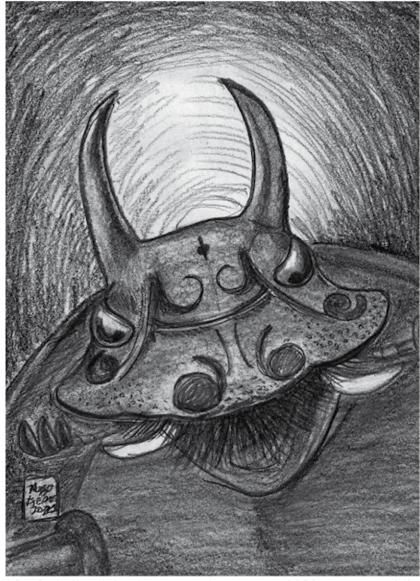


DUGESIANA Revista de Entomología

Volumen 30 número 2



Dugesiana, Año 30, No. 2, (julio-diciembre, segundo semestre 2023), es una publicación semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, http://148.202.248.171/dugesiana/index.php/DUG/index, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete-Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007-9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete-Heredia, Editor y Ana Laura González-Hernández, Asistente Editorial. Fecha de la última modificación 1 de julio de 2023.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Queda estrictamente prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Universidad de Guadalajara.

DUGESIANA

Volumen 30 Número 2

Fecha de distribución: 1 de julio 2023 Mailing date for this issue: July 1st 2023 Distribución de la luciérnaga de los volcanes *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) (Coleoptera: Lampyridae)

Distribution of the volcano slopes firefly *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) (Coleoptera: Lampyridae)

Ishwari G. Gutiérrez-Carranza^{1,3,4,*}, Daniel Edwin Domínguez-León^{1,3,5} y Geovanni M. Rodríguez-Mirón^{2,6}

¹Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Apartado Postal 70-153, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México; ²Colección Coleopterológica, Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Guelatao 66, Ejército de Oriente, C.P. 09230, Iztapalapa, Ciudad de México, México; ³IUCN Species Survival Commission-Firefly Specialist Group, Gland, Suiza; ⁴ORCID-IGGC: https://orcid.org/0000-0002-9711-2951; ⁵ORCID-DEDL: https://orcid.org/0000-0003-0751-4672; *Autor de correspondencia: ishwariggc@gmail.com

RESUMEN

Se presentan nuevos registros de *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) para los estados de: Hidalgo, Ciudad de México, México y Puebla, así como notas sobre su conducta y simpatría con otras especies de luciérnagas de hábitos nocturnos. Se presenta un mapa de distribución y una lámina comparativa de esta especie con *Photinus extensus* Gorham, 1881.

Palabras clave. Nuevos registros estatales, conducta, sitios de avistamiento.

ABSTRACT

New records of *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) for the states of: Hidalgo, Mexico City, Mexico and Puebla are presented, as well as notes on their behavior and sympatry with other nocturnal firefly species. A distribution map is presented and a comparative plate of this species with *Photinus extensus* Gorham, 1881.

Key words. New state records, behavior, sighting sites.

Las luciérnagas son escarabajos carismáticos debido a su facultad de emitir luz para comunicarse sexualmente en la etapa adulta, fenómeno natural de gran atractivo que ha posicionado al entomoturismo como una actividad lucrativa a nivel mundial (Lemelin et al. 2020; Lewis et al. 2021). En México, se conocen 25 géneros y 232 especies de luciérnagas (Ferreira et al. 2022; Lima et al. 2021; Pérez-Hernández et al. 2022), de las cuales, Photinus palaciosi (Zaragoza-Caballero, 2012), que ha recibido el mote de "luciérnaga de los volcanes", forma grandes congregaciones que exhiben destellos sincrónicos, lo que resulta en un espectáculo sorprendente. Por lo que desde el año 2012, gracias a la iniciativa de promover el turismo de luciérnagas por parte de los residentes de Nanacamilpa, Tlaxcala, esta actividad ha inspirado a otras comunidades y ha ganado interés a nivel nacional: hasta el año 2021 se tiene un registro estimado de 55 sitios de avistamiento, algunos de ellos con afluencia de más de 120,000 turistas durante la temporada de apareamiento (lo que deriva en una derrama económica de más de 30 millones de pesos), en los estados de Puebla, México, Michoacán, Querétaro, Hidalgo, Oaxaca y Tlaxcala, aunque en general no se conocen las especies presentes en los centros ecoturísticos que ofrecen este avistamiento en nuestro país (Lemelin et al. 2020; Lewis et al. 2021).

Es importante resaltar que todas las especies de luciérnagas terrestres desarrollan la mayor parte de su ciclo de vida en el suelo (Zurita-García *et al.* 2022) y aunque el entomoturismo no representa una de las mayores amenazas para estos insectos (como lo es la pérdida de hábitat y el uso de pesticidas); la erosión y compactación del suelo y la contaminación lumínica causada por la afluencia de visitantes e infraestructura necesaria, puede reducir el éxito reproductivo de las luciérnagas, lo que resulta en un declive en su población a nivel local (Lewis *et al.* 2021), de modo que todo el conocimiento generado con respecto a las especies presentes en los sitios de avistamiento es valioso para generar planes de acción y su manejo responsable.

Originalmente, *P. palaciosi* se conocía solo para el estado de Tlaxcala (Zaragoza-Caballero 2012); desde su descripción se ha comentado sobre su posible distribución en otros estados: Puebla (Santa Rita Tlahuapan) y Estado de México (Bosque Esmeralda y Rancho del Valle, municipio de Amecameca) (Lewis *et al.* 2021; Maquitico-Rocha y Carrillo-Ruiz 2019; Maquitico-Rocha *et al.* 2022). Sin embargo, se considera como una especie endémica para el estado de Tlaxcala (Pérez-Hernández *et al.* 2022).

El objetivo de este trabajo es registrar nuevos registros estatales de *P. palaciosi*, a partir de trabajo de campo y la revisión de material depositado en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se revisó un total de 135 ejemplares, de los cuales, 133 se colectaron como parte de asesorías que los autores brindaron a diversos sitios de avistamiento de luciérnagas (Estado de México: Temascaltepec, San Francisco Oxtotilpan, "Parque Ecoturístico Maatawi", 19°12'16.3908"N, 99°53'35.1976"W; Ocoyoacac, San Pedro Atlapulco; "Centro Ecoturístico Dëni", 19°15'22.34"N, 99°23'23.15"W; Amecameca, "Hacienda Panoaya", 19° 8'34.50"N, 98°46'18.00"W. Puebla: **Tlahuapan**, Ejido Santa Rita Tlahuapan, "Santuario de la Luciérnaga", 19°18'46.94"N, 98°38'0.84"W y "Truchero Ejidal San Juan Cuauhtémoc", 19°23'30.52"N, 98°36'39.51"W) y en instancias gubernamentales (Ciudad de México: Tlalpan, Área Natural Protegida Bosque de Tlalpan, 19°17'21.97"N, 99°12'20.33"W) durante la temporada de apareamiento de luciérnagas del año 2021 y 2022. Los ejemplares colectados fueron depositados en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM). Adicionalmente, se revisaron 2 ejemplares recuperados de la miscelánea del material de Lampyridae resguardado en la CNIN-IBUNAM.

Extracción de genitales. Con ayuda de agujas de disección (elaboradas con minucias Entosphinx© de 0.15mm), fórceps BioQuip© 4535 No.5 y un microscopio estereoscópico Carl Zeiss™ modelo SteREO Discovery.V8, se aisló el edeago y se limpió el tejido excedente de forma manual con KOH al 10%. Posteriormente se fijó la pieza basal del edeago con goma entomológica en la punta de triángulos de opalina con el fin de facilitar su observación. Para la identificación se utilizó la clave de Zaragoza-Caballero *et al.* (2020), así como la comparación con la serie tipo de *Photinus palaciosi* que se encuentra depositada en la CNIN-IBUNAM.

Las fotografías se tomaron en el "Laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad II" del Instituto de Biología de la UNAM con un microscopio estereoscópico Carl ZeissTM modelo AXIO Zoom.V16, equipado con una cámara ZeissTM Axiocam modelo MRc5 y con el software ZENTM=Zeiss Efficient Navigation pro-2012. La distribución de *P. palaciosi* se obtuvo a partir de Zaragoza-Caballero (2012), de las coordenadas obtenidas en campo y del material revisado de la CNIN-IBUNAM. Para la elaboración del mapa se utilizó el software *ArcGIS Desktop 10.6* (ESRI 2011) y las provincias biogeográficas siguen el criterio de Morrone *et al.* (2017).

RESULTADOS

Familia: Lampyridae Rafinesque 1815:110 Subfamilia: Lampyrinae Rafinesque 1815:110 Tribu: Photinini LeConte, 1881:30 Photinus palaciosi (Zaragoza-Caballero, 2012):118

Material examinado: CIUDAD DE MÉXICO: Alcaldía Tlalpan, Área Natural Protegida Bosque de Tlalpan, 19°17'21.97"N, 99°12'20.33"W, 22-vi/14-vii-2022, 2450 msnm, Cols. I.G. Gutiérrez-Carranza y D.E. Domínguez-León, Colecta nocturna, Periodo de actividad 23:40-05:00 hrs, Vuelo ≤ 2m. (33 $^{\circ}$). **ESTADO DE MÉ**-XICO: Mpio. de Temascaltepec, San Francisco Oxtotilpan, "Parque Ecoturístico Maatawi", 19°12'16.3908"N, 99°53'35.1976"W, 29-v/18-vii-2021, 2900-3070 msnm, Cols. I.G. Gutiérrez-Carranza, A. López-Mérida y K.D. Guerrero-Carrillo, Colecta nocturna, Vuelo $\leq 2m$. (27 $\stackrel{\wedge}{\circ}$ y 3 ♀); **Mpio. de Ocoyoacac**, San Pedro Atlapulco; "Centro Ecoturístico Dëni", 19°15'22.34"N, 99°23'23.15"W, 10-viii-2022, 2996 msnm, Cols. I.G. Gutiérrez-Carranza, D.E. Domínguez-León y A.T.M. Núñez-Monroy, Colecta nocturna, Periodo de actividad 20:30-21:15 hrs, Vuelo ≤ 2m. (14 ♂); **Mpio. de Amecameca**, "Hacienda Panoaya", 19° 8'34.50"N, 98°46'18.00"W, 01-vii-2022, 2477 msnm, Cols. A. López-Mérida, D.E. Domínguez-León v A.T.M. Núñez-Monroy, Colecta nocturna, Periodo de actividad 20:00-21:30 hrs, Vuelo ≤ 2m. (10 ∂ y 2 ♀). "Santuario Bosque Esmeralda", 19° 7'19.38"N, 98°44'7.71"W, 12vii-2019, 2578 msnm, Col. C.L. Cruz M., Red de Golpeo. (1 δ). **PUEBLA: Mpio. de Tlahuapan**, Ejido Santa Rita Tlahuapan, "Santuario de la Luciérnaga", 19°18'46.94"N, 98°38'0.84"W, 01-viii-2022, 2918-3025 msnm, Cols. I.G. Gutiérrez-Carranza, D.E. Domínguez-León y L.A. González-Nava, Colecta nocturna, Periodo de actividad 20:40-21:40 hrs, Vuelo ≤ 2m y ocasionalmente un poco más alto. (17 ♂ y 1 ♀); "Truchero Ejidal San Juan Cuauhtémoc", 19°23'30.52"N, 98°36'39.51"W, 02-viii-2022, 2695-2815 msnm, Cols. I.G. Gutiérrez-Carranza, D.E. Domínguez-León y L.A. González-Nava, Colecta nocturna, Periodo de actividad 20:30-22:20 hrs, Vuelo \geq 6m. (24 $\stackrel{\wedge}{\circ}$ y 2 ♀). **HIDALGO: Mpio. de Tlanchinol**, La Cabaña, Arroyo Lento, 21°1'9.50"N, 98°38'45.10"W, 17-31-v-2005, 1520 msnm, A. Contreras et al. $(1 \circlearrowleft)$.

DISCUSIÓN

Endemismo, es un concepto que se debe de tomar con cuidado en grupos que presentan un déficit sobre el conocimiento de su distribución, como ocurre con las luciérnagas en México, lo que se demuestra con el aumento de nuevos registros y descripción de nuevas especies en el país (Zaragoza-Caballero *et al.* 2020; 2023).

Después de considerarse por 10 años a *P. palaciosi* como una especie endémica de Tlaxcala, su distribución actual se amplía a los estados de Hidalgo, Ciudad de México, México y Puebla (Fig. 1) en las provincias biogeográficas de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Oriental,

en localidades por arriba de los 1520 msnm y hasta los 3070 msnm; es más común encontrarlas en elevaciones cercanas a los 2500 msnm, habitando bosques templados. Sin embargo, en Tlanchinol, Hidalgo, habita en Bosque Mesófilo de Montaña.

Photinus palaciosi presenta distribución simpátrica con otras especies de luciérnagas de hábitos nocturnos: en la región de Nanacamilpa, Tlaxcala, con Photinus chapingoensis Zaragoza-Caballero y Campos, 2020 (Lemelin et al. 2020; Zaragoza-Caballero et al. 2020); se registró en campo que en el A.N.P. Bosque de Tlalpan, Ciudad de México, se distribuye con Photinis lugubris Gorham, 1881 y Photinus extensus Gorham, 1881; en Santa Rita Tlahuapan, Puebla, con Photinus producta Gorham, 1881; y en la comunidad Matlatzinca de San Francisco Oxtotilpan, Estado de México, con Photinus sp., en donde cada especie presenta conductas características.

Algunas especies de luciérnagas mexicanas podrían ser confundidas con *Photinus palaciosi* por poseer una morfología externa muy similar: cuerpo alargado, casi paralelo y de talla reducida (8-13mm), élitros de seis a ocho veces más largos que anchos y pronoto un tanto ojival (Zaragoza-Caballero 2012; Zaragoza-Caballero *et al.* 2020), características que comparte con: *P. lucilae* Zaragoza-Caballero, 2020, *P. marquezi* Zaragoza-Caballero, 2020, *P. morronei* Zaragoza-Caballero, 2020 y *P. zempoalensis* Zaragoza-Caballero y Zurita-García, 2020, distribuidas en el Estado de México; *P. lynnfaustae* Zaragoza-Caballero y Rodríguez-Mirón, 2020, *P. ojiviformis* Zaragoza-Caballero y Rodríguez-Mirón, 2020 y *P. tepetzala* Zaragoza-Caballero y Vega-Badillo, 2020, en Puebla y *P. hendrichsi* Zaragoza-Caballero y Cifuentes-Ruiz, 2020 de CDMX., Puebla y Jalisco.

Photinus palaciosi con anterioridad ha sido erróneamente identificada. Por ejemplo, Maquitico-Rocha y Carrillo-Ruiz (2019, Pág. 584, Fig. 4) presentan un edeago que no corresponde a la configuración de *P. palaciosi* y posiblemente corresponde a *P. extensus*. En Campos-Bolaños *et al.* (2017, Pág. 234, Figs. a y b) la vista dorsal y ventral de *P. palaciosi*, no corresponde a esta especie, si no a *P. extensus* (Fig. 2).

Dada la diversidad de luciérnagas en México y, en algunos casos, la poca variación morfológica externa entre especies, es imperativo el uso de literatura especializada y la consulta a especialistas, así como la comparación con ejemplares tipo para corroborar la identificación de *P. palaciosi* y otras luciérnagas.

AGRADECIMIENTOS

Se le agradece al Dr. Santiago Zaragoza-Caballero, curador de Coleoptera en la CNIN-IBUNAM, por facilitar la consulta del material de Lampyridae. Se le agradece a la administración del Área Natural Protegida Bosque de Tlalpan y al financiamiento otorgado por parte de la Secretaría del Medio Ambiente de la CDMX (SEDEMA), la Dirección General del Sistema de Áreas Naturales Protegidas y Áreas de Valor Ambiental de la CDMX (DGSANPAVA) y

la Comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural de la CDMX (CORENADR) para el proyecto "Monitoreo de las Luciérnagas del ANP Bosque de Tlalpan". Al grupo de comunicación social de la ciencia "Nanosapiens" por hacer posible la colaboración con las autoridades de San Francisco Oxtotilpan. A la antropóloga Alejandra Leonor González-Nava, por ser el vínculo con la Presidencia Municipal de Santa Rita Tlahuapan. Al proyecto IN303720 "Flujos de agua, flujos de poder: ecología política etnográfica de la contaminación y la sobreexplotación del agua en Tlahuapan, Puebla" dirigido por la Dra. Paola Velasco-Santos y al proyecto IN303322 "Modo de vida en las ruralidades actuales: precariedad, fragmentación y desigualdad" dirigido por el Dr. Hernán Salas-Quintanal; financiados por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la DGAPA-UNAM. Se agradece a las autoridades locales, ejidatarios y/o pueblos originarios quienes nos extendieron la invitación para colaborar en sus respectivos sitios de avistamiento de luciérnagas, particularmente a la comunidad Matlatzinca de San Francisco Oxtotilpan, al Centro Ecoturístico Dëni y Hacienda Panoaya del Edo. Méx; al "Santuario de la Luciérnaga" del Ejido de Santa Rita Tlahuapan y al Truchero Ejidal San Juan Cuauhtémoc de Puebla.

LITERATURA CITADA

Campos-Bolaños, R., S. Zaragoza-Caballero y C.X. Pérez-Hernández. 2017. Familia Lampyridae. (pp. 234–238).
En: Cibrián-Tovar, D. (Ed.). Fundamentos de entomología forestal. Universidad Autónoma de Chapingo, Estado de México, México.

ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. *Environmental Systems Research Institute*, Redlands.

Ferreira, V. S., O. Keller y M. A. Ivie. 2022. Descriptions of New Species of *Chespirito* Ferreira, Keller & Branham (Coleoptera: Lampyridae: Chespiritoinae) and the First Record for the Subfamily in the United States. *Zootaxa*, 5124(2): 230–237.

https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.5124.2.8

Lemelin, R., P. Jaramillo-López, N. López-Ocaña y E. Del-Val. 2020. In the still of the night: firefly tourism in Mexico. *Anatolia*, 32(1): 12–22.

https://dx.doi.org/10.1080/13032917.2020.1819832

Lewis, S.M., A. Thancharoen, C.H. Wong, T. López-Palafox, P. Velasco-Santos, C. Wu, L. Faust, R. DeCock, A.C.S. Owens, R.H. Lemelin, H. Gurung, W.F.A. Jusoh, D. Trujillo, V. Yiu, P. Jaramillo-López, S. Jaikla y J. Michael Reed. 2021. Firefly tourism: Advancing a global phenomenon toward a brighter future. *Conservation Science and Practice*, 3(5): 0–18.

https://dx.doi.org/10.1111/csp2.391

Lima, W., L.F. Lima-DaSilveira, C.R. Vasconcelos-Da-Fonseca, S. Zaragoza-Caballero. 2021. *Cratomorphus leoneli*: a new firefly from Mexico (Coleoptera: Lampyridae: Cratomorphini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92(e923831): 1–10.

