

**Relaciones Filogenéticas en el complejo de especies *Pedaliodes*
Butler, 1867 (Lepidoptera: Nymphalidae) basadas en el marcador
molecular COI**

Simón Mayorga Pineda
Director: Giovanni Fagua

Trabajo de grado
Presentado para optar por el título de

BIÓLOGO

Pontificia Universidad Javeriana

Facultad de Ciencias

Bogotá D.C 2020



Relaciones Filogenéticas en el complejo de especies *Pedaliodes* Butler, 1867 (Lepidoptera: Nymphalidae) basadas en el marcador molecular COI

Simon Mayorga

S-mayorga@javeriana.edu.co

Resumen

El complejo de especies *Pedaliodes* (Butler, 1867), es un grupo de mariposas de alta montaña pertenecientes a la subtribu Pronophilina. Se caracterizan por presentar un alto nivel de endemismo y alta diversidad de especies simpátricas y alopátricas probablemente producto de procesos de aislamiento y dispersión durante el pleistoceno. Se han presentado problemas en la sistemática interna del grupo producto de similitudes en los patrones de coloración y otras estructuras, además de presentar variaciones intra e interespecíficas. Este trabajo presenta un análisis filogenético del grupo para establecer los límites internos. Se analizaron secuencias del gen Citocromo Oxidasa I (COI) utilizando 133 secuencias de 46 especies pertenecientes a 11 géneros distintos de Pedalioidinos, más 13 secuencias de grupos externos. Se realizaron análisis de Máxima parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Los resultados confirman al complejo como grupo monofilético, además se presentan como parafiléticos a los géneros *Pedaliodes* (*sensu stricto*) y *Panyapedaliodes*. Se proponen la hipótesis de origen por simpatría y alopatría de algunas especies. Finalmente se encuentra que los caracteres morfológicos utilizados en trabajos anteriores no son suficientes para determinar los límites internos del grupo.

Palabras clave: Mariposas, Pronophilini, Sistemática molecular, Andes, ADN mitocondrial.

Introducción

El complejo de especies *Pedaliodes*, se ubica dentro de la subtribu Pronophilina Miller (1968), grupo que presenta un alto nivel de especies endémicas en la zona de los Andes del

Norte (Viloria 1998). Los Pronophilini están generalmente confinadas en macizos montañosos (Pyrz & Rodríguez 2007), alcanzando su máxima diversidad entre los 2600 y 2700 metros de altitud sobre el nivel del mar (msnm); aunque un gran número de ellas se encuentran sobre los 3500 msnm (Adams 1981,1985,1986; Pyrcz & Wojtusiak 2002). Estas mariposas se caracterizan por presentar ojos densamente pilosos, vena transversal m1-m del ala posterior curvada hacia la celda discal y una celda discal del ala posterior igual o más larga que la longitud de la mitad del ala (Figura 1) (Viloria 1998).

El alto nivel de endemismo del grupo se atribuye a procesos de aislamiento y dispersión ocurridos durante las glaciaciones del pleistoceno (Adams 1985). Los periodos de glaciación produjeron un descenso altitudinal en los límites ecosistémicos (Van der Hammen y Cleef 1986), de este modo, durante los periodos interglaciares las mariposas fueron obligadas a migrar hacia mayores altitudes produciendo un aislamiento geográfico entre poblaciones pertenecientes a las diferentes cadenas montañosas. Por otra parte, en los periodos glaciares las especies coexistieron simpátricamente, lo cual conllevaría a un aislamiento por competición (Adams 1977, 1985). Esto resultaría en la actual distribución escalonada de las especies, en las laderas de las cadenas montañosas, con una composición de especies única en las regiones adyacentes de las cordilleras (Adams 1985; Pyrcz et al 1999).

Por su parte, *Pedaliodes (sensu lato)* es uno de los grupos más representativo dentro de Pronophilina, al incluir 17 géneros y más de 200 especies descritas y ser por ende uno de los grupos más abundantes sobre los 2.500 msnm (Adams 1981,1986). Se caracterizan por presentar una coloración oscura. En la cara ventral de las alas pueden presentar franjas blancas o naranjas, en ocasiones con pequeños puntos blancos. las alas anteriores tienen forma triangular mientras que las posteriores suelen ser redondeadas. Los palpos son característicamente alargados y densamente cubiertos por escamas, al igual que los ojos y el tórax (Pyrz & Viloria 1999).

En cuanto a su ecología, se caracterizan por estar distribuidas en restringidas, estrechas y bien definidas bandas altitudinales (Adams 1985, 1986; Pyrcz & Wojtusiak 1999). Su alta diversidad y el alto nivel de endemismo que presentan, reflejan la importancia ecológica, al igual que la vulnerabilidad de sus poblaciones al encontrarse en paramos y bosques de altura que presentan un alto grado de perturbación (Adams 1986; Higuera 2000).

Pedaliodes (sensu lato) está conformado por 17 géneros: *Altopedaliodes* (Förster, 1964); *Antopedaliodes* (Förster, 1964); *Corderopedaliodes* (Förster, 1964); *Dangond* (Adams & Bernard, 1979); *Neopedaliodes* (Viloria & J. Miller, 1998); *Panyapedaliodes* Förster, (1964); *Paramo* (Adams & Bernard, 1977), *Parapedaliodes* (Förster, 1964); *Pedaliodes* (Butler, 1867); *Pherepedaliodes* (Förster, 1964); *Physcopedaliodes* (Förster, 1964); *Praepedaliodes* (Förster, 1964); *Praepronophila* (Förster, 1964); *Protopedaliodes* (Viloria & Pyrcz, 1994); *Punapedaliodes* (Förster, 1964); *Redonda* (Adams & Bernard, 1981); y

Steromapedaliodes (Förster, 1964). Existen problemas en la sistemática interna de *Pedaliodes* (*sensu lato*) pues ha sido complicado definir límites entre géneros, especies y subespecies debido a la presencia de similitudes en los patrones de coloración y otras estructuras, además de presentar variaciones intra e inter específicas (Adams 1985, 1986).

