



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTA DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

RELACIONES DEL GÉNERO *APHRISSA* (PIERIDAE) CON GÉNEROS

AFINES

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LEIDYS DEL CARMEN MURILLO RAMOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2014



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

FACULTA DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**RELACIONES DEL GÉNERO *APHRISSA* (PIERIDAE) CON GÉNEROS
AFINES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LEIDYS DEL CARMEN MURILLO RAMOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2014



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/165/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director 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 **9 de diciembre de 2013** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del (la) alumno (a) **MURILLO RAMOS LEIDYS DEL CARMEN** con número de cuenta **512453033** con la tesis titulada "**Relaciones del género *Aphrissa* (Pieridae) con géneros afines**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS**:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal: M. EN C. MOISÉS ARMANDO LUIS MARTÍNEZ
Secretario: DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
Suplente: DRA. ROXANA ACOSTA GUTIÉRREZ
Suplente: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de febrero de 2014


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

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

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca (N° 447558) otorgada para la realización de mis estudios.

Al financiamiento otorgado por los proyectos PAPIIT (IN 214212) Y CONABIO (JF018).
Diversidad y análisis de la distribución geográfica del suborden Ropalocera (Lepidoptera) en el estado de Oaxaca. Fases II y III.

Al comité tutorial: Dr. Jorge E. Llorente Bousquets, Dr. Alfonso Neri García Aldrete y Dr. Santiago Zaragoza Caballero por sus valiosas contribuciones y consejos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los doctores Martín García Varela, Alejandro Zaldivar Riverón y David Gernandt por sus asesorías y apoyo en la parte molecular del proyecto.

A las maestras Isabel Vargas Fernández y Blanca Claudia Hernández Mejía por el apoyo, amistad y cariño durante mi estancia en México.

Al Dr. Reza Zahiri por su apoyo, consejos y valiosa amistad.

Al Instituto de Biodiversidad de Ontario por el apoyo para la obtención de secuencias.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis con todo mi cariño y amor para las personas que hicieron todo en la vida para que yo pudiera lograr mis sueños, que han estado conmigo en todo momento, me motivan y me dan la mano, a ustedes por siempre mi corazón, amor y agradecimiento.

Papá y mamá

ÍNDICE

RESUMEN	14
ABSTRACT	15
INTRODUCCIÓN	16
OBJETIVOS	19
2.1. General	19
2.2. Particulares	19
ANTECEDENTES	20
3.1. Historia taxonómica de Coliadinae y <i>Aphrissa</i>	20
3.1.1. Subfamilia Coliadinae	20
3.1.2. Género <i>Aphrissa</i>	21
3.1.3. Hipótesis filogenéticas de <i>Aphrissa</i> con géneros afines	22
METODOLOGÍA	28
4.1. Recopilación de información	28
4.2. Selección del grupo interno y externo	28
4.3. Obtención de ejemplares	28
4.4. Disección y estudio de la morfología alar	29
4.5. Disección y estudio de genitales masculinos	31
4.6. Disección y estudio de genitales femeninos	32
4.7. Disección y estudio de la morfología del corion	34
4.8. Codificación de caracteres	35

4.9. Técnicas moleculares	36
4.10. Análisis filogenético.....	36
4.10.1. Máxima parsimonia	36
4.10.2. Máxima verosimilitud	37
4.10.3. Inferencia bayesiana	37
4.10.4. Reconstrucción de estados ancestrales	37
RESULTADOS	39
5.1. Descripción de morfología alar, genitales masculinos, femeninos y morfología del corion.....	39
5.2. Análisis y expresión de los caracteres	56
5.3. Análisis filogenético.....	66
DISCUSIÓN.....	68
CONCLUSIONES.....	73
LITERATURA CITADA.....	74

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Relaciones filogenéticas intuitivas de Klots (1931-1933). A. Diagrama propuesto por Klots (1931-1933) para Coliadinae, B. Filogenia redibujada por Braby <i>et al.</i> (2006) a partir de los conceptos de Klots (1931-1933).	24
Figura 2. Hipótesis de relación entre las subfamilias Pieridae propuesta por Ehrlich (1958).	25
Figura 3. Diagrama de relación para Pieridae basada en electroforesis enzimática (Geiger, 1980).	26
Figura 4. Hipótesis de relación para la familia Pieridae basada en caracteres morfológicos (Venables, 1993).	26
Figura 5. Hipótesis filogenética propuesta por Braby <i>et al.</i> (2006) para Coliadinae. Análisis realizado con base en los datos disponibles para los genes <i>EF-1α</i> , <i>wingless</i> , <i>COI</i> y <i>28S</i>	27
Figura 6. (Izquierda) elementos del patrón de coloración con la terminología acorde a Le Crom <i>et al.</i> (2004). (Derecha) patrón de venación, mostrando la terminología acorde al sistema de Comstock-Needham, Hu, vena humeral; Sc, vena subcostal; R1, R2, R3, R4 y R5, de la primera a la quinta ramificación de la vena radial; Rs, vena sector radial; M1, M2 y M3, primera, segunda y tercera ramificación de la vena mediana; CuA1 y CuA2, primera y segunda ramificación de la vena cubital; 2A y 3A, segunda y tercera vena anal; CD, celda discal; Di-S., vena disco celular superior; Di-M., vena disco celular media; Di-I., vena disco celular inferior.	31
Figura 7. Diagrama general de la armadura genital masculina de Lepidoptera, Pieridae (tomado de F.M. Brown, 1929).	32
Figura 8. Diagrama general de la armadura genital femenina de Lepidoptera (tomado de Scoble, 1995).....	33
Figura 9. Esquema morfológico del corion de huevecillos de Pieridae (modificado de Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino, 2007).....	35
Figura 10. Imagos (machos) de <i>Aphrissa</i> , géneros relacionados y grupos externos. A. <i>Kricogonia lyside</i> ; B. <i>Eurema albula</i> ; C. <i>Colias dimera</i> ; D. <i>Zerene cesonia</i> ; E. <i>Anteos clorinde</i> ; F. <i>Prestonia clarki</i> ; G. <i>Aphrissa statira</i> ; H. <i>Rhabdodryas trite</i> ; I <i>Phoebis sennae</i> ; J. <i>Phoebis argante</i> . Se muestran los patrones de coloración y contorno. Fotografías tomadas de http://www.butterfliesofamerica.com/ (Warren <i>et al.</i> , 2012).....	83

Figura 11. Venación alar de las especies: A. <i>Kricogonia lyside</i> ; B. <i>Eurema albula</i> ; C. <i>Colias dimera</i> ; D. <i>Zerene cesonia</i> ; E. <i>Anteos clorinde</i> ; F. <i>Prestonia clarki</i> ; G. <i>Aphrissa statira</i> ; H. <i>Rhabdodryas trite</i> ; I <i>Phoebis sennae</i> ; J. <i>Phoebis argante</i>	84
Figura 12. Continuación, F. <i>Prestonia clarki</i> ; G. <i>Aphrissa statira</i> ; H. <i>Rhabdodryas trite</i> ; I <i>Phoebis sennae</i> ; J. <i>Phoebis argante</i>	86
Figura 13. Genitales femeninos de las especies: A. <i>Kricogonia lyside</i> ; B. <i>Eurema albula</i> ; C. <i>Colias dimera</i> ; D. <i>Zerene cesonia</i> ; E. <i>Anteos clorinde</i>	87
Figura 13. Continuación, F. <i>Prestonia clarki</i> ; G. <i>Aphrissa statira</i> ; H. <i>Rhabdodryas trite</i> ; I <i>Phoebis sennae</i> ; J. <i>Phoebis argante</i>	88
Figura 14. Continuación, F. <i>Prestonia clarki</i> ; G. <i>Aphrissa statira</i> ; H. <i>Rhabdodryas trite</i> ; I <i>Phoebis sennae</i> ; J. <i>Phoebis argante</i> . *micro-retículas (endocorion).	90
Figura 15. Ilustración de caracteres (morfología alar). A. Formas del ápice en <i>Aphrissa</i> y géneros relacionados; B. <i>Zerene cesonia</i> ; C. <i>Rhabdodryas trite</i> ; D. <i>Aphrissa statira</i> ; E. <i>Prestonia clarki</i> ; F. venación <i>Aphrissa statira</i> ; G. venación <i>Colias dimera</i> . Los números indican estados de caracteres 1-13.....	91
Figura 16. Ilustración de caracteres (genitales masculinos). A. <i>Anteos clorinde</i> ; B. <i>Phoebis argante</i> ; C. <i>Colias dimera</i> . Los números indican estados de caracteres 14-23.	92
Figura 17. Ilustración de caracteres (genitales femeninos). A. <i>Aphrissa statira</i> ; B. <i>Prestonia clarki</i> . Los números indican estados de caracteres 24-27.	93
Figura 18. Ilustración de caracteres (morfología del corion). A. <i>Aphrissa statira</i> ; B. <i>Eurema albula</i> . Los números indican estados de caracteres. Los números indican estados de caracteres 28-37.....	94
Figura 19. Árbol más parsimonioso de las relaciones de <i>Aphrissa</i> y géneros afines. Los números sobre las ramas indican los caracteres y los números bajo las ramas indican los estados de carácter y soporte de ramas (valores de bootstrap). Los círculos negros son apomorfías (sinapomorfías o autapomorfías), los círculos blancos muestran homoplasias.	95
Figura 20. Hipótesis filogenética de <i>Aphrissa</i> y géneros relacionados basado en un análisis de inferencia bayesiana con los datos disponibles morfológicos y el gen mitocondrial <i>COI</i> . Los valores de soporte bajo las ramas están basados en réplicas bootstrap para MP=máxima parsimonia, ML=máxima verosimilitud y probabilidades posteriores PP. Figura 21. Evolución de	

plantas huésped en *Aphrissa* y géneros relacionados. El cladograma representa la hipótesis filogenética propuesta en este trabajo para datos morfológicos.....96

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Matriz de caracteres para <i>Aphrissa</i> y géneros afines. Estados no aplicables se codificaron con un guion (-); los polimorfismos se indicaron entre paréntesis, por ej. (01).	98
Cuadro 2. Principales ordenes de plantas huéspedes reportados para <i>Aphrissa</i> y géneros relacionados tomado de Beccaloni et al. (2008).	99

RESUMEN

Coliadinae (mariposas sulfuradas) es de las subfamilias más diversas de Pieridae y su taxonomía teóricamente se encuentra bien establecida. La sistemática y las relaciones filogenéticas entre los géneros está aún poco explorada. Tal es el caso de *Aphrissa* y géneros afines (*Anteos*, *Prestonia*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*). Estos géneros son de amplia distribución en el Neotrópico y tienen una posición taxonómica estable, sin embargo a pesar de la información taxonómica disponible, no hay hipótesis filogenética de relación entre estos géneros. En esta investigación se proponen las relaciones filogenéticas de *Aphrissa* y géneros afines con base en el estudio de caracteres morfológicos: morfología alar, genitales masculinos y femeninos, así como el estudio de la morfología del corion de huevos, y caracteres moleculares: el gen mitocondrial *COI*. Se incluyen cuatro posibles grupos externos (*Kricogonia*, *Eurema*, *Colias* y *Zerene*). Se realizaron tres análisis filogenéticos para dilucidar dichas relaciones: Máxima parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Además, se realizó una reconstrucción de estados ancestrales con plantas huéspedes, la cual se optimizó en la topología resultante del análisis de parsimonia. Los resultados obtenidos en los análisis arrojaron hipótesis similares de relación, mostrando que *Aphrissa* y géneros relacionados no forman un grupo monofilético. Los análisis soportan las siguientes relaciones: *Prestonia* + (*Aphrissa* + (*Rhabdodryas* + *Phoebis*)) y *Eurema* + (*Anteos* + (*Colias* + *Zerene*)). Del segundo grupo, la relación *Colias* + *Zerene* se propuso en el trabajo de Braby y colaboradores. *Kricogonia* se mantuvo como el género hermano de todo el grupo. En cuanto a la reconstrucción de estados “ancestrales”, Fabales figura como la planta ancestral, mientras que Lamiales, Brassicales y Sapindales son estados derivados. Se infiere que *Aphrissa* y géneros relacionados han cambiado de huéspedes debido a múltiples procesos de colonización. Estos cambios de huéspedes, han sucedido independientemente y han promovido la diversificación de estos géneros en el Neotrópico.

ABSTRACT

Coliadinae (the sulphurs) is one of the most diverse subfamilies of Pieridae, but its systematics and phylogenetic relationships are among the most poorly understood. The internal relationships among and within most major groups are still unknown. Our current knowledge on higher taxonomy and interrelationships of the group is mainly based on old comprehensive morphological works. Additionally, the relationships of many subgroups of great interests remain largely unexamined. Such groups consist of the Neotropical genera such as *Aphrissa* and closely related genera (*Anteos*, *Prestonia*, *Rhabdodryas*, and *Phoebis*). The taxonomy of *Aphrissa* seems well established. But despite of the available taxonomic information, there are not evolutionary relationships among these with nodes strongly supported. The monophyly of the group and nearby genera have not been established. Because it has not yet proposed a hypothesized relationship among these genera, here investigated the relationships among genus *Aphrissa* and related genera using morphological information: genitalia, wing patterns, chorion, and one mitochondrial gene *COI*. We included four outgroups: *Kricogonia*, *Eurema*, *Colias* and *Zerene*. Three phylogenetics analyses were employed: maximum parsimony, maximum likelihood, and Bayesian inference. Additionally, an ancestral state reconstruction analysis with host plants was performed. Analyses provided similar results. *Aphrissa* and related genera are not a monophyletic group. The analyses support the following relationships: *Prestonia* + (*Aphrissa* + (*Rhabdodryas* + *Phoebis*)) and *Eurema* + (*Anteos* + (*Colias* + *Zerene*)). The clade *Colias* + *Zerene* were proposed in the work of Braby *et al.* The ancestral state reconstruction shows that the ancestral host among genera appears to be Fabales, with multiple independent shifts to other orders such as Lamiales, Brassicales and Sapindales. We infer *Aphrissa* and related genera show a pattern of colonization and these shifts have promoted the diversification of these genera in the Neotropics.

INTRODUCCIÓN

Las mariposas están entre los grupos de insectos mejor conocidos en términos taxonómicos. Debido a que son fáciles de estudiar en campo y laboratorio, han sido consideradas por muchos autores como un modelo o herramienta útil en estudios de biodiversidad, ecología, bioconservación y evolución (Murphy y Ehrlich, 1984; Ackery *et al.*, 1999; Boggs *et al.*, 2003; Wahlberg *et al.*, 2005; Kristensen *et al.*, 2007). La gran mayoría (90%) de las especies y grupos supraespecíficos de Papilionoidea (sensu Kristensen, 1976) ya están descritas y denominadas.

Dentro de Papilionoidea, la familia Pieridae es un grupo con caracteres morfológicos bien definidos. La definición de Pieridae ha sido establecida con rigor por medio de diversos sistemas de caracteres, variados métodos y distintos autores (Butler, 1870-1873; Godman y Salvin, 1879-1901; Jordan, 1898; Grote, 1900; Klots, 1931-1933; Ehrlich, 1958; Venables, 1993; de Jong *et al.*, 1996; Braby *et al.*, 2006), hasta el punto de ser una de las familias mejor caracterizadas en Lepidoptera.

Sin embargo, en la sistemática de taxones genéricos y tribales, es una familia poco entendida, pues aún existe un vacío de información e interpretación. Muchos de los estudios realizados no han sido tratados con técnicas rigurosas o métodos exigentes que permitan resolver las relaciones filogenéticas en subgrupos de Pieridae o bien no se han incluido varios sistemas de caracteres en los análisis.

En Pieridae, las Coliadinae constituyen la segunda subfamilia más diversa, su taxonomía en estos últimos tiempos ha sido estable y se les ha considerado como un grupo monofilético relacionado con Pierinae, la que también carece de estudios respecto a las relaciones filogenéticas de sus subgrupos, por ende las relaciones de gran parte de sus géneros es aún incierta.

Por lo general, los estudios en Coliadinae se han enfocado a revisiones taxonómicas de diferentes géneros, como *Phoebis* (Brown, 1929; Klots, 1929a, b; Brown, 1933), *Anteos* (Klots,

1929b; d'Almeida, 1938), *Aphrissa* (Brown, 1931; d'Almeida, 1939) y *Prestonia* (Vázquez, 1956; Miller y Brown, 1975) pero poco se ha estudiado de la relación genealógica entre éstos. Aunado a lo anterior, tales revisiones taxonómicas son de hace más de cinco décadas y en las cuales no hubo examen de relaciones intergenéricas.

Se reconocen 18 géneros en Coliadinae (Braby, 2005), de los cuales 14 son americanos, predominantes en regiones tropicales: *Kricogonia*, *Nathalis*, *Eurema*, *Abaeis*, *Pyrisitia*, *Teriocolias*, *Leucidia*, *Colias*, *Zerene*, *Anteos*, *Prestonia* (endémico de México), *Aphrissa*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*. Cuatro géneros se distribuyen en el Viejo Mundo: *Gandaca*, *Gonepteryx*, *Dercas* y *Catopsilia*.

Aphrissa es un género cuyas especies se distribuyen en el Neotrópico. Se erigió en 1873 con la monografía de *Callidryas* (Butler, 1870-1873); desde entonces, su taxonomía solo ha sido revisada por Brown (1931) y d'Almeida (1939). En cuanto a su posición taxonómica, se aceptó considerar a *Aphrissa* como género separado de *Phoebis* y *Rhabdodryas* (quienes en el inicio formaban el género *Callidryas*); sin embargo, autores como Röber (1924), Forbes (1927) y Klots (1931-1933) no siguieron esta clasificación en sus aportaciones.

Röber (1924) y Forbes (1927) incluyeron a *Aphrissa* con cuatro géneros más de Coliadinae: *Phoebis*, *Rhabdodryas*, *Prestonia* y *Anteos* en un grupo con apariencia monofilética, llamado "*Catopsilias Americanas*". Pero el género *Catopsilia* solo fue reconocido en estos trabajos sin mayor trascendencia.

Mientras tanto, Klots (1931-1933) empleó la categoría de subgéneros. Propuso a *Phoebis* (y sus subgéneros *Phoebis*, *Aphrissa* y *Rhabdodryas*) y trató a *Prestonia* como un sinónimo de éste. Aunque el autor no estuvo de acuerdo con elevar a *Aphrissa* y *Rhabdodryas* como géneros, notó que *Phoebis* mostraba gran variación en genitales masculinos y patrón alar, de modo que puso a consideración que el grupo debía ser revisado en un futuro. Posterior a este trabajo, no se conoció revisión sistemática alguna.

Con base en los antecedentes, surge la necesidad de explorar las relaciones de *Aphrissa* y grupos más cercanos. Estos géneros, que comparten caracteres morfológicos y alguna vez se clasificaron juntos, podrían formar un clado que comparte sinapomorfías. La resolución de las relaciones entre éstos, sería un aporte a la sistemática de Coliadinae.

No hay estudios filogenéticos que soporten dichas relaciones y en las pocas relaciones filogenéticas existentes para Coliadinae, *Aphrissa* es ubicado como taxón hermano de *Phoebis*. El resto de los géneros han pasado desapercibidos, con una posición filogenética incierta. Una aproximación de las relaciones entre estos géneros, se presentó en Braby *et al.* (2006). En su estudio, los autores agruparon a *Aphrissa* con dos géneros cercanos: *Phoebis* y *Anteos*.

En su análisis con secuencias de ADN, mostraron que *Phoebis* y *Aphrissa* comprendían grupos hermanos bien soportados y estos a su vez de *Anteos*. Sin embargo, en los análisis no se consideraron los géneros monotípicos *Rhabdodryas* y *Prestonia*.

Debido a que aún no se ha propuesto una hipótesis de relación, esta investigación pretende reconstruir las relaciones filogenéticas de *Aphrissa* con géneros afines: *Anteos*, *Prestonia*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*. Por lo cual se estudiaron caracteres de morfología alar, genitales masculinos y femeninos; así como el estudio de la morfología del corion de los huevos. Adicional a los datos morfológicos, se incluyó un análisis molecular con base en el gen mitocondrial *Citocromo Oxidasa subunidad I (COI)* para explorar y proponer una hipótesis de relación.

OBJETIVOS

2.1. General

Estudiar las relaciones filogenéticas de *Aphrissa* (Pieridae: Coliadinae) y géneros afines, con base en caracteres morfológicos y el gen mitocondrial *COI*.

2.2. Particulares

-Examinar los caracteres morfológicos de *Aphrissa* y géneros afines: *Anteos*, *Prestonia*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*.

-Comparar con fines filogenéticos el gen mitocondrial *COI* de *Aphrissa* y géneros afines: *Anteos*, *Prestonia*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*.

-Determinar las relaciones filogenéticas de *Aphrissa* y géneros afines.

-Proponer una hipótesis genealógica para *Aphrissa* con sus géneros afines: *Anteos*, *Prestonia*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*.

ANTECEDENTES

3.1. Historia taxonómica de Coliadinae y *Aphrissa*

3.1.1. Subfamilia Coliadinae. Coliadinae (Swainson, 1821), son píeridos con tamaños de pequeño a mediano, excepcionalmente grandes (*v. gr. Anteos*); llamadas mariposas sulfuradas o azufradas por el amarillo de sus alas. Se conocen aproximadamente 220 especies, agrupadas en 14 géneros (Godman y Salvin, 1879-1901; DeVries, 1987; Llorente-Bousquets y Le Crom, 2004; Lamas, 2004; Braby, 2005; Braby *et al.*, 2006). En México están representadas 31 especies y 12 géneros (Llorente-Bousquets *et al.*, 1998, 2006).

En la biología de Coliadinae, se destaca la asociación de las larvas con plantas leguminosas (Fabaceae); algunas especies se alimentan de otras familias como Asteraceae (Compositae), Rhamnaceae y Zygophyllaceae (Howe, 1975; Ackery, 1989; Scott, 1986; DeVries, 1987; Beccaloni *et al.*, 2008).

Además de la asociación con plantas, los adultos tienen la capacidad de migrar a grandes distancias. *Phoebis*, *Aphrissa*, *Anteos* y *Kricogonia* realizan migraciones a lo largo de las costas (Williams, 1930; Leston *et al.*, 1982; DeVries, 1987). Muchas especies migran de sitios altos a áreas bajas, a menudo a través del curso de ríos y arroyos (Llorente, com. pers.).

Los adultos de Coliadinae se caracterizan por los siguientes rasgos morfológicos: antenas relativamente cortas, en especial la maza antenal; tercer segmento del palpo labial corto. Alas amarillas o naranja, aunque el blanco llega a ocurrir. Alas anteriores con tres a cinco venas radiales y venas cubitales trífidas; M_2 surge de la celda discal. Alas posteriores con $SC+R_1$ no fusionados con R_s ; vena humeral poco desarrollada o ausente. Tegumen más corto que el uncus; uncus desarrollado y simple; valvas no fusionadas; patagia esclerosada (Ehrlich, 1958; Howe, 1975; Scott, 1986; Ackery, 1989; Llorente-Bousquets y Le Crom, 2004).

La subfamilia Coliadae ha sido considerada por muchos autores el grupo hermano de Pierinae (Braby *et al.*, 2006), debido a que comparten rasgos morfológicos derivados. Klots (1931-1933), en su contribución a la taxonomía de los géneros de Pieridae, los agrupó en una sola subfamilia (Pierinae); reconoció a los Coliadae como una tribu (Rhodocerini). Posterior a este trabajo Ford (1945) y Ehrlich (1958) dieron a Coliadae el estatus de subfamilia y muchos autores hasta la fecha han seguido esta clasificación (Venables, 1993; de Jong *et al.*, 1996; Llorente-Bousquets y Le Crom, 2004; Braby *et al.*, 2006).

Coliadae difiere de Pierinae por: la patagia esclerosada en Coliadae y membranosa en Pierinae y el uncus en Coliadae es más largo y desarrollado (Ehrlich, 1958; Braby, 2000). Por otro lado, las especies de Pierinae se encuentran en asociación con plantas huéspedes como Brassicaceae, Capparaceae, Loranthaceae, Santalaceae, mientras que las plantas huéspedes de Coliadae son principalmente Leguminosae, Compositae, Rhamnaceae y Zygophyllaceae (DeVries, 1987; Ackery, 1989; Janz y Nylin, 1998; Braby y Trueman, 2006; Beccaloni *et al.*, 2008).

3.1.2. Género *Aphrissa*. *Aphrissa* (Butler, 1873) con ocho especies descritas, es uno de los géneros más ricos de Coliadae. Se distinguen por el color amarillo a amarillo verdoso y textura brillante de sus alas; los machos tienen un borde amplio de escamas harinosas (androconias), que llega a invadir la celda discal. En hembras, este carácter no ocurre, pero presentan un borde oscuro en el margen distal de las alas anteriores. Éstas presentan un punto castaño en el extremo de la celda discal y la coloración de las alas es opaca en comparación con los machos.

Las especies de *Aphrissa* ocurren en el Neotrópico, incluyendo las Antillas, en donde se han diversificado (grandes Antillas). Los adultos son comunes en el comienzo de la estación húmeda y frecuentemente visitan áreas con inflorescencias; parecen preferir zonas de bosque poco perturbadas. La larva es de color naranja con un tono verdoso en el cuerpo y raya lateral oscura (Le Crom, 2004). En México han sido reportadas tres especies: *A. boisduvalii* (Felder y Felder, 1862), *A. schausi* (Avinoff, 1926) y *A. statira* (Cramer, 1777). Otras especies del

Neotrópico son: *A. fluminensis* (D'Almeida, 1921), *A. godartiana* (Swainson, 1821), *A. neleis* (Boisduval, 1836), *A. orbis* (Poey, 1832) y *A. wallacei* (Felder y Felder, 1862).

Aphrissa como género ha pasado por varias interpretaciones. Sin embargo, desde la revisión taxonómica de Brown (1931) y d'Almeida (1939), su posición taxonómica ha sido estable. Por su parecido morfológico este género, junto con *Phoebis* y *Rhabdodryas*, estuvieron clasificados dentro de *Callidryas* (Boisduval y Le Conte, 1829).

Posterior a la monografía del género, Butler (1870-1873) dividió *Callidryas* en grupos bien reconocidos por lo que a partir de entonces, *Aphrissa* se erigió como género. Sin embargo algunos autores como Röber (1924) y Forbes (1927) la incluyeron dentro de *Catopsilia*, y Klots (1933) no estuvo de acuerdo con elevar a *Aphrissa* a nivel de género.

3.1.3. Hipótesis filogenéticas de *Aphrissa* con géneros afines. Coliadinae es de las subfamilias menos estudiadas respecto a su filogenia. Carece de análisis filogenéticos rigurosos con base en morfología de adultos y/o estados juveniles. Aunque se han llevado a cabo algunos estudios moleculares (ejem. Braby *et al.*, 2006), éstos no han generado controversia respecto a las relaciones y la monofilia del grupo, ya que solo se han considerado algunos géneros.

Autores como Venables (1993) admiten a la subfamilia como un grupo artificial, mientras que de Jon *et al.* (1996) y Braby *et al.* (2006) han encontrado relaciones entre los géneros estudiados; considerando al grupo como natural o monofilético. Sin embargo, la posición filogenética de algunos géneros de Coliadinae aún es incierta, por el estatus taxonómico dudoso de algunos subgrupos.

Una de las primeras contribuciones a la taxonomía de *Aphrissa* y géneros relacionados, posterior al trabajo de Butler (1870-1873), quien dividió el antiguo género *Callidryas* en cuatro géneros, cada uno con caracteres morfológicos exclusivos, es el estudio de Godman y Salvin (1879-1901), tomando como referencia los patrones alares de las especies para elaborar su clave de determinación taxonómica, que permitió el reconocimiento de *Aphrissa* y *Phoebis*, y además

erigieron a *Rhabdodryas* que estaba incluido en *Phoebis*. También sugirieron separar las especies de *Gonepteryx* del Nuevo Mundo y ubicarlas en el género *Anteos*, propuesto en un inicio por Hübner (1819).

Este trabajo es una aportación importante en la clasificación de Coliadae, y significativo hacia la definición del estatus taxonómico de *Aphrissa* y sus géneros más cercanos.

Grote (1900) publicó una teoría sobre la filogenia de Pieridae con base en la venación alar. Estableció dos líneas de descendencia a las que llamó “whites” and “Yellows”, por los colores que prevalecen en las alas de las especies. Su análisis lo llevó a la división de Pieridae en cuatro tribus: Pieridini, Anthocarini, Euremini y Eurymini, en las que solo consideró especies de las subfamilias Pierinae y Coliadae. En la tribu Eurymini incluyó a *Aphrissa* y géneros cercanos. Aunque este trabajo no hizo inferencias de posibles relaciones de *Aphrissa*, aportó precisiones en la descripción del patrón de venación.

Forbes (1927) en su trabajo “*The American Catopsilias*”, agrupó a *Aphrissa* y sus vecinos en el género *Catopsilia*, con base en morfología y caracteres sexuales secundarios de los machos. Este autor propuso siete subgrupos y elaboró una clave para la determinación de las especies. No incluyó hipótesis filogenética alguna, pero es importante en la clasificación de las especies comprendidas.

Uno de los trabajos que más ha contribuido en la clasificación de Pieridae es el de Klots (1931-1933), que se erigió en el canon de la taxonomía de esta familia. Klots propuso diversos subgrupos naturales con base en el examen de numerosos caracteres de genitales masculinos y venación alar. Admitió tres subfamilias para Pieridae: Pseudopontiinae, Dismorphinae y Pierinae (Fig. 1A). En Pierinae reconoció tres tribus: Euchloini, Rhodocerini (=Coliadae) y Pierini. En cuanto a la posición taxonómica de *Aphrissa* y géneros relacionados, Klots reconoció a *Anteos* como género y en *Phoebis* incluyó a los subgéneros *Aphrissa* y *Rhabdodryas* (Fig. 1B).

En cuanto a las especies más basales de Coliadinae, el autor expresó dudas o confusión respecto a su ubicación (*v. gr. Nathalis* y *Kricogonia*); también advirtió que la tribu Rhodocerini no integraba un grupo monofilético (Fig. 1B). En general, el trabajo hizo énfasis en la taxonomía de Pieridae sin un análisis filogenético riguroso. El estatus taxonómico de varios de los géneros incluidos era erróneo e incierto. El aporte más significativo de Klots (1931-1933) radica en el estudio de genitales masculinos y venación.

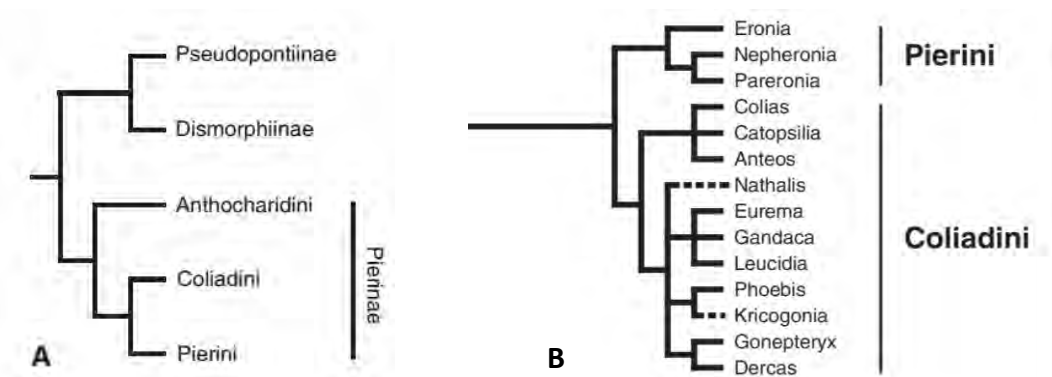


Figura 1. Relaciones filogenéticas intuitivas de Klots (1931-1933). A. Diagrama propuesto por Klots (1931-1933) para Coliadinae, B. Filogenia redibujada por Braby *et al.* (2006) a partir de los conceptos de Klots (1931-1933).

Ehrlich (1958) realizó un estudio comparativo y detallado de la morfología de Papilionoidea, discutiendo las interrelaciones de varias familias y subfamilias. Para Pieridae siguió la clasificación de Klots (1931-1933), adicionó algunas modificaciones y con base en los trabajos de Talbot (1932-1935) y Ford (1945), elevó a subfamilia a los Rhodocerini (= Coliadinae).

Basándose en la patagia esclerosada como carácter consistente entre las especies de Rhodocerini, que los apartaba de Pierinae. Así, Ehrlich (1958) consideró cuatro subfamilias para Pieridae: Pseudopontiinae Dismorphinae, Coliadinae y Pierinae: explícitamente relacionó a los Coliadinae y los Pierinae como grupos hermanos (Fig. 2), pero su estudio no profundizó en las relaciones genéricas de Coliadinae.

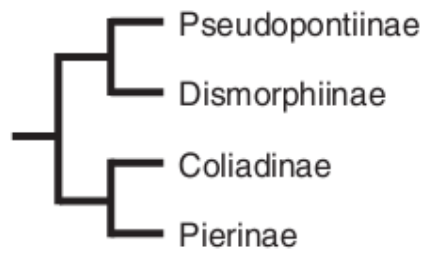


Figura 2. Hipótesis de relación entre las subfamilias Pieridae propuesta por Ehrlich (1958).

Scott (1985) examinó las relaciones entre los grupos de mariposas mediante el estudio del primer estadio larval, pupa y aspectos conductuales, caracteres que no habían sido estudiados integralmente. Con sus resultados Scott relacionó a Coliadinae como grupo hermano de Pierinae de la misma forma en que lo hizo Ehrlich (1958).

Asimismo, Geiger (1980) realizó un estudio de electroforesis enzimática para establecer las relaciones de 24 taxones europeos, representantes de las cuatro subfamilias de Pieridae. Comparó los loci de 20 enzimas y mostró un dendograma con base en sus datos bioquímicos. Se obtuvieron resultados iguales a los encontrados por estudios sistemáticos convencionales en donde Coliadinae es cercano a Pierinae (Fig. 3).

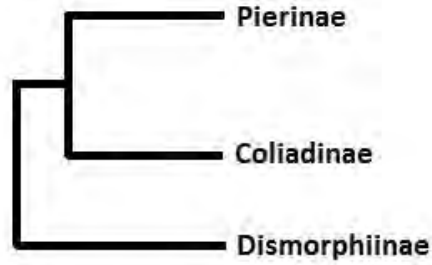


Figura 3. Diagrama de relación para Pieridae basada en electroforesis enzimática (Geiger, 1980).

Ackery (1989) en “*Systematic and Faunistic Studies on Butterflies*” mostró un arreglo filogenético de las familias y subfamilias de Lepidoptera, con base en las contribuciones de Ehrlich (1958), Elliot (1973) y Kristensen (1976) y obtuvo conclusiones similares a las de Ehrlich respecto a la clasificación y relaciones de las subfamilias de Pieridae.

La disertación de Venables (1993), con base en un análisis cladístico con 43 géneros de Pieridae, en donde incorporó los caracteres morfológicos utilizados por Klots (1931-1933). Este análisis la llevó a incluir a Coliadinae en Pierinae (Fig. 4). Al seguir el mismo patrón de Klots, mostró a los Coliadinae como grupo parafilético, ella incluyó al género *Nathalis* (actualmente en Coliadinae) en la subfamilia Pierinae.

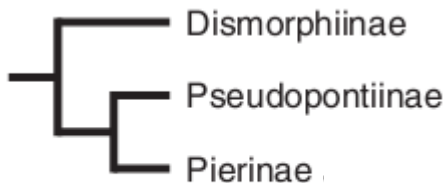


Figura 4. Hipótesis de relación para la familia Pieridae basada en caracteres morfológicos (Venables, 1993).

En un estudio reciente Braby *et al.* (2006) analizaron la filogenia de Pieridae utilizando caracteres moleculares (genes *COI*, *EF-1 α* , *28S*, y *wingless*), y fueron incluidos representantes de la mayoría de los géneros de la familia.

Tres (*Abaeis*, *Prestonia* y *Rhabdodryas*) de los 18 géneros que se encuentran actualmente en Coliadinae, no fueron incluidos en el análisis, sin embargo, estos implícitamente se consideraron en los resultados obtenidos. *Abaeis* se ubicó como un subgénero de *Eurema*; *Prestonia* y *Rhabdodryas* se consideraron dentro de *Phoebis* y las subespecies no fueron reconocidas en los análisis.

Los miembros de Coliadinae se aceptaron como parte de un grupo natural o monofilético; a la vez fue considerado como grupo hermano de Pierinae. Sus análisis también sugirieron la conformación de los siguientes subgrupos: *Nathalis* + *Kricogonia* como grupo hermano del resto de los géneros de Coliadinae. Según su hipótesis, *Aphrissa* y *Phoebis* se encuentran estrechamente relacionados y forman el grupo hermano de *Anteos* (Fig. 5).

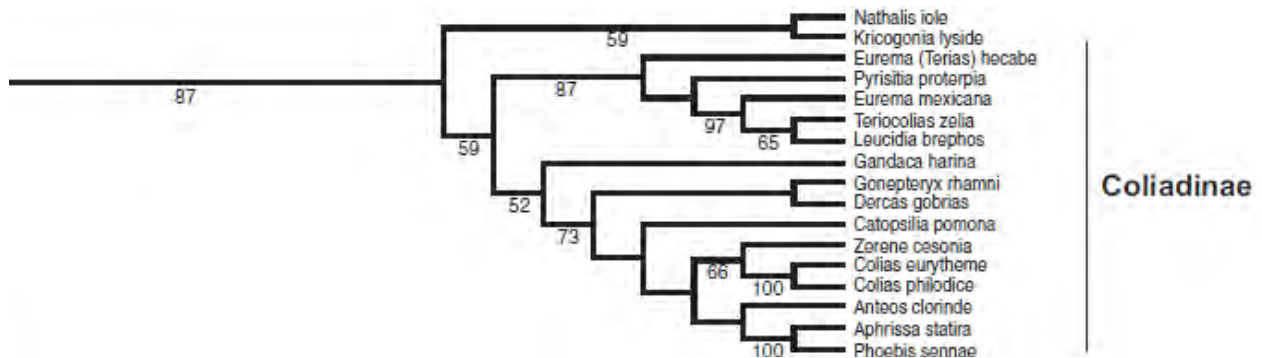


Figura 5. Hipótesis filogenética propuesta por Braby *et al.* (2006) para Coliadinae. Análisis realizado con base en los datos disponibles para los genes *EF-1 α* , *wingless*, *COI* y *28S*.

METODOLOGÍA

4.1. Recopilación de información. Se realizó una búsqueda bibliográfica a partir de los trabajos de Lamas (2004, 2012). La mayor parte de la información se obtuvo de la biblioteca del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC) y las bases de datos, revistas electrónicas, libros y publicaciones disponibles en la UNAM.

Se consultaron los trabajos de Hübner (1819), Butler (1873), Godman y Salvin (1879-1901), Schaus (1920), Brown (1929, 1931, 1933), Klots (1931-1933), D'Almeida (1938, 1939), Vásquez (1956), Ehrlich (1958), Scott (1985) Venables (1993), de Jong *et al.*, (1996) y Braby *et al.* (2006). Donde se encuentran las descripciones originales de los géneros, estudios morfológicos, revisiones genéricas, trabajos nomenclaturales y análisis filogenéticos.

4.2. Selección del grupo interno y externo. La selección del grupo interno se hizo con base en hipótesis sistemáticas previas, revisiones, trabajos taxonómicos y con el conocimiento de las sinapomorfias relativas a los taxones externos. La selección del grupo externo se hizo con base en las hipótesis propuestas por Braby *et al.* (2006) y a la posesión de sinapomorfias más inclusivas compartidas con el grupo interno (Nixon y Carpenter, 1993).

Cuatro géneros se consideraron como posibles grupos externos: *Zerene cesonia* y *Colias dimera* como géneros más cercanos al grupo interno, *Eurema albula* con posición filogenética intermedia en especies neotropicales y *Kricogonia lyside*, género menos diferenciado de los Coliadae (Llorente, com. pers.). Para el análisis filogenético se consideraron especies como taxones terminales (Wiens, 1998). En los géneros con mayor número de especies, se seleccionaron especies con posición filogenética intermedia.

4.3. Obtención de ejemplares. El material de estudio se obtuvo en salidas de campo a varias localidades de la costa del Pacífico en el estado de Oaxaca y de la colección de abdómenes bajo estudio de Jorge Llorente. Se diseccionaron 39 ejemplares para el estudio de morfología alar,

genitales masculinos y femeninos, y morfología del corion de las especies: *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, *Colias dimera*, *Zerene cesonia*, *Anteos clorinde*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*.

La recolecta de especímenes se realizó con redes lepidopterológicas. Estos se sacrificaron con opresión del tórax y se almacenaron en bolsas de papel glassine, con los datos de campo para el procesamiento posterior. Se tomaron algunos ejemplares masculinos y femeninos recolectados para el estudio de alas, genitales y morfología del corion de huevos. A cada ejemplar se le asignó la clave (CAL-#) que corresponde al número de ala y (CGEN-#) al número de genital masculino diseccionado en el laboratorio.

En ejemplares femeninos, los abdómenes se removieron con la ayuda de pinzas de punta fina y se almacenaron en tubos con etanol al 70%. A cada tubo se le asignó una clave (ABD-#) que corresponde al número de abdomen de la colección correspondiente.

Las alas, abdómenes masculinos y femeninos (incluidos huevos), se diseccionaron y examinaron bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZX12 y un estereoscopio Carl Zeiss Jena, empleando un objetivo Planar 1x y 1.25x. Se usó material de laboratorio correspondiente a pinzas de punta fina, alfileres entomológicos, cajas de Petri, etanol al 70%, hipoclorito de sodio, azul de metileno, glicerina, KOH al 10% y agua destilada.

Se tomaron fotografías con una cámara Olympus DP12 integrada a un microscopio SZX12, una cámara Sony Cyber-shot de 7.2 megapíxeles y una Nikon Coolpix p510. El procesamiento e ilustración se realizó en el editor gráfico Corel-DRAW X6 por vectorización.

4.4. Disección y estudio de la morfología alar. El estudio de la morfología alar se realizó solo para ejemplares masculinos. Se utilizó la técnica de aclaramiento de alas con hipoclorito de sodio al 10% seguida por Da Costa Lima (1940) y Llorente-Bousquets (1984), para poder observar el patrón de venación del ala.

Con pinzas de punta fina, se procedió a retirar las alas del ejemplar. Éstas se sumergieron en etanol al 70% por tres minutos, para eliminar la tensión superficial. Se lavaron con agua y se sumergieron en hipoclorito de sodio al 10% para la decoloración. El tiempo de aclaramiento fue de 15 a 20 minutos. Una vez aclaradas, se pasaron por agua para remover el cloro remanente. Se tiñeron con azul de metileno por cinco minutos y se pasaron por agua para retirar residuos del tinte. Al término de este proceso, las alas se colocaron en placas portaobjetos de vidrio hasta que estuvieran secas para estudiar la venación.

El patrón de coloración, contorno y envergadura, se estudió por observación directa de ejemplares de colección y a través del análisis de fotografías. Los ejemplares estudiados pertenecen a la colección de Lepidoptera del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, MZFC-UNAM y las fotografías analizadas se obtuvieron de la página web “*Butterflies of America*”: <http://butterfliesofamerica.com> (Warren *et al.*, 2012).

En el examen de la morfología alar, se empleó la terminología del sistema de Comstock-Needham descrito por Comstock (1918), Miller (1970) y Le Crom *et al.*, (2004) (Fig. 6).

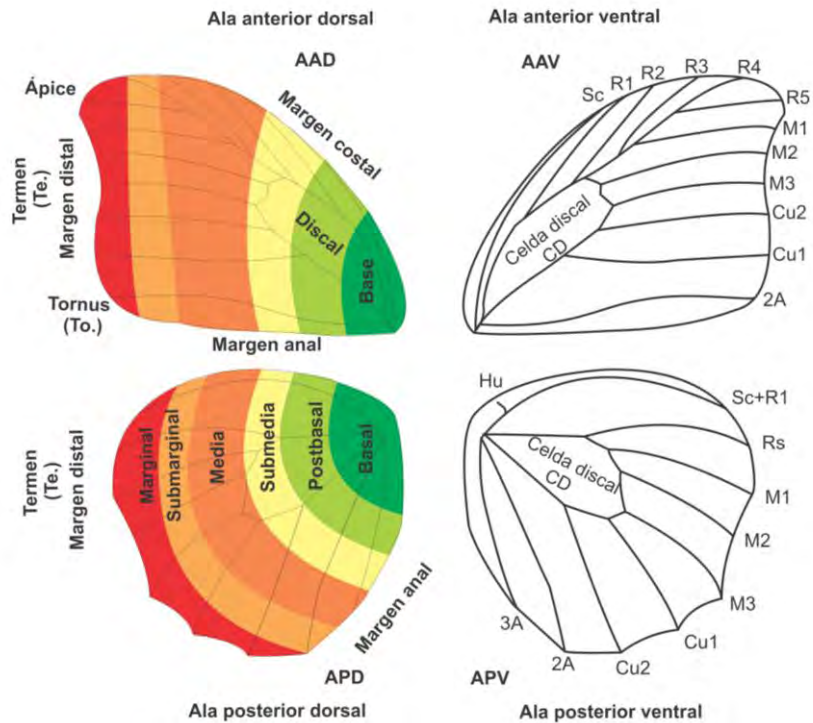


Figura 6. (Izquierda) elementos del patrón de coloración con la terminología acorde a Le Crom *et al.* (2004). (Derecha) patrón de venación, mostrando la terminología acorde al sistema de Comstock-Needham, Hu, vena humeral; Sc, vena subcostal; R1, R2, R3, R4 y R5, de la primera a la quinta ramificación de la vena radial; Rs, vena sector radial; M1, M2 y M3, primera, segunda y tercera ramificación de la vena mediana; CuA1 y CuA2, primera y segunda ramificación de la vena cubital; 2A y 3A, segunda y tercera vena anal; CD, celda discal; Di-S., vena disco celular superior; Di-M., vena disco celular media; Di-I., vena disco celular inferior.

4.5. Disección y estudio de genitales masculinos. El estudio de genitales masculinos se realizó con base en trabajos previos de Brown (1929; 1931), Klots (1929a, b; 1931-1933), d'Almeida (1938; 1939) y Vázquez (1956). Cada una de estas descripciones se corroboró mediante la disección de un ejemplar representante de cada género.

Se realizó la extracción de genitales con la inmersión de los abdómenes por 24 horas en una solución de KOH al 10%, de acuerdo con la metodología planteada para píeridos

equivalentes (Dismorphiinae) por Llorente-Bousquets (1984). Las estructuras se preservaron en microviales con solución de glicerina. La terminología usada para la descripción de los caracteres se basa en el trabajo de Klots (1931-1933) (Fig. 7).

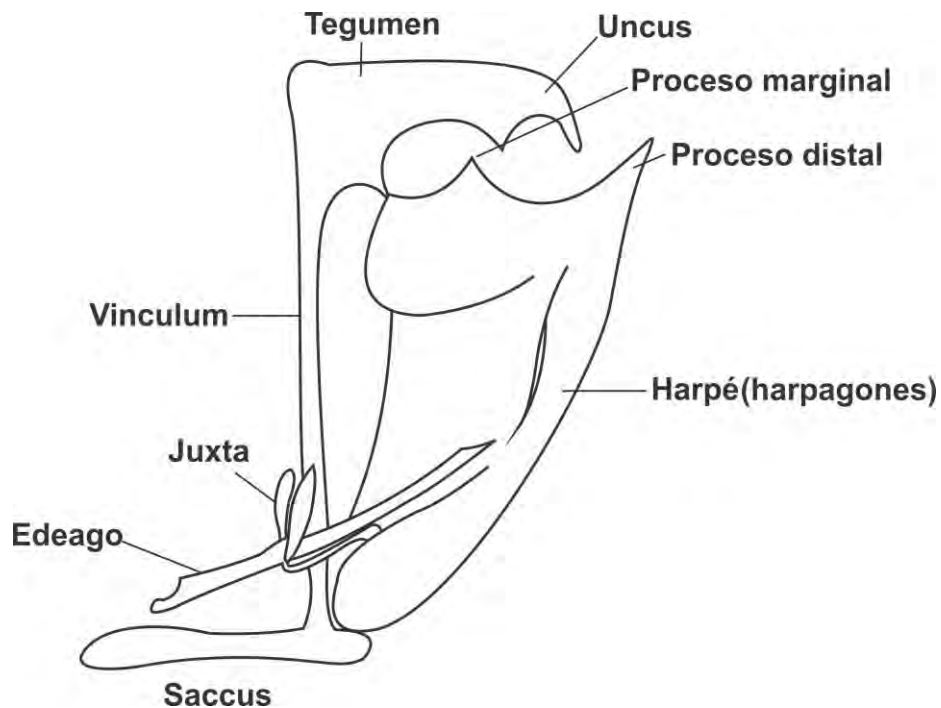


Figura 7. Diagrama general de la armadura genital masculina de Lepidoptera, Pieridae (tomado de F.M. Brown, 1929).

4.6. Disección y estudio de genitales femeninos. Los genitales femeninos se extrajeron con la ayuda de pinzas de punta fina. Se retiraron los primeros segmentos abdominales cuidando no dañar las partes de interés. Los genitales se colocaron en una caja de Petri con agua destilada y se procedió a retirar de las ovariolas y los genitales (las cuales se emplearon para el estudio de huevos), los cuerpos grasos, tejido conectivo y adherencias, hasta dejarlos libres de cualquier residuo. Se extendió la bursa copulatrix y los restos membranosos se eliminaron dejando visible

las estructuras. Una vez extraídas las partes, se pasaron a cajas de Petri con etanol al 70% y se procedió a su estudio e ilustración.

En la descripción de genitales femeninos, se siguió la terminología empleada en los trabajos de Brown (1931), Klots (1970) y Scoble (1995) (Fig. 8). Se describieron y compararon las siguientes estructuras: papilas anales, lamelas ante y posvaginales, forma del antrum, ductus bursae, corpus bursae, signa y bolsa secundaria (pseudobursae).

En la descripción de los signa se siguió a Scoble (1995), quien los define como estructuras esclerosadas que pueden tomar la forma de parches, bandas, espinas o placas que tienen una pared lisa o pueden estar conformados por estructuras espiniformes.

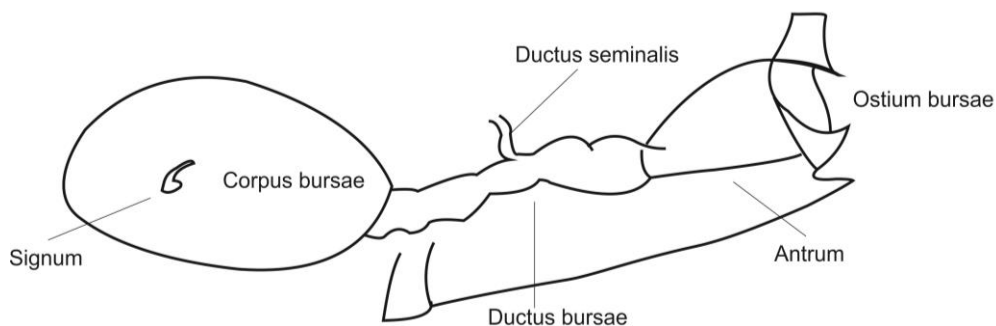


Figura 8. Diagrama general de la armadura genital femenina de Lepidoptera (tomado de Scoble, 1995).

Por tradición, la descripción anatómica de estructuras en insectos se realiza desde la parte proximal a la distal. En este trabajo, la descripción de genitales femeninos se realizó de la parte distal a la proximal, siguiendo el sistema adoptado por Brown (1931), Vásquez (1956), y Yamauchi y Yata (2004).

4.7. Disección y estudio de la morfología del corion. El estudio de la morfología del corion se realizó con base en la técnica empleada por Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino (2007). Se diseccionaron tres hembras por especie. Los abdómenes se ubicaron en cajas petri con agua destilada; se aislaron los genitales femeninos y se procedió a retirar los remanentes de tejido conectivo y adherencias, hasta obtener los huevecillos completamente limpios. De las ovariolas se separaron los huevos con micro alfileres, teniendo cuidado de no dañar el exocorion. Se tomaron los primeros huevos de cada ovariola (los más maduros) y se estudiaron diez huevos de cada hembra diseccionada.

Los huevos se tiñeron en solución de azul de metileno con la finalidad de medirlos y registrar la simetría del exocorion, a partir del número de ejes longitudinales largos y cortos, así como el número de costillas y forma de la retícula (Fig. 9). En algunos ejemplares se tomó en cuenta la morfología del endocorion. La coloración de los huevos se caracterizó con base en el catálogo de colores de Küppers (1996). La terminología usada para el estudio está basada en el trabajo de Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino (2007).

Las ilustraciones de los huevos fueron realizadas por Adrián Flores G., quien bajo la dirección de Jorge Llorente tomó en cuenta los siguientes datos para las ilustraciones: fotografías, medidas en micras (largo-ancho), proporción, forma, número de costillas, número de ejes longitudinales, forma de retícula en exocorion (y en algunos casos endocorion), simetría, fórmulas condensadas y desarrolladas.

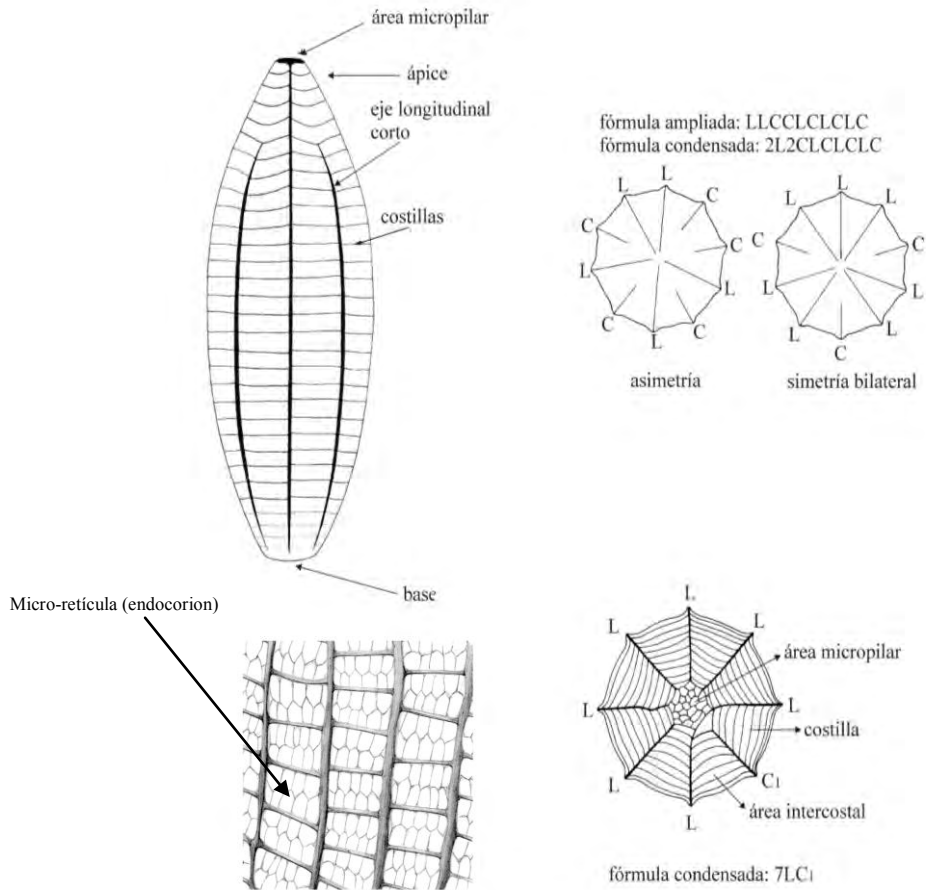


Figura 9. Esquema morfológico del corion de huevecillos de Pieridae (modificado de Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino, 2007).

4.8. Codificación de caracteres. Se estudiaron 39 ejemplares y se codificaron 37 caracteres morfológicos correspondientes a morfología alar, genitales masculinos, genitales femeninos y morfología del corion (Cuadro 1). Se siguió el método propuesto por Sereno (2007), quien reconoce dos tipos de caracteres: neomórficos y transformacionales.

En los caracteres neomórficos se considera la presencia o ausencia de un estado de carácter y en los caracteres transformacionales consideran los diferentes estados de carácter o condiciones alternativas del carácter (caracteres multiestado).

Se codificaron caracteres cuantitativos relativos y absolutos, así como cualitativos de forma y apariencia. A los estados que se consideraron plesiomórficos (en comparación con el posible grupo externo) se le designó (0) y a los estados apomórficos (1, 2, etc.). La matriz de datos se realizó en el programa Mezquite (Maddison y Maddison, 2011).

4.9. Técnicas moleculares. Se usó el gen mitocondrial *citocromo oxidasa subunidad I (COI)* para explorar las posibles relaciones entre *Aphrissa* y grupos relacionados. *COI* es un gen usado para resolver eventos de divergencia recientes en insectos (Caterino *et al.*, 2000). En Pieridae ha demostrado amplia resolución y fuerte soporte de nodos en diversos análisis (Braby *et al.*, 2006). En este estudio, las secuencias de todos los géneros se obtuvieron de la base de datos de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank/>) excepto de *Prestonia*, endémico de México. Las secuencias para este género se obtuvieron en el Instituto de Biodiversidad de Ontario y se encuentran disponibles en un proyecto público del Barcode of Life Data System (bold; <http://www.barcodinglife.org>). El alineamiento de secuencias se realizó en CLUSTALX versión 1.81 (Thompson *et al.*, 1997).

4.10. Análisis filogenético

4.10.1. Máxima parsimonia. El análisis de máxima parsimonia se realizó con el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Los caracteres se trataron como no aditivos y de igual peso. La búsqueda de los árboles más parsimoniosos se realizó con el algoritmo de enumeración implícita. Las ramas con longitud cero se colapsaron. Se estimó el soporte de los clados por Bootstrap (Felsenstein, 1985) con 1000 réplicas y enumeración implícita. El árbol obtenido en TNT se

examinó y editó en Winclada (Nixon, 1999-2002). Se usó el criterio de transformación acelerada (ACCTRAN) para optimizar los caracteres.

4.10.2. Máxima verosimilitud. Se estimaron árboles filogenéticos implementando el método de inferencia, con base en modelos de evolución máxima verosimilitud (ML). Los análisis se realizaron usando el modelo de sustitución: general time reversible, con una distribución gamma (GTR+ Γ). La selección del modelo se determinó de acuerdo con el criterio de información de Akaike. La búsqueda del modelo de evolución se hizo en el servidor web FindModel (<http://www.hiv.lanl.gov/content/sequence/findmodel/findmodel.html>). El análisis de ML se realizó en el servidor web RAxML (Stamatakis *et al.*, 2008). El soporte de ramas se estimó con 1000 réplicas de bootstrap (Felsenstein, 1985).

4.10.3. Inferencia bayesiana. Se combinaron los datos morfológicos con un set de datos moleculares que comprendían secuencias del gen mitocondrial *COI* y se analizaron en MrBayes 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Se estimaron las probabilidades posteriores bajo el modelo de evolución: general time reversible, con una distribución gamma (GTR+ Γ), usando una cadena fría y tres cadenas calientes Markov chain Monte Carlo (MCMC) en simultánea. Se inició con un árbol al azar y se realizaron muestreos cada 250 generaciones. El análisis se corrió por 5.000.000 de generaciones. La convergencia de las cadenas se analizó por medio de la desviación estándar de división de frecuencias (datos por debajo de 0.01). El 25% de los árboles estimados (correspondientes al burn-in) se descartaron y el árbol consenso de mayoría se generó usando los árboles restantes con probabilidades posteriores en cada nodo.

4.10.4. Reconstrucción de estados ancestrales. Las plantas huéspedes en Coliadinae y de piéridos en general, ha sido objeto de discusión en términos de cuál es la planta ancestral huésped y si hay un proceso de coevolución planta-huésped. Para tratar de entender la evolución de este carácter, se analizó el patrón de asociación de plantas huéspedes en *Aphrissa* y grupos

relacionados, y se reconstruyeron nodos ancestrales por simple optimización de caracteres usando el programa Mesquite v.2.75 (Maddison y Maddison, 2011).

Se utilizó el método de reconstrucción de Parsimonia. El análisis se realizó a nivel de orden de plantas. Los datos de plantas huéspedes se codificaron como multiestado no ordenados, con seis estados: “Zygophyllales” que incluyó la familia (Zygophyllaceae), “Fabales” que incluyó las familias (Caesalpiniaceae, Fabaceae), “Brassicales” (Capparaceae, Brassicaceae), “Sapindales” (Sapindaceae, Rutaceae, Simaroubaceae), “Lamiales” (Bignoniaceae, Pedaliaceae) y “Otros” (Asparagales, Asterales, Gentianales, Solanales, Violales, Myrtales), que incluyó diversas familias de las que solo un género o especie de Coliadinae se alimenta (Cuadro 2). Los registros de plantas se obtuvieron del catálogo de plantas huésped de mariposas neotropicales (Beccaloni *et al.*, 2008). Las reconstrucciones de estados ancestrales y transformaciones del carácter se optimizaron en la topología resultante del análisis de parsimonia.

RESULTADOS

5.1. Descripción de morfología alar, genitales masculinos, femeninos y morfología del corion

Género *Kricogonia*

Kricogonia lyside (Godart, 1819)

Alas. Envergadura alar pequeña a mediana, de 20-55 mm. Alas amarillo o blanco (Fig. 10A). Área basal de AAD amarilla. Ápice de AA cuneiforme (Fig. 15A), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales; R_1 y R_2 de origen en CD, distancia de R_2 al extremo de CD mitad de la longitud de Di. M.; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 en la mitad de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_s en al menos un tercio de la distancia de CD a R_{4+5} ; Di. M. mitad de la longitud de Di. I.; AP con Hu ausente; R_s , M_1 y M_2 se originan en CD. Di. M. mitad de la longitud de Di. S. y Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11A).

Genitales masculinos. Edeago largo, delgado y curvo, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y grueso, menor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación largo y delgado. Uncus simple y grueso, curvo. Anellus localizado arriba del saccus; juxta laminar. Harpé pequeño, más largo que ancho, con sedas abundantes; margen dorsal con una ampolla larga, como un proceso libre, que lleva adherido sedas gruesas en su parte distal; margen ventral del harpé con una ampolla aplanada menor en longitud, con sedas gruesas en su parte distal. Un par de sedas gruesas sobresalen en la cara ventral del harpé y una seda gruesa en el margen anterior cerca de la base. Proceso dorsal y distal espatulado y conspicuo (Fig. 12A).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho, aplanado. Ductus bursae delgado, membranoso y curvo, longitud

mayor al diámetro del corpus bursae. Corpus bursae orbicular, tres veces mayor al diámetro de la pseudobursae. Signum conspicuo y esclerosado, situado en la mitad del corpus bursae, alargado, en forma de placa con estructuras espiniformes, cubriendo la mitad del ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redondeada, se une al corpus bursae por un ducto largo y membranoso (Fig. 13A).

Morfología del corion. Huevos con medida promedio de 1036 μm de largo y 357 μm de ancho; 2.9 veces más largo que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/3 en relación ancho y largo (Fig. 14A). Generalmente elipsoidales, pero pueden variar a una forma sub-cilíndrica, base convexa, dos veces más amplia que el ápice. Ápice amplio y redondo, ligeramente plano; área micropilar en forma de roseta. La superficie del exocorion consiste en una retícula irregular conformada por polígonos, estrías longitudinales y verticales, que se repite en forma y tamaño desde el ápice y se desvanecen en la base. Color N₀₀A₂₀M₀₀ en el campo del naranja.

Material de estudio: 3 ejemplares. MÉXICO: Oaxaca, Santa Cruz Huatulco, Parque Nacional Huatulco, 150 msnm. 15°45'48"N, 96°11'116"W. 28-V-2012. Col. J. Llorente y A. Luis, ABD-340, ABD-341; 12-X-2012. Col. J. Llorente, CAL-08, CGE-13.

Género *Eurema*

Eurema albula celata (Felder, 1869)

Alas. Envergadura alar pequeña, de 20-40 mm. Alas amarillo o blanco (Fig. 10B). Margen café o negro en área apical de AAD. Ápice de AA redondo (Fig. 15B), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales; R₁ y R₂ de origen en CD; distancia de R₂ al extremo de CD mitad de la longitud de Di. M.; R₄+R₅ anastomosadas, unidas a R₃ en la mitad de la distancia CD al ápice. M₁ se une a R_s en la mitad de la distancia de CD a R₄₊₅; Di. M. mitad de la longitud de Di. I.; AP con Hu ausente; R_s, M₁ y M₂ se originan en CD. Di. I. dos veces más larga que Di. S.+Di. M., Di. I. angulada (Fig. 11B).

Genitales masculinos. Edeago largo, delgado y curvo, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y delgado, mayor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum grueso. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación corto y grueso. Uncus simple y curvo. Anellus localizado arriba del saccus; juxta laminar. Harpé pequeño, más largo que ancho, con sedas finas. Proceso dorsal ausente; proceso distal corto; dos o más lóbulos en su parte distal (Fig. 12B).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, tubular. Ductus bursae esclerosado, al menos la mitad de su longitud, curvo, un poco más largo que el corpus bursae. Corpus bursae orbicular, tres veces mayor al diámetro de la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con estructuras espiniformes, tan largo como el ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une al corpus bursae por un ducto corto, grueso y membranoso (Fig. 13B).

Morfología del corion. Huevos con medida promedio de 1516 μm de largo y 426 μm de ancho; 3.5 veces más largo que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/2 en relación ancho y largo (Fig. 14B). Forma fusiforme alargada con base convexa; aproximadamente de igual amplitud que el ápice. Ápice delgado y redondo; área micropilar en forma de roseta. La superficie del exocorion se compone de una retícula longitudinal estriada, con líneas transversales de amplitud constante que alternan en posición y se extienden desde el ápice a la base. Color $N_{00}A_{10}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 4 ejemplares. MÉXICO, Oaxaca, Pluma Hidalgo, Finca Aurora-San Isidro, 1170 msnm. 15°56'30"N, 96°24'13"W. 25.VIII.2008. Col. J. Llorente, ABD-107; Candelaria Loxicha, El Azulillo, 380 msnm. 15°53'25"N, 96°29'27"W. Col. J. Llorente, ABD-223, ABD-224; Pochutla, Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofía. 410 msnm. 15°52'9.3"N, 96°21'55.5"W. 19-X-2011. Col. J. Llorente, CAL-07, CGEN-12.

Género *Colias*

Colias dimera (Doubleday, 1847)

Alas. Envergadura alar pequeña, de 20-50 mm. Alas amarillo, naranja o blanco (Fig. 10C). Margen café o negro en área apical de AAD y en área marginal de APD. AAD con un punto de color negro en CD. Ápice de AA triangular (Fig. 15C), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales, R_1 de origen en CD, R_2 unida a R_3 , R_4+5 y M_1 ; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 en dos tercios de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_5 en la mitad de la distancia de CD a R_4+5 ; Di. M. un tercio de la longitud de Di. I.; AP con Hu ausente; R_5 , M_1 y M_2 se originan en CD. Di. M. cerca de la mitad de la longitud de Di. S. y Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11C).

Genitales masculinos. Edeago largo, grueso y curvo, con prolongación basal cuya parte distal termina en una espina, longitud mayor a la del vinculum. Saccus grueso, menor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, con un lóbulo basal; proceso de articulación corto y grueso. Uncus simple y curvo. Anellus localizado cerca de la mitad del vinculum; juxta laminar. Harpé pequeño, más ancho que largo, con finas sedas. Proceso dorsal ausente; proceso distal corto, redondeado, con una espina en su parte distal (Fig. 12C).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, tubular. Ductus bursae membranoso, aplanado en la parte anterior, curvo, de igual longitud que el corpus bursae. Corpus bursae orbicular, un poco más grande que la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con estructuras espiniformes, tan largo como el ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une al corpus bursae por un ducto corto y membranoso (Fig. 13C).

Morfología del corion. Huevos con medida promedio de 1163 μm de largo y 428 μm de ancho; 2.7 veces más largo que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/3 en relación ancho y largo (Fig. 14C). Forma elipsoidal, base convexa, aproximadamente de igual amplitud que el ápice. Ápice redondo; área micropilar en forma de roseta. Hay entre 44 y 51 costillas. Las costillas se definen y extienden desde el ápice hasta la base o pueden estar interrumpidas en algún punto del exocorion. Éstas coinciden entre ejes largos y presentan espacios intercostales de amplitud constante, excepto en el ápice donde se reduce. Presentan 14 ejes longitudinales largos desde el área micropilar. Huevos asimétricos. Color $N_{00}A_{10}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 2 ejemplares. Colombia. Cundinamarca: Tausa, Represa Neusa, 3050 msnm. 05°10'59.92" N, 73°57'24" W. 18-VI-2012. Col. J.F. Le Crom y J. Llorente. ABD-430. Ecuador. Napo: Baeza, Cerros Cimarrones, 2000 msnm. 3-I-2011. Col. J. Llorente. CAL-10, CGEN-14.

Género *Zerene*

Zerene cesonia cesonia (Stoll, 1790)

Alas. Envergadura alar mediana, de 35-55 mm. Alas naranja o amarillo (Fig. 10D). Margen café o negro en área apical de AAD y en área marginal de APD; AAD con un punto de color negro en CD. Ápice de AA agudo (Fig. 15D), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales; R_1 y R_2 de origen en CD, R_2 inicia en el extremo de CD; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 en dos tercios de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_5 en la mitad de la distancia del extremo de CD a R_{4+5} ; Di. M. un tercio de la longitud de Di. I.; AP con Hu reducida; R_s , M_1 y M_2 se originan en CD. Di. M. un tercio de la longitud de Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11D).

Genitales masculinos. Edeago largo, grueso y curvo, con prolongación basal cuya parte distal termina en una espina, mayor que la longitud del vinculum. Saccus grueso, mayor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum grueso. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, con un

lóbulo basal; proceso de articulación corto y grueso. Uncus delgado y curvo. Anellus localizado cerca de la mitad del vinculum; juxta laminar. Harpé pequeño, más ancho que largo, con sedas abundantes. Proceso dorsal ausente; proceso distal corto, redondo, con espinas gruesas en su parte distal (Fig. 12D).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho. Ductus bursae esclerosado dos tercios de su longitud, en forma de L invertida, longitud igual al diámetro del corpus bursae. Corpus bursae orbicular, diámetro dos veces mayor a la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con estructuras espiniformes, tan largo como el ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une al corpus bursae por un ducto corto, grueso y membranoso (Fig. 13D).

Morfología del corion. Huevos con medida promedio de 1290 μm de largo y 492 μm de ancho; 2.6 veces más largo que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/3 en relación ancho y largo (Fig. 14D). Forma elipsoidal, base convexa, dos veces más ancha que el ápice. Ápice delgado y redondo; área micropilar en forma de roseta. El área apical presenta un adelgazamiento entre las costillas uno y diez. Tiene entre 43 y 55 costillas, lo más frecuente es encontrar 47. Las costillas se extienden desde el ápice hasta la base, pueden estar interrumpidas en algún punto del exocorion o se van desorganizando, hasta formar una retícula con polígonos de más de cuatro lados que se degradan en la base. Éstas alternan entre ejes largos y presentan espacios intercostales de amplitud constante, excepto en el ápice donde se reduce y en la base donde se desordenan. Presentan 13 ejes longitudinales largos y de nueve a diez cortos, los cuales están distanciados por nueve o diez costillas desde el área micropilar. Huevos asimétricos, la disposición de los ejes es variable, se reconocen las siguientes fórmulas: 13L9C y 13L10C. Color $N_{00}A_{10}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 3 ejemplares. MÉXICO. Oaxaca: Pluma Hidalgo, La Pasionaria, 1500-1650 msnm. 15°56'09"N, 96°25'08"W. 15-X-2011, Col. J. Llorente, ABD-272; San Mateo Río Hondo, 1km al S de San José del Pacífico, 2280-2400 msnm. 16°09'28" N, 96°29'21"W. 30-X-2011, Col. J. Llorente, ABD-305; 23-X-2012, Col. J. Llorente, CAL-05, CGEN-10.

Género *Anteos*

Anteos clorinde (Godart [1824])

Alas. Envergadura alar grande, de 80-90 mm. AA con un punto de color negro o castaño en CD (Fig. 10E). AAV de color verde que asemejan una hoja cuando se posan con las alas cerradas sobre el follaje; línea en relieve en AAV. Machos con borde harinoso en AD; sedas delgadas sobre la base del margen interno AP. Escamas androconiales en APD, debajo de S_c+R_1 . Ápice de AA encorvado (falcate) (Fig. 15E), margen externo de AP con una cola aguda en M3. AA con cuatro venas radiales, R_1 y R_2 de origen en CD; distancia de R_2 al extremo de CD igual que la longitud de Di. M.; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 en dos tercios de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_5 en dos tercios de la distancia de CD a R_{4+5} ; Di. M. mitad de la longitud de Di. I.; AP con Hu reducida, curva; R_5 , M_1 y M_2 se originan en CD. Di. M. dos tercios de la longitud de Di. S. y Di. I., Di. I. angulada (Fig.11E).

Genitales masculinos. Edeago pequeño, grueso y curvo, con prolongación basal, mayor que la longitud del vinculum. Saccus grueso, menor de la longitud del tegumen+uncus; vinculum grueso. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, con un lóbulo basal; proceso de articulación corto y grueso. Uncus simple y curvo. Anellus localizado cerca de la mitad del vinculum; juxta laminar. Harpé pequeño, más ancho que largo, con sedas abundantes. Espina dorsal presente en margen interno del harpé. Proceso dorsal ausente; proceso distal corto, acuminado (Fig. 12E).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum grueso, en forma de corneta. Ductus bursae esclerosado la mitad de su longitud, grueso, curvo, variable en longitud, puede ser igual o más largo que el corpus bursae. Corpus bursae pequeño, a menudo semi-cuadrado, pero puede llegar a ser orbicular, igual o un poco más grande que la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con estructuras espiniformes, tan largo como el ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une en la parte anterior del corpus bursae por un ducto largo, grueso y membranoso (Fig. 13E).

Morfología del corion. Huevos con medidas promedio de 1708 μm de largo y 509 μm de ancho, 3.3 veces más largo que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/3 en relación ancho y largo (Fig. 14E). Forma fusiforme, base convexa, dos veces más ancha que el ápice. Ápice angosto y redondo; área micropilar en forma de roseta. El área apical presenta un adelgazamiento entre las costillas uno y nueve. Hay entre 52 y 55 costillas, lo más frecuente es encontrar 53; las costillas se extienden desde el ápice hasta la base, éstas coinciden entre ejes largos y presentan espacios intercostales de amplitud constante, excepto en el ápice y en la base donde se reduce. Presentan diez ejes longitudinales largos y de cuatro a cinco cortos, los cuáles están distanciados por siete o nueve costillas desde el área micropilar. Huevos asimétricos, la disposición de los ejes es variable, se reconocen las siguientes fórmulas: 10L4C y 10L5C. Color $N_{00}A_{10}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 3 ejemplares. MÉXICO. Oaxaca: Choapam, 7 km de San Juan Comaltepec hacia Santiago Choapam, 7600 msnm. 17°21'43"N, 95°57'05"W. 19-III-2012, Col. J. Llorente y A. Luis, ABD-312; San Mateo Río Hondo, 1km al S de San José del Pacífico, 2280-2400 msnm. 16°09'28" N, 96°29'21" W. 30-X-2011, Col. J. Llorente, ABD-306; Tehuantepec, Puente

Chipeua, Carr. Salina Cruz, km 357. 33 msnm. 16°02'49.1"N, 95°23'55.3"W. 31-VII-2012. CAL-03, CGEN-03.

Género *Prestonia*

Prestonia clarki (Schaus, 1920)

Alas. Envergadura alar mediana, de 50 a 63 mm. Alas amarillo (Fig. 10F). Machos sin borde harinoso en AD; sedas delgadas sobre la base del margen interno de AP. Escamas androconiales en APD, debajo de S_c+R_1 , invadiendo R_s . Ápice de AA cuneiforme (Fig. 15F); margen externo de AP redondo. AA con cuatro venas radiales, R_1 y R_2 de origen en CD; distancia de R_2 al extremo de CD mayor que la longitud de Di. M.; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 un tercio de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_5 en al menos un tercio de la distancia de CD a R_{4+5} ; Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I.; AP con Hu ausente; R_s , M_1 y M_2 se originan en CD. Di. M. dos tercios de la longitud de Di. S. y Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11F).

Genitales masculinos. Edeago largo y delgado, recto en sus dos terceras partes basales, con una curvatura hacia su parte distal, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y delgado, mayor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, de igual longitud que el uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación largo y grueso. Uncus simple y delgado, recto en su parte distal. Anellus localizado arriba del saccus; juxta laminar. Harpé pequeño, más largo que ancho, con sedas finas; proceso dorsal y distal conspicuo, digitiforme y puntiagudo (Fig. 12F).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho. Ductus bursae esclerosado dos tercios de su longitud, curvo, longitud aproximada a dos tercios del diámetro máximo del corpus bursae. Corpus bursae orbicular,

diámetro dos veces mayor a la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con estructuras espiniformes; longitud cercana a la mitad del ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une en la parte anterior del corpus bursae por un ducto corto, delgado y membranoso (Fig. 13F).

Morfología del corion. Huevos con medidas promedio de 1901 μm de largo y 802 μm de ancho, 2.4 veces más largos que el diámetro máximo, esto es en proporción 2/5 en relación ancho y largo (Fig. 14F). Tienen forma elipsoidal con la base convexa, dos veces más ancha que el ápice. Ápice delgado y redondo, ligeramente plano; área micropilar en forma de roseta. La superficie del exocorion se compone de una retícula básica con líneas verticales y horizontales de amplitud constante. Las líneas horizontales, alternan en posición y se extienden desde al ápice a la base. El endocorion presenta una microretícula hexagonal. Color $N_{00}A_{10}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 2 ejemplares. MÉXICO. Oaxaca: Tehuantepec, Puente Chipeua, Carr. Salina Cruz, km 357. 33 msnm. 16°02'49.1"N, 95°23'55.3"W. 28.VII. 2012. Col. J. Llorente. CAL-06, ABD-409, CGEN-11.

Género *Aphrissa*

Aphrissa statira statira (Cramer, 1777)

Alas. Envergadura alar mediana, de 50-60 mm. Alas amarillo a amarillo-verdoso (Fig. 10G). Machos con borde harinoso en AD; sedas delgadas sobre la base del margen interno de AP. Escamas androconiales en AAV debajo de Cu y otras en APD debajo de S_c+R_1 . Ápice de AA cuneiforme (Fig. 15G); margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales, R_1 y R_2 de origen en CD; distancia de R_2 al extremo de CD mayor que la longitud de Di. M; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 en un tercio de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_5 en un tercio de la distancia de CD a R_{4+5} ; Di. M. mitad de la longitud de Di. I.; AP con Hu

reducida; R_s , M_1 y M_2 se originan en CD. Di.S. y Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11G).

Genitales masculinos. Edeago largo, grueso y curvo, con dos dientes diferenciados en su parte distal, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y delgado, tan largo como el tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación largo y delgado. Uncus simple y delgado, curvo. Anellus localizado arriba del saccus; juxta laminar. Harpé pequeño, más largo que ancho, con sedas finas; proceso dorsal irregular, con una espina esclerosada en forma de peine; proceso distal conspicuo, digitiforme y puntiagudo (Fig. 12G).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho. Ductus bursae esclerosado dos tercios de su longitud, curvo, longitud igual o ligeramente mayor que el corpus bursae. Corpus bursae piriforme, alargado, longitud dos veces mayor a la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa, con una espina que sobresale en la parte media posterior y una curvatura en la parte anterior; longitud cerca de la mitad del ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une en la parte anterior del corpus bursae por un ducto corto, grueso y membranoso (Fig. 13G).

Morfología del corion. Huevos con medidas promedio de 1197 μm de largo y 518 μm de ancho, 2.3 veces más largos que el diámetro máximo, esto es en proporción 2/5 en relación ancho y largo (Fig. 14G). Tienen forma elipsoidal con la base convexa y levemente obtusa; el ápice recto, el área micropilar tiene forma de roseta. Hay entre 22 y 29 costillas, lo más frecuente es encontrar 25; las costillas se extienden desde el ápice hasta la base. Las costillas alternan entre ejes largos y presentan espacios intercostales con amplitud constante, excepto en el ápice y en la base donde se reduce la distancia. Presentan siete u ocho ejes longitudinales largos y de cuatro a seis cortos,

distanciados por un promedio de cuatro costillas del área micropilar; lo más frecuente es encontrar ocho ejes largos y cinco cortos. El endocorion presenta una micro-retícula formada por polígonos de más de cuatro lados. Huevos asimétricos, la disposición de los ejes es variable, se reconocen las siguientes fórmulas: 8L5C, 8L4C y 7L6C. Color $N_{00}A_{10}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 8 ejemplares. MÉXICO. Oaxaca: Candelaria Loxicha, El Azulillo. 380 msnm. 15°53'25"N, 96°29'27.2"W. 03-VII-2011, Col. J. Llorente, ABD-221; 05-VII-2011, Col. J. Llorente, ABD-242; 29-V-2012, Col. A. Arellano, ABD-403; 21-VI-2012, Col. J. Llorente, CAL-01, CGEN-01. Rancho Hagia Sofia, Santa María Huatulco camino a La Magdalena, 400 msnm. 15°22'42"N, 96°22'05"W. 29-V-2012, Col. J. Llorente y A. Luis, ABD-342. Puente Chipehua, carr. Salina Cruz-Oaxaca, km 334. 33 msnm. 16°02'49.1"N, 95°23'55.3" W; 28-VII-2012, Col. J. Llorente, ABD-397; 31-VII-2012, Col. C. Hernández-Mejía, ABD-412 y Col. J. Llorente, ABD-415.

Género *Rhabdodryas*

Rhabdodryas trite trite (Linnaeus, 1758)

Alas. Envergadura alar mediana, de 32-34 mm. Alas amarillo (Fig. 10H), ligeramente blanquecinas en la parte ventral. Línea recta transversal en AAV y una línea similar en APV. Machos con borde harinoso en AD; sedas delgadas sobre la base del margen interno de AP y un cepillo de sedas sobre la base debajo de Sc+R1. Escamas androconiales en APD, debajo de S_c+R_1 , invadiendo R_s . Ápice de AA cuneiforme (Fig. 15H), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales, R_1 y R_2 de origen en CD; distancia de R_2 al extremo de CD mayor que la longitud de Di. M.; R_4+R_5 anastomosadas, unidas a R_3 en un tercio de la distancia de CD al ápice. M_1 se une a R_s un tercio de la distancia de CD a R_{4+5} ; Di. M. mitad de la longitud de Di. I.; AP con Hu reducida; R_s , M_1 y M_2 se originan en CD. Di. S. y Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11H).

Genitales masculinos. Edeago largo, delgado y curvo, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y delgado, mayor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación largo y delgado. Uncus simple y delgado, curvo. Margen anterior de la transtilla termina en una espina gruesa, con sedas. Anellus localizado arriba del saccus; juxta filiforme. Harpé grande, más largo que ancho, con sedas largas y gruesas. Proceso dorsal ausente; lóbulo interno cubierto de sedas abundantes y gruesas; almohadilla desarrollada con sedas gruesas en el margen ventral del harpé. Proceso distal moderadamente largo, digitiforme y puntiagudo (Fig. 12H).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho. Ductus bursae esclerosado dos tercios de su longitud, curvo, de igual longitud que el corpus bursae o dos veces más largo. Corpus bursae generalmente cilíndrico, pero puede tomar una forma semi-cuadrada; longitud dos veces más larga que la pseudobursae si es cilíndrico o de igual longitud si es semi-cuadrada. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con una espina que sobresale en la parte media posterior y una curvatura en la parte anterior, longitud cerca de la mitad del ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une en la parte anterior del corpus bursae por un ducto corto, grueso y membranoso (Fig. 13H).

Morfología del corion. Huevos con medidas promedio de 931 μm de largo y 406 μm de ancho, 2.3 veces más largo que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/3 en relación ancho y largo (Fig. 14H). Forma elipsoidal; ápice angosto y recto, base convexa y levemente obtusa, cuatro veces más ancha que el ápice; área micropilar en forma de roseta. El área apical es delgada y presenta una retícula ovoide organizada en tres capas, ésta gradualmente se va diferenciando en ejes y costillas. Presenta entre 20 y 27 costillas, lo más frecuente son 24, las cuales coinciden entre ejes largos; los espacios intercostales mantienen la misma amplitud, excepto en el área basal en donde son más estrechos. Tienen siete u ocho ejes longitudinales largos que se proyectan hasta

la base, y de cinco a siete cortos separados por un promedio de cinco costillas del área micropilar; lo más frecuente es encontrar siete ejes largos y seis cortos. Huevos asimétricos, la disposición de los ejes es variable, la fórmula más constante es: 7L6C. Color N₀₀A₀₀M₀₀ en el campo del naranja.

Material de estudio: 4 ejemplares. MÉXICO. Oaxaca: Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofia, camino a La Magdalena, 400 msnm. 15°22'42"N, 96°22'05"W. 25-V-2012, Col. J. Llorente y A. Luis, ABD-329; Candelaria Loxicha, El Azulillo, 380 msnm. 15°53'25"N, 96°29'27.2"W. 26.V.2012, Col. J. Llorente y A. Luis, ABD-335; 21-VI-2012, Col. J. Llorente CAL-04, CAL-09, CGEN-04.

Género *Phoebis*

Phoebis sennae marcellina (Cramer, 1777)

Alas. Envergadura alar mediana a grande, de 30-60 mm. Alas amarillo o naranja (Fig. 10I). Machos con borde harinoso en AD; sedas delgadas sobre la base del margen interno de AP. Ápice de AA cuneiforme (Fig. 15I), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales, R₁ y R₂ de origen en CD; distancia de R₂ al extremo de CD dos tercios la longitud de Di. M.; R₄+R₅ anastomosadas, unidas a R₃ un tercio de la distancia de CD al ápice. M₁ se une a R_s en mitad de la distancia de CD a R₄₊₅; Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I.; AP con Hu reducida; R_s, M₁ y M₂ se originan en CD; Di. S. y Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11I).

Genitales masculinos. Edeago largo, grueso y curvo, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y delgado, menor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación largo y delgado. Uncus simple y delgado, curvo. Anellus localizado arriba del saccus; juxta filiforme. Harpé pequeño,

más largo que ancho, con sedas gruesas. Lóbulo interno cubierto de sedas gruesas; proceso dorsal y distal bicúspide, moderadamente largo (Fig. 12I).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho. Ductus bursae esclerosado dos tercios de su longitud, curvo, longitud dos tercios de la del corpus bursae. Corpus bursae a menudo cilíndrico, pero puede tomar una forma orbicular; longitud dos veces más larga que el diámetro de la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con una espina que sobresale en la parte media posterior, recta en la parte anterior, tan largo como el ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une en la parte anterior del corpus bursae por un ducto largo, delgado y membranoso (Fig. 13I).

Morfología del corion. Huevos con medidas promedio de 1119 μm de largo y 513 μm de ancho, 2.2 veces más largos que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/2 en relación ancho y largo (Fig. 14I). Tienen forma elipsoidal con la base convexa y el ápice recto; el área micropilar tiene forma de roseta. El área apical presenta un adelgazamiento entre las costillas uno y nueve. Hay entre 25 y 30 costillas, lo más frecuente es encontrar 28; las costillas se extienden desde el ápice hasta la base, éstas coinciden entre ejes largos y presentan espacios intercostales con amplitud constante, excepto en el ápice y en la base donde se reduce la distancia. Presentan siete ejes longitudinales largos y de tres a cuatro cortos, los cuales están separados por cinco u ocho costillas del área micropilar. Huevos asimétricos, la disposición de los ejes es variable, se reconocen las siguientes fórmulas: 7L3C y 7L4C. Color $N_{00}A_{20}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 5 ejemplares MÉXICO. Oaxaca: Candelaria Loxicha, El Azulillo, 380 msnm. 15°53'25"N, 96°29'27"W. 05.VII.2011, Col. J. Llorente, ABD-246 y 247; Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofia, camino a la Magdalena, 410 msnm. 15°52'9.3"N, 96°21'55.5"W. 10.X.2011, Col. J. Llorente, ABD-285; 1.VIII.2012, Col. J. Llorente, CGEN-02, CAL-02.

Phoebis argante argante (Brown, 1929)

Alas. Envergadura alar mediana a grande, de 40-75mm. Alas naranja (Fig. 10J). Machos con borde harinoso en AD; sedas delgadas sobre la base del margen interno de AP y un cepillo de sedas sobre la base debajo de Sc+R1. Ápice de AA cuneiforme (Fig. 15J), margen externo de AP ligeramente convexo. AA con cuatro venas radiales, R₁ y R₂ de origen en CD; distancia de R₂ al extremo de CD mitad de la longitud de Di. M.; R₄+R₅ anastomosadas, unidas a R₃ un tercio de la distancia de CD al ápice. M₁ se une a R_s en mitad de la distancia de CD a R₄₊₅; Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I.; AP con Hu reducida; R_s, M₁ y M₂ se originan en CD; Di. S. y Di. M. dos tercios de la longitud de Di. I., Di. I. angulada (Fig. 11J).

Genitales masculinos. Edeago largo, delgado y curvo, mayor que la longitud del vinculum. Saccus simple y delgado, menor que la longitud del tegumen+uncus; vinculum delgado. Tegumen corto, menor que la longitud del uncus, sin lóbulo basal; proceso de articulación largo y delgado. Uncus simple y delgado, curvo. Anellus localizado arriba del saccus; juxta filiforme. Harpé pequeño, más largo que ancho, con sedas finas. Lóbulo interno cubierto de sedas gruesas; proceso dorsal y distal conspicuo, digitiforme y puntiagudo (Fig. 12J).

Genitales femeninos. Papilas anales bilobuladas, con sedas numerosas que varían en longitud. Lamela postvaginal con margen distal liso, el margen anterior se repliega formando una cresta alrededor del ostium y continúa en la lamela antevaginal, de forma irregular. Antrum delgado, en forma de embudo estrecho. Ductus bursae esclerosado un tercio de su longitud, curvo, de dos tercios de la longitud del corpus bursae. Corpus bursae cilíndrico, alargado, tres veces más largo que el diámetro de la pseudobursae. Signum situado en la boca del corpus bursae, conspicuo y esclerosado, en forma de placa con una espina que sobresale en la parte media posterior, recta en la parte anterior, tan largo como el ancho del corpus bursae. Pequeña bolsa secundaria, redonda, se une en la parte anterior del corpus bursae por un ducto corto y membranoso (Fig. 13J).

Morfología del corion. Huevos con medidas promedio de 1096 μm de largo y 481 μm de ancho, los huevos son 2.3 veces más largos que el diámetro máximo, esto es en proporción 1/2 en relación ancho y largo (Fig. 14J). Forma elipsoidal alargada, con la base convexa y el ápice recto; zona micropilar en forma de roseta. El área apical es angosta, presenta una retícula poligonal organizada en dos capas, que posteriormente se va diferenciando en ejes y costillas. El número de costillas oscila entre 20 y 23, lo más frecuente es encontrar 21; tienen espacios intercostales de igual amplitud, excepto en el área basal, donde se observa una reducción. Presentan entre siete y nueve ejes longitudinales largos y de tres a cinco ejes cortos, lo más frecuente es encontrar ocho largos y cuatro cortos. Los ejes cortos están distanciados por un promedio de cuatro costillas del área micropilar, aunque en algunos casos se observaron cinco. Los ejes largos se proyectan libres hacia la base, es decir, sin estar unidos por costillas. Huevos asimétricos, fórmulas reconocidas: 6L5C, 7L4C, 7L5C y 8L4C. Color: $N_{00}A_{20}M_{00}$ en el campo del naranja.

Material de estudio: 5 ejemplares. MÉXICO. Oaxaca: Candelaria Loxicha, El Azulillo, 380 msnm. 15°53'25"N, 96°29'27"W. 03-VII-2011, Col. J. Llorente, ABD-218, ABD-219, y ABD-220; Rancho Hagia Sofía, Santa María Huatulco camino a La Magdalena, 400 msnm. 15°22'42"N, 96°22'05"W. 29-V-2012. CAL-11; Chiapas: Yaxchilán, Ocosingo, Campamento arqueológico del INAH, 116 msnm. 14-II-1998, Col. A. Luis, CGEN-05.

5.2. Análisis y expresión de los caracteres

De 37 caracteres incluidos: 1 a 13 corresponden a morfología alar; 14 a 23 son de genitales masculinos; 24 a 27 son de genitales femeninos, y 28 a 37 corresponden a morfología del corion.

Morfología alar (caracteres 1 a 13)

1. Forma del ápice: (0) *cuneiforme*, (1) *redondo*, (2) *encorvado*, (3) *agudo*, (4) *triangular* (Fig. 15A). En Coliadinae se encuentran diversas formas de ápice. Este carácter ha sido tradicionalmente empleado para discernir entre géneros, por lo que ha sido descrito y esquematizado por algunos autores (Klots, 1931-1933; Le Crom *et al.*, 2004). En *Kricogonia lyside*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante* el ápice es cuneiforme; la costa es curva y el tegmen es recto. En *Prestonia clarki* y *Eurema albula* el ápice es redondo. En *Zerene cesonia* el ápice es agudo; en *Anteos clorinde* es encorvado y en *Colias dimera* el ápice es triangular; la costa y el tegmen son rectos.
2. Borde negro o castaño en el margen distal de las alas anteriores (machos). Amplitud relativa al área marginal. (0) *amplio*, (1) *estrecho* (Fig. 15B). Consiste en un borde oscuro en la parte distal de las alas anteriores. En las especies estudiadas se forman dos grupos en relación con este carácter. En *Zerene cesonia*, *Colias dimera* y *Eurema albula*, el borde es amplio; ocupa toda el área marginal (excepto en *E. albula* donde el borde oscuro se limita al área apical y una pequeña parte de la marginal). En *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis argante*, *Anteos clorinde* y *Kricogonia lyside*, la coloración alar es más uniforme y el borde oscuro se ha reducido notablemente. Aunque la expresión de este carácter es variable en Coliadinae, ha sido considerado de importancia taxonómica para la descripción de géneros y separación de algunas especies (Salazar y Rodríguez, 2004; Le Crom, 2004).
3. Punto negro o castaño en celda discal de las alas anteriores (machos). (0) *presente*, (1) *ausente* (Fig. 15B). Pocos géneros de Coliadinae neotropicales exhiben este carácter. Se trata

de una mancha oscura y ovoide, ubicada en la parte distal de la celda discal. En *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde* es fácil de observar y ha sido de importancia taxonómica en la descripción de las especies de estos géneros.

4. Borde harinoso en alas anteriores (machos). (0) ausente, (1) presente (Fig. 15C). Este carácter lo estudió por primera vez Butler (1870-1873) y se usó como herramienta taxonómica para separar grupos (Röber, 1924; Forbes, 1927; Klots, 1929a, b; 1931-1933). Con la presencia de este carácter, se manifestaron relaciones de afinidad entre *Aphrissa* y géneros próximos. En Coliadinae neotropicales, pocos géneros poseen este borde de escamas harinosas (androconias) en el margen dorsal de las alas. En las especies que se presenta, la amplitud es variable
5. Escamas androconiales en alas posteriores, debajo de Sc+R₁ (machos). (0) ausente, (1) presente (Fig. 15D). Las escamas androconiales son caracteres sexuales secundarios encontrados en gran número de especies en Coliadinae. La importancia de este carácter radica en la capacidad de los machos para atraer a las hembras. Las androconias pueden estar localizadas en el margen caudal de las alas anteriores o sobre el margen costal de las posteriores, en forma de “parches de olor” o manchas (Downey y Allyn, 1975). Variables en forma y tamaño. Este carácter se encuentra en *Colias dimera*, *Zerene cesonia*, *Anteos clorinde*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira* y *Rhabdodryas trite*. En *A. statira* el parche de androconias está presente en las alas anteriores traslapando con las androconias de las posteriores.
6. Escamas androconiales invadiendo Rs. (0) ausente, (1) presente (Fig. 15E). Este carácter se encuentra en *Prestonia clarki* y *Rhabdodryas trite* donde el parche de escamas androconiales cruzan Rs. En el resto del grupo de estudio, donde las androconias están presentes, se limita a la zona debajo de Sc+R₁, nunca pasando Rs.

7. Cepillo de sedas debajo de Sc+R₁ en AP. (0) ausente, (1) presente (Fig. 15C). Este carácter se estudió en Godman y Salvin (1879-1901) y se discutió en Forbes (1927). Consiste en un cepillo de sedas (escamas modificadas) ubicada en las alas posteriores, debajo de la Sc+R₁, en el margen superior de la celda discal. Estas sedas se encuentran en *Rhabdodryas trite* y *Phoebis argante*.

8. Origen de R₂ (AA). (0) R₂ surge de la celda discal, (1) R₂ surge del sector radial (R₃, R₄₊₅) (Fig. 15G). En Pieridae, la segunda vena radial muestra dos orígenes: 1) R₂ surge de la celda discal o 2) R₂ surge del sector radial (R₃, R₄₊₅) y en esta condición hay una tendencia de R₂ a fusionarse con el resto de las radiales (Klots, 1931-1933). En este estudio, la segunda vena radial de *Colias dimera* surge del sector radial; en el resto de los géneros, surge de la celda discal.

9. Distancia de R₂ al extremo de CD (AA). Longitud relativa a Di.M. (0) menor, (1) igual, (2) mayor (3) (Fig. 15F). Este carácter es variable en Coliadinae. En *Aphrissa* y *Rhabdodryas*, la distancia de R₂ al extremo de CD es mayor a la longitud de Di.M.; en *Phoebis* y grupos más alejados esta distancia es menor de la longitud. En *Zerene*, R₂ surge del extremo de la celda y en *Colias* R₂ surge del sector radial.

10. Distancia del extremo de CD a M₁ (AA). Longitud relativa a la distancia del extremo de CD a R₄₊₅. (0) un tercio, (1) mitad, (2) dos tercios (Fig. 15F). En Pieridae, la articulación de vena mediana 1 está relacionada con la fusión de las venas radiales. La separación de M₁ del extremo de CD es primitivo, mientras que el acercamiento de esta vena a CD es derivado (Klots, 1931-1933). En *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira* y *Rhabdodryas trite*, la distancia entre CD y M₁ es un tercio de la distancia de CD a R₄₊₅. En *Anteos clorinde* es dos tercios y en grupos externos *Eurema albula*, *Zerene cesonia* y *Colias dimera* es de la mitad de la longitud.

- 11.** Distancia del extremo de CD a R₄₊₅ (AA). Longitud relativa a la distancia del extremo de CD al ápice. (0) *mitad*, (1) *dos tercios*, (2) *un tercio* (Fig. 15F). La fusión de las radiales en Pieridae es considerado un carácter derivado (Klots, 1931-1933). En Coliadinae, R₄ y R₅ se encuentran fusionadas y se articulan con R₃. La articulación de esta vena es variable en *Aphrissa*, géneros relacionados y posibles grupos externos. La presencia de este carácter muestra tres posibles agrupaciones: en *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*, el punto de articulación de R₄₊₅ está a un tercio de la distancia del extremo de CD al ápice; en *Zerene cesonia* y *Colias dimera* R₄₊₅ está a dos tercios de la distancia del extremo de CD al ápice; en los grupos más basales *Kricogonia lyside*, *Eurema albula* así como en *Anteos clorinde* R₄₊₅ se articula en la mitad de la distancia. Esto indica que la separación del punto de articulación de R₄₊₅ al extremo de CD es plesiomórfico y el acercamiento es apomórfico.
- 12.** Longitud de Di.M. relativa a Di.I. (AA). (0) *mitad*, (1) *dos tercios*, (2) *un tercio* (Fig. 15G). La expresión de este carácter es variable. En los grupos más basales *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, así como en grupos más derivados, como en *Prestonia clarki*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*, la longitud de Di.M. es dos tercios de la longitud de Di.I.; en *Colias dimera* y *Zerene cesonia* es de un tercio de la longitud. En *Aphrissa statira* y *Anteos clorinde* es la mitad de la longitud.
- 13.** Vena humeral (AP). (1) *ausente*, (2) *presente* (Fig. 15F). En Coliadinae la vena humeral está notablemente reducida o ausente en comparación con otras familias de Pieridae. Ha sido de importancia taxonómica para separar Coliadinae de Pierinae, en donde la vena humeral generalmente es larga (Ehrlich, 1958). En *Aphrissa* y grupos relacionados, la vena humeral está reducida y tiene forma curva, excepto en *Prestonia* y los grupos basales *Kricogonia* y *Eurema*, donde el carácter no se presenta.

Genitales masculinos (caracteres 14-23)

- 14.** Edeago con prolongación basal. (0) presente, (1) ausente (Fig. 16A). En el grupo de estudio, se evidencian dos tipos de edeago. En el grupo *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*, el edeago es largo, delgado y simple, sin prolongaciones. En *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde*, el edeago es muy curvo y lleva una prolongación basal en su parte ventral, algunas veces con dientes o espinas en su parte distal (Klots, 1929b; 1931-1933). Esta prolongación es conocida como prolongación basal del edeago. Su función es servir como anclaje a los músculos (apodemas); ausente en gran parte de los géneros de Coliadinae.
- 15.** Espinas en prolongación basal del edeago. (0) presente, (1) ausente (Fig. 16C). La prolongación basal del edeago en este estudio solo se encuentra en *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde*. De este grupo, solo *A. clorinde* carece de estructuras espiniformes en la parte distal.
- 16.** Longitud del saccus, relativo al tegumen+uncus. (0) menor, (1) mayor, (2) igual (Fig. 16A). Este carácter es variable en Coliadinae. En *Kricogonia lyside*, *Colias dimera*, *Anteos clorinde*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*, el saccus es corto y su grosor es variable. En *A. statira*, el saccus es delgado y de igual longitud al tegumen+uncus. En *Eurema albula*, *Zerene cesonia*, *Prestonia clarki* y *Rhabdodryas trite*, el saccus es notablemente largo y delgado.
- 17.** Lóbulo basal del tegumen. (0) ausente, (1) presente (Fig. 16A). Este carácter surge de la mitad del margen distal del tegumen, en posición dorsal. Es una extensión del tegumen, lóbulo, característico de *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde*, los que comparten un tipo de armadura genital similar. En el resto del grupo de estudio *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante* no se presenta este carácter.

- 18.** Proceso de articulación del tegumen. (0) *largo*, (1) *corto* (Fig. 16A). En Coliadinae el tegumen exhibe una prolongación en el margen lateral, ésta presenta unas estructuras denominadas procesos de articulación del tegumen. Este proceso se articula con el margen dorsal del harpé (Klots, 1929b). En el grupo de estudio, el proceso de articulación es largo (delgado o grueso) en *Kricogonia lyside*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*. En *Eurema albula*, *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde* el proceso siempre es grueso y corto.
- 19.** Juxta, forma. (0) *laminar*, (1) *filiforme* (Fig. 16B). La juxta en la mayoría de géneros de Coliadinae es laminar. Esta lámina esclerosada soporta el anellus (membrana que rodea al edeago) (Klots, 1929b). Este carácter es filiforme en *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*; Brown (1929) lo analizó como criterio de agrupación en estos géneros.
- 20.** Anellus, posición relativa al saccus y vinculum. (0) *arriba del saccus*, (1) *cerca de la mitad del vinculum* (Fig. 16C). Este carácter lo detectó Klots (1929b) en sus “relaciones filogenéticas intuitivas” para Coliadinae. En *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante* el anellus se encuentra cercano al saccus. En *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde*, el saccus se encuentra cerca de la mitad del vinculum, notablemente alejado del saccus.
- 21.** Longitud del harpé. (0) *más largo que ancho*, (1) *más ancho que largo* (Fig. 16B). El harpé es un saco aplanado, variable en ornamentación. En este estudio, este carácter es más largo que ancho en *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*. En *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde*, es más ancho que largo.
- 22.** Proceso dorsal del harpé. (0) *presente*, (1) *ausente* (Fig. 16B). El proceso dorsal del harpé es una proyección variable en forma y tamaño. Ausente en *Eurema albula*, *Colias dimera*, *Zerene cesonia*, *Anteos clorinde* y *Rhabdodryas trite*.

23. Forma del proceso distal. (0) *prolongado espatulado*, (1) *prolongado digitiforme*, (2) *corto acuminado*, (3) *corto redondo* (Fig. 16B); Klots (1929b) analizó este carácter. El proceso distal es un atributo que evidencia dos tipos de genitales y dos posibles agrupaciones en Coliadinae. En *Aphrissa statira* y grupos afines, el proceso distal es prolongado (espatulado o digitiforme). En grupos más alejados a *Aphrissa*, la armadura genital presenta un proceso distal corto, variable en forma y ornamentación. Puede ser acuminado (*Anteos clorinde*) o redondo (*Eurema albula*, *Colias dimera*, *Zerene cesonia*). A su vez, este proceso puede llevar lóbulos, dientes o espinas en su parte distal.

Genitales femeninos (caracteres 24-27)

24. Ductus bursae. (0) *membranoso*, (1) *esclerosado* (Fig. 17A). Ducto que comunica el corpus bursae con el ductus seminalis y el ostium. Es esclerosado en la mayor parte de las especies estudiadas excepto en *Kricogonia lyside* y *Colias dimera* donde el ductus es membranoso.

25. Esclerosamiento del ductus bursae. Relativo a su longitud. (0) *mitad*, (1) *dos tercios de su longitud*, (2) *un tercio* (Fig. 17B). El ductus bursae en el grupo de estudio es variable en esclerosamiento. En *Zerene cesonia*, *Prestonia clarki*, *Aphrissa statira* y *Phoebis sennae*, esta estructura es esclerosada dos tercios de su longitud. En *Eurema albula* y *Anteos clorinde* el ductus es esclerosado la mitad de su longitud y en *Phoebis argante* solo un tercio.

26. Forma del corpus bursae. (0) *orbicular*, (1) *semicuadrada*, (2) *piriforme*, (3) *cilíndrica* (Fig. 17B). El corpus bursae es un saco de forma variable cuya función es recibir el producto de la eyaculación (Scoble, 1995). En los grupos más primitivos el corpus bursae es redondo; en *Anteos clorinde*, el corpus es carácter variable y se presenta de dos formas: orbicular o semicuadrada. En *Aphrissa statira* es piriforme, mientras que en *Phoebis sennae* y *Phoebis argante* es cilíndrica. La tendencia del corpus es a alargarse en grupos más derivados.

27. Forma del signum. (0) *placa rodeada de estructuras espiniformes*, (1) *placa con una espina conspicua en la parte media posterior* (Fig. 17A). Este carácter puede tomar la forma de parches, bandas, espinas o placas que tienen una pared lisa o pueden estar conformados de estructuras espiniformes (Scoble, 1995). Se presentan dos tipos de signa. En los grupos menos derivados, esta estructura es en forma de placa, con estructuras espiniformes alrededor. En *Aphrissa statira* y grupos relacionados, el signum es una placa de apariencia lisa con una espina conspicua en su parte media posterior y una curvatura en la parte anterior (excepto en *Phoebis sennae* y *Phoebis argante* donde el signum en la parte anterior es recto). La longitud del signum es variable, ocupa todo el ancho del corpus bursae o solo la mitad de éste.

Morfología del corion (caracteres 28-37)

28. Huevos, forma. (0) *elipsoidal*, (1) *fusiforme* (Fig. 18). En Pieridae este carácter ha sido ilustrado por varios autores con fines taxonómicos (Llorente-Bousquets y Le Crom, 2004; Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino, 2007; Hernández-Mejía *et al.*, 2013). En este estudio se identificaron dos formas de huevos. En el estado más generalizado, la forma es elipsoide, que consiste en un huevo más largo que ancho, con base convexa y amplia; el ápice es estrecho y redondo como en *Kricogonia lyside*, *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Prestonia clarki*, o recto como en *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*. Los huevos fusiformes solo se encontraron en *Eurema albula* y *Anteos clorinde*. Este carácter se define por la forma alargada de los huevos, el adelgazamiento de sus extremos y la forma relativamente redonda de la base y el ápice.

29. Ápice, forma. (0) *redondo*, (1) *recto* (Fig. 18A). Se detallaron dos tipos de ápice en el estudio de huevos. Recto en *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae*, *Phoebis argante* y redondo en *Kricogonia lyside*, *Eurema albula*, *Colias dimera*, *Zerene cesonia*, *Anteos clorinde* y *Prestonia clarki*.

- 30.** Diseño de exocorion. (0) *reticulado indiferenciado*, (1) *con ejes y costillas conspicuas y con relieve* (Fig. 18B). En Coliadinae se presentan dos patrones de diseño coriónico: retículas o ejes y costillas. En las especies más plesiotípicas (*Kricogonia lyside* y *Eurema albula*), la estructura del corion es reticulada. En la mayoría de especies estudiadas, el diseño del exocorion está organizado en ejes y costillas que pueden estar definidas desde el ápice hasta la base o interrumpidas en algún punto para formar retículas desorganizadas variadas en forma y posición.
- 31.** Ejes y costillas en exocorion. (0) *interrumpidas*, (1) *definidas hasta la base* (Fig. 18A). El diseño del exocorion en grupos más generalizados, consta de una retícula desorganizada variada en forma y tamaño. En grupos más derivados, tales retículas se organizan y forman ejes y costillas, variables en número y posición. En *Colias dimera* y *Zerene cesonia*, los ejes y costillas están presentes, pero se interrumpen o se desordenan en algún punto del exocorion para formar pequeñas retículas en la mitad (*C. dimera*) o en la base del huevo (*Z. cesonia*). En *Aphrissa statira* y grupos afines, los ejes y costillas están definidos desde el ápice a la base.
- 32.** Ápice con retícula ovoide organizada. (0) *ausente*, (1) *presente*. Este carácter se encuentra en *Rhabdodryas trite* y *Phoebis argante*. El corion presenta una retícula ovoide en el área apical. Esta se organiza en dos o tres capas que posteriormente se van diferenciando en ejes y costillas.
- 33.** Espacio intercostal. Relativo al ápice. (0) *reducido*, (1) *amplio* (Fig. 18A). El espacio intercostal del exocorion en *Aphrissa* y géneros relacionados es variable y se relaciona al número de costillas presentes. En *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante* el número de costillas es pequeño (entre 20 y 30); el espacio intercostal es amplio excepto en el ápice donde se reduce. En *Colias dimera*, *Zerene cesonia* y *Anteos clorinde* el número de costillas es mayor y el espacio intercostal es reducido y uniforme, tanto en el ápice como en el centro y la base del corion.

- 34.** Amplitud de la base. Relativo al ápice. (0) dos veces más amplia, (1) dos tercios más amplia (Fig. 18A). En *Kricogonia lyside*, *Zerene cesonia*, *Anteos clorinde* y *Prestonia clarki*, la base es dos veces más amplia que el ápice. En *Eurema albula*, *Colias dimera*, *Aphrissa statira*, *Rhabdodryas trite*, *Phoebis sennae* y *Phoebis argante*, la base es dos tercios la amplitud del ápice.
- 35.** Número de ejes longitudinales largos. (0) mayor a nueve, (1) entre siete y nueve (Fig. 18A). Los ejes longitudinales largos en el grupo de estudio se extienden desde el ápice a la base. En *Aphrissa statira* y grupos afines el número de ejes longitudinales oscila entre siete y nueve. En grupos menos derivados, el número es mayor a nueve.
- 36.** Número de costillas. (0) mayor a treinta, (1) entre veinte y treinta. El número de costillas es variable; sin embargo en el grupo de estudio se muestran dos patrones que permiten usar este carácter como herramienta taxonómica y relacionar especies. En huevos más derivados el número de costillas y ejes longitudinales es reducido y los espacios intercostales amplios. En grupos más plesiotípicos el número de costillas y ejes es mayor; los espacios intercostales son reducidos. De las especies estudiadas, en *Aphrissa statira* y géneros cercanos el número de costillas es entre veinte y treinta. En *Anteos clorinde*, *Colias dimera* y *Zerene cesonia*, el número de costillas es mayor a treinta.
- 37.** Endocorion con microretícula. (0) ausente, (1) presente (Fig. 18A). El corion en Coliadinae está conformado por dos capas; una capa externa (exocorion) y una delgada capa interna (endocorion). El exocorion es variable en ornamentación y es la más conspicua. Debajo del exocorion se aprecia el endocorion que se expresa en variedades microreticulares. De las especies estudiadas, se presenta una micro-retícula formada por polígonos de más de cuatro lados en *Prestonia clarki* y *Aphrissa statira*.

5.3. Análisis filogenético

Datos morfológicos. De 37 caracteres incluidos, se retuvieron 34 informativos para parsimonia. Se obtuvo un árbol de 71 pasos (CI= 0.69, RI=0.69) mostrado en la Figura 19. *Aphrissa* y géneros afines no forman un grupo monofilético. Los resultados obtenidos muestran dos agrupaciones: primer clado *Colias* + *Zerene* es hermano de *Anteos* y éstos a su vez de *Eurema*; el segundo clado está conformado por los géneros *Phoebis* + *Rhabdodryas* como taxones hermanos de *Aphrissa* y éstos a su vez como grupo hermano de *Prestonia*. *Kricogonia* se ubica como el taxón más basal en el árbol.

El primer clado, *Eurema* (*Anteos* (*Zerene* + *Colias*)) se encuentra soportado por cuatro sinapomorfías (caracteres 1, 17, 22 y 27) con valores de soporte bootstrap de 57%. *Anteos* forma un clado con (*Zerene* + *Colias*) soportado por seis sinapomorfías (caracteres 0, 2, 13, 16, 19 y 20) y soporte de ramas de 95%. *Colias* y *Zerene* son taxones hermanos, con cuatro sinapomorfías (caracteres 0, 10, 11 y 30) y valores de soporte de 76%.

El segundo clado, *Prestonia* (*Aphrissa* (*Rhabdodryas* + *Phoebis*)) se encuentra soportado por siete sinapomorfías (caracteres 5, 8, 10, 32, 34, 35 y 36). La monofilia de *Aphrissa* + (*Rhabdodryas* + *Phoebis*) está soportada por tres sinapomorfías (caracteres 25, 26, y 28) y un valor de 66% de bootstrap. *Rhabdodryas* y *Phoebis* están soportados por cuatro sinapomorfías (caracteres 6, 18, 25, 31) y valores de 58%.

Datos moleculares y combinados. *Prestonia* no se incluyó en los análisis con datos moleculares, debido a que las secuencias obtenidas para este género fueron bastante divergentes al grupo de estudio, y al hacer un Blast se encontró que la secuencia tiene un porcentaje mayor de similitud (mayor a 90%) con grupos que no pertenecen a Pieridae (por ejemplo *Hamadryas* y *Memphis* de Nymphalidae o *Parides* de Papilionidae). Lo más cercano a Coliadinae, con un porcentaje menor (menos del 90% de similitud) fue *Eurema*.

Sin incluir a *Prestonia*, las topologías encontradas utilizando el gen mitocondrial *COI* son similares por los tres métodos de análisis (MP, ML y BI), al considerar el set de datos moleculares de manera individual y el combinado (datos moleculares y morfológicos; Fig. 20). Se soportan las relaciones de *Aphrissa* con los géneros *Rhabdodryas* + *Phoebis* (Bootstrap 78% MP, 88% ML y PP=98%). Estos resultados son similares a los obtenidos con evidencia morfológica. *Anteos* aparece nuevamente como hermano de *Colias* y *Zerene* (Bootstrap 29% MP, 60% ML y PP=86%), mientras que el género *Eurema* cambia su posición filogenética. Este género forma parte del clado *Aphrissa* y grupos cercanos (Bootstrap 56% MP, 85% ML y PP=98).

Reconstrucción de estados ancestrales. Hay 12 órdenes de angiospermas (plantas huésped) que son usados por *Aphrissa* y grupos afines (Cuadro 2). Los resultados sugieren que la “planta ancestral” para estos géneros pertenece al grupo de las Fabales, mientras que Lamiales, Brassicales y Sapindales son estados derivados (Fig. 21). De modo que se puede inferir que los géneros que se alimentan de Brassicales y Sapindales evolucionaron este carácter independientemente, al menos tres veces a partir del ancestro que se alimentaba de Fabales en la evolución de Coliadinae.

Estos resultados son congruentes a los reportados por Braby y Trueman (2006), quienes evaluaron la asociación de Pieridae con sus plantas huésped; ellos encontraron muchos cambios en la evolución de las plantas huésped de Coliadinae y relacionaron tales cambios a múltiples procesos de colonización.

De la topología obtenida para este estudio, se puede apreciar que *Anteos* y *Prestonia* son predominantes en Fabales, por lo que se ubican como géneros menos derivados. Estos resultados son soportados por caracteres morfológicos. Mientras que *Aphrissa*, *Rhabdodryas* y *Phoebis* se pueden alimentar de otras familias de plantas además de las Fabales, lo que revela la presencia de estados polimórficos en estos géneros.

DISCUSIÓN

Este estudio representa el primer análisis filogenético que intenta dilucidar las relaciones de *Aphrissa* y géneros cercanos, con base en el estudio de morfología alar, genitales masculinos y dos nuevos sistemas de carácter: genitales femeninos y morfología del corion. A su vez es importante resaltar la inclusión del gen *COI*. Esta es la primera inferencia que se hace para el grupo con datos combinados.

Cabe resaltar la inclusión de los géneros *Prestonia* y *Rhabdodryas* en este análisis; los cuales no habían sido examinados con fines filogenéticos y por mucho tiempo se dudó de la posición taxonómica de éstos. Sin embargo, los caracteres morfológicos alares, genitales y del corion, muestran rasgos que permiten considerarlos géneros independientes y cercanos a *Aphrissa*.

Las antiguas “*Catopsilias Americanas*” no forman un grupo monofilético, como lo habían propuesto Forbes (1927) y Klots (1929ab, 1931-1933). Estas hipótesis filogenéticas agrupaban a *Aphrissa* dentro de *Catopsilia* o *Phoebis*, como subgéneros relacionados. Sin embargo, los resultados con base en caracteres morfológicos muestran que *Aphrissa* es un género independiente relacionado con (*Rhabdodryas* + *Phoebis*) que a *Phoebis* propiamente. Estos resultados concuerdan con la clave de identificación presentada por Godman y Salvin (1879-1901), quienes agruparon a *Rhabdodryas* + *Phoebis* por la presencia de un cepillo de sedas (androconias) debajo de Sc+R₁ en alas posteriores.

Prestonia, que se consideró un sinónimo de *Phoebis*, queda alejado de los taxones como un género plesiotípico. Las sinapomorfias que soportan a *Aphrissa* y sus géneros más cercanos (*Rhabdodryas* + *Phoebis*) son la forma del corpus bursae, signum y ápice del huevo. Estos caracteres no habían sido incluidos en estudios filogenéticos de Coliadinae.

Los genitales femeninos en Coliadinae han sido documentados y descritos para algunos grupos; hay consenso en la terminología de estructuras asociadas y el número de segmentos

abdominales implicados de acuerdo con los trabajos de Klots (1970) y Scoble (1995). Sin embargo, el uso de genitales femeninos en la inferencia de las relaciones filogenéticas para Coliadinae había sido nulo. La escasa inclusión de estos caracteres en estudios filogenéticos se debe a la aparente simplicidad y uniformidad estructural entre las especies (Galicia *et al.*, 2008; Jiménez *et al.*, 2011).

No obstante, en este estudio las estructuras femeninas han sido de importante valor taxonómico para la separación de géneros e inferir las relaciones. El signum en *Aphrissa* y géneros cercanos es similar en forma, tamaño y ornamentación. El corpus bursae, presenta una forma alargada, su forma es variable, sin embargo, es un carácter que permite inferir relaciones entre estos géneros.

En cuanto a la morfología del corion, como sistema de caracteres está poco explorado en Coliadinae. El corion se caracteriza por tener diferentes tipos de formas, que pueden cumplir muchas funciones, como protección contra el medio y la desecación e intercambio de gases (Forister *et al.*, 2006). En el clado *Aphrissa* (*Rhabdodryas* + *Phoebis*), los huevos se caracterizan por ser elipsoides con ápice recto y base convexa. Los ejes y costillas están definidos, el número de costillas es reducido en comparación a grupos más plesiotípicos.

Prestonia, que había sido considerado como un sinónimo de *Phoebis* (v. gr. Klots, 1931-1933), en este estudio queda en la posición más basal del clado en la hipótesis propuesta para datos morfológicos, respaldando que se trata de un buen género. Este muestra caracteres como la forma del signum, la ausencia del borde harinoso en las alas, así como la pérdida de la vena humeral que lo separan de *Phoebis* y lo ubican en una posición más primitiva, pero cercano a *Aphrissa*. Otro carácter diagnóstico es la morfología del corion; el ápice y la base son redondos, los ejes y costillas no se expresan. La ornamentación del huevo es simplemente reticulada.

Anteos no es grupo hermano de *Aphrissa*, está más relacionado al clado (*Zerene* + *Colias*). Las apomorfías compartidas por el clado son de la morfología alar y los genitales masculinos.

Éstos son, la presencia de un punto negro en la celda discal de alas anteriores, la prolongación basal del edeago, el lóbulo basal del tegumen, posición del anellus y longitud del harpé. Tales caracteres fueron estudiados por Klots (1929a, b, 1931-1933).

El clado concuerda en parte con la hipótesis propuesta por Braby *et al.* (2006) para datos moleculares, quienes en sus análisis recuperaron a (*Zerene* + *Colias*) como taxones hermanos, con un fuerte soporte de ramas. Mientras tanto, *Kricogonia* se ubicó como el taxón menos derivado y hermano de la suma de los otros géneros. Tal resultado es congruente con Klots (1931-1933) y Braby *et al.* (2006).

Con relación a los resultados obtenidos para el género *Prestonia* con datos moleculares, se encontró que la secuencia de este género es bastante divergente. El porcentaje de similitud de esta secuencia con grupos ninfálicos y papiliónidos fue alto y en un porcentaje menor, esta secuencia tuvo similitud con el género *Eurema* (grupo externo de este estudio). Una posible explicación a estos resultados es que *Prestonia* aún mantiene un gran número de caracteres plesiomórficos y el gen usado en este estudio puede no ser el más indicado para inferir las relaciones de este género.

Con los resultados obtenidos, *Prestonia* queda más cercana al género *Eurema* y caracteres morfológicos tales como la ausencia del borde de escamas androconiales en las alas anteriores, forma reticulada del huevo y forma del signum en genitales femeninos podrían estar soportando algún tipo de relación entre estos grupos. Sin embargo, cabe aclarar que se requiere más información para establecer relaciones entre estos géneros. Evidencia molecular es clave para realizar una aproximación a dichas relaciones.

En cuanto a plantas de alimentación, *Aphrissa* y grupo afines usan cuatro grupos principales: Fabales, Lamiales, Brassicales y Sapindales. Lo más común es encontrar que se alimenten de Fabales. Este orden de plantas es asumido tentativamente como las plantas huésped de los grupos más plesiotípicos de Coliadinae (Ehrlich y Raven, 1964; Braby y Trueman, 2006; Wheat *et al.*, 2007).

Sin embargo, diversos géneros de Coliadinae han cambiado de familias huésped, tal es el caso de *Aphrissa*, *Rhabdodryas* y *Phoebis*, que han derivado a una amplia variedad de angiospermas. Estos géneros se alimentan de familias que no están cercanamente relacionadas (APG III, 2009). Los cambios de huésped para estos géneros son interpretados por ecólogos evolutivos como colonizaciones múltiples posteriores. Este hecho se podría relacionar con la proximidad física de las plantas a individuos de estas especies o posibles errores en oviposición (Chew y Robbins, 1984). Sin embargo se requieren estudios para explicar tales fenómenos.

Las especies que se alimentan de Lamiales, Brassicales y Sanpidales han evolucionado de modo independiente, lo que sugiere que más que un proceso de coevolución, *Aphrissa* y géneros relacionados han tenido la capacidad de colonizar diferentes huéspedes. Lo que no ocurre en *Anteos* y *Prestonia* que se alimentan exclusivamente de Fabales. Estos resultados son esperados debido a que los géneros comprendidos en este estudio no forman un grupo monofilético y diferencias en las plantas huésped confirman dichas relaciones.

De los aspectos importantes a resaltar en el cambio de huésped, está el hecho de que *Aphrissa*, *Rhabdodryas* y *Phoebis* pueden depender de plantas del orden Brassicales. Este orden es uno de los recursos principales de las especies comprendidas en el grupo hermano de los Coliadinae, los Pierinae. Algunas interpretaciones han sugerido que estas plantas han desarrollado químicos como mecanismos de defensa, y los piéridos han desarrollado la habilidad de destoxificación ante estos químicos, por lo que este proceso juega un papel importante en la evolución de Lepidoptera y su capacidad de colonizar distintos grupos de plantas (Wheat *et al.*, 2007). Un caso similar en Pierinae podría ser aplicable al clado de *Catantacta*+*Leodonta*+*Pereute* que se alimentan de Loranthaceae y Viscaceae en el Neotrópico; así como *Eucheira* ligada a *Arbutus* (Ericaceae) en las montañas de México (Llorente, com. pers.).

Con esta investigación se sugiere que aunque se tienen ideas del posible ancestro huésped para especies de Coliadinae, estudios a profundidad son necesarios para inferir como ha sido este proceso y los cambios que se han requerido en la evolución de coliadinos neotropicales.

Finalmente, el estudio de las relaciones filogenéticas de *Aphrissa* y géneros cercanos es un aporte importante para una sistemática de Coliadinae más robusta. Este es un paso para entender las relaciones supraespecíficas en la subfamilia, con base en morfología en detalle y varios sistemas de carácter analizados. En cuanto a la hipótesis de relación propuesta en este trabajo, la presencia de homoplasias entre algunos caracteres hace endeble el soporte de algunos clados. Sin embargo, si en un futuro se incorpora otra clase de evidencia morfológica, como estados inmaduros e incluso datos moleculares (más genes), se dará un mayor apoyo a la hipótesis de relación propuesta.

CONCLUSIONES

- *Aphrissa* y los géneros estudiados no forman un grupo monofilético. Los resultados soportan las relaciones de *Aphrissa* con *Rhabdodryas* y *Phoebis*, mientras que *Prestonia* se ubica como el género más basal de este clado. *Anteos* no es tan cercano a estos géneros, como lo son entre ellos.
- Los resultados presentan cambios a lo que tradicionalmente se conocía de la posición filogenética de algunos géneros de Coliadinae. Tal es el caso de los géneros *Prestonia* y *Rhabdodryas* que no habían sido evaluados con este propósito. De igual forma creemos que caracteres adicionales (morfológicos o moleculares) son requeridos para corroborar las hipótesis sugeridas en este estudio.
- Los caracteres morfológicos de los genitales femeninos y los huevos, que no habían sido incluidos en estudios filogenéticos; mostraron gran importancia en esta investigación, soportando las relaciones de *Aphrissa* con *Rhabdodryas* y *Phoebis*.
- El género *Anteos* es un taxón próximo a los géneros *Zerene* y *Colias*. Dicha hipótesis concuerda en parte con estudios previos de Coliadinae. Los caracteres que soportan estas relaciones básicamente son de genitales masculinos.
- Los análisis realizados en este estudio bajo diferentes criterios de optimización, muestran hipótesis similares y soportan las relaciones entre *Aphrissa* y géneros próximos, lo que nos hace concluir que las relaciones en estos géneros son constantes.
- Se infiere que la planta ancestral huésped para *Aphrissa* y géneros cercanos pertenece al orden Fabales. Sin embargo, estos géneros de Coliadinae han mostrado diversos cambios de huésped que posiblemente han permitido la diversificación de las especies en el Neotrópico.

LITERATURA CITADA

- Ackery, P. R. 1989. Systematics and faunistic studies on butterflies. Pp. 9-21. En: Vane-Wright R. I. y P. R. Ackery, (eds.). *The biology of butterflies*. Princeton University Press. Academic Press, Londres.
- Ackery, P. R., R. de Jong y R. I. Vane-Wright. 1999. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea. Pp. 263–300. En: Kristensen N. P., (ed.). *Lepidoptera, moths and butterflies*, Vol. 1. *Evolution, systematic and biogeography*. Walter de Gruyter, Berlín.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group: classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105–121.
- Beccaloni, G. W., A. L. Vilorio, S. K. Hall y G. S. Robinson. 2008. *Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. Catálogo de las plantas huésped de las mariposas neotropicales*. Natural History Museum. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza. 536 p.
- Boggs, C. L., W. B. Watt y P. R. Ehrlich. 2003. *Butterflies: evolution and ecology taking flight*. University of Chicago Press, Chicago. 727 p.
- Boisduval, J. B. A. D. de y J. E. Le Conte. 1829-[1837]. *Histoire générale et iconographie des lépidoptères et des chenilles de l'Amérique septentrionale*. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 228 p.
- Braby, M. F. 2000. *Butterflies of Australia. Their identification, biology and distribution*. CSIRO Publishing, Melbourne. 458 p.
- Braby, M. F. 2005. Provisional checklist of genera of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Zootaxa*, 832: 1–16.

- Braby, M. F. y J. W. H. Trueman. 2006. Evolution of larval host plant associations and adaptive radiation in pierid butterflies. *Journal of Evolutionary Biology*, 19:1677–1690.
- Braby, M. F., R. Villa, y N. E. Pierce. 2006. Molecular phylogeny and systematic of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 147: 239–275.
- Brown, F. M. 1929. A revision of the genus *Phoebis* (Lepidoptera). *American Museum Novitates*, 368: 1–22.
- Brown, F.M. 1931. A revision of genus *Aphrissa*. *American Museum Novitates*, 454: 1–14.
- Brown, F. M. 1933. Notes on the genus *Phoebis* and the description of a new species. *American Museum Novitates*, 653: 1–5.
- Butler, A. G. 1870-1873. *Lepidoptera Exotica or descriptions and illustrations of exotic Lepidoptera*. E. W. Janson. Londres, 25–32 p.
- Caterino, M. S., S. Cho y F. A. H. Sperling. 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving tower of babel. *Annual Review of Entomology*, 45: 1–54.
- Chew, F. S. y R. K. Robbins. 1984. Egg-laying in butterflies. Pp. 65–79. En: Vane-Wright R. I. y P. R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*. Symposium of the Royal Entomological Society of London. Volume 11. Academic Press, Londres.
- Comstock, J. H. 1918. *The Wings of Insects*. Nueva York. 430 p.
- Da Costa Lima, A. 1950. *Insetos do Brasil*. 6° tomo. Capítulo XVIII. Lepidopteros. 2a parte. Escola Nacional de Agronomia Série Didáctica N° 8. Río de Janeiro. 420 p.
- D'Almeida, R. F. 1938. Revisão do gênero *Anteos* Hübn. (Lepid.: Pieridae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 33(4): 567–579.

- D'Almeida, R. F. 1939. Revisão do gênero *Aphrissa* Butl. (Lepid., Pieridae). *Boletim Biológico*, 4(3): 423–443.
- De Jong, R., R. I. Vane-Wright y P. R. Ackery. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Entomologica Scandinavica*, 27: 65–101.
- DeVries, P. 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton University Press. Princeton. 237 p.
- Downey, J. C. y A. C. Allyn 1975. Wing-scale morphology and nomenclature. *Bulletin of the Allyn Museum*, 31: 1–32.
- Elliot, J. N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 28(6): 373–506.
- Ehrlich, P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 39: 305–364.
- Ehrlich, P. R y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 586–608.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783–791.
- Forbes, W. T. M. 1927. The American *Catopsilia* (Lepidoptera, Pieridae). *Annals of the entomological Society of America*, 20(4): 474–480.
- Ford, E. B. 1945. *Butterflies*. Collins, Londres. 368 p.
- Forister M., J. A. Fordyce, C. Nice, Z. Gompert y A. M. Shapiro. 2006. Egg morphology varies among populations and habitats along a suture zone in the *Lycaeides idas-melissa* species complex (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomological Society of America*, 99(5): 933–937.

- Galicia I., V. Sánchez y C. Cordero. 2008. On the function of signa, a genital trait of female Lepidoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 101: 786–793.
- Geiger, H. J. 1980. Enzyme electrophoresis studies on the genetic relationships of Pierid butterflies. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 19:181–195.
- Godman, F. D. y O. Salvin 1879-1901. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. *Biologia Centrali Americana*. Londres, Taylor y Francis. Vol II. Londres.
- Goloboff, P., J. Farris y K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24:774–786.
- Grote, A. R. 1900. The descent of the pierids. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 39: 4–67.
- Hernández-Mejía, B. C., A. Flores y J. Llorente-Bousquets. 2013. Comparación morfológica del corion de especies de los géneros *Pieriballia*, *Itaballia*, y *Perrhybris* (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae), y sus implicaciones filogenéticas. *Southwestern Entomologist*, 38 (2): 275–291.
- Howe, W. 1975. *The Butterflies of North America*. Doubleday & Company, Inc. Nueva York. 633 p.
- Hübner, J. 1819. *Verzeichniss bekamnte Schmetterlinge*, Augsburg, Jacob Hübner. (2-8): 17–128.
- Janz, N y S. Nylin. 1998. Butterflies and plants: a phylogenetic study. *Evolution*, 52: 486–502.
- Jiménez-Ambriz G., D. Mota y C. Cordero. 2011. Genetic variation in a female genital trait evolved by sexual coevolution. *Genetica*, 139:1241–1249.
- Jordan, H. E. K. 1898. Contributions to the morphology of Lepidoptera. *Novitates zoologicae*, 5(3): 374–415.

- Klots, A. B. 1929a. The generic status of *Catopsilia* Hübner and *Phoebis* Hübner, with a discussion of the relationships of the species and the homologies of the male genitalia (Lepidoptera, Pieridae). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 24: 203–214.
- Klots, A. B. 1929b. The genus *Anteos* Hübner (Lepidoptera, Pieridae). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 24(3): 134–142.
- Klots, A. B. 1931-1933. A generic classification of the Pieridae (Lepidoptera) together with a study of the male genitalia. *Entomologica Americana*, 12: 139–242.
- Klots, A.B. 1970. Lepidoptera, 115–130 pp. En S. L. Tuxen, Ed. *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*, 2nd edition. Copenhagen, Unksgaard. 213 p.
- Kristensen, N. P. 1976. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutions-Forschung*, 14(1): 25- 33.
- Kristensen, N. P., M. J. Scoble y O. Karsholt. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa*, 1668: 699–747.
- Küppers, H. 1996. Atlas de los colores, más de 5500 matices con su caracterización y las instrucciones para su mezcla. Blume, Barcelona.
- Lamas, G. 2004. *Pieridae*. En: Lamas, G. (ed.), Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. Ed. Association for Tropical Lepidoptera, Inc. Vol. 5A. Gainesville, Florida, 439 p.
- Lamas, G. 2012. *Bibliography of Butterflies. An Annotated Bibliography of the Neotropical Butterflies and Skippers (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea)*. Revised Electronic Edition. 654p.
- Le Crom, J. F. 2004. *Rhabdodryas*. Pp. 65-66. En: Le Crom, J.F., J.E. Llorente, L.M. Constantino y J.A. Salazar. *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae*. Ed. Carlec. Bogotá. 133 p.

- Le Crom, J. F., J. E. Llorente, L. M. Constantino y J. A. Salazar. 2004. *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae*. Ed. Carlec. Bogotá. 133 p.
- Leston, D., D. S. Smith, y B. Lenczewski. 1982. Habitat diversity and immigration in a tropical island fauna: the butterflies of Lignum Vitae Key. *Journal of the Lepidoptera Society*, 36: 241–255.
- Llorente-Bousquets, J. E. 1984. Síntesis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género *Enantia* Hübner (Lepidoptera:Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana*, 58: 1–207.
- Llorente-Bousquets, J. E. y J. F. Le Crom. 2004. Coliadinae y Pierinae. Pp. 11-16. En: Le Crom, J. F., J. E. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino y J. A. Salazar. *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae*. Ed. Carlec. Bogotá. 133 p.
- Llorente-Bousquets, J. E. y J. Castro-Gerardino. 2007. Estudios en sistemática de Dismorphiini (Lepidoptera: Pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica. *Revista Académica Colombiana de Ciencias*, 31(118): 145–164.
- Llorente-Bousquets, J., L. Oñate, A. Luis y I. Vargas. 1998. *Papilionidae y Pieridae de México: Distribución Geográfica e Ilustración*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 235 p.
- Llorente-Bousquets, J., M. Trujano, A. Luis, D. J. Castro y I. Vargas. 2006. Patrones de distribución de la familia Pieridae (Lepidoptera). Pp. 715-770, En: Morrone, J. J. y J. E. Llorente (Eds.), *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>.

- Miller, L. D. 1970. Nomenclature of wing veins and cells. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 8(2): 37–48.
- Miller, L. D. y F. M. Brown. 1975. Notes on the rare Mexican pierid *Prestonia clarki* (Pieridae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 29(4): 256-258.
- Murphy, D. D. y P. R. Ehrlich 1984. On the Butterfly Taxonomy. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 23(1): 19–34.
- Nixon, K. C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, Nueva York.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413–426.
- Röber, J. K. M. 1924. Pieridae section. Pp. 53-111. En: Seitz A. (ed.) *Macrolepidoptera of the world*. Vol. 5.
- Ronquist, F. y J. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12): 1572–1574.
- Salazar, J. A. y G. Rodríguez. 2004. *Colias*. Pp. 60-61. En: Le Crom, J. F., J. E. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino y J. A. Salazar. *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae*. Ed. Carlec. Bogotá.
- Schaus, W. 1920. New species of Lepidoptera in the United States National Museum. *Proceedings of the United States national Museum*, 57(2307): 107-152.
- Scoble, M. J. 1995. *The Lepidoptera. Form, function and diversity*. Oxford University Press. Nueva York. 404 p.
- Scott, J. A. 1985. The phylogeny of butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 23: 241–281.

- Scott, J. A. 1986. *The Butterflies of North America. A natural history and field guide*. Stanford University Press. Stanford. 583 p.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23: 565–587.
- Stamatakis, A., P. Hoover y J. Rougemont. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology*, 57: 758–771.
- Swainson, W. 1821. A sketch of the natural affinities of the Lepidoptera Diurna of Latreille. *Philosophical Magazine*, (2)1(3): 180–188.
- Talbot, G. 1932-35. Pieridae. *Lepidopterorum Catalogus* 53: 1-320; 60: 325-384; 66: 386-697.
- Thompson J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 24: 4876–4882.
- Vázquez, L. 1956. Reconsideración taxonómica de *Prestonia clarki* Schaus - *Phoebis (Prestonia) clarki* (Schaus) - Lepidoptera-Pieridae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 26(2): 477–487.
- Venables, B. A. B. 1993. Phylogeny of the white and sulphur butterflies (Pieridae). Dissertation project proposal. Disponible por R. K. Robbins, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. Washington. 75 pp.
- Wahlberg, N., M. F. Braby, A. Z. Brower, R. de Jong, S. Nylin, N. E. Pierce, F. A. H. Sperling, R. U. Vila, A. D. Warren y E. Zakharov. 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 272(1572): 1577–1586.

- Warren, A. D., K. J. Davis, E. M. Stangeland, J. P. Pelham y N. V. Grishin. 2012. Illustrated Lists of American Butterflies. [6-V-2013]. <http://www.butterfliesofamerica.com/>.
- Wheat, C.W., H. Vogel, U. Wittstock, M. F. Braby, D. Underwood y T. Mitchell-Olds. 2007. The genetic basis of a plant–insect coevolutionary key innovation. *Proceedings of the national Academy of Sciences of the USA*, 104(51): 20427–20431.
- Wiens, J. J. 1998. The Accuracy of Methods for Coding and Sampling Higher-Level Taxa for Phylogenetic Analysis: A Simulation Study. *Systematic Biology*, 47(3): 397–413.
- Williams, C. B. 1930. *The migration of Butterflies*. Oliver & Boyd. Edimburgo y Londres. 473 p.
- Yamauchi, T. y O. Yata. 2004. Description of the Male and Female genitalia of *Kricogonia lyside* (Lepidoptera: Pieridae: Coliadinae). *Esakia*, 44: 217–224.

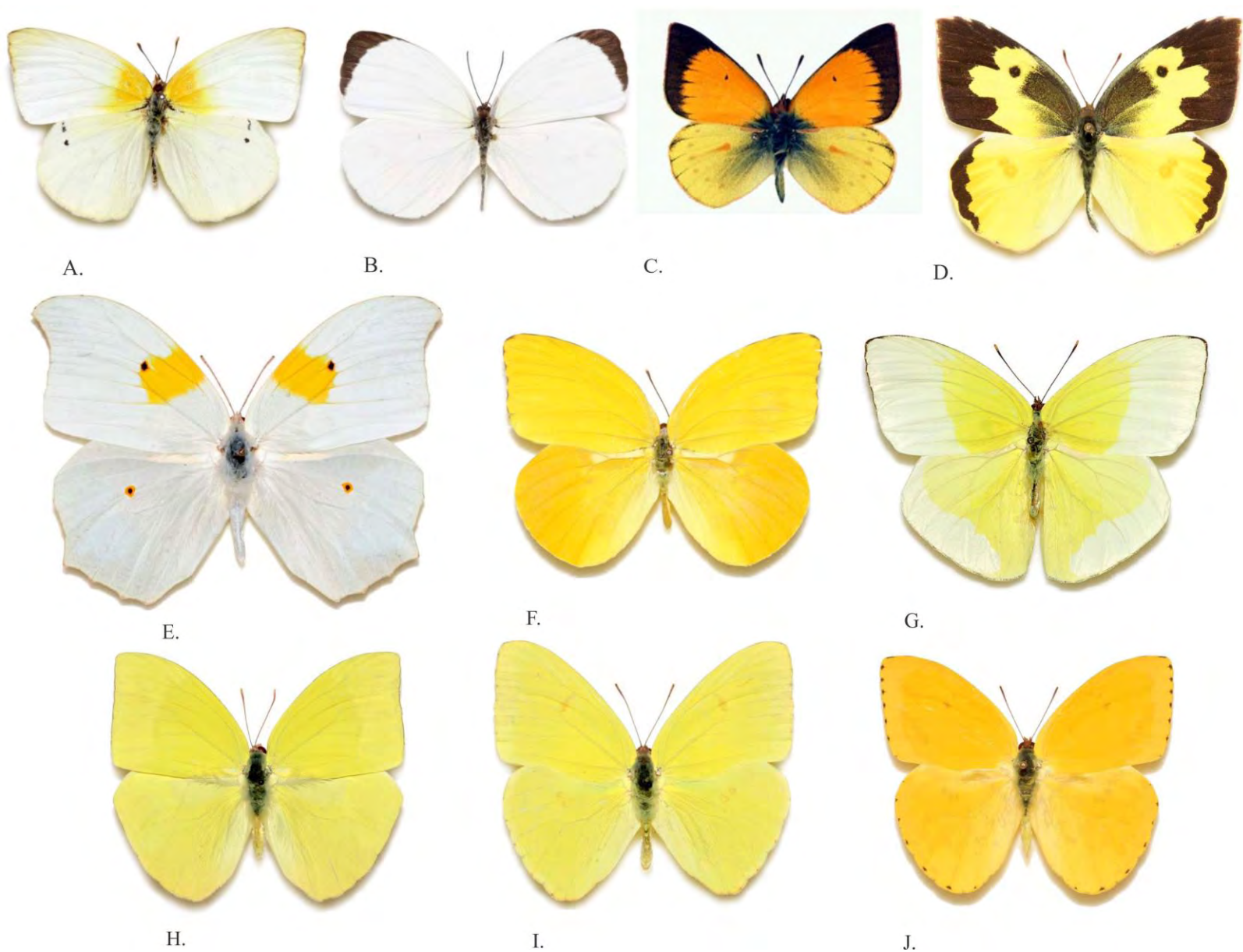


Figura 10. Imagos (machos) de *Aphrissa*, géneros relacionados y grupos externos. A. *Kricogonia lyside*; B. *Eurema albula*; C. *Colias dimera*; D. *Zerene cesonia*; E. *Anteos clorinde*; F. *Prestonia clarki*; G. *Aphrissa statira*; H. *Rhabdodryas trite*; I. *Phoebis sennae*; J. *Phoebis argante*. Se muestran los patrones de coloración y contorno. Fotografías tomadas de <http://www.butterfliesofamerica.com/> (Warren *et al.*, 2012).

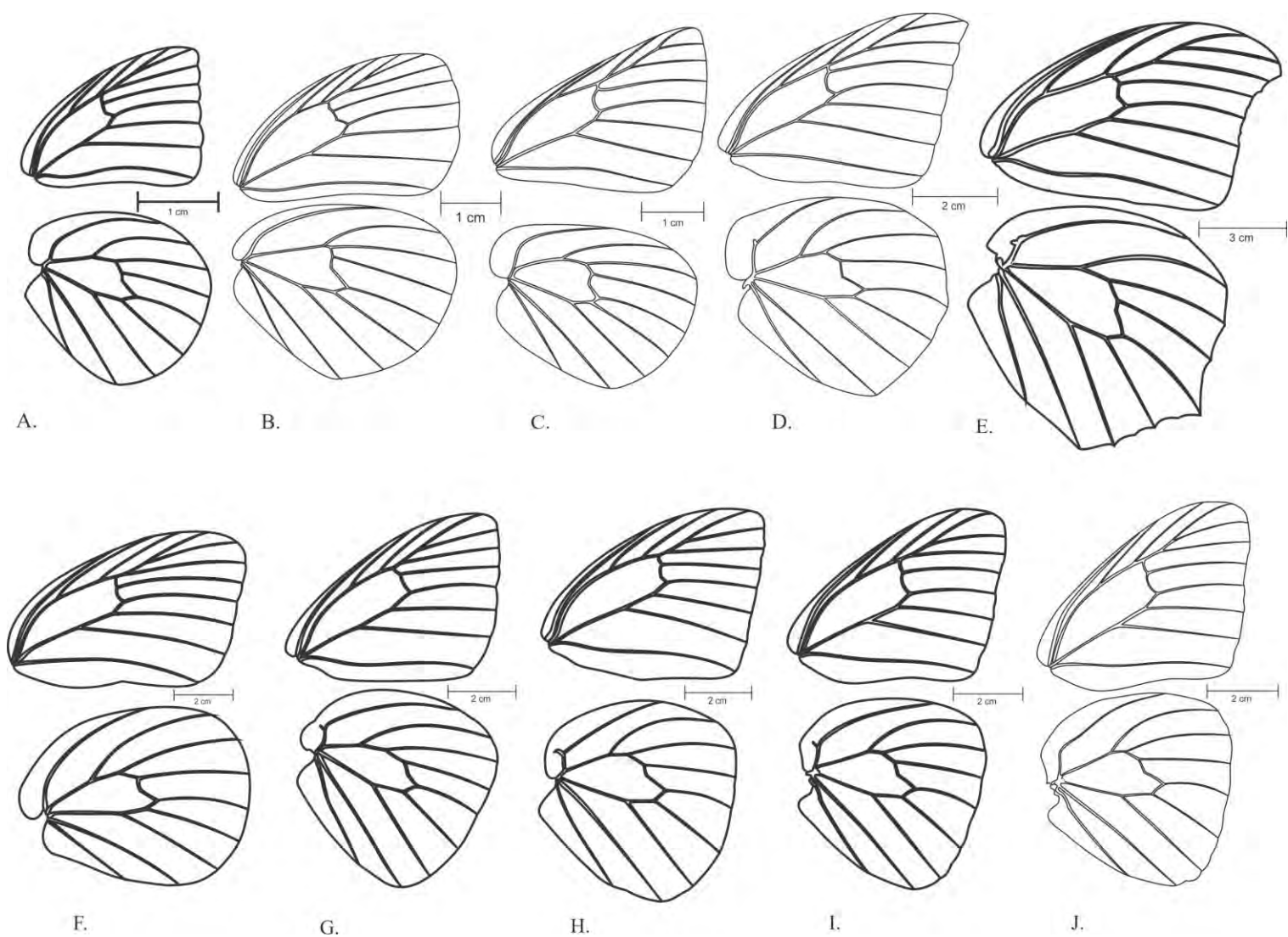


Figura 11. Venación alar de las especies: A. *Kricogonia lyside*; B. *Eurema albula*; C. *Colias dimera*; D. *Zerene cesonia*; E. *Anteos clorinde*; F. *Prestonia clarki*; G. *Aprissa statira*; H. *Rhabdodryas trite*; I. *Phoebis sennae*; J. *Phoebis argante*.

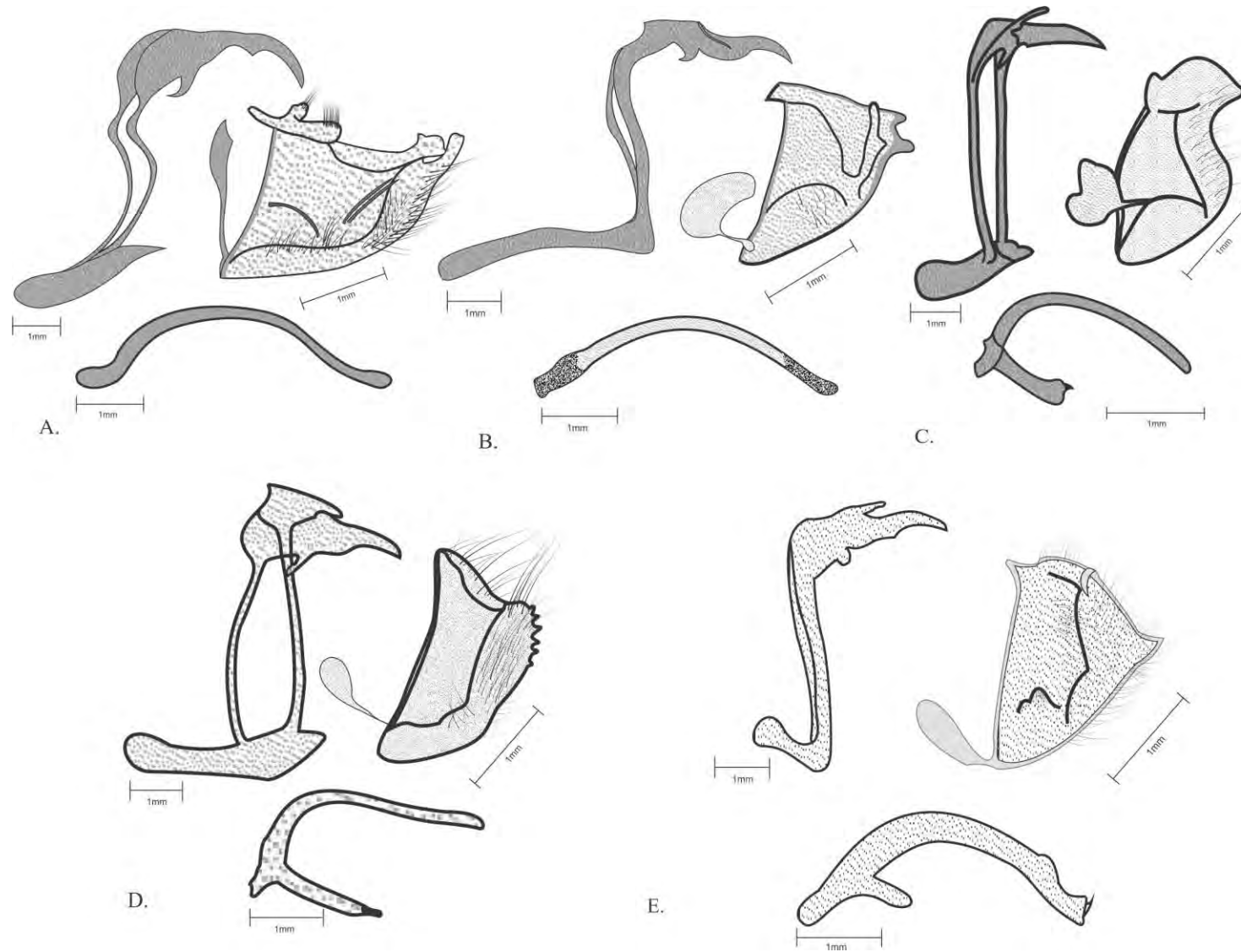


Figura 12. Genitales masculinos de las especies: A. *Kricogonia lyside*; B. *Eurema albula*; C. *Colias dimera*; D. *Zerene cesonia*; E. *Anteos clorinde*.

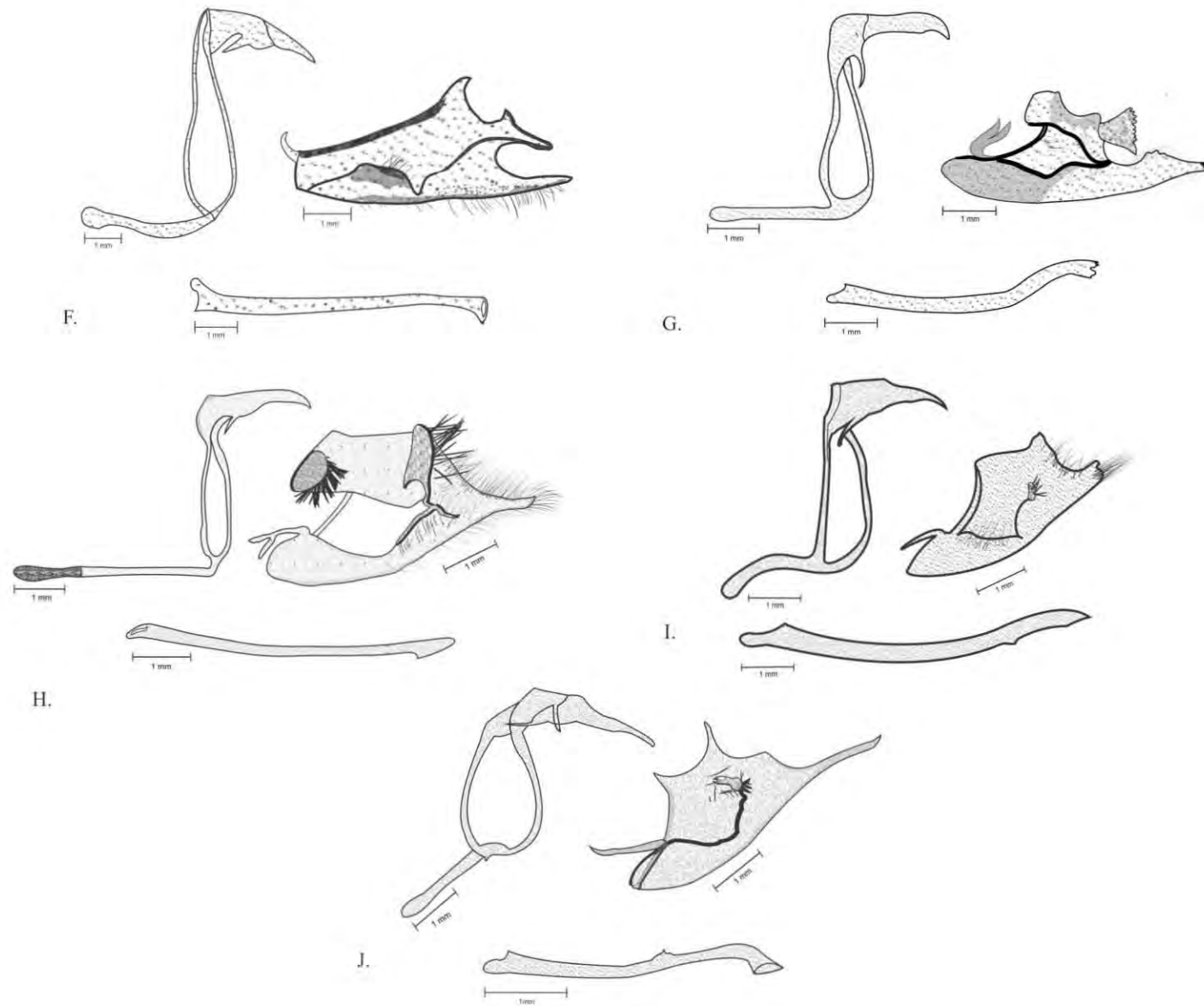


Figura 12. Continuación, F. *Prestonia clarki*; G. *Aphrissa statira*; H. *Rhabdodryas trite*; I. *Phoebis sennae*; J. *Phoebis argante*

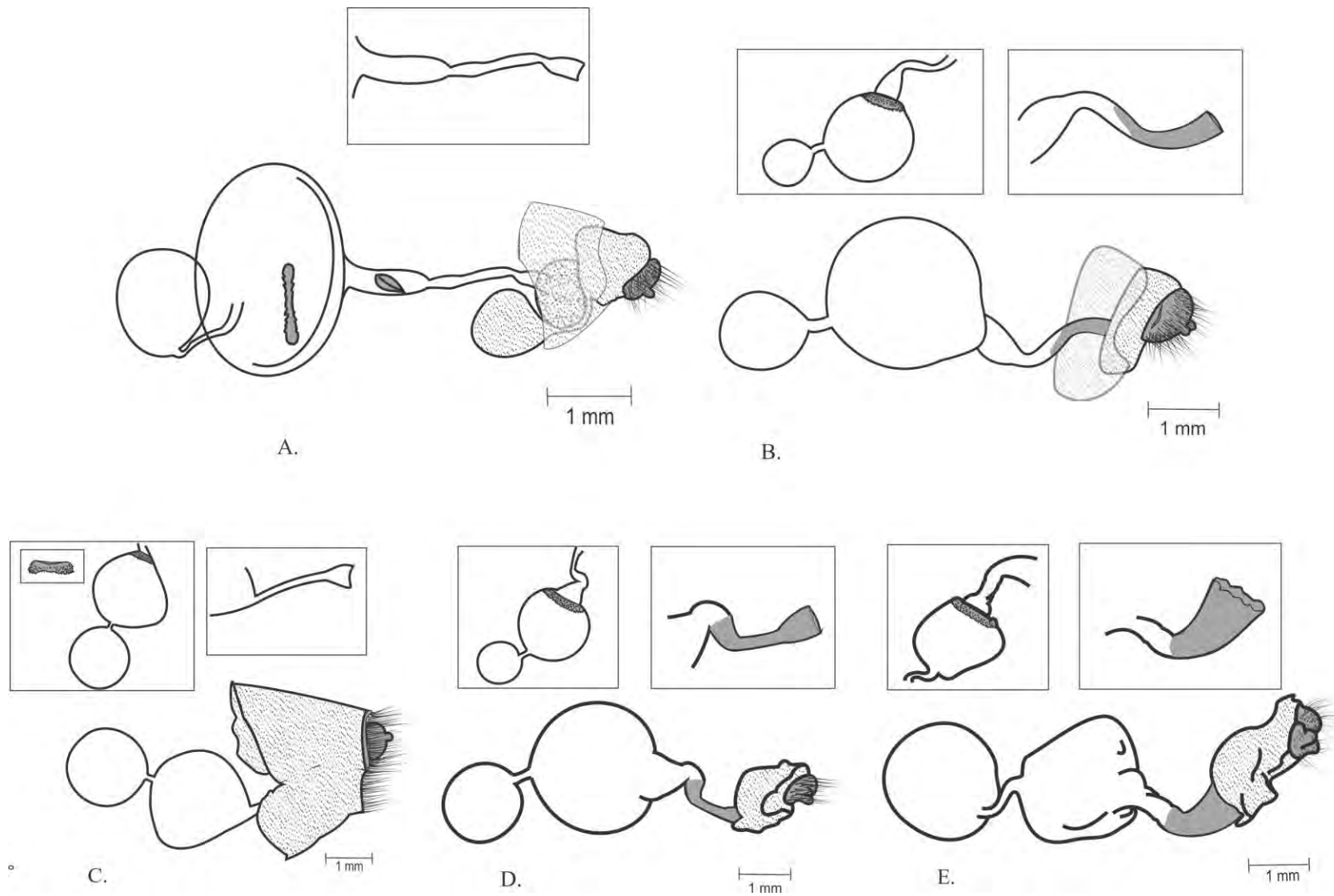


Figura 13. Genitales femeninos de las especies: A. *Kricogonia lyside*; B. *Eurema albula*; C. *Colias dimera*; D. *Zerene cesonia*; E. *Anteos clorinde*.

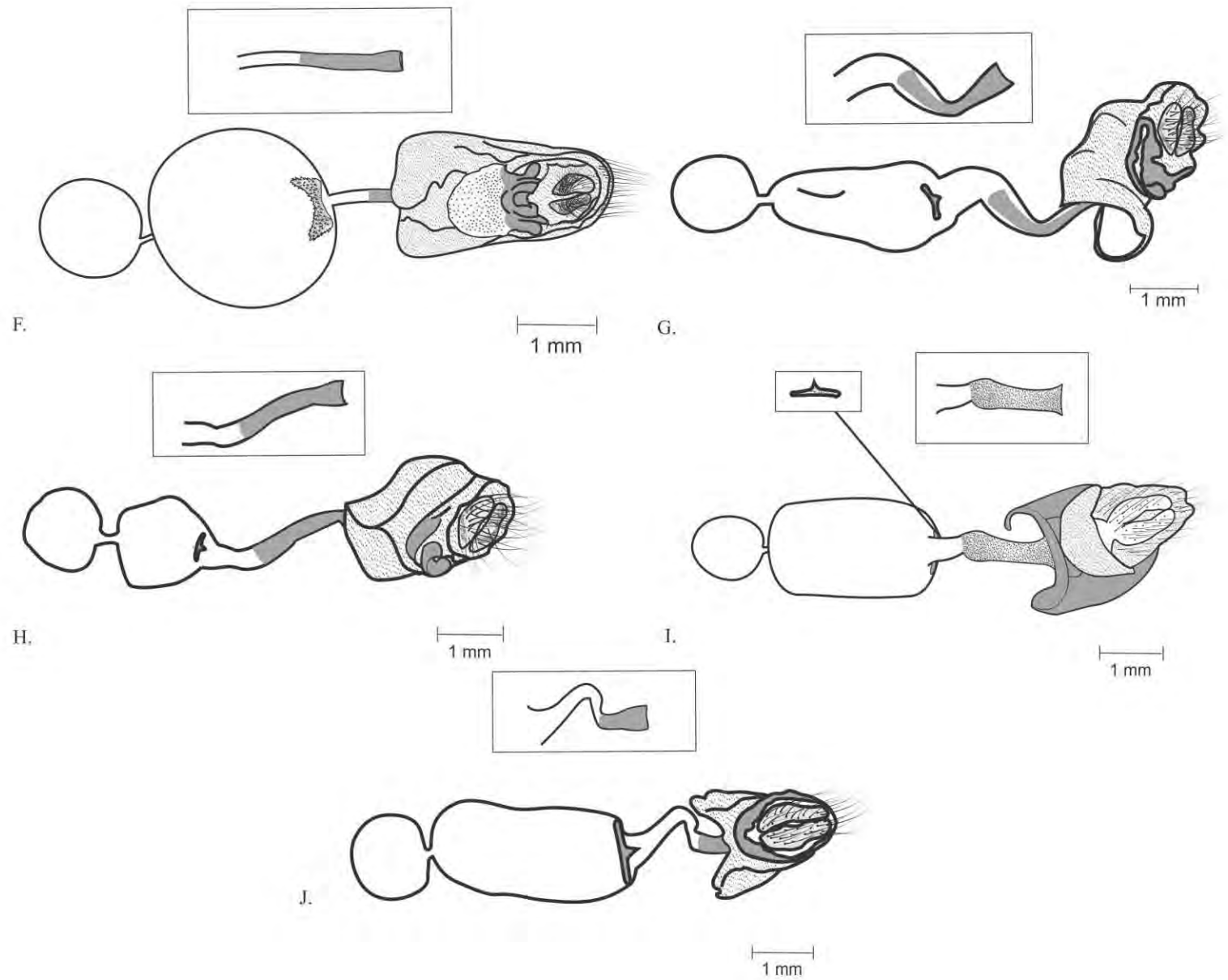


Figura 13. Continuación, F. *Prestonia clarki*; G. *Aphrissa statira*; H. *Rhabdodryas trite*; I. *Phoebis sennae*; J. *Phoebis argante*.

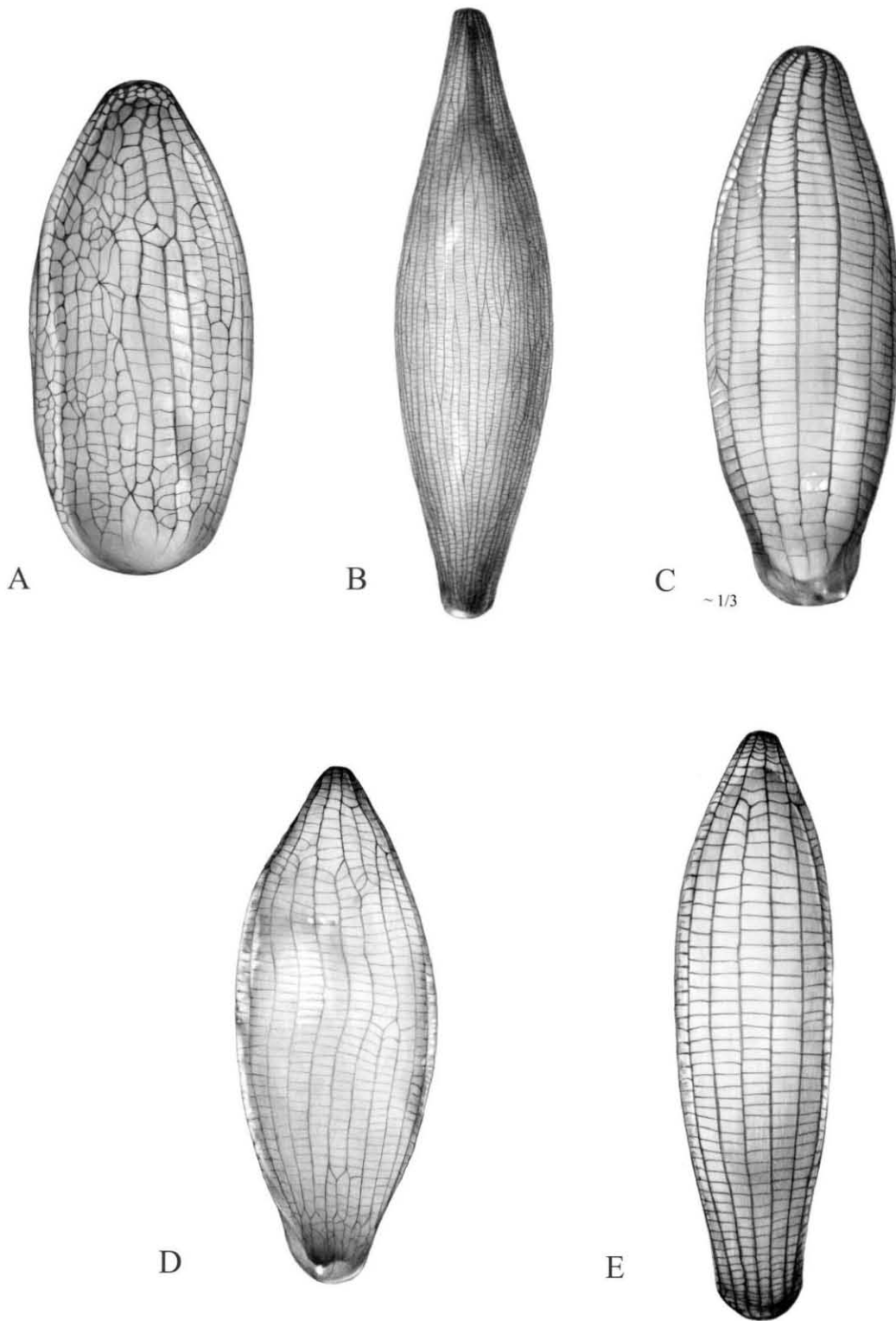


Figura 14. Hembras: morfología del exocorion de las especies: A. *Kricogonia lyside*; B. *Eurema albula*; C. *Colias dimera*; D. *Zerene cesonia*; E. *Anteos clorinde*.

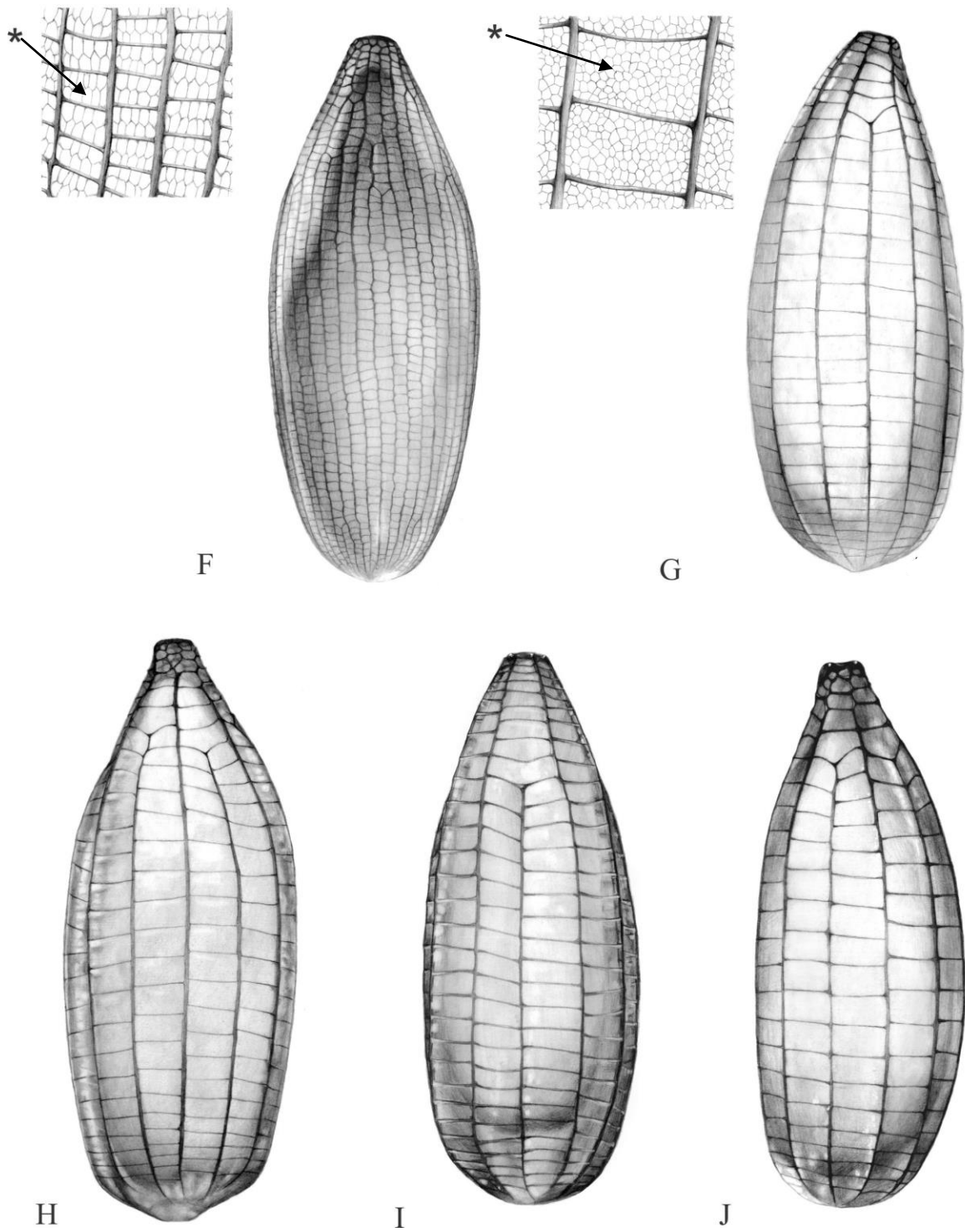


Figura 14. Continuación, F. *Prestonia clarki*; G. *Aphrissa statira*; H. *Rhabdodryas trite*; I *Phoebis sennae*; J. *Phoebis argante*. *micro-retículas (endocorion).

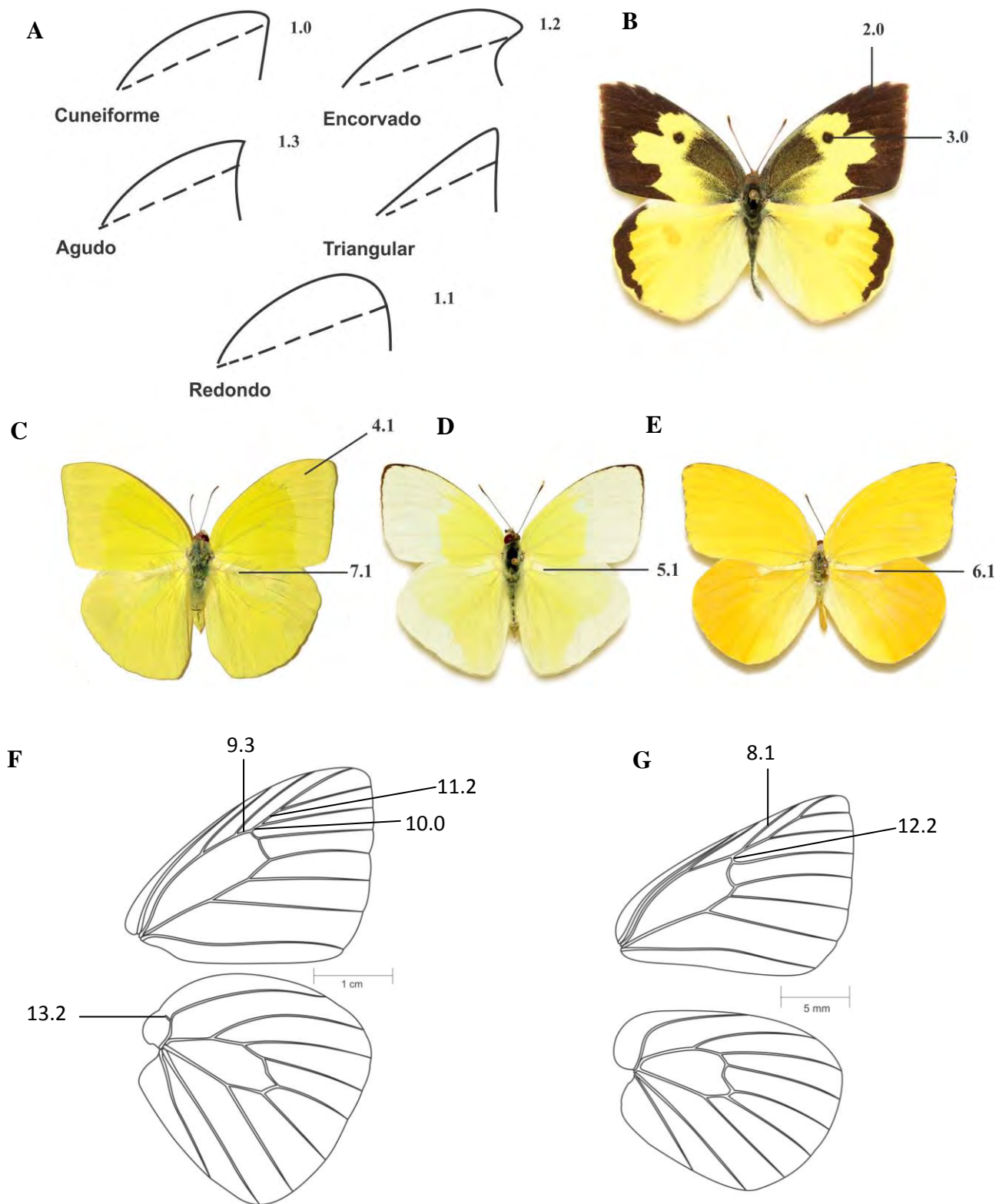


Figura 15. Ilustración de caracteres (morfología alar). A. Formas del ápice en *Aphrissa* y géneros relacionados; B. *Zerene cesonia*; C. *Rhabdodryas trite*; D. *Aphrissa statira*; E. *Prestonia clarki*; F. venación *Aphrissa statira*; G. venación *Colias dimera*. Los números indican estados de caracteres 1-13.

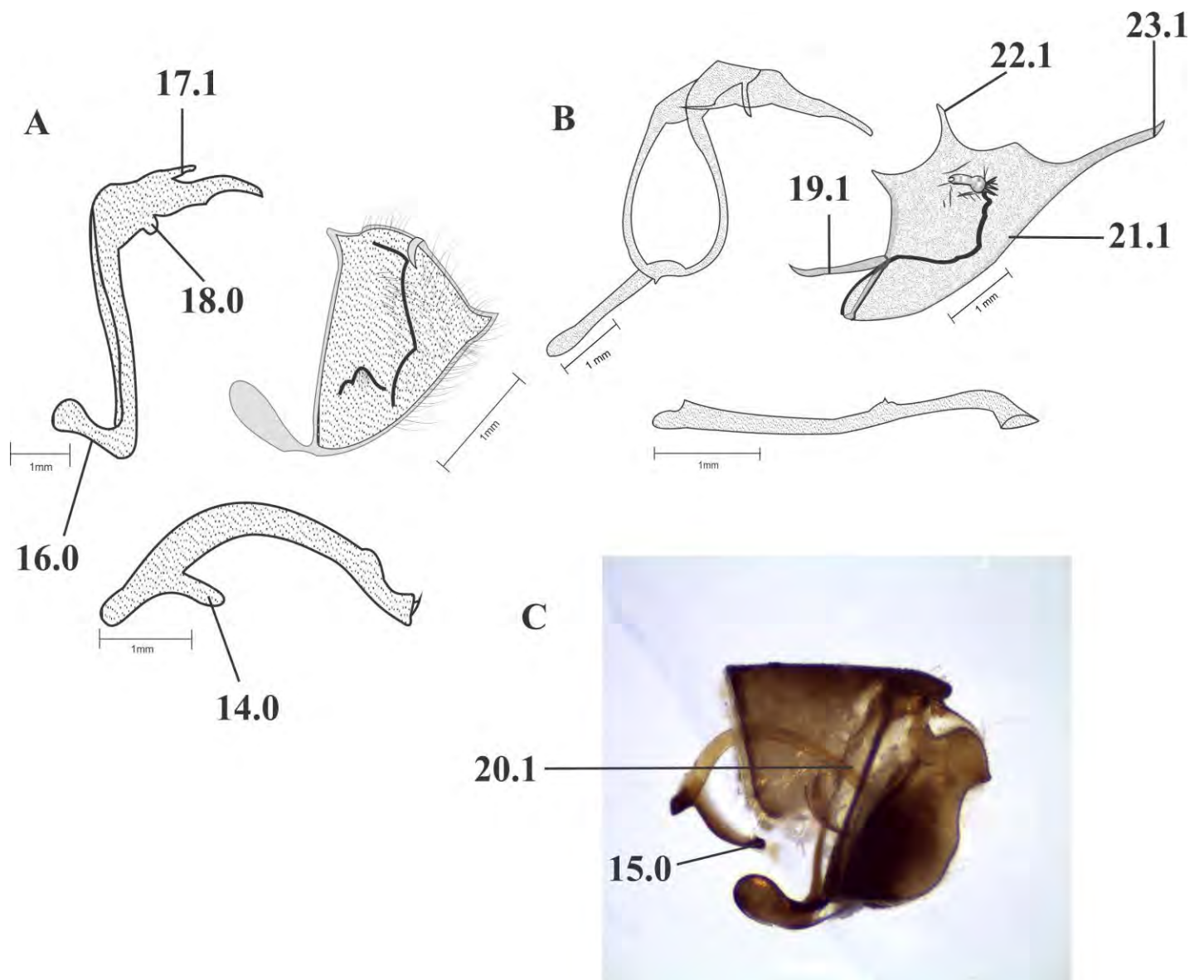


Figura 16. Ilustración de caracteres (genitales masculinos). A. *Anteos clorinde*; B. *Phoebis argante*; C. *Colias dimera*. Los números indican estados de caracteres 14-23.

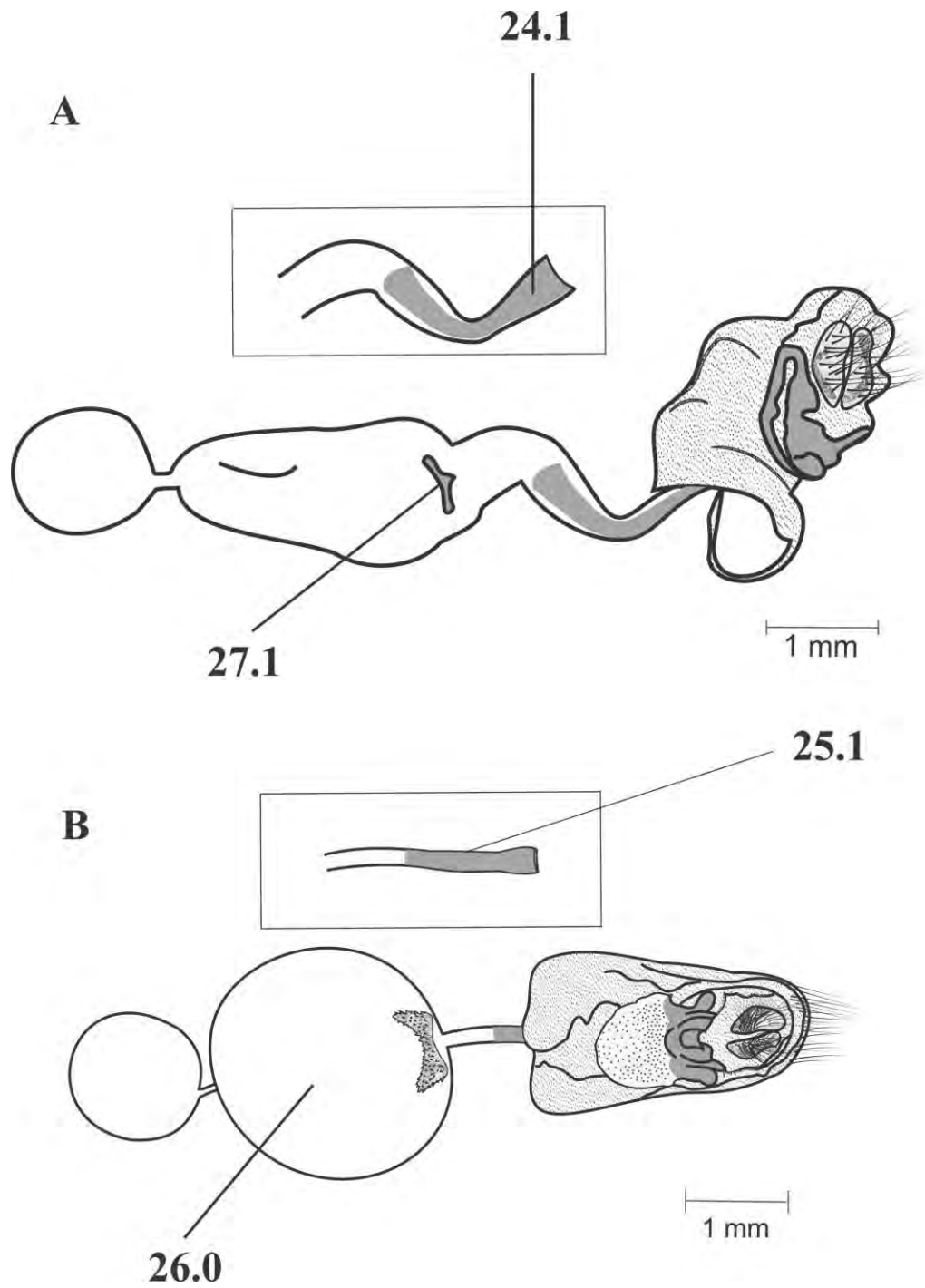


Figura 17. Ilustración de caracteres (genitales femeninos). A. *Aphrissa statira*; B. *Prestonia clarki*. Los números indican estados de caracteres 24-27.

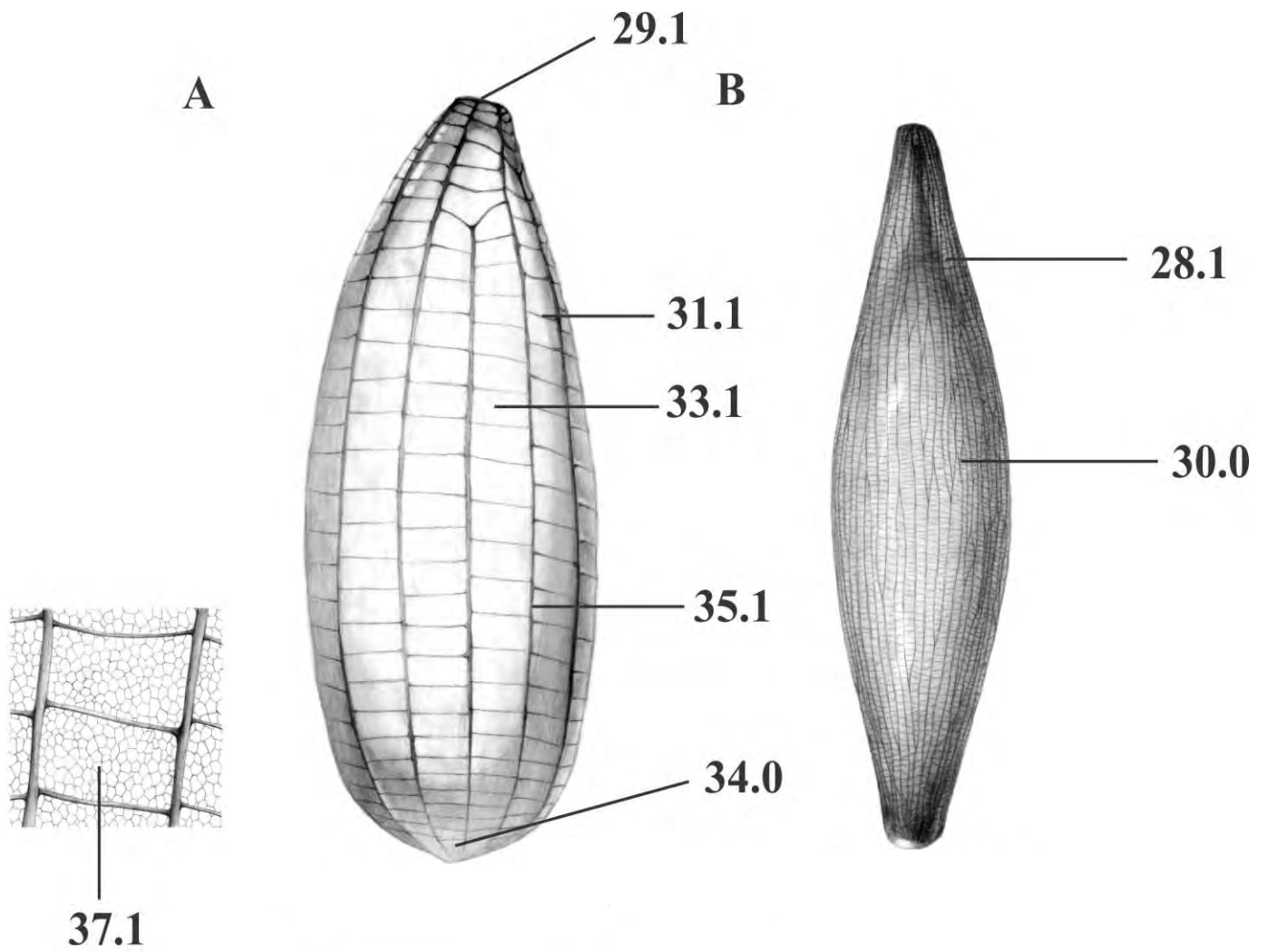


Figura 18. Ilustración de caracteres (morfología del corion). A. *Aphrissa statira*; B. *Eurema albula*. Los números indican estados de caracteres. Los números indican estados de caracteres 28-37.

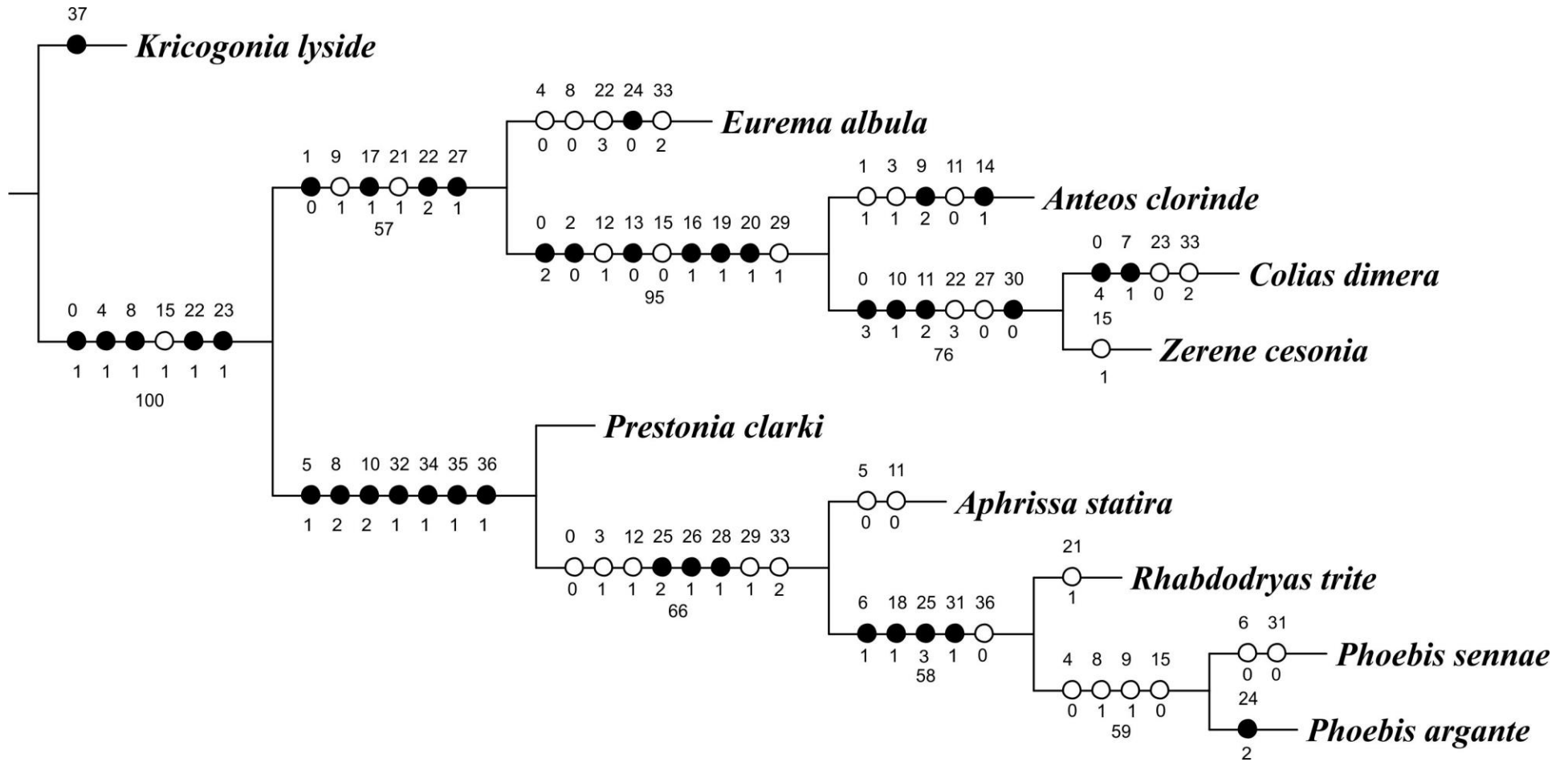


Figura 19. Árbol más parsimonioso de las relaciones de *Aphrissa* y géneros afines. Los números sobre las ramas indican los caracteres y los números bajo las ramas indican los estados de carácter y soporte de ramas (valores de bootstrap). Los círculos negros son apomorfias (sinapomorfias o autapomorfias), los círculos blancos muestran homoplasias.

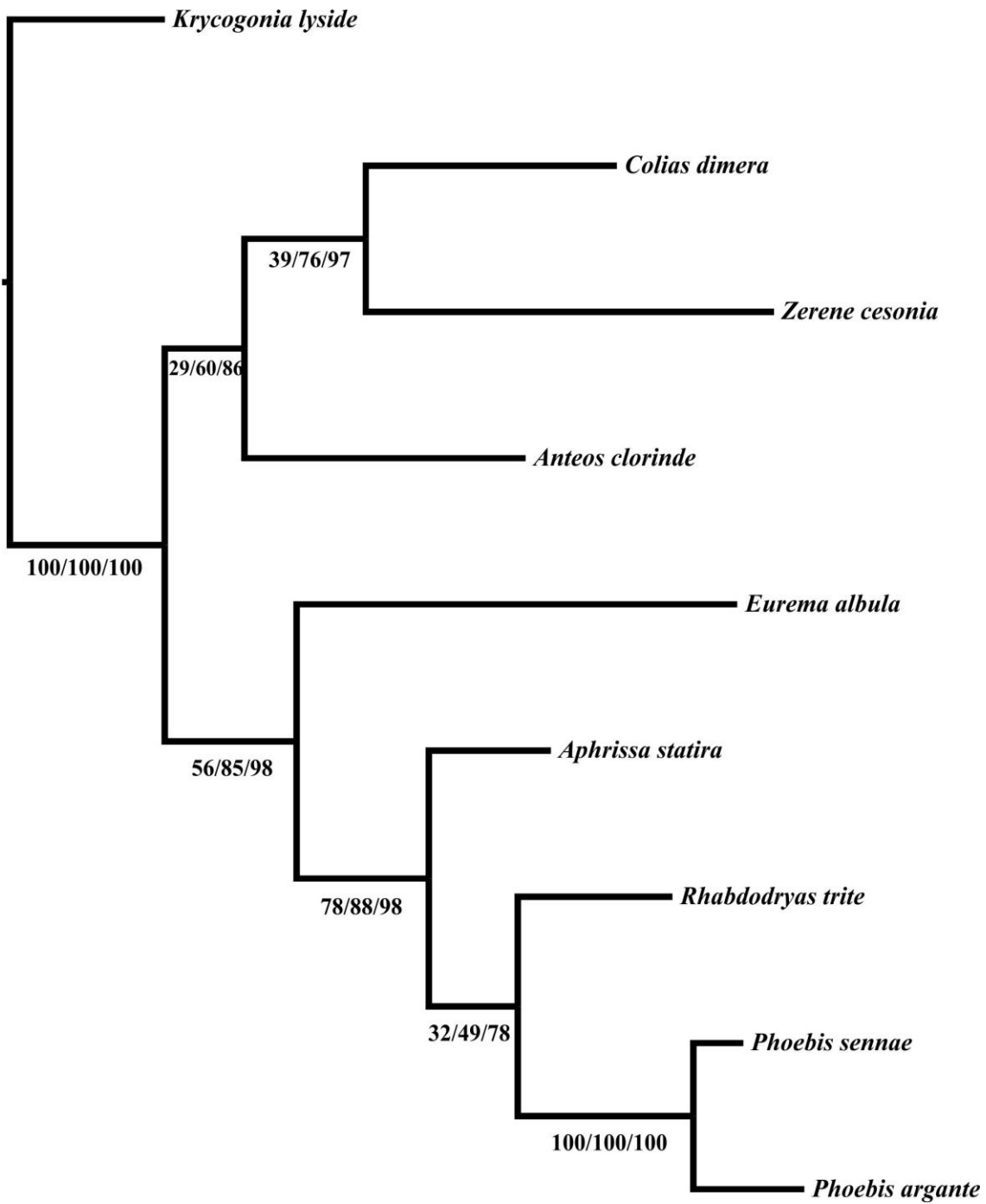


Figura 20. Hipótesis filogenética de *Aprissa* y géneros relacionados basado en un análisis de inferencia bayesiana con los datos disponibles morfológicos y el gen mitocondrial *COI*. Los valores de soporte bajo las ramas están basados en réplicas bootstrap para MP=máxima parsimonia, ML=máxima verosimilitud y probabilidades posteriores PP.

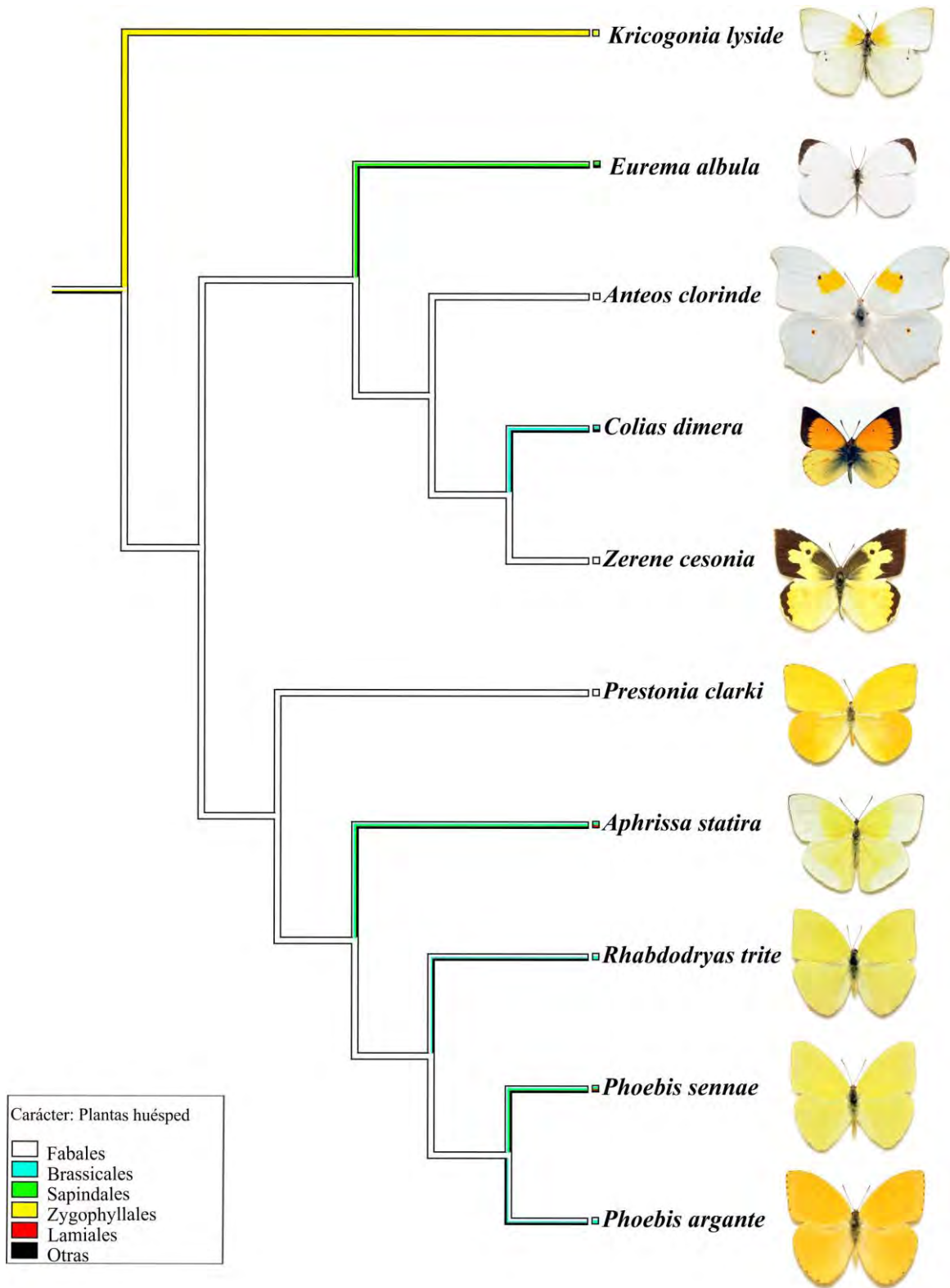


Figura 21. Evolución de plantas huésped en *Aphrissa* y géneros relacionados. El cladograma representa la hipótesis filogenética propuesta en este trabajo para datos morfológicos.

Cuadro 2. Principales ordenes de plantas huéspedes reportados para *Aphrissa* y géneros relacionados tomado de Beccaloni *et al.* (2008).

Taxón	<i>Kricogonia</i>	<i>Eurema</i>	<i>Colias</i>	<i>Zerene</i>	<i>Anteos</i>	<i>Prestonia</i>	<i>Aphrissa</i>	<i>Phoebis</i>	<i>Rhabdodryas</i>
Plantas huéspedes	Zygophyllales	Asparagales	Asterales	Fabales	Fabales	Fabales	Brassicales	Brassicales	Brassicales
		Fabales	Brassicales				Fabales	Fabales	Fabales
		Gentianales	Fabales				Lamiales	Lamiales	
		Sapindales	Malpighiales				Sapindales	Myrtales	
								Sapindales	
								Solanales	
							Violales		