- <u>h t t p s : // d x . d o i . o r g / 1 0 . 2 2 2 0 1 / ib.20078706e.2021.92.3831</u>
- Maquitico-Rocha, Y. y H. Carrillo-Ruiz. 2019. El sistema reproductivo de *Macrolampis palaciosi* Zaragoza-Caballero 2012 (Coleoptera: Elateroidea: Lampyridae). *Entomología Mexicana*, (6): 580–586.
- Maquitico, Y., A. Vergara, I. Villanueva, J. Camacho y
 C. Cordero. 2022. *Photuris lugubris* Female Fireflies
 Hunt Males of the Synchronous Firefly *Photinus palaciosi* (Coleoptera: Lampyridae). *Insects*, 13(10)-915:
 1–9. https://dx.doi.org/10.1111/csp2.3910.3390/insects13100915
- Morrone, J.J., T. Escalante y G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographic provinces: map and shapefiles. *Zootaxa*, (4277): 277–279.

https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8

Pérez-Hernández, C.X., S. Zaragoza-Caballero y A. Romo-Galicia. 2022. Updated checklist of the fireflies (Coleoptera: Lampyridae) of Mexico. *Zootaxa*, 5092(3): 291–317.

https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.5092.3.3

Zaragoza-Caballero, S. 2012. *Macrolampis palaciosi* sp. nov. (Coleoptera: Lampyridae: Photininae), Tlaxcala, México. *Dugesiana*, 19(2): 117–121.

https://dx.doi.org/10.32870/dugesiana.v19i2.4068

Recibido: 6 diciembre 2022 Aceptado: 6 enero 2023

- Zaragoza-Caballero, S., S. López-Pérez, V. Vega-Badillo, D.E. Domínguez-León, G.M. Rodríguez-Mirón, M. González-Ramírez, I.G. Gutiérrez-Carranza, P. Cifuentes-Ruiz, M.L. Zurita-García. 2020. Luciérnagas del centro de México (Coleoptera: Lampyridae): descripción de 37 especies nuevas. Revista Mexicana de Biodiversidad, 91(e913104): 1–70.
 - <u>h t t p s : // d x . d o i . o r g / 1 0 . 2 2 2 0 1 / ib.20078706e.2020.91.3104</u>
- Zaragoza-Caballero, S., S. López-Pérez, M. González-Ramírez, G.M. Rodríguez-Mirón, V. Vega-Badillo, D.E. Domínguez-León y P. Cifuentes-Ruiz. 2023. Luciérnagas (Coleoptera: Lampyridae) del norte-occidente de México con descripción de 48 especies nuevas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94(e945028): 1–81. https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.5028
- Zurita-García, M.L., D.E. Domínguez-León, V. Vega-Badillo, M. González-Ramírez, I.G. Gutiérrez-Carranza, G.M. Rodríguez-Mirón, S. López-Pérez, P. Cifuentes-Ruiz, M. Aquino-Romero y S. Zaragoza-Caballero. 2022. Life cycle and description of the immature stages of a terrestrial firefly endemic to Mexico: *Photinus extensus* Gorham (Coleoptera, Lampyridae). *Zookeys*, 1104: 29–54.

https://dx.doi.org/10.3897/zookeys.1104.80624

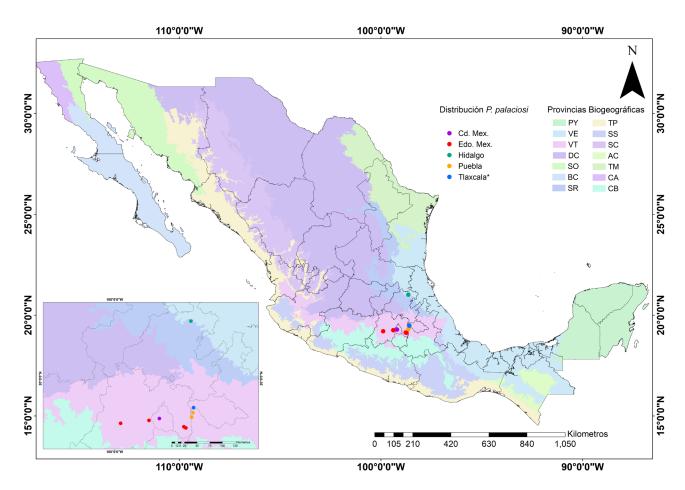


Figura 1. Mapa de distribución de *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012). *Localidad tomada de Zaragoza-Caballero 2012. Las provincias biogeográficas siguen el criterio de Morrone *et al.* (2017); las abreviaturas utilizadas son: Baja Californiana (BC), Californiana (CA), Desierto Chihuahuense (DC), Sonorense (SO), Tamaulipeca (TM), Tierras Altas de Chiapas (AC), Sierra Madre Occidental (SC), Sierra Madre Oriental (SR), Sierra Madre del Sur (SS), la Faja Volcánica Transmexicana (VT), Cuenca del Balsas (CB), Península de Yucatán (PY), Tierras Bajas del Pacífico (TP) y Veracruzana (VE).

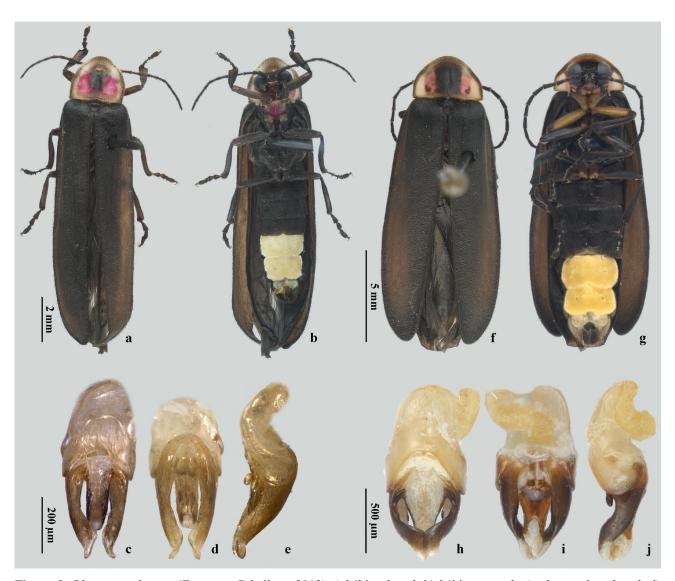


Figura 2. *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) a) hábito dorsal, b) hábito ventral, c) edeago vista dorsal, d) edeago vista ventral, e) edeago vista lateral. *Photinus extensus* Gorham, 1881 f) hábito dorsal, g) hábito ventral, h) edeago vista dorsal, i) edeago vista ventral, j) edeago vista lateral.

Distributional range extension of *Nyctibora tetrasticta* Hebard, 1922 (Blattodea: Ectobiidae: Nyctiborinae) in Mexico

Extensión en la distribución de *Nyctibora tetrasticta* Hebard, 1922 (Blattodea: Ectobiidae: Nyctiborinae) en Mexico

Heidi Hopkins*, Thomas R. Van Devender**, John D. Palting*** y Jiří Hromádka****

*Species File Group, INHS, University of Illinois, Champaign/Urbana, Illinois 61820, USA, cockroachdoc@gmail. com; **Greater Good Charities, 6262 N. Swan Road, Suite 165, Tucson, Arizona 85718, USA, yecora4@comcast. net; ***7339 N. Yucca Via, Tucson, AZ 8570, USA, john.palting@ventana.roche.com; **** Jiří Hromádka, Praha, Velká Chuchle, Czech Republic

Communicating author: T.R. Van Devender, yecora4@comcast.net

ABSTRACT

The Blattodea species *Nyctibora tetrasticta* Hebard, 1922 was previously known only from Sinaloa, Mexico at low elevations in tropical vegetation. It is here documented considerably further north in Sonora, Mexico, at much higher elevations and in a variety of habitats.

Key words. Blattodea, *Nyctibora*, cockroach, range extension, new records.

RESUMEN

La especie de Blattodea *Nyctibora tetrasticta* Hebard, 1922 se conocía previamente sólo de Sinaloa, México en localidades bajas con vegetación tropical. En este trabajo se amplia de forma considerable su distribución hacia el norte en el estado de Sonora, México, en localidades con altitudes mayores y en una variedad de ambientes.

Palabras clave: Blattodea, Nyctibora, cucaracha, distribución, nuevos registros.

The genus Nyctibora was described by Burmeister in 1838 and currently contains 34 species scattered across Mexico, Central and South America, and the Caribbean. Nyctibora tetrasticta Hebard, 1922 (Blattodea: Ectobiidae: Nyctiborinae) is a striking black cockroach described from Sinaloa, Mexico (Hebard 1922). Subsequent to the original description there are no further citations in the literature regarding this species other than that by Princis in his catalog (Princis 1967). Hebard provides no details regarding the manner of capture or habitat of the specimens he examined, but the sparse literature appears to indicate a non-domestic species. Hebard's specimens were listed from "Venvidio, Sinaloa" (here interpreted as El Venadillo, 24.836°N 107.581°W, 27 m elevation.) and "Rosario, Sinaloa" (here interpreted as El Rosario, Sinaloa; 22.984°N 105.862°W, 28 m elevation). Specimens of N. tetrasticta collected or photographed in Sonora, Mexico since 2010 are a major northward range extension of this impressive yet obscure species (Fig. 1).

RESULTS

Nyctibora tetrasticta Hebard, 1922 Blattodea: Ectobiidae: Nyctiborinae

Material examined. On August 5, 2010, a female *N. tetrasticta* was captured at Rancho San Fernando in the Sierra de la Madera, Municipio de Moctezuma, Sonora (29.927°N 109,482°W, 1490 m elev.). This specimen will be deposited at the University of Arizona Insect Collection

in Tucson, Arizona. On September 3, 2012, a female N. tetrasticta carrying an ootheca was photographed at Rancho Los Alisos in the Sierra Aconchi, Municipio de Aconchi, Sonora (29.798°N 110.320°W, 1301 m elev.; Fig. 2). On August 13, 2022, three adult female N. tetrasticta were captured by José Abel Salazar-M. and TRV after dark emerging from a weathered cross board on a wooden door inside a vacant ranch building on Barranco Basaitequi, Rancho Las Playitas (near Bacoachi), Municipio de Arizpe, Sonora (30.570°N 110.106°W, 1255 m elev.). On October 2, 2022, a subimago exuvium was found in the same building. Two of the female specimens will be deposited in the Arizona State University Hasbrouck Insect Collection in Phoenix, Arizona, and the third in the national collection at Universidad Nacional Autónoma de México in Mexico City, Mexico. On September 12, 2022, a female N. tetrasticta was photographed at night on a paved road on the outskirts of Bacanora, Municipio de Bacanora, Sonora (28.980°N 109.392°W, 463 m elev.; Fig. 3). On July 6, 2019, two immature N. tetrasticta were collected in foothills thornscrub-desert grassland transition 12.5 km WSW of Bacoachi, Sonora (30.595°N 110°W, 1225 m elev.; Fig. 4). On April 12, 2023, an immature N. tetrastincta was collected in foothills thornscrub 12.2 km NW of Huépari, Municipio de San Pedro de la Cueva, Sonora (29.468°N 109.616°W, 390 m elev.). The specimens will be deposited in the Arizona State University Hasbrouck Insect Collection. An observation in iNaturalist on July 2021 by Miguel Francisco Enriquez-Galaz was from 20.5 km east of Moctezuma, Municipio de Moctezuma, Sonora (29.824°N 109.471°W, 877 m elev.). Localities and images of *N. tetrasticta* and other Sonoran insects are publicly available in the Madrean Discovery Expeditions database (madreandiscovery.org).

DISCUSSION

Nyctibora tetrasticta is a flightless black cockroach, the adults of which are approximately 25 mm in length. The male is distinguished by four large sub-marginal rufous spots, two each on the dorsum of abdominal segments five and six, (thus the species name, "four-spotted"). The females and immatures are almost entirely deep brownish to black, though all ages and sexes have off-white pulvilli and arolia (Hebard 1922). This species is distinguished from other Mexican species of the genus as follows: from N. truncata by its glabrous dorsum, and in the case of the males, its four rufous spots, and from N. azteca and N. mexicana by its short tegmina and rudimentary wings.

For such a relatively large and striking insect, sightings are rare, and the ecology and life history of this species remain unknown. While the recent collections and observations of female specimens extend the range of *N. tetrasticta* north-northwest by 680 kilometers, they still appear to be restricted to the western, wetter side of the Sierra Madre Occidental, although at the far northern extent of the newly documented range of this species the climate is significantly drier than in the previously documented range in Sinaloa (Gochis et al. 2006).

The New World tropics reaches its northern limit in Sonora, not at the Tropic of Cancer (23.37°N) just north of Mazatlán, Sinaloa. The northernmost tropical deciduous forest (TDF) is in the Sierra San Javier (28.6°N), 680 km north-northwest of Mazatlán and 300 km south of the Arizona border (Van Devender and Reina-G. 2021). Foothills thornscrub (FTS) is a transitional tropical vegetation between TDF and Sonoran desertscrub (SDS) in southern Sonora, and between oak woodland (OW) and SDS in central Sonora (Van Devender and Reina-G. 2021). It extends northward in river valleys to ca. 30.4°N (104 km south of the Arizona border; Van Devender and Reina-G. 2021). In this area, FTS merges into desert grassland (DG) as winter temperatures decline.

Recibido: 13 diciembre 2022 Aceptado: 17 febrero 2023

The original two localities of *N. tetrasticta* at El Rosario and Venadillo, Sinaloa, were in TDF at 27 and 28 m elevation. Recent unpublished observations in iNaturalist confirm its presence near Mazatlán, Sinaloa, and in Colima and Jalisco. The observations from north of Huépari, Bacanora, and east of Moctezuma, Sonora, were in FTS at 390. 463, and 877 m elevation. The other records from Sonora were from much higher elevations in more temperate habitats. Rancho Los Alisos in the Sierra Aconchi is in a transition between FTS and oak woodland at 1301 m elevation. Barranco Basaitequi near Bacoachi is in a transition between FTS and desert grassland at 1255 m elevation only 84 kilometers south of the United States border. N. tetrasticta very likely occurs in many other areas in tropical Sonora. Rancho San Fernando in the Sierra de la Madera is in oak woodland at 1485 m elevation. At both Ranchos Los Alisos and San Fernando, N. tetrasticta was living in the leaves of sotol (Dasylirion gentryi, Asparagaceae), which is widespread in oak woodland and higher FTS habitats.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Diego Barrales-A., Charles Hedgcock, and Susan D. Carnahan for the use of their photographs. The Barranco Basaitequi specimens were found during Greater Good Charities' Madrean Discovery Expedition Rock Horned Lizard (*Phrynosoma ditmarsi*) Project. José Abel Salazar-M. and Guillermo Molina-P. were the field biologists for the project. The Huépari specimen was found on the MDE Rancho El Aguaje Expedition. An anonymous reviewer alerted us to iNaturalist records.

LITERATURE CITED

Gochis, D.J., L. Brito-C. and W.J. Shuttleworth. 2006. Hydroclimatology of the North American Monsoon region in northwest Mexico. *Journal of Hydrology* 316 (1–4): 53-70.

https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.04.021

Hebard, M. 1922. Dermaptera and Orthoptera from the State of Sinaloa, Mexico: Part I. Dermaptera and non-saltatorial Orthoptera. *Transactions of the American Entomological Society* 48(3): 157-196.

Princis, K.A. 1967. In M. Beier (ed.). *Blattariae: Suborbo [sic] Epilamproidea. Fam.: Nyctiboridae, Epilampridae. Orthopterorum Catalogus*, W. Junk, s'Gravenhage (11): 617-710.

Van Devender, T.R., and A.L. Reina-G. 2021. The vegetation of Sonora, Mexico. *Phytoneuron* 2021:67:1-22.

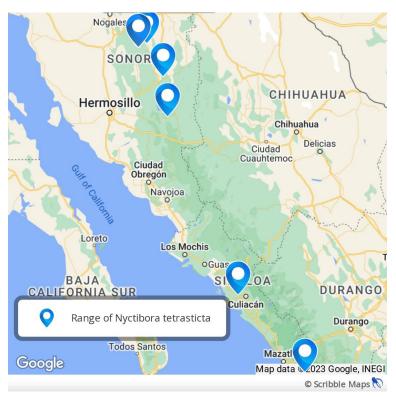


Figure 1. Current range of *N. tetrasticta*. The two southernmost points were the extent of the known range prior to 2010.



Figure 2: Adult female *N. tetrasticta* with ootheca photographed at Rancho los Alisos, Sonora, Mexico.Photo by Charles Hedgcock.



Figure 3: Adult female N. tetrasticta photographed near Bacanora, Sonora, Mexico. Photo by Diego Barrales-Alcalá.



Figure. 4: Immature N. tetrasticta photographed near Bacoachi, Sonora, Mexico. Photo by Susan D. Carnahan.

Artículo

http://zoobank.org/3181A6B1-E7B4-43C9-BE18-F034AE98F4DF

Microvertebrados fósiles asociados a montículos de hormigueros de *Pogonomyrmex barbatus* (Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae) en Jalisco, México

Fossil microvertebrates associated to ant mounds of *Pogonomyrmex barbatus* (Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae) in Jalisco, Mexico

Yoalith Guadalupe Casillas-Ramírez^{1,5}, Claudia Aurora Uribe-Mú^{2*}, Margarito Mora-Núñez³ y Miguel Vásquez-Bolaños⁴

¹Departamento de Ecología Aplicada, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. yoalith.casillas3920@academicos.udg.mx ORCID: https://orcid.org/0009-0001-5192-2502, ²aurora.uribe@academicos.udg.mx ORCID: https://orcid.org/0000-0003-1781-0301, ³Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. mmora@academicos.udg.mx ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4287-1408, ⁴miguel.vasquez@academicos.udg.mx ORCID: https://orcid.org/0000-0002-6494-5199, ⁵Doctorado en Ciencias en Ecofiosiología y Recursos Genéticos, Departamento de Ecología Aplicada, CUCBA, Universidad de Guadalajara. México.