Los primeros trabajos realizados en la sistemática del grupo fueron realizados por Butler (1867), quien reconoce la heterogeneidad en la morfología del grupo y propone 6 géneros en base a características morfológicas. Förster (1964), a partir de caracteres morfológicos de la genitalia de los machos, divide el grupo en 12 géneros. Vitoria (1998) realiza el primer análisis cladístico y, a partir de datos de morfología externa, patrones de coloración genitalia y morfología de los parches androconiales, crea cinco géneros más y divide el grupo en los 17 géneros mencionados anteriormente; así mismo, también obtuvo el complejo como un grupo monofilético. Sin embargo, Higuera (2000) encuentra en su estudio que los límites utilizados para definir las especies y subespecies no han sido bien determinados. Recientemente Pyrcz et al. (2017) sinonimizan a *Steromapedaliodes* con *Redonda*.

Pese a los estudios realizados, los límites internos del grupo siguen siendo poco claros, lo cual evidencia la urgencia de realizar un trabajo con datos moleculares que ayude a esclarecer los límites internos del grupo. La región COI del ADN mitocondrial ha demostrado tener resultados confiables para resolver problemas taxonómicos a nivel específico y subespecífico, especialmente en Lepidóptera (Hebert 2003; Janzen 2005); además de mostrarse como una herramienta efectiva para la identificación de especies de Satyrinae (Marin et al. 2017) y tener posibilidades de uso en el esclarecimiento de relaciones filogenéticas en grupos de géneros relacionados en Lepidóptera (Fagua et al. 2018). Se considera que esta región tiene una rápida evolución a nivel nucleotídico (Caterino et al. 2001; Joanna 2011) por lo que funciona como herramienta para resolver problemas a nivel específico y subespecífico. De esta forma se pretende generar una hipótesis filogenética a partir de distintos métodos computacionales para poder dar una respuesta a los problemas internos del grupo.

Materiales y Métodos

Se utilizaron secuencias de COI almacenadas en la base de datos Genbank y se incluyeron otras pertenecientes al laboratorio de Entomología de la Pontificia universidad Javeriana provenientes del proyecto “**Identification of endangered butterfly species of high altitude in the american tropics: the Colombian endemics**”, para un total de 141 secuencias. Se obtuvieron 128 secuencias de 46 especies de Pedalioidinos pertenecientes a

11 géneros distintos, más 13 de secuencias de 13 géneros distintos emparentados (Peña et al. 2011) utilizadas como grupos externos.

Las especies utilizadas corresponden a : *Altopedaliodes nebris*, *Altopedaliodes* sp., *Dangond dangondi*, *Neopedaliodes parrhoebia*, *Panyapedaliodes drymea*, *Panyapedaliodes jephtha*, *Payapedaliodes silpa*, *Panyapedaliodes* sp., *Panyapedaliodes pila*, *Parapedaliodes parepa*, *Pedaliodes empusa*, *Pedaliodes poesia*, *Pedaliodes manis*, *Pedaliodes fuscata*, *Pedaliodes Phaena*, *Pedaliodes ralphi*, *Pedaliodes arnotti*, *Pedaliodes phrasicla*, *Pedaliodes plotina*, *Pedaliodes simpla*, *Pedaliodes montagna*, *Pedaliodes praxithea*, *Pedaliodes pisonia*, *Pedaliodes obstructa*, *Pedaliodes paucestas*, *Pedaliodes praemontagna*, *Pedaliodes hebena*, *Pedaliodes rodriguezi*, *Pedaliodes baccara*, *Pedaliodes transmontagna*, *Pedaliodes* sp., *Physcopedaliodes physcoa*, *Praepedaliodes phanis*, *Praepedaliodes* sp., *Praepronophilina perpena*, *Punapedaliodes flavopuctata*, *Redonda empetrus*, *Steromapedaliodes albonotata*, *Steromapedaliodes mavarezi*, *Steromapedaliodes albarregas*, *Steromapedaliodes empetrus*, *Steromapedaliodes chiquinquirana*, *Steromapedaliodes leukasmena* y *Steromapedaliodes bordone*.

Como grupo externo se utilizaron secuencias de especies del clado hermano de *Pedaliodes* (*sensu lato*) (Peña et al. 2011): *Pronophila transmontana*, *Eteona tisiphone*, *Foetterleia schreineri*, *Junea dorinda*, *Cheimas opalinus*, *Corade enyo*, *Thiemeia phoronea*, *Apexaculata astorez*, *Pseudomaniola loxo*, *Lasiophila cirta*, *Oxeoshistus pronax*, *Mygonia irminia* y *Proboscis preopylea*.

Las secuencias se alinearon con la plataforma MUSCLE (Edgar 2004), el alineamiento se visualizó en el programa MESQUITE 3.61 (Madison 2001) y se recortó el fragmento desde la posición 1 a la posición 667. Se determinó el modelo de evolución que mejor se ajusta al gen por medio del programa Partition Finder 2.11 (Rob 2016)

Máxima parsimonia (MP)

Se realizó un análisis de máxima parsimonia utilizando datos moleculares. Inicialmente se realizó la búsqueda de la señal filogenética con el programa Paup 4.0 (Swofford 1999), generando 1000 árboles al azar para verificar que los resultados obtenidos en los árboles generados no fueran producto del azar. Posterior a esto, en el mismo programa se realizó una búsqueda de los árboles más parsimoniosos aplicando los siguientes parámetros: Búsqueda heurística, 1000 repeticiones guardando en la memoria árboles cada 100 repeticiones. Se obtuvieron 1256 árboles igual de parsimoniosos de longitud 1684, con valores de CI = 0.242 y RI = 0.476 por lo que se generó un árbol consenso de mayoría. Los valores de soporte están dados por una prueba de Bootstrap (BT) donde se incluyeron 1000

repeticiones. Los valores de soporte se definieron como: “Fuerte” >80 , “Bueno” $65 < BT < 80$ y “Débil” <65 .

Máxima Verosimilitud (ML)

Se empleó la búsqueda del mejor árbol y árbol conceso en la plataforma IQTREE (Tirifinopoulos et al. 2016), los valores de soporte se obtuvieron utilizando la prueba de razón de verosimilitud aproximada [aLRT] de Shimodaira – Hasegawa [SH] SH-aLRT support (SH-a) (%) / y ultrafast bootstrap support (Hoang 2018) (UfBoot) (%). Los valores se definieron como: “Fuertes” únicamente cuando SH-a > 80 % y UfBoot (%) > 90 %, “bueno” $70 \% < SH-a < 80\%$ y $75\% < UfBoot < 90\%$, “Débil” $70\% > SH-a$ y $75\% > UfBoot$.

