



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO



FACULTAD DE BIOLOGÍA

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS

“Análisis comparativo del diseño alar en mariposas de la tribu Heliconiini”

Tesis que presenta

Lic. Tlalli Báez Sandoval

Como requisito para obtener el grado de
Maestro en Ciencias Biológicas

Director de tesis: Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca

Morelia, Michoacán, junio de 2026



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia y amigos por su apoyo personal en el proceso de tesis. A mi pareja por su apoyo incondicional y consejos para sobrellevar los momentos de duda. Y a mi mascota Sope, que me dio su compañía en todos los desvelos.

De antemano agradezco a todos los involucrados en la realización de este proyecto de investigación por compartirme por su aporte su aporte académico su conocimiento y experiencia, a mi asesor el Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca, A mi comité sinodal por el tiempo brindado y el aporte de sus comentarios, Dr. Rodrigo Macip Ríos, Dra. Clementina González Zaragoza, Dr. Eduardo Cuevas García y al Dr. Rogelio Ordoñez.

Agradezco a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo económico otorgado a través de la beca de posgrado durante la realización de mis estudios de maestría, lo cual hizo posible el desarrollo de este trabajo. También agradecer al proyecto CF2022-2650LMC titulado “Evolución adaptativa del diseño de alas en mariposas: Análisis comparativo integrando morfología, fisiología y comportamiento” que contribuyó en las salidas de colecta y material necesario de este proyecto.

Mi agradecimiento se dirige hacia los mariposarios y colecciones que me facilitaron el procesamiento, observación y toma de fotografías necesarias para mi investigación. De manera especial a todas las personas que me dieron la bienvenida a su país e hicieron mi estadía más amena, a la profesora Carmen Rojas Ugalde encargada del CASIM-Mariposario y al técnico Eddy de la Universidad de Costa Rica, a la criadora Rosy del mariposario SpirogyrA, en San José, Costa Rica, a la Dra. Caro y Ma. Juliana del laboratorio de entomología de la Universidad de Antioquia, Colombia y a Vanessa Wilches gerente del criadero Alas de Colombia, Cali.

A los compañeros de laboratorio de Ecología de la Conducta que me recibieron en su equipo de trabajo, destacando el apoyo de Biól. Itzel Salas Prado y al estudiante Andros J. Hernández Farías en el procesamiento de los datos y de la Ma. C. Dalila del Carmen Callejas Domínguez de la Universidad Veracruzana por su apoyo en la colecta y compañía.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	ii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE ANEXOS	vii
RESUMEN	1
SUMMARY	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. HIPÓTESIS.....	14
3. OBJETIVOS	15
3.1. OBJETIVO GENERAL.....	15
3.2. OBJETIVOS PARTICULARES.....	15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	16
4.1. Conductas de cortejo	16
4.2. Morfología asociada al diseño alar	19
4.3. Análisis filogenéticos comparativos	22
5. RESULTADOS	27
5.1. Evolución de la conducta de cortejo	28
5.2. Análisis de la forma alar enfocado en las conductas de cortejo	31
5.3. Análisis de la forma alar enfocado en la filogenia	36
6. DISCUSIÓN	38
6.1. Evolución de las conductas de cortejo	39
6.2. Relación de la morfología alar y el desempeño de vuelo.....	40
6.3. Influencia de las conductas de cortejo y filogenia en la morfología alar ..	43
6.4. Influencia del sexo en la morfología alar.....	46
7. PERSPECTIVAS A FUTURO	49
8. CONCLUSIONES	50
9. LITERATURA CITADA.....	51
10. ANEXOS	64

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Configuración del sistema de landmarks numerados. Posición de landmarks verdaderos (círculos blancos) y semi-landmarks (círculos morados) para los análisis de morfometría geométrica. Ejemplar macho de <i>Heliconius hortense</i> utilizado como modelo.	21
Figura 2. A) Filogenia calibrada de la tribu Heliconiini tomada de Kosak et al. 2015, basada en XX marcadores, eje de escala en M.a. B) Tasa de diversificación de la tribu Heliconiini sobre la filogenia, los colores del azul al rojo indican el rango de tasas de diversificación de 0.2 a 0.4 nuevos linajes por linaje por millón de años.	24
Figura 3. Filogenia adaptada de Kosak et al. (2015) de la tribu Heliconiini mapeando la conducta de cortejo (CC) de cada especie con círculos en la punta de las ramas. Las especies que reportan polimorfismo están representadas con círculos con su correspondiente color de CC. Los tipos de cortejo están representados por su abreviación donde A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito. Las CC se basaron en la tabla 1.....	27
Figura 4. Reconstrucción de estados ancestrales con el método de mapeo estocástico de caracteres. Las gráficas de pastel representan las probabilidades posteriores de la conducta de cortejo para cada nodo y sus estados transitorios: cortejo VR= Vuelo rápido (azul), A=Vuelo con aceleración (rojo), VRA=Vuelo rápido acrobático (naranja), VP= Vigilancia pupal (verde oscuro), VLE= Vuelo lento estático (rosa fuerte), P= Pupal (morado). Los cortejos agrupados con el signo + significan estados transitorios en la filogenia aquellos presentes son VLE+VP (verde agua) A+VP (café), probabilidad con 4 y 5 estados de carácter posible (gris y negro respectivamente).....	30
Figura 5. Forma promedio general del ala derecha de mariposas de la tribu Heliconiini de acuerdo con su conducta de cortejo correspondiente a: A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito.	31
Figura 6. Análisis de componentes principales filogenéticos (pPCA) que expresa la variación de la forma del ala de la tribu Heliconiini con el árbol filogenético proyectado en el morfoespacio, agrupada de acuerdo con su conducta de cortejo. A=Vuelo con	

aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito. Sobre los ejes, se muestran la variación de la forma promedio respecto los valores máximos y mínimos de los dos primeros componentes mediante gradillas de deformación. a) pPCA para Machos y b) pPCA para Hembras..... **33**

Figura 7. Análisis de mínimos cuadrados parciales filogenético (pPLS) que muestra la correlación de la forma alar entre machos y hembras. Las gradillas de deformación muestran la forma en los extremos de los ejes. **35**

Figura 8. Análisis de componentes filogenéticamente alineados (PaCA) con énfasis en la visualización de la señal filogenética agrupados por colores de acuerdo con el subclado al que pertenecen las especies. a) PaCA de la forma de machos y b) hembras. El cortejo se agrupa de acuerdo con su forma correspondiente: A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito..... **37**

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de las conductas de cortejo de las especies de la tribu Heliconiini en el estudio. Las especies <i>Podotrich judith</i> y <i>P. telesiphe</i> se excluyeron ya que su cortejo no se encuentra descrito en literatura ni se observó en vida libre. Estas últimas especies son clasificadas como (ND: No descritas).	17
Tabla 2. Descripción de características relacionadas con la obtención de apareamiento y rasgos de vida de la tribu Heliconiini incluidas en el estudio. Las especies que presentan *** significa que no se encontró la información de esa especie.	18
Tabla 3. Descripción del sistema de landmarks para mariposas de la tribu Heliconiini en el estudio. la descripción de la posición de los landmarks corresponde a: Vena CuA= cubito anal, M= medial, LN=landmark.	20
Tabla 4. Probabilidad logarítmica, número de parámetros, AIC y peso Akaike para los modelos de carácter discreto de las conductas de modelo de mariposas de la tribu Heliconiini.	28
Tabla 5. Estadística filogenética comparativa de la forma del ala por especie donde se describe la señal filogenética y la tasa de evolución promedio para cada sexo, la diferencia en la velocidad de la tasa de evolución de los machos respecto a las hembras y la correlación en la forma de las alas entre machos y hembras.	34

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Configuración de la morfología alar en mariposas de la tribu Heliconiini. donde la venación se divide en vena anal (A), cubito anal (CuA), medial (M) y radial (R). Espécimen de <i>Heliconius sapho</i> utilizado como referencia.	64
Anexo 2. Estado de reconstrucción ancestral mediante método de estados marginales, las gráficas de pastel representan las probabilidades marginales de expresión de la conducta de cortejo para cada nodo y sus estados transitorios: cortejo VR= Vuelo rápido (azul), A=Vuelo con aceleración (rojo), VRA=Vuelo rápido acrobático (naranja), VP= Vigilancia pupal (verde oscuro), VLE= Vuelo lento estático (rosa fuerte), P= Pupal (morado). Los cortejos agrupados con el signo + significan estados transitorios en la filogenia aquellos presentes son VLE+VP (verde agua) A+VP (café), probabilidad con 4 y 5 estados de carácter posible (gris y negro respectivamente).....	65
Anexo 3. Número de cambios medio inferido de transiciones entre conductas de cortejo en la tribu Heliconiini. alores calculados a partir del mapeo estocástico bayesiano de caracteres en un subconjunto aleatorio de 100 árboles realizado utilizando un modelo “TRAN” con la función make.simmap del paquete phytools phytools (Revell 2024)....	66
Anexo 4. Forma promedio obtenida de la función plotAllspecimens del paquete geomorph (Adams <i>et al.</i> 2025). a) Forma general, b) forma promedio de machos, c) forma promedio de hembra.	67

RESUMEN

El vuelo de los insectos es considerado altamente eficiente a pesar del costo energético que conlleva, siendo considerado como un agente de diversificación. De manera particular, los lepidópteros son el grupo de insectos que se caracteriza por poseer una gran complejidad y variación fenotípica alar y mayor proporción de área alar respecto a su tamaño. El vuelo de los lepidópteros en su etapa adulta es un componente relevante en la adecuación de los individuos, ya que lleva a cabo actividades fundamentales relacionadas con la locomoción, evasión contra depredadores y obtención de apareamientos. Para entender el efecto de las presiones selectivas que moldean la evolución del diseño alar a una escala macroevolutiva es necesario considerar que las especies no son filogenéticamente independientes debido a una historia evolutiva compartida, para lo cual existen los métodos filogenéticos comparativos. En este sentido, la tribu Heliconiini (Nymphalidae: Heliconidae) es un gran modelo de estudio ya que presentan cortejos y estrategias reproductivas complejas, así como comportamientos de vuelo específicos de cada sexo asociados con una variación morfológica de las alas, además, es uno de los grupos de mariposas neotropicales ampliamente estudiados en biología evolutiva, lo que permite poner a prueba agentes de selección sexual y su influencia en la morfología alar. El presente estudio evaluó mediante el uso de análisis filogenéticos comparativos si la morfología alar está asociada a presiones de selección sexual o es resultado de su ancestría común. De manera particular, se buscó determinar si la variación de la forma alar refleja potenciales respuestas adaptativas que mejoran el desempeño del vuelo en términos aerodinámicos y funcionales en su conducta de cortejo. Los resultados de la investigación indican que la respuesta morfológica alar de las especies refleja consecuencias funcionales en el desempeño del vuelo en mariposas de la tribu Heliconiini. Se sugiere que las conductas de cortejo no influyen en el dimorfismo sexual, pero existe un efecto diferencial entre sexos de la conducta de cortejo y la morfología alar. La evolución de la morfología de las alas anteriores en machos sugiere una asociación como agente de selección sexual, mientras las hembras pueden estar bajo selección estabilizadora que optimice el desempeño de vuelo y así la adecuación de los individuos.

Palabras clave: Lepidoptera, morfología alar, cortejo.

SUMMARY

Insect flight is considered highly efficient despite its substantial energetic costs and has been recognized as a key driver of diversification. Among insects, Lepidoptera are characterized by remarkable variation and complexity in wing morphology, as well as a relatively large wing area in relation to body size. Adult flight plays a crucial role in individual fitness by enabling locomotion, predator avoidance, and mate acquisition. Understanding the selective pressures that shape wing design at a macroevolutionary scale, it is necessary to account for the fact that species are not phylogenetically independent due to their shared evolutionary history. Comparative phylogenetic methods provide an appropriate framework for addressing this issue. The tribe Heliconiini (Nymphalidae) provides an excellent model of study because its species exhibit complex courtship and reproductive strategies, as well as sex-specific flight behaviors associated with variation in wing morphology. Furthermore, Heliconiini butterflies are among the most extensively studied Neotropical taxa in evolutionary biology, making them well suited for testing hypotheses regarding the role of sexual selection in shaping wing morphology. In this study, comparative phylogenetic analyses were used to evaluate whether wing morphology in Heliconiini butterflies is associated with sexual selection pressures or primarily reflects shared ancestry. Specifically, we assessed whether variation in wing design represents adaptive responses that enhance flight performance during courtship through aerodynamic and functional optimization. Our results indicate that interspecific variation in wing morphology appears to have important functional consequences for flight performance in Heliconiini butterflies. Courtship behaviors do not appear to be the primary driver of sexual dimorphism; however, male courtship may act as a sexual selection agent shaping wing morphology. Female forewing evolution may therefore be constrained by stabilizing selection to optimize flight performance and maximize fitness.

Key words: Lepidoptera, wing morphology, courtship.

1. INTRODUCCIÓN

En términos biomecánicos, el vuelo se define como cualquier comportamiento locomotor en el aire que involucre un control activo de las fuerzas aerodinámicas (Dudley *et al.* 2007). Sin embargo, al alargarse el tiempo de vuelo se afecta el flujo del aire y su interacción con las alas cambia (Dudley 2002, LeRoy *et al.* 2019a), incidiendo en las fuerzas de sustentación y de arrastre, por lo que para mantener en equilibrio las fuerzas aerodinámicas provocadas de esta interacción es necesario alternar de un comportamiento de vuelo de tipo planeo a uno de aleteo y viceversa (Gill 2007, LeRoy *et al.* 2019a). La fase de planeo presenta condiciones más estables de las fuerzas aerodinámicas y consiste en volar sin batir las alas (Tobalske 2016); por el contrario, la fase de aleteo consta de un batimiento activo de alas que involucra mayor variación en las fuerzas de sustentación y arrastre (Dudley 2002, LeRoy *et al.* 2019a).

El vuelo es considerado el tipo de locomoción más costosa (Ramos-Pérez *et al.* 2020, Scanes & Dridi 2022). Los insectos con alas a pesar de ser considerados los organismos voladores con mayor costo energético en relación con su tamaño (Moyes & Schulte 2014, Ramos-Pérez *et al.*, 2020), debido al desarrollo de sus alas presentan una gran eficiencia a la que se le atribuye su diversificación (Page *et al.* 2024).

La capacidad de vuelo en insectos además de implicar el intercambio de un vuelo tipo planeo y aleteo durante vuelos prolongados, también depende de la capacidad de la distorsión de sus alas (Klowden & Palli 2023). Esta distorsión de las alas es posible debido a que las alas están constituidas por una membrana flexible con un reforzamiento interno y un margen del ala más rígido que también brinda estructura a las alas (Moyes & Schulte 2014). El reforzamiento dado por la estructura conocida como venación alar. Los lepidópteros son uno de los grupos de insectos voladores más exitosos, presentan dos pares de alas membranosas altamente desarrolladas que representan la mayor área de alas en relación con el tamaño del cuerpo entre todos los insectos voladores (Le Roy *et al.* 2019a).

La manera (e.g. calidad, eficiencia) en que un organismo lleva a cabo las actividades necesarias para sobrevivir es conocida como desempeño o “performance” (Wainwright 2007). En este sentido el desempeño del vuelo es considerado un rasgo importante en el grupo social y biología reproductiva de las especies (Gill 2007). De

acuerdo con los hábitos propios de cada especie, los organismos manifiestan respuestas fisiológicas y las alas muestran modificaciones en su estructuración morfológica, así como en la distribución de la musculatura torácica (Page *et al.* 2024). Un vuelo que involucre aleteo permite el despegue, ascenso y maniobrar (Le Roy *et al.* 2019b). La composición de las alas es considerada un rasgo funcional conformado por tres o más o más partes morfológicas estructurales que en conjunto se encargan de regular el vuelo y puede favorecer aerodinámicamente un vuelo tipo planeo o aleteo (Wainwright 2007, Le Roy *et al.* 2019a, Klowden & Palli 2023). Las variaciones en los rasgos funcionales afectan el vuelo de un individuo en términos de velocidad, frecuencia de aleteo, maniobrabilidad y aceleración (Page *et al.* 2024).

El vuelo de los lepidópteros en su etapa adulta es una actividad fundamental que influye en procesos relacionados tanto con la supervivencia como con la reproducción. En el primer caso se relaciona con la evasión de depredadores, búsqueda de recursos alimenticios y la expansión hacia a nuevos hábitats y procesos migratorios de retorno al sitio de origen (Guo *et al.* 2020, Henriques *et al.* 2022). Bai *et al.* (2015) evaluaron los cambios ambientales en la zona montañosa de Qinling, China y sus efectos sobre las variaciones en el tamaño y la forma del cuerpo de una especie de mariposa de la familia Pieridae, encontrando diferencias significativas en la morfología de las alas anteriores y posteriores entre las poblaciones estudiadas, determinando que la variación morfológica está correlacionada a la heterogeneidad ambiental.

Por otro lado, el vuelo en mariposas es necesario en actividades relacionadas con la reproducción, involucran conductas como la búsqueda de pareja, los cortejos para obtener apareamientos y la búsqueda de plantas hospederas para la oviposición (Jiggins 2017, Owens *et al.* 2020). Por ejemplo, los machos de las especies crípticas de *Leptidea sinapis* y *L. reali* desarrollan cortejos prolongados como parte de la elección de pareja de las hembras que les permiten distinguir potenciales parejas conspecíficas (Friberg *et al.* 2008).

De este modo, la evolución de las alas se asocia a presiones tanto de selección natural como sexual; convirtiendo a los lepidópteros en un modelo evolutivo y del desarrollo de la variación fenotípica de las alas (Belleghem *et al.* 2021). La selección

sexual es una forma de selección natural que genera comportamientos específicos relacionados con su éxito reproductivo y puede ser la causa más importante de dimorfismo sexual y ornamentación en machos (Jiggins 2017). Este tipo de selección incluye mecanismos como la elección de pareja por parte de la hembra y la competencia entre machos (Shuster & Wade 2003).

La interacción entre las condiciones ecológicas donde habitan los organismos, las proporciones sexuales de una especie y las presiones de selección sexual dan como resultado los sistemas de apareamiento definidos como el conjunto de estrategias reproductivas de una población (Emlen & Oring 1977). Un sistema de apareamiento está conformado por distintos componentes que repercuten en el éxito reproductivo de los individuos. La conducta de cortejo se define como parte de la secuencia de comportamientos que componen las conductas de apareamiento y que ocurren principalmente previo al apareamiento, aunque puede ocurrir antes, durante y posterior al apareamiento, durante los cuales machos y hembras coexisten espacio-temporalmente, intercambian información y un sexo puede responder de manera positiva ante las señales emitidas por el otro sexo (Alexander *et al.* 1997). Esta conducta es un parteaguas en el éxito reproductivo de los individuos, en el cual la atracción inicial usualmente toma lugar por la visión que puede ser afectada por distintas conductas (Klein & de Araújo 2010).

De este modo, la configuración de ambas alas durante el vuelo genera variaciones morfológicas que repercuten en distintos modos de vuelo que permiten cubrir actividades relacionadas con el éxito reproductivo de los individuos de cada especie, lo cual otorga a las mariposas una gran complejidad y variación fenotípica alar asociada con su éxito adaptativo y su enorme diversificación (Bai *et al.* 2015, Chazot *et al.* 2015). Además de las particularidades a nivel especie, se encuentra que la conducta de vuelo particular de cada sexo puede influir en el diseño alar y modificar la eficiencia en el desempeño del vuelo requerido. En machos el vuelo se asocia una mayor capacidad de aceleración debido a que gran parte de su masa corporal reside en el tórax, mientras en las hembras se encuentra en el abdomen con la mayor masa por la presencia de las ovarias (Berwaerts *et al.* 2002). A su vez, las hembras en la mayoría de las especies de lepidópteros se les asocian alas más largas en comparación de los machos debido a compensaciones para

solventar la fecundidad, tal como lo son la ovoposición de grupos de huevos en especies gregarias (Allen *et al.* 2011, Montejo-Kovacevich *et al.* 2019). Por otro lado, Penz *et al.* (2015) encontraron en *Morpho achilles* que los machos tienen una conducta con una tasa de dispersión mayor que las hembras.

Así como existe una amplia variación en la configuración de las alas que permite a los individuos volar de distintas maneras, un mismo rasgo alar puede estar asociado con diferentes rasgos de historia de vida de cada sexo (e.g. fecundidad, edad a la madurez, longevidad). Dando como resultado presiones selectivas específicas de cada sexo (Montejo-Kovacevich *et al.* 2019). Por lo tanto, ambos sexos pueden llegar a compartir una estructura del diseño alar similar pero que les permita compensar conductualmente el vuelo de acuerdo con el sexo.

Bajo este escenario, la tribu Heliconiini (Nymphalidae: Heliconiinae) es de interés ya que es uno de los grupos de lepidópteros neotropicales mejor estudiados. La tribu está constituida por cerca de 77 especies distribuidas en ocho géneros propuestos por Michener (1942): *Dione*, *Agraulis*, *Podotricha*, *Dryadula*, *Dryas*, *Philaethria*, *Eueides* y *Heliconius*, este último subdividido en dos grandes clados *erato/sara/sapho* y *melpomene/silvaniforme*, reconocidos en estudios filogenéticos recientes (Jiggins 2017, Couto *et al.* 2023). Particularmente, el género *Heliconius* ha sido estudiado en campos que incluyen desde la ecología (Rosser *et al.* 2012), el comportamiento (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez, 2005), la genética (Kosak *et al.* 2015) y la genómica (Lewis & Reed 2019). La tribu es especialista en plantas del género *Passiflora*, las cuales son utilizadas como fuente de alimento y hospederas (Jiggins 2017). Todas las larvas de Heliconiini se caracterizan por presentar espinas en su cuerpo con pupas generalmente crípticas (Jiggins 2017).