Corresponding autor: *aurora.uribe@academicos.udg.mx

RESUMEN

Las hormigas cosechadoras del género *Pogonomyrmex* presentan una amplia gama en las formaciones y materiales que rodean la entrada de sus nidos. En Zacoalco de Torres, Jalisco, en el Occidente de México, la especie de hormiga *Pogonomyrmex barbatus* (Smith, 1858) produce nidos con montículos compuestos por guijarros y microvertebrados fósiles. En el complejo lagunar Chapala-Zacoalco se localizan fósiles correspondientes a los periodos Neógeno y Cuaternario. En este estudio se obtuvieron estimaciones de la densidad de nidos, circunferencia, superficie, altura y volumen de los montículos, así como el número y tamaño de entradas de 11 hormigueros. Se recolectaron 53 muestras de montículos para determinar su composición, peso, porcentaje de fósiles y la relación entre el peso total de las muestras con el porcentaje de fósiles que contienen. La densidad de nidos de *P. barbatus* fue de 3.17/ha, similar a la reportada en zonas de pastoreo intenso para otras especies de hormigas del género *Pogonomyrmex*. La variación en volumen del montículo se atribuye a la recolocación de grava, fósiles y otros sedimentos por la actividad de las hormigas excavadoras. La presencia de fósiles en los hormigueros favorece el reconocimiento de áreas con potencial fosilífero. La recolecta en los montículos de estas hormigas facilita la obtención de microvertebrados fósiles, aunque existe el inconveniente que las muestras provenientes de diferentes estratos se mezclan por efecto de la recolocación de materiales que realizan las hormigas. Existe una débil relación positiva entre el peso de las muestras obtenidas con el porcentaje de fósiles que contienen, lo cual sugiere que hay una gran variación en la abundancia de material fosilífero obtenidos de los montículos a través de recolectas poco invasivas.

Palabras clave: Hormiga cosechadora, paleontología, Jalisco, superficie del nido, estructura.

ABSTRACT

Harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* have shown great variation in the formations and materials that surround the entrance of their nests. In Zacoalco de Torres, Jalisco, Western Mexico, the ant species *Pogonomyrmex barbatus*, Smith, 1858 produces nests with mounds composed of pebbles and fossil microvertebrates. Fossils from the Neogene-Quaternary tectonic period are located in the Chapala-Zacoalco lagoon complex. In this study, estimates of the nest density, circumference, surface area, height and volume of the mounds, as well as the number and size of entrances to the nest were obtained from 11 anthills. Fifty three samples were collected to determine mound composition, weight, percentage of fossils, and the relationship between the total weight of the samples and the percentage of fossils they contain. The nest density of *P. barbatus* was 3.17/Ha, similar to that reported in intense grazing areas for other ant species of the genus *Pogonomyrmex*. The variation in mound volume is attributed to the relocation of gravel, fossils and other sediments caused by the activity of digger ants. The presence of fossils in the anthills favors the recognition of areas with fossiliferous potential. The mounds of those ants facilitates the fossil microvertebrates sampling, although there is the drawback that the samples from different strata are mixed due to the effect of the repositioning of materials carried out by the ants. There is a weak positive relationship between the weight of the samples and the percentage of fossils they contain, this suggests a great variation in the abundance of fossiliferous material obtained from the mounds by minimally invasive collections.

Key words: Harvester ant, paleontology, Jalisco, nest suface, structure.

Pogonomyrmex Mayr, 1868 es un género de hormigas cosechadoras perteneciente a la subfamilia Myrmicinae (Vásquez-Bolaños 2011). El género es exclusivo del Continente Americano e incluye un total de 92 especies actuales con una amplia distribución (Mackay *et al.* 1985, Johnson 2021). En México se ha reportado la presencia de 22 espe-

cies, en 26 estados de la República Mexicana (Vásquez-Bolaños 2015). Estas hormigas habitan diversos tipos de vegetación desde el bosque de pino-encino, bosque tropical, chaparral, matorral y sobre todo vegetación secundaria (Alatorre-Bracamontes y Vásquez-Bolaños 2010).

Las hormigas cosechadoras pueden remover hasta el

10% de la producción anual de semillas de un sitio, ocasionando cambios importantes en la abundancia relativa de plantas en las comunidades vegetales (MacMahon *et al.* 2000, Uhey y Hoffstetter 2022). Como ingenieros del ecosistema, al construir sus nidos pueden crear condiciones bióticas y abióticas que afectan de manera indirecta a otros organismos tanto vegetales como animales, son agentes importantes en los procesos funcionales de las comunidades y ecosistemas al afectar la dinámica de la red trófica, los flujos de materia y energía, así como la composición química y física del suelo (Carlson y Whitford 1991, Wagner *et al.* 1997, Frouz y Jilková 2008, Gosselin *et al.* 2016, Nicolai 2019, De Almeida *et al.* 2020a, De Almeida *et al.* 2020b, Menta y Remelli 2020, Uhey y Hofstetter 2022).

El tamaño de las colonias es muy variado, para las especies de América del Norte se han reportado abundancias de 100 a 1500 obreras por colonia en forrajeo individual y más de 10 000 obreras en aquellas que presentan forrajeo grupal (Johnson 2000). Algunos estudios han mostrado que el tamaño de las colonias está influenciado por la disponibilidad de recursos para alimentación, la calidad y la cantidad de semillas (MacMahon et al. 2000, Tschinkel 2004). Las colonias de *Pogonomyrmex* pueden vivir entre 14 y 30 años, la densidad de nidos es variable ya que las estimaciones en las diferentes especies van desde 20 a 150 colonias por hectárea; esta variación puede cambiar año con año y además está influenciada principalmente por la textura del suelo y el régimen de lluvias de la localidad (Kirkham y Fisser 1972, Johnson 1992, Porter y Jorgensen 1988, MacMahon et al. 2000). Las hormigas de este género se caracterizan por construir nidos cubiertos con montículos de grava, los cuales presentan a su alrededor un radio entre 35 a 70 cm libre de vegetación; la profundidad del nido puede variar, pero particularmente para *Pogonomyrmex barbatus* (Smith, 1858) se han encontrado nidos con 3.75 m de profundidad, tamaño de entrada de 15 mm de diámetro promedio y una altura de montículo de 1 a 3 cm (MacMahon et al. 2000). Los montículos de los nidos hechos con grava, suelen incluir desechos y diversos materiales como cubiertas de frutos, esqueletos de artrópodos, insectos, semillas, fragmentos de semillas, trozos de tallos y hojas, excremento, fragmentos de cristal, trozos de carbón y piezas de huesos (Shipman y Walker 1980, Wheeler y Wheeler 1983, Quintana-Ascencio y González-Espinoza 1990, Smith y Tschinkei 2005).

Algunos trabajos han mostrado la presencia de pequeños fragmentos de restos fósiles (microvertebrados fósiles) en los nidos de hormigas cosechadoras, como en la especie europea *Messor barbarus*, Linaeus 1767 y en las especies americanas *P. occidentalis*, Cresson, 1865 y *P. barbatus* (Shipman y Walker 1980, Matthias y Carpenter 2004, Martin-Perea *et al.* 2019, Korth *et al.* 2022). A pesar de que en América estos estudios de fósiles en hormigueros se han realizado desde el s. XIX por autores como Hatcher (1896), los estudios paleontológicos relacionados con microvertebrados son escasos comparados con fósiles de mayor tamaño, quizás debido a la dificultad para localizar los yacimientos y las pequeñas dimensiones del material fosilizado, el cual se ha reportado en rangos de 0.5 a 3.0 mm (Matthias y Carpenter 2004).

En México, existen diversas excavaciones donde se ha obtenido material fosilífero de gran tamaño pero solamente en algunos de ellos se han extraído microvertebrados fósiles para su estudio (Montellano-Ballesteros 2015, Cruz *et*

al. 2022). El estado de Jalisco cuenta con numerosos yacimientos fósiles que van desde el Cretácico, 144 a 65 millones de años (Ma) hasta el Pleistoceno (1.8 a 0.01 Ma); las localidades más ricas en restos fósiles del Pleistoceno forman parte del complejo Chapala-Zacoalco e incluyen gran cantidad de taxones (García et al. 2014). Particularmente en la región de Zacoalco, la presencia de las especies de hormigas cosechadoras P. desertorum Wheeler, 1902 y P. barbatus (Vásquez-Bolaños 2015), facilita la obtención de microvertebrados fósiles a partir de los montículos de sus nidos de forma similar a como se ha reportado en Estados Unidos con otras especies del género *Pogonomyrmex*, o en Europa y África con hormigas del género *Messor* (Matthias y Carpenter 2004, Martín-Perea et al. 2019). La finalidad de este estudio, es describir la estructura externa de los montículos de los nidos de P. barbatus y dar a conocer la presencia de microvertebrados fósiles asociados a los nidos de esta especie de hormiga en la zona fosilífera de Zacoalco de Torres en el estado de Jalisco, México.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El área de estudio está ubicada en el municipio de Zacoalco de Torres, Jalisco, México (20°13′39.72″ N -103°34′9.84″ O), entre la laguna de San Marcos y la laguna de Zacoalco (Fig. 1). La geología de este terreno es básicamente ígnea extrusiva de composición basáltica (Pastrana 1987) y de acuerdo con la cartografía 1:250,000 geológico-minera (SGM 2000), el sitio está formado por Tp1B-A rocas volcánicas de tipo basáltico- andesita del periodo Neógeno de la época del Plioceno, datadas en aproximadamente 5.1 millones de años de antigüedad. También se encuentran sedimentos aluviales correspondientes al Pleistoceno y Holoceno (García *et al.* 2014).

La cartografía litológica 1:250,000 del Servicio Geológico Mexicano (SGM 2004) muestra que el sitio tiene origen de tipo epiclástico, lo cual indica que contiene fragmentos de origen volcánico (Díaz de Neira *et al.* 2019) y en la cartografía edafológica 1:50,000 se describen los tipos de unidades de suelo, Solonchak gléyico y Vertisol pélico (CETENAL 2004).

La evolución tectónico-volcánica del Centro Occidente de México es el resultado de una gran actividad tectónica del Neógeno y Cuaternario (Lugo-Hubp 1990, Castillo et al. 2017), el vulcanismo, aunado con el fallamiento extensional de esta zona, condicionó el cierre del lago de Chapala y originó la formación de los lagos San Marcos, Zacoalco y Sayula (Castillo et al. 2017). De acuerdo al sistema de clasificación bioclimática global propuesta por Rivas-Martínez et al. (2011), la zona de estudio pertenece al Macrobioclima Tropical, presenta una estación de lluvias coincidente con el período más cálido del año y un periodo de sequía de duración variable, relacionado a la temporada de temperaturas relativamente más bajas (Gopar-Merino et al. 2022). Las lagunas de San Marcos, Zacoalco y Sayula, forman parte de una cuenca endorreica por lo que la cantidad de agua que contienen depende principalmente del régimen de lluvias anual de años anteriores (Gopar-Merino et al. 2022). En la región, el principal uso del suelo es agrícola, el sitio de estudio presenta perturbación por actividades humanas, se utiliza parcialmente como tiradero de basura por las comunidades cercanas, y hay presencia de vegetación espinosa, gramíneas y otras especies vegetales que proporcionan recursos alimenticios a las hormigas cosechadoras.

Todas las muestras y datos obtenidos de los montículos de hormigueros provienen de la misma zona de estudio anteriormente descrita y están depositados en la Colección Paleontológica del Centro de Estudios de Zoología de la Universidad de Guadalajara (CEZUG).

Hormigueros de *Pogonomyrmex*

Para determinar la densidad de nidos de *P. barbatus* se utilizaron las imágenes de satélite más actualizadas en la zona de estudio las cuales corresponden al año 2019 en la aplicación de Google Earth (Google Earth / INEGI CNES/ Airbus 2019). Se trazó una parcela de tamaño 120 x 525 m, dentro de la cual se contó el número de montículos de nido presentes en el área.

El muestreo para describir los montículos de los hormigueros se realizó únicamente para el año 2021. Se revisó la estructura exterior de 12 nidos de *P. barbatus*, a cada uno de los cuales se le asignó una clave, se registró la hora de muestreo con la finalidad de determinar la actividad de la colonia y su estado (activo/inactivo). Para cada montículo se registró la siguiente información: número de entradas en los nidos, tamaño de entrada, circunferencia del montículo, altura del montículo; se estimó la superficie y volumen de montículo con las siguientes formulas (Carlson y Whitford 1991, Chen y Li 2012):

$$S=p (D+d/4)^2$$
 $V=p.r^2.h/3$

Donde S es la superficie del montículo, D es el diámetro mayor del montículo en m, d es el diámetro menor del montículo en m, π =3.1415, r es el radio y h es la altura del montículo.

Con la información obtenida se realizó la estadística descriptiva en donde se obtuvieron rangos, promedios, coeficiente de variación (cv) y desviación estándar (de) del tamaño de la entrada, circunferencia, altura, superficie y volumen del montículo.

Presencia de fósiles

La presencia de microvertebrados fósiles se determinó a través de la revisión de muestras obtenidas de la zona de estudio y que están depositadas en la Colección Paleontológica del Centro de Estudios de Zoología de la Universidad de Guadalajara (CEZUG). Las 53 muestras provenientes de 29 montículos de nidos de *P. barbatus* se recolectaron durante los años 2010, 2011, 2012, 2013 y 2021(Fig. 2). La recolección del material se realizó únicamente en la zona superficial del montículo con una pala de 12 cm de ancho, a profundidades no mayores al grosor de la hoja de la pala. La colecta se realizó desde la parte exterior del montículo hacia el centro, evitando perturbar la actividad del hormiguero (Fig. 3).

El material obtenido se organizó por fecha de colecta y número de hormiguero, se registró el peso neto de cada muestra y con ayuda de un microscopio estereoscópico Zeiss se procedió a separar el material fósil del resto de las rocas. Una vez separados, los fósiles se pesaron y midieron, se obtuvo la estadística descriptiva del peso total de cada muestra, el peso de fósiles, se estimó el porcentaje de fósiles por muestra y su coeficiente de variación. Para determinar si existía relación entre el peso total de las muestras y la proporción de fósiles/muestra, se realizó un análisis de correlación de rangos de Spearman.

Los sedimentos presentes en las muestras de los montí-

culos de los nidos se clasificaron de acuerdo con la escala granulométrica de Wentworth (1922), la cual permite diferenciar la composición de materiales granulométricos independientemente de su naturaleza química. Las muestras recolectadas en la superficie de los montículos correspondieron al tamaño de guijarros (fósiles y rocas), mientras que los materiales de menor tamaño depositados en las zonas inferiores del montículo no se consideraron en el muestreo.

RESULTADOS

Hormigueros de Pogonomyrmex

La densidad de nidos, se calculó solo para el año 2019 a través de las imágenes de satélite de Google Earth. La presencia de 20 montículos de nidos fue estimada dentro de un área de 63, 000 m² por lo tanto, la densidad obtenida correspondió a 3.17 nidos /ha.

En 2021 se realizó el muestreo para la descripción de la estructura exterior de los montículos de *P. barbatus*, de los 20 nidos observados, cinco estaban inactivos y por condiciones propias de la zona, cuatro montículos se encontraron enterrados, por tal motivo los datos que a continuación se mencionan corresponden a solo 11 montículos activos.

El número de entradas por nido fue variable entre las muestras, cuatro nidos presentaron dos o tres entradas por lo que en total se obtuvieron 16 datos. El tamaño de las entradas estuvo entre los 15 y 80 mm, (promedio = 33.97 mm, de = 20.43 mm). Las circunferencias de los montículos de los nidos oscilaron entre los 2.59 hasta los 9.05 m, (promedio = 6.012 m, de = 2.096 m, cv = 34.86%). La altura de los montículos fue la variable que mostró mayor heterogeneidad (cv= 108.07%), se encontraron montículos con alturas al ras del suelo hasta aquellos con una altura de 37 cm, (promedio = 10.136 cm, de = 11.507 cm). La superficie del montículo midió entre $0.35 \text{ m}^2 \text{ y } 5.31 \text{ m}^2 \text{ (promedio } = 2.737 \text{ m}^2 \text{ m}^2 \text{ promedio } = 2.737 \text{ m}^2 \text{ m}^2$ m^2 , de = 1.662 m^2 , cv = 60.73%). Finalmente, el volumen del montículo también fue muy variable (cv = 101.16%), osciló entre los $0.002 \text{ m}^3 \text{ y los } 0.348 \text{ m}^3$, (promedio = 0.129 m^3 , de = 0.130 m^3) (Cuadro 1).

Presencia de fósiles

Los montículos de los nidos de *P. barbatus* en el sitio de estudio, están compuestos por rocas basálticas, microvertebrados fósiles, material vegetal y algunas conchas de micromoluscos actuales. En las 53 muestras obtenidas hubo presencia de material fósil. La muestra con mayor peso neto total fue de 2,508.5 g y la de menor peso fue de 38 g, (promedio = 790 g, de = 535.9 g). La muestra con mayor peso de material fósil fue de 375.20 g y la de menor peso fue de 1.60 g, (promedio = 64.07 g, de = 82.12 g).

El valor máximo de porcentaje de fósiles fue de 24.11% y el mínimo de 0.53% (promedio = 6.79%, de = 5.77%, c.v = 85.09%) (Cuadro 2). El coeficiente de correlación de Spearman mostró que existe una débil correlación positiva pero estadísticamente significativa entre el peso neto de las muestras de sedimento con la proporción de fósiles que presentan ($r_{(53)} = 0.3726$, p < 0.05), por lo que existe gran heterogeneidad en el porcentaje de fósiles que contienen las muestras.

De acuerdo con la información geológica disponible para el área (García *et al.* 2014), los microvertebrados fósiles encontrados en la zona de estudio corresponden a estratos del Pleistoceno pertenecientes al periodo Cuaternario, entre los fósiles obtenidos, se destaca la presencia de vértebras de peces, huesos de aves, así como dientes de mamíferos, reptiles y peces (Figura 4). La mayoría de los fósiles presentó una coloración oscura con partes de tonalidad ambarina. El fósil de mayor tamaño fue de 8.9 mm y el de menor medida fue de 2.1 mm, (promedio = 4.37 mm, de = 1.89 mm). La roca de mayor medida fue de 5.9 mm y la de menor medida de 1.9 mm (promedio = 3.38 mm, de = 0.95 mm).