El árbol fue visualizado en Figtree v1.4 (Rambaut 2010) donde se colapsaron las ramas con especies terminales idénticas.

Inferencia bayesiana (IB)

Se realizó un análisis Bayesiano con el programa Mr.Bayes 3.2.7 (Ronquist et al. 2005), se utilizó el modelo de sustitución de nucleótidos obtenido para el fragmento. Se corrieron 2 simulaciones utilizando los siguientes parámetros en cada simulación: 20×10^6 generaciones, 8 cadenas (una fría y siete calientes), guardando árboles en la memoria del programa cada 100 generaciones, todo esto partiendo de un árbol generado a partir de valores uniformes de los priors. Para tener seguridad de haber llegado la fase estacionaria de búsqueda, se descartó el primer 30%. Los valores de probabilidad posterior (PP) se definieron como: “débil” valores entre 53 % - 81 %, “bueno” con valores entre 81 % - 95 % y “fuerte” con valores > 95 %. Los datos de las corridas se analizaron en el programa tracer v1.7 (Rambaut et al. 2018).

El árbol fue visualizado en Figtree v1.4 (Rambaut 2010) donde se colapsaron las ramas con especies terminales idénticas.

Resultados

Se analizó un fragmento de COI de 667 posiciones incluyendo nucleótidos y gaps. Se encontró un solo subconjunto de datos al cual se acomodaba un modelo de sustitución de nucleótidos GTR (General Time-Reversible model, Rodríguez et al. 1990), con distribución gamma más invariantes: GTR+G+I. Se encontraron 407 sitios invariantes y 217 sitios

informativos. El promedio de A+T fue de 67.66% y de C+G 32.34%. *Pedaliodes* (sensu lato) se evidencia como grupo monofilético cuyo grupo más basal está representado por los *Steromapedaliodes* y *Redonda*, que según estos resultados corresponden a un solo género. *Panyapedaliodes* y *Pedaliodes* resultan en grupos no naturales. Se evidencia en todos los análisis a *Neopedaliodes* y *Altopedaliodes* como grupos hermanos. Por su parte los géneros *Pyscopedaliodes* y *Praepronophila* se presentan como grupos hermanos en los tres análisis.

Máxima parsimonia (MP)

La búsqueda de la señal filogenética (Figura 2) se realizó con el fin de descartar que los resultados obtenidos fueran producto del azar. Se evidencia que son pocos árboles de longitud corta generados a partir del alineamiento, en comparación con los árboles largos encontrados durante el análisis. Evidenciando así una buena señal filogenética y descartando al azar como responsable de los resultados. El análisis filogenético de máxima parsimonia encontró 1256 árboles igual de parsimoniosos de longitud 1684, con valores de CI = 0.242 y RI = 0.476, resaltando que varias de las diferencias correspondieron a las topologías del grupo externo (que para el caso no son relevantes). De este modo, se realizó un árbol consenso de mayoría (Figura 3). Los valores de soporte (Bootstrap) para las ramas terminales fueron en general fuertes, mientras que los valores para las ramas basales fueron débiles. *Steromapedaliodes* se presenta como el grupo de primera divergencia dentro del complejo. *Panyapedaliodes* se muestra como un grupo parafilético, ya que todas sus especies se ubicaron dentro del mismo clado, pero dentro el mismo clado, se incluyó también a *P. manis*, *P. montagna*, *P. pisonia*, *P. phrasiclea* y *D. dangondi*. *Pedaliodes* (sensu stricto), se presenta igualmente como grupo parafilético al presentarse sus especies en tres diferentes clados: Grupo 1 (*P. manis*, *P. montagna*, *P. phrasiclea* y *P. pisonia*) Grupo 2: (*P. silpa*, *P. praemontagna*, *P. arnotti*, *P. poesia*, *P. trasmontagna*, *P. praxitheia*, *P. phila*, *P. fuscata*, *P. rodriguezii*, *P. empusa*, *P. ralphi*, *P. obstructa*, *P. hebena*, *P. pollonia*) y Grupo 3: *P. paucestas*, *P. phrasiclea* y *P. plotina*.

Máxima verosimilitud (ML)

Se generó una búsqueda del mejor árbol (Figura 4) a partir del modelo de sustitución de nucleótidos GTR+G+I. El análisis arrojó un árbol que mejor se adaptó al set de datos y el modelo. Nuevamente los valores de algunas ramas terminales son de carácter fuerte mientras que las ramas más basales son de carácter “bueno” a “débil”. *Panyapedaliodes phila* y *Panyapedaliodes drymeae* conforman el clado hermano del resto de los Pedaliodinos. Sin embargo, *Panyapedaliodes* se presenta nuevamente como grupo parafilético pues *P. jephtha* no se encuentra agrupado con el resto del género. *Pedaliodes* (sensu stricto) igualmente se presenta como grupo parafilético separándose sus especies en 3 clados: Grupo 1 (*P. plotina*, *P. peucestas*, *P. phrasicla*, *P. praxitheia*). Grupo 2 (*P. trasmontana*, *P. pollonia*, *P. hebena*, *P. poesia*, *P. praemotagna*, *P. obstructa*, *P. arnotti*, *P.*

rodriguezi, *P. empusa*, *P. ralphi*). Grupo 3: (*P. fuscata*, *P. baccarra*, *P. phila*, *P. silpa*, *P. manis*, *P. montagna*, *P. phrasiclea*, *P. pisonia*).