La tribu Heliconiini tiene una distribución amplia desde el sur de Canadá (e.g. *Heliconius charithonia*), el norte de Estados Unidos (e.g. *Agraulis vanillae*), en centro y Sudamérica, hasta el norte de Argentina (Jiggins 2017), por lo que los encontramos desde selvas húmedas de tierras bajas hasta llanos secos o sabanas (Jiggins 2017) y por ende en distintas condiciones climáticas.

Desde su origen, hace aproximadamente 47 m.a. (millones de años), la tribu Heliconiini tuvo dos grandes sucesos de diversificación, el primero hace 12 m.a. durante el Mioceno en la orogénesis de los Andes y poco antes de la aparición del género *Heliconius*; el segundo alrededor de hace 4.5 m.a., a partir de estos eventos se estima que la tribu presenta una alta tasa de diversificación (Kosak *et al.* 2015). Las áreas con riqueza alta en subespecies simpátricas o capaces de hibridar han promovido la diversidad de fenotipos intraespecíficos locales, así como una reducción del aislamiento reproductivo particularmente en el género *Heliconius* (Rosser *et al.* 2012, Mérot *et al.* 2015). La hibridación influye en diversos aspectos de la diversidad del diseño alar en mariposas de la tribu Heliconiini y sugiere procesos de especiación a largo plazo (Constantino & Salazar 2010, Mérot *et al.* 2015, Freitas *et al.* 2019). En ese contexto, van der Heijden *et al.* (2025) mostraron evidencia de que en la reciente radiación de mariposas neotropicales de la tribu Ithomiini ocurre hibridación histórica y especies híbridas putativas que promueven la diversidad genética.

La evolución constante de nuevas especies y la colonización de nuevos nichos ecológicos se propicia debido a cambios geológicos, ecológicos y biológicos (Derryberry *et al.* 2011). A pesar de esto, para la tribu Heliconiini se propone poca influencia de las perturbaciones ambientales (i.e regímenes ambientales, ecosistemas y formaciones geológicas) en su diversificación morfológica debido a los cambios ambientales sucedidos de manera gradual a escala continental; esto desde el comienzo del Mioceno hasta el presente (i.e regímenes ambientales, ecosistemas y formaciones geológicas) (Blandin & Purser 2013, Derryberry *et al.* 2011, Kosak *et al.* 2015). Por lo que rasgos como la historia evolutiva de la tribu Heliconiini puede tener un gran peso en los cambios morfológicos.

Al conjunto de rasgos clave para el vuelo, se le denomina diseño alar. Estos rasgos incluyen desde la forma, coloración, venación, el área alar y el peso corporal (Page *et al.* 2024), hasta rasgos que en conjunto conforman el segundo momento utilizada como medida de la fuerza de sustentación, describe la mayor distribución el ancho medio del ala a lo largo de la envergadura del ala que contrarresta el peso de la mariposa y permite el vuelo sostenido (Dudley 2002, Le Roy *et al.* 2019a), la proporción de músculos y la proporción de aspecto calculada como la relación entre la longitud (i.e. cuerda) y el ancho

medio del ala (Le Roy *et al.* 2019a). Existen diversos estudios que evalúan la función de las alas de las mariposas y su importancia en relación a factores como tipo de hábitat; por ejemplo Jantzen & Eisner (2008) en diversos lepidópteros y Le Roy *et al.* (2019b) en especies del género *Morpho* (Nymphalidae) evaluaron el efecto del daño en distintas partes del ala, concluyendo que las alas posteriores no repercuten fuertemente en la capacidad del vuelo de las mariposas, ya que pueden volar sin ellas, pero afectan respuestas de vuelo tales como la maniobrabilidad y la agilidad.

La tribu Heliconiini presenta una gran diversidad y variación en patrones alares y morfológicos (Kosak *et al.* 2015, Page *et al.* 2024). Por lo que las diversas formas de alas están asociadas con rasgos de vuelo y su desempeño. De manera general, el género *Heliconius* y *Euides* tienen un diseño alar que se caracteriza por poseer alas elongadas con poca carga alar y la mayor área del ala localizada en la parte distal (Le Roy *et al.* 2019a), lo cual les permite llevar a cabo un vuelo lento y ágil con largos periodos de planeo de manera eficiente y/o prolongada (Jiggins, 2017), mientras los géneros cercanos *Dryas*, *Dione*, *Philaethria* y *Agraulis* se caracterizan por presentar un vuelo veloz con la mayor área del ala localizada en la parte media (Jiggins, 2017).

La apariencia general de la tribu en su etapa adulta presenta colores conspicuos aposemáticos adaptados principalmente para la defensa mediante los “anillos miméticos” (Jiggins *et al.* 2001, Jiggins 2017, Willmott *et al.* 2017). El mimetismo es una característica representativa y ampliamente estudiada asociada a la tribu Heliconiini como presión selectiva del diseño alar (Page *et al.* 2024). Las preferencias en los patrones de coloración además de tener un impacto en el camuflaje y evasión de depredadores también repercuten en el aislamiento reproductivo (Smith *et al.* 2014). Los patrones y forma alar de la tribu también pueden jugar un rol importante en la elección de pareja y su éxito reproductivo teniendo consecuencias en el costo y desempeño del vuelo (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2005, Chazot *et al.* 2015, Jiggins 2017, Le Roy *et al.* 2019a, Le Roy *et al.* 2019b, Page *et al.* 2024).

Dado que para esta tribu el inicio del cortejo depende de una combinación entre los patrones de color y el desempeño del vuelo (Jiggins 2017), este grupo se vuelve un buen objeto de estudio para poner a prueba agentes de selección sexual y su influencia en

la morfología alar presentan una gran variación de estrategias de apareamiento complejos y variables, así como de cortejos y comportamientos de vuelo específicos de cada sexo asociadas con una variación morfológica de las alas (Brown 1981, Jiggins 2017, Le Roy *et al.* 2019a, Callejas-Domínguez 2026). Por un lado, dentro del clado *erato/sara/sapho*, los subclados *erato* y *sara/sapho* han sido caracterizados por presentar una estrategia de apareamiento pupal (Beltrán *et al.* 2007), definido como el apareamiento que los machos realizan mientras las hembras aún se encuentran dentro de la pupa o durante el proceso de su eclosión (Jiggins 2017). El apareamiento pupal involucra la búsqueda y el patrullaje durante el periodo de maduración de las hembras en su estado pupal por parte de los machos, posteriormente el macho se percha y espera a que la hembra esté a punto de emerger (Callejas-Domínguez 2026). De manera similar, se ha reportado que los géneros *Eueides* y *Philaethria* tienen un apareamiento teneral, donde el apareamiento se realiza con hembras recién emergidas de la pupa que aún no son capaces de volar (Young 1974, Callejas-Domínguez 2026).

En contraste, los subclados *silvaniforme* y *melpomene* del género *Heliconius* y los otros géneros dentro de la tribu llevan a cabo su conducta reproductiva mediante el patrullaje de sus áreas de distribución y el apareamiento ocurre con hembras que los machos encuentran después de que emergen de la pupa y ya son capaces de volar (Jiggins 2017). El estudio de Mendoza-Cuenca (2005) encontró diferencias morfológicas en el género *Heliconius* de acuerdo con los clados y su estrategia de apareamiento (pupal y no pupal), y sugirió que pueden ser respuesta a presiones de selección sexual. En este sentido, el desempeño del vuelo de las especies de la tribu Heliconiini puede sugerir el tipo de cortejo que llevan a cabo, lo cual puede sugerir un diseño alar específico que optimice la conducta de cortejo y maximice su éxito reproductivo.

Asimismo, la conducta de cortejo que forma parte de la estrategia reproductiva de cada especie puede ser un agente selectivo que promueva el dimorfismo sexual. En el caso de la tribu Heliconiini, no se manifiesta un dimorfismo sexual notable a nivel morfológico, aunque sí presenta una diferenciación conductual entre sexos en los patrones y el desempeño del vuelo (Le Roy *et al.* 2019a). Las hembras generalmente presentan una mayor actividad en el sotobosque con una tendencia a alimentarse más temprano que los

machos (Gilbert 1975, Jiggins 2017); mientras los machos tienden a moverse para forrajear a mayores distancias con una mayor inversión de tiempo en la visita floral (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez, 2005, Jiggins 2017). Las variaciones intersexuales en los comportamientos específicos de vuelo podrían ser de las mayores fuerzas selectivas que actúan en la evolución de la forma de las alas en las mariposas (Breuker 2010, Le Roy *et al.* 2019a), afectando entre otras cosas la capacidad de vuelo de un individuo, y así su adecuación en términos de probabilidad de supervivencia y éxito reproductivo (Henriques *et al.* 2022). Para conocer los mecanismos evolutivos en el diseño alar en las mariposas es necesario conocer las consecuencias funcionales de esta variación morfológica (Le Roy *et al.* 2019a).

El campo de la biología comparada surge de la necesidad de generar herramientas estadísticas que permitan evaluar y entender los patrones de evolución de un rasgo teniendo en cuenta la no independencia entre las especies debido a una historia evolutiva compartida (Felsenstein 1985, Adams & Collyer 2018). Por ejemplo, Chazot *et al.* (2015) encontró que la forma de las alas de especies del género *Morpho* covaría llegando a observar combinaciones distintas de alas anteriores y posteriores en diferentes microhábitats asociados con preferencias de vuelo en dosel y sotobosque. Sin embargo, al contemplar la dependencia filogenética de las especies, esta covariación desaparece, lo que indica que la variación de las alas puede deberse a otros comportamientos de desarrollo o funcionales. Los métodos comparativos pueden apoyar a entender los mecanismos que dan origen a la diversidad morfológica de las especies (Zsolt 2014).

El origen de los métodos filogenéticos fue evaluar la evolución de un rasgo simple sobre la filogenia, sin embargo, en años recientes se han desarrollado técnicas que evalúen los patrones de evolución a escala macroevolutiva de un rasgo con datos multivariados (Revell 2009, Outomuro *et al.* 2013, Adams & Collyer 2018, Revell & Harmon 2022). Los datos multivariados abren una ventana en la biología evolutiva para entender la complejidad de la evolución de un rasgo. En este sentido, los fenotipos como la forma se consideran rasgos altamente multivariados que covarían de manera multidimensional unos con otros o con otros factores (i.e. filogenia, ecología, desarrollo, alometría) (Collyer & Adams 2020). Además del estudio de datos multivariados en los métodos comparativos,

el análisis de unidades discretas es relevante para entender el valor adaptativo de un fenotipo particular (Klein & de Araújo 2010).

En los análisis filogenéticos comparativos subyacen los diferentes niveles de ancestría común entre las especies y su posible relación con un rasgo a evaluar. En este sentido, la reconstrucción de estados ancestrales es un método ampliamente usado en la biología comparativa debido al aporte que realiza en la estimación del pasado evolutivo de un rasgo en un tiempo macro evolutivo representado sobre un árbol filogenético (Revell & Harmon 2022, Revell 2025). Una de las aproximaciones más robustas para cuantificar la dependencia (o no independencia) filogenética de las especies es el análisis de la señal filogenética definida como la tendencia de que las especies cercanamente emparentadas muestren rasgos similares entre sí más que con las especies extraídas al azar de un árbol (Blomberg *et al.* 2003).

Desde una perspectiva de biología comparada, el análisis de las conductas reproductivas es importante para entender la evolución de la morfología de vuelo en mariposas. Por lo que es relevante estimar el efecto de las variaciones de la forma de las alas en los comportamientos relacionados con la obtención de apareamientos y la adecuación de los individuos (Le Roy *et al.* 2019b). En el presente estudio se evalúa como los tipos de cortejo y las conductas de cada sexo, pueden tener una relación con la evolución de las alas y dar evidencia acerca de la tasa de evolución morfológica aparentemente desigual dentro de la tribu como lo han sido sugerida por Kosak *et al.* (2015).

La comprensión del efecto de caracteres particulares en análisis filogenéticos comparativos permite la investigación de procesos macroevolutivos (Chazot *et al.* 2015), que pueden afectar la evolución de la forma de las alas en la tribu Heliconiini. En las últimas décadas se ha implementado el uso de Morfometría Geométrica (MG) para ayudar a entender la evolución de la forma de las alas en análisis evolutivos a gran escala, en un contexto filogenético al integrar patrones de movimiento y biomecánica de distintos rasgos en el efecto de las formas biológicas de los lepidópteros asociadas al vuelo (Adams *et al.* 2004, Webster & Sheets 2010, Benítez & Püschel 2014, Villalobo-Leiva & Benítez 2020). Esto es posible gracias al análisis de coordenadas cartesianas de puntos anatómicos

del organismo (i.e. Landmarks), que cuantifican y visualizan la variación morfológica intra e interespecífica de los organismos (Moreno 2019). Por ejemplo, el estudio de Owens *et al.* (2020) utiliza la morfometría geométrica de las alas anteriores y posteriores de mariposas del género *Papilio* y utiliza una corrección filogenética para determinar si las alas anteriores y posteriores están sujetas a diferentes presiones selectivas determinando que las alas evolucionan de manera autónoma entre sí con una tasa de diversificación mayor en el ala posterior. Por otro lado, Penz & Heine (2016), teniendo en cuenta la divergencia filogenética, sugieren que el nicho temporal (i.e. vuelo diurno vs vuelo crepuscular) afecta el esfuerzo de vuelo y con ello la evolución de la morfología de las alas entre las especies de las mariposas de la tribu Brassolini.

A pesar de la diversidad de estudios acerca del vuelo en lepidópteros (Le Roy *et al.* 2019a, Bai *et al.* 2015, Henriques *et al.* 2022) la tribu Heliconiini, como otros grupos de mariposas enfrentan una enorme diversidad de factores que potencialmente impactan el diseño del vuelo y afectan sus hábitos de vuelo. Sin embargo, existen pocos estudios acerca de cómo los cambios morfológicos afectan las conductas y el desempeño del vuelo. Asimismo, son escasos los estudios que evalúan los factores aerodinámicos asociados con el diseño alar como presión selectiva que influya en la evolución de las alas a una escala macroevolutiva. Además, el conocimiento del diseño de vuelo de esta tribu se encuentra reducido mayormente al género *Heliconius*, mientras los demás géneros se encuentran asociados en general a estudios taxonómicos y sistemáticos (Kaminski *et al.* 2008, Constantino & Salazar 2010, Barão *et al.* 2014, Massardo *et al.* 2015, Farfán *et al.* 2022, Freitas *et al.* 2025), mientras que existen pocos estudios con relación a la historia de vida (Brown & Holzinger 1973, Young 1974, Rutowski & Schaefer 1984) y escasos a conductas reproductivas (Mega & de Araújo 2010).

El éxito adaptativo de mariposas Heliconiini se ve atribuido a la existencia de factores tanto morfológicos, conductuales y ecológicos relevantes que regulan el diseño alar y por ende influyen en el desempeño del vuelo. Por lo tanto, esta investigación a través de los métodos filogenéticos comparativos evaluará si la variación interespecífica e intersexual en las conductas de cortejo, como en el comportamiento de vuelo se encuentran asociados a la variación en la forma de las alas de la tribu Heliconiini. Esta

tesis es uno de los primeros estudios que comparan el diseño alar de todos los géneros representantes de la tribu y la asociación con su aerodinámica, morfología y conducta.

2. HIPÓTESIS

- La variación en el diseño de las alas (i.e. tamaño, forma) pueden reflejar respuestas adaptativas relacionadas con el éxito reproductivo como lo es la conducta de cortejo, además la tasa de cambio en el diseño alar puede covariar con los rasgos de historia de vida (i.e. fecundidad, competencia de selección de pareja, frecuencia de apareamiento, tipo de oviposición) propios de cada sexo. Por lo tanto, se espera que la forma de las alas de las mariposas de la tribu Heliconiini esté asociada con su conducta de cortejo y que el diseño alar presente cambios entre machos y hembras.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Determinar mediante análisis filogenéticos comparativos si el diseño morfológico alar está asociado a presiones de selección sexual en ambos sexos de mariposas de la tribu Heliconiini (Nymphalidae: Heliconidae).

3.2. OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir las conductas de cortejo de las especies de la tribu Heliconiini.
- Determinar la forma de las alas a través de técnicas de morfometría geométrica en las mariposas de la tribu Heliconiini y cuantificar la variación morfológica y aerodinámica del vuelo para cada sexo.
- Estimar por medio de análisis filogenéticos comparativos si la morfología alar asociada al diseño alar se asocia con la conducta de cortejo de la tribu Heliconiini en cada sexo.
- Determinar si el sexo tiene una influencia en la morfología alar de la tribu Heliconiini mediante análisis filogenéticos comparativos.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Conductas de cortejo

Las conductas de cortejo de las especies en el estudio se agruparon con base a la clasificación de cortejos propuesta de Callejas-Domínguez (2026), las descripciones de Constantino & Salazar (2010), Southcott & Kronforst (2018), Walters *et al.* (2012), Darragh *et al.* (2017), Jiggins (2017) y observaciones personales de individuos en vida libre y en condiciones de mariposario (Tabla 1). Para las especies que presentan polimorfismo de vigilancia pupal (VP) y vuelo rápido (VR) se representó como VP al ser una conducta que solo presentan las especies descritas y no se encontró de manera monomórfica.

Las especies se agruparon por conducta de cortejo y se incluyeron otros rasgos asociados con los sistemas de apareamiento que fueron observados en campo y tomados de la literatura mencionada, además de Montejo-Kovacevich *et al.* (2019), Guimarães (2009), Kaminski *et al.* (2008), Menacé-Almea *et al.* (2019) y Darragh *et al.* (2017). Se considero la frecuencia de apareamiento de las hembras, el método de búsqueda de pareja de los machos y número de machos participantes en el cortejo, así como los rasgos de historia de vida como la conducta larvaria. Se definió como comportamiento de cortejo en fase aérea al periodo en que ambos sexos se encuentran en vuelo y fase aérea-terrestre a los comportamientos que llevan a cabo cuando el macho sigue en vuelo y la hembra se posa (Tabla 2).

Tabla 1. Descripción de las conductas de cortejo de las especies de la tribu Heliconiini en el estudio. Las especies *Podotricha judith* y *P. telesiphe* se excluyeron ya que su cortejo no se encuentra descrito en literatura ni se observó en vida libre. Estas últimas especies son clasificadas como (ND: No descritas).

Conducta de cortejo	Descripción	Especies
Vuelo acrobático a máxima velocidad (VRA)	Los machos realizan patrullaje activo del hábitat, al localizar una hembra varios machos inician prolongados vuelos de cortejo persecutorios a máxima velocidad, con alta frecuencia de aleteo durante largos periodos de tiempo. El vuelo de cortejo es altamente acrobático porque las hembras hacen constantes cambios súbitos de dirección.	<i>Agraulis vanillae</i> , <i>Dione juno</i> , <i>D. moneta</i>
Vuelo con aceleración (A)	Los machos esperan a las hembras perchados en la vegetación, al aproximarse una hembra el macho cambia su estado de reposo a un vuelo acelerado persiguiéndola a alta o baja velocidad. Solo participa un macho y dura hasta que la hembra se posa.	<i>Heliconius doris</i> , <i>H. hierax</i> , <i>H. xanthocles</i> , <i>Dryadula phaetusa</i> , <i>Eueides lampeto</i> , <i>E. pavana</i> , <i>E. procula</i> , <i>E. vibilia</i>
Vuelo rápido (VR)	Los machos patrullan áreas abiertas en busca de hembras, al localizar una hembra la corteja realizando vuelos lineales continuos, principalmente sin acrobacias (i. e. cambios súbitos de dirección durante el cortejo), a alta velocidad y de larga duración siguiendo a las hembras.	<i>Dryas iulia</i> , <i>Eueides aliphera</i> , <i>E. lybia</i> , <i>E. tales</i>
Vigilancia pupal (VP)	En esta conducta el cortejo en vuelo y la elección femenina activa están ausentes, el macho permanece largos periodos posado cerca o sobre la planta hospedera en que pupan las hembras, esperando la emergencia. En cuanto la hembra adulta emerge y aún es incapaz de volar, el macho vuela hasta ella para iniciar la cópula.	<i>Philaethria dido</i> *, <i>P. ostar</i> *, <i>P. wernickei</i> *, <i>Eueides isabella</i> *
Pupal (P)	En esta conducta el cortejo en vuelo también está ausente, los machos buscan activamente a las hembras pupales y realizan un vuelo estático al detectarlas, siguen su maduración, compiten posados sobre ellas pocos días antes de la emergencia e inician la cópulas previo a la eclosión. Las hembras generalmente son monándricas.	<i>Heliconius clysonymus</i> , <i>H. hermathena</i> , <i>H. himera</i> , <i>H. hortense</i> , <i>H. telesiphe</i> , <i>H. antiochus</i> , <i>H. eleuchia</i> , <i>H. leucadia</i> , <i>H. ricini</i> , <i>H. sapho</i> , <i>H. hewitsoni</i>
Vuelo lento estático (VLE)	Los machos buscan pareja intercalando conductas de perchamiento en la vegetación y vuelos cortos (1-3 min). Cortejan a las hembras en vuelo, persiguiéndolas a baja velocidad y volando alrededor de ellas. Al posarse la hembra, los machos continúan el cortejo con un vuelo estático sobre la hembra a una corta distancia aumentando la frecuencia de aleteo, el cortejo estático se puede prolongar durante varios minutos hasta que ésta acepta la cópula o la evade volando.	<i>Heliconius metharme</i> , <i>H. cydno</i> , <i>H. melpomene</i> , <i>H. pacheus</i> , <i>H. timareta</i> , <i>H. atthis</i> , <i>H. besckei</i> , <i>H. elevatus</i> , <i>H. ethilla</i> , <i>H. hecale</i> , <i>H. ismenius</i> , <i>H. numata</i> , <i>H. burneyi</i> , <i>H. egeria</i> , <i>H. wallacei</i>
Polimorfismo reproductivo (POLI)	Los machos de la población presentan tácticas alternativas reproductivas y con ello variaciones intrasexuales en las conductas de cortejo. Considerar a las especies en esta categoría de cortejo, requiere que se haya reportado y/u observado realizar dos cortejos de los descritos previamente.	<i>P+VLE: Heliconius erato</i> , <i>H. hewitsoni</i> , <i>H. sara</i> <i>P+VR+VLE: H. charithonia</i> <i>VR+VP: especies en VP que presentan un*</i>



Tabla 2. Descripción de características relacionadas con la obtención de apareamiento y rasgos de vida de la tribu Heliconiini incluidas en el estudio. Las especies que presentan *** significa que no se encontró la información de esa especie.