DISCUSIÓN

La densidad de nidos de hormigas se ha evaluado a través de distintos métodos de muestreo, sin embargo, dentro de la misma especie, puede representar variaciones de acuerdo a los tipos de vegetación, por efecto del suelo, por temporadas del año o por causa del disturbio (Whitford 1978, MacMahon et al. 2000, Uhey y Hofstetter 2022). Algunos estudios han mostrado que los principales factores que afectan la abundancia, diversidad y densidad de nidos de hormigas cosechadoras, son la ganadería y la compactación del suelo (Soulé y Knapp 1996, McMahon et al. 2000, Usnick y Hart 2002, Smith y Tschinkel 2005, Rivas-Arancibia 2014). *P. barbatus* se ha reportado como una especie abundante en el estado de Jalisco, en sitios con poca vegetación o perturbación por efecto del cultivo y ganadería (Vásquez-Bolaños 1997), lo que demuestra su capacidad para tolerar algunos tipos de disturbio. El presente estudio muestra que la densidad de nidos de *P. barbatus* fue mucho menor a la registrada en otras especies del género Pogonomyrmex, y similar a la densidad reportada para sitios con pastoreo intenso (Rogers y Lavigne 1974, Soulé y Knapp 1996, Usnick y Hart 2002, Smith y Tschinkel 2005). Sin embargo, en el área de muestreo no se realizan actividades de ganadería extensiva, la perturbación observable en la zona es el uso del suelo como tiradero de basura de las comunidades cercanas. La baja densidad de nidos de P. barbatus puede ser atribuida a otros factores no identificados. como el tipo de sedimento u otro disturbio no observado en revisiones anteriores (Uhey y Hofstetter 2021).

Algunos estudios han mostrado que el tamaño de las colonias (número de individuos) de hormigas, depende de la disponibilidad de alimento y podría variar de acuerdo con la estacionalidad y los hábitos de forrajeo de las especies (MacMahon et al. 2000). La variación en el tamaño del nido entre distintas comunidades vegetales se ha atribuido a la cantidad y calidad de semillas disponibles como recurso alimenticio para las hormigas (MacMahon *et al.* 2000). En este estudio, encontramos variaciones del 30%, 60% y hasta más del 100% en el tamaño del nido si consideramos como estimador, la circunferencia, la superficie o el volumen del montículo. Los materiales encontrados en los montículos de P. barbatus variaron en tamaño, pero prevaleció la presencia de guijarros, característica en los montículos de los nidos de esta especie (Wagner et al. 1997, MacMahon et al. 2000, Matthias y Carpenter 2004). Las hormigas pueden transportar hacia el nido diversos materiales como fragmentos de huesos, semillas, rocas y pequeños fósiles (Shipman y Walker 1980, Wheeler y Wheeler 1983, Wagner et al. 1997, MacMahon et al. 2000, Korth et al. 2022), los cuales, eventualmente podrían integrarse como componentes de los montículos. Algunos autores sugieren que los materiales son acarreados desde el exterior a los montículos lo cual implica que para transportar microfósiles, el material debe estar expuesto y disponible para las hormigas; otros

estudios sugieren que los sedimentos se extraen del suelo como parte de los materiales sobrantes al excavar las cámaras del nido (Shipman y Walker 1980, Matthias y Carpenter 2004, Schoville et al. 2009). Matthias y Carpenter (2004) realizaron un estudio experimental con cristales y fósiles en nidos de P. occidentalis para determinar la procedencia de los materiales que componen el montículo de las hormigas y el acomodo de estos; los resultados mostraron que los microvertebrados fósiles provenían de excavaciones del nido y de zonas cercanas a su alrededor. El aporte de materiales del exterior ocasionaría un incremento en el volumen del montículo que no estaría relacionado con la abundancia de cámaras en el nido y por ende, el tamaño de la colonia. Sin embargo, Smith y Tschinkel (2005) realizaron otro estudio experimental con P. badius en el cual encontraron que la mayoría del material del nido proviene del exterior, además para esta especie, el tamaño del montículo es un buen estimador del tamaño aproximado de la colonia. La relación entre el tamaño del montículo y el tamaño del nido puede variar entre especies, al igual que el origen de los materiales para la construcción del nido (Lavigne 1969, MacMahon et al. 2000, Matthias y Carpenter 2004, Tschinkel 2004, Smith y Tschinkel 2005, Schoville et al. 2009). En este estudio no obtuvimos evidencia del acarreo de sedimentos de origen externo al hormiguero y los suelos en la localidad son de tipo sedimentario, con escasa cantidad de rocas. Por tanto, la variación en el volumen de los montículos por la presencia de guijarros y microvertebrados fósiles, se atribuyen a la recolocación de materiales proveniente de los estratos inferiores, debido a la actividad de las hormigas excavadoras que laboran en la formación de cámaras y túneles.

P. barbatus es una especie de amplia distribución en los estados del centro y norte de México (Vásquez-Bolaños 2015). La revisión de nidos de P. barbatus favorece el reconocimiento de zonas de interés paleontológico y facilita la colecta de muestras de forma similar a los estudios de hormigueros con *P. occidentalis* y *Messor* sp. (Shipman y Walker 1980, Martin-Perea et al. 2019). La presencia de fósiles en todas las muestras analizadas en este estudio, sugiere que es posible obtener material fosilífero con recolectas poco invasivas en los montículos sin necesidad de llevarse todo el material de estas estructuras, de manera que se evitaría la alteración de los procesos funcionales que realizan las hormigas, a nivel de comunidad y ecosistema (MacMahon et al. 2000, Uhey y Hofstetter 2022). Sin embargo, la variación estacional reportada en los componentes de los montículos de hormigas cosechadoras (Smith y Tschinkel 2005) y la gran heterogeneidad encontrada en las proporciones de fósiles por muestra, sugiere que los paleontólogos deberían realizar muestreos con más frecuencia para la obtención de fósiles.

A pesar de las ventajas que ofrece la recolecta de fósiles en hormigueros, existe una recolocación del material en los sedimentos, lo que implica una pérdida de información de índole paleontológico, tal y como ocurre en nidos de *P. occidentalis* (Matthias y Carpenter 2004). Debido a esto, es necesario guardar especial cuidado en la obtención y datación de material fósil proveniente de zonas con ausencia de datos geológicos. Es necesario incrementar los estudios sobre el comportamiento de *P. barbatus* en la construcción de cámaras en los nidos para comprender el papel de las hormigas como agentes tafonómicos activos en la bioturbación y recolocación de fósiles (Martin-Perea *et al.* 2019).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. José L. Navarrete-Heredia por su apoyo en la toma de fotografías del material fósil; a los revisores por las valiosas sugerencias y comentarios que enriquecieron este documento; a los estudiantes voluntarios que dedicaron horas en la colecta y, sobre todo en la separación del material en el laboratorio: Ana Luisa Zepeda Rivera, Mireya Ayón Mejía, Ana Lilia Rosales Campos y Alonso Emmanuel Vázquez Fonseca. Por otro lado, el primer autor agradece al programa de Doctorado en Ciencias en Ecofisiología y Recursos Genéticos de la Universidad de Guadalajara.

LITERATURA CITADA

- Alatorre-Bracamontes, C. E. y M. Vásquez-Bolaños. 2010. Lista comentada de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del norte de México. *Dugesiana*, 17(1): 9-36. https://doi.org/10.32870/dugesiana.v17i1
- Carlson, S. R. and W.G. Whitford. 1991. Ant mound influence on vegetation and soils in a semiarid mountain ecosystem. *American Midland Naturalist*, 126(1): 125-139.
- Castillo, M., E. Muñoz-Salinas, J. L. Arce and P. Roy. 2017. Early Holocene to present landscape dynamics of the tectonic lakes of west-central Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, (80): 120-130. https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.09.024
- CETENAL. 2004. Carta edafológica Zacoalco de Torres F-13-D-85 Jalisco. Escala 1:50,000. México. Secretaría de la Presidencia, Comisión de Estudios del Territorio Nacional. México. 1 Mapa.
- Chen Y.W. and X.R. Li. 2012. Spatio-Temporal Distribution of Nests and Influence of Ant (*Formica cunicularia* Lat.) Activity on Soil Property and Seed Bank alter Revegetation in the Tengger Desert. *Arid Land Research and Management*, 26(4): 365-378.

https://doi.org/10.1080/15324982.2012.694393

- Cruz, J. A., Corona-M., E., Moreno-Flores, O. y J. Arro-yo-Cabrales. 2022. El estudio de los microfósiles en Santa Lucía: Su importancia para la reconstrucción ecológica. Centro INAH Morelos, Suplemento cultural El Tlacuache, (1039): 2-9.
- De Almeida, T., Blight, O., Mesléard, F., Bulot, A., Provost, E. and T. Dutoit. 2020a. Harvester ants as ecological engineers for Mediterranean grassland restoration: Impacts on soil and vegetation. *Biological Conservation*, (245): 1-8

https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108547

- De Almeida T., Mesléard F., Santonja M., Gros R., Dutoit T. and O. Blight. 2020b. Above- and below-ground effects of an ecosystem engineer ant in Mediterranean dry grasslands. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1935): 1-10
 - https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1840
- Díaz de Neira, S. J. A., G. Gallastegui Suárez, L. González Menéndez y M. J. Mancebo. 2019. *Vocabulario de rocas, sedimentos y formaciones superficiales*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- Frouz, J. and V. Jilková. 2008. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, (11):191-199.
- García G., E.X., M. Mora-Núñez y R. Maciel-Flores. 2014. Paleontología de Jalisco. (pp. 393-398). En: Solis G., H.

- R. y K. A. y P. Planter (Coords.). *Jalisco en el mundo contemporáneo: aportaciones para una enciclopedia de la época. / Tomo III: ciencias biomédicas y fisicoquímico-biológicas.* Universidad de Guadalajara-Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología. Guadalajara, México.
- Google Earth / INEGI CNES/ Airbus. 2019. Municipio de Zacoalco de Torres, Jalisco. GoogleEarth Versión 9.183.0.1. Fecha de imágenes: 31/3/19. http://www.google.com/earth/index.html. Fecha de consulta: 7 de Junio de 2021.
- Gopar-Merino, L. F., Macías-Rodríguez, M. Á. y J. Giménez de Azcárate. 2022. Bioclimatología, indicadores Florísticos y Vegetación Potencial de la subcuenca Sayula, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, 100(4): 877-898

https://doi.org/10.17129/botsci.3041

Gosselin, E. N., Holbrook, J. D., Huggler, K., Brown, E., Vierling, K. T., Arkle, R. S. and D.S. Pilliod. 2016. Ecosystem engineering of harvester ants: effects on vegetation in a sagebrush-steppe ecosystem. Western North American Naturalist, 76(1): 82-89.

https://doi.org/10.3398/064.076.0109

- Hatcher, J. B. 1896. Some localities for Laramie mammals and horned dinosaurs. *The American Naturalist*, 30(350): 112-120.
- Johnson, R. A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia*, 89(1): 118-124.

https://doi.org/10.1007/BF00319023

- Johnson, R. A. 2000. Seed-harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) of North America: an overview of ecology and biogeography. *Sociobiology*, 36(1): 89-122.
- Johnson, R. A. 2021. A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae): Part II. *Zootaxa*, 5033(1): 1-230.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.5033.1.1

- Kirkham, D. R. and H.G. Fisser. 1972. Rangeland relations and harvester ants in northcentral Wyoming. *Journal of Range Management*, 25(1): 55-60. http://dx.doi.org/10.2307/3896667
- Korth, W.W., Boyd, C.A., Person, J.J. and D.K. Anderson. 2022. Fossil mammals from ant mounds situated on exposures of the Big Cottonwood Creek Member of the Chadron Formation (latest Eocene-early Oligocene), Sioux County, Nebraska. *Paludicola*, 13(4): 191-344.
- Lavigne, R. J. 1969. Bionomics and nest structure of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 62(5): 1166-1175.

https://doi.org/10.1093/aesa/62.5.1166

- Lugo-Hubp, J. 1990. El relieve de la República Mexicana. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 9(1): 82-111
- MacKay, W. P., MacKay, E.E., Perez Domínguez, J.F., Valdéz Sánchez L.I. y P. Vielma Orozco. 1985. Las hormigas del estado de Chihuahua México: el género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 11(1): 39-54.
- MacMahon, J. A., Mull, J. F. and T. O. Crist. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex spp.*): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and*

- *Systematics*, 31(1): 265-291. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.265
- Martín-Perea, D., Fesharaki, O., Soledad Domingo, M., Gamboa, S. and M. Hernández Fernández. 2019. *Messor barbarus* ants as soil bioturbators: Implications for granulometry, mineralogical composition and fossil remains extraction in Somosaguas site (Madrid basin, Spain). *Catena*, (172): 664-677.

https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.09.018

Matthias, A. and K. Carpenter. 2004. Experimental fossil and glass bead collecting by the harvester ant. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläntologie Monatshefte*, (2): 80-86.

https://doi.org/10.1127/njgpm/2004/2004/80

Menta, C. and S. Remelli. 2020. Soil health and arthropods: From complex system to worthwhile investigation. *Insects*, 11(1): 1-21

https://doi.org/10.3390/insects11010054

- Montellano-Ballesteros, M. 2015. Síntesis sobre el registro fósil de los mamíferos mesozoicos mexicanos. *Boletín Geológico y Minero*, 126 (1): 1-14.
- Nicolai, N. 2019. Ecological engineers'nests benefit plant recovery following fire in a semiarid grassland, New Mexico, USA. *Journal of Vegetation Science*, 30(4): 709-719.

https://doi.org/10.1111/jvs.12755

- Pastrana, A. 1987. Datos geomorfológicos de la cuenca lacustre Zacoalco-Sayula, Jalisco. *Arqueología*, (1): 195–222.
- Porter, S. D. and C.D. Jorgensen. 1988. Longevity of harvester ant colonies in southern Idaho. *Journal of Range Management*, 41(2): 104-107.
- Quintana-Ascencio, P. F. y M. González-Espinoza. 1990. Variación estacional en la dieta de *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) en nopaleras del centro de México. *Folia Entomológica Mexicana*, (80): 245-261.
- Rivas-Arancibia, S. P., Carrillo-Ruiz, H., Bonilla-Arce, A., Figueroa-Castro, D. M. and A.R. Andrés-Hernández. 2014. Effect of disturbance on the ant community in a semiarid region of central Mexico. *Applied Ecology and Environmental Research*, 12(3): 703-716.
- Rivas-Martínez S., Rivas-Sáenz S. and A. Penas-Merino. 2011. Worldwide bioclimatic classification system. *Global Geobotany*, (1):1-634.

http://dx.doi.org/10.5616/gg110001

- Rogers, L. E. and R. J. Lavigne. 1974. Environmental effects of western harvester ants on the shortgrass plains ecosystem. *Environmental Entomology*, 3(6): 994-997. https://doi.org/10.1093/ee/3.6.994
- Schoville, B. J., Burris, L. E. and L.C. Todd. 2009. Experimental artifact transport by harvester ants (*Pogonomyrmex sp.*): implications for patterns in the archaeological record. *Journal of Taphonomy*, 7(4): 285-303.

Recibido: 28 febrero 2023 Aceptado: 20 abril 2023

- SGM. 2000. Carta geológico-minera Guadalajara F13-12 Jalisco, Michoacán y Guanajuato. Escala 1:250,000. Servicio Geológico Mexicano. México.
- SGM. 2004. Carta de dominios litológicos Guadalajara F-13-12 Jalisco, Michoacán y Guanajuato. Escala 1:250,000, Servicio Geológico Mexicano. México.
- Shipman, P. and A. Walker. 1980. Bone-collecting by harvesting ants. *Paleobiology*, 6(4): 496-502. https://doi:10.1017/S0094837300003651
- Smith, C. R. and W.R. Tschinkel. 2005. Object depots in the genus *Pogonomyrmex*: exploring the "who," what, when, and where. *Journal of Insect Behavior*, 18(6): 859-879.

https://doi.org/10.1007/s10905-005-8745-1

- Soulé P.T. and P. A. Knapp. 1996. *Pogonomyrmex owy-heei* nest site density and size on a minimally impacted site in Central Oregon. *The Great Basin Naturalist*, 56(2):162-166.
- Tschinkel, W. R. 2004. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Journal of Insect Science*, 4(1):1-19.

https://doi.org/10.1093/jis/4.1.21

- Uhey, D. A. and R. W. Hofstetter. 2022. From pests to keystone species: Ecosystem Influences and Human Perceptions of Harvester Ants (*Pogonomyrmex, Veromessor*, and *Messor* spp.). *Annals of the Entomological Society of America*, 115(2): 127-140. https://doi.org/10.1093/aesa/saab046
- Usnick, S. J. and R. H. Hart. 2002. Western harvester ants' foraging success and nest densities in relation to grazing intensity. *Great Plains Research*, 12(2): 261–273.
- Vásquez-Bolaños, M. 1997. *Pogonomyrmex barbatus* (Fr. Smith, 1858) "hormigas cosechadoras" Hymenoptera: Formicidae. *Dugesiana*, 4(1): 32-33.

https://doi.org/10.32870/dugesiana.v4i2

Vásquez-Bolaños, M. 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana*, 18(1): 95-133.

https://doi.org/10.32870/dugesiana.v18i1

- Vásquez-Bolaños, M. 2015. Taxonomía de Formicidae (Hymenoptera) para México. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 10(1): 1-53.
- Wagner, D., Brown M. J. F. and D. M. Gordon. 1997. Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia*, 112(2): 232-236.

https://doi.org/10.1007/s004420050305

Wentworth, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of geology*, 30(5): 377-392.

https://doi.org/10.1086/622910

- Wheeler, G. C., and J. Wheeler. 1983. The superstructures of ant nests (Hymenoptera: Formicidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 109(2):159-177.
- Whitford, W. G. 1978. Structure and seasonal activity of Chihuahua desert ant communities. *Insectes Sociaux*, 25(1): 79-88.

https://doi.org/10.1007/BF02224487

Cuadro 1. Medidas de los montículos de los nidos de *Pogonomyrmex barbatus*. Se incluyen los promedios y desviaciones estándar de once nidos activos.

I.D nido	Entradas	Tamaño de entrada	Circunferencia	Superficie	Altura	Volumen
		(mm)	(m)	(m^2)	(cm)	(m^3)
1	1	45	8.1	4.52	20	0.348
10	2	15.0, 20.0	7.4	3.80	4	0.058
11	3	22.5, 25, 15.0	9.05	5.31	6	0.130
12	1	22.5	7.5	3.98	20	0.298
13	1	50	5.49	2.35	37	0.296
14	2	50.0, 30.0	3.75	1.03	0	0.004
15	2	80.0, 30.0	3.7	0.79	0	0.004
16	1	15	2.59	0.35	0	0.002
17	1	60	7.7	3.92	10	0.157
19	1	30	5.1	1.71	3.5	0.024
20	1	50	5.75	2.34	11	0.096
Promedio (desviación estándar)	1.454(0.688)	33.83(20.91)	6.012(2.096)	2.737(1.662)	10.136(11.507)	0.129(0.130)

Cuadro 2. Montículos de *P. barbatus* con mayor porcentaje de material fósil en las muestras de los años 2010, 2011, 2012, 2013 y 2021 en Zacoalco Jalisco, México. Se muestran los valores generales de promedio (desviación estándar) correspondientes a 53 muestras.