Inferencia Bayesiana (IB)

Se generó un árbol de consenso estricto de los 6×10^6 árboles resultantes (Figura 5) utilizando el modelo de sustitución GTR+G+I. Las relaciones del complejo con su grupo hermano está sustentado por un valor de probabilidad fuerte, al igual que en los demás análisis. Al igual que en el análisis de ML, *Panyapedaliodes* se ubica como el grupo hermano del resto de los Pedalioidinos, igualmente este género se presenta como grupo parafilético dividido en 3 grupos de especies ubicados en diferentes clados: Grupo 1 (*Panyapedaliodes silpa*), Grupo 2 (*Paynapedalyiodes jeptha*) y Grupo 3 (*Panyapedaliodes phila* y *Panyapedaliodes drymea*). En el caso de *Pedaliodes (sensu stricto)*, también sus especies están dispersas entre varios clados, formando 6 sub grupos: Grupo 1 (*P. plotina*, *P. peucestas*, *P. phrasicla*), Grupo 2: (*P. transmontana*, *P. pollonia*, *P. hebena*, *P. poesia*, *P. arnotti*, *P. praemontagna*, *P. obtructa*, *P. rodriguezi*, *P. emptusa* y *P. ralphi*), Grupo 3 (*P. silpa*), Grupo 4 (*P. fuscata*, *P. bacarra*, *P. phila* y *P. poesia*), Grupo 5 (*P. manis* y *P. montagna*) y Grupo 6 (*P. praxithea*).

Discusión

Los resultados del modelo de evolución de nucleótidos GTR+G+I demuestran que son pocas las posiciones que varían, pero dichas posiciones tienen una alta variación. Las topologías de los análisis de MP, ML y Bayesiano demuestran como el complejo *Pedaliodes* es un grupo monofilético, además confirman las relaciones con los géneros del grupo hermano *Eteona*, *Foetterleia*, *Junea*, *Cheimas*, *Corades*, *Thiemeia*, *Apexaculata*, *Pseudomaniola*, *Lasiophila*, *Oxeoshistus*, *Mygonia* y *Proboscis*, que se agruparon como un grupo monofilético y hermano de los Pedalioidinos en todos los análisis, confirmando así el trabajo de Peña et al. (2011).

Los análisis de MP, ML e IB (Figuras 2, 3, 4) clasifican a *Redonda* y *Steromapedaliodes* como un solo grupo monofilético, con valores de soporte fuertes para los tres casos, confirmando así el trabajo de Pyrcz et al. (2017) quien sinonimizó a *Redonda* como parte de *Steromapedaliodes*. Por otro lado, *Panyapedaliodes* y *Pedaliodes (sensu stricto)* resultan como grupos no naturales en los análisis, tal como lo mencionó Viloría (1998). Marín et al. (2007) encontraron el mismo resultado utilizando el fragmento de código de barras, además de revelar variaciones intraespecíficas profundas en algunas especies de la tribu Satyrini. Dichas variaciones podrían explicar porque no todos los especímenes de

especies como *P. poesia*, *P. fuscata*, *P. phila* y *P. phaea* se agrupan dentro del mismo clado (esto asumiendo que las identificaciones son adecuadas).

Contrario a lo encontrado en Pyrcz et al. (2017), *Punapediodes* y *Praepedaliodes* no se encuentran estrechamente relacionados; sin embargo, este resultado debe ser verificado dados los bajos valores de soporte y que solo se contó con una secuencia representante del género *Punapedaliodes*. Por otro lado, Pyrcz et al. (2017) también encuentran que *Punapediodes* y *Physcopedaliodes* están estrechamente relacionados, sugiriéndolos como grupos hermanos, contrario a lo encontrado en el presente estudio, donde se evidencia a *Praepronophilina* como grupo hermano de *Physcopedaloides*, que a su vez conforman el grupo hermano de *Praepedaliodes*. Esto es coherente con Viloría (1998) quien propone que *Praepedaliodes* parece una rama de *Praepronophila*. Se propone a *Physcopedaloides* como grupo hermano de *Praepronophilina*.

Altopedaliodes nebris y *Neopedaliodes parrhoebia*, se evidencian muy emparentadas entre sí en todos los análisis sugiriéndolos como grupos hermanos. Sin embargo, sigue siendo confusa su ubicación por encontrarse en medio de grupos de *Pedaliodes (sensu stricto)* en los tres análisis.

Pedaliodes (sensu stricto) resulta distribuido como grupo parafilético. Sus especies se agrupan de distintas formas en los análisis, aunque algunas especies que resultan emparentadas en todos los casos como lo son: *P. plotina*, *P. paucestas* y *P. phrasicla*. Las dos últimas, además de estar distribuidas en las tres cordilleras colombianas son consideradas parapátricas (Adams 1986). *Pedaliodes paucestas* está presente además en Ecuador y Perú, mientras que *P. phrasicla* hace presencia hasta las montañas de Bolivia. Por otro lado, *P. plotina* se distribuye en la Cordillera Oriental y en las cadenas montañosas de Venezuela. Este resultado apoya la idea de Adams (1981, 1986) quien ha considerado a *P. plotina*, *P. paucestas* y *P. phrasicla* especies parapátricas dada su distribución y su estrecha relación en los análisis filogenéticos propuestos hasta el momento. *Pedaliodes manis* y *P. montagna* también resultan agrupadas en todos los análisis; ambas especies están distribuidas en la cordillera oriental, Serranía del Tama, Cordillera de Mérida y Cordillera de la costa (Pyrcz & Wojtusiak 2002, Viloría 1998, Adams 1981,1986), igualmente se proponen como especies simpátricas de divergencia reciente dado el nivel de relación y la distribución similar. Las últimas especies que se agrupa en la totalidad de los análisis corresponden a *P. pollonia*, *P. obstructa*, *P. poesia* y *P. hebena*. Estas especies mantienen una distribución en común al presentarse en las cordilleras colombianas en rangos medios que van desde los 2000 hasta los 2400 m de altitud (Viloría 1998, Adams 1985) proponiéndose también como especies simpátricas. Todas las propuestas de simpatría se hacen en base a Lukhtanov et al. (2009) quien propuso que las especies simpátricas comparten más caracteres de código de barras que las especies alopátricas.