Especie	Subclado	Apareamiento	Conducta larval	Búsqueda de Pareja	Fase Aérea	Fase aérea-terrestre	No. Machos
<i>Agraulis vanillae</i>	Silverspot	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo acrobático	Antenal	2-4
<i>Dione juno</i>	Silverspot	Monandria	Gregaria	Patrullaje	Vuelo acrobático	Antenal	2 hasta 4-8
<i>Dione moneta</i>	Silverspot	Monandria	Gregaria	Patrullaje	Vuelo acrobático	Antenal	2 o mas
<i>Dryadula phaetusa</i>	Dryadula+Dryas+Podotricha	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo rápido	Antenal	1
<i>Dryas iulia</i>	Dryadula+Dryas+Podotricha	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo rápido	Antenal	1
<i>Eueides alipha</i>	Eueides	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo rápido	Antenal	1
<i>Eueides isabella</i>	Eueides	Monandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo rápido/Ausente	Vuelo estático	1 o hasta 8
<i>Eueides lampeto</i>	Eueides	Monandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Antenal	1
<i>Eueides lybia</i>	Eueides	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo rápido	Antenal	1
<i>Eueides pavana</i>	Eueides	Monandria	Gregaria	Patrullaje/Perchamiento	Vuelo lento	Antenal	1
<i>Eueides procula</i>	Eueides	Monandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Antenal	1
<i>Eueides tales</i>	Eueides	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo rápido	Antenal	1
<i>Eueides vibilia</i>	Eueides	Monandria	Gregaria	Perchamiento	Vuelo lento	Antenal	1
<i>Heliconius antiochus</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Perchamiento	Ausente	Vuelo estático	1
<i>Heliconius atthis</i>	Silvaniforme	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius besckei</i>	Wallacei	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius burneyi</i>	Wallacei	Poliandria	Gregaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius charithonia</i>	Sara/Sapho	Monandria	Solitaria	Patrullaje	Ausente/Vuelo lento	Vuelo estático	2 o mas
<i>Heliconius clysonymus</i>	Erato	Monandria	Solitaria	Patrullaje/Perchamiento	Ausente	Vuelo estatico	1
<i>Heliconius cydno</i>	Melpomene	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius doris</i>	Doris+Aoede	Poliandria	Gregaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius egeria</i>	Wallacei	Poliandria	Gregaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius eleuchia</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Perchamiento	Ausente	Vuelo estatico	***
<i>Heliconius elevatus</i>	Silvaniforme	Poliandria	Gregaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius erato</i>	Erato	Monandria	Solitaria	Patrullaje	Ausente/Vuelo lento	Vuelo estático	2 o mas
<i>Heliconius ethilla</i>	Silvaniforme	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius hecale</i>	Silvaniforme	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius hermathena</i>	Erato	Monandria	Solitaria	Patrullaje/Perchamiento	Ausente	Vuelo estático	***
<i>Heliconius hewitsoni</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Patrullaje/Perchamiento	Ausente/Vuelo lento	Vuelo estático	2 o mas
<i>Heliconius hierax</i>	Doris+Aoede	Poliandria	Gregaria	Patrullaje/Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius himera</i>	Erato	Monandria	Solitaria	Patrullaje/Perchamiento	Ausente	Vuelo estatico	1
<i>Heliconius hortense</i>	Erato	Monandria	Solitaria	Patrullaje/Perchamiento	Ausente	Vuelo estatico	2 o mas
<i>Heliconius ismenius</i>	Silvaniforme	Poliandria	Solitaria	Patrullaje/Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius leucadia</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Patrullaje/Perchamiento	Ausente	Vuelo estático	***
<i>Heliconius melpomene</i>	Melpomene	Poliandria	Solitaria	Patrullaje/Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius metharme</i>	Doris+Aoede	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	***
<i>Heliconius numata</i>	Silvaniforme	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius pacheus</i>	Melpomene	Poliandria	Solitaria	Perchamiento	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius ricini</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Perchamiento	Ausente	Vuelo estatico	***
<i>Heliconius sapho</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Perchamiento	Ausente	Vuelo estatico	1
<i>Heliconius sara</i>	Sara/Sapho	Monandria	Gregaria	Patrullaje	Ausente/Vuelo lento	Vuelo estático	2 o mas
<i>Heliconius telesiphe</i>	Erato	Monandria	Solitaria	Patrullaje	Ausente	Vuelo estatico	1
<i>Heliconius timareta</i>	Melpomene	Poliandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius wallacei</i>	Wallacei	Poliandria	Gregaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Heliconius xanthocles</i>	Doris+Aoede	Poliandria	Gregaria	Patrullaje	Vuelo lento	Vuelo estático	1
<i>Philaethria dido</i>	Philaethria	Monandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo rápido/Ausente	***	1
<i>Philaethria ostarra</i>	Philaethria	Monandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo rápido/Ausente	***	1
<i>Philaethria wernickei</i>	Philaethria	Monandria	Solitaria	Patrullaje	Vuelo rápido/Ausente	***	1
<i>Podotricha judith</i>	Dryadula+Dryas+Podotricha	***	Solitaria	Patrullaje	***	***	***
<i>Podotricha telesiphe</i>	Dryadula+Dryas+Podotricha	***	Solitaria	Patrullaje	***	***	***

4.2. Morfología asociada al diseño alar

Los datos morfológicos de cada especie de la tribu Heliconiini se obtuvieron de tres fuentes principales: i) colecta directa de ejemplares en vida libre mediante red aérea entomológica para las especies con distribución de poblaciones en México (licencia de colecta científica: SGPA/DGVS/04421/21), ii) de mariposario (criadores certificados) para las especies que no tienen distribución en México y iii) de ejemplares de museo. Para todas las especies se tomaron medidas de 10 individuos adultos, 5 machos y 5 hembras. Para su identificación individual, los ejemplares vivos obtenidos en condiciones de mariposario fueron marcados en el ala posterior de su vista ventral, en el ala izquierda para las hembras y en el ala derecha para los machos (Ramos-Pérez *et al.* 2020).

Los ejemplares de la tribu Heliconiini obtenidos mediante la colecta directa correspondieron a poblaciones de México en la zona de Xalapa-Coatepec, Veracruz y en Nuevo Urecho, Michoacán; así como especies de Costa Rica (mariposario Spirogyra y CASIEM-Mariposario de la Universidad de Costa Rica) importadas y criadas en el mariposario Siwíni, INECOL, ejemplares de crianza en Colombia (Zoocriadero de Alas de Colombia, Reserva Natural NIRVANA), Ecuador (Mariposas de Mindo y Quinta de Goulaine) y Perú (Finca las Piedras, Puerto Maldonado). Para complementar el muestreo y la representación de los ocho géneros de la tribu se obtuvieron ejemplares de la colección entomológica del Museo Nacional de Río de Janeiro (MNRJ), Brasil; la colección entomológica de la Universidad de Antioquia (CEUA), Medellín, Colombia, la Colección de Entomología del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-E), Bogotá, Colombia y la colección Lepidoptera del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.

Solo se incluyeron en el estudio individuos sin presentar deformaciones o daños y con extensión completa de las alas. Una vez seleccionados los ejemplares colectados se eutanasiaron mediante choque térmico para evitar el daño alar (Andrade *et al.* 2013) y posteriormente fueron secados mediante un deshidratador (Elite Gourmet EFD308) a una temperatura de 248°F (120 °C) durante un lapso de 4 horas.

De cada ejemplar colectado y de colección se tomaron fotografías estandarizadas con una cámara digital (CANON ds126311 t3i EOS Rebel) con una resolución de 20 megapíxeles colocada en un tripié a una distancia focal de 20 cm. Cada ejemplar se colocó en vista dorsal con las alas en posición de vuelo sobre un estándar de color (ColorChecker, Calibrite) junto a una escala milimétrica.

Para estudiar los cambios en la forma de las alas, se utilizó el ala anterior derecha mediante técnicas de morfometría geométrica siguiendo el protocolo modificado de la mariposa *Pieris rapae* por Bai *et al.* (2015), en el cual se colocaron 11 landmarks (tipo I y II) y 41 semi-landmarks (tipo III) para recuperar la curvatura del ala (Tabla 3, Fig.1). Se digitalizaron en formato TPS (Thin-plate spline) y agregaron dos puntos como referencia de tamaño mediante los programas TPSUtil v.1.83 y TPSDig v. 2.32 (Rohlf 2015). La configuración de venas en las alas es importante en la taxonomía de insectos alados; para sistematizar el método de landmarks y entender dónde ocurren las variaciones morfológicas de las alas, se utilizó una configuración de la venación y regiones del ala para las interpretaciones posteriores (Anexo 1).

Tabla 3. Descripción del sistema de landmarks para mariposas de la tribu Heliconiini en el estudio. la descripción de la posición de los landmarks corresponde a: Vena CuA= cubito anal, M= medial, LN=landmark.

Landmark (LN)	Tipo	Descripción
1	II	Inserción de las venas en el tórax
2	II	Vena Anal
3	II	Vena CuA2
4	II	Vena CuA1
5	II	Vena M3
6	II	Vena M2
7	II	Vena M1
8	I	Inserción de vena anal con celda discal
9	I	Inserción de vena CuA2 con celda discal
10	I	Inserción de vena CuA1 con celda discal
11	I	Inserción de vena radial con celda discal
12 – 39	III	LN 1 al 7
40 - 52	III	LN 1 al 12

Para examinar la variación en la forma del ala de la tribu Heliconiini, a los archivos TPS obtenidos del ala delantera de cada especie con su respectiva escala se les realizó una alineación utilizando un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA por sus siglas en inglés) que elimina aquella información no inherente a la forma, ajustando la escala -tamaño- y las variaciones de localización -traslación- y orientación -rotación- de las configuraciones de landmarks (Outomuro *et al.* 2013, Moreno 2019, Benítez *et al.* 2020). Posteriormente, se calculó la forma promedio de cada especie y las coordenadas resultantes fueron re-alineadas. Para el cálculo de la forma promedio se removieron los valores atípicos de cada especie. Las coordenadas Procrustes se utilizaron como datos de forma para los análisis comparativos de las especies de la tribu Heliconiini en el estudio. Este proceso se realizó mediante el programa RStudio 2024.12.0+467 (Posit team 2024) con el paquete *geomorph* v.4.0.10. de R (Adams *et al.* 2025).

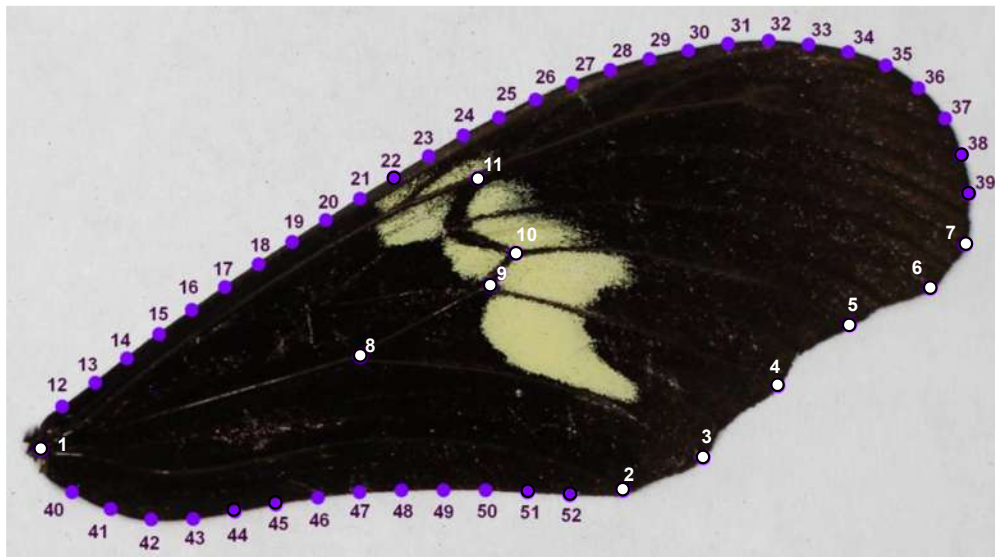


Figura 1. Configuración del sistema de landmarks numerados. Posición de landmarks verdaderos (círculos blancos) y semi-landmarks (círculos morados) para los análisis de morfometría geométrica. Ejemplar macho de *Heliconius hortense* utilizado como modelo.

4.3. Análisis filogenéticos comparativos

Para evaluar si las conductas de cortejo están asociados a la evolución de rasgos asociados al diseño alar (i.e forma, proporción de aspecto, segundo momento) en mariposas de la tribu Heliconiini. Se realizaron análisis filogenéticos comparativos utilizando los paquetes *geomorph* v.4.0.10 (Adams *et al.* 2025), *phytools* v.2.0 (Revell 2024), *geiger* v.2.0.11 (Pennell *et al.* 2014) y *ape* v.5.8 (Paradis & Schliep 2019), implementados en RStudio 2024.12.0+467 (Posit team 2024). Se utilizó la filogenia calibrada propuesta por Kosak *et al.* (2015) derivada de métodos bayesianos a partir de secuencias de 20 marcadores nucleares y 2 marcadores mitocondriales; esta es una de las filogenias más recientes y mejor soportadas de la tribu Heliconiini que contiene 71 de las 77 especies (Fig.2). El árbol fue podado para mantener únicamente las especies de las que se tuvieron datos de conductas de cortejo utilizando la función *drop.tip* del paquete *ape* (Paradis & Schliep 2019) y el paquete *geiger* (Pennell *et al.* 2014).

Para evaluar la evolución de caracteres discretos se utilizó el modelo Mk que describe una cadena de Markov de tiempo continuo con k estados posibles (Revell & Harmon 2022). Con la función *fitpolyMk* del paquete *phytools* (Revell 2024) se estimaron las variaciones del modelo Mk de *equal rates* (ER), el modelo *all rates different* (ARD), el modelo *symmetric rates* (SYM) y se implementó el modelo *transient* (TRAN) propuesto por Revell & Harmon (2022), el cual supone que los polimorfismos son una condición intermedia entre cada par de estados monomórficos, los cuales son menos estables, esperando así que el estado polimórfico sea adquirido a una tasa constante y perdido a una tasa más rápida. La implementación de este último modelo se justifica porque los datos del presente trabajo presentan polimorfismo, es decir que distintos individuos de una especie expresan dos o más estados de carácter regularmente, por lo que a nivel de especie expresa dos o más rasgos monomórficos. Para determinar cuál modelo se ajusta mejor a los datos se utilizó el Criterio de información de Akaike, (AIC) y se corroboró con los pesos Akaike como evidencia del peso de cada modelo (Revell & Harmon 2022).

Para estimar la evolución del cortejo de mariposas de la tribu Heliconiini en el estudio, se hizo una reconstrucción de los estados ancestrales utilizando las conductas de cortejo como variable categórica (Lagomarsino *et al.* 2017, Revell 2025). Utilizando

el método de reconstrucción de estados ancestrales marginales de máxima verosimilitud con la función *ancr* del paquete *phytools* (Revell 2024), el cual procesa la mayor probabilidad de encontrar el estado de carácter observado en la punta del árbol en cada nodo de la filogenia y la interacción con los todos los otros posibles estados de los demás nodos en la filogenia (Revell & Harmon 2022, Revell 2025). De manera complementaria, para mapear las historias evolutivas y la distribución posterior teniendo en cuenta la incertidumbre filogenética se estimaron los estados ancestrales a lo largo del árbol generado a partir de 100 iteraciones utilizando la técnica de mapeo estocástico de caracteres bayesiano y el modelo óptimo previamente usado en la reconstrucción marginal con la función *make.simmap* de la paquetería *phytools* (Revell 2024, Lagomarsino *et al.* 2017, Forthman & Weirauch 2018).

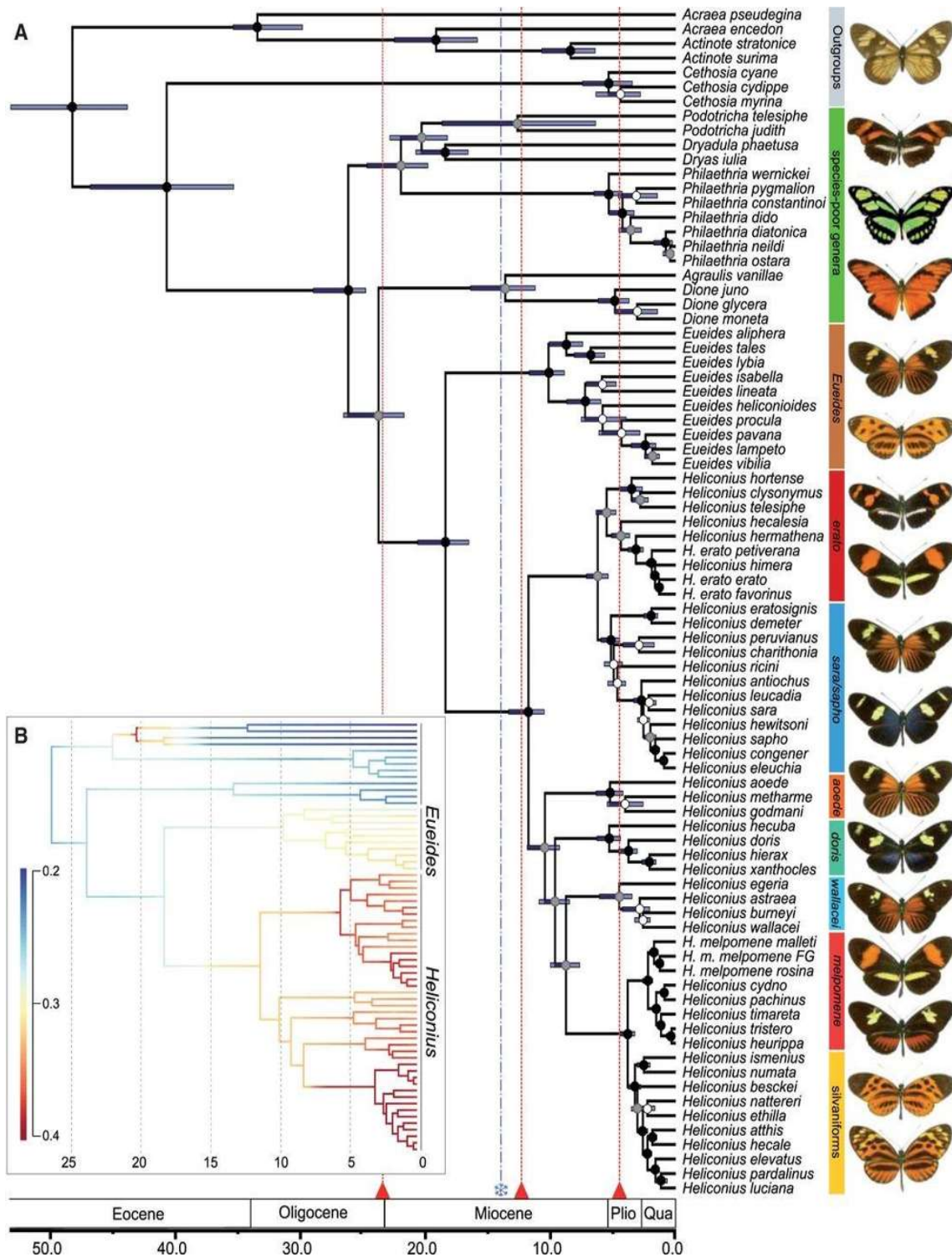


Figura 2. A) Filogenia calibrada de la tribu Heliconiini tomada de Kosak *et al.* 2015 con permiso del autor, basada en XX marcadores, eje de escala en millones de años (M.a). B) Tasa de diversificación de la tribu Heliconiini sobre la filogenia, los colores del azul al rojo indican el rango de tasas de diversificación de 0.2 a 0.4 nuevos linajes por linaje por millón de años.