I.D	Fecha Colecta	Peso neto total	Peso rocas	Peso fósiles	Fósiles
montículo		(g)	(g)	(g)	(%)
14	28-jun-10	866.3	657.4	208.9	24.11
21	02-nov-11	146.4	135.3	11.1	7.58
3	22-mar-12	633.5	537	96.5	15.23
2	28-ene-13	1812.5	1,602.10	210.4	11.61
12	13-may-21	750	600	150.00	20
Valores generales N=53		790 (535.93)	728(474.99)	64.07 (82.12)	6.79 (5.77)
Promedio(de)					

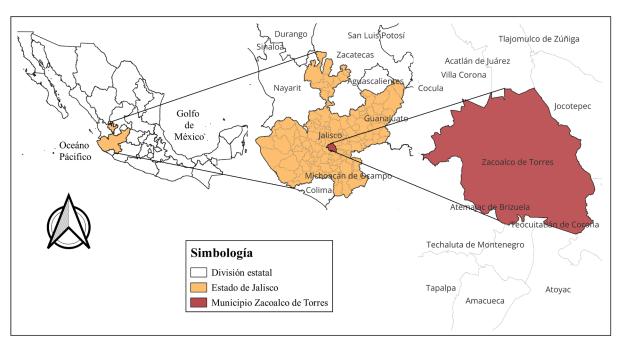


Figura 1. Mapa que muestra la zona de estudio en el municipio de Zacoalco de Torres (20°13'39.72" N -103°34'9.84" O).



Figura 2. Zona de estudio y colecta de 2011. Tomada por M. Mora-Núñez.



Figura 3. Técnica de colecta sobre el montículo P. barbatus. Tomada por J.A. Siordia-Saito.

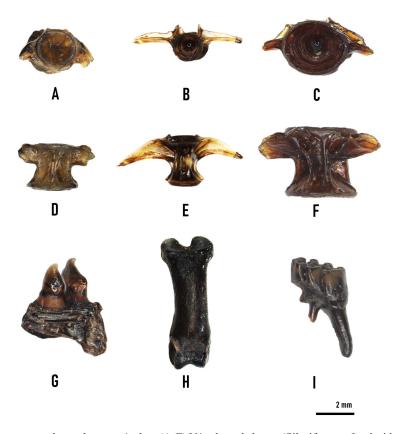


Figura 4. Ejemplos de fósiles encontrados en los montículos: (A-F) Vértebras de bagre (Siluriformes: Ictaluridae); (G) Dientes de bagre (Siluriformes: Ictaluridae); (H) Falange de ave (Passeriformes indet.); (I) Molar de roedor (Rodentia: Cricetidae). Tomadas por J.L. Navarrete-Heredia.

Eumolpinae Hope, 1840 (Coleoptera: Chrysomelidae) en Colombia: Un listado de especies

Eumolpinae Hope, 1840 (Coleoptera: Chrysomelidae) in Colombia: A list of species

Juan Sebastian Palacios Rodríguez

Grupo Coleoptera de Colombia; Grupo de Investigación en Artrópodos Kumangui, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia¹; juspalaciosr@correo.udistrital.edu.co

RESUMEN

La subfamilia Eumolpinae se destaca como una de las más diversas de Coleoptera con casi 7000 especies. A pesar de su riqueza, es uno de los grupos menos trabajados en el neotrópico, conformando un verdadero desorden taxonómico y un grupo cuyas características ecológicas y filogenéticas a nivel de especie son prácticamente desconocidas. Con el fin de organizar y construir la base con la que generar interés y fomentar la investigación sobre la subfamilia en Colombia, se elabora un listado de las especies registradas para el país a partir de toda la bibliografía existente para el grupo. Colombia cuenta con 231 especies de eumolpinos, 46% de ellas registradas como endémicas para el país. Los departamentos con mayor número de registros son Cundinamarca, Antioquia, Tolima y Boyacá, lo que más que representar el patrón de distribución real es consecuencia de la falta de información a nivel nacional, lo que lleva a que varios registros deban ser verificados mediante revisión de colecciones entomológicas y recolectas en campo. A nivel taxonómico es necesario un tratamiento profundo de los géneros y especies, así como fomentar la formación de taxónomos y el desarrollo de herramientas que faciliten el estudio del grupo.

Palabras clave: Escarabajos, Checklist, Biodiversidad, Phytophaga, Taxonomía.

ABSTRACT

The subfamily Eumolpinae stands out as one of the most diverse in Coleoptera with almost 7000 species. Despite its richness, it is one of the least studied groups in the neotropics, costituting a true taxonomic disorder and a group whose characteristics are practically unknown in different aspects. In order to organize and build the base with which to generate interest and promote research on the group for Colombia, a list of the species recorded for the country is generated from all the existing bibliography. In total, Colombia has 231 species of eumolpines, 46% of them registered as endemic. The departments with the highest number of records are Cundinamarca, Antioquia, Tolima and Boyacá, which does not reflect the real distribution of the group and is a consequence of the lack of information at the national level, which leads to the fact that several records must be verified by reviewing entomological collections and field collections. At the taxonomic level, an in-depth treatment of the genera and species is necessary, as well as promoting the training of taxonomists and the development of tools that facilitate the study of the group.

Keywords: Beetles, Checklist, Biodiversity, Phytophaga, Taxonomy.

La subfamilia Eumolpinae pertenece a la familia Chrysomelidae, conocidos como escarabajos de las hojas, y está representada por 12 tribus, cerca de 500 géneros y aproximadamente 7000 especies a nivel mundial (Seeno y Wilcox 1982; Jolivet y Verma 2008; Bouchard et al, 2011), las cuales se distribuyen en todos los continentes (excepto la Antártida), con una notable predominancia en las regiones tropicales y subtropicales (Strother y Staines 2008; Jolivet y Verma 2008). En general se reconocen morfológicamente por tener un cuerpo convexo y globoso, a menudo con colores brillantes, pardos o metalizados, inserciones antenales separadas entre sí, cavidades coxales anteriores redondeadas, primeros tres tarsomeros dilatados, el tercero a menudo bilobulado, generalmente sin espolones apicales en las tibias y alas con dos celdas cubitales (Flowers 1996; Gómez-Zurita et al. 2005; Jolivet y Verma 2008). La mayoría de las larvas son rizófagas y se desarrollan completamente en el suelo, los huevos y las pupas también son subterráneos, mientras que los adultos viven sobre la vegetación de la cual se alimentan, llegando a presentar en muchos casos estrechas relaciones planta-hospedero (Jolivet y Verma 2008).

La identificación y descripción de especies en muchos géneros de eumolpinos es un reto desafiante (Riley 2020), la alta diversidad del grupo se ve reflejada en un trabajo taxonómico todavía prematuro y confuso que varios autores han calificado de caótico y desordenado (Reid, 1995; Gómez-Zurita et al. 2005; Gómez-Zurita 2018). Es posible encontrar en la literatura una gran cantidad de cambios taxonómicos y nuevas combinaciones realizadas a mediados del siglo pasado, con información ambigua, dispersa y desactualizada que no ha sido corroborada en los últimos años mediante nuevos métodos y técnicas, lo que ha dificultado enfocar estudios en áreas particulares debido en gran parte a la imposibilidad de identificar individuos a nivel de especie con certeza, una consecuencia de la falta de claves taxonómicas para géneros y especies del neotrópico, además de revisiones y textos que organicen y consoliden la información taxonómica (Bechyné y Bechyné 1968; Flowers 1995; Riley 2020). Esto ha llevado también a que en colecciones e inventarios se manejen diferentes nomenclaturas en los especímenes o se usen nombres que no son válidos desde hace más de medio siglo, un problema que ha persistido en varios géneros (Flowers 2004c).

A pesar de que es evidente que la clasificación genérica del grupo requiere una extensa revisión (Gómez-Zurita et al. 2005; Van Roie et al. 2019), la enorme diversidad de eumolpinos neotropicales no ha sido equiparada con una cantidad significativa de artículos taxonómicos y en los últimos veinte años son pocos los géneros que han recibido revisiones taxonómicas para el neotrópico (Strother y Staines 2008; Flowers 2004a; Flowers 2004b; Flowers 2018; Sublett y Cook 2021).

En Colombia, los estudios sobre el grupo son casi nulos, y el rezago es evidente para todos los países sudamericanos al ser muy pocos los que han logrado realizar listados nacionales, a pesar de que muchas especies pueden ser de interés económico dada la capacidad que tienen de actuar como plagas en cultivos (Ostmark 1975; Triplehorn y Johnson 2005; Livia 2006; Jolivet y Verma 2008). En los países centro y sudamericanos con listados nacionales, Chile presenta registradas 22 especies en 9 géneros (Elgueta et al. 2017), Perú 224 especies en 49 géneros (Chaboo y Flowers 2015), 947 especies en 115 géneros para Brasil (Sekerka, 2023), 71 especies en 25 géneros para Nicaragua (Maes y Staines 1991, Gómez-Zurita y Maes 2022), 29 especies en 17 géneros en El Salvador (Van Roie et al. 2019) y 286 especies en 37 géneros en México (Ordóñez-Reséndiz et al. 2014).

Ningún listado de especies del grupo ha sido publicado hasta la fecha para el país y la mayor parte de los registros se encuentran en los grandes listados realizados por Lefevre (1885), Jacoby (1881; 1890), Blackwelder (1946) y el listado de Eumolpinos neotropicales de Bechyné (1953). Particularmente este último autor Jan Bechyné y su esposa Bohumila Bechyné produjeron un total de 188 trabajos sobre Chrysomelidae durante la segunda mitad del siglo XX, los cuales incluyen información y registros sobre especies colombianas y que fueron y siguen siendo la base para los estudios taxonómicos que se han realizado después de los 50's para el neotrópico (Van Roie et al. 2019, Gómez-Zurita y Maes 2022). Luego de esto, no se han realizado trabajos para Colombia, por lo que la información del grupo es precaria y fragmentada. La falta de estudios ecológicos sobre el grupo también es una consecuencia de la escasa información taxonómica y geográfica. Esto se debe principalmente a las dificultades que conlleva realizar inventarios para grupos como Eumolpinae, en donde la información se encuentra dispersa, fragmentada y los especímenes tipo son de difícil acceso (Girón y Cardona-Duque 2018; Girón et al. 2021).

Con el objetivo de fomentar la realización de estudios ecológicos, biogeográficos y taxonómicos en el grupo, es necesario organizar los datos existentes sobre las especies

registradas y descritas para el territorio colombiano. Los listados de especies constituyen una herramienta inicial para muchos investigadores y son herramientas importantes en conservación y biogeografía (Chaboo 2015). La iniciativa del grupo "Coleoptera de Colombia" ha favorecido el conocimiento de la biodiversidad de escarabajos en el país y permite el registro organizado, compilación y divulgación de las especies documentadas y registradas hasta la fecha para el territorio colombiano, además de la literatura asociada, en bases de datos y plataformas de acceso libre, abriendo camino a estudios específicos en el país (Girón et al. 2021). Como parte de esta iniciativa, el presente estudio bibliográfico, organiza y recopila las especies de Eumolpinos y sus localidades registradas para el territorio colombiano hasta el año 2022, buscando ser el punto de partida para futuros estudios sobre la subfamilia.

MATERIALES Y METODOS

Se revisaron aproximadamente 130 documentos que incluyen tanto listados recopilatorios de especies para el neotrópico como documentos con descripciones originales. La revisión abarca un lapso desde 1775 a 2022. Los listados de especies de Blackwelder (1946) y Bechyné (1953) fueron usados como punto de partida al ser los documentos más completos y "recientes" que incluían a la subfamilia Eumolpinae. La mayoría de los documentos fueron obtenidos en su versión electrónica a través de repositorios como Biodiversity Heritage Library y la página de Chrysomelidae del Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yépez (MIZA) de la Universidad Central de Venezuela (UCV) (http://chrysomelidae.miza-ucv.org.ve/es), esta última principalmente para la bibliografía de Bechyné y Bechyné, quienes elaboraron gran parte del trabajo taxonómico del grupo para el neotrópico.

Los documentos fueron revisados en su mayoría en orden cronológico con el fin de rastrear cada uno de los cambios taxonómicos y verificar la validez de las especies. La búsqueda se realizó a partir de los autores y especies citadas en los textos base (Blackwelder 1946; Bechyné 1953) y como criterios de búsqueda en bases de datos y repositorios se revisaron aquellos documentos que incluían especies descritas originalmente para Colombia, especies con registros para Colombia posteriores a su descripción original, cambios taxonómicos o nomenclaturales de las especies colombianas, listados taxonómicos de Coleoptera o Chrysomelidae para el neotrópico y estudios ecológicos en los que se menciona su presencia para Colombia. Se omiten del listado las especies determinadas dudosamente (cf. o aff.) y los registros realizados para género sin especificar especie son mencionados de forma separada.

A partir de la información obtenida de la revisión bibliográfica se publicó un listado digital de especies (Palacios-Rodríguez 2022) como parte del proyecto *Coleoptera de Colombia* en la plataforma del *SiB Colombia* (Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia), incluyendo referencias de registros y descripciones, cambios

taxonómicos y localidades; y se discute el conjunto de datos mencionado en este documento. Para las abreviaturas departamentales en el listado (Lista 1) se usa el código ISO 3166-2 y para el análisis de datos y su presentación se tuvo en cuenta la estructura propuesta por Arenas-Clavijo y colaboradores (2022).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La riqueza de eumolpinos en Colombia

A partir de los documentos revisados, se reporta un total de 231 especies de eumolpinos para Colombia, distribuidas en seis tribus (Megascelidini Chapuis, 1874, Typophorini Baly, 1865, Caryonodini Bechyné, 1951, Cubispini Monrós, 1954, Eumolpini Hope, 1840, Habrophorini Bechyné y Špringlová de Bechyné, 1969) y 54 géneros (Lista 1). De la totalidad de especies registradas, 107 aparecen distribuidas únicamente en territorio colombiano (46%) por lo que se consideran endémicas, además de dos géneros *Podocolaspis* Bechyné, 1953 y *Dolichenus* Lefévre, 1885 (3,7%). Cabe aclarar que los datos de endemismos posiblemente cambien al incrementar el número de estudios debido al sesgo provocado por la falta de inventarios en la región.

El número de especies registradas en Colombia representa aproximadamente el 3,5% de la diversidad conocida de eumolpinos a nivel mundial. Aunque no se pueden realizar comparaciones objetivas de la riqueza de especies de Eumolpínae entre los países neotropicales debido a la falta de información general y a que el número de estudios, colecciones, individuos recolectados y la información disponible en la literatura de cada país puede variar considerablemente; es importante mencionar que Colombia presenta un número alto de especies registradas, similar al de países como México y Perú, debido en principio a una extensión geográfica comparable (entre 1-2 millones de Km²) (UNSD, 2012), sumado a que los tres poseen características ecológicas similares al pertenecer a la denominada región neotropical, una zona también caracterizada por un elevado número de especies de insectos (Novotny et al. 2006; Amorim 2009; Stork 2017; Fernández 2022). Por otro lado, este trabajo no se queda corto en riqueza si se compara con otras subfamilias de Chrysomelidae para el país, por ejemplo, Cassidinae presenta un total de 238 especies y 45 géneros (Borowiec y Świętojańska 2015), mientras que para Criocerinae se han registrado 5 géneros y 65 especies (Girón y Geiser 2022) lo que además es indicio de una elevada riqueza total para la familia Chrysomelidae en Colombia.

Los registros de Eumolpinae en Colombia

Aproximadamente 250 años de registros componen el listado, pero ningún estudio ha sido realizado específicamente para Colombia. Los únicos listados mayores de especies con datos para el país fueron publicados por Blackwelder (1944–1957) y Bechyné (1953) con un total de 160 y 156 especies respectivamente, aclarando que el primero solo incluye datos de presencia y no registros propiamente dichos. Entre los años 1870 y 1890 se describió el mayor

número de especies (Fig. 1A), en su mayoría gracias a los autores que publicaron durante la explosión de descripciones de la segunda década del siglo XIX (Fig. 1B). Resalta el hecho de que, aunque Bechyné es el quinto en descripciones para Colombia, su aporte taxonómico en número de artículos supera enormemente a los demás autores (Gomez-Zurita y Maes 2022). De estos descriptores ninguno es colombiano, y ningún autor del país ha publicado algún trabajo sobre la subfamilia, lo que da cuenta de la falta de taxónomos y especialistas en el grupo, un hecho que se extiende y es común en otras familias de Coleoptera (Girón et al. 2021).

En los últimos 20 años se han descrito tan solo seis especies para Colombia (*Prionodera furcada* Flowers, 2004, *Apterodina bechynei* Flowers, 2004, *Beltia gorgona* Flowers, 2018, *B. napoensis* Flowers, 2018, *B. rugosa* Flowers, 2018, *Fractipes tayrona* Flowers, 2021) las cuales se han registrado en zonas muy específicas (Isla Gorgona, Parque Tayrona) o en regiones inexploradas y a la vez megadiversas (Chocó, Amazonas), lo que denota el potencial de realizar muestreos o revisar individuos recolectados para este tipo de localidades, que usualmente llevan a la descripción de nuevas especies (Girón et al. 2021).

Los géneros *Megascelis* Latreille, 1825 (26 spp.), *Brachypnoea* Gistel, 1848 (25 spp.), *Colaspis* Fabricius, 1801 (23 spp.) y *Chalcophana* Chevrolat, 1836 (20 spp.) son los géneros con mayor número de especies (Fig. 2), acumulando un 41% de la diversidad total de eumolpinos en Colombia. Tendencia que se mantiene para los géneros *Chalcophana* y *Colaspis* en por ejemplo el listado de eumolpinos del Perú donde ambos géneros constituyen alrededor del 30% de la diversidad del grupo (Chaboo y Flowers 2015). Por otro lado, más del 80% de las especies y géneros listados para Colombia en este trabajo pertenecen a la tribu Eumolpini, contando con 195 y 47 respectivamente (Fig. 3).