Panyapedaliodes se distribuye desde Colombia a Bolivia, ocupando elevaciones medias y altas (Viloria 1998). El grupo resultó no monofilético para Viloria (1998) y Marín et al. (2007), así como para este estudio. Sin embargo, este es el primer estudio en el que se propone a *Panyapedaliodes* como grupo hermano del resto de los Pedalioidinos. Los análisis de Máxima Parsimonia y Máxima Verosimilitud agrupan a todas las especies en el mismo clado a excepción de *P. jephtha*, sugiriendo que la ubicación de esta especie debe estar dentro de uno de los grupos de *Pedaliodes* (*sensu stricto*) que incluye, además, a *P. manis*, *P. montagna*, *P. pisonia*, *P. phrasiclea* y *P. silpa*. Este grupo, según los presentes resultados, muestra una estrecha relación entre sí, sumando a *P. jephtha*, y *Dangond dangondii*, grupo hermano de las seis especies. Dado que las especies se distribuyen en cadenas montañosas independientes pero cercanas, la Cordillera Central y Oriental para las *Pedaliodes*, y la Serranía del Perijá para *Dangond*, su endémico (Adams 1986), se puede sugerir que *Dangond* sería un alopatrico que divergió tempranamente durante los periodos glaciares (Adams 1985 y Viloria 199).

Los límites morfológicos para diferenciar géneros no han sido bien establecidos según los resultados obtenidos, pues los grupos representados por más de una especie incluidos en este análisis resultan como grupos no naturales, como es el caso de *Pedaliodes* y *Panyapedaliodes*, lo cual es coherente con lo concluido por trabajos morfológicos (Higuera 2000) que encuentran el mismo problema a nivel específico y subespecífico. Se debe tener en cuenta que los valores de las ramas que soportan los grandes grupos están dentro del rango de valor “débil”, esto probablemente se debe al extenso número de secuencias con pocos caracteres. Lo que respalda la inclusión de un mayor número de genes, incluyendo genes nucleares, cuando los resultados obtenidos a partir del uso del fragmento código de barras resulta poco informativo (Dasmahapatra et al. 2010). Teniendo en cuenta lo anterior, se sugiere incluir más genes mitocondriales y al menos alguno nuclear en próximos análisis para obtener resultados más robustos.

Conclusión

Se encuentra al complejo Pedalioides como grupo monofilético. Los géneros *Pedaliodes* (*sensu stricto*) y *Panyapedaliodes* se presentan como grupos parafiléticos. Se proponen 3 grupos de *Pedaliodes* (*sensu stricto*) estrechamente relacionados Grupo 1: *P. plotina*, *P. paucestas* y *P. phrasiclea*; Grupo 2: *P. manis* y *P. montagna* y Grupo 3: *P. pollonia*, *P. obstructa*, *P. poesia* y *P. hebena*. Por otro lado, *Panyapedaliodes* se presenta como el grupo hermano del resto de los Pedalioidinos. *Praeprophilina* se presenta como grupo hermano de *Physcopedaloides*, que a su vez conforman el grupo hermano de *Praepedaliodes*. *Altopedaliodes* y *Neopedaliodes* se confirman como grupos hermanos, según las especies incluidas en el estudio. Se encuentra que los caracteres morfológicos propuestos anteriormente no son suficientes para determinar los límites internos del grupo, ya que, si

bien la evidencia molecular soporta algunos clados, muestra otras asociaciones dentro de las especies incluidas. Sin embargo, los valores de soporte de los análisis resultaron débiles especialmente en las ramas basales, por lo que se recomienda incluir más marcadores moleculares en próximos trabajos.

Agradecimientos

A la Pontificia Universidad Javeriana por facilitar el uso de sus espacios físicos. Especialmente a Giovanni Fagua por su guía, paciencia y enseñanza durante todas las fases del trabajo. A Diana Álvarez por su tiempo y disposición para leer este trabajo. Al laboratorio de entomología por su acompañamiento durante el proceso. A Carlos Rivera por su motivación.

Bibliografía

- Adams, M., G. Bernard 1979. Pronophiline butterflies (Satyridae) of the Serranía de Valledupar, Colombia – Venezuela border. *Systematic entomology*. 4:95-118.
- Adams, M. 1985. Especiation in the Pronophiline butterflies (Satyridae) of the Northern Andes. *Second Symposium on Neotropical Lepidoptera*. Perú. Suplemento 1:33-49
- Adams, M. 1986. Pronophiline butterflies (Satyridae) of the three Andean Cordilleras of Colombia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 87(3), 235–320.
- Adams, M. J., Bernard, G. I., Films, O. S. (1981). Pronophiline butterflies (Satyridae) of the Cordillera de Mkrida , Venezuela. 198 1, 343–372.
- Butler, A. G., 1867.- Revision of the group of lepidopterus insects hitherto includes in the genus Pronophilina of Westeood.- *Ann. Mag. nat Hist.*, (3) 20 (118): 266-268
- Caterino, MS., Reed, RD., Kuo, MM., Sperling, F. 2001. A Partitioned Likelihood Analysis of Swallowtail Butterfly Phylogeny (Lepidoptera: Papilionidae). *Syst Biol.*50(1):106-127
- Dasmahapatra, K., Elias, M., Hill R., Hoffman, JI., Mallet ,J. 2010 Mitochondrial DNA barcoding detects some species that are real, and some that are not. *Mol Ecol Resour* 10:264–273

- Edgar, R. C., Drive, R. M., & Valley, M .2004. MUSCLE : multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. 32(5), 1792–1797
- Hoang. D., Chernomor, O., A. von Haeseler., B. Minh., L. Vinh. 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. Mol. Biol. Evol., 35:518-522
- J. efraín Reinel Henao-Bañol¹, Andrés Páez², J. V. R.-M. 2017. UNA NUEVA ESPECIE DE *ALTOPEDALIODES* FORSTER , 1964 A NEW SPECIES OF *ALTOPEDALIODES* FORSTER , 1964 (LEPIDOPTERA : NYMPHALIDAE : SATYRINAE) FROM THE HIGH BASIN OF THE BOGOTÁ RIVER , COLOMBIA. 21(1):217-225.
- Fagua, G., Condamine, F.L., Brunet, B.K., Clamens, A.L., Laroche, J. Levesque, R.C., Cusson, M., Sperling, F.A.H. 2018. Convergent herbivory on Pinaceae by *Choristoneura* moths after boreal forest formation. Mol. Phylogenet. Evol. 123 (1): 35-43.
- Lamas. G.,Pyrz. T.2004. NEOTROPICAL LEPIDOPTERA CHECKLIST : Part 4A Hesperioidea - Papilionoidea by. November 2016.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., & Jeremy, R. 2003. Biological identifications through DNA barcodes.313–321.
- Higuera. M., G. Fagua. 2000. Diferenciación morfológica de especies de *Pedaliodes* Butler, 1867 (Lepidoptera:Nymphalidae:Satyrinae) en páramos de la Sabana de Bogotá .1–28.
- J.Trifinopoulos, L.-T. Nguyen, A. von Haeseler, B.Q. Minh (2016) W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis..Nucleic Acids Res., (44): 232-235.
- Janzen, D. H., Hajibabaei, M., Burns, J. M., Hallwachs, W., Remigio, E., & Hebert, P. D. N. 2005. Wedding biodiversity inventory of a large and complex Lepidoptera fauna with DNA barcoding. 1835–1845.
- Joanna R. Freeland , Heather Kirk, Stephen D. Petersen . 2011. Molecular Ecology. Trent University: WILEY-BLACKWELL.(2):35-75.
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., Calcott, B. 2016. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. Molecular biology and evolution.
- Lukhtanov VA, Sourakov A, Zakharov EV, Hebert PDN .2009. DNA barcoding central Asian butterflies: increasing geographical dimension does not significantly reduce the success of species identification. Mol Ecol Resour 9:1302–1310.

- Maddison, W.P. and D.R. Madison. 2001. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61 <http://mesquiteproject.org>.
- Mahecha, O., Garlaca, R., Andrade, G., Prieto, C., Pyrcz, T 2019. Island biogeography in continental areas Inferring dispersal based on distributional patterns of Pronophilina butterflies Nymphalidae Satyrinae in the north Andean .Revista Mexicana de Biodiversidad.(90) 27-96.
- Marín, A. M., Adavid, I. C. C., Aldés, L. V, Lvarez, C. F. Á., Ribe, S. I. U., Ila, R. V, & Yrcz, T. W. P. 2017. Systematics , morphology and physiology dna Barcoding of an Assembly of Montane Andean Butterflies (Satyrinae): Geographical Scale and Identification Performance. 514–523.
- Peña, C., Nylin, S., & Wahlberg, N. 2011. The radiation of Satyrini butterflies (Nymphalidae : Satyrinae): a challenge for phylogenetic methods.64–87.
- Pyrcz, T. W., & Rodríguez, G. 2007. Mariposas de la tribu Pronophilini en la Cordillera Occidental de los Andes de Colombia (Lepidoptera : Nymphalidae , Satyrinae). 35, 455–489.
- Pyrcz, T. W., Lorenc-brudecka, J., & Zubek, A. 2017. Taxonomy , phylogeny and distribution of the genus Steromapedaliodes sensu novo in the Cordillera de Mérida , Venezuela (Lepidoptera : Nymphalidae : Satyrinae : Satyrini). Arthropod Systematics and Phylogeny 75 (2) 195-243.
- Pyrcz, T. W., Freitas, A., Poyer, B., Dias, F., Dolibaina, D., Barbosa, E., Magaldi, L., Mielke, O., Casagrande, M., & Brudecka, J. 2018. Uncovered Diversity of a Predominantly Andean Butterfly Clade in the Brazilian Atlantic Forest: a Revision of the Genus Praepedaliodes Forster (Lepidoptera : Nymphalidae , Satyrinae , Satyrini). Neotrop Entomol. (47)211–255.
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G and Suchard MA (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. Systematic Biology. **syy032**. [doi:10.1093/sysbio/syy032](https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032)
- Rambaut, A.2010 FigTree v1.3.1. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh.
- Ronquist F., Huelsenbeck., JP, VAN DER MARK P. MrBayes [programa de ordenador]. version 3.1. Computer program.
- Swofford dl.1999 PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony [programa de ordenador]. version 4.0.
- Viloria, A. 2015. Studies on the systematics and biogeography of some Montane Satyrid butterflies (Lepidoptera). STUDIES ON THE SYSTEMATICS AND

BIOGEOGRAPHY OF SOME MONTANE SATYRID BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA)

Wojtusiak, T. J. (2002). The Vertical Distribution of Pronophiline Butterflies (Nymphalidae , Satyrinae) along an Elevational Transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida , Venezuela) with Remarks on Their Diversity and Parapatric Distribution

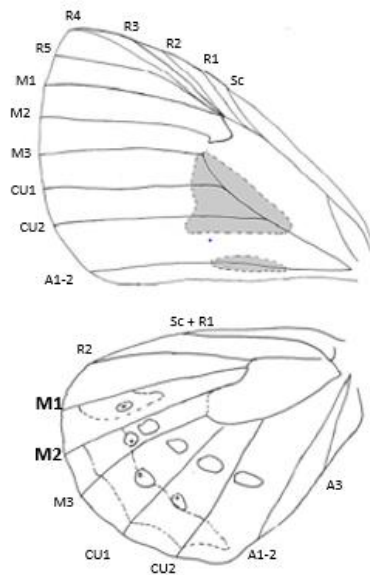


Figura 1 venación alar característica de Pedalioidinos. Tomada y modificada de (Reinel et al 2017)

```

      mean=4780.943500 sd=47.192077 g1=-0.401754 g2=0.344445
/-----
4560.000 | (2)
4580.316 | (2)
4600.632 |# (11)
4620.947 |# (27)
4641.263 |## (37)
4661.579 |##### (94)
4681.895 |##### (215)
4702.211 |##### (406)
4722.526 |##### (722)
4742.842 |##### (1072)
4763.158 |##### (1546)
4783.474 |##### (1669)
4803.789 |##### (1654)
4824.105 |##### (1355)
4844.421 |##### (732)
4864.737 |##### (334)
4885.053 |##### (96)
4905.368 |# (20)
4925.684 | (5)
4946.000 | (1)
\-----

```

Figura 2. Señal filogenética de la matriz de caracteres (alineamiento). Evaluada al generar 1000 árboles de forma aleatoria. Los valores de la presentados entre paréntesis presentan la cantidad de árboles encontrados con su respectiva longitud, presentada del lado izquierdo de la figura.

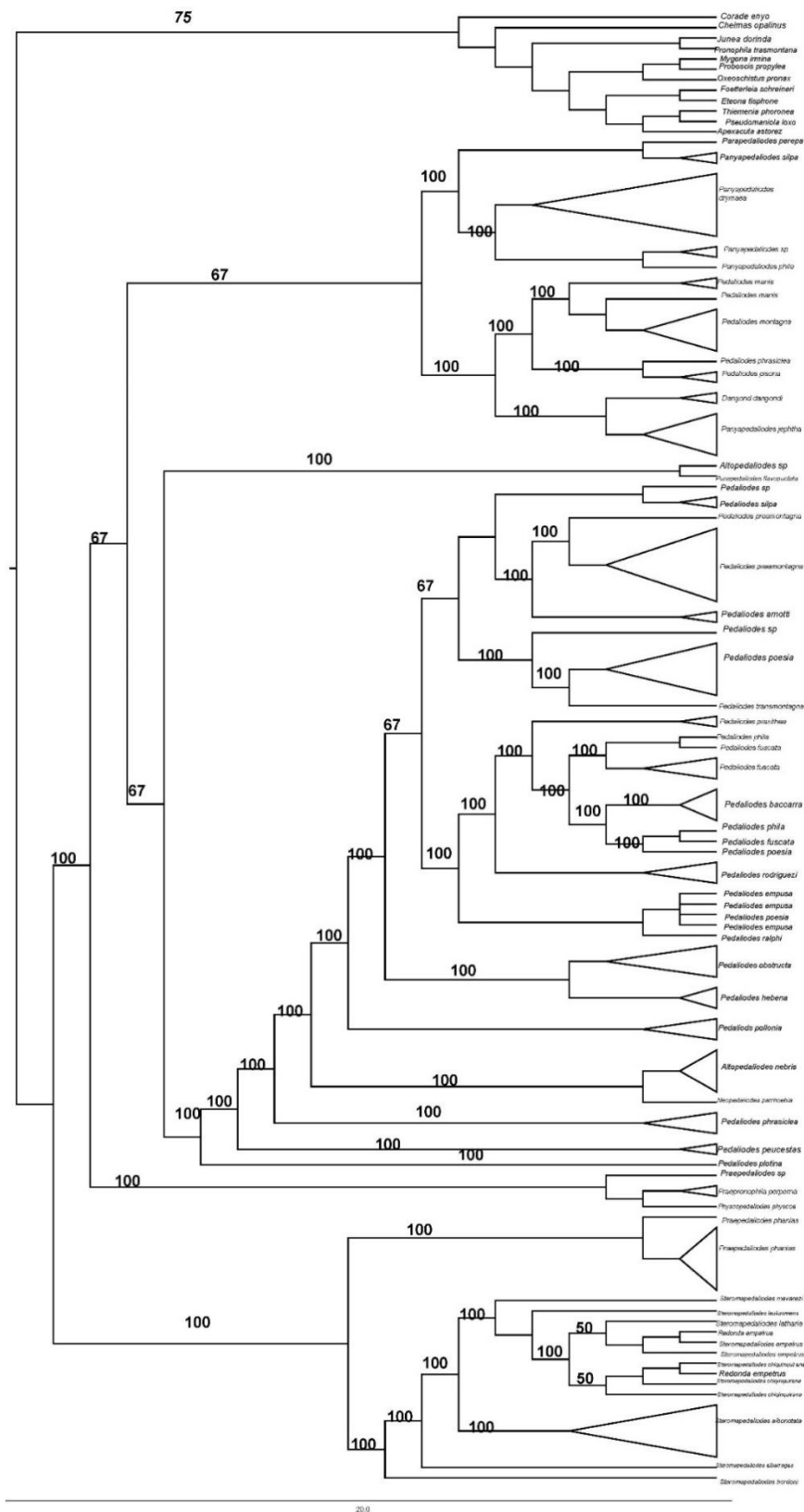


Figura 3. Análisis de máxima parsimonia. Árbol consenso por mayoría de 1256 árboles con longitud 1684. valores de CI = 0.242 y RI = 0.476. Los valores de soporte de Bootstrap (0 a 100 %) se visualizan sobre las ramas.

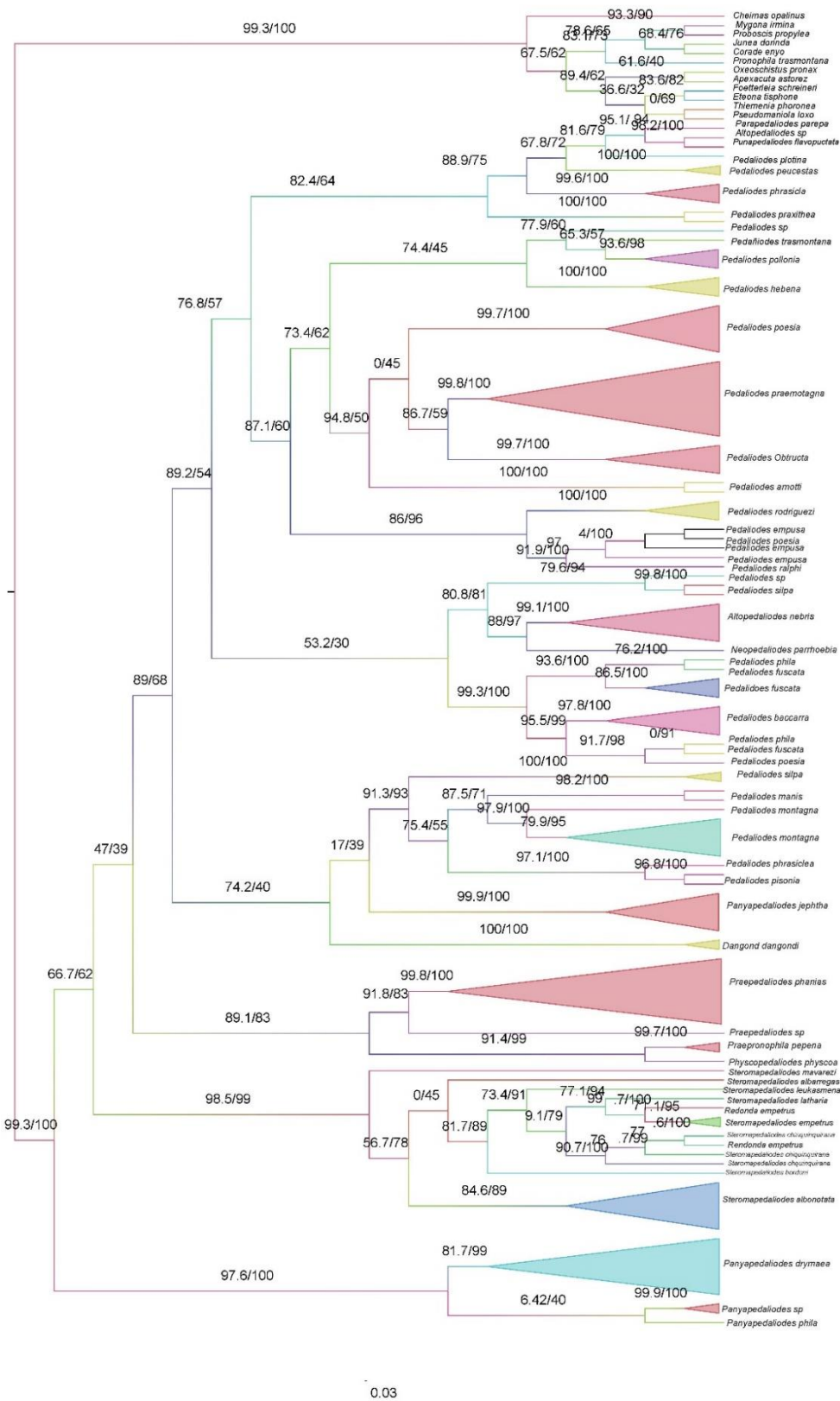


Figura 4. Análisis de máxima verosimilitud. Los valores de soporte SH-aLRT support (SH-a) (%) / ultrafast bootstrap support se visualizan sobre las ramas.

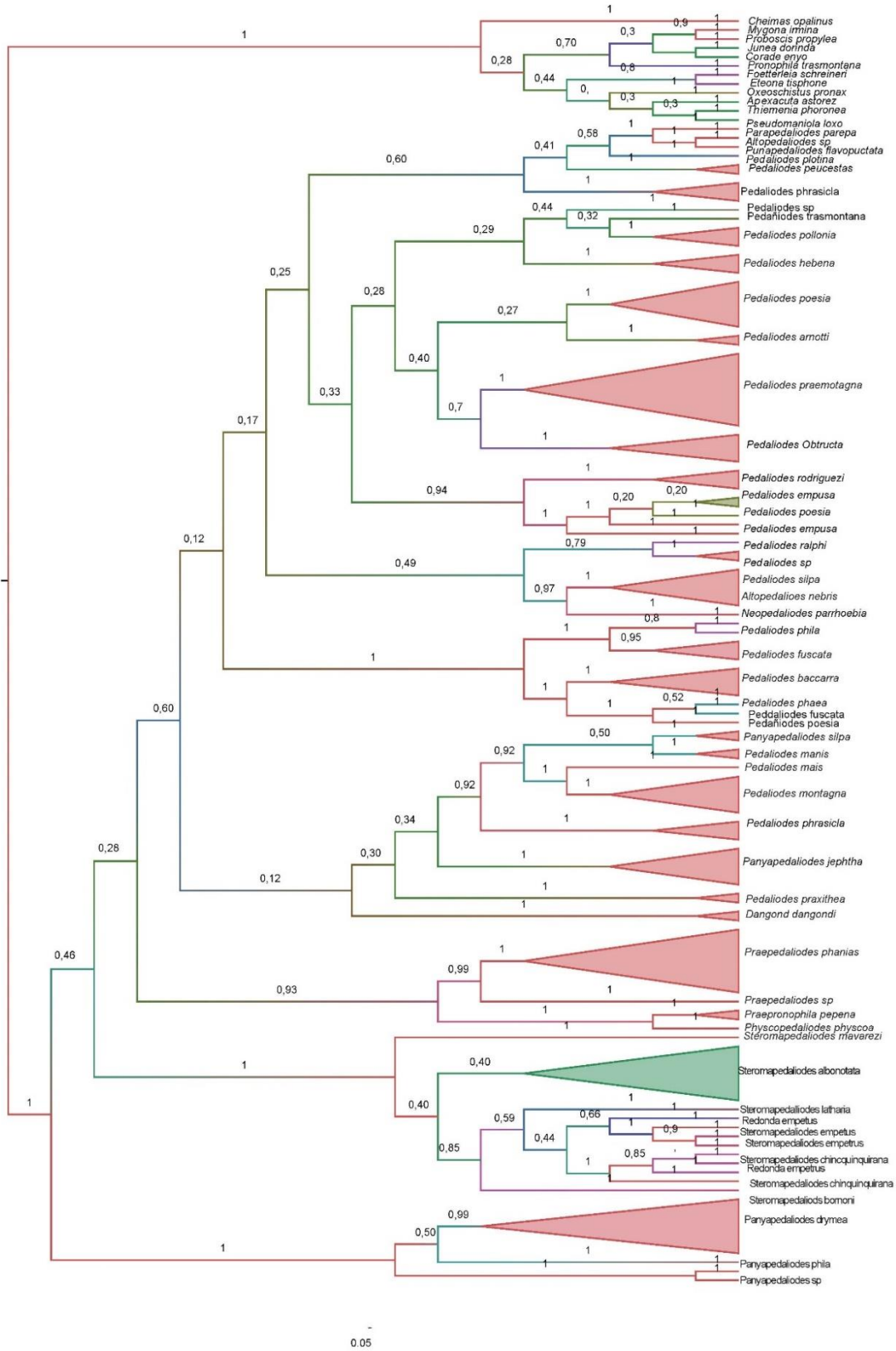


Figura 5. Análisis de inferencia bayesiana. Árbol consenso estricto de 12×10^6 árboles guardados en la memoria del programa. Los valores de soporte de probabilidad a posteriori se visualizan sobre las ramas.