Para evaluar el rol de la selección sexual como presión selectiva sobre la variación de la forma del ala de las mariposas de la tribu Heliconiini considerando la no independencia evolutiva de las especies, con la función *gm.prcomp* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025) se realizó un análisis de componentes principales corregido filogenéticamente (pPCA) de la forma alar para cada sexo, así como para determinar si la forma del ala de las especies se agrupa en el morfo espacio de acuerdo con la conducta de cortejo, que sugeriría un papel importante de la selección sexual como presión selectiva sobre la forma del ala (Chazot *et al.* 2015, Collyer & Addams 2020, Owens *et al.* 2020). Para evaluar si la conducta de cortejo es un factor que determina la variación de los rasgos de forma asociada al ala considerando las relaciones filogenéticas de las especies, se realizó un análisis de la varianza filogenético (ANOVA filogenético) utilizando la función *procD.pgls* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025).

Se llevó a cabo también un análisis de componentes filogenéticamente alineados (PaCA) mediante la función *gm.prcomp* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025) que proyecta la filogenia dentro del morfoespacio del ala y permite visualizar la tendencia de los cambios evolutivos mediante la dispersión de la forma del ala restringida por la covarianza (C), al maximizar la señal filogenética en los primeros componentes mientras conserva las distancias euclidianas entre las observaciones (Collyer & Adams 2020). Se utiliza el coeficiente RV para determinar la cantidad relativa de covarianza entre los datos y la filogenia explicada por cada componente; esta covarianza es análoga a encontrar la proporción de la varianza explicada en un pPCA (Collyer & Adams 2020). Se utilizó la función *physignal* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025) para estimar la señal filogenética asociada a los rasgos de vuelo de la tribu Heliconiini. Se utilizó una generalización estadística de Kappa (Bloomberg *et al.* 2003) denominada K_{mult} bajo un modelo de evolución de movimiento browniano (MB), los valores de $K < 1$ indican una mayor variación de la esperada bajo MB que se interpreta como una mayor señal (Adams *et al.* 2025). Diversos estudios miden el nivel de señal filogenética como baja con valores desde 0.20 a 0.35, valores moderados se estiman ser mayores a 0.40, mientras una fuerte señal filogenética es considera en valores altos como 0.90 (Owens *et al.* 2020, Collyer & Adams 2020).

También se calcularon las tasas de evolución (σ^2) de la forma del ala bajo un modelo evolutivo de movimiento Browniano (Revell & Harmon 2022) de acuerdo con su conducta de cortejo para cada sexo mediante la función *compare.evol.rates* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025). Además, se realizó una comparación de las tasas de evolución entre machos y hembras y en función con la conducta de cortejo mediante la función *compare.multi.evol.rates* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025) para determinar si existen diferencias en su velocidad de evolución de las alas. Finalmente, para evaluar si la evolución de la forma del ala entre machos y hembras covarian o son independientes se llevó a cabo un análisis de mínimos cuadrados parciales filogenético (pPLS) con la función *phylo.integration.* del paquete *geomorph* (Owens *et al.* 2020); este análisis permitió comparar los sexos con sus respectivas conductas de cortejo.

5. RESULTADOS

Se obtuvo un total de 26 especies de la tribu Heliconiini procesadas mediante la colecta directa de especímenes; por otro lado, para complementar el muestreo y la representación de los ocho géneros de la tribu se obtuvieron 24 especies de las colecciones de museo. Posterior a remover los valores atípicos de los individuos se obtuvo un total de 477 individuos de los cuales 241 corresponden a machos y 235 a hembras. Para el análisis filogenético comparativo a partir de la filogenia de Kosak *et al.* (2015), se obtuvo un árbol podado con las 50 especies procesadas en el estudio de la tribu Heliconiini, con sus respectivas conductas de cortejo mapeadas (Fig. 3).

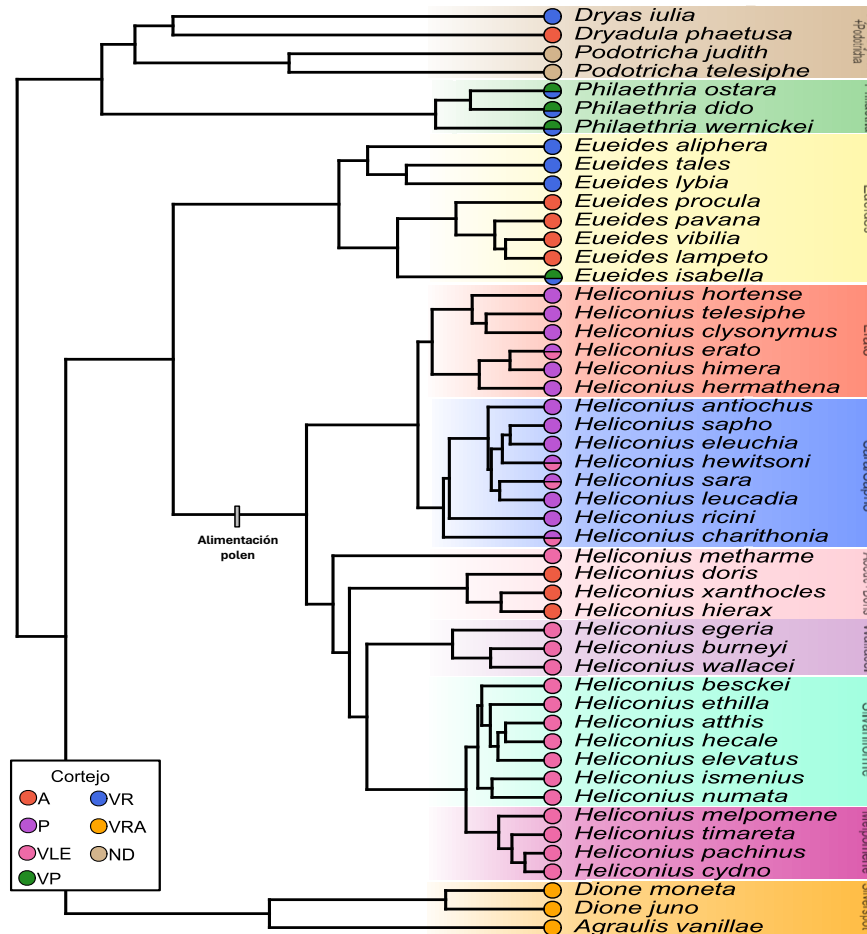


Figura 3. Filogenia adaptada de Kosak *et al.* (2015) de la tribu Heliconiini mapeando la conducta de cortejo (CC) de cada especie con círculos en la punta de las ramas. Las especies que reportan polimorfismo están representadas con círculos con su correspondiente color de CC. Los tipos de cortejo están representados por su abreviación donde A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito. Las CC se basaron en la tabla 1.

5.1. Evolución de la conducta de cortejo

Las conductas de cortejo se ajustaron bajo el modelo de evolución TRAN (logLik = -65.8805, AIC=135.761) (Tabla 4), cuyos rasgos polimórficos tienden a perderse más rápido de lo que se obtienen y que los rasgos monomórficos adquieren un rasgo polimórfico de manera más lenta. La tasa de evolución que tiende a la adquisición de un polimorfismo corresponde a $\sigma^2 = 0.54 \times 10^{-2}$, mientras la tendencia a perder un polimorfismo (conducta de cortejo POLI, Tabla 1) y pasar a un estado monomórfico de los descritos para la especie es de $\sigma^2 = 8.60 \times 10^{-2}$.

Tabla 4. Probabilidad logarítmica, número de parámetros, AIC y peso Akaike para los modelos de carácter discreto de las conductas de modelo de mariposas de la tribu Heliconiini.

Model	Log (L)	d.f	AIC	Weight
TRAN	-65.88050	2	135.7610	9.999998e-01
ER	-82.24759	1	166.4952	2.119144e-07
SYM	-55.35097	186	482.7019	4.599761e-76
ARD	-35.71738	372	814.4348	3.025946e-150

De acuerdo con la reconstrucción de estados ancestrales con el método de mapeo estocástico de caracteres (Fig. 4) y el método de estados marginales (marginal likelihood (ML): -65.8805) (Anexo 2), las reconstrucciones de ML de la conducta de cortejo en nodos internos son ambiguos, mientras las reconstrucciones de ML de mayor probabilidad cerca de las puntas de las ramas son monomórficas. El estado ancestral de la conducta de cortejo en la tribu Heliconiini posee alta incertidumbre (marginal likelihood = 0.49). Las especies basales *Dryadula phaetusa*, *Dryas iulia* y el género *Podotricha* de la tribu, presentan la mayor incertidumbre en la evolución de su conducta de cortejo. El género *Podotricha* fue considerado en el análisis con posibles estados de carácter con incertidumbre debido a que no se tiene descripciones de la conducta de cortejo, el análisis muestra que considerando la suma de las probabilidades de sus nodos más cercanos la mayor probabilidad del sugiere estado de carácter actual podría involucrar un vuelo con

aceleración (marginal likelihood = 0.09) (Fig.4). Se infiere que la conducta de cortejo de vuelo lento estático (VLE) es un rasgo que aparece en el ancestro del género *Heliconius* (marginal likelihood = 0.53). En el clado sara/sapho se sugiere que las especies tienen la probabilidad de realizar conductas de VLE o apareamiento pupal (marginal likelihood = 0.90). Para *Eueides isabella* la mayor probabilidad esperada de cortejo corresponde a un vuelo con aceleración (A), seguido de un vuelo rápido (VR) (marginal likelihood = 0.49) (Fig. 4). Considerando que el estado actual de *Eueides isabella*, presenta vigilancia pupal (VP), se sugiere una convergencia conductual dentro de la tribu, indicando una adquisición de polimorfismo (Fig. 4).

Después de considerar la incertidumbre filogenética del mapeo estocástico, se encontró que la conducta de cortejo ha cambiado del cortejo polimórfico pupal y de vuelo estático a pupal (monomórfico) 6.33 veces en promedio, mientras que en sentido contrario a cambiado 0.75 veces en promedio (Anexo 3). Por otro lado, el polimorfismo de vigilancia pupal (VP) y vuelo rápido (VR) ha cambiado 0.69 hacia la conducta VR monomórfica, más veces que los 0.23 cambios hacia el estado monomórfico de VP (Anexo 3).

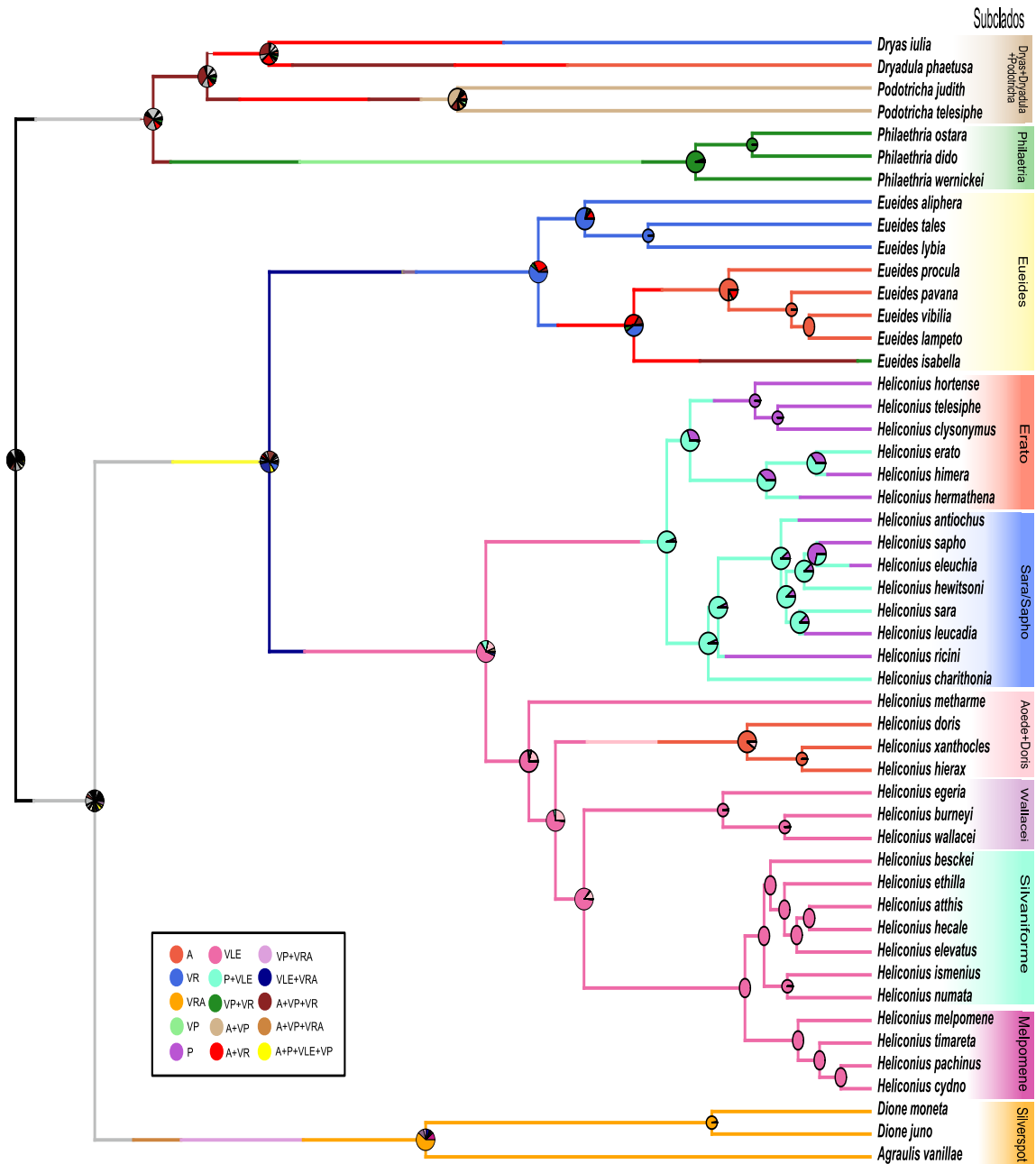


Figura 4. Reconstrucción de estados ancestrales con el método de mapeo estocástico de caracteres. Las gráficas de pastel representan las probabilidades posteriores de la conducta de cortejo para cada nodo y sus estados transitorios: cortejo VR= Vuelo rápido (azul), A=Vuelo con aceleración (rojo), VRA=Vuelo rápido acrobático (naranja), VP= Vigilancia pupal (verde oscuro), VLE= Vuelo lento estático (rosa fuerte), P= Pupal (morado). Los cortejos agrupados con el signo + significan estados transitorios en la filogenia aquellos presentes son VLE+VP (verde agua) A+VP (café), probabilidad con 4 y 5 estados de carácter posible (gris y negro respectivamente).

5.2. Análisis de la forma alar enfocado en las conductas de cortejo

Con las coordenadas Procrustes de los individuos de cada especie se obtuvieron 8 formas promedio de las alas para cada tipo de cortejo sin distinción de sexo (Fig.5). Además, se obtuvo la forma de ala promedio de cada sexo sin distinción de la conducta de cortejo y la forma general de todas las coordenadas (Anexo 4).

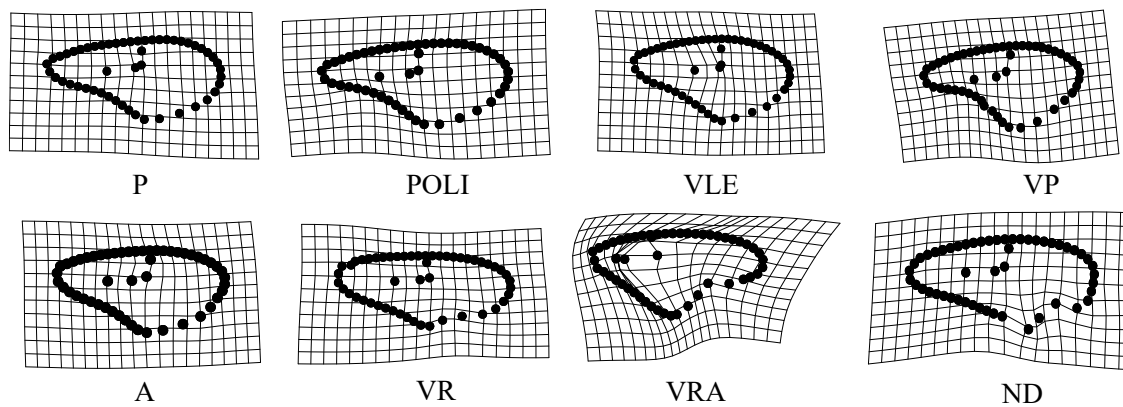


Figura 5. Forma promedio general del ala derecha de mariposas de la tribu Heliconiini de acuerdo con su conducta de cortejo correspondiente a: A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito.

La variación de la forma del ala de los machos de las especies de la tribu Heliconiini analizada mediante el análisis de componentes principales filogenético (pPCA) mostraron dos grandes grupos de forma de ala: i) alas redondeadas con venación interna en la parte distal y ii) alas anchas y cortas con venación interna orientada hacia la base. De acuerdo con la forma de las alas, el conjunto de los dos primeros ejes explica el 57.52% de la variación. El PC1 explica el 34.33% de la varianza y describe principalmente la variación en el ancho del ala; mientras el PC2 explica el 23.19% y describe la variación en el margen del ala que influye en la forma de la zona distal del ala y la posición de la celda discal, es decir, la venación interna, obteniendo un ala redondeada (Fig. 6a). Las especies que realizan cortejos con vuelos a alta velocidad con acrobacias (VRA) se agrupan en los extremos inferiores del morfoespacio, la configuración alar presenta alargamiento en la región de la torna (Anexo 2) del ala que se interpreta como alas anchas y cortas asociadas a una baja proporción de aspecto (PA) y segundo momento (SM). La

configuración en el morfoespacio soporta similitudes en la forma de ala entre las especies con cortejo de VP a excepción de *Eueides isabella*. Por otro lado, las especies polimórficas que tienen como una de las alternativas conductuales el vuelo rápido (*Heliconius charitonia* y especies del género *Philaethria*) se agrupan en al extremo positivo del PC1, reflejan alas alargadas y delgadas asociadas con alta PA y mayor eficiencia de planeo. De manera interesante, las especies que poseen mayor variación en la zona del margen del ala como cortejo ND (especies del género *Podotricha*) (Fig.5) y *H. hortense* se agrupan en el extremo positivo del PC1 sugieren que alas alargadas con PA alta y SM intermedio son óptimos para vuelos de tipo planeo.

El pPCA para las hembras describe el 38.43% de la varianza de la forma en el PC1, donde el largo y ancho del ala moldea principalmente este eje; por otro lado, el eje del PC2 describe el margen y la celda discal del ala (21.37%) (Fig.6b). Los dos primeros ejes describen el 59.60% de la variación; sin embargo, no se agrupa la forma de las alas con las conductas de cortejo que realizan las especies. Las especies que realizan vuelos a la mayor velocidad y que realizan acrobacia se agrupan en el morfoespacio de los negativos del PC2 y PC1, mientras las especies que realizan vuelos rápidos se encuentran en los positivos del PC1. Los patrones de agrupación de la forma alar en hembras de acuerdo con sus conductas de cortejo son menos notorios en contraste con los machos, sin embargo, se mantiene alas cortas y anchas con PA bajo y una venación alar localizada en la zona basal asociadas a mayor eficiencia para vuelos con aleteo en especies con conducta de cortejo VRA.