Estado de la taxonomía de los eumolpinos en Colombia

A pesar de que el número de especies registradas para la subfamilia en Colombia es considerable, gran parte de las descripciones originales suelen ser incompletas, sin datos de distribución asociados, sin ilustraciones, con descripciones ambiguas y con caracteres poco discriminatorios o no diagnósticos, hecho que ha sido previamente resaltado por otros autores (Gómez-Zurita 2005; 2018). Sumado a esto, dado que las descripciones fueron hechas en su mayoría durante los siglos XVIII y XX y a que usualmente se encuentran en diferentes idiomas, resultan en ocasiones ambiguas, desactualizadas e imprecisas; sin contar que la mayoría de los tipos se encuentran depositados en colecciones europeas, lo que conlleva una poca accesibilidad para investigadores nacionales (Girón et al. 2021). Además, muy pocas revisiones de categorías supraespecíficas se han realizado en los últimos años debido a la dificultad de identificación, la poca accesibilidad de los especímenes tipo, la existencia de material no identificado en colecciones nacionales

y la falta de taxónomos especializados en el grupo (Drew 2011; Girón et al. 2021). Cabe resaltar que, en las seis especies descritas para Colombia en las últimas dos décadas, la mayoría de los especímenes tipo han sido depositados en colecciones nacionales, lo que muestra un cambio en la tendencia histórica respecto a dónde era almacenado el material de las descripciones originales.

La falta de documentos que consoliden y organicen la información taxonómica ha llevado a que en colecciones e inventarios se sigan manejando nombres no válidos, más aún al considerar que las inconsistencias taxonómicas son evidentes cuando se analiza la cantidad de cambios que se han realizado en algunas especies y géneros. Un ejemplo notable es la delimitación del género Colaspis, que durante muchos años provocó que las especies fueran asignadas arbitrariamente en géneros como Colaspis, Maecolaspis Bechyné, 1950, Metaxyonycha Chevrolat, 1836 y relacionados (Bechyné 1950a; 1953; 1955; Bechyné y Bechyné 1968; 1969). En 1968, Bechyné v Bechyné incluso recopilan los cambios taxonómicos realizados en sus propias publicaciones (y otros cambios no publicados) como consecuencia de la confusión ocurrida con los tipos del género Colaspis (Latreille 1810; Fabricius 1801). Posteriormente, Brown (1961) corrige algunos de los cambios realizados por Bechyné (1950a) y que afectaron la nomenclatura en los catálogos posteriores, llevando también a la formación de dos sistemas taxonómicos diferentes debido a un "rechazo" poco objetivo entre los taxónomos de la época, como lo definen algunos autores (Flowers 1995; 2004c). Esto tuvo como consecuencia que, durante algunos años, aun después de la corrección realizada por Brown (1961) las especies del género Colaspis fueran nombradas como Maecolaspis, género que todavía es usado en algunas colecciones e inventarios. Autores como Flowers (1996) sugieren que el género no es monofilético y muy posiblemente esté compuesto de múltiples géneros, pero se conserva la asignación tradicional en pro de la practicidad, a la espera de estudios que puedan corroborar esta hipótesis.

Muy probablemente otros géneros de eumolpinos presentan los mismos inconvenientes y deben ser estudiados taxonómicamente con mayor profundidad. Por citar algunos ejemplos, la especie Alethaxius dichrous (Léfevre, 1878), transferida a este género por Bechyné (1958), corresponde muy probablemente al género Eurysarcus Lefévre, 1885 (al que previamente pertenecía) según la revisión de los tipos realizada por Flowers (comunicación personal). En otro caso, a pesar de que las especies de Agrosterna presentes en Colombia fueron sinonimizadas por Bechyné (1955), posteriormente en documentos del mismo autor se siguen manejando como validas (Bechyné 1997). Así, la información taxonómica está tan fragmentada que en textos recientes es posible encontrar géneros y especies no validas desde hace más de medio siglo. Por ejemplo, en el catálogo de Coleoptera del CTNI (Vergara et al. 2021) se lista el género Nodonota Lefevre, 1885, que por principio de prioridad fue reemplazado por Brachypnoea Gistel, 1848 (Monrós y Bechyné 1956) y se lista también a este último de forma separada con localidades para Colombia.

Distribución geográfica de los eumolpinos en Colombia

En cuanto a la distribución geográfica de las especies, 72 de ellas (31%) no cuentan con algún registro específico de localidad. De los 21 departamentos mencionados en la literatura consultada, Cundinamarca (61), Antioquia (41), Tolima (28) y Boyacá (26) son los departamentos con mayor número de registros (Fig. 4). Esta diferencia notoria en el número de especies presente en los departamentos del centro del país respecto a otros departamentos no responde a un comportamiento real de la biodiversidad sino más bien al sesgo causado por la falta de registros en otras regiones del país, principalmente en puntos de alta biodiversidad de escarabajos como lo son el Chocó biogeográfico y la selva amazónica (Moreno et al. 2016; Girón et al. 2021; Arenas-Clavijo et al. 2022). Otro de los factores que puede incidir en la distribución de registros es el hecho de que durante el siglo XIX, época en la que se describe la mayoría de las especies (Fig. 1), la mayoría de taxónomos y naturalistas recolectaron individuos en las mismas zonas alrededor de las ciudades principales debido a la poca accesibilidad a otras regiones del país o adquirieron especímenes allí que provenían de de otras regiones, por lo que este patrón más que representar la verdadera riqueza de cada región es el reflejo de un submuestreo en algunas zonas del país (Paynter 1997; Donoso et al. 2009; Arenas-Clavijo et al. 2022).

Colaspis lebasi Lefévre, 1878 y Typophorus nigritus (Fabricius, 1801) fueron las especies más ampliamente distribuidas, con registros en diez y nueve departamentos respectivamente (Lista 1). En algunas especies no fue posible verificar el departamento de las localidades mencionadas en los documentos, debido a que no se encontraron datos precisos al respecto (Aguatal, Alto de las Cruces, Guayabal, La Lucera, Colón, Tocote, Río Guines, Elvira y Canoas). El reporte de las especies Colaspis impressipennis Bowditch, 1921, Alethaxius aeneus Bowditch, 1921, A. pallidus Bowditch, 1921 y Rhabdopterus rosenbergi Bowditch, 1921 para Colombia ha sido omitido en los documentos consultados, debido a que la localidad Casabe (Cachabe) es usualmente atribuida a Ecuador (p. ej. Bechyné 1953) pero en la base de datos de la colección MCZ (Museum of Comparative Zoology) la cual conserva los holotipos de las tres primeras especies, la localidad se asigna a Colombia haciendo referencia a Casabe, municipio del Departamento de Antioquía. Este caso resalta la necesidad de incrementar esfuerzos en la revisión de especímenes almacenados en colecciones nacionales, ya que permitiría verificar localidades, ampliar distribuciones e incrementar el número de registros de especies, no solo para Eumolpinae sino para Coleoptera en general.

Por otro lado, el registro bibliográfico de la especie *Percolaspis rugosa* (Germar, 1824) para Colombia se debe a los múltiples cambios taxonómicos de *P. rugosa pulchella* (Lefévre, 1877) y *P. compta* (Lefévre, 1877). Ambos taxo-

nes han cambiado varias veces su estatus entre especie y subespecie con *P. rugosa*. Particularmente, *P. compta* es registrada para Colombia y luego es sinonimizada con *P. pulchella* (Bechynè, 1950b), por lo que registros posteriores citan la especie *P. pulchella* con esta distribución en Colombia (Bechyné, 1953). Actualmente, *P. pulchella* es sinónimo de *P. rugosa* (Bechyné, 1955) y *P. compta* adquirió el estatus de especie separada, pero ambas conservaron la localidad cuando inicialmente había sido registrada específicamente para *P. compta* como subespecie. Se mantiene el registro de la especie *P. rugosa* en el listado debido a que su distribución se extiende desde Centroamérica hasta Brasil y podría estar presente en el país, aunque no se hayan reportado registros para Colombia hasta la fecha (Bechyné 1950a; 1953; 1955; 1997).

Además, algunos registros pueden ser imprecisos por su antigüedad, debido a los cambios en la división política que se han presentado en el territorio desde la descripción y registro de la especie hasta la actualidad. Por ejemplo, Bechyné (1955; 1997) menciona que es probable que algunas especies que fueron descritas antes del siglo XX y registradas para Colombia, sin detalles de localidad específica, hacen quizás referencia a "Colombia Oriental" que hoy corresponde a Venezuela, mencionando además desconocer individuos provenientes de Colombia, y que en años recientes no han podido ser verificados. Esto da cuenta de la necesidad de actualizar y verificar en colecciones la información disponible, pues muchas descripciones pueden presentar datos de distribución imprecisos y dudosos, que dificultan enormemente el estudio del grupo.

Perspectivas e importancia de los datos de biodiversidad en Eumolpinae

Actualmente, los datos geográficos de especies, inventarios, colecciones y listados están tomando mayor relevancia dentro de los estudios de biodiversidad debido a las nuevas herramientas disponibles. En Eumolpinae y otros grupos diversos pero desconocidos, es importante incrementar la información disponible sobre las especies presentes, principalmente haciendo uso del material depositado en colecciones nacionales, especímenes tipo y la realización de recolectas en zonas con registros dudosos o indocumentados, teniendo en cuenta que una parte de la diversidad del grupo ha cambiado o permanecerá desconocida antes de poder ser inventariada debido a su extinción y que las consecuencias del cambio climático afectan la diversidad a un ritmo mayor del que la estudiamos (Drew 2011; Wagner 2020; Girón et al. 2021; Maioglio et al. 2022), más aún considerando el grado de vulnerabilidad de especies de escarabajos relacionadas tan estrechamente con la vegetación (Sánchez-Reyes et al. 2012; Leschen y Beutel 2014; Girón y Cardona-Duque 2018), sumado a que las zonas menos estudiadas son las más afectadas por fenómenos como la deforestación, la pérdida de biodiversidad y la expansión de la frontera agrícola y ganadera (Myers, et al. 2000; Etter et al. 2006; Foley et al. 2007; Moreno et al. 2016; Meyer et al. 2019).

Este trabajo constituye el primer listado formal de la subfamilia Eumolpinae para Colombia y sirve como base para facilitar e incentivar el incremento en el número de trabajos taxonómicos, morfológicos, biogeográficos y ecológicos que en el grupo son tan limitados (Flowers 1997).

CONCLUSIONES

La subfamilia Eumolpinae a pesar de su diversidad es uno de los grupos de escarabajos más desconocidos en Colombia, tendencia que sigue en general la familia Chrysomelidae en el país. Este desconocimiento se debe principalmente a la falta de trabajos taxonómicos y lo fragmentada que se encuentra la información disponible. Dado que en el país el deterioro ambiental es preocupante, grupos de escarabajos fitófagos como Eumolpinae merecen más atención por su estrecha relación con la vegetación y se espera que este trabajo promueva nuevos estudios en la subfamilia ya que se desconoce casi toda la información biológica, taxonómica y ecológica.

Uno de los obstáculos principales para la realización de estudios es la imposibilidad de determinar individuos a nivel de especie debido a la caótica taxonomía de la subfamilia, por lo que este listado es un gran paso en el conocimiento del grupo a nivel nacional ya que abre camino a la realización de revisiones, claves taxonómicas, inventarios y descripciones de nuevas especies.

Es necesario fomentar la formación de taxónomos y apoyar los estudios relacionados a la taxonomía de escarabajos, incluyendo la revisión de especímenes en colecciones biológicas (Drew 2011; Girón-Duque y Cardona-Duque 2018), pues Colombia cuenta con una riqueza de géneros y especies aún en parte desconocida que se asocia a la vez con diferencias significativas en la morfología (Fig. 5), hábitos y relaciones planta-hospedero (Triplehorn y Johnson 2005; Jolivet y Verma 2008). Esta riqueza puede ser de gran importancia para la conservación al usar las especies como bioindicadores, para el conocimiento de la coleopterofauna en general y por el impacto económico de aquellas especies de interés agrícola.

Es necesario potencializar la creación y crecimiento de grupos y redes de apoyo como el Grupo Coleoptera de Colombia, que permiten unir esfuerzos y estandarizar los métodos para organizar y compartir la información sobre la diversidad de familias de escarabajos en el país, además de aprovechar las nuevas tecnologías para facilitar la elaboración y recopilación de inventarios, desarrollar nuevas técnicas que puedan ayudar el trabajo taxonómico y fomentar la revisión de individuos en colecciones entomológicas, dando origen a nuevos estudios y aportes.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Grupo Coleoptera de Colombia por brindar la oportunidad de hacer parte de tan importante iniciativa además de ofrecer documentos, métodos y herramientas que fueron esenciales en la elaboración del listado, especialmente a Jennifer Girón (Purdue University, West Lafayette, Indiana, EEUU) por su entrega y ayuda constante y desinteresada en el proyecto. Gracias a Wills Flowers (Center for Biological Control Florida A&M University Tallahassee, EEUU) por la ayuda taxonómica y recomendaciones realizadas. Un agradecimiento y dedicación especial al profesor German Amat García por cultivar el amor por los escarabajos en decenas de jóvenes investigadores, este trabajo es producto del legado que dejó en la coleopterofauna del país. Finalmente, agradecimiento a los revisores del documento que con sus aportes contribuyeron a la versión final del artículo.

LITERATURA CITADA

- Amorim, D.S. 2009. Neotropical Diptera diversity: richness, patterns, and perspectives. In: Pape, T., D. Bickel and R. Meier (Eds.). *Diptera diversity: Status, challenges and tools*. Copenhagen, Brill Press. p. 7197 http://dx.doi.org/10.1163/ej.9789004148970.I-459.17
- Arenas-Clavijo, A., Montoya-Lerma, J., y Moret, P. 2022. Diversidad de Geadephaga (Coleoptera: Carabidae y Cicindelidae) en Colombia: una aproximación desde la literatura existente. *Biota Colombiana*, 23(1), e962. https://doi.org/10.21068/2539200X.962
- Bechyné, J. 1997. Savini V (ed.) Evaluación de los datos sobre los Phytophaga dañinos en Venezuela (Coleoptera). Parte I. *Boletín de Entomología Venezolana*. Serie Monografías 1: 1–278.
- Bechyné, J. y Bechyné, B. 1969. Notas sobre Phytophaga americanos (Coleoptera). *Revista de la Facultad de Agronomia*, Universidad Central de Venezuela 5(3): 5–64.
- Bechyné, J. y Bechyné, B. 1968. Notas sobre el género *Colaspis* (Col. Phytophaga Eumolpidae). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 28(81): 225–264.
- Bechyné, J. 1958. Notizen zu den neotropischen Chrysomeloidea (Col. Phytophaga). *Entomolgische Arbeiten aus dem Museum G. Frey* 9: 478-706.
- Bechyné, J. 1955. Reise des Herrn G. Frey in Südamerika: Eumolpidae (Col. Phytophaga). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey* 6(2): 569–657.
- Bechyné, J. 1953. Katalog der neotropischen Eumolpiden (Col. Phytoph. Chrysomeloidea). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey* 4: 26–304.
- Bechyné, J. 1950a. Les générotypes des Eumolpides de l'Amérique du Sud et du Centre avec les diagnoses des formes nouvelles (Col. Phytoph. Chrysomeloidea). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 40: 264–292.
- Bechyné, J. 1950b. Notes sur les Eumolpides de l'Amérique du Sud. *Annals and Magazine of Natural History.* (12) 3(36): 1067–1091. DOI: 10.1080/00222935008654120.
- Blackwelder, R.E. 1946. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, pt. 4. *Bulletin of the United States National Museum*. i–iii: 551-763.

- https://doi.org/10.5479/si.03629236.185.4
- Borowiec, L. and Świętojańska, J. 2015. Checklist of tortoise beetles (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) from Colombia with new data and description of a new species. *ZooKeys* 518: 87-127.
 - https://doi.org/10.3897/zookeys.518.9350
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A., Alonso-Zarazaga, M., Lawrence, J., Lyal, C., Newton, A., Reid, C., Schmitt, M., Slipinski, A. and Smith, A. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* 88: 1–972. https://doi.org/10.3897/zookeys.88.807
- 1961. Brown, W.J. Notes on North Ameri-Chrysomelidae can (Coleoptera). The Canadian Entomologist, 93(11): 967-977. https://doi.org/10.4039/Ent93967-11
- Chaboo, C.S. 2015. Beetles (Coleoptera) of Peru: A Survey of the Families. Part I. Overview, *Journal of the Kansas Entomological Society*, 88(2): 135-139 https://doi.org/10.2317/0022-8567-88.2.135
- Chaboo, C.S. and Flowers, R.W. 2015. Beetles (Coleoptera) of Peru: A Survey of the Families. Chrysomelidae: Eumolpinae Hope, 1840. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 88(3): 375–379._ http://dx.doi.org/10.2317/kent-88-02-186-207.1
- Donoso, D., Salazar, F., Maza, F., Cárdenas, R.E. and Dangles, O. 2009. Diversity and distribution of type specimens deposited in the invertebrate section of the Museum of Zoology QCAZ, Quito, Ecuador. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 45(4): 437-454.

https://doi.org/10.1080/00379271.2009.10697628

- Drew, L.W. 2011. Are we losing the science of taxonomy? As need grows, numbers and training are failing to keep up. *BioScience* 61: 942–946.
 - https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.12.4
- Elgueta, M., Daccordi, M. y Zoia, S. 2017. Lista de las especies de Spilopyrinae y Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) de Chile [List of species of Spilopyrinae and Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) from Chile]. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, Chile 66: 67–84.
 - https://doi.org/10.54830/bmnhn.v66.n1.2017.73
- Etter, A., McAlpine, C., Wilson, K., Phinn, S., and Possingham, H. 2006. Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 114(2-4): 369–386. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.013
- Fabricius, J.C. 1801. Systema eleutheratorum secundum ordines, genera, species: adiectis synonimis, locis, observationibus, descriptionibus. Tomus I. Impensis bibliopoli academici novi, Kiliae, 506 pp.
- Fernández, F. 2022. Sobre la diversidad de Hymenoptera neotropicales. *Caldasia*, 44(3): 502–513. https://doi.org/10.15446/caldasia.y44n3.94286

Flowers, R.W. 2018. A review of the genus Beltia Jacoby

- (Chrysomelidae: Eumolpinae: Eumolpini), with descriptions of fourteen new species from Costa Rica, Panama, and northwestern South America. *Insecta Mundi* 672: 1–43.
- Flowers, R.W. 2004a. A review of the Neotropical genus *Prionodera* Chevrolat (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) with description of a new genus. *Zootaxa* 631: 1–54.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.631.1.1

Flowers, R.W. 2004b. New flightless Eumolpinae of the genera *Apterodina* Bechyné and *Brachypterodina* n. gen. (Coleoptera: Chrysomelidae) from the Neotropics. *Zootaxa* 549: 1–18.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.549.1.1

- Flowers, R.W. 2004c. "Colaspis...Maecolaspis...Metaxyon-ycha...Whatever: an old solution to a persistent problem". Chrysomela. 44: 13.
- Flowers, R.W. 1997. Revision of the genus *Cayetunya* Bechyné (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae), with descriptions of three new species. *The Coleopterists Bulletin* 51(4): 384–399.
- Flowers, R.W. 1996. La subfamilia Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) en América Central. *Revista de Biología Tropical* Special Publication 2: 1–59.
- Flowers, R.W. 1995. Some corrections to the generic records of Central American Eumolpinae (Chrysomelidae: Coleoptera). *The Florida Entomologist* 78(3): 553–557.
- Foley, J., Asner, G., Heil, M., Coe, M., DeFries, R., Gibbs, H., Howard, E., Olson, S., Patz, J., Ramankutty, N., et al. 2007. Amazonia revealed: Forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon basin. *The Ecological Society of America* 5: 25–32.
 - https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[25:ARF-DAL]2.0.CO;2
- Girón, J. C. y Geiser, M. 2022. Listado de las especies de Criocerinae (Coleoptera: Chrysomelidae) de Colombia. v1.1. Grupo de Coleopterólogos de Colombia. Dataset/ Checklist.

https://doi.org/10.15472/cnxkgm

Girón, J. C., Amat-García, G., Botero, J. P., Cardona-Duque, J., Clavijo-Bustos, J., Díaz-Durán, C., García Concha, J. H., García, K., López Murcia, W., Lugo De La Hortúa, A., Neita Moreno, J. C., Ramírez-Salamanca, J. M., Taboada-Verona, C., Uchima Taborda, D., Viasus-Bastidas, A. 2021. Consideraciones sobre el estado del conocimiento de la diversidad de Coleoptera (Arthropoda: Insecta) en Colombia. Revista Colombiana de Entomología 47 (2): e10717.

https://doi.org/10.25100/socolen.v47i2.10717

- Girón, J. y Cardona-Duque, J. 2018. Estado del conocimiento de los Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) en Colombia. En Deloya, C. y Gasca, H. (Ed.), *Escarabajos del Neotrópico (Insecta: Coleoptera)*. (pp. 171-259). S y G. Editores, México.
- Gistel, J.N.F.X. 1848. Abtheilung I. Thierreich. Pp. 1–626.

