

ESTUDIOS EN SISTEMÁTICA DE DISMORPHIINI (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) I: MORFOLOGÍA DE HUEVOS Y SU IMPORTANCIA TAXONÓMICA

por

Jorge Llorente-Bousquets¹ & Jimena Castro Gerardino¹

Resumen

Llorente-Bousquets, J. & J. Castro Gerardino: Estudios en sistemática de Dismorphiini (Lepidoptera: pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **31** (118): 145-164, 2007. ISSN 0370-3908.

Se describen y comparan los huevecillos de 19 especies o subespecies de cinco géneros de Dismorphiini. La caracterización e ilustración de los huevos considera los principales rasgos de la estructura del corion: número de ejes longitudinales (cortos y largos) y de costillas. También se ofrecen los colores del huevo, que es una característica específica, y las proporciones de longitud y máximo diámetro de anchura. En algunos casos se dan medidas de tamaño. Se tipifican cuatro modelos de huevo: elipsoidal alargado o fusiforme, globular meloniforme, barrilete y espicular acuminado en el área micropilar. De las descripciones se hacen comparaciones y se comentan sus posibles implicaciones taxonómicas.

Palabras clave: *Pseudopieris*, *Enantia*, *Lieinix*, *Dismorphia*, *Moschoneura*, Dismorphiini, Colombia, Ecuador, morfología de huevos.

Abstract

Eggs of 19 species or subspecies in five genera of Dismorphiini are described. The characterization and illustration of the eggs takes into consideration the main traits of the structure of the chorion: the number of (short or long) longitudinal axes and ribs. The colours of the egg are also considered, being a specific characteristic, as well as the proportions of length and maximal diameter of width. In some cases measurements are given. Four models of eggs are typified: widened-ellipsoidal or fusiform, globular-meloniform, barrel-shaped and acuminate-spicular. Comparisons are drawn from the descriptions and their possible taxonomic implications commented.

Key words: *Pseudopieris*, *Enantia*, *Lieinix*, *Dismorphia*, *Moschoneura*, Dismorphiini, Colombia, Ecuador, eggs' morphology.

¹ Museo de Zoología. Facultad de Ciencias, UNAM. Apdo. Postal 70-399. México 04510 D. F. 20 MÉXICO. Correo electrónico: jlb@hp.fciencias.unam.mx Este trabajo se realizó bajo los auspicios de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) y la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Introducción

El uso de caracteres morfológicos de estados juveniles, para la caracterización de grupos o el establecimiento de relaciones de afinidad evolutiva entre los Insecta, con mayor frecuencia es en el estadio larval y a nivel fálico o suprafálico (Costa *et al.*, 2006). En muchos Lepidoptera, el desconocimiento de los estados juveniles es tal que solo complementariamente, o en ocasiones singulares, son utilizados en estudios de la sistemática de un grupo, aunque a menudo no son considerados, en especial los huevecillos (*v. gr.* Kristensen, 1975; Ackery *et al.*, 1999). Por lo general, el uso de caracteres juveniles es marginal y asistemático en Papilionoidea, aunque han habido excepciones notables en algunas familias (Müller, 1886). De hecho, los estudios de estados juveniles en esta superfamilia están en su infancia o etapa descriptiva y exploratoria. No obstante, en algunos taxones de Riodinidae y Lycaenidae, por ejemplo, el estudio de la morfología de los huevos lleva grandes progresos con el uso del microscopio electrónico de barrido (Downey & Allyn, 1980, 1984).

Las compilaciones de datos sobre huevos en los trabajos de García-Barros y colaboradores es meritoria, pero su síntesis básicamente se circunscribe a los aspectos de tamaño y su variación, más con propósitos ecológicos que sistemáticos (García-Barros, 1992, 2000 a,b; García-Barros & Martín, 1995; García-Barros & Munguira, 1997). De gran interés para la sistemática son los estudios de ultraestructura coriónica en Insecta de Margaritis (1985), Margaritis & Mazzini (1998) y Kambysellis *et al.*, (1999), aun cuando no se dedican directamente a los Lepidoptera. En esta línea, uno de los trabajos más clásicos y completos es el de Hinton (1981) en tres volúmenes.

En Pieridae solo se cuenta con datos muy generalizados de la morfología de los huevos y la variedad de ellos (Llorente-Bousquets, 1984; Ackery *et al.*, 1999; Korshunov, 2002; Llorente-Bousquets & Le Crom, 2004). Un ejemplo de datos generales de los huevos en Pieridae lo expresa Torres-Bauzá (1999).

Los datos sobre la morfología de huevos de Pieridae están dispersos en muy variados trabajos: observaciones ocasionales de oviposición, ciclos o historias de vida, algunas revisiones o monografías y libros dedicados a una región o país; para ello se puede consultar la compilación de García-Barros (2000). Este autor obtuvo en la bibliografía datos de tamaño de huevos de menos de 90 especies de la familia Pieridae de un total de 1000 que existen en todos los continentes; de Dismorphiinae solo

menciona a cuatro de un total de cerca de 80 especies, y de solo dos géneros de un total de siete.

Estudios de morfología de huevos de Pieridae, que ilustren y comparen a especies próximas, son realmente escasos y solo podemos ejemplificar con el de Eitschberger (1983), que integra los trabajos de Coolidge & Newcomer (1903), Coutsis (1970) y Henriksen & Kreutzer (1982) sobre especies de *Pieris* holárticas. Este trabajo prácticamente es el único que comprende el estudio de variación interespecífica de algunos de los caracteres morfológicos y cromáticos de los huevecillos (*v. gr.* ejes longitudinales, número de costillas y forma del huevo), así como la comparación en un grupo supragenérico de los Pieridae.

De las Dismorphiini son muy pocos los trabajos que se conocen de huevos. Éstos, por lo común se resumen en datos de tamaño y color general para el género *Dismorphia* (*sensu stricto*) (Young, 1972; Aiello, 1980; Llorente-Bousquets & Garcés, 1983; Llorente-Bousquets, 1984; Torres-Bauzá, 1991). El desconocimiento de los huevos de Dismorphiini se puede reconocer en la obra de Le Crom *et al.* (1994), en particular en su lámina 40 de ciclos biológicos de Pieridae, donde se destacan orugas y crisálidas desconocidas de varios géneros, pero están ausentes los huevos.

Llorente-Bousquets (1984) descubrió que el tamaño, la forma y el color en las tres especies del complejo *jethys* son notablemente distintos; en efecto, estos caracteres con otros de genitales y ciertas marcas alares diagnostican bastante bien a cada especie. Sin embargo, son los rasgos de los huevos los que parecen ser más convincentes en la aclaración de este problema taxonómico, que permaneció sin resolverse por más de 100 años (*v. gr.* Godman & Salvin, 1879-1901; Talbot, 1932; Brown, 1944; Hoffmann, 1940; Lamas, 1979), y que fue generado por la gran similitud de las especies en su patrón de diseño alar: *Enantia melite* Linnaeus, 1763, *E. jethys* Boisduval, 1836, *E. citrinella* Felder & Felder, 1861 y *E. albania* Bates, 1894, descritas insuficientemente desde hace más de 140 años y promoviendo la creencia en especies crípticas.

Éstos y otros hallazgos en atributos antenales, contorno y venación alar, genitales masculinos y femeninos, así como de androconias alares (Llorente-Bousquets, 1984; Llorente-Bousquets & Castro, 2004), llevaron a los autores a efectuar investigaciones detalladas sobre tales caracteres y su distributividad en varias especies y géneros de Dismorphiini. Con base en ello presentamos el primer trabajo sobre huevos y sus caracteres en algunas especies

de cinco géneros de Dismorphiini (*Pseudopieris*, *Enantia*, *Lieinix*, *Dismorphia* y *Moschoneura*), como parte del proyecto 'Biología y filogenia de los Pieridae neotropicales' iniciado en 1999 en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

Material y Métodos

Obtención de ejemplares. Se efectuaron recolecciones de hembras de distintas especies de Dismorphiini en diversas localidades de Colombia, Ecuador y Perú entre 1999 y 2001. Al momento de recolectar cada individuo, por lo general se conservó vivo dentro de una bolsa de papel glacile con los datos correspondientes; todas estas bolsas a su vez se colocaron en cajas de plástico para su protección durante el viaje. Cuando las exploraciones de campo eran muy prolongadas (más de seis días), o bien cuando la recolección era muy productiva y los ejemplares no se examinarían inmediatamente, se procedió a extirpar los abdómenes para guardarlos en tubitos cerrados herméticamente con alcohol etílico al 70%, donde el color de los huevecillos se conservaba hasta por cerca de 15 días o poco más. Cada tubito se rotuló con el número del ejemplar correspondiente y apuntado en la bolsa de papel glacile respectiva que contenía el tórax y la cabeza del ejemplar, y que más tarde fue preparado y determinado taxonómicamente.

Diseción de abdómenes. Se obtuvieron ejemplares de más de 20 especies, cuyos abdómenes fueron disectados y examinados cuidadosamente bajo el microscopio estereoscópico; se usó un microscopio Wild Heerbrugg TYP 308700, Makroskop M 420 (Wild) y cámara Wild MP512. Con alfileres de distintos grosores y tamaños, incluidos en palitos de madera o en un mango de plástico, se elaboraron los instrumentos de disección; éstas se efectuaron en cajas de petri con agua destilada. Se separaron los genitales femeninos de los ovarios y se limpiaron ambas estructuras del cuerpo graso y otros tejidos u órganos o adherencias. Los ovarios, en su mayoría, fueron comparados respecto al color con el catálogo de Ridgway (1912). Cada *corpus bursae* y estructuras asociadas de las distintas especies fueron limpiadas, estudiadas y dibujadas, pero son motivo de otro trabajo comparativo. Lo mismo ocurrió con las antenas y alas en el resto de los organismos.

Llorente-Bousquets (1984) estudió los huevecillos de Dismorphiini ayudado de lentes translúcidos de colores para contrastar el corion y poderlos examinar y comparar más fácilmente. Sin embargo, esta técnica es débil e insuficiente para resaltar de modo adecuado las estructuras

coriónicas de interés. Por ello se decidió innovar otra técnica y así se hicieron pruebas con distintos tipos de colorantes (verde, azul, rojo y combinaciones de ellos), para teñir diferencialmente los huevos, eligiendo finalmente el azul de metileno por su accesibilidad, costo y mejores resultados respecto a la calidad de la tinción, rapidez de ésta y su permanencia. Por el examen en la literatura, puede ser que esta técnica se considere original y de gran utilidad para el estudio sucesivo del corion de los huevecillos en Papilionoidea. Se presentan tres huevos en fotografías que ilustran el resultado de la técnica (Fig. 1), en representantes de los géneros *Pseudopieris*, *Lieinix* y *Dismorphia*.

Prevía a la tinción de los huevos (corion), éstos se extrajeron de la cubierta transparente y tubular de los ovarios. Casi siempre se obtuvieron los dos primeros de cada ovariola (a veces solo uno, el primero), que son 16, y que por lo común están maduros y tienen el color básico inicial al momento de la fertilización u oviposición; se sabe que este color cambia después de la fecundación y formación del cigoto y embrión respectivo. Tal color fue determinado, en la gran mayoría de las disecciones, con el mismo catálogo citado (Ridgway, 1912) bajo el microscopio estereoscópico, bajo las mismas condiciones de iluminación en todos los casos para no introducir variables adicionales en las comparaciones cromáticas.

Se estudiaron de cinco a diez huevecillos coloreados de cada individuo, distinguiendo en cada uno el número de ejes cortos y largos longitudinales, así como el número de costillas (Fig. 2). Tales caracteres resultaron en los de mayor importancia y facilidad de estudio. Para el examen del área micropilar en el ápice del huevecillo no se contó con microscopio electrónico, que por necesidad es

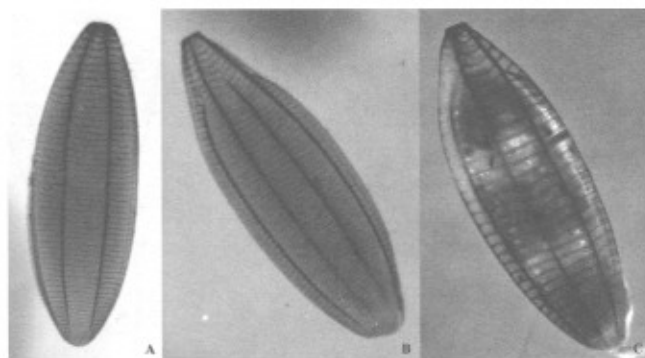


Figura 1. Fotografías de huevecillos de tres especies de Dismorphiini. A. *Pseudopieris viridula*, B. *Lieinix nemesis*, C. *Dismorphia crisia*, con aplicación de azul de metileno para contrastar ejes y costillas.

requerido de acuerdo con el tamaño reducido de dicha área. En la figura 2 se destacan algunas de las estructuras más importantes que se citan en las descripciones.

La disposición o sucesión de ejes cortos y largos permitió, en primera instancia, advertir que el corion puede presentar tres tipos de simetría: asimétricos, simetría radial y simetría bilateral (Fig. 2). Advertimos que éste es un envoltorio de protección del cigoto y del embrión y no el organismo mismo, por lo cual no debemos sorprendernos ante tal situación. Lo que es importante primero es registrar los tipos de simetría, determinar si existe una simetría dominante, o bien si hay una fórmula más recurrente en la disposición de ejes cortos y largos en las poblaciones de huevecillos de un mismo individuo, y a su vez en distintos individuos. Así mismo de otros caracteres que adelante se citan.

Un eje largo recorre desde la base hasta el micrópilo. Un eje corto no alcanza el área micropilar, pues se sus-

pendido previamente por una o más costillas (Fig. 2). Tal situación se puede esquematizar y exponer en una fórmula del tipo siguiente: $LC_6LC_5LC_6LC_4LC_3LC_5$ (fórmula ampliada) que expresa la sucesión de ejes, en este caso la simetría radial, y los subíndices corresponden al número de costillas anteriores al área micropilar que alcanza cada eje corto (C). L, desde luego es un eje largo que abarca toda la longitud desde la base al área del micrópilo, en la cúspide del huevo. Los gráficos de las fórmulas ampliadas se ilustran al lado del esquema o dibujo del huevecillo por especie-subespecie (Figs. 3-21). En la descripción, al final, se dan más casos pero con la fórmula abreviada o condensada, esto es, anteponiendo un número arábigo cuando hay repetición de ejes cortos o largos v. gr. $2LC2L3CLC2LC$. Por convención siempre se inician las fórmulas a partir de un eje largo (L); en la ilustración comienza en el nivel superior.

También para cada huevo se contó el número de costillas que hay desde la base al área micropilar, esto en va-

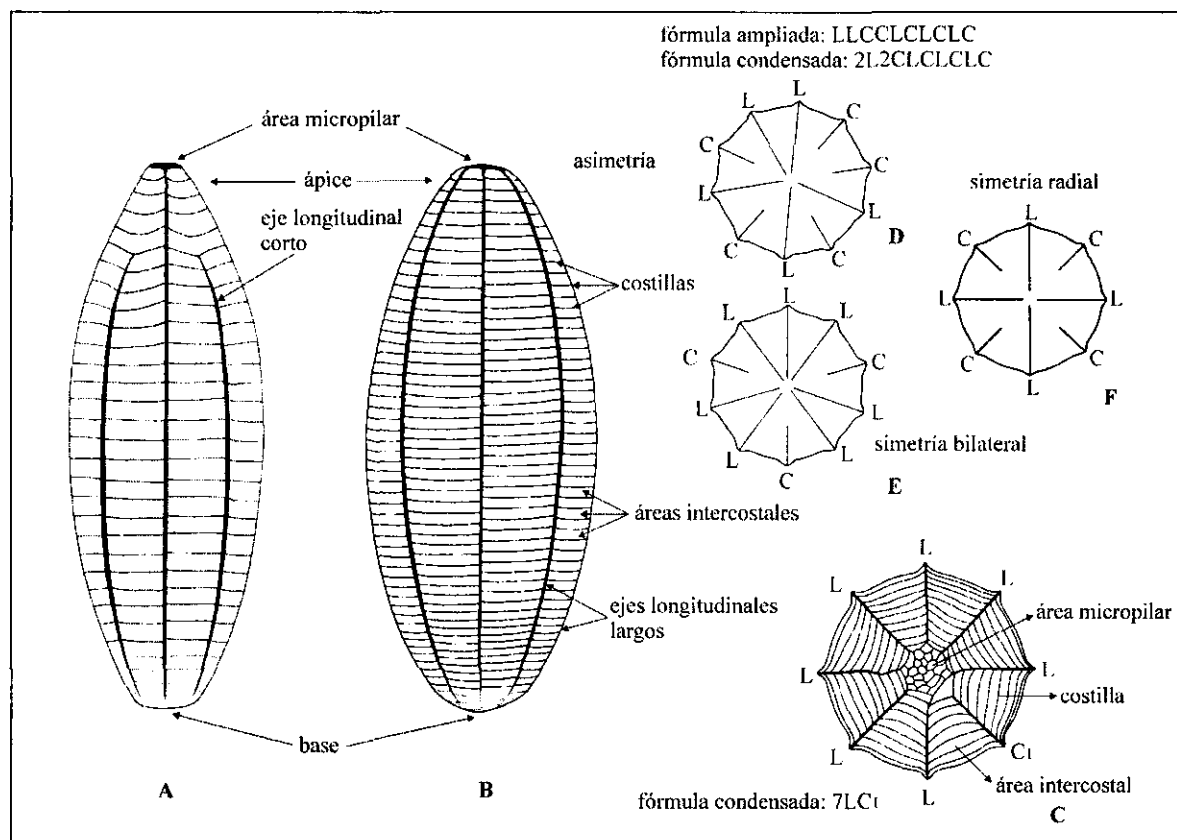


Figura 2. Esquema de huevos de Dismorphiini mostrando áreas, rasgos, tipos de simetría y fórmulas. A. *Dismorphia crisia*. B. *Pseudopieris viridula*. C. Área micropilar de *L. nemesis*. D-E, *P. viridula*: D. Asimetría. E. Simetría bilateral. F. Simetría radial en *D. theucharila*.

rias vistas. Las costillas que van de un eje a otro no son completamente rectas, sino un poco deprimidas o cóncavas y algo irregulares, como microcrenuladas.

De este modo el número y la sucesión de ejes, cortos y largos, con cada fórmula predominante, y la cantidad de costillas, entre otros caracteres, fueron considerados para caracterizar a cada especie. En algunos casos se contó con una sola hembra, pero en varios casos se contó con al menos dos o más; a veces de distintos lugares geográficos. No hubo diferencias relevantes, en todos los casos, respecto al número de costillas o ejes para caracterizar a cada especie; pero hasta ahora la variedad y disposición de ejes cortos hacen pensar en un tipo de "huella dactilar", más que en una uniformidad o carácter constante a nivel de especie. No obstante, en algunos casos podrían indicar relaciones entre grupos de especies y géneros. El color de los huevecillos casi siempre fue constante a nivel de especie, pero no se halló evidencia alguna para tomarse en cuenta como constancia a nivel genérico.

En algunas especies se ofrece información del número de huevos y estado del desarrollo de éstos en las ovariolas.

A continuación la lista de ejemplares examinados, conservando el orden en que fueron elaboradas las disecciones; tales números se refieren en las descripciones y pies de figura de ilustraciones:

1. *Dismorphia crisis foedora* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8. vii. 2000. Jorge Llorente & Germán Amat *Leg.* 1250 m. Cafetal.

2. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8. vii. 2000. Jorge Llorente & Germán Amat *Leg.* 1250 m. Cafetal.

3. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1250 m. Cafetal.

4. *Dismorphia crisis foedora* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8. vii. 2000. Jorge Llorente & Germán Amat *Leg.* 1250 m. Cafetal.

5. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8. vii. 2000. Jorge Llorente & Germán Amat *Leg.* 1250 m. Cafetal.

6. *Lieinix nemesis nemesis* (Latreille, [1813])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 8. vii. 2000. Jorge Llorente & Germán Amat *Leg.* 1250 m. Cafetal.

7. *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844)

Colombia, Cundinamarca, Tena, Arroyo de Patio Bonito- Pedro Palo. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1850 m. Vegetación riparia.

8. *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844)

Colombia, Cundinamarca, Tena, Arroyo de Patio Bonito- Pedro Palo. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1850 m. Vegetación riparia.

9. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

10. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

11. *Dismorphia crisis foedora* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, Tena, Arroyo de Patio Bonito- Pedro Palo. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1850 m. Vegetación riparia.

12. *Lienix nemesis nemesis* (Latreille, [1813])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

13. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

14. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, San Antonio de Tena. 29. vii. 2000. Jorge Llorente *Leg.* 1400 m. Vegetación riparia. Cafetal.

15. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 28-29.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

16. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 6.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m.

17. *Dismorphia amphione beroe* (Lucas, 1852)

Colombia, Cundinamarca, Girardot, río Bogotá. 7.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 300 m. Vegetación riparia.

18. *Dismorphia medora medora* (Doubleday, 1844)

Colombia, Cundinamarca, Tena, vereda Laguneta. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1900 m. Vegetación riparia.

19. *Lieinix nemesis nemesis* (Latreille, [1813])

Colombia, Cundinamarca, Tena, vereda Laguneta. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1900 m. Vegetación riparia.

20. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. Cafetal. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m.

21. *Dismorphia zathoe zathoe* (Hewitson, [1858])

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. Cafetal. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m.

22. *Dismorphia thermesia minima* Llorente, Andrade & Salazar, 2004

Colombia, Cundinamarca, La Mesa, vereda Guayabal. 21.viii.2000. Jorge Llorente *Leg.* 1350 m. Cafetal.

23. *Dismorphia mirandola discoloria* Weymer, 1891

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. N. Peláez *Leg.*

24. *Dismorphia arcadia diana* Lamas, Llorente & Rodríguez, 2004

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. Jorge Llorente & N. Peláez *Leg.*

25. *Dismorphia mirandola discoloria* Weymer, 1891

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

26. *Dismorphia mirandola discoloria* Weymer, 1891

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

27. *Dismorphia leywi dolorita* Fassl, 1910

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

28. *Dismorphia leywi dolorita* Fassl, 1910

Colombia, Antioquia, Medellín, Piedras Blancas. 26.ix.2000. J. Llorente & N. Peláez *Leg.*

29. *Enantia lina agatha* Lamas, Llorente & Constantino, 2004

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance. 20.x.2000. J.Llorente & L.Constantino *Leg.*

30. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance, Ecoparque. 20.x.2000. J. Llorente & L. Constantino *Leg.*

31. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance, Ecoparque. 20. x. 2000. J. Llorente & L.Constantino *Leg.*

32. *Pseudopieris viridula viridula* (C. Felder & R. Felder, 1861)

Colombia, Valle del Cauca, Cali, río Pance, Ecoparque. 20.x. 2000. J. Llorente & L.Constantino *Leg.*

33. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

34. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

35. *Dismorphia lewyi leonora* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

36. *Dismorphia teresa* (Hewitson, 1869)

Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. sotobosque. J. Llorente & P. Oña *Leg.*

37. *Dismorphia zaela abilene* (Hewitson, [1872])

Cascada San Rafael (Vereda), Río Seco, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 3.xi.2000. J. Llorente-Bousquets & P. Oña *Leg.*

38. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)
 Cascada San Rafael (Vereda), Río Seco, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 3.xi.2000. J. Llorente-Bousquets & P. Oña Leg.
39. *Dismorphia lysis lysis* (Hewitson, 1869)
 Cascada de San Rafael (Vereda), Río Seco, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 3.xi.2000. J. Llorente-Bousquets & P. Oña Leg.
40. *Dismorphia arcadia lucilla* Butler, 1899
 Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. S/Compositae. J. Llorente & P. Oña Leg.
41. *Dismorphia lewyi leonora* (Hewitson, 1869)
 Puente río Quijos, Baeza, Napo, Ecuador. 1900 msnm. 2.xi.2000. S/Compositae. J. Llorente Leg.
42. *Dismorphia theucharila avonia* (Hewitson, 1867)
 Río San Pedro, San Pedro, Lita, Imbabura, Ecuador. 1100 msnm. 24.xii.2000. J. Llorente-Bousquets & D. Castro Leg.
43. *Dismorphia amphione discrepans* Butler, 1896
 Río San Pedro, San Pedro, Lita, Imbabura, Ecuador. 1100 msnm. 24.xii.2000. J. Llorente-Bousquets & D. Castro Leg.
44. *Moschoneura ela xanthella* Le Crom, Llorente & Fagua, 2004
 Lumbaqui, Sucumbíos, Ecuador. 600 msnm. 31.xii.2000. J. Llorente & D. Castro Leg.
45. *Dismorphia lua lua* (Hewitson, 1869)
 Cascada San Rafael, Sucumbíos-Napo, Ecuador. 1200 msnm. 19.iii.2001. J. Llorente & D. Castro Leg.
46. *Moschoneura pinthous monica* Lamas, 2004
 Bosque Bavaria, Villavicencio, Meta, Colombia. 500 msnm. 11.iv.2001. J. Llorente & D. Castro Leg.
47. *Enantia lina mercenaria* (C. Felder & R. Felder, 1861)
 Bosque Bavaria, Villavicencio, Meta, Colombia. 500 msnm. 12.iv.2001. Walter Winhard Leg.

Resultados

El orden genérico adoptado en los resultados sigue el arreglo de Llorente-Bousquets (1984) & Llorente-Bousquets & Castro (2004b). El agrupamiento de especies en el género *Dismorphia* no sigue autor alguno; éste se determinó por una combinación de caracteres del corion

como son principalmente: forma del huevo, número de ejes y costillas, tipos de base y ápice, así como la distancia de la base del huevo en la que se alcanza la máxima amplitud de diámetro. La sucesión de figuras en láminas pretende seguir esta semejanza de caracteres, aunque tales agrupamientos no son naturales.

En cada subtítulo por taxón, las descripciones, se hacen siguiendo el patrón siguiente: medidas y proporciones largo-ancho del huevo; forma del huevo, de la base y su ápice, acentuación del constreñimiento apical (por número de costillas o longitud proporcional); número de costillas, mínimo, máximo y promedio o predominancia; número de ejes longitudinales (largos y cortos) y tipos de simetría; algunas fórmulas reconocidas (abreviadas); distancia de ejes cortos a área micropilar. Color de los huevos (coloquialmente y de acuerdo con el catálogo de Ridgway (1912)), así como cambios en su color. Número y color de los huevos maduros por ovariola y, si fue posible, de inmaduros. Finalmente, área de proveniencia de ejemplares y algunas comparaciones.

Consideramos importante destacar que el color de los 'huevos' se debe al material interno del corion. El corion es blanquecino, translúcido o ligeramente pardo en pocas ocasiones. Los cambios de color después de la fertilización o la oviposición se deben a la formación del embrión y/o la exposición al medio ambiente. Se debe entender que lo impreciso de los términos y adjetivos se genera por hablar coloquialmente de huevo y corion, además de que, a menudo, ya no se trata de un huevo sino de un embrión. Así, el color 'perlado', blanquecino u otros que se destacan en las descripciones de ciclos de vida por diversos autores, deben tomarse con toda la provisionalidad o imprecisión correspondiente.

Lista de especies

1. *Pseudopieris viridula viridula* (Figs. 3 y 4)

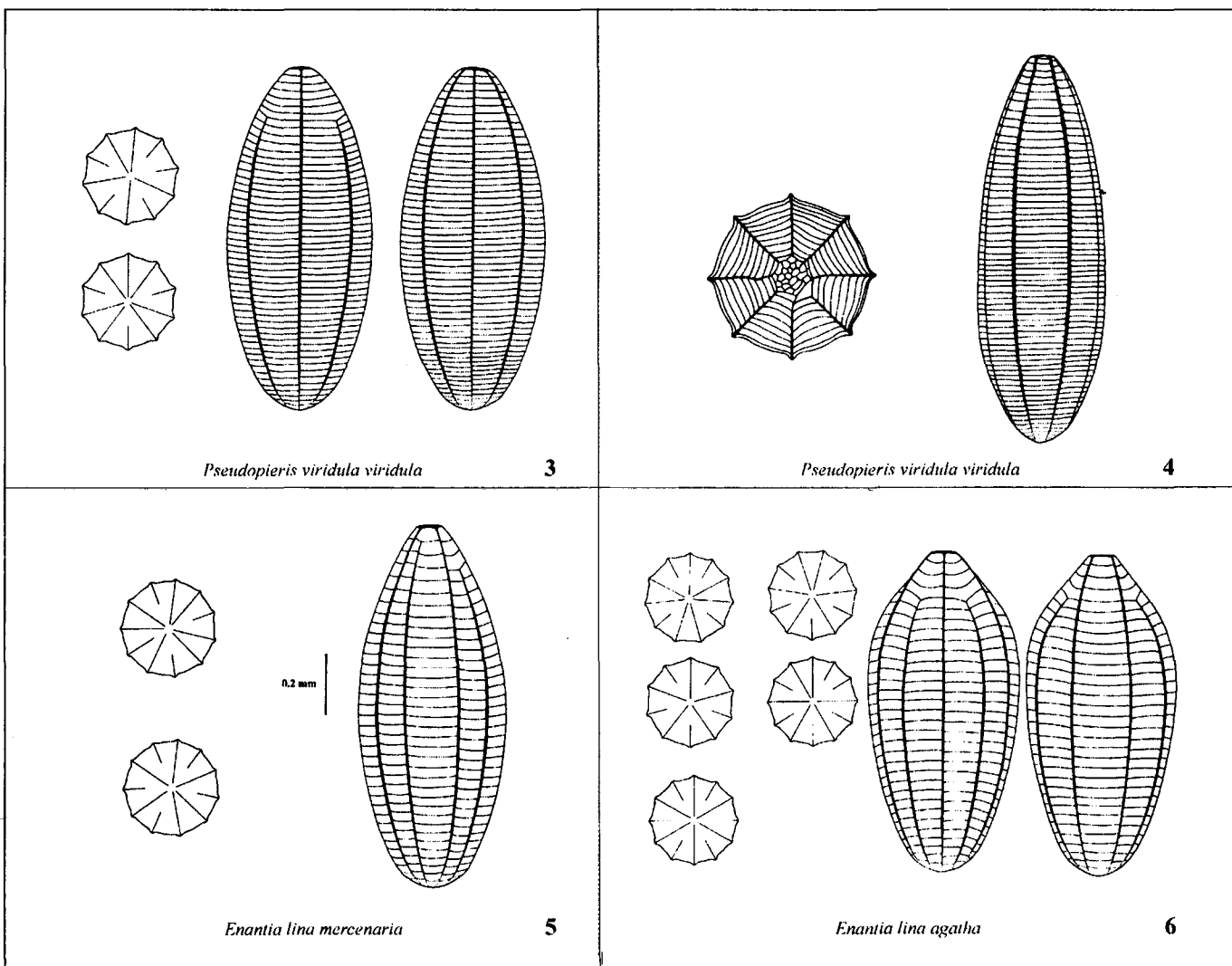
Los huevos miden cerca de 1.5 mm a 1.8 mm de largo. Los huevos son 2.48 veces más largos que la máxima anchura, pero pueden ser 2.9 veces más largos. La forma del huevo en la base es convexa y casi igual que el ápice, aunque este último es ligeramente aplanado. No se acentúa notablemente el adelgazamiento en la parte superior del huevo; siempre es un elipsoide alargado, angosto y simétrico (fusiforme), de tal manera que el máximo diámetro lo alcanza a la mitad de la longitud. Tal adelgazamiento del huevo que culmina en el ápice, se incrementa un poco desde la sexta costilla (superior), aunque se inicia aproximadamente a tres cuartos de la longitud del huevo. Posee de 55 a 68 costillas y de 8 a 10 ejes

longitudinales. Se presentan huevos con simetría bilateral, pero pueden ser asimétricos. Las fórmulas reconocidas son: LCCLCLCLCL, LLCLLCLLCL y LLLC₁LLLL. Los ejes cortos casi siempre quedan de cuatro a diez costillas del área micropilar, aunque a menudo hay casos de ejes cortos a una o dos costillas del área micropilar. El color de los huevos es grisáceo; según catálogo de Ridgway entre grayhis lavender 57''» VB-V f y light campanula blue 55* B-V d. En algunos huevos de distintas hembras el color puede variar en la tonalidad grisácea; al seguir a Ridgway es rood' lavender 57''» VB-V f a lilac gray 59''» f. Los huevecillos cambian a color rojizo cuando están fertilizados. Hay muchos huevos maduros por ovariola y varias decenas hialinos o blanquecinos por

madurar. Los ejemplares estudiados provienen de dos áreas: Magdalena medio y Cali (16, 30-32). Se observaron algunas diferencias: los huevos del individuo de Magdalena con menos ejes longitudinales y los ejes cortos casi alcanzan el área micropilar; además de diferencias en tonalidad. Dos ejemplares de Cali fueron tomados *ex copula*.

2. *Enantia lina mercenaria* (Fig. 5)

Los huevos miden 1.25 mm de largo y 0.52 mm de ancho máximo. La relación entre la amplitud y la longitud de los huevos es de 2.42 veces más largos que la máxima anchura. La forma del huevo es la de un elipsoide cuasisimétrico, cuya base es convexa y el ápice es aplana-



Figuras 3-6. Vistas de huevos, área micropilar y esquemas de simetría en: 3. *Pseudopieris v. viridula* (30-32), 4. *Pseudopieris v. viridula* (16), 5. *Enantia lina mercenaria* (47), 6. *Enantia lina agatha* (29). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

do. El ápice es ligeramente más agudo que la base. El adelgazamiento acentuado es leve y ocurre en la parte superior del huevo desde la octava costilla; el máximo diámetro lo alcanza a la mitad de la longitud. Posee 35 costillas y 11 ejes longitudinales. Los huevos son asimétricos y las fórmulas registradas son las siguientes: LLCLLCLCLL y LCLCLLCLCL. Los ejes cortos casi siempre quedan de una a tres costillas del área micropilar. Un ejemplar estudiado de Villavicencio, Meta (47). Los huevos fueron más largos que en *E. l. agatha* y cuando menos con dos costillas más.

3. *Enantia lina agatha* (Fig. 6)

Los huevos son 2.13 veces más largos que la máxima anchura. La base es convexa y el ápice es más aplanado que en *P. viridula*. La forma del huevo es semiéptica, con adelgazamiento acentuado en la parte superior; el máximo diámetro está a tres quintas partes de la longitud. El adelgazamiento del huevo se acentúa desde la séptima costilla superior. Posee 31 a 33 costillas y de 10 a 12 ejes longitudinales. Los huevos pueden presentar simetría bilateral, radial o ser asimétricos. Las fórmulas reconocidas son: LCLLCLLCLL; LCLCLCLCLL; LCLCLCLCLL; LCCLCLCLCLL y LCLCLCLCLL. Los ejes cortos casi siempre quedan de dos a cinco costillas (más frecuentemente tres o cuatro) del área micropilar. Los ejes cortos se encuentran en una ligera depresión. El color de los huevos es verde muy claro; según catálogo Ridgway un poco más pálidos que el ural green pl. XVIII 35' green f. Un ejemplar estudiado (29) de Cali, conteniendo numerosos huevecillos.

4. *Lieinix nemesis nemesis* (Fig. 7)

Los huevos presentan una longitud 2.81 veces mayor que la máxima amplitud. En cuanto a su forma, se trata de un elipsoide angosto con la base convexa y el ápice aplanado. El ápice es más agudo que la base. El adelgazamiento acentuado en la parte superior ocurre hacia los dos tercios; el diámetro máximo se encuentra desde las dos quintas partes hasta la mitad de la longitud. El adelgazamiento del huevo se incrementa desde la novena costilla superior, a más de cuatro quintos de la longitud. Presentan 50 costillas y de 11 a 12 ejes longitudinales. Los huevos presentan simetría bilateral y radial, con las fórmulas siguientes: LCLLCLLCLL; LCLLCLLCLL; LCLLCLLCLL; LCLLLLCLL y LCLLCLLCLL. Los ejes cortos quedan a ocho costillas del área micropilar. El color de los huevos es verde claro; según el catálogo Ridgway entre clear yellow green 31 Y-G b y light viridine yellow 29GG-Y d. Cuatro huevos por ovariola están bien desarrollados; los poco desarrollados son blanquecinos. Otras fórmulas

son: 2LC2LCLC2LC, 2LC2LCLCLCLC, 2LC2LC2LCLC, 2LCLC2LCLCLC, 3LCLC2LCLC, y otras más. De la misma área se estudiaron tres ejemplares (6, 12 y 19), muy similares en el color de huevos y con gran variabilidad en sus fórmulas.

5. *Dismorphia thermesia minima*

Los huevos miden entre 1.3 y 1.4 mm de longitud. Los huevos son muy aguzados hacia el ápice. Se encuentran poco más de 10 huevos bien desarrollados; de uno a dos por ovariola. El color de los huevos es entre lila-morado y rojo-violeta; según catálogo Ridgway entre pausy purple pl. XII 69 RV-R k y Schoenfeld's purple pl. XXVI 69' RV-R i. Se examinaron cuatro ejemplares (3, 9, 15 y 22) del Magdalena medio, Colombia.

6. *Dismorphia lua lua* (Fig. 8)

Los huevos son 1.43 veces más largos que la máxima anchura. La base del huevo es convexa y bastante obtusa, mientras que el ápice es un poco más agudo, pequeño y no es aplanado. El adelgazamiento se inicia a los dos tercios de longitud, y se acentúa cerca del ápice, desde la sexta costilla superior a 8/9 de su longitud. En cuanto a su forma, se trata de un elipsoide con diámetro amplio y cuyo máximo lo alcanza desde la mitad hasta dos tercios de su longitud. Posee de 44 a 46 costillas y de 16 a 20 ejes longitudinales cuya disposición conforma asimetrías. Las fórmulas son más complejas que en otras especies y presentan la siguiente configuración: $LC_5C_3LC_3C_3LLC_3C_3LC_3C_5$ y $LLCLCLCLLLLCLL$. La presencia de ejes cortos y largos es muy variable. Advuértase que fue el único caso en que hay ejes muy cortos que se ubican entre dos cortos y éstos a su vez entre dos largos; se trata de una peculiaridad en la estructura de los huevos. Los ejes cortos alcanzan desde la costilla sexta superior hasta la penúltima. El ejemplar fue recolectado muy temprano (07:00 h) y con una enorme cantidad de huevecillos en cada ovariola. La forma globular de los huevos estudiados en este ejemplar, posiblemente puedan indicar inmadurez. Solo se examinó un ejemplar (45) del Napo de Ecuador.

7. *Dismorphia lewyi dolorita* (Fig. 9)

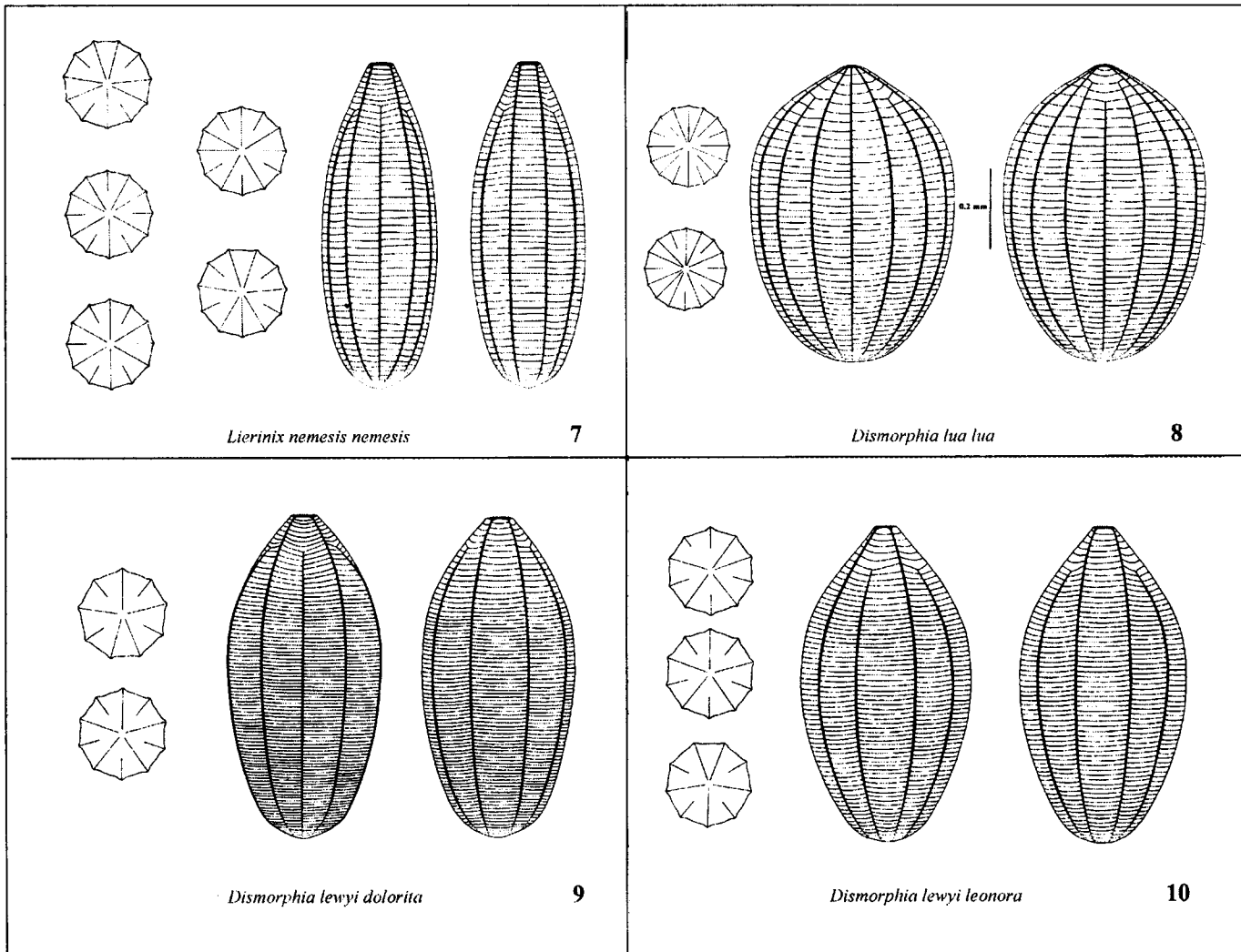
Los huevos son 2.08 veces más largos que la máxima anchura. La base del huevo es convexa y un poco obtusa; el ápice es más agudo y aplanado. En cuanto a su forma, se trata de un elipsoide con diámetro máximo desde la mitad a dos tercios de la longitud. El adelgazamiento inicia hacia el final de los dos tercios superiores; tal reducción es uniforme hasta el ápice. Presenta de 74 a 94 costillas (más a menudo entre 80 y 90), que se encuentran más separadas unas de otras conforme se acercan al ápice.

Los ejes longitudinales van de 9 a 10 y presentan simetría bilateral o radial. Las fórmulas son las siguientes: LCLLLCLC y LCLCLCLC. Los ejes cortos llegan desde la novena a la quinta costillas superiores. El color de los huevos es verde pálido; según catálogo Ridgway entre light viridine green 33 GY-G f y pale cendre green 35 green f. Los huevos inmaduros ya tienen formados ejes y costillas pero son globulares. Solo los huevos maduros presentan diferenciación en el ápice. Se examinaron dos ejemplares (27 y 28) de Medellín, Colombia.

8. *Dismorphia lewyi leonora* (Fig. 10)

Los huevos miden 0.91 mm de largo y 0.49 mm de ancho máximo. La longitud de los huevos es 1.86 veces más

largos que la máxima anchura. La base del huevo es convexa y algo obtusa, mientras que el ápice es un poco más agudo y aplanado. Su forma es elipsoidal y cuasisimétrica, de tal manera que el diámetro máximo se encuentra casi a la mitad de la longitud. Aunque no hay un adelgazamiento notablemente acentuado, cerca del ápice del huevo comienza a adelgazarse a partir de la sexta costilla superior, cerca de 6/7 de su longitud. Muestra de 63 a 72 costillas y de 9 a 10 ejes longitudinales que conforman simetrías bilaterales o bien pueden ser asimétricos. Las fórmulas son las siguientes: LLCLCLCLCC; LCLCLCLC y LCLCLCLC. A veces hay ejes longitudinales hipercortos. Los ejes cortos alcanzan desde la décima a la sexta costillas superiores, regularmente 6 a 7 del área micropilar. Los huevos son color verde muy claro, pero tal vez, en este



Figuras 7-10. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 7. *Lieinix n. nemesis* (6, 12, 19), 8. *Dismorphia lua lua* (45), 9. *D. lewyi dolorita* (27, 28), 10. *D. lewyi leonora* (35, 41). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

caso, el tiempo prolongado en alcohol, pudo disminuir la intensidad del color; por ello no se evaluó el color de acuerdo con el catálogo Ridgway. Se observaron gran cantidad de huevos por ovariola. Se examinaron dos ejemplares (35, 41) del Napo (1900 msnm) en Ecuador.

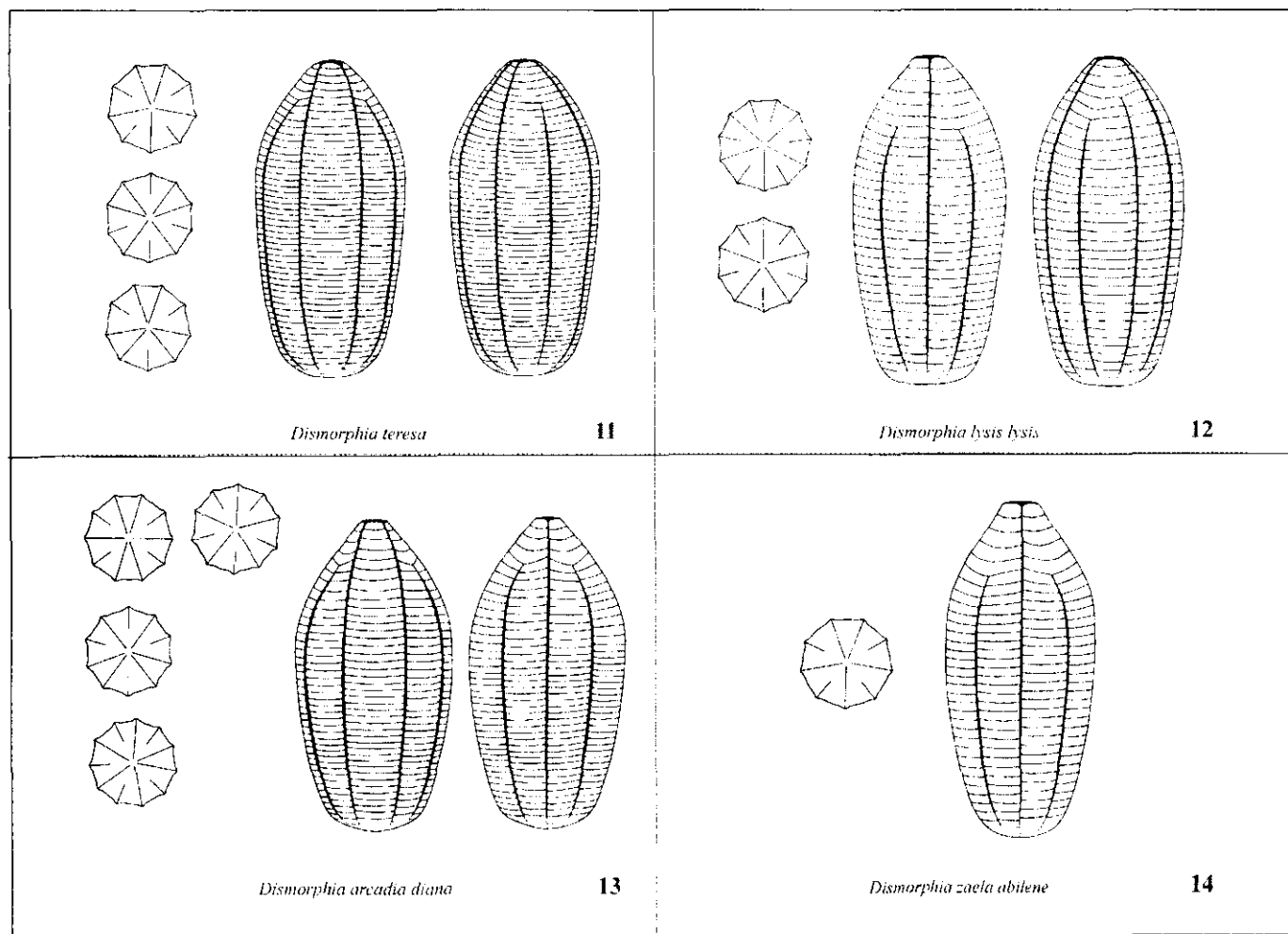
9. *Dismorphia teresa* (Fig. 11)

La longitud de los huevos es 2.11 veces mayor que su máxima amplitud. La base es casi dos veces más ancha que el ápice y ésta es casi aplanada; el ápice es levemente redondeado. El diámetro máximo ocurre hacia los dos tercios, pero en la mitad proximal el huevo es de diámetro amplio. No hay adelgazamiento acentuado del ápice y la forma del huevo es elipsoidal pero no simétrica, pues es como un barrilete. Presenta entre 47 y 52 costillas, y entre 9 y 10 ejes longitudinales que conforman simetrías bila-

terales. Las fórmulas son las siguientes: LCLCLCLCL; CLLCLCLCLL y LCLLCLLCL. Los ejes cortos alcanzan la quinta o sexta costillas superiores. Los huevos son de color verde-amarillo; según el catálogo Ridgway, entre barium yellow pl. XVI, 23' yellow d y pale chalcedony yellow pl. XVII, 25' YG-Y f. Solo se pudo examinar un ejemplar del Napo, Ecuador.

10. *Dismorphia lysis lysis* (Fig. 12)

Los huevos son 2.18 veces más largos que anchos. Su forma es semielipsoidal, la base es plana y amplia, bastante más ancha que el ápice aplanado. El diámetro máximo lo alcanza muy poco antes de la mitad de la longitud del huevo, éste se mantiene hasta las dos terceras partes de la longitud, donde comienza a reducirse, acentuándose hacia la novena costilla superior, más o menos a



Figuras 11-14. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 11. *Dismorphia teresa* (36), 12. *D. lysis lysis* (33, 34, 38, 39), 13. *D. arcadia diana* (24), 14. *D. zaela abilene* (37). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

tres cuartos de su longitud. El huevo comienza a adelgazarse desde la sexta costilla superior, más o menos a tres cuartos de su longitud. Presenta de 34 a 36 costillas y de 10 a 11 ejes longitudinales. Su simetría puede ser radial o bilateral. Las fórmulas reconocidas son las siguientes: LCLCLCLCC y LCLCLCLC. Los ejes cortos están de tres a seis costillas del área micropilar. Los huevos son de color verde claro; según el catálogo Ridgway, un poco más claro que el pale dull green yellow pl. XVII, 27' G-Y f. Se examinaron huevos de cuatro ejemplares (33, 34, 38 y 39) de la misma área: Napo de Ecuador (1200-1900 msnm).

11. *Dismorphia arcadia diana* (Fig. 13)

La longitud de los huevos es dos veces mayor que su amplitud. Los huevos son elipsoidales con una base convexa y obtusa, y cuyo ápice es más agudo y aplanado que la base. El adelgazamiento se inicia en la onceava costilla y se acentúa desde la octava. El máximo diámetro se encuentra a partir de casi las tres quintas partes de la longitud. Posee 41 a 43 costillas y entre 10 y 11 ejes longitudinales. Los huevos pueden ser asimétricos o con simetría bilateral. Las fórmulas observadas son las siguientes: LCLCLCLC; LCLCLCLC y LCLCLCLC. Los ejes cortos más a menudo están a tres o cuatro costillas del área micropilar. Se observaron cerca de 20 huevos por ovariola. Los huevos son de color verde claro; según catálogo Ridgway entre night green y emerald green pl. VI 33* GY-G-35 green. Otras fórmulas son: 2LCLCLCLC y 2LC2LCLCLC. Solo se pudo examinar un ejemplar (24) el cual presenta color de huevos similar a *D. a. lucilla* (40).

12. *Dismorphia zaela abilene* (Fig. 14)

La longitud de los huevos es 2.27 veces mayor que su amplitud máxima. La base es levemente convexa y muy obtusa, mientras que el ápice es poco más agudo y aplanado. Se presenta un adelgazamiento acentuado cerca del ápice, a partir de la quinta costilla superior. La forma del huevo es elipsoidal y asimétrica pues aunque el diámetro máximo lo alcanza cerca de la mitad de su longitud, éste se mantiene hasta los tres cuartos de la longitud, como un barrilete. Posee 28 a 35 costillas (más a menudo 34) y 9 ejes longitudinales que conforman una simetría bilateral. A partir de la quinta costilla superior el espacio intercostelar aumenta a casi lo doble que las anteriores. La fórmula es la siguiente: LCLCLCLC. Los ejes cortos alcanzan la quinta o sexta costillas superiores. Se distinguieron más de 50 huevos por ovariola, con numerosos huevos maduros e inmaduros en todos los estados de desarrollo. El color de los huevos es verde muy claro. Solo se examinó un ejemplar del Napo, Ecuador (37).

13. *Dismorphia medora medora* (Fig. 15)

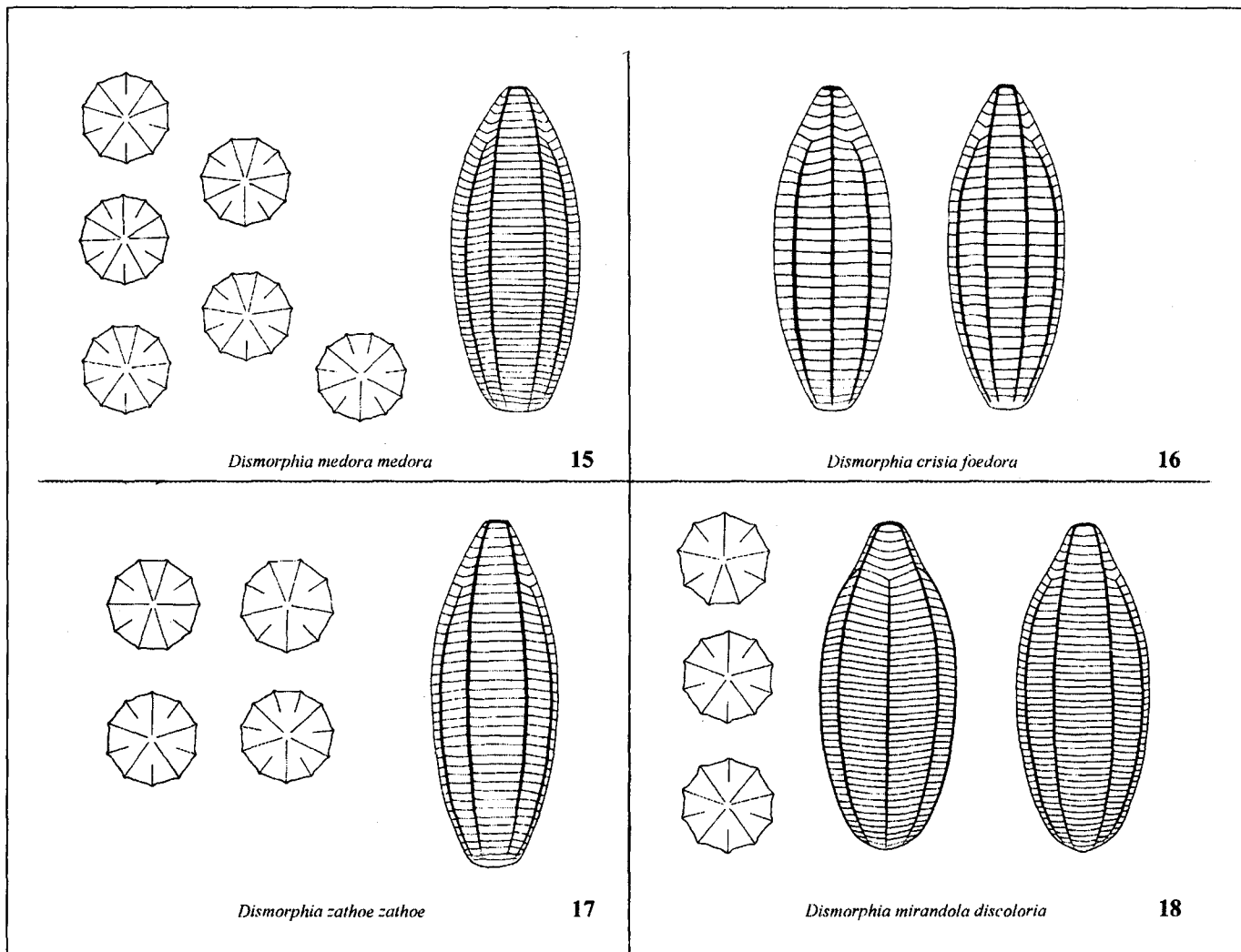
En estos huevos la longitud es 2.53 veces mayor que su máxima amplitud. La base es levemente aplanada y cuatro veces más ancha que el ápice que es más agudo y también aplanado. El adelgazamiento comienza a los dos tercios de la longitud, y se acentúa hacia la novena costilla ó 7/9 de la longitud. La forma es un elipsoide angosto y cuasisimétrico, en el cual el diámetro máximo está desde la mitad a los dos tercios de la longitud del huevo. Presenta 44 costillas y entre 10 y 12 ejes longitudinales que casi siempre conforman simetrías bilaterales, pero ocasionalmente son asimétricos. Las fórmulas son las siguientes: LLCLCLCLC; LCLCLCLC; LCLCLCLC; LCLCLCLC y LCLCLCLC. Con frecuencia los ejes cortos alcanzan la sexta costilla superior. El color de los huevos es verde-azul; según catálogo de Ridgway entre light blue-green (pl. VII 39 B-G, J) y light sulphat green (pl. XIX 39' B-G, b). Otras fórmulas de sucesión de ejes son: 2LC2LCLCLC, 2LCLC2LCLCLC, 2LC2LCLCLC, 2LCLCLCLC, 2LC2LC2LCLC y LCLCLCLC2CC. Se examinaron tres ejemplares (7, 8 y 18) de la misma área en la parte alta del Magdalena medio de Colombia.

14. *Dismorphia crisis foedora* (Fig. 16)

Los huevos miden 1.65 mm de largo y 0.59 en su diámetro mayor. Los huevos presentan una longitud 2.79 veces mayor que su máxima amplitud. La base del huevo es plana y un poco más ancha que el ápice también aplanado. Su forma es elipsoidal y relativamente simétrica, por lo cual el diámetro máximo lo alcanza desde las dos quintas partes y lo mantiene hasta las dos terceras partes de su longitud, donde inicia un adelgazamiento hacia la décima costilla, que se acentúa un poco más a partir de la quinta costilla. Presenta 30 costillas y por lo menos nueve ejes longitudinales, con la fórmula: LCLCLCLC. Los ejes cortos llegan hasta la quinta costilla superior. El color de los huevos es verde intenso; según catálogo Ridgway tyrolite green 39 B-G b. Cuenta con cientos de huevos maduros e inmaduros en sus ovarios. Se examinaron huevos de tres ejemplares (1, 4 y 11) de la misma área.

15. *Dismorphia zathoe zathoe* (Fig. 17)

Los huevos miden casi 1.4 mm de largo, con una amplitud menor a 0.5 mm. Los huevos son 2.74 veces más largos que la máxima anchura. La base es reducida y convexa, mientras que el ápice es poco más agudo y aplanado. Prácticamente no se acentúa el adelgazamiento cerca del ápice; la forma es un elipsoide angosto y simétrico cuyo diámetro máximo se encuentra a la mitad de su longitud y se conserva hasta los 3/5, esto es un poco más allá. Presenta de 35 a



Figuras 15-18. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 15. *Dismorphia m. medora* (7, 8 y 18), 16. *D. crista foedora* (1, 4, 11), 17. *D. zathoe zathoe* (2, 5, 10, 13, 14, 20, 21), 18. *D. mirandola discoloria* (23, 25, 26). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

38 costillas y de 9 a 11 ejes longitudinales (principalmente 10) que se disponen en simetrías bilaterales o radiales. Los espacios intercostelares son iguales a todo lo largo de su longitud, excepto los más próximos a la base. Las fórmulas son las siguientes: LCLCLLCLCL; LCLCLCLCL; LCLCLCLCLC y LCLCLCLCLCC. A menudo los ejes cortos alcanzan la séptima costilla superior. Los huevos son de color magenta (entre lila y morado); según catálogo Ridgway entre magenta 67' V-R y eupatorium purple 67» V-R. Algunos huevos menos desarrollados son amarillo obscuro y otros aún menos desarrollados son blanquecinos. Otras fórmulas son: 2LCLC2LCLC y 2LCLCLCLC. Cuenta con pocos huevos maduros e inmaduros. Se estudiaron huevos de siete ejemplares (2, 5, 10, 13, 14, 20 y 21)

del Magdalena medio de Colombia, sin advertir mayores diferencias que las anotadas.

16. *Dismorphia mirandola discoloria* (Fig. 18)

Los huevos son 2.44 veces más largos que la máxima anchura. La base es convexa y poco obtusa y el ápice es un poco más agudo y algo redondeado. La forma del huevo es cuasielipsoidal y relativamente simétrica, por lo que el diámetro máximo se encuentra hacia la mitad de su longitud. Aunque el adelgazamiento es progresivo, se acentúa cerca del ápice hacia la sexta costilla superior, a las 4/5 partes de su longitud. Presenta entre 44 y 45 costillas, y entre 9 y 10 ejes longitudinales que casi siempre

conforman simetrías bilaterales o radiales. Las fórmulas son las siguientes: LCLLLCLC; LCLCLCLC y LLCLCLLLC. Los ejes cortos con frecuencia alcanzan la quinta o sexta costillas superiores, rara vez menos o más. El espacio intercostelar es notoriamente mayor entre las últimas ocho costillas superiores, que en las previas. Se examinaron tres ejemplares (23, 25 y 26) del área de Medellín, Colombia.

17. *Dismorphia amphione discrepans* (Fig. 19)

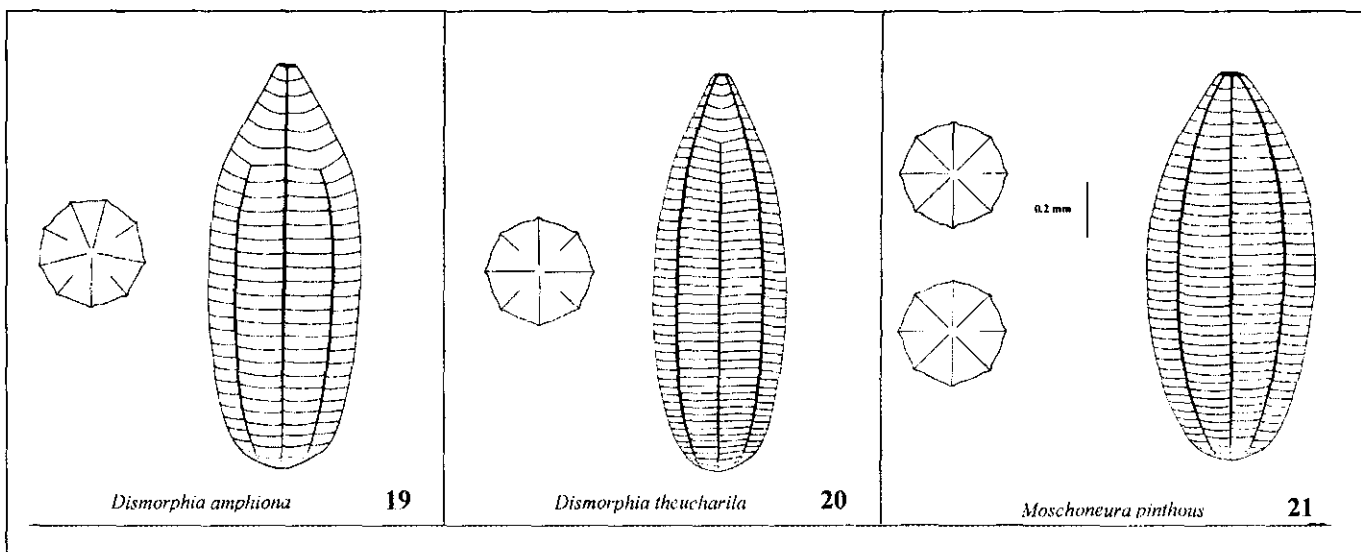
Los huevos miden cerca de 1.6 mm de largo y poco más de 0.5 mm de ancho. La longitud de los huevos es 2.64 veces mayor que la anchura máxima. Respecto a su forma, se trata de un elipsoide angosto cuya base es convexa y el ápice es bastante más agudo que la base y aplanado. Existe un adelgazamiento acentuado en la parte superior del huevo y el máximo diámetro se encuentra a poco más de la mitad de la longitud. El adelgazamiento acentuado comienza desde la novena costilla superior, a poco más de tres cuartos de la longitud del huevo, y se incrementa hacia la sexta costilla. Presenta 29 a 31 costillas y 9 ejes longitudinales con simetría bilateral. La fórmula registrada es la siguiente: LCLCLCLC. Los ejes cortos distan del área micropilar de seis a nueve costillas. Se distinguió una enorme masa de huevecillos en todos los estados de desarrollo (ejemplar 43); sin embargo, en un ejemplar de *D. a. beroe* (17), los huevos estuvieron ausentes y no se trataba de un ejemplar "volado".

18. *Dismorphia theucharila avonia* (Fig. 20)

Los huevos son muy largos y delgados, de casi 2 mm de largo. Los huevos son 2.91 veces más largos que la máxima anchura. La base es convexa y más ancha que el ápice, el cual es bastante agudo y levemente redondeado. No hay un adelgazamiento acentuado cerca del ápice. La forma del huevo es la de un elipsoide angosto y más aguzado hacia el ápice. El diámetro máximo se encuentra de los 4/9 a la mitad de su longitud. El adelgazamiento del huevo se acentúa ligeramente a partir de la sexta costilla superior casi a 4/5 de su longitud. Presenta 44 a 45 costillas y 8 ejes longitudinales que conforman una simetría radial. La fórmula es la siguiente: LCLCLCLC. Por lo común los ejes cortos alcanzan la sexta costilla superior, algunas veces la cuarta o la quinta. El color de los huevos es verde claro. Se observaron pocos huevos maduros; los inmaduros no aparecen en estados intermedios con los maduros. Se examinaron varios ejemplares del Pacífico de Ecuador, pero solo de uno (42) se estudiaron con detalle los huevecillos.

19. *Moschoneura pinthous* (Fig. 21)

Los huevos miden 1.45 mm de largo. Los huevos son 2.31 más largos que la anchura máxima. La base es levemente convexa y obtusa; el ápice es un poco más agudo y aplanado. No hay adelgazamiento acentuado cerca del ápice y la forma del huevo es la de un elipsoide simétrico, cuyo diámetro máximo se encuentra a la mitad de su lon-



Figuras 19-21. Vistas de huevos y esquemas de simetría en: 19. *Dismorphia amphione discrepans* (17), 20. *D. theucharila avonia* (42), 21. *Moschoneura pinthous monica* (46). Números en paréntesis son de ejemplares (ver sección materiales y métodos).

gitud. Presenta 36 a 39 costillas y 8 ejes longitudinales que forman simetrías bilaterales. Las fórmulas son las siguientes: LLCLLLL y LLCLLCL. Puede advertirse la escasez de ejes cortos y éstos entre cinco y diez costillas antes del área micropilar, pero más frecuentemente cinco o seis. En los dos individuos estudiados de este género, el huevo próximo a oviponer presenta color naranja intenso. Dos de los últimos huevos por ovariola se presentan bien desarrollados; hay muy pocos huevos en estado de desarrollo primario. Los huevos de *M. ella xanthella* (44) se advierten mucho más largos y delgados que *M. p. monica* (46), pero ambos tienen un número muy similar de costillas (36 a 38 *pinthous* y 39 *ella*).

Las formas del huevo pueden resumirse o conceptualizarse en las siguientes cuatro categorías:

1. Elipsoidal alargado o fusiforme: más de dos veces largo que el máximo ancho; simétrico y con base y ápice igualmente redondeados, pero adelgazados o agudos en sus extremos.

2. Barrilete: base plana o cuasiplana, a menudo amplia, máximo diámetro entre los 3/5 y 4/5 de longitud del huevo; con la mitad inferior con diámetro igual o subigual, a manera de un barril grande y amplio (cuasicúbico en su mitad inferior o más).

3. Espicular acuminado: la mitad inferior con base obtusa y alcanzando el máximo diámetro hacia la mitad de la longitud; se estrecha más en la mitad superior, constriñéndose aún más a partir de los ejes cortos, terminando el ápice ligeramente truncado o en punta.

4. Globular, meloniforme o semiesférico: como un elipsoide donde el largo es entre una y dos veces el máximo diámetro del ancho; la base y el ápice son obtusos, redondeados.

Discusión

Hay muy pocos trabajos sobre morfología del corion en Pieridae (Eitschberger, 1983) y éstos no se han efectuado con el suficiente detalle para extraer información de relevancia taxonómica. La gran mayoría de los trabajos son muy generales en la descripción morfológica del corion de los Pieridae (mencionando que son 'fusiformes', con costillas y el color postfertilización); no se conocen estudios comparativos en especies de Dismorphiinae respecto al estado oval. En el género paleártico *Leptidea* los estudios tendientes a descubrir su filogenia han estado centrados en algunos de los caracteres del adulto y moleculares (Martin *et al.*, 2003; Mazel, 2005). En

Dismorphiini, sólo los géneros *Dismorphia* y *Enantia*, en particular *D. amphiona* y *Enantia* grupo *jethys*, han recibido atención en este aspecto (Llorente-Bousquets & Garcés, 1983; Llorente-Bousquets, 1984; Torres-Bauzá, 1991).

Los dibujos de Korshunov (2002: 201) son de los pocos que ilustran distintos tipos de huevo en Pieridae paleárticos. En éstos se advierte que el único huevo realmente fusiforme es el de *Colias hyale* y cercanamente el de *Leptidea sinapis*; el resto son ovoidales o en barrilete, pero todos semitruncados y no acuminados (*Aporia*, *Pieris*, *Anthocharis* y *Gonepteryx*). Esto contrasta con la descripción de Ackery *et al.* (1999: 280): "Pierid eggs are spindle-shaped and ribbed, and often white, yellow, orange or red". Los datos de forma y color reunidos hasta ahora en Dismorphiini, y otros en la literatura, amplían notablemente la diagnosis esquemática de estos autores.

Las ilustraciones de Korshunov (2002) también muestran, en una de sus vistas, que se ha enfatizado en la forma de huso (fusiforme), porque los 'huevos', si son vistos desde arriba, aparecen adelgazados hacia la punta, aunque esto no ocurre en su base. El adelgazamiento apical del corion, al parecer, está muy generalizado entre las especies de Pieridae. Según Stearn (1993: 313), *fusiformis* implica adelgazado en ambos extremos. Por lo tanto la aplicación de fusiforme ha sido incorrecta en numerosos casos. La apariencia, más que el estudio detallado, ha llevado a esa aplicación.

Por otra parte, de Korshunov (2002) también se puede deducir que algunos autores advierten solo la presencia y número de ejes o 'costillas' longitudinales pero dan poca importancia al número de costillas verdaderas *v. gr.* Young (1972: 166) & Braby (2004: 18). Una descripción más precisa de los huevos desde una vista superior es la de (Eitschberger, 1983); no obstante reconoce esencialmente el número de ejes longitudinales al referirse a Coutsis (1970) y otros. Preferimos distinguir como ejes longitudinales (cortos y largos) de las costillas, que además se disponen horizontalmente, por el mayor grosor de los primeros.

Éste es el primer trabajo que efectúa una investigación detallada de los huevecillos en más de un género de la subfamilia y tal vez la 'novedad' del método (material fresco más tinción) ha hecho posible la investigación. Advertimos que el método es muy simple y puede aprovecharse para investigar la morfología del abdomen (interna y externa), entre otros las proporciones entre los segmentos, que pueden tener significado genérico (Llorente-Bousquets & Castro *in prep.*). Además es una forma de obtener material fresco para estudiar genitales femeninos,

pues las técnicas a partir de material de museo son bastante complicadas y difíciles. Por otra parte, el estudio de la reproducción en los Dismorphiinae hace necesario obtener este tipo de materiales para estudiar las ovarias y la maduración de los huevos. Aunque el propósito de este trabajo tiene fines taxonómicos, parece importante señalar que estudios ontogénicos del embrión y del corion, relaciones entre sus estructuras y fisiología, así como el papel adaptativo que pueden jugar distintas formas coriónicas en ambientes diferentes, pueden ser nuevas avenidas de investigación, indispensables para mejores interpretaciones que las que aquí se realizan.

Es importante resaltar que la ausencia de este tipo de estudios del corion en 'huevos' de Dismorphiini no se habían ejecutado, porque las especies de este grupo a menudo llegan a ser bastante escasas en la naturaleza, en especial algunas especies. Además de ello, las hembras casi siempre son más raramente vistas que los machos. Tal situación puede deberse por razones de mimetismo batesiano (Rettenmeyer, 1970; Llorente-Bousquets & Garcés, 1983) y fenómenos de protandria y de selección de hábitat diferencial entre machos y hembras de una misma especie (Llorente-Bousquets, 1984).

Torres-Bauzá (1991) indicó que los trabajos sobre ciclos de vida en *Dismorphia* se reducen a seis citas en la literatura; Le Crom *et al.* (2004) adicionan ilustraciones de otras especies de Dismorphiini. Sin embargo, sólo tres ofrecen datos estructurales de los huevecillos y esto es para dos subespecies de *D. amphione* y la especie próxima *D. spio* de Panamá, México y Puerto Rico respectivamente: *D. a. beroe*, *D. a. lupita* y *D. spio* (Aiello, 1980; Llorente-Bousquets & Garcés, 1983; Torres-Bauzá, 1991). En este trabajo se agrega *D. a. discrepans* del Ecuador.

Las cuatro poblaciones subespecíficas coinciden en el número de costillas (transversales en la nomenclatura de Torres-Bauzá, 1991), 30 o 31 costillas en las tres subespecies citadas y en *D. a. discrepans* de 29 a 31. El número de ejes longitudinales (cortos y largos, o 'costillas' longitudinales en la terminología de Torres-Bauzá, 1991) coincide con *D. a. beroe* y *D. spio*; igualmente la longitud del huevo está en el intervalo de coincidencia señalado por los autores citados; así mismo con el color verde y la distancia de los ejes cortos al área micropilar. El único caso divergente es el de *D. a. lupita* pues el número de costillas es de 12 y el color al tiempo de la oviposición es lila suave, observaciones que habrían de repetirse en material fresco. La gran mayoría de los huevos de Dismorphiinae cambia a un color marfil o perlado,

poco después de su oviposición, y más adelante a amarillo o verde pardo según sea el color de la larva de primer estadio. En la literatura, con frecuencia se refieren estos colores que son constantes interespecífica e intergenéricamente y son cambios constantes en huevos ya fertilizados con colores distintos en su origen, aunque hay excepciones (ver descripción en *Moschoneura*). Con la fertilización el color original cambia.

Lo que parecen indicar estos resultados y comparaciones es que la búsqueda de material fresco: hembras recién recolectadas y diseccionadas al microscopio, debe ser la norma en estos estudios, para evitar la confusión que generan los cambios por la fertilización ovárica.

Por otra parte, es importante destacar que el color original en los huevos puede ser de valor específico o subespecífico, pero los matices hay que ofrecerlos con precisión de acuerdo a catálogo de referencia. Nosotros ocupamos uno de los más conocidos en ornitología, porque se adecuó a la naturaleza de la investigación; lo que otros catálogos no hacían.

Una comparación equivalente entre *D. zalea oreas* estudiada por Young (1972) y *D. z. abilene* estudiada aquí no es posible por la insuficiencia de datos y la posibilidad de que Young haya confundido los huevos con *D. crisia virgo*.

A partir del caso de *D. amphione* y *D. spio* (muy próxima a la primera) de lugares tan distantes como Puerto Rico, noroeste de México, Panamá y oeste de Ecuador; en que se advierte constancia en el número de costillas, distancia de ejes cortos al micropilo, forma, tamaño promedio y promedio de longitud/anchura y fórmula de simetría, posiblemente indique valor taxonómico para agrupar proximidad genealógica. Se podría argüir que eso no pasa en otras especies y subespecies, como es el caso aquí de *E. lina* spp. Al parecer éste sería un caso atípico, pues el examen de genitales femeninos y masculinos en varias subespecies de la putativa *E. lina* indican que tal vez se está comprendiendo un conjunto de especies crípticas, donde es indispensable un examen más profundo, variado y cuidadoso de sus caracteres. Algo similar ya ha pasado en el género *Enantia* (especies amarillo-naranjas) hace dos décadas y media cuando con una síntesis prematura Lamas (1979, 2004b) ubicó en un especie politípica lo que hoy se trata cuando menos de cinco especies reunidas en dos o tres grupos en distintas subregiones del Neotrópico (Lamas, 2004a), de acuerdo con los principios morfológicos, sistemáticos y biogeográficos planteados por Llorente-Bousquets (1984). Sin embargo, hasta ahora solo estamos reuniendo la evidencia para demos-

trar el caso del complejo lina, en el cual los huevos también parecen ser indicación; al igual como ocurrió en el complejo jethys (Llorente-Bousquets, 1984). Mucho trabajo de campo y comparación esperan para solucionar este problema (Lamas, 2004b; Llorente-Bousquets & Castro, 2004b). Si se probara la conformación del complejo lina por varias especies, sería un caso más de la actitud 'lumper' (Mayr, Linsley & Usinger, 1953) que prevalece en varias partes del catálogo editado por Lamas (2004a), al usar de modo extremo el concepto de especie politípica en ausencia de evidencia (Llorente-Bousquets, 1984) para proponer tales hipótesis.

Llorente-Bousquets & Garcés (1983) & Llorente-Bousquets (1984) destacaron algunos caracteres del huevo en los Dismorphiinae que prometían ser de valor taxonómico, entre ellos citaron: forma del huevo, número de ejes longitudinales (cortos y largos) y su diferenciación, número de costillas y el tamaño, considerando longitud y máximo diámetro de anchura, además del color. Este estudio demuestra que en efecto son de importancia; sin embargo se hace necesario precisar las distintas formas, que no es solo una como se cita en la literatura (fusiforme o 'spindle-shaped'). La condición fusiforme puede incluir tres posibles subcategorías según sean las bases y ápices, según cómo y dónde se alcance el adelgazamiento apical, y hasta que nivel o proporción del largo se mantenga ese diámetro máximo o submáximo en el corion. La amplitud y convexidad de la base, el acentuamiento de la reducción del diámetro hacia el área apical, y si éste acaba en punta (plano o convexo) o si es ligeramente truncado, parecen ser de valor en sí mismos. De este modo 'fusiforme' a lo más podría considerarse una condición generalizada. Cabe mencionar que la forma de huevos globulares o meloniformes (Stearn, 1993) en Dismorphiini rompe con tal generalización. Este hallazgo y las fotografías de *Pieris* de Eitschberger (1983), que muestran un especie de corona en el borde del área micropilar para algunas especies, o la convergencia de ejes cortos que terminan después en el área micropilar, condiciones que no se han visto en Dismorphiini, plantean una exploración mayor en los Pieridae. En las especies de *Pieris* ya se observa una base amplia en la mitad inferior del huevo (Eitschberger, 1983: 579, figs.), lo cual también rompe con la condición fusiforme con la que se describen los huevos de Pieridae.

A pesar que el número de ejes longitudinales parecen diagnosticar algunos grupos de especies *v. gr.* *D. lua* y *D. lewyi*, no se aplica a muchos casos. Se podría reconocer que no son números precisos de ejes, y que la diferenciación y secuencia de cortos y largos (en el corion) se presta

a distintas fórmulas, las que aquí se han consignado y de las cuales aún no es posible su uso como carácter diagnóstico. No obstante, se han destacado tres condiciones generales: asimetría, simetría radial y simetría bilateral.

La posible función de los ejes cortos indicada por Torres-Bauzá (1991), hacen pensar que este carácter es bastante plástico, pues podría estar ligado a adaptaciones de distintas condiciones de temperatura y humedad que el corion debe soportar para proteger al huevo y al embrión. Sin embargo, aún en especies de amplia distribución como *D. amphione* hay relativa constancia (Torres-Bauzá, 1991), mientras que en otras de distribución estenotópica presentan mayor variación. Por ello es necesario explorar estadísticamente este carácter y por ahora solo mantenerlo como variación individual y tal vez poblacional.

Respecto al tamaño del huevo (corion) es importante mencionar que este varía en una misma población geográfica para especies como *D. spio* (Torres-Bauzá, 1991); sin embargo, es más constante en la proporción largo/ ancho máximo. Por ende se recomienda tomar esta medida para hacer comparaciones, más que el largo o el ancho independientemente.

Del recuento histórico de Brady *et al.* (2006), se advierte que los caracteres de estados juveniles, particularmente huevos, en la práctica son muy escasos y han sido olvidados en su uso para el análisis de las relaciones filogenéticas. Aunque lo mismo ocurre con otros sistemas de caracteres (Ackery *et al.*, 1999). No obstante estos autores y Wahlberg & Nylin (2003) indican la necesidad de estudiar estados juveniles para resolver (apoyar o refutar) los patrones genealógicos propuestos hasta ahora. Por ende consideramos que este estudio se encamina a tal búsqueda, pues los caracteres del corion y sus tendencias evolutivas han sido poco estudiadas. Asimismo otros caracteres que los autores de este trabajo han adelantado: organitos antenales, androconias alares, genitales masculinos y femeninos, segmentos abdominales y varios aspectos de la venación alar.

Pseudopieris presentó de 8 a 10 ejes longitudinales y 55 a 68 costillas, mientras que *Moschoneura* ocho ejes longitudinales y 36 a 39 costillas. No hay semejanza coriónica entre estos géneros excepto en la forma de los huevos. *Pseudopieris* presenta simetría coriónica de los tres tipos (asimetría, radial y bilateral) mientras que en *Moschoneura* siempre fue bilateral.

Por lo pronto, con los datos reunidos en este trabajo, no es posible apoyar la relaciones intergenéricas resultado del análisis de Brady *et al.* (2006). Otros caracteres como los

sulci y sedas de las antenas (Castro & Llorente-Bousquets, en prep.), así como caracteres alares y genitales no acercan a *Pseudopieris* y *Moschoneura*. El primero es un género más cercano a *Enantia* (pigmentos y androconias) y con un gran número de especializaciones (*sulci*), que los acerca a *Dismorphia* pero no a *Moschoneura*. *Pseudopieris* posiblemente constituye una subtribu hermana del resto de los géneros de Dismorphiini de acuerdo con los cinco cladogramas obtenidos por Castro (2005).

Las relaciones *Enantia* y *Patia* planteadas por Braby *et al.* (2006) son igualmente controversiales con lo que nosotros hemos hallado: Llorente-Bousquets (1984) mostró que el número de *sulci* es completamente distinto en *Patia* (13-15) respecto al resto de los géneros Dismorphiini (7-9). Castro (2005) & Castro Llorente-Bousquets (en prep.) han comprobado esto en dos especies de *Patia*, pero también advierten similitud al compartir gran número de *pseudosulci* (Llorente-Bousquets & Castro, 2004a); no obstante, los *sulci* de *Enantia* son muy poco diferenciados en comparación con los de *Patia*, que se acercan más a los de *Dismorphia*.

La búsqueda de evidencia adicional a la reunida por Klots (1933), Ehrlich (1958) y otros para el descubrimiento de la genealogía de los Pieridae continúa avanzando, por lo que hacer afirmaciones como la que hacen Braby *et al.* (2006): "Our study represents the first rigorous phylogenetic analysis of the Pieridae, and indeed the first comprehensive phylogenetic study of a higher butterfly taxon at the familial level to date", por demás resulta anacrónica en el sentido de historia de la ciencia, pues los estudios de Klots y Ehrlich representaron lo mismo para su época y condiciones.

Aún faltan por examinar varios sistemas de caracteres e interpretarlos, así como contrastarlos con las hipótesis hasta ahora planteadas. Se trata de sistemas que comprenden caracteres relativamente complejos, algunos ultraestructurales y de estadios juveniles, que nos permitirán comparar los resultados alcanzados por los autores citados. El trabajo de Braby *et al.* (2006) constituye un avance extraordinario que muestra multitud de hipótesis sistemáticas y biogeográficas en los Pieridae, que deberían reexaminarse a la luz de evidencia o métodos nuevos.

Agradecimientos

Han sido muchas las instituciones y personas que nos han dado facilidades y ayuda en campo y gabinete para avanzar en nuestros estudios de Dismorphiini: Colciencias, PUCE, Fundación Otonga, DGAPA- UNAM y CONACyT y, en especial, el Instituto de Ciencias Natura-

les de la Universidad Nacional de Colombia. En el trabajo de campo fue muy importante el apoyo de John Jairo Arias, Diego Tobar, Luis Miguel Constantino, Nicolás Peláez, Curtis Callahan, Armando Luis, Carmen Pozo, los hermanos Tapia (Ítalo, Eliceo y Queti), Jean François Lecrom, Germán Amat, Fernanda Salazar, Walter Winhard, Giovanni Onore, Gerardo Lamas, Ángel Viloria, Daniela Campuzano y Pierina Oña. Todos ellos participaron en una o más exploraciones en Colombia, Ecuador o Perú. Los dibujos de Edgar Palacio y el empeño por la precisión y exactitud de los rasgos de los huevos han sido cruciales en este trabajo. Gonzalo Andrade y Jaime Uribe del ICN permitieron el uso de instalaciones, microscopios y cámara fotográfica, los que facilitaron el trabajo de disección y estudio. Con gran gratitud Jorge Llorente expresa su reconocimiento a Gonzalo Andrade y Jaime Aguirre que gestionaron su estancia en el Instituto de Ciencias Naturales de la UNAL. Arthur Shapiro nos suministró el trabajo de Eitschberger y Anita Hoffmann nos lo tradujo, gracias a ambos. Isabel Vargas fue solícita en la bibliografía sobre el tema.

Bibliografía

- Ackery, P. R., R. de Jong & R. I. Vane-Wright. 1999. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea, pp. 263-300. In: *Lepidoptera. moths and butterflies Vol. 1: Evolution, systematics, and biogeography. Vol. IV Part. 35 (Arthropoda: Insecta)*. N. P. Kristensen (Ed.). *Handbook of Zoology* (Maximilian Fischer, Ed.). Walter de Gruyter. Nueva York.
- Aiello, A. 1980. Life history of *Dismorphia amphiona beroe* (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphiinae) in Panama. *Psyche*, 87 (3-4): 171-175.
- Bates, H. W. 1864. New species of butterflies from Guatemala and Panama, collected by Osbert Salvin and F. du Cane Godman. *Entomologist's Monthly Magazine*, 1(1): 1-6.
- Boisduval, J. B. 1836. *Suites à Buffon. Histoire naturelle des insectes. Spécies général des Lépidoptères*. Roret, Paris.
- Braby, M. F. 2004. *The complete field guide to butterflies of Australia*. CSIRO Publ. Collingwood.
- _____, R. Vila & N. Pierce. 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 147: 239-275.
- Brown, F. M. 1944. Notes on Mexican butterflies II. Pieridae. *Journal of the New York Entomological Society*, 52(1): 99-119.
- Castro, J. G. 2005. Estudio de caracteres micromorfológicos en mazas antenales de los géneros de Dismorphiini (Pieridae: Dismorphiinae) y su uso en análisis filogenético. Tesis Maestría en Ciencias Biológicas. Fac. Ciencias. UNAM. 164 p.
- Coolidge, K. R. & E. J. Newcomer. 1908. The life-history of *Pontia castoria* Reakirt. *Entomological News*, 19: 314-315.

- Costa, C., S. Ide & C. E. Simonka. 2006. *Insetos imaturos: metamorfose e identificação*. Holos Editora. Riberão Preto. 249 p.
- Coutsis, J. G. 1970. Description of the egg and larva of *Pieris krueperi* Staudinger. *Entomologist*, **103**: 75-76.
- Downey, J. C. & A. C. Allyn. 1980. Eggs of Riodinidae. *Journal of the Lepidopterist's Society*, **34**(2): 133-145.
- _____ & A. C. Allyn. 1984. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part II. *Bulletin of the Allyn Museum*, **84**: 1-44.
- Ehrlich, P. R. 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). *The University of Kansas Science Bulletin*, **39**(8): 305-370.
- Eitschberger, U. 1983. Systematische Untersuchungen am *Pieris napi-bryoniae*-Komplex (s. l.) (Lepidoptera, Pieridae). vol. 1, 504 p.; vol. 2, 601 p. Markleuthen, Alemania.
- Felder, C. & R. Felder. 1861. Lepidoptera nova Columbiae. *Wiener entomologische Monatschrift*, **5**(3): 72-87.
- García-Barros, E. 1992. Evidence for geographic variation of egg size and fecundity in a Satyrine butterfly, *Hipparchia senile* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae-Satyrinae). *Graellsia*, **48**: 45-52.
- . 2000a. Body size, egg size, and their interspecific relationships with the ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**: 251-284.
- . 2000b. Egg size in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a summary of data. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **35**: 90-136.
- & J. Martín. 1995. The eggs of the European satyrine butterflies (Nymphalidae): external morphology and its use in systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **115**: 73-115.
- & M. L. Munguira. 1997. Uncertain Branch lengths, taxonomic sampling error, and the egg to body size allometry in temperate butterflies (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, **61**: 201-221.
- Godman, E. D. & O. Salvin. 1879-1901. *Biologia Centrali-Americana. Lepidoptera-Rhopalocera*. Dulau & Co. Bernard Quaritch. Londres.
- Henriksen, H. J. & I. Kreutzer. 1982. *The butterflies of Scandinavia in nature*. Skandinavisk Bogforlag, Odense.
- Hinton, H. E. 1981. *Biology of insect eggs: 3 volumes*. Pergamon, Oxford.
- Hoffmann, C. C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, **11**(2): 639-739.
- Johanson, B. 1763. *Centuria insectorum rariorum*. Upsala. 32 p.
- Kambysellis, M. P., L. Margaritis & E. M. Craddock. 1999. Egg coverings, insects, pp. 971-990 In: *Encyclopedia of Reproduction*, Vol. I. Academic Press. Nueva York.
- Klots, A. B. 1933. A generic revision of the Pieridae together with a study of the male genitalia. *Entomologica Americana*, **12**(3-4): 139-242 + 13 láms.
- Korshunov, Y. P. 2002. Bulavousye cheshchekrylye severnoj Azii [Mariposas del este de Asia del norte]. KMK press. Moscú. 425 p.
- Kristensen, N. P. 1975. Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung*, **14** (1976): 25-33.
- Lamas, G. M. 1979. Los Dismorphiinae (Pieridae) de México. América Central y las Antillas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, **5**(1): 3-37.
- (Ed.). 2004a. Checklist: Part 4A, Hesperioidea-Papilionoidea. Vol. 5A, Part 4A, pp. 439. In: *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera (J. B. Heppner, ed.).
- . 2004b. Twenty-five new Neotropical Dismorphiinae (Lepidoptera: Pieridae). *Revista Peruana de Entomología*, **44**: 17-38.
- Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis Sistemática y Biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial al género *Enantia* Hübner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomologica Mexicana*, **58**: 1-207.
- & A. R. Garcés. 1983. Notas sobre *Dismorphia amphiona lupita* Lamas (Lepidoptera: Pieridae) y observaciones sobre algunos complejos miméticos en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, **8** (2): 27-39.
- & J. Castro. 2004a. Subfamilia Dismorphiinae Schatz, 1886, pp. 14-16. In: *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae* (J. F. Lecrom, J. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino & J. Salazar, Eds.). Carlec, Bogotá.
- & J. Castro. 2004b. Genero *Enantia* Hübner [1819], pp. 36-39. In: *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae* (J. F. Lecrom, J. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino & J. Salazar, Eds.). Carlec, Bogotá.
- & J. F. Lecrom. 2004. Familia Pieridae Swainson, 1820, pp. 11-14 In: *Mariposas de Colombia. Tomo 2: Pieridae* (J. F. Lecrom, J. Llorente-Bousquets, L. M. Constantino & J. Salazar, Eds.). Carlec, Bogotá.
- Margaritis, L. H. 1985. Structure and physiology of the eggshell, pp. 153-230 In: *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Vol. I (G. A. Kerkut & L. I. Gilbert, Eds.). Pergamon, Nueva York.
- & M. Mazzini. 1998. Structure of the egg, pp. 995-1037. In: *Miscoscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. IIC, Insecta. Wiley-Liss. Nueva York.
- Martin, J. F., A. Gilles & H. Descimon. 2003. Species concepts and sibling species: the case of *Leptidea sinapis* and *Leptidea reali* (Lepidoptera) pp. 459-476. In: *Butterflies ecology and evolution taking flight*. CL. Boggs, W. B. Watt & P. R. Ehlich, eds. University of Chicago Press. Chicago.
- Mayr, E., E. G. Linsley & R. L. Usinger. 1953. *Methods and principles of Systematic Zoology*. McGrawHill. Nueva York. 328 p.
- Mazel, R. 2005. Éléments de phylogénie dans le genre *Leptidea* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Pieridae, Dismorphiinae). *Revue Association Roussillonaise d'Entomologie*, **14**(3): 98-111.
- Müller, W. 1886. Südamerikanische Nymphaliden raupen. Versuch eines natürlichen systems der Nymphaliden. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)* **1**(3/4): 417-678.

- Rettenmeyer, C. W.** 1970. Insect mimicry. *Annual Review of Entomology*, **15**: 43-74.
- Ridgway, R.** 1912. *Color standards and color nomenclature* 43 pp + 53 pls. Published by the author. Washington, D. C.
- Stearn, W. T.** 1993. *Botanical Latin: History, grammar, syntax, terminology and vocabulary*. David & Charles Publs. Devon.
- Talbot, G.** 1932. Pieridae. *Lepidopterorum Catalogus*, **32(53)**: 1-320.
- Torres-Bauzá, J. A.** 1991. Biología de *Dismorphia spio* (Godart) en Puerto Rico (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphiinae). *Caribbean Journal of Science*, **27** (1-2): 35-45.
- Torres-Bauzá, J. A.** 1999. Ciclo de vida de *Eurema leuce antillarum* Hall (Lepidoptera: Pieridae) en Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, **35** (3-4): 195-200.
- Wahlberg, N. & S. Nylin.** 2003. Morphology versus molecules: resolution of the positions of *Nymphalis*, *Polygonia* and related genera (Lepidoptera: Nymphalidae). *Cladistics*, **19**: 213-223.
- Yoshimoto, H.** 2000. Wood whites (Pieridae), the most primitive pierids? *Butterflies*, **26**: 52-59.
- Young, A. M.** 1972. Notes on the life cycle and natural history of *Dismorphia virgo* (Lepidoptera: Pieridae: Dismorphinae) in Costa Rica. *Psyche*, **79** (1): 165-178.

Recibido el 16 de noviembre de 2006

Aceptado para su publicación el 23 de enero de 2007