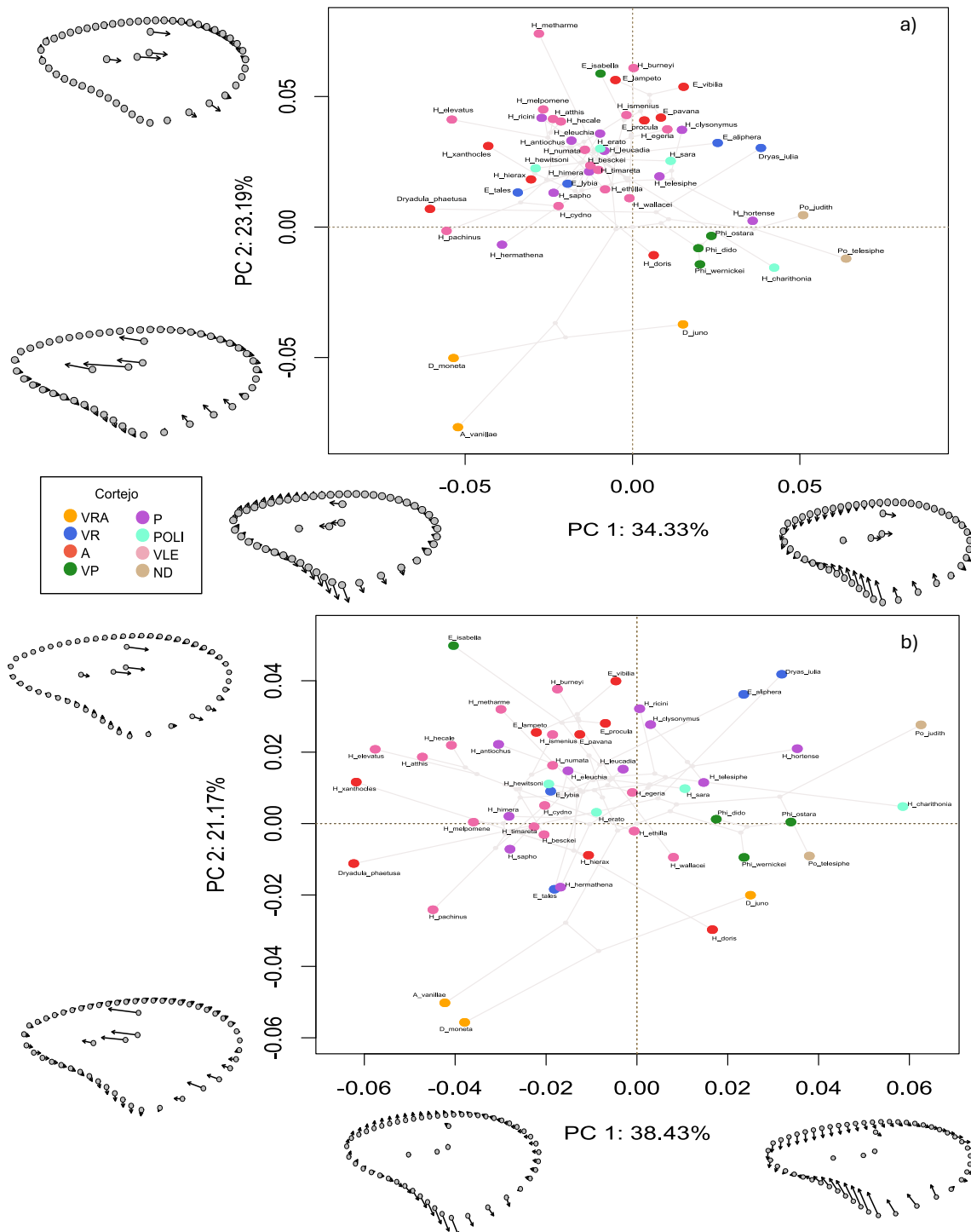


Figura 6. Análisis de componentes principales filogenéticos (pPCA) que expresa la variación de la forma del ala de la tribu Heliconiini con el árbol filogenético proyectado en el morfoespacio, agrupada de acuerdo con su conducta de cortejo. A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito. Sobre los ejes, se muestran la variación de la forma promedio respecto los valores máximos y mínimos de los dos primeros componentes mediante gradillas de deformación. a) pPCA para Machos y b) pPCA para Hembras.

El análisis filogenético de la varianza (ANOVA) esperado bajo un modelo Browniano, mostró para los machos que la conducta de cortejo influye significativamente en la forma del ala de las especies de la tribu Heliconiini ($F= 3.230$, $P=0.032$), mientras que para las hembras las conductas de cortejo no muestran efecto significativo en la forma del ala ($F= 3.206$, $P=0.061$).

El análisis de señal filogenética para la forma del ala para machos y hembras presentan en ambos casos una señal filogenética moderada y significativa ($P=1 \times 10^{-4}$) (Tabla 5).

Tabla 5. Estadística filogenética comparativa de la forma del ala por especie donde se describe la señal filogenética y la tasa de evolución promedio para cada sexo, la diferencia en la velocidad de la tasa de evolución de los machos respecto a las hembras y la correlación en la forma de las alas entre machos y hembras.

Tribu Heliconiini	
Macho K_{mult}	0.5697
Hembra K_{mult}	0.4502
Forma	Macho σ^{2a}
	1.42×10^{-4}
Forma	Hembra σ^{2a}
	1.39×10^{-4}
Tasa de evolución	
1.021	
Correlación de M y H(r_{PLS})	
0.90	

Valores significativos ($P < 0.05$) en negritas. ^a no tiene valores de P .

La comparación de las correlaciones evolutivas en la tasa de evolución de la forma de alas (bajo el supuesto de BM) entre machos y hembras no mostró diferencias significativas ($P=0.496$) (machos $\sigma^2=1.42 \times 10^{-4}$, hembras $\sigma^2= 1.39 \times 10^{-4}$) (Tabla 4). El análisis de mínimos cuadrados parciales filogenético (pPLS), muestra que la forma del ala a nivel de especie entre machos y hembras están fuertemente correlacionadas (r_{PLS} : 0.

9002; $P=0.001$) (Fig. 7), lo que indica que la evolución de la forma del ala entre sexos se encuentra altamente integrada y que los cambios asociados en la forma del ala de un sexo se corresponden con cambios en el otro (Fig.7, Tabla 5).

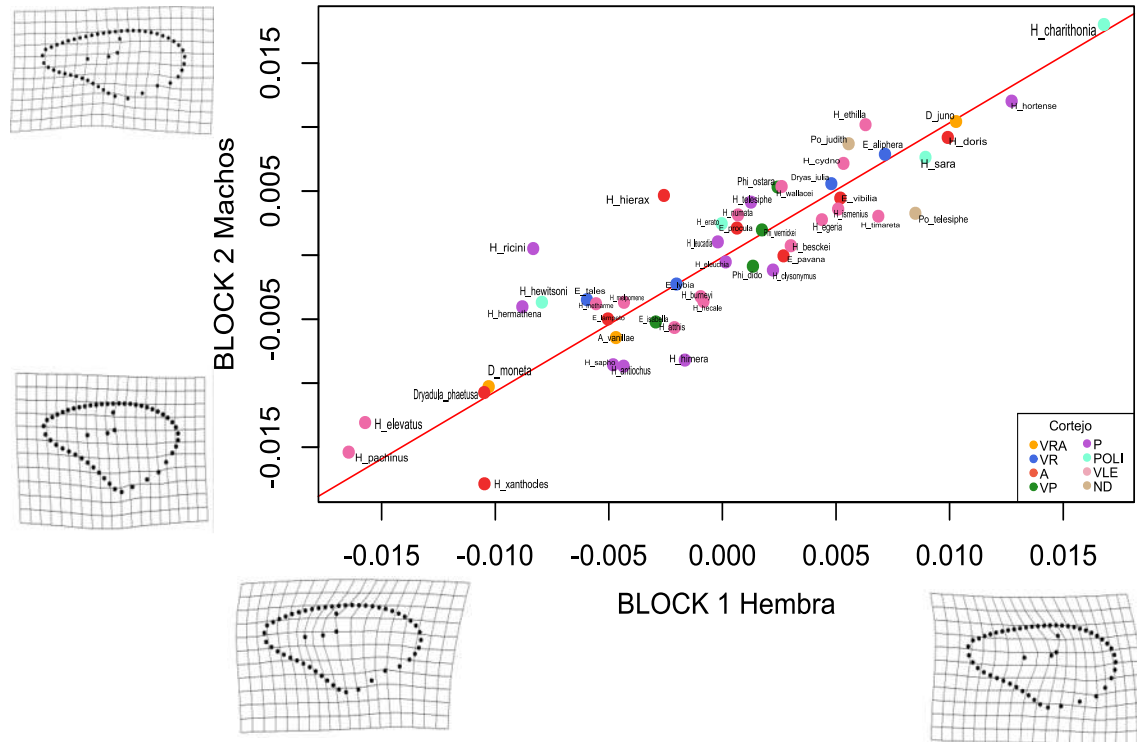


Figura 7. Análisis de mínimos cuadrados parciales filogenético (pPLS) que muestra la correlación de la forma alar entre machos y hembras. Las gradillas de deformación muestran la forma en los extremos de los ejes.

Las tasas de evolución promedio neta de la forma de las alas para cada sexo agrupadas de acuerdo con sus conductas de cortejo en machos fue de $\sigma^2= 3.0835$ ($Z=1.1228$), mientras para las hembras fue de $\sigma^2= 2.3135$ ($Z= -0.0537$). El tipo de cortejo con la mayor tasa de evolución en la forma alar para ambos sexos fue el tipo de Vuelo rápido (VR) ($\sigma^2_{machos}= 5.1375$; $\sigma^2_{hembras}=3.893$) mientras la tasa más baja corresponde al Vuelo lento estático (es de $\sigma^2_{machos}= 1.666$; $\sigma^2_{hembras}=1.683$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los sexos en las tasas de evolución de la forma alar ($P_{machos}=0.145$; $P_{hembra}=0.556$).

La comparación de la tasa de evolución de la forma del ala entre sexos y conducta de cortejo mostró diferencias significativas para el vuelo lento estático (VLE) ($P= 0.018$)

con una tasa de evolución promedio de machos ($\sigma^2=1.857 \times 10^{-4}$) 1.133271 más rápida que para las hembras ($\sigma^2=1.639 \times 10^{-4}$) y para el cortejo de vuelo con aceleración (A) ($P<0.01$) con una tasa de evolución promedio de hembras ($\sigma^2=1.436 \times 10^{-4}$) 1.4499 más rápida que para los machos ($\sigma^2=0.991 \times 10^{-4}$). Las comparaciones de las demás conductas entre sexos no mostraron diferencias significativas. ($P>0.05$).

5.3. Análisis de la forma alar enfocado en la filogenia

El análisis de componentes principales alineados (PaCA) señala como la forma del ala se alinea de manera importante con la señal filogenética en su primer componente observando una orientación ligeramente diferente del pPCA respecto al PaCA. Para los machos existe una señal filogenética moderada pero significativa en la forma del ala, el análisis muestra que la covarianza entre la filogenia y la forma del ala es baja (Coeficiente $RV=0.073$). En los géneros basales de la tribu se observa la alineación de la variación de la forma del ala con la señal filogenética en el eje C1 (88.7%), mientras el eje C2 a pesar de que explica solo el 0.06% de la variación de la forma, separa al género *Eueides* y *Heliconius* en el morfoespacio (Fig.8a). Por otro lado, el PaCA de las hembras presenta una señal filogenética que muestra poca covariación respecto a los datos de forma ($RV=0.0523$) concentrada en algunas dimensiones de los datos, no reflejan una clara separación por efecto de la conducta de cortejo, el eje C1 explica el 84.6% de la variación y forma dos grandes grupos, el primero agrupa a los géneros basales *Philaethria*, *Podotricha*, *Dryas*, *Dione* y *Agraulis*; mientras en el cuadrante derecho se agrupan los géneros más diversos *Eueides* y *Heliconius* (Fig.8b). En ambos sexos se observa un efecto pequeño pero consistentes con el pPCA de las conductas de cortejo como factor que explique la variación de la forma de la tribu Heliconiini, dado que se agrupan en gran medida dentro de algunos subclados.

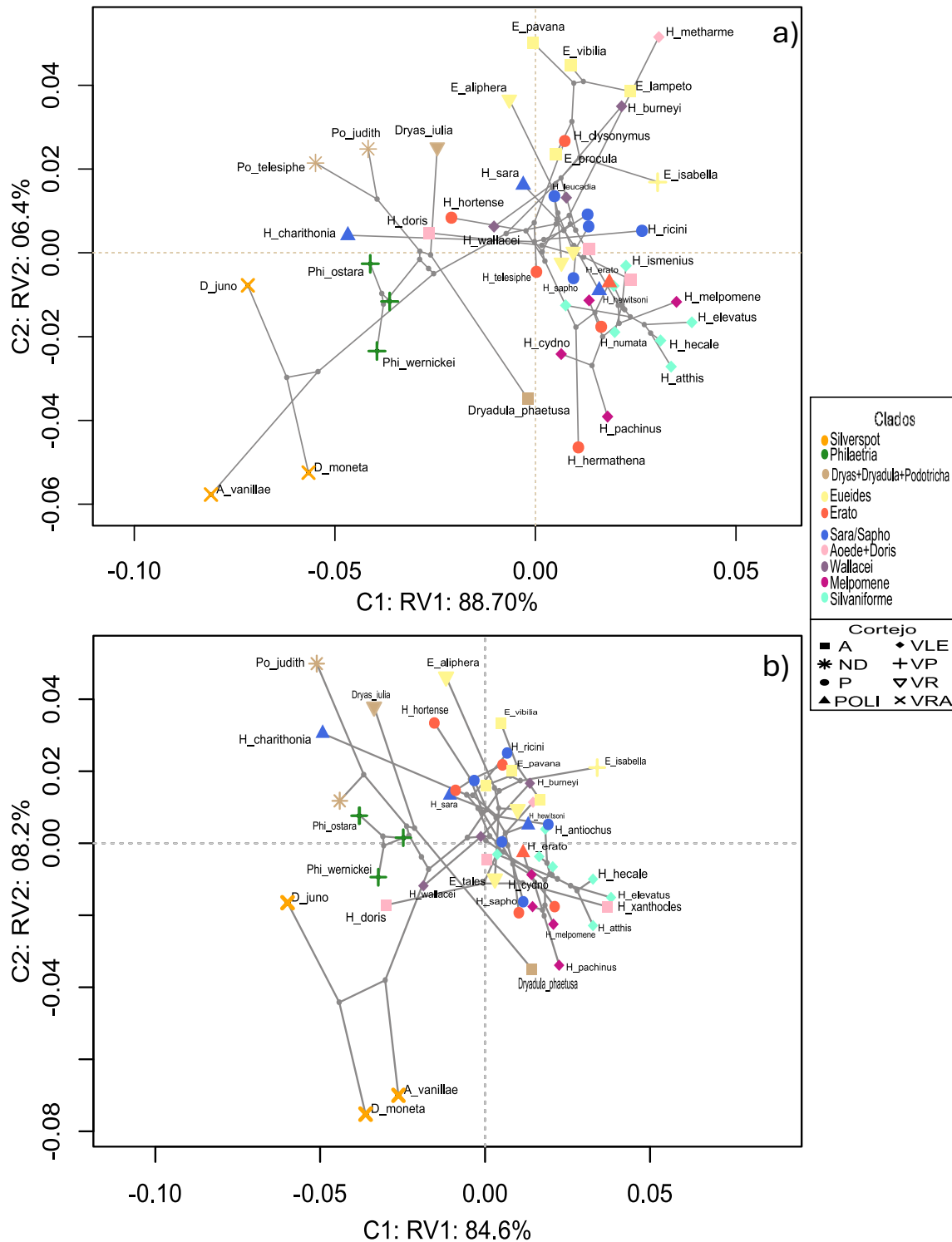


Figura 8. Análisis de componentes filogenéticamente alineados (PaCA) con énfasis en la visualización de la señal filogenética agrupados por colores de acuerdo con el subclado al que pertenecen las especies. a) PaCA de la forma de machos y b) hembras. El cortejo se agrupa de acuerdo con su forma correspondiente: A=Vuelo con aceleración, P= Pupal, VLE= Vuelo lento estático, VP= Vigilancia pupal, VR= Vuelo rápido, VRA=Vuelo rápido acrobático, ND= Cortejo no descrito.

6. DISCUSIÓN

El presente estudio evaluó la morfología alar de las mariposas de la tribu Heliconiini y su relación con presiones de selección sexual e historia evolutiva para determinar si la variación morfológica son adaptaciones que mejoran el desempeño del vuelo en términos aerodinámicos y funcionales para llevar a cabo conductas de cortejo.

Los resultados obtenidos muestran que la relevancia de las conductas de cortejo descritas en esta investigación es un rasgo que afecta la evolución de la morfología de las alas de manera diferencial a cada sexo de las mariposas de la tribu Heliconiini. En las hembras la conducta de cortejo no está determinando la evolución de la morfología de alas de mariposas como agente de selección sexual en las hembras. Sin embargo, la forma lar de los machos sugieren tener una asociación con las conductas de cortejo descritas. Jiggins (2017) sugiere que el desempeño del vuelo es un factor relevante en el cortejo, impulsando el éxito reproductivo de los individuos. No obstante, Southcott & Kronforst (2018) tienen evidencia de que las tasas de cortejo de los machos no son relevantes para el éxito reproductivo en comparación con la elección femenina. Debido a que la comunicación sexual en mariposas es un escenario complejo al implicar múltiples señales en las diferentes fases de reconocimiento de pareja (Klein & de Araújo 2010). Pueden existir otros atributos relevantes en la toma de decisiones durante el apareamiento, como lo es mantener las alas abiertas para evitar la cópula por parte de las hembras (Southcott & Kronforst 2018).

Por otro lado, géneros más recientes de la tribu no presentan que el cortejo es un factor que funja como presión selectiva. Debido a que las mariposas de la tribu Heliconiini, es un importante grupo que ha sido sujeto de estudio en biología evolutiva por más de 100 años (Jiggins, 2017), se ha sugerido que las tasas evolutivas y los patrones de diversificación están principalmente asociados a presiones de selección natural (Kozak *et al.*, 2015).

Dado que el vuelo de los lepidópteros es un componente relevante en la adecuación de los individuos, la diversidad fenotípica alar puede estar moldeada por la selección sexual y natural, así como de estar sujeta a compensaciones de vuelo (DeVries *et al.* 2010, Le Roy *et al.* 2019a, Le Roy *et al.* 2019b, Montejo-Kovacevich *et al.* 2019). Siendo que el desempeño del vuelo en todos los lepidópteros es utilizado para llevar a cabo actividades fundamentales de supervivencia y reproducción (Henriques *et al.* 2022, Guo *et al.* 2020, Jiggins 2017, Owens *et*

al. 2020). Distintas combinaciones morfológicas pueden producir la misma función (Wainwright 2007). Esto se muestra en el desempeño del vuelo en las especies de la tribu Heliconiini, donde la selección natural o sexual puede conducir a un sobrelape morfológico con varias especies con el fin de cumplir actividades como la ovoposición, cortejo, defensa contra depredadores o búsqueda de recurso llevando a cabo un mismo tipo de vuelo (Van Dyck 2004, DeVries *et al.* 2010, Mendoza-Cuenca 2025).

Asimismo, debido a que el desempeño del vuelo al ser relevante en la biología de las mariposas, pueden promover restricciones biomecánicas que optimicen la adecuación. De este modo la filogenia puede estar conservando la arquitectura general del diseño alar, pero pareciera que no los ajustes funcionales del vuelo ya que existen limitaciones en la morfología alar debido a su regulación genética (Jiggins 2017). Se sugiere que la evolución de la morfología de las alas esté asociada con compensaciones entre las presiones selectivas y las limitaciones biomecánicas impuestas por su historia evolutiva (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2005, Wainwright 2007, Mendoza Cuenca 2025). Las compensaciones son definidas como modificaciones que a expensas de otra propiedad mejoran el desempeño en otro aspecto (Wainwright 2007).

6.1. Evolución de las conductas de cortejo

La comunicación sexual en mariposas es compleja al involucrar múltiples señales en las diferentes fases de reconocimiento de pareja (Klein & de Araújo 2010). En esta investigación, los representantes de la tribu Heliconiini demuestran que las conductas de cortejo en la reconstrucción realizada pueden no estar bien descritas para todas las especies, particularmente la de los clados basales debido a la ambigüedad existente de los posibles estados de carácter. El apareamiento pupal dentro género *Heliconius* corresponde a una innovación importante dentro de la Tribu de acuerdo con los resultados de la reconstrucción de estados ancestrales usando ambos métodos. Esto concuerda con el origen de los sistemas de apareamiento pupal vs no pupal en *Heliconius*, dando soporte a la idea de que el tipo de apareamiento de *Heliconius* tiene un origen simple altamente dependiente a los efectos de la filogenia debido a que es resultado de un ancestro en común (Beltrán *et al.* 2007, Montejó-Kovacevich *et al.* 2019), lo que sugiere que las transiciones entre estados de carácter pueden tener potencial adaptativo.

Por ejemplo, para *Eueides isabella* reporta un polimorfismo en las tácticas reproductivas que incluyen cortejo de vigilancia pupal (VP) y vuelo rápido (VR) se observa una convergencia

de la conducta de cortejo con otras especies dentro de la tribu (*Philethria sp.*) (Calleja-Domínguez 2026, Martin 2020). De acuerdo con van der Heijden *et al.* (2020), la presencia putativa de híbridos en la historia evolutiva de mariposas del género *Mechanitis* contribuye en su radiación al enriquecer la diversidad genética. Por lo que la adquisición del poliformismo en la especie *E. isabella* podría asociarse con ser una especie perteneciente al clado más reciente del género *Euiodes*, cuyo género tiene una tasa de diversificación media dentro de la tribu, siendo superada solo por su género hermano *Heliconius* (Kosak *et al.* 2015).

Debido a la presencia de poliformismo en varias especies de la tribu y, de acuerdo con el modelo evolutivo que mejor se ajusta a las conductas de cortejo, se espera que las especies que presentan tácticas de reproductivas alternativas, como el patrullaje en *Heliconius charitonia* (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2009) sea un rasgo transitorio asociado a la alta tasa de diversificación que se encuentra en el género *Heliconius* (Kosak *et al.* 2015). Además, pueden llegar a existir interferencias en las señales de apareamiento cuando especies cercanamente emparentadas pueden hibridar, afectando así su aislamiento reproductivo (Jiggins 2008, Mérot *et al.* 2015)

6.2. Relación de la morfología alar y el desempeño de vuelo

De acuerdo con las gradillas de deformación obtenidas en el análisis de componentes principales filogenético (pPCA), la principal variación de la forma del ala se encuentra asociada a la zona de la venación alar y en el margen del ala. Las variaciones en el margen del ala pueden asociarse a que esta zona presenta mayor labilidad ya que se ha reportado que no repercuten de manera importante en la capacidad y desempeño del vuelo de manera directa (Le Roy *et al.* 2019b). A través de estimar cambios en las formas obtenidas por métodos de morfometría geométrica se pueden inferir cambios en características aerodinámicas como la proporción de aspecto (PA) y segundo momento (SM) (DeVries *et al.* 2010, Bai *et al.* 2015, Le Roy *et al.* 2019a, Foerster *et al.*, 2024, Callejas-Domínguez 2026), estas variables afectan directamente el desempeño del vuelo en términos de velocidad, maniobrabilidad definida como la capacidad de llevar a cabo cambios rápidos de dirección, agilidad y aceleración (Le Roy *et al.* 2019a, Mendoza-Cuenca 2025).