- In: Gistel, J.N.F.X. and Bromme, T.: Handbuch der Naturgeschichte allerdrei Reiche, für Lehrer und Lernende, für Schule und Haus. [1850].
- Gómez-Zurita, J. and Maes, J.M. 2022. New genera and species records of Nicaraguan Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) Including a new species in a new generic record for Central America. *Neotropical Entomol*ogy 51: 705–721.

https://doi.org/10.1007/s13744-022-00987-2

Gómez-Zurita, J. 2018. Description of *Kumatoeides* gen. nov. (Coleoptera: Chrysomelidae, Eumolpinae) from New Caledonia. *Zootaxa* 4521(1): 89–115.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.4521.1.4

- Gómez-Zurita, J., Jolivet, P. and Vogler, A.P. 2005. Molecular systematics of Eumolpinae and the relationships with Spilopyrinae (Coleoptera, Chrysomelidae). *Molecular phylogenetics and evolution* 34(3): 584–600.
 - https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.11.022
- Jacoby, M. 1890. Eumolpidae. Insecta. Coleoptera, Supplement to Phytophaga. *Biologia Centrali-Americana*. Vol. 6. Part I. pp. 183–241.
- Jacoby, M. 1881. Eumolpidae. Insecta. Coleoptera. *Biologia Centrali-Americana*. Vol. 6. Part I. pp. 105–187.
- Jolivet, P. y Verma, K. K. 2008. Eumolpinae a widely distributed and much diversified subfamily of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Terrestrial arthropod reviews* 1(1): 3–37. https://doi.org/10.1163/187498308X345424
- Latreille, P.A. 1810. Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides, et des insectes: avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles. Paris: Schoell
- Lefèvre, E. 1885. Eumolpidarum hucusque cognitarum catalogus, sectionum conspectu systematico, generum sicut et specierum nonnullarum novarum descriptionibus adjunctis. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège* (2) 11: 1–172.
- Leschen, R.A.B. and Beutel, R.G. (Eds.) 2014. *Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta: Coleoptera. Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga).* De Gruyter, Berlín, Alemania.
- Livia, C. 2006. Diversity and economic importance of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the republic of Moldova. *Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca Agriculture* 62: 184–187.

https://doi.org/10.15835/buasvmcn-agr:1594

- Maes, J.M. y Staines, C.L. 1991. Catálogo de los Chrysomelidae (Coleoptera) de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* vol. 18: 1-53
- Maioglio, O., Cerrato, C., Bellò, C. and Meregalli, M. 2022. Diversity and spatial distribution of leaf litter Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) in two ecuadorian tropical forests. *Diversity*; 14(10): 871. https://doi.org/10.3390/d14100871
- MCZ. Museum of Comparative Zoology, Harvard Univer-

- sity. 2019. MCZbase: The database of the zoological collections. https://mczbase.mcz.harvard.edu/ Fecha de consulta: 6 de Mayo de 2022.
- Meyer, V., Saatchi, S., Ferraz, A., Xu, L., Duque, A., García, M. y Chave, J. 2019. Forest degradation and biomass loss along the Chocó region of Colombia. *Carbon Balance Manage* 14, 2.
 - https://doi.org/10.1186/s13021-019-0117-9
- Monrós, F. y Bechyné, J. 1956. Über einige verkannte Chrysomeliden-Namen. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey* 7(3): 1118–1137.
- Moreno, L.A., Andrade, G.I., y Ruíz-Contreras, L.F. (Eds.). 2016. Biodiversidad 2016. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Fonseca, G. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*, 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y. and Weiblen, G.D. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rain forests? *Science* 313: 1115-1118. https://doi.org/10.1126/science.1129237
- Ordóñez-Reséndiz, M.M., López-Pérez, S., y Rodríguez-Mirón, G. 2014. Biodiversidad de Chrysomelidae (Coleoptera) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(Supl. ene): S271-S278. https://doi.org/10.7550/rmb.31424
- Ostmark, H.E. 1975. Banana pests in the genus *Colaspis*, including description of a new species (Coleoptera: Chrysomelidae). *The Florida Entomologist*, *58*(1): 1–8. https://doi.org/10.2307/3493857
- Palacios-Rodríguez, J.S. (2022): Listado de las especies de Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) de Colombia. v2.0. Grupo de Coleopterólogos de Colombia. Dataset/Checklist.
 - https://doi.org/10.15472/off6un
- Paynter, R.A. 1997. *Ornithological gazetteer of Colombia*, 2nd ed. Cambridge, USA: Bird Dept., Museum of Comparative Zoology, Harvard University. https://doi.org/10.5962/bhl.title.14638
- Reid, C.A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). In: Pakaluk, J., Slipinski, S.A. (Eds.), *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera*. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp.: 559–631.
- Riley, E.G. 2020. A review of the Colaspis suilla species

- group, with description of three new species from Florida (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae). *Insecta Mundi* 0830: 1–21.
- Sánchez-Reyes, U.J., Niño-Maldonado, S., De-León-González, E.I., Rodríguez-De-León, I.R., Hernández-Hernández, L. y Barrientos-Adrián, K.Y. 2012. Efecto del disturbio en la vegetación sobre la composición de Coleoptera en un fragmento de matorral de Victoria, Tamaulipas, México. *Dugesiana*, 19(2): 49–56. https://doi.org/10.32870/dugesiana.v19i2.4053
- Seeno, T.N. and Wilcox, J.A. 1982. Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography* 1: 1–221.
- Sekerka, L. 2023. Eumolpinae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/165070 Fecha de consulta: 27 de mayo de 2023.
- Stork, N.E. 2017. How many species of insects and other terrestrial Arthropods are there on earth? *Annual Review of Entomology.* 63: 31–45.
 - https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348
- Strother, M.S. and Staines, C.L. 2008. A revision of the New World genus *Fidia* Baly 1863 (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae: Adoxini). *Zootaxa* 1798: 1–100. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1798.1.1
- Sublett, C.A. and Cook, J.L. 2021. A Comprehensive Revision of the Genus *Metaparia* Crotch, 1873 (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae) and Description of a New Genus. *The Coleopterists Bulletin* 75(4): 779–811. https://doi.org/10.1649/0010-065X-75.4.779
- Triplehorn, C.A. y Johnson, N.F. 2005. *Borror and De-Long's introduction to the Study of insects*. Thomson Brooks/Cole, USA
- United Nations Statistics Division (UNSD). 2012. Demographic Yearbook Table 3: Population by sex, rate of population increase, surface area and density. *United Nations*. https://unstats.un.org/unsd/demographic/products/dyb/dyb2012/Table03.pdf Fecha de consulta: 27 de mayo de 2023
- Van Roie, M., De Wint, F., Güngor, A., Huyghe, C., Dekoninck, W. and Sekerka, L. 2019. An annotated checklist of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) from El Salvador, with additions from the Bechyné collection in the Royal Belgian Institute of Natural Sciences. *ZooKeys* 856:137–196.
 - https://doi.org/10.3897/zookeys.856.32017
- Vergara, E.V., Montenegro, L.M. y Serna, F. 2021. Catálogo de Coleoptera de la Colección Taxonómica Nacional de Insectos: "Luis María Murillo" (CTNI). Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSA-VIA), Colombia.
 - https://doi.org/10.21930/agrosavia.manual.7404944
- Wagner, D.L. 2020. Insect Declines in the Anthropocene. *Annual review of entomology*, 65: 457–480. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151

Lista 1. Listado de especies de Eumolpinae Hope, 1840 para Colombia, distribución departamental y principales referencias bibliográficas. En referencias se incluyen los sinónimos de cada especie contemporáneos al texto referenciado. Se referencian únicamente los trabajos donde se describe la especie, se realizan estudios taxonómicos, cambios nomenclaturales, se mencionan localidades departamentales específicas o se realiza por primera vez el registro para Colombia. Para otros registros, menciones o bibliografía completa, ver listado en plataforma SIB (Palacios-Rodríguez 2022): https://doi.org/10.15472/off6un o GBIF: https://doi.org/10.15472/off6un o GBIF: https://www.gbif.org/dataset/41f480ee-28da-45ae-a4f2-a6d9d2be1e4e. ND: Sin datos de localidad, (*): <a href="https://www.gbif.org/dataset/41f480ee-28da-45

Subfamilia Eumolpinae Hope, 1840 Tribu Caryonodini Bechyné, 1951

Caryonoda Bechyné, 1951

Caryonoda tibialis (Lefèvre, 1885)

CUN* (Lefevre, 1885: 18 (*Noda*), 166 (*Nodonota*); Bechyné, 1953: 143 (*Caryonoda*); Bechyné, 1954: 167 (*Caryonoda*))

Tribu Cubispini Monros, 1954

Lobispa Staines, 2001

Lobispa callosa (Baly, 1885)

VAC (Baly, 1885: 33 (*Cephalodonta*); Staines, 2001: 99 (*Lobispa*))

Tribu Eumolpini Hope, 1840

Adorea Lefevre, 1877

Adorea cruentata (Lefèvre, 1877)

SAN (Lefevre, 1877: 138 (*Colaspis*); Bechyné, 1949: 506 (*Gastropius*); Bechyné, 1953: 91 (*Adorea*); Bechyné, 1997: 25; Vergara et al., 2021: 236)

Adorea elegans (Jacoby, 1878)

ANT, TOL (Jacoby, 1878: 987 (*Prionodera*); Bechyné, 1949: 506 (*Gastropius*); Bechyné, 1953: 91 (*Adorea*); Bechyné, 1954: 205 (*Gastropius*))

Agrosterna Harold, 1875

Agrosterna coerulea (Lefèvre, 1885)

CUN* (Lefevre, 1885: 23 (*Choris*); Bechyné, 1953: 162 (*Agrosterna*))

Agrosterna kirschi (Harold, 1874)

CUN (Harold, 1874: 82 (*Mevania*); Lefevre, 1885: 13 (*Mevania*); Lefevre, 1881: 331 (*Choris*); Bechyné, 1953: 162 (*Agrosterna*))

Agrosterna lateralis (Lefèvre, 1877)

ND (Lefevre, 1877: 124 (*Choris*); Bechyné, 1953: 162 (*Agrosterna*))

Agrosterna nucea (Lefèvre, 1877)

ND (Lefevre, 1877: 124 (*Choris*); Bechyné, 1953: 162 (*Agrosterna*))

Alethaxius Lefevre, 1885 Alethaxius aeneus Bowditch, 1921 ANT (Bowditch, 1921: 215) Alethaxius angulicollis (Chapuis, 1874)

ND* (Chapuis, 1874: 251 (*Aletes*); Lefevre, 1885: 43 (*Alethaxius*))

Alethaxius annulicornis (Lefèvre, 1878)

ND* (Lefevre, 1878: 124 (*Aletes*); Lefevre, 1885: 43 (*Alethaxius*))

Alethaxius bogotanus (Lefèvre, 1878)

CUN* (Lefevre, 1878: 126 (*Aletes*); Lefevre, 1885: 43 (*Alethaxius*))

Alethaxius callosicollis Bechyné, 1953

TOL* (Bechyné, 1953: 108)

Alethaxius dichrous (Lefèvre, 1878)

CAL, CAU* (Lefevre, 1878: 119 (*Polysarchus*); Lefevre, 1885: 24 (*Eurysarcus*); Bechyné, 1958: 523 (*Alethaxius*))

Alethaxius intricatus (Lefèvre, 1878)

ANT, CAL* (Lefevre, 1878: 125 (Aletes); Lefevre, 1885: 43 (Alethaxius))

Alethaxius jacobyi Weise, 1913

ND* (Jacoby, 1900: 490 (Alethaxius angulicollis); Weise, 1913: (Alethaxius jacobyi); Achard, 1914: 18 (Alethaxius collaris))

Alethaxius landolti (Lefèvre, 1878)

NSA* (Lefevre, 1878: 125 (*Aletes*); Lefevre, 1885: 43 (*Alethaxius*))

Alethaxius pallidus Bowditch, 1921

ANT (Bowditch, 1921: 215)

Alethaxius parumpunctatus Bechyné, 1953

ND* (Bechyné, 1953: 107)

Alethaxius polychromus Bechyné, 1955

TOL* (Bechyné, 1955: 626)

Alethaxius prolixus Lefèvre, 1885

CUN* (Lefevre, 1885: 43)

Alethaxius punctifer Bechyné, 1953

TOL* (Bechyné, 1953: 108)

Alethaxius striatulus Lefèvre, 1886

ND* (Lefevre, 1886: 139)

Alethaxius vagabundus (Lefèvre, 1878)

BOY, CUN, TOL (Lefevre, 1878: 125 (*Aletes*); Lefevre, 1885: 43 (*Alethaxius*))

Allocolaspis Bechyné, 1950 Allocolaspis fastidiosa (Lefèvre, 1885) ND (Lefevre, 1885: 191 (*Colaspis*); Bechyné, 1953: 76 (*Allocolaspis*))

Allocolaspis sericea (Jacoby, 1900)

ATL* (Jacoby, 1900: 491 (*Alethaxius*); Bechyné, 1953: 190 (*Allocolaspis*); Bechyné, 1955: 611 (*Allocolaspis*)) *Allocolaspis submetallica* (Jacoby, 1881)

ANT (Jacoby, 1881: 140 (*Colaspis*); Bechyné, 1953: 75 (*Allocolaspis*); Ostmark, 1975: 5 (*Colaspis*))

Antitypona Weise, 1921

Antitypona apicipennis (Lefèvre, 1884)

CUN* (Lefevre, 1884: 282 (*Lamprosphaerus*); Lefevre, 1885: 9 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Antitypona histrionalis (Lefèvre, 1884)

CUN* (Lefevre, 1884: 282 (*Lamprosphaerus*); Lefevre, 1885: 10 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Antitypona janthina (Lefèvre, 1885)

CUN* (Lefevre, 1885: 10 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Antitypona luctuosa (Lefèvre, 1878)

BOY* (Lefevre, 1878: 113 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Antitypona minuta (Jacoby, 1881)

ND (Jacoby, 1881: 113 (*Lamprosphaerus*); Lefevre, 1885: 10 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Antitypona subcostata (Jacoby, 1881)

CUN* (Jacoby, 1881: 439 (*Lamprosphaerus*); Lefevre, 1885: 10 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Antitypona venusta (Lefèvre, 1885)

CUN* (Lefevre, 1885: 10 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 142 (*Antitypona*))

Apterodina Bechyné, 1954

Apterodina bechynei Flowers, 2004 CUN* (Flowers, 2004: 6)

Argoa Lefevre, 1885

Argoa steinheili (Lefèvre, 1878)

ND* (Lefevre, 1878: 131 (*Argolis*); Lefevre, 1885: 116 (*Argoa*))

Argoa tibialis (Chapuis, 1874)

TOL (Chapuis, 1874: 313 (*Argolis*); Lefevre, 1885: 116 (*Argoa*); Papp, 1949: 14)

Beltia Jacoby, 1881

Beltia gorgona Flowers, 2018

CAU, VAC* (Flowers, 2018: 10)

Beltia napoensis Flowers, 2018

AMA (Flowers, 2018: 14)

Beltia rugosa Flowers, 2018

CHO* (Flowers, 2018: 20)

Brachypnoea Gistel, 1848

Brachypnoea acuminata (Lefèvre, 1885)

ND* (Lefevre, 1885: 16 (*Noda*), 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea atra (Harold, 1875)

ANT, BOY, CUN (Harold, 1875: 31 (*Noda*); Lefevre, 1878: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea aurulenta (Lefèvre, 1876)

CUN (Lefevre, 1876: 284 (*Noda*); Lefevre, 1878: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea bogotana (Harold, 1874)

CUN, TOL (Harold, 1874: 62 (*Noda*); Lefevre, 1878: 114 (*Noda*); Lefevre, 1885: 16 (*Noda*), 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*); Vergara et al., 2021: 237)

Brachypnoea callosa (Lefèvre, 1878)

ANT, CUN* (Lefevre, 1878: 115 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*); Vergara et al., 2021: 237)

Brachypnoea chalcea (Lefèvre, 1878)

ANT, BOY* (Lefevre, 1878: 113 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea columbina (Lefèvre, 1878)

TOL* (Lefevre, 1878: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea exilis (Erichson, 1848)

MAG (Erichson, 1848: 576 (*Noda*); Lefevre, 1875: 112 (*Noda propinqua*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*); Bechyné, 1997: 85 (=*N. propinqua*); Vergara et al., 2021: 237) *Brachypnoea humeralis* (Latreille, 1833)

ND (Latreille, 1833: 55 (*Colaspis*); Lefevre, 1875: 113 (*Noda subangulata*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Bechyné, 1955: 645 (*N. subangulata*) Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*); Bechyné y Špringlová de Bechyné. 1967: 11 (=*N. subangulata*))

Brachypnoea insignis (Lefèvre, 1885)

ND* (Lefevre, 1885: 17 (*Noda*), 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea laeta (Lefèvre, 1878)

ND (Lefevre, 1878: 117 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea landolti (Lefèvre, 1878)

NSA (Lefevre, 1878: 114 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea luteipes (Lefèvre, 1878)

CUN* (Lefevre, 1878: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea medellina (Lefèvre, 1878)

ANT, BOY, TOL * (Lefevre, 1878: 115 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea modesta (Lefèvre, 1878)

BOY, CUN (Lefevre, 1878: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea ocanana (Lefèvre, 1878)

NSA* (Lefevre, 1878: 113 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea peregrina (Lefèvre, 1878)

ANT, BOY, CUN, NSA* (Lefevre, 1878: 117 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea pustulata (Harold, 1874)

CUN (Harold, 1874: 62 (*Noda*); Lefevre, 1878: 113 (*Noda*); Lefevre, 1885: 17 (*Noda*), 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea rufipes (Lefèvre, 1878)

ANT* (Lefevre, 1878: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea scutellaris (Lefèvre, 1878)

NSA* (Lefevre, 1878: 114 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea semicostata (Lefèvre, 1875)

ND* (Lefevre, 1875: 114 (*Noda fraterna*), 115 (*Noda*); Lefevre, 1884: 45 (=*N. fraterna*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea subaenea (Jacoby, 1899)

ND* (Jacoby, 1899: 272 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Brachypnoea tricostulata (Lefèvre, 1875)

NSA (Lefevre, 1875: 113 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Bechyné, 1955: 645 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (Brachypnoea))

Brachypnoea virgulata (Lefèvre, 1878)

CAU, CUN (Lefevre, 1878: 115 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*); Vergara et al., 2021: 237)

Brachypnoea winkleri (Lefèvre, 1878)

CUN (Lefevre, 1878: 114 (*Noda*); Lefevre, 1885: 166 (*Nodonota*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Brachypnoea*))

Callicolaspis Bechyné, 1950

Callicolaspis heros (Lefèvre, 1877)

MET (Lefevre, 1877: 137 (*Colaspis*); Bechyné, 1950: 277 (*Callicolaspis*))

Cayetunya Bechyné, 1958

Cayetunya colombiana Flowers, 1997

MAG, NSA* (Flowers, 1997: 392)

Cayetunya consanguinea (Blake, 1976)

ND (Blake, 1976: 20 (*Colaspis*); Flowers, 1996: 27 (*Cayetunya*))

Chalcophana Chevrolat, 1836

Chalcophana bogotana Harold, 1874

BOY, CUN* (Harold, 1874: 78; Lefevre, 1878: 128;

Lefevre, 1885: 52; Bechyné, 1953: 67)

Chalcophana brevis Jacoby, 1900

ND* (Jacoby, 1900: 496)

Chalcophana carinata Lefèvre, 1876

ND (Lefevre, 1876: 297)

Chalcophana coeruleipennis Jacoby, 1900

ND (Jacoby, 1900: 497)

Chalcophana cyanipennis Lefèvre, 1889

ND* (Lefevre, 1889: 339)

Chalcophana dimidiata (Baly, 1860)

CUN (Baly, 1860: 35 (*Colaspis*); Lefevre, 1885: 52 (*Chalcophana*))

Chalcophana divisa Jacoby, 1893

CAU, TOL (Jacoby, 1893: 274; Bechyné, 1950: 259 (Chalcophana stockleini); Bechyné, 1951: 325 (=C. stockleini))

Chalcophana effulgens Erichson, 1847

CAU, NSA, TOL (Erichson, 1847: 161; Bechyné, 1953: 64)

Chalcophana fuscicornis Harold, 1874

CUN* (Harold, 1874: 74; Lefevre, 1885: 52)

Chalcophana haroldi Lefèvre, 1878

ANT, CAU* (Lefevre, 1878: 129; Bechyné, 1953: 68)

Chalcophana landolti Lefèvre, 1878

ANT, NSA (Lefevre, 1878: 129)

Chalcophana lutulenta (Harold, 1874)

CUN (Harold, 1874: 79; Chevrolat, 1836: 408 (*Cyclodera patruelis*); Lefevre, 1885: 52 (*=C. patruelis*); Scherer, 1964: 115)

Chalcophana opulenta Baly, 1881

CUN (Baly, 1881: 499; Lefevre, 1885: 52)

Chalcophana puncticollis Lefèvre, 1878

TOL* (Lefevre, 1878: 130)

Chalcophana sabanilla Bechyné, 1955

ATL* (Bechyné, 1955: 607)

Chalcophana schneblei Scherer, 1964

CUN* (Scherer, 1964: 113)

Chalcophana seminigra Harold, 1874

ANT, CUN (Harold, 1874: 80; Lefevre, 1878: 130; Lefevre, 1885: 53)

Chalcophana servula Lefèvre, 1878

ANT, BOY, CUN* (Lefevre, 1878: 129)

Chalcophana suavis Harold, 1874

ANT, CUN, NSA, SAN, TOL (Harold, 1874: 73; Lefevre, 1878: 129; Lefevre, 1885: 53)

Chalcophana versicolor Harold, 1874

CUN (Harold, 1874: 68; Lefevre, 1878: 128; Lefevre, 1885: 53; Bechyné, 1947: 84; Bechyné, 1953: 69)

Chalcoplacis Chevrolet, 1836

Chalcoplacis amabilis (Lefèvre, 1878)

BOY (Lefevre, 1878: 112 (*Lamprosphaerus*); Bechyné, 1953: 141 (*Antitypona*); Bechyné, 1997: 69 (*Chalcoplacis*))

Clisithera Baly, 1864

Clisithera cerasina (Perty, 1832)

ND (Perty, 1832: 105 (*Eumolpus*); Harold, 1874: 83 (*Clisithera*); Bechyné, 1953: 161)

Colaspis Fabricius, 1801

Colaspis aerea Lefèvre, 1884

MAG, SAN (Lefevre, 1884: 121; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1958: 501 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Vergara et al., 2021: 237)

Colaspis balvi Jacoby, 1881

ND (Jacoby, 1881: 143; Bechyné, 1955: 630 (Freudeita); Bechyné y Špringlová de Bechyné, 1969: 23 (Freudeita); Flowers, 1995: 555 (Colaspis); Bechyné, 1997: 47 (Freudeita))

Colaspis blakeae Ostmark, 1975

MAG (Ostmark, 1975: 2; Blake, 1976: 23)

Colaspis callichloris Lefèvre, 1878

CAU, NSA (Lefevre, 1878: 121; Jacoby, 1881: 139; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Vergara et al., 2021: 237)

Colaspis chlorana Lefèvre, 1891

CUN* (Lefevre, 1891: 258; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis confusa Bowditch, 1921

CAU, VAC (Bowditch, 1921: 26; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Vergara et al., 2021: 238)

Colaspis flavicornis (Fabricius, 1787)

BOY, CUN, MET, TOL (Fabricius, 1787: 73 (*Chrysomela*); Fabricius, 1792: 13 (*Galleruca*); Fabricius, 1801: 412 (*Colaspis*); Lefevre, 1878: 120 (*Colaspis prasina*); Jacoby, 1881: 138 (*Colaspis prasina*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1950: 259 (*Maecolaspis prasina*); Bechyné, 1958: 500 (*Maecolaspis prasina*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Blake, 1976: 291 (*Colaspis prasina*); Vergara et al., 2021: 239)

Colaspis foersteri (Bechyné, 1958)

MAG (Bechyné, 1958: 501 (Maecolaspis aerea foersteri); Brown, 1961: 973 (Colaspis); Savini, 1993: 151 (Maecolaspis foersteri); Bechyné, 1997: 33 (Maecolaspis))

Colaspis fulvotestacea Lefèvre, 1878

ANT (Lefevre, 1878: 123; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Blake, 1973: 84)

Colaspis gemellata Lefèvre, 1885

ND (Lefevre, 1885: 33; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolas-pis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis gemmingeri Harold, 1874

ANT (Harold, 1874: 81 (*Chalcophana*); Lefevre, 1878: 123 (*Colaspis*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis hypochlora Lefèvre, 1878

TOL (Lefevre, 1878: 123; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Vergara et al., 2021: 238)

Colaspis impressipennis Bowditch, 1921

ANT (Bowditch, 1921: 171; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis lebasi Lefèvre, 1878

BOL, BOY, CAL, CES, CUN, MAG, MET, NAR, TOL, VAC (Lefevre, 1878: 121; Chevrolat, 1836: 405; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1951: 305 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Bechyné, 1997: 37 (*Maecolaspis*); Vergara et al., 2021: 238)

Colaspis lebasiformis (Bechyné, 1953)

ANT, CUN, MAG, NAR, SUC, VAC (Bechyné, 1953: 99 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Bechyné, 1997: 41 (*Maecolaspis*))

Colaspis leucopus Harold, 1875

BOY (Harold, 1875: 139; Lefevre, 1878: 120; Jacoby, 1900: 475 (*Colaspis imitans*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1954: 207 (=*Maecolaspis imitans*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis luridula Lefèvre, 1878

ANT* (Lefevre, 1878: 124; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis melancholica Jacoby, 1881

ND (Jacoby, 1881: 143; Bechyné, 1953: 79 (*Coytiera*); Bechyné y Špringlová de Bechyné, 1969: 23 (*Freudeita*); Blake, 1975: 158 (*Colaspis*); Flowers, 1995: 555 (*Colaspis*))

Colaspis musae Bechyné, 1950

COR, MAG, TOL (Bechyné, 1950: 71; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Bechyné, 1997: 30 (*Maecolaspis*); Vergara et al., 2021: 238)

Colaspis sanjoseana (Bechyné, 1950)

ND (Bechyné, 1950: 258 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*); Maes y Staines, 1991: 10 (*Maecolaspis*))

Colaspis shuteae Blake, 1975

VAC (Blake, 1975: 162)

Colaspis strigata Lefèvre, 1878

BOY* (Lefevre, 1878: 121; Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*))

Colaspis tabacilla (Bechyné, 1951)

ANT (Bechyné, 1951: 307 (Maecolaspis); Brown, 1961: 973 (Colaspis))

Colaspoides Laporte, 1833

Colaspoides amabilis Lefèvre, 1876

CUN* (Lefevre, 1876: 310; Lefevre, 1885: 158)

Colaspoides fasciata Lefèvre, 1875

CAU, CUN* (Lefevre, 1875: 135; Lefevre, 1878: 133; Jacoby, 1900: 501 (Colaspoides opulenta); Bechyné, 1950: 262 (C. opulenta); Bechyné, 1957: 56 (=C. opu-

Colaspoides varicolor Lefèvre, 1878

ND (Lefevre, 1878: 133)

Colaspoides viridicornis Lefèvre, 1878

ANT* (Lefevre, 1878: 133)

Corysthea Baly, 1865

Corysthea chalybaea Lefèvre, 1891 CUN* (Lefevre, 1891: 263)

Corysthea rugulosa Lefèvre, 1889 CUN* (Lefevre, 1889: 340)

Costalimaita Bechyné, 1954

Costalimaita ferruginea (Fabricius, 1801)

ND (Fabricius, 1801: 415 (Colaspis); Bechyné, 1953: 62 (Costalimaita); Pinzón-Florian, 2020: 150)

Coytiera Lefevre, 1875

Coytiera aenea Jacoby, 1900

ND* (Jacoby, 1900: 468)

Coytiera fulvipes (Lefèvre, 1876)

ND (Lefevre, 1876: 294 (Campylochira); Lefevre, 1877: 146 (Colaspis fulvimana); Bechyné, 1950: 285 (Coytiera); Bechyné, 1953: 220 (Maecolaspis fulvimana); Bechyné, 1958: 515 (=Colaspis fulvimana))

Deuteronoda Bechyné, 1951

Deuteronoda suturalis (Lefèvre, 1878)

ANT, MAG (Lefevre, 1878: 123 (Colaspis); Bechyné, 1951: 279 (Deuteronoda); Bechyné, 1955: 592)

Dolichenus Lefevre, 1885

Dolichenus discoidalis (Harold, 1875)

ND* (Harold, 1875: 139 (Dolometis); Lefevre, 1878: 126 (Dolometis); Lefevre, 1885: 39 (Dolichenus))

Dryadomolpus Bechyné y Špringlová de Bechyné, 1969 Dryadomolpus brevis (Lefèvre, 1889)

ND* (Lefevre, 1889: 339 (Alethaxius); Bechyné, 1955: 643 (Nodonota); Bechyné, 1958: 483 (Brachypnoea); Bechyné, 1997: 77 (Dryadomolpus))

Endocephalus Chevrolet, 1836

Endocephalus novogranadensis Bechyné, 1950 ND* (Bechyné, 1950: 262)

Ephyraea Lefevre, 1889

Ephyraea chapuisi (Harold, 1874)

ND (Harold, 1874: 57 (Chrysodina); Lefevre, 1889:

333 (*Ephyraea*))

Ephyraea glaucescens Lefèvre, 1889

BOY* (Lefevre, 1889: 333)

Eumolpus Weber, 1801

Eumolpus ignitus (Fabricius, 1787)

CUN (Fabricius, 1787: 68 (Chrysomela); Olivier, 1808: 897 (Eumolpus); Baly, 1877: 46; Lefevre, 1885: 100)

Eumolpus sophiae Kolbe, 1901

ATL, CUN, MAG (Sharp et al., 1901: 483; Špringlová, 1960: 38)

Eumolpus surinamensis (Fabricius, 1775)

CUN (Fabricius, 1775: 96 (Chrysomela); Olivier, 1808:

898 (*Eumolpus*); Špringlová, 1960: 53)

Eumolpus viriditarsis Špringlová, 1960

MAG, PUT (Špringlová, 1960: 66)

Fractipes Bechyné, 1950

Fractipes tayrona Flowers, 2021

MAG* (Flowers, 2021: 2)

Glyptoscelis Chevrolat, 1836

Glyptoscelis aeneipennis Baly, 1865

ANT, SAN (Baly, 1865: 334; Bechyné, 1955: 655; Blake, 1967: 41)

Glyptoscelis dohrni Jacoby, 1900

BOL (Jacoby, 1900: 501; Blake, 1967: 40)

Glyptoscelis fascicularis Baly, 1865

ANT, CAS, MET, NSA (Baly, 1865: 334; Lefevre, 1878: 131; Blake, 1967: 42)

Hermesia Lefevre, 1877

Hermesia aurata (Olivier, 1808)

ND (Olivier, 1808: 882 (Colaspis); Lefevre, 1877: 178 (Hermesia); Bechyné, 1953: 164 (Hylax); Bechyné, 1955: 598 (*Hylax*); Flowers, 1995: 35 (*Hermesia*))

Hermesia inermis Bowditch, 1921

ND (Bowditch, 1921: 194; Bechyné, 1953: 170 (Parachalcoplacis); Flowers, 1995: 35 (Hermesia))

Hylax Lefevre, 1884

Hylax aeneus (Lefèvre, 1878)

CUN* (Lefevre, 1878: 118 (Agbalus); Bechyné, 1950: 270 (*Hylax*))

Hylax chalybaeus (Lefèvre, 1878)

ANT (Lefevre, 1878: 118 (Agbalus); Bechyné, 1950: 270 (*Hylax*))

Hylax mutabilis (Lefèvre, 1878)

BOY, CUN* (Lefevre, 1878: 118 (Agbalus); Bechyné, 1950: 270 (Hylax))

Hylax plagiatus (Lefèvre, 1878)

CUN (Lefevre, 1878: 117 (Agbalus); Lefevre, 1885: 22 (Agbalus); Bechyné, 1950: 270 (Hylax))

Hylax rufimanus (Lefèvre, 1878)

NSA* (Lefevre, 1878: 118 (*Agbalus*); Bechyné, 1950: 270 (*Hylax*))

Hylax rufotestaceus (Lefèvre, 1878)

ANT* (Lefevre, 1878: 119 (*Agbalus*); Bechyné, 1950: 270 (*Hylax*))

Hylax rutilans (Lefèvre, 1885)

ND* (Lefevre, 1885: 22 (*Agbalus*); Bechyné, 1950: 270 (*Hylax*))

Iphimeis Baly, 1864

Iphimeis fulva Lefèvre, 1876

CUN* (Lefevre, 1876: 283; Lefevre, 1885: 15)

Ledesmodina Bechyné, 1951

Ledesmodina auricollis (Lefèvre, 1877)

ND (Lefevre, 1877: 147 (*Colaspis*); Bechyné, 1951: 263 (*Ledesmodina*))

Ledesmodina erosula (Lefèvre, 1891)

ND (Lefevre, 1891: 260 (*Rhabdopterus*); Bechyné, 1953: 244 (*Ledesmodina*))

Llanomolpus Bechyné, 1997

Llanomolpus flavidus (Lefèvre, 1877)

ND (Lefevre, 1877: 124 (*Choris*); Bechyné, 1953: 162 (*Agrosterna*); Bechyné, 1977: 63 (*Llanomolpus*))

Longeumolpus Špringlová, 1960

Longeumolpus carinatus (Baly, 1877)

PUT (Baly, 1877: 5 (Eumolpus); Špringlová, 1960: 11 (Longeumolpus))

Longeumolpus subcostatus (Lefèvre, 1885)

ATL (Lefevre, 1885: 101 (Eumolpus); Špringlová, 1960: 19 (Longeumolpus))

Melinodea Jacoby, 1900

Melinodea metallica Jacoby, 1900

TOL (Jacoby, 1900: 509; Papp, 1949: 14)

Metaxyonycha Chevrolat, 1836

Metaxyonycha bogotensis Jacoby, 1900

CUN* (Jacoby, 1900: 469; Bechyné, 1950: 274 (*Colaspis*); Brown, 1961: 973 (*Metaxyonycha*)

Metaxyonycha lefevrei Harold, 1875)

ANT, CUN (Harold, 1875: 139; Lefevre, 1878: 119; Jacoby, 1900: 469; Bechyné, 1950: 274 (*Colaspis*); Brown, 1961: 973 (*Metaxyonycha*); Scherer, 1964: 124 (*Colaspis lefevrei*))

Metaxyonycha ocanana (Lefèvre, 1878)

NSA* (Lefevre, 1878: 120 (*Prionodera*); Flowers, 2004: 36 (*Metaxyonