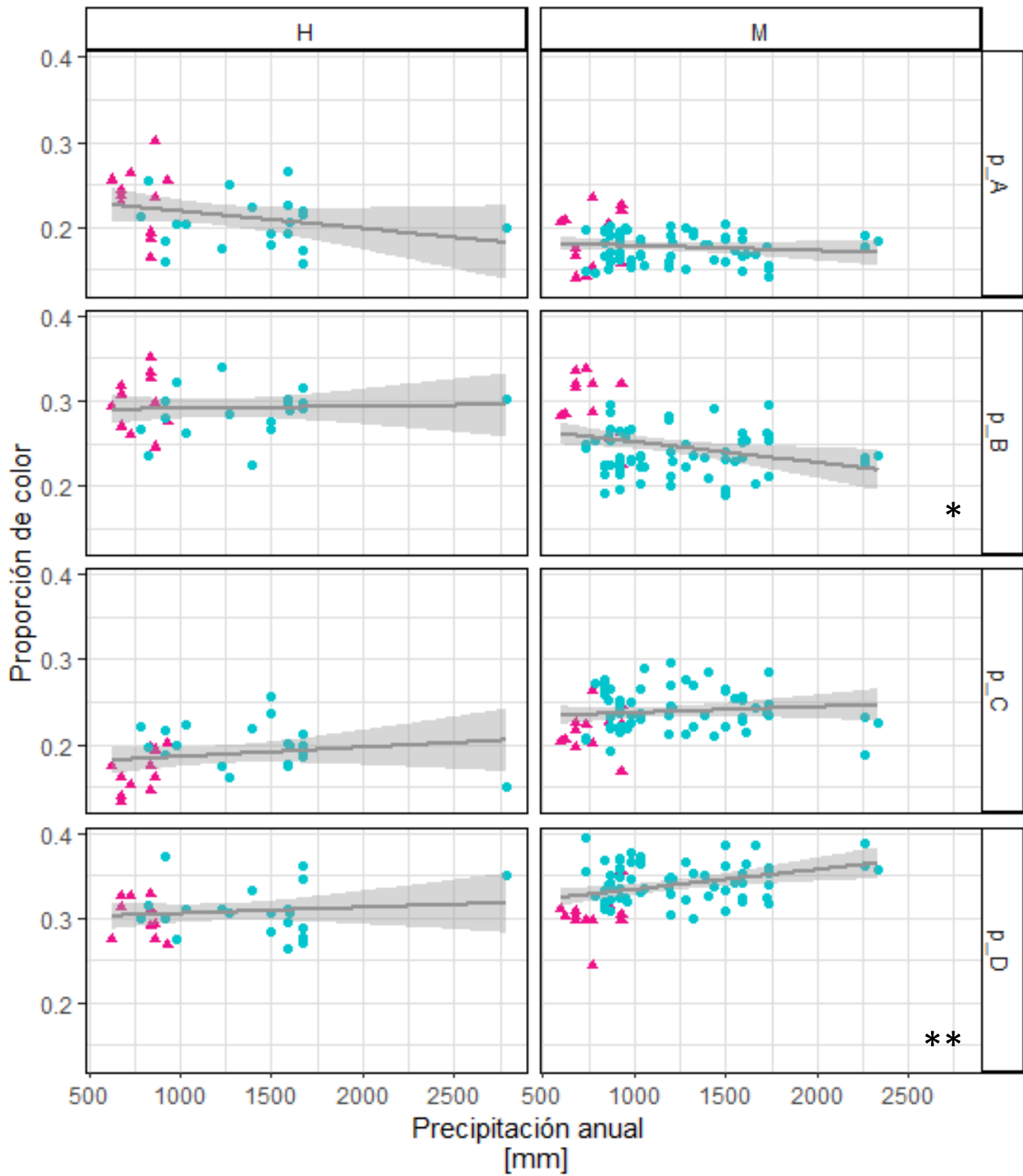
Subespecie ● *Hamadryas glauconome glauconome* ▲ *Hamadryas glauconome grisea*

h. *Temperatura media del trimestre más cálido*

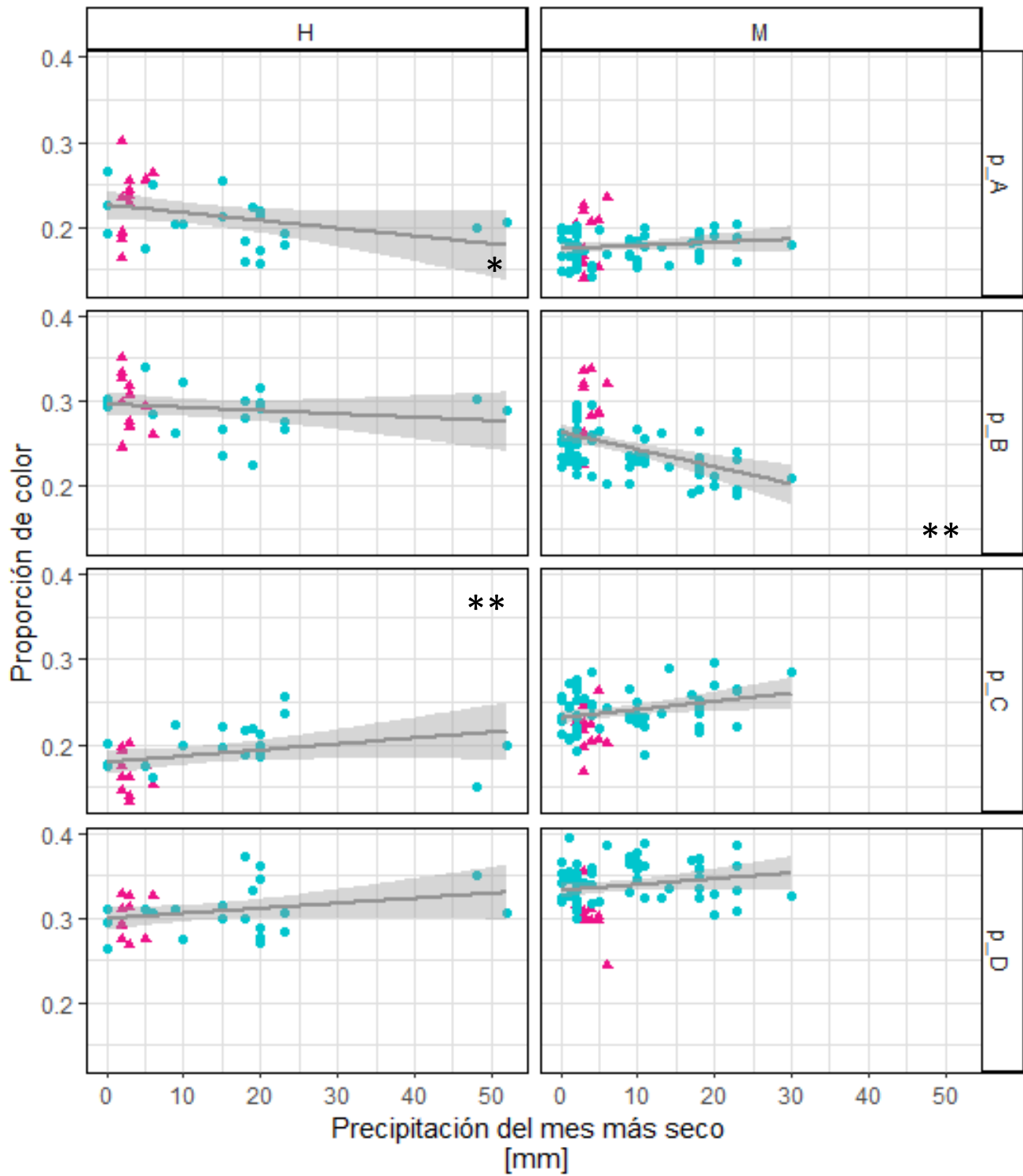


Subespecie ● Hamadryas glauconome glauconome ▲ Hamadryas glauconome grisea

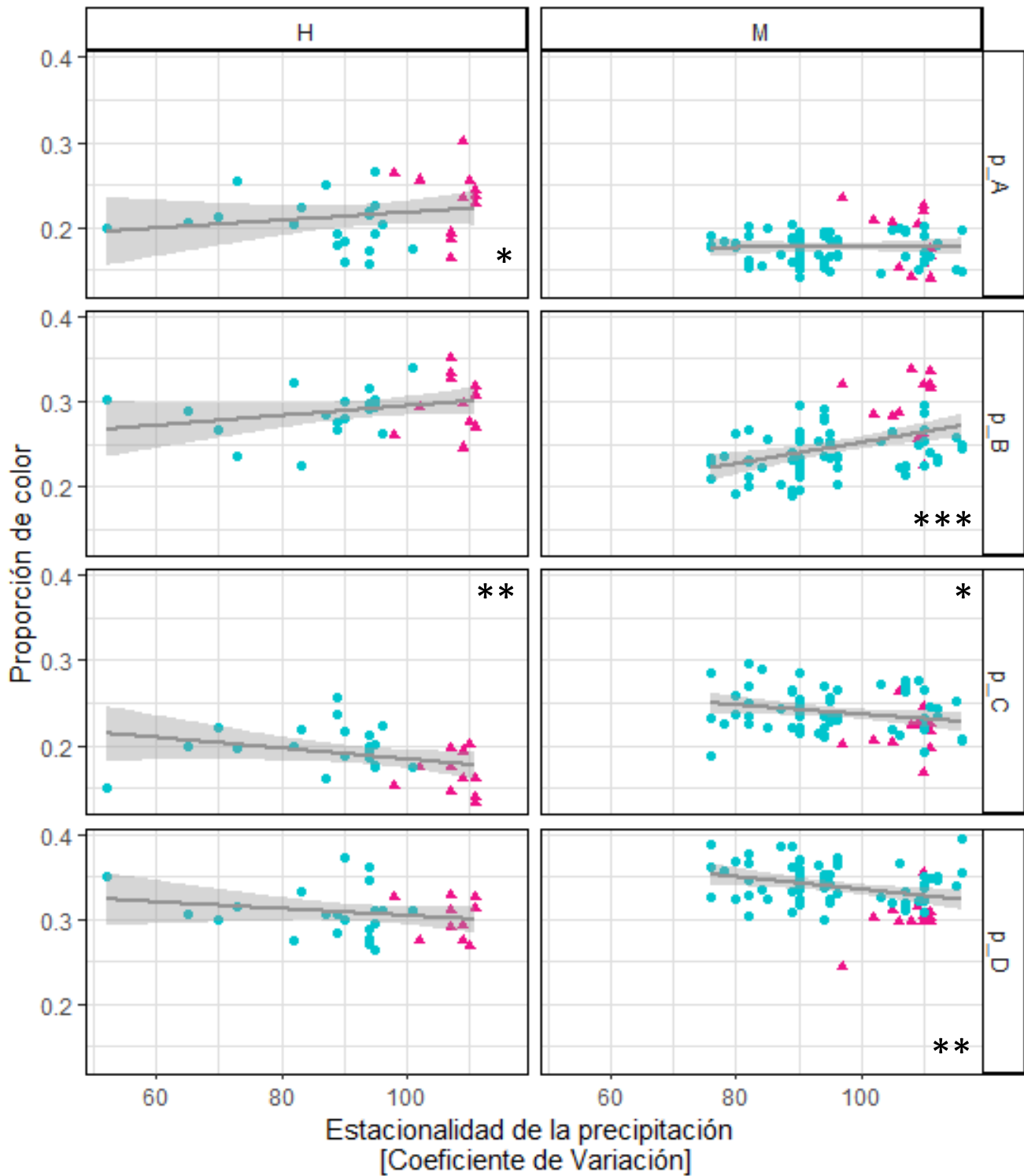
i. Precipitación anual



j. Precipitación en el mes más seco

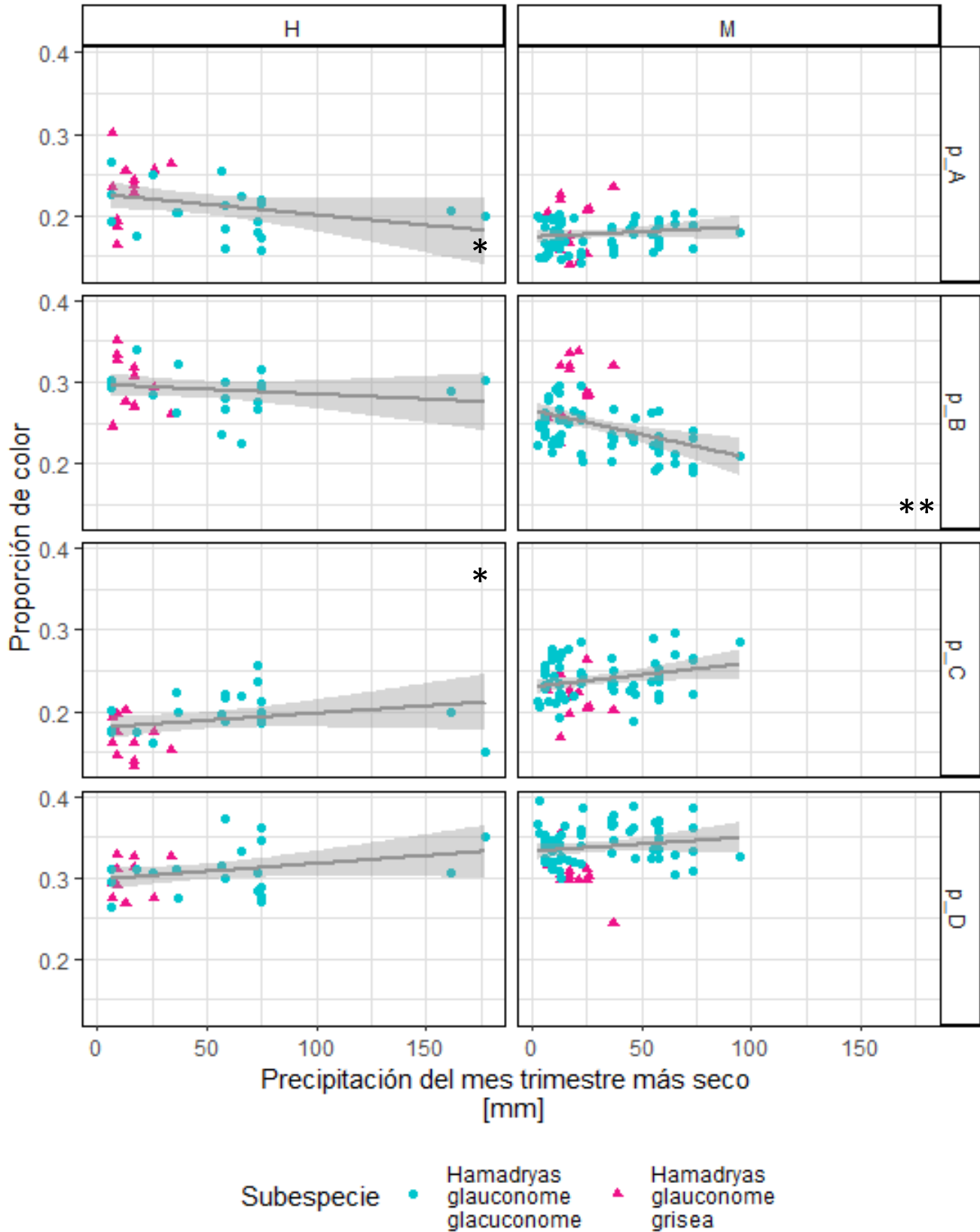


k. Estacionalidad de la precipitación

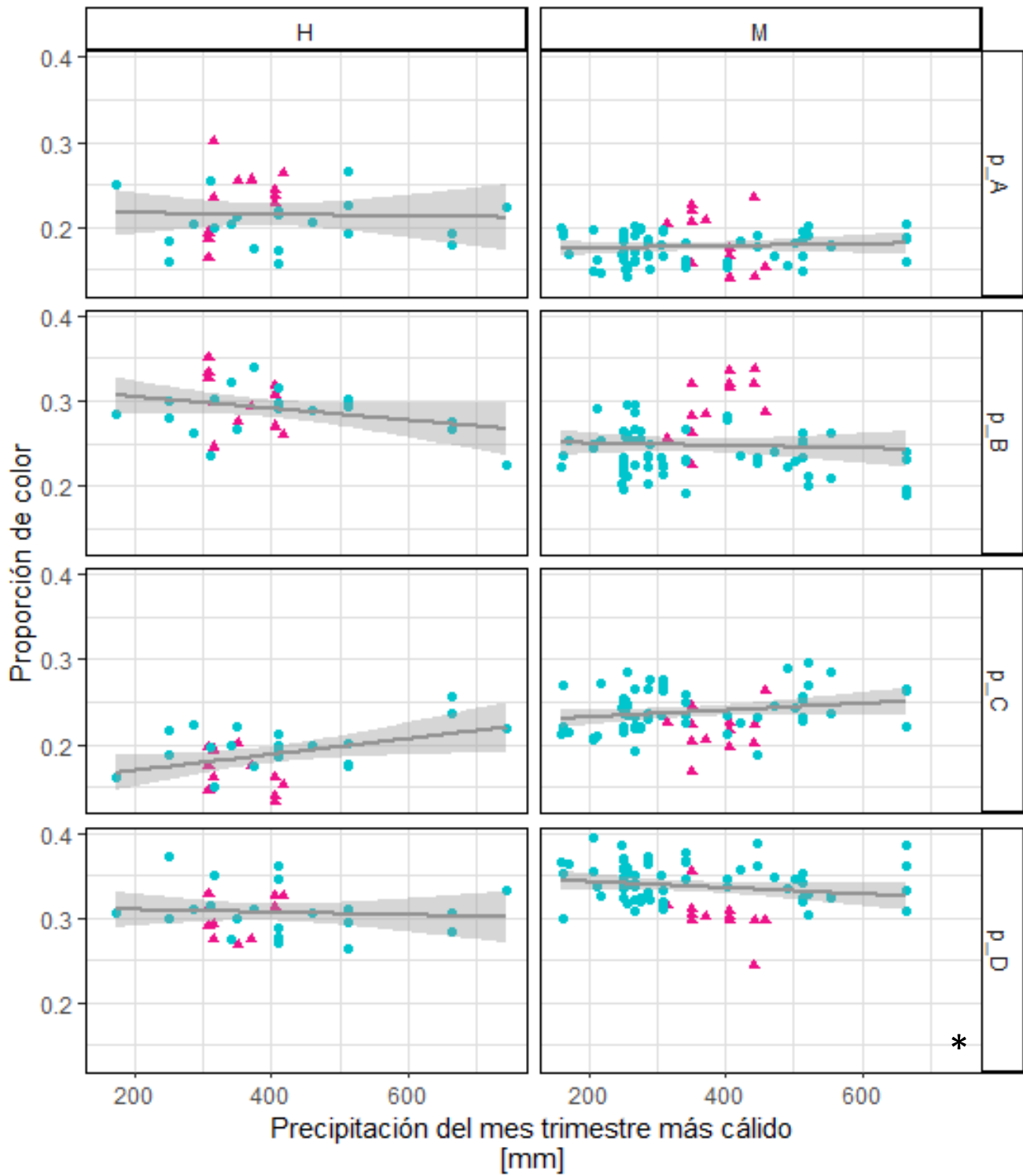


Subespecie ● *Hamadryas glauconome glauconome* ▲ *Hamadryas glauconome grisea*

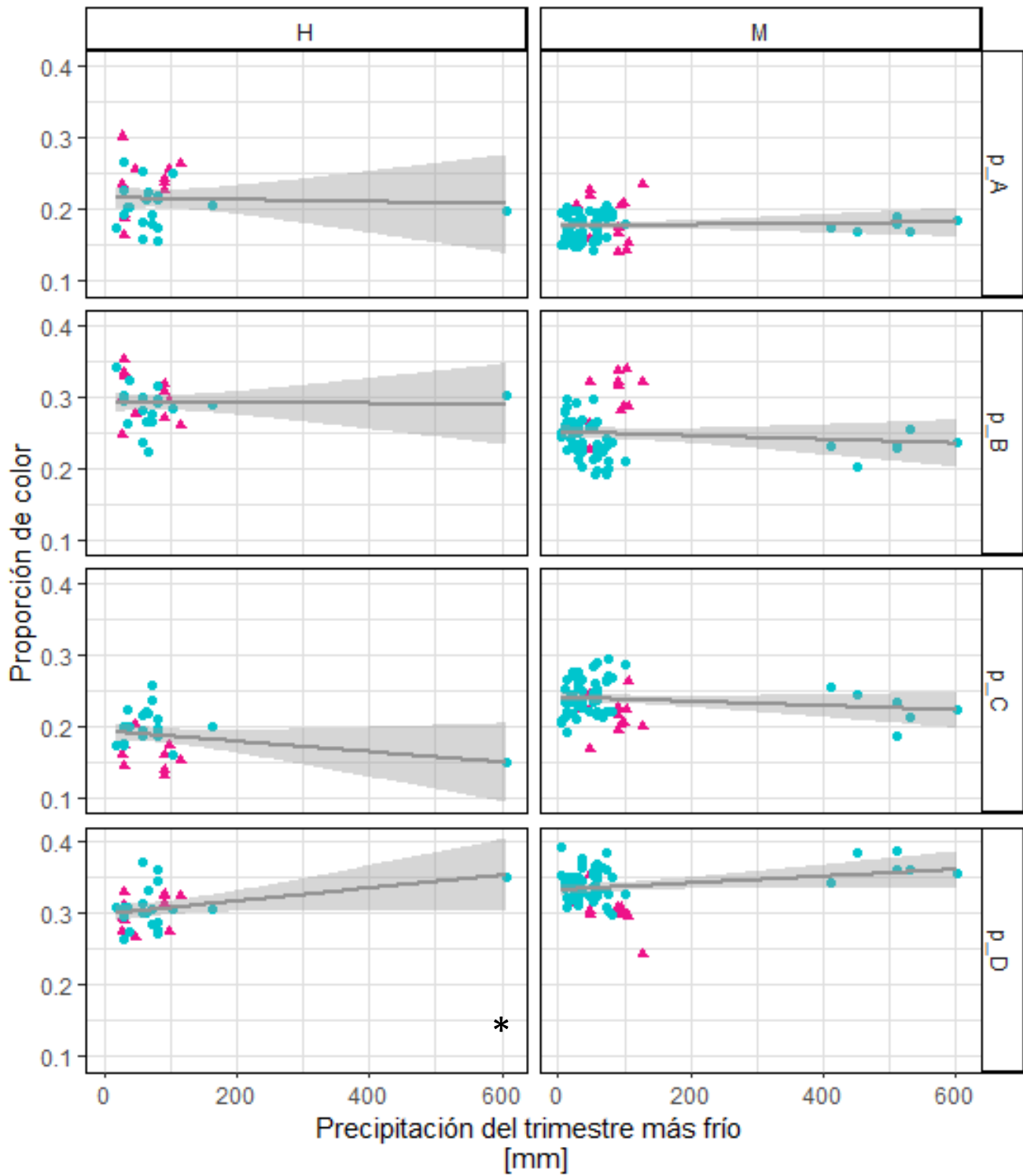
1. Precipitación del trimestre más seco



m. Precipitación del trimestre más cálido



n. Precipitación del trimestre más frío



Subespecie ● Hamadryas glauconome glauconome ▲ Hamadryas glauconome grisea