En machos y hembras el PC1 explica el mayor porcentaje de la varianza, siendo el 34% y 38% respectivamente. En el extremo positivo se encuentran alas que se alargan en el ápice y

la región de la terna se reduce, esta configuración indica alas con una alta PA asociados a alas estrechas y alargadas que permiten llevar a cabo un vuelo tipo planeo más eficiente, especializados para hábitats con pocos obstáculos y vuelos de duración prolongada en los que se puede alternar aleteo con planeo (DeVries *et al.* 2010, LeRoy *et al.* 2019a). En el extremo derecho del morfo-espacio se encuentran las especies del género *Podotricha*, debido a la poca información de rasgos de vida, la forma de estas especies puede ser un estimador confiable de un desempeño de vuelo similar al género *Philaethria* que se encuentra en el mismo cuadrante y se le asocia vuelos en el dosel (Young 1974). De igual forma especies de vuelo rápido como *Eueides aliphera* y *Dryas iulia*, también se observan con una forma alar definida en el extremo positivo del PC1 (aunque con variación positiva en el PC2). No obstante, en el mismo cuadrante que *Podotricha* y *Philaethria* se encuentra la especie *H. charitonia* reportado por presentar un apareamiento pupal y cuya forma alargada en este caso sugiere una ventaja para los machos para rodear a la pupa para aumentar el éxito reproductivo (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2005).

El PC2 explica el 23% y 21% de la varianza para machos y hembras respectivamente. En los valores positivos del PC2 se encuentran alas con una venación de la celda discal hacia la región del ápice del ala que brinda mayor estructura y alas redondeadas cuyo margen se amplía permitiendo que la mayor proporción del área se encuentre en la parte distal del ala infiriendo SM altos que facilita vuelos que involucren aleteo (LeRoy *et al.* 2019a). Por ejemplo, las mariposas de la familia Sphingidae son capaces de realizar vuelos estáticos, su forma ha evolucionado para tener PA altas con áreas pequeñas asociado a una alta frecuencia de aleteo (Wold *et al.* 2024). En este estudio se agrupa de manera general el género *Heliconius*, cuya forma se ve asociada a la capacidad de realizar un vuelo estático durante periodos prolongados (Outomuro *et al.* 2013). Dentro de este grupo de vuelo estático se encuentran especies pupales y no pupales juntas en el morfo-espacio, sobreponiéndose un diseño alar similar en aquellas especies que utilizan el vuelo estático como parte del ritual de cortejo -subclados silvaniforme y melpomene- y las especies pupales que pese a que no utilizan el vuelo estático para el cortejo, sí realizan este vuelo en su etapa adulta para determinar el lugar idóneo para la oviposición en el caso de las hembras y los machos para la evaluación y seguimiento de las pupas (Klein & de Aráujo 2010, Jiggins 2017, Mendoza-Cuenca 2025). Incluso, recientemente se ha sugerido que

en *Heliconius*, la realización de vuelos estáticos prolongados “hovering”, se asocia con procesos de memorización de la distribución espacial de recursos de alimentación (Dell’Aglio *et al.* 2025)

El extremo negativo en el PC2 indica alas anchas con una reducción de la región marginal y la venación interna orientada a la zona basal, a su vez estas alas son cortas y anchas de acuerdo con el extremo negativo del PC1. Esta forma se asocia con vuelos rápidos con alta maniobrabilidad y agilidad (LeRoy *et al.* 2019a). Estas características de vuelo concuerdan con las especies que se encuentran en ese cuadrante del morfo-espacio y llevan a cabo cortejos que involucra vuelos rápidos y acrobáticos como los son las especies *Agraulis vanillae*, *Dryadula phaethusa* y el género *Dione* y *Philaethria* que a su vez presentan los vuelos más veloces en la tribu Heliconiini (Callejas-Domínguez 2026), estas especies muestran una de las mayores variaciones en la forma de la tribu como se muestra en la figura 5. Las distintas combinaciones morfológicas que revela la tribu Heliconiini permiten tener un diseño alar que permita optimizar el desempeño de vuelo para permitir realizar varias “funciones de vuelo” a la vez (Wainwright 2007).

En los resultados se observa una superposición de la forma entre distintas conductas de cortejo, de manera particular para las hembras, esto se refuerza con el ANOVA filogenético que no presentó significancia. No obstante, las conductas de cortejo si influyen en la morfología alar de los machos de acuerdo con los resultados del ANOVA corregido filogenéticamente. Tal es el caso de la agrupación la forma del ala con la conducta de cortejo con vuelos rápidos acrobáticos, donde encontramos a las especies *Dione junio*, *D. moneta* y *Agraulis vanillae*. Este grupo de especies son conocidas como mariposas de manchas plateadas o “silverspots” y se caracterizan por su coloración similar que en la vista dorsal tienen un color naranja mientras el lado ventral presenta manchas plateadas (Massardo *et al.* 2015). Su cortejo consiste en vuelos de persecución a máxima velocidad en los que uno o varios machos persiguen a las hembras las cuales como parte de la estrategia de evasión o de evaluación de los machos, realizan cambios abruptos de dirección y acrobacias (Callejas-Domínguez 2026). Aunado a esto, se ha observado que el cortejo se lleva a cabo por un periodo largo de tiempo donde se pueden ver involucradas las tres especies a la vez. Esta conducta de cortejo concuerda con estudios donde evalúan la elección femenina de pareja, y muestran que la conducta de cortejo prolongado actúa como un

agente de selección sexual, donde el éxito reproductivo depende de la identificación intraespecífica de los pretendientes (Southcott & Kronforst 2018).

6.3. Influencia de las conductas de cortejo y filogenia en la morfología alar

Los miembros de la tribu Heliconiini presentan distintos tipos de cortejo asociados con un desempeño de vuelo particular que involucran distintos niveles de velocidad, frecuencia de aleteo y aceleración (Page *et al.* 2024, Callejas-Domínguez 2026). El estudio de Callejas-Domínguez (2026) arrojan resultados que soportan la idea que la selección sexual a través de la diversidad de las conductas de cortejo es la principal fuerza evolutiva que explica la variación de la forma de las alas anteriores de las mariposas de la tribu Heliconiini. Sin embargo, no toma en cuenta la no independencia de los datos debido a la filogenia. En el presente estudio, tomando en cuenta la no independencia de los datos, se observa que a pesar del impacto que el tipo de cortejo puede tener sobre el desempeño de vuelo, el análisis de componentes principales filogenético (pPCA) muestra que la morfología alar no se explica completamente por las conductas de cortejo.

Los resultados muestran una señal filogenética significativa moderada en la forma del ala en ambos sexos e indica que parte de la variación en la morfología alar se asocia a la filogenia de la tribu Heliconiini observado en el PaCA. Esto debido a que la señal filogenética de la morfología alar puede mostrar la tendencia de los estados ancestrales al alinearse con el primer eje del PaCA (Collyer & Adams 2020). Esto se observa en el presente estudio, ya que la variación de la forma alar de los géneros *Philaethria*, *Dione*, *Agraulis* y *Podotricha* tiene un gran impacto en la agrupación de acuerdo con la filogenia. Estos géneros son considerados basales dentro de la tribu y se reportan con una tasa de diversificación más baja en contraste con el género *Heliconius* (Kosak *et al.* 2015), lo cual sugiere que la historia evolutiva es más relevante en las especies basales, sugiriendo que la forma del ala está conservada en estas especies.

Los datos multivariados evaluados mediante análisis comparativos pueden ser resultado de una combinación de múltiples señales (Collyer & Adams 2020). En esta investigación la forma del ala en la tribu Heliconiini puede ser resultado de varios factores que expliquen la falta

de relación precisa entre la conducta de cortejo y la morfología alar, a partir de que las mariposas son organismos anteromotores, las alas anteriores se encuentran bajo varias presiones selectivas que afectan el desempeño del vuelo con el fin de llevar a cabo distintas funciones relevantes en su supervivencia (Jiggins 2017, Le Roy *et al.* 2019a, Owens *et al.* 2020, Henriques *et al.* 2022). Además, la forma del ala es la encargada de la proporción de las fuerzas aerodinámicas de arrastre y sustentación. De este modo, distintos factores pueden actuar simultáneamente como agentes de selección en la evolución de la morfología alar. Un ejemplo son las especies de *Philaethria* y *Eueides isabella*, estas presentan la misma conducta de cortejo, pero se observan en distintas partes del morfoespacio, es decir, presentan formas distintas por lo que el cortejo puede no tener un efecto en la forma y tenga que ver más con otros comportamientos y hábitos propios de cada especie. Aunque es interesante precisar que en estas especies con conducta de cortejo polimórfica sería necesario determinar la conducta de cortejo que realizan individuos que se incluyen en el análisis.

En las mariposas del género *Morpho* la morfología alar está asociada al comportamiento de vuelo en diferentes estratos, individuos que vuelan en el dosel tienen alas alargadas con alta proporción de aspecto (PA) y realizan en mayor medida un vuelo planeado a la altura del dosel que reduce el gasto energético (DeVries *et al.* 2010, Chazot *et al.* 2015). De manera similar tenemos a las especies *Philaethria dido*, *P. wernickei* y *P. ostara*, que la mayor parte del tiempo se encuentran en el dosel (Young, 1974, Constantino & Salazar 2010). De acuerdo con las técnicas de morfometría geométrica tienen alas largas y delgadas que se asocian con vuelos optimizados para el planeo. Estas especies son muy similares entre sí, teniendo que ser identificadas mediante el conjunto de métodos morfométricos y moleculares (Constantino & Salazar 2010). A su vez concuerda con Callejas-Domínguez (2026) que sugiere que el hábitat en mariposas de la tribu Heliconiini se relaciona con la morfología alar que tendrán los individuos.

El género *Heliconius* es el más diverso dentro de la tribu Heliconiini, con cerca de 48 especies seguido del género *Eueides*, con 12 especies (Jiggins 2017). Estos dos géneros son considerados grupos hermanos y presentan la mayor tasa de diversificación dentro de la tribu (Kosak *et al.* 2015). De acuerdo con el pPCA distintos tipos de cortejos presentan formas alares similares en estos géneros. La similitud en la forma del ala entre el género *Heliconius* y *Eueides*

puede ser explicada por otras presiones selectivas, tal como es el mimetismo (Jones *et al.* 2013, Kitamura & Imafuku 2015, Hill 2021, Page *et al.* 2024). *E. isabella* se encuentra dentro del anillo mimético Tigre junto con la especie *Heliconius ismenius*, (Page *et al.* 2024), su cercanía refleja su similitud morfológica en el morfo-espacio con respecto a otras especies que comparten su misma conducta de cortejo. Tienen alas redondeadas desde el margen hasta el ápice con una estructura de la celda discal orientada a la parte distal del ala, esta configuración alar está asociada a su vez con un mimetismo morfológico de estas dos especies, *H. ismenius* tiene frecuencia de aleteo más baja dentro de las *Heliconius* y es similar respecto con *E. isabella* (Page *et al.*, 2024). Otro ejemplo de convergencia en la morfología alar son las especies *Heliconius cydno* y *H. sapho*, la primera especie por su parte corresponde al subclado melpomene y presenta una conducta de cortejo donde el macho lleva a cabo un vuelo estático alrededor de hembras adultas, mientras *H. sapho* se reproduce con la hembra cuando es aún una pupa y forma parte del subclado sara/sapho, ambas especies pertenecen al anillo mimético *cydno-sapho* (Page *et al.* 2024). Debido que el mecanismo de mimetismo es utilizado para evitar la depredación debido a su propiedad no palatable (Jiggins 2017), se puede sugerir que la depredación puede ser un mayor agente selectivo que la selección sexual.

Por su parte, en el análisis PaCA el género *Heliconius* se agrupa sin tomar en cuenta el tipo de conducta de cortejo; sin embargo, la morfología alar es similar en todo el género sin importar a que subclado pertenecen las especies, lo cual indica que existe un factor no asociado a la señal filogenética que este moldeando la forma alar de todo el género. Una explicación a la forma distintiva del género *Heliconius* puede ser la apomorfía de adquirir la capacidad de alimentarse de polen que trae como resultado una expansión cerebral y mayor capacidad de memoria, así como mayor presupuesto energético (Merrill *et al.* 2015, Young & Montgomery 2020). En relación con el desempeño del vuelo, esta propiedad de alimentarse de polen le permitió al género *Heliconius* adquirir recursos energéticos adicionales para llevar a cabo el vuelo estático, al ser considerado el tipo de vuelo más costoso de llevar a cabo (Gill 2007). Todas las especies de este género tienen alas pequeñas y redondeadas con una venación alar y mayor proporción de área localizada hacia la parte distal del ala, se caracterizan por llevar a cabo un vuelo estático el cual les permite llevar a cabo su cortejo o encontrar lugares para poner huevos (Jiggins 2017). De este modo, el patrón alar del género *Heliconius* es considerado un “rasgo mágico” ya que la divergencia del patrón alar puede responder a señales para la elección

de pareja, a su vez puede verse afectada por una fuerte presión de selección natural, por lo que el diseño alar repercute en el aislamiento reproductivo y el incremento de su diversificación (Merrill *et al.* 2012, Mérot *et al.* 2015). En este sentido, el género *Heliconius* presenta un diseño alar característico que lo vuelve versátil para habitar en distintas condiciones ambientales y altitudes, así como tener implicaciones relevantes en otras funciones de vuelo relacionadas con tácticas reproductivas y de supervivencia en comparación con los modelos alares (i.e cortejo con vuelo rápido (VR).

De manera general se observa un efecto pequeño de las conductas de cortejo sobre la morfología alar dado que varios tipos de cortejo se agrupan dentro de algunos subclados, lo cual se puede observar mediante el análisis PaCA. Las especies machos del género *Philaethria* se agrupa con alas similares dentro del morfoespacio de acuerdo con su conducta de cortejo, así como con su filogenia al comparar los resultados del pPCA y del PaCA. Este último análisis demuestra la relevancia evolutiva de la morfología alar ya que este género pese a su similitud morfológica presenta diferencias en el número de cromosomas que sugiere una radiación independiente no adaptativa (Suomalainen & Brown, 1984). De este modo el pPCA en este estudio parece no reflejar una buena representación de la variación del cortejo independientemente a la filogenia, mientras el PaCA demuestra ser un buen análisis complementario al pPCA que muestre la verdadera relevancia de la filogenia (Collyer & Adams 2020). Por lo que existen especies cuya forma parece ser altamente dependiente de la filogenia (mayor efecto de la señal filogenética) mientras otras se encuentran bajo otros agentes evolutivos ya sea de selección natural o sexual o que se encuentran restringidos funcionalmente (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2005, Wainwright 2007).

6.4. Influencia del sexo en la morfología alar

Por otro lado, la selección sexual puede ser la causa más importante de dimorfismo sexual y ornamentación en machos (Jiggins 2017, Stillwell & Davidowitz 2010). Para varios representantes de la tribu Heliconiini se ha reportado dimorfismo sexual en términos de tamaño (*Heliconius sara* en Hernández & Woodruff 1998) y en forma, donde los machos presentan alas más alargadas en contraste con las hembras (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2005, Seixas *et al.* 2017, Ramos-Pérez *et al.* 2020). Estas diferencias en la forma del ala entre sexos pueden estar asociada a las estrategias reproductivas y las conductas de cortejo donde los machos que

llevan a cabo un apareamiento no pupal tienen alas más cortas y anchas (Mendoza-Cuenca 2025, Callejas-Domínguez 2026). DeVries *et al.* (2010) encontró en especies del género *Morpho* cambios en la forma del ala asociados de manera significativa con cambios en el microhábitat en machos. Aunado a esto, Chazot *et al.* (2015) confirma que existe una interacción significativa entre el microhábitat y el sexo que implica que el efecto de la ecología difiere entre machos y hembras. Sin embargo, esta investigación no encontró diferencias en la morfología alar entre machos y hembras, por el contrario, presentan un alto nivel de correlación que sugiere que ambos sexos evolucionan bajo regímenes selectivos similares a escala macroevolutiva. Esto concuerda con el hecho de que las mariposas son organismos anteromotores, por lo que las alas anteriores se encuentran bajo restricciones estabilizadoras (selección estabilizadora) para el desempeño del vuelo (Le Roy *et al.* 2019b, Owens *et al.* 2020).

De este modo, la selección sexual a través de las diferencias en la conducta de cortejo no impone presiones selectivas determinantes que moldeen por completo la morfología alar, esta idea se refuerza con la similitud en las tasas de evolución de la forma alar general entre machos y hembras, lo cual contrasta con la estimación de tasas morfológicas aparentemente desiguales (Kosak *et al.* 2015).

De manera general la dispersión de la forma del ala para machos y hembras refleja patrones distintos entre sí y puede verse asociado a que la forma puede estar influenciada fuertemente con hábitos conductuales propios de cada sexo (Le Roy *et al.* 2019a). Existe un sesgo en proporción de sexos dentro de la tribu Heliconiini, los machos se encuentran en mayor cantidad y se encuentran bajo mayor competencia por apareamientos (Chazot *et al.* 2015, Jiggins 2017). Los machos tienden a volar en hábitats abiertos y gastan gran parte de su vida enfocada en la búsqueda de pareja y recurso alimenticio mientras las hembras buscan sitios para la oviposición y se asocian con el sotobosque (Dell'Aglio *et al.* 2025, Jiggins 2017).

El análisis PaCA muestra como en el género *Philaethria* los machos tienen una agrupación mejor definida de la forma que las hembras, lo que puede atribuirse a rasgos de historia de vida particulares de cada sexo. Los machos vuelan en el dosel por lo que la morfología alar es estable para cubrir los requerimientos del vuelo asociado a volar en este estrato (DeVries *et al.* 2010). En contraste, las hembras tienen un vuelo donde intercambian vuelos entre el sotobosque y el dosel (Young 1974) por lo que su morfología puede buscar la

optimización para sus hábitos de vuelo y así sobreponerse con las especies que presentan vuelos maniobrables lo que podría resultar en una amplia dispersión de la morfología alar de las hembras, la similitud en la forma del ala pese a tener distintas conductas de cortejo, puede deberse a la tendencia general de las hembras en el grupo Lepidoptera a tener abdómenes más pesados utilizados para una mayor producción de gametos y huevos (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez 2005, Mendoza-Cuenca 2025). Se sugiere que la elección de pareja es mutua, pese a ello, las conductas relacionadas al cortejo precopulatorio suelen ser secuenciales, el macho tiende a ser más activo e inicia el primer acercamiento hacia la hembra perchada o en vuelo antes de que ella pueda decidir si acepta o rechaza al macho (Merrill *et al.* 2015, Southcott & Kronforst 2018) por lo que las conductas de cortejo pueden ser más determinantes en la competencia entre machos. Sin embargo, las tasas de evolución de las conductas dentro y entre sexos tampoco muestran diferencias significativas. Esto sugiere que los machos y hembras de las mariposas de la tribu Heliconiini pueden no estar sujetas a presiones selectivas lo suficientemente fuertes para que evolucionen de manera independiente y existan diferencias fenotípicas entre sexos a pesar de las diferencias conductuales de cada sexo (Shuster & Wade 2003), en este estudio enfocados a la selección sexual.

7. PERSPECTIVAS A FUTURO

El presente estudio destaca áreas de oportunidad, como la necesidad de conocer los rasgos de historia de vida de las especies de la tribu Heliconiini a fin de ampliar la exploración de distintos factores que puedan influir en la evolución de las alas de las mariposas. La información ecológica dentro de la tribu se basa en alrededor de 12 especies de las más de 40 que existen en el género *Heliconius* (Seixas *et al.* 2017), mientras los géneros con menos especies tienen poca o nula información de sus rasgos de historia de vida. Aún son necesarias investigaciones evaluando otros factores como los sistemas miméticos, la variación geográfica dentro de cada especie y el comportamiento de vuelo que permitan entender cómo operan los diferentes factores que influyen en el dimorfismo de forma (Owens *et al.* 2020).

En trabajos posteriores se recomienda evaluar si el diseño alar se relaciona con el comportamiento de vuelo de la tribu Heliconiini. y sus implicaciones funcionales. Además, se recomienda incluir a las alas posteriores debido a que ambas alas cumplen papeles distintos en el desempeño del vuelo. Se ha reportado que cambios en la orientación en cada ala juegan un rol importante en la optimización del vuelo, especialmente en el planeo (Chazot *et al.* 2015, Le Roy *et al.* 2019a). Se recomienda enfocar en rasgos aerodinámicos y cinemáticos que pueden encontrarse bajo efectos de alguna presión selectiva, que estén impulsando la diversificación de los comportamientos de vuelo (Page *et al.* 2024). De este modo se permitiría evaluar cómo distintas variables pueden afectar de manera independiente distintas partes de la forma de las alas, siendo relevante para responder cuestionamientos acerca de si corresponden a presiones selectivas o por el contrario son restricciones funcionales (Chazot *et al.* 2015).

8. CONCLUSIONES

El presente estudio evaluó la selección sexual y compensaciones de vuelo como factores que puedan explicar la diversidad fenotípica (Montejo-Kovarevich *et al.* 2019). Las conductas de cortejo descritas en este estudio en machos se asocian parcialmente con morfología alar en mariposas de la tribu, mientras las hembras no sugieren una relación determinante de las conductas de cortejo como agente de selección sexual.

Se describió ampliamente mediante observación en campo y literatura las conductas de cortejo para siete de los ocho géneros representantes de la tribu, por lo que las conductas de cortejo descritas en el presente estudio sugieren incertidumbre en las especies basales de la tribu.

Se determinó la forma alar de las distintas conductas de cortejo descritas en el estudio, donde la morfología de las alas anteriores muestra variación en la venación alar, así como cambios en su elongación y la zona marginal del ala.

Se obtuvo una relación de la morfología alar y su potencial asociación con el desempeño del vuelo con las conductas de cortejo descritas como agente de selección sexual de manera diferencial entre sexos en mariposas de la tribu Heliconiini, sin embargo, parecen no ser el agente preponderante de selección sexual que moldea el dimorfismo sexual.

9. LITERATURA CITADA

- Adams, D. C., F. J. Rohlf & D.E. Slice. 2004. **Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'**. *Italian Journal of Zoology*, 71 (1):5-16.
<https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Adams D. C., M. Collyer, A. Kaliontzopoulou & E. Baken. 2025. **“Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.10.”** <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Adams, D. C. & M.L. Collyer. 2018. **Multivariate Phylogenetic Comparative Methods: Evaluations, Comparisons, and Recommendations.** *Systematic Biology*, 67(1):14–31. DOI: 10.1093/sysbio/syx055
- Alexander R.D., D.C, Marshall & J. R. Cooley. 1997. **Evolutionary perspectives on insect mating.** En: Choe, J.C. & B.J., Crespi (Eds) **The evolution of mating systems in insects and arachnids.** Cambridge University Press, Cambridge, pp 4–31.
- Allen, C. E., B. J. Zwaan & P. M. Brakefield. 2011. **Evolution of sexual dimorphism in the Lepidoptera.** *Annual Review of Entomology*, 56:445–464. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144828>
- Andrade C., M.G., E. R. H. Bañol & P. Triviño. 2013. **Técnicas y procesamiento para la recolección, Preservación y montaje de mariposas en estudios de biodiversidad y conservación.** (Lepidoptera: Hesperoidea – Papilionoidea). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 37(144):311-325.
<https://doi.org/10.18257/raccefyn.12>
- Bai, Y., L. B., Ma, S., Xu & G., Wang. 2015. **A Geometric Morphometric Study of the Wing Shapes of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) from the Qinling Mountains and Adjacent Regions: An Environmental and Distance-Based Consideration.** *Florida Entomologist*, 98(1): 162-169. <https://doi.org/10.1653/024.098.0128>
- Barão, K. R., G. L. Gonçalves, O. H. H. Mielke, M. R. Kronforst & G. R. P. Moreira. 2014. **Species boundaries in *Philaethria* butterflies: an integrative taxonomic analysis based on genitalia ultrastructure, wing geometric morphometrics, DNA sequences, and amplified**

- fragment length polymorphisms.** *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170 (4): 690–709. <https://doi.org/10.1111/zoj.12118>
- Belleghem V., S. M., J.J., Lewis, E. S, Rivera. & R., Papa. 2021. **Heliconius butterflies: A window into the evolution and development of diversity.** *Current Opinion in Genetics & Development.*, 69: 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2021.01.010>
- Beltrán, M., C. Jiggins, A. Brower, E. Bermingham & J. Mallet. 2007. **Do pollen feeding and pupal-mating have a single origin in *Heliconius* butterflies? Inferences from multilocus sequence data.** *Biological Journal of the Linnean Society*, 92 (2):221–239. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00830.x>
- Benítez, H. A., D., Lemic, A., Villalobos-Leiva, R., Bažok, R., Órdenes-Claveria, I. V., Živković & K. M., Mikac. 2020. **Breaking Symmetry: Fluctuating Asymmetry and Geometric Morphometrics as Tools for Evaluating Developmental Instability under Diverse Agroecosystems.** *Symmetry*, 12 (11): 1-13. <https://doi.org/10.3390/sym12111789>
- Benítez, H.A. & T. A. Püschel. 2014. **Modelando la Varianza de la Forma: Morfometría Geométrica Aplicaciones en Biología Evolutiva.** *International Journal of Morphology*, 32 (3): 998–1008. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022014000300041>
- Berwaerts, K., H., Van Dyck & P., Aerts. 2002. **Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*.** *Functional Ecology*, 16 (4): 484–491. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00650.x>
- Blandin P. & B., Purser. 2013. **Evolution and diversification of Neotropical butterflies: insights from the biogeography and phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807 (Nymphalidae: Morphinae), with a review of the geodynamics of South America.** *Tropical Lepidoptera Research*, 23(2): 62-85.
- Blomberg S.P., T. Garland & A.R. Ives. 2003. **Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile.** *Evolution*, 57 (4):717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Breuker, C. J., M., Gibbs, S., Van Dongen, Merck, T. & H., Van Dyck. 2010. **The Use of Geometric Morphometrics in Studying Butterfly Wings in an Evolutionary Ecological Context.** En:

Elewa, A. M.T. (Ed.) **Morphometrics for Nonmorphometricians, Lecture Notes in Earth Sciences.** Springer Verlag, pp. 271-287. https://doi.org/10.1007/978-3-540-95853-6_12

Brown K. S. 1981. **The biology of *Heliconius* and related genera.** *Annual Review of Entomology*, 26:427–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.26.010181.002235>

Brown, K.S. & H. K. W. Holzinger. 1973. **The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part IV. Systematics and biology Of *Eueides tales* Cramer, with description of A new subspecies from Venezuela.** *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, 24: 44-65.

Callejas-Domínguez, D. C. 2026. **Influencia de la selección sexual el diseño alar, la aerodinámica y cinemática de vuelo en *Heliconiini*.** [Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas]. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

Chazot, N., S., Panara, N., Zilbermann, P., Blandin, Y., Le Poul, R., Cornette, M. Elias & V., Debat. 2015. **Morpho morphometrics: Shared ancestry and selection drive the evolution of wing size and shape in *Morpho* butterflies.** *Evolution*, 70 (1): 181–194. <https://doi.org/10.1111/evo.12842>

Collyer, M. L. & D.C., Adams. 2020. **Phylogenetically aligned component analysis.** *Methods in Ecology and Evolution*, 12 (2):359–372. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13515>

Constantino, L.M. & J.A., Salazar. 2010. **Review of the *Philaethria dido* species complex (Lepidoptera: Nymphalidae:Heliconiinae) and description of three new sibling species from Colombia and Venezuela.** *Zootaxa*, 2720(1): 1–27. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2720.1.1>

Couto, A., J., F. J., Young, D., Atzeni, S., Marty, L., Melo-Flórez, L., Hebberecht, M. Monllor, C., Neal, F., Cicconardi, W. O., McMillan & S. H. Montgomery. 2023. **Rapid expansion and visual specialisation of learning and memory centres in the brains of *Heliconiini* butterflies.** *Nature Communications*, 14 (1):4024. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-39618-8>

Darragh, K., S. Vanjari, F. Mann, M. F. Gonzalez-Rojas, C. R. Morrison, C. Salazar, C., Pardo-Diaz, R. M., Merrill, W. O., McMillan, S., Schulz & C.D., Jiggins. 2017. **Male sex pheromone**

components in *Heliconius* butterflies released by the androconia affect female choice.

PeerJ, 5 (11): e3953. <https://doi.org/10.7717/peerj.3953>

Dell'Aglio D. D., W.O., McMillan & S., Montgomery. 2025. **Heliconiini butterflies display flight behaviours reminiscent of orientation flights when using new floral sources.** *Journal of Experimental Biology*, 228 (21): jeb250975. <https://doi.org/10.1242/jeb.250975>

Derryberry, E.P., S., Claramunt, G., Derryberry, R.T., Chesser, J., Cracraft, A., Aleixo, J., Pérez-Emán, J.V., Remsen & R.T., Brumfield. 2011. **Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae).** *Evolution*, 65 (10):2973–2986.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01374.x>

DeVries, P. J., C.M., Penz, & R.I., Hill. 2010. **Vertical distribution, flight behaviour and evolution of wing morphology in *Morpho* butterflies.** *Journal of Animal Ecology*, 79 (5):1077-1085.
[doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01710.](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01710.)

Dudley, R. 2002. **The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution.** Princeton University Press, Princeton.

Dudley, R., G., Byrnes, S. P., Yanoviak, B., Borrell, R.M., Brown & J. A., McGuire. 2007. **Gliding and the functional origins of flight: biomechanical novelty or necessity?.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 179–
201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110014>

Emlen, S. T. & L. W. Oring. 1977. **Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems.** *Science*, 197 (4300):215-223. <http://www.jstor.org/stable/1744497>

Farfán, J., J., Cerdeña, H. A., Vargas, G. L., Gonçalves, G., Lamas & G. R. P., Moreira. 2022. **A peculiar new species of *Dione* (*Agraulis*) Boisduval & Le Conte (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae) associated with *Malesherbia* Ruiz & Pavón (Passifloraceae) in xeric western slopes of the Andes.** *ZooKeys*, 1113: 199–226.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.1113.85769>

Felsenstein J. 1985. **Phylogenies and the comparative method.** *The American Naturalist*, 125(1):1–
15. <https://www.jstor.org/stable/2461605>

- Foerster, S. Í. A., J. T., Clarke, E., Öunap, T., Teder & T., Tammaru1. 2024. **A comparative study of body size evolution in moths: evidence of correlated evolution with feeding and phenology-related traits.** *Journal of Evolutionary Biology*, 37(8): 891–904.
<https://doi.org/10.1093/jeb/voae072>
- Forthman, M. & Weirauch, C. 2018. **Phylogenetic comparative analysis supports aposematic colouration–body size association in millipede assassins (Hemiptera: Reduviidae: Ectrichodiinae).** *Journal of Evolutionary Biology*, 31(7):1071–1078.
<https://doi.org/10.1111/jeb.13288>
- Freitas A, R., Ramos, K., Silva-Brandão, N., Coutouné, L., Magaldi, J., Pablos, N., Rosser & K., Brown. 2019. **A New Subspecies of *Heliconius hermathena* (Nymphalidae: Heliconiinae) from Southern Amazonia.** *Neotropical Entomology*, 48 (3):467-475.
<https://doi.org/10.1007/s13744-018-0658-8>
- Freitas, A. V. L., W. Winhard & K. S. Brown Jr. 2025. **A new subspecies of *Eueides tales* (Nymphalidae: Heliconiinae) from the mouth of the Amazon River.** *Revista Brasileira de Entomologia*, 69(2):e20250010. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2025-0010>
- Friberg, M., N., Vongvanich, A-K., Borg-Karlson, D.J., Kemp, S., Merilaita & C., Wiklund. 2008. **Female mate choice determines reproductive isolation between sympatric butterflies.** *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(6), 873–886. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0511-2>
- Gilbert, L.E. 1975. **Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants.** En: Gilbert L.E. & P.R. Raven. (Eds.) **Coevolution of Animals and Plants.** University of Texas Press. pp. 210–240. <https://doi.org/10.7560/710313>
- Gill, F. B. 2007. **Chapter 5: Flight.** En: **Ornithology (Ed.) 3rd.** W.H. Freeman and company. Pp. 115-140.
- Guimarães P., C. E. 2009. **Following the leader: How *heliconius ethilla* butterflies exchange information on resource locations.** *Journal of the Lepidopterists' Society*, 63(3): 179–181.

- Guo, J., X., Li, X., Shen, M., Wang & K., Wu. 2020. **Flight Performance of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) Under Different Biotic and Abiotic Conditions.** *Journal of Insect Science*, 20(1): 2, 1–9. <https://dx.doi.org/10.1093/jisesa/iez126>
- Hernández M., M. I. & B., Woodruff W. 1998. **Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy?** *Animal Behaviour*, 56(3): 533–540. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0840>
- Henriques, N.R., G.M., Lourenço, É.S., Diniz & T., Cornelissen. 2022. **Is elevation a strong environmental filter? Combining taxonomy, functional traits and phylogeny of butterflies in a tropical mountain.** *Ecological Entomology*, 47(4): 613–625. <https://doi.org/10.1111/een.13145>
- Hill, R. I. 2021. **Convergent flight morphology among Müllerian mimic mutualists.** *Evolution* 75(10): 2460–2479. <https://doi.org/10.1111/evo.14331>
- Jantzen, B. & T., Eisner. 2008. **Hindwings are unnecessary for flight but essential for execution of normal evasive flight in Lepidoptera.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(43): 16636–16640. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807223105>
- Jiggins, C. D. 2008. **Ecological speciation in mimetic butterflies.** *Bioscience*, 58(6):541–548. <https://doi.org/10.1641/B580610>
- Jiggins, C.D. 2017. **The ecology and evolution of *Heliconius* butterflies.** Oxford University Press.
- Jiggins C.D., R.E. Naisbit, R.L. Coe & J. Mallet. 2001. **Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry.** *Nature*, 411 (6835): 302–305. <https://doi.org/10.1038/35077075>
- Jones, R. T., Y.L., Poul, A.C., Whibley, C., Mérot, R. H., ffrench-Constant & M. Joron. 2013. **Wing shape variation associated with mimicry in butterflies.** *Evolution* 67(8):2323–2334. <https://doi.org/10.1111/evo.12114>
- Kaminski, L.A., R. Dell’Erba & G. R. P. Moreira. 2008. **Morfologia externa dos estágios imaturos de heliconíneos neotropicais: VI. *Dione moneta moneta* Hübner (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae).** *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(1): 13–23. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000100003>

- Kitamura, T. & Imafuku, M. 2015. **Behavioural mimicry in flight path of Batesian intraspecific polymorphic butterfly *Papilio polytes***. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282 (1809): 1-7. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0483>
- Klein, A. L. & A. M., de Araújo. 2010. **Courtship behavior of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) towards virgin and mated females: conflict between attraction and repulsion signals?**. *Journal of Ethology*, 28 (3):409–420. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0209-1>
- Klowden, M. J. & S.R., Palli. 2023. **Physiological systems in insects**. 4th Ed. Elsevier Inc.
- Kozak, K.M., N., Wahlberg, A.F, Neild E., K. K., Dasmahapatra, J. Mallet & C.D. Jiggins. 2015. **Multilocus Species Trees Show the Recent Adaptive Radiation of the Mimetic *Heliconius* Butterflies**. *Systematic Biology*, 64(3):505-24. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv007>
- Lagomarsino, L.P., E.J. Forrestel, N. Muchhala & C. C. Davis. 2017. **Repeated evolution of vertebrate pollination syndromes in a recently diverged Andean plant clade**. *Evolution*, 71 (8): 1970–1985. <https://doi.org/10.1111/evo.13297>
- Le Roy, C., V., Debat & V., Llaurens. 2019a. **Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour**. *Biological Reviews*, 94 (4):1261-1281. <https://doi.org/10.1111/brv.12500>
- Le Roy, C., R., Cornette, V., Llaurens & V., Debat. 2019b. **Effects of natural wing damage on flight performance in *Morpho* butterflies: what can it tell us about wing shape evolution?**. *Journal of Experimental Biology*, 222 (16): jeb204057. <https://doi.org/10.1242/jeb.204057>
- Lewis, J.J. & R.D., Reed. 2019. **Genome-wide regulatory adaptation shapes population-level genomic landscapes in *Heliconius***. *Molecular Biology and Evolution*, 36 (1):159–173. <https://dx.doi.org/10.1093/molbev/msy209>
- Martin Raigoso, J. S. 2020. **Ciclo de vida de tres especies de Heliconiinae Lepidoptera desarrolladas en especies cultivadas de Passiflora Passifloraceae en el campus de Utopía en Yopal, Casanare**. [Tesis Licenciatura]. Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia.

- Massardo, D., R., Fornel, M., Kronforst, G. L., Gonçalves & G. R. P., Moreira. 2015. **Diversification of the silverspot butterflies (Nymphalidae) in the Neotropics inferred from multi-locus DNA sequences.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82 (PA): 156–165.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.018>
- Mega, N. O. & A. M. de Araújo. 2010. **Analysis of the mating behavior and some possible causes of male copulatory success in *Dryas iulia alcionea* (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae).** *Journal of Ethology*, 28 (1):123–132. <https://doi.org/10.1007/s10164-009-0163-y>
- Menacé-Almea, M. A., C., Belezaca & M. A, Lara Valarezo. 2019. **Análisis en condiciones semicontroladas la biología del gusano defoliador (*Dione juno juno*) de la Maracuyá (*Passiflora edulis*), en el litoral del Ecuador.** *Universidad y Sociedad*, 11(2), 215-219.
- Mendoza-Cuenca, L. F. 2025. **Complex interspecific and intersexual patterns of wing design in *Heliconius* butterflies.** *Nota Lepidopterologica*, 48: 229-241. <https://doi.org/10.3897/nl.48.148344>
- Mendoza-Cuenca L. F. & R. Macías-Ordóñez. 2005. **Foraging polymorphism in *Heliconius charitonia* (Lepidoptera : Nymphalidae): morphological constraints and behavioural compensation.** *Journal of Tropical Ecology*, 21 (4): 407–415.
doi:10.1017/S0266467405002385
- Mendoza-Cuenca, L. F. & Macías-Ordóñez, R. 2009. **Female asynchrony may drive disruptive sexual selection on male mating phenotypes in a *Heliconius* butterfly.** *Behavioral Ecology*, 21(1): 124-132. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp163>
- Mérot C, B., Frérot, E., Leppik & M., Joron. 2015. **Beyond magic traits: Multimodal mating cues in *Heliconius* butterflies.** *Evolution*, 69 (11): 2891- 2904.
<https://dx.doi.org/10.1111/evo.12789>
- Merrill, R. M., K .K., Dasmahaptra, J. W., Davey, D. D., Dell' Aglio, J. J., Hanly, B., Huber, C. D., Jiggins, M., Joron, K. M., Kozak, V., Llaurens, S. H., Martin, S. H., Montgomery, J., Morris, N. J., Nadeau, A. L., Pinharanda, N., Rosser, M. J., Thompson, S., Vanjari, R. W. R., Wallbank & Q., Yu. 2015. **The diversification of *Heliconius* butterflies: what have we**

learned in 150 years?. *Journal of Evolutionary Biology*, 28 (8): 1417-1438.

<https://doi.org/10.1111/jeb.12672>

Merrill, R. M., R. W. R., Wallbank, V., Bull, P. C. A., Salazar, J., Mallet, M., Stevens & C. D.

Jiggins. 2012. **Disruptive ecological selection on a mating cue.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1749) :4907–4913.

<https://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.1968>

Michener, C.D. 1942. **A generic revision of the Heliconiinae (Lepidoptera, Nymphalidae).** *The American Museum of Natural History*, 1197: 1–8.

Montejo-Kovacevich, G., J. E., Smith, J.I., Meier, C. N., Bacquet, E., Whiltshire-Romero, N. J., Nadeau & C. D., Jiggins. 2019. **Altitude and life-history shape the evolution of Heliconius wings.** *Evolution*, 73 (12): 2436–2450. <https://dx.doi.org/10.1111/evo.13865>

Moreno, A. 2019. **Cuantificando la variación de las formas: aplicaciones de la morfometría geométrica alar de Lepidoptera (Insecta).** *ANARTIA*, 28: 7-17.

Moyes, C. D. & P. M., Schulte. 2014. **Locomotion.** En : Moyes, C. D. & P. M., Schulte (Ed.) **Principles of Animal Physiology.** 2nd Ed. Pearson Education Limited. 606-659 pp.

Outomuro D., D. C., Adams & F., Johansson. 2013. **Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach.** *BMC Evolutionary Biology*, 13 (118): <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-118>

Owens, H. L., D.S., Lewis, F. L., Condamine, A. Y., Kawahara, & R.P. , Guralnick. 2020. **Comparative Phylogenetics of Papilio Butterfly Wing Shape and Size Demonstrates Independent Hindwing and Forewing Evolution.** *Systematic Biology*, 69(5):813–819. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa029>

Page, E., L. M., Queste, N., Rosser, P. A., Salazar, N. J. Nadeau, J., Mallet, R.B., Srygley, W. O., McMillan & K. K., Dasmahapatra. 2024. **Pervasive mimicry in flight behavior among aposematic butterflies.** *The Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 121 (11): e2300886121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2300886121>

Paradis E & K. Schliep. 2019. **Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R.** *Bioinformatics*, 35 (3): 526-528. 10.1093/bioinformatics/bty633

- Pennell, M, J. Eastman, G. Slater, J. Brown, J. Uyeda, R. FitzJohn, M. Alfaro & L. Harmon. 2014. **“geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees.”** *Bioinformatics*, 30 (15): 2216-2218.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu181>
- Penz, C. M., P. J. Devries, J. Tufto & R. Lande. 2015. **Butterfly dispersal across Amazonia and its implication for biogeography.** *Ecography*, 38 (4): 410–418.
<https://doi.org/10.1111/ecog.01172>
- Penz, C.M. & K. B. Heine. 2016. **Did Adult Diurnal Activity Influence the Evolution of Wing Morphology in Ooptera Butterflies?.** *Neotropical Entomology*, 45 (1): 50–57.
10.1007/s13744-015-0338-x
- Posit team. 2024. **RStudio: Integrated Development Environment for R.** Posit Software, PBC.
<http://www.posit.co/>.
- Ramos-Pérez, V.I, I., Castellanos, V.A, Robinson-Fuentes, R., Macías-Ordóñez, L. F., Mendoza-Cuenca. 2020. **Sex-related interannual plasticity in wing morphological design in *Heliconius charithonia* enhances flight metabolic performance.** *PLoS ONE*, 15(10): e0239620. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239620>
- Revell L.J. 2009. **Size-correction and principal components for interspecific comparative studies.** *Evolution*, 63 (12): 3258_3268 DOI 10.1111/j.1558-5646.2009.00804.x
- Revell, L. J. 2024. **Phytools 2.0: an updated R ecosystem for phylogenetic comparative methods (and other things).** *PeerJ*, 12: e16505. <https://doi.org/10.7717/peerj.16505>
- Revell, L. J., & L.J. Harmon. 2022. **Phylogenetic Comparative Methods in R.** Princeton University Press
- Revell, L. J. 2025. **Ancestral State Reconstruction of Phenotypic Characters.** *Evolutionary Biology*, 52 (1):1–25. <https://doi.org/10.1007/s11692-025-09645-y>
- Rohlf, F.J .2015. **The tps series of software.** *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 26 (1): 9-12. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>

- Rosser N, A.B., Phillimore, B., Huertas, K. R., Willmott & J. Mallet. 2012. **Testing historical explanations for gradients in species richness in heliconiine butterflies of tropical America.** *Biological Journal of the Linnean Society*, 105 (3): 479–497.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01814.x>
- Rutowski, R. L. & J. Schaefer. 1984. **Courtship behavior of the gulf fritillary, *Agraulis vanillae* (Nymphalidae).** *Journal of the Lepidopterists' Society*, 38(1): 23-31.
- Scanes, C. G. & S., Dridi. 2022. **Sturkie's Avian Physiology.** 7th Ed. Elsevier. 1245-1249 pp.
- Seixas, R.R., S.E., Santos & Y., Okada. 2017. **Population biology of the sand forest specialist butterfly *Heliconius hermathena hermathena* (Hewitson) (Nymphalidae: Heliconiinae) in central Amazonia).** *Journal of the Lepidopterists' Society*, 71(3): 133–140.
<https://doi.org/10.18473/lepi.71i3.a2>
- Shuster, S. M. & M. J., Wade.2003. **Mating Systems and Strategies.** Princeton University Press.
<https://doi.org/10.2307/j.ctvs32sqk>
- Smith S, L., Queste, D., Wright, C., Bacquet & R., Merrill. 2024. **Mating preferences act independently on different elements of visual signals in *Heliconius* butterflies.** *Behavioral Ecology*, 35 (5): 1-8. <https://doi.org/10.1093/beheco/arae056>
- Southcott, L. & M.R. Kronforst.2018. **Female mate choice is a reproductive isolating barrier in *Heliconius* butterflies.** *Ethology.*, 124 (12):862–869. <https://doi.org/10.1111/eth.12818>
- Stillwell, R.C. & G. Davidowitz. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of a mechanism that controls body size: implications for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277 (1701): 3819–3826. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0895>
- Suomalainen E & Brown KS. 1984. **Chromosome number variation within *Philaethria* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae, Heliconiini).** *Chromosoma*, 90 (3): 170–176.
<https://doi.org/10.1007/BF00292393>
- Tobalske, B. W. 2016. **Chapter 5: Avian Flight.** En: Lovette, I. J. & Fitzpatrick, J. W. (Eds.) **Handbook of Bird Biology**, 3rd Ed. Cornell University. 149-163 pp.

- van der Heijden, E., K., Näsval, F., Seixas, C., Nobre, A., Maia, P., Salazar-Carrión, J., Walker, D., Szczerbowski, S., Schulz, I., Warren, K., Córdova, M., Sánchez-Carvajal, F., Chandi, A., Arias-Cruz, N., Ruedam, C., Salazar, K., Dasmahapatra, S., Montgomery, M., McClure, D., Absolon (...) J., Meier. 2025. **Genomics of Neotropical biodiversity indicators: Two butterfly radiations with rampant chromosomal rearrangements and hybridization.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 122(31): e2410939122. <https://doi.org/10.1073/pnas.2410939122>
- Van Dyck, H. 2004. **Mate location: A matter of design? Adaptive morphological variation in the speckled wood butterfly.** In: Boggs, C.L., Ward, B. & Ehrlich, P.R. (Eds.) **Butterflies: Ecology and evolution taking flight.** The University of Chicago Press. 353–366 pp.
- Villalobo-Leiva A., & H. A. Benítez. 2020. **Morfometría Geométrica y sus Nuevas Aplicaciones en Ecología y Biología Evolutiva.** *International Journal of Morphology*, 38(6): 1818-1836. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022020000601818>
- Wainwright, P. 2007. **Functional Versus Morphological Diversity in Macroevolution.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38:381–401. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095706>
- Walters, J. R., C. Stafford, T. J. Hardcastle & C. D. Jiggins. 2012. **Evaluating female remating rates in light of spermatophore degradation in *Heliconius* butterflies: Pupal-mating monandry versus adultmating polyandry.** *Ecological Entomology*, 37(4): 257–268. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01360.x>
- Webster M. & D. Sheets. 2010. **A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics.** *The Paleontological Society*, 16: 163–168 pp. <https://doi.org/10.1017/S1089332600001868>
- Willmott K.R., J.C. Willmott, M. Elias & C.D. Jiggins. 2017. **Maintaining mimicry diversity: optimal warning color patterns differ among microhabitats in Amazonian clearwing butterflies.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284 (1855): 1-9. <https://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0744>
- Wold, E.S., B. Aiello, M. Harris, U. B., Sikandar, J. Lynch, N. Gravish & S. Sponberg. 2024. **Moth resonant mechanics are tuned to wingbeat frequency and energetic demands.**

Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 291 (2025): 20240317.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2024.0317>

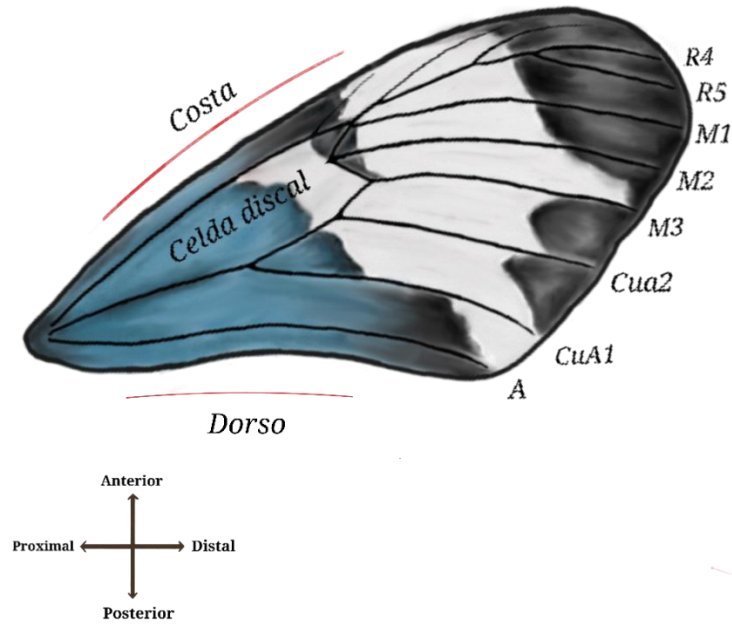
Young, A.M. 1974. **Further Observations on the Natural History of *Philaethria dido dido* (Lepidoptera: Nymphalidae: Heliconiinae).** *Journal of the New York Entomological Society*, 82 (1): 30-41.

Young, F. J., & S.H. Montgomery. 2020. **Pollen feeding in *Heliconius* butterflies: the singular evolution of an adaptive suite.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287 (1938): 1-10. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.1304>

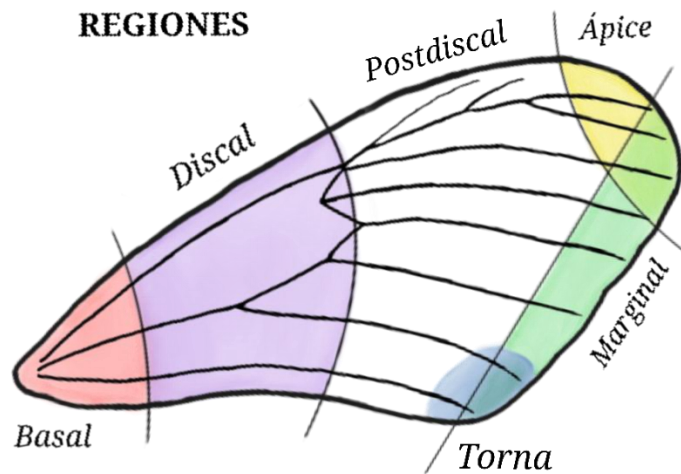
Zslot G., L. 2014. **Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology.** Springer. 1-552 pp.

10. ANEXOS

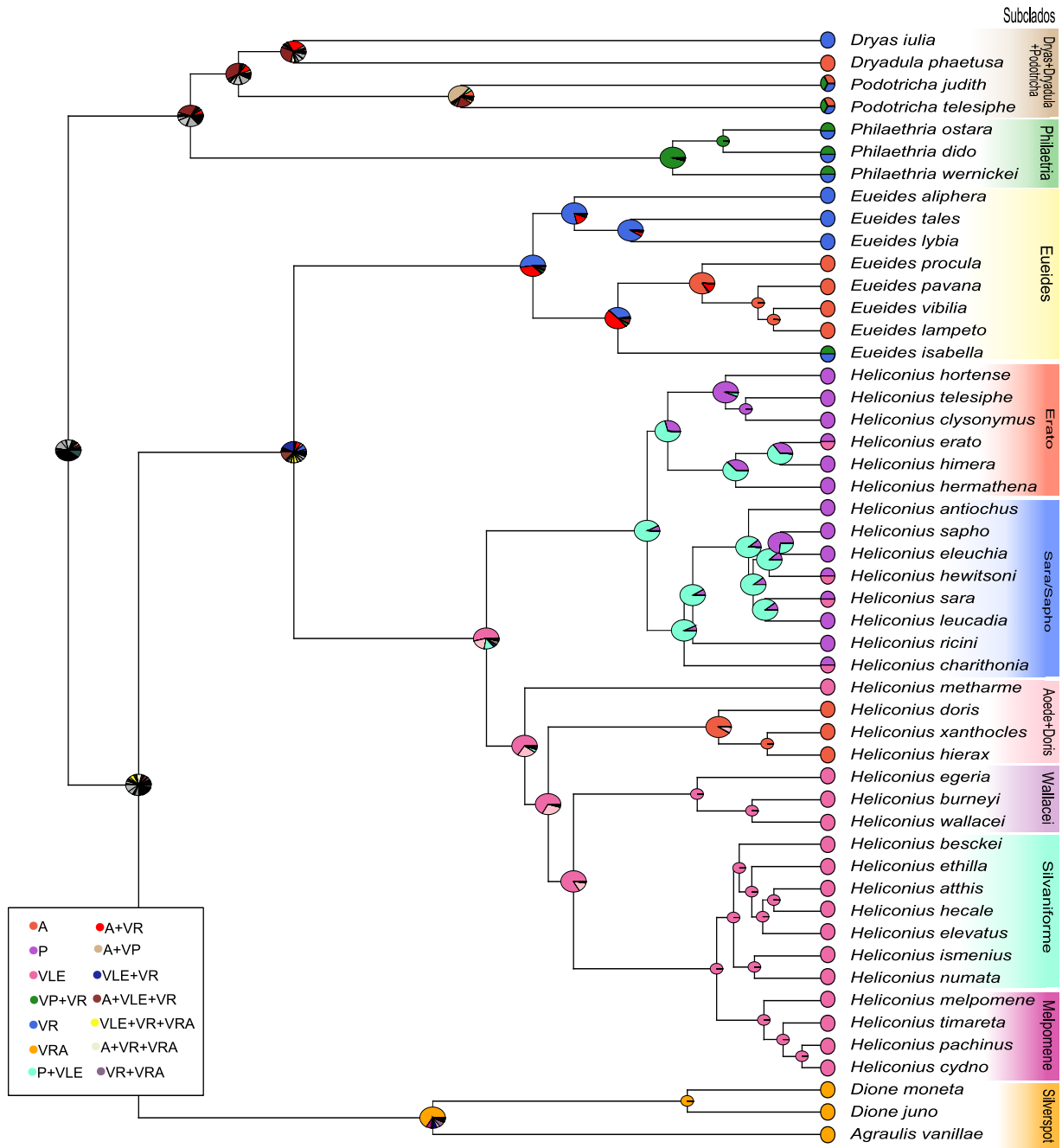
VENACIÓN



REGIONES



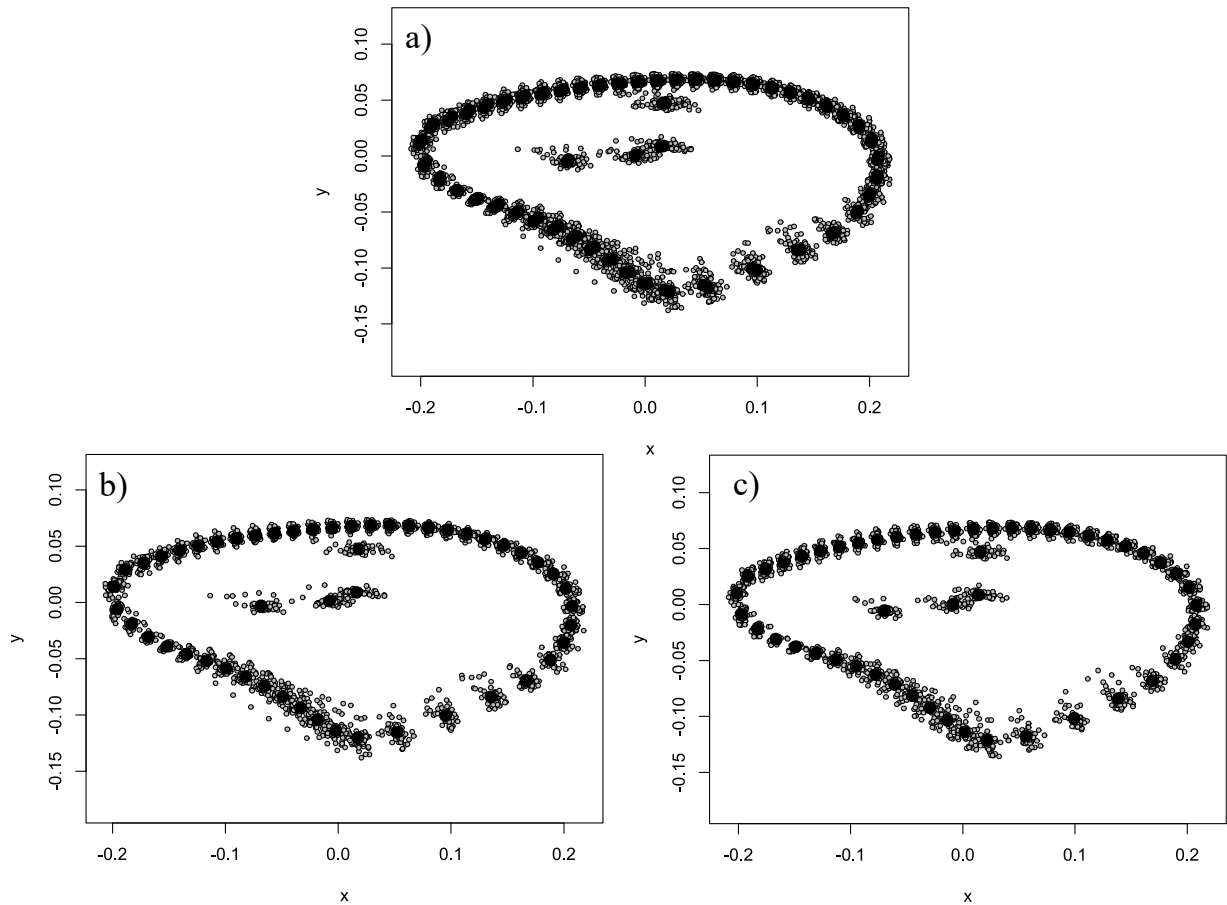
Anexo 1. Configuración de la morfología alar en mariposas de la tribu Heliconiini. donde la venación se divide en vena anal (A), cubito anal (CuA), medial (M) y radial (R). Espécimen de *Heliconius sapho* utilizado como referencia.



Anexo 2. Estado de reconstrucción ancestral mediante método de estados marginales, las gráficas de pastel representan las probabilidades marginales de expresión de la conducta de cortejo para cada nodo y sus estados transitorios: cortejo VR= Vuelo rápido (azul), A=Vuelo con aceleración (rojo), VRA=Vuelo rápido acrobático (naranja), VP= Vigilancia pupal (verde oscuro), VLE= Vuelo lento estático (rosa fuerte), P= Pupal (morado). Los cortejos agrupados con el signo + significan estados transitorios en la filogenia aquellos presentes son VLE+VP (verde agua) A+VP (café), probabilidad con 4 y 5 estados de carácter posible (gris y negro respectivamente).

Anexo 3. Número de cambios medio inferido de transiciones entre conductas de cortejo en la tribu Heliconiini. valores calculados a partir del mapeo estocástico bayesiano de caracteres en un subconjunto aleatorio de 100 árboles realizado utilizando un modelo “TRAN” con la función *make.simmap* del paquete *phytools* phytools (Revell 2024).

Descendiente		Promedio
P	VLE	0
VLE	P	0
P	P+VLE	0.75
P+VLE	P	6.33
P+VLE	VLE	0.28
VLE	P+VLE	0.76
VLE	A+VLE	0.84
VR	VP	0
VP	VR	0
VP+VR	VR	0.69
VP+VR	VP	0.23
VR	VP+VR	0.93
VP	VP+VR	0.18
A+VP+VR	A+VR	0.74
A+VR	A	1.83
A+VR	VR	1.47
A+VP	A	0.58
VR	A+VR	0.71
VR+VRA	VRA	0.53



Anexo 4. Forma promedio obtenida de la función *plotAllspecimens* del paquete *geomorph* (Adams *et al.* 2025). a) Forma general, b) forma promedio de machos, c) forma promedio de hembra.

13% Similitud general

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para ca...

Filtrado desde el informe

- ▶ Texto citado
- ▶ Texto mencionado
- ▶ Coincidencias menores (menos de 10 palabras)

Fuentes principales

- 12%  Fuentes de Internet
- 11%  Publicaciones
- 0%  Trabajos entregados (trabajos del estudiante)

Marcas de integridad

N.º de alerta de integridad para revisión

-  **Texto oculto**
134 caracteres sospechosos en N.º de páginas
El texto es alterado para mezclarse con el fondo blanco del documento.

Los algoritmos de nuestro sistema analizan un documento en profundidad para buscar inconsistencias que permitirían distinguirlo de una entrega normal. Si advertimos algo extraño, lo marcamos como una alerta para que pueda revisarlo.

Una marca de alerta no es necesariamente un indicador de problemas. Sin embargo, recomendamos que preste atención y la revise.

Formato de Declaración de Originalidad y Uso de Inteligencia Artificial

Coordinación General de Estudios de Posgrado
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo



A quien corresponda,

Por este medio, quien abajo firma, bajo protesta de decir verdad, declara lo siguiente:

- Que presenta para revisión de originalidad el manuscrito cuyos detalles se especifican abajo.
- Que todas las fuentes consultadas para la elaboración del manuscrito están debidamente identificadas dentro del cuerpo del texto, e incluidas en la lista de referencias.
- Que, en caso de haber usado un sistema de inteligencia artificial, en cualquier etapa del desarrollo de su trabajo, lo ha especificado en la tabla que se encuentra en este documento.
- Que conoce la normativa de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en particular los Incisos IX y XII del artículo 85, y los artículos 88 y 101 del Estatuto Universitario de la UMSNH, además del transitorio tercero del Reglamento General para los Estudios de Posgrado de la UMSNH.

Datos del manuscrito que se presenta a revisión		
Programa educativo	Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas	
Título del trabajo	"Análisis comparativo del diseño alar en mariposas de la tribu Heliconiini"	
	Nombre	Correo electrónico
Autor/es	Tlalli Báez Sandoval	1505860x@umich.mx
Director	Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca	lfmendoza@umich.mx
Codirector	---	---
Coordinador del programa	Dra. Rosa Elvira Núñez Anita	mae.ciencias.biologicas@umich.mx

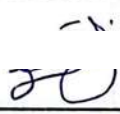
Uso de Inteligencia Artificial		
Rubro	Uso (sí/no)	Descripción
Asistencia en la redacción	No	---

Formato de Declaración de Originalidad y Uso de Inteligencia Artificial

Coordinación General de Estudios de Posgrado
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo



Uso de Inteligencia Artificial		
Rubro	Uso (sí/no)	Descripción
Traducción al español	No	---
Traducción a otra lengua	Sí	Se utilizó la inteligencia en la traducción parcial del Resumen al idioma inglés
Revisión y corrección de estilo	No	---
Análisis de datos	No	---
Búsqueda y organización de información	Sí	Se utilizó la IA para la búsqueda y sugerencia de artículos científicos relacionados con el tema de la investigación
Formateo de las referencias bibliográficas	No	---
Generación de contenido multimedia	No	---
Otro	No	---

Datos del solicitante	
Nombre y firma	Tlalli Báez Sandoval 
Lugar y fecha	Morelia, Michoacán a 22 de junio de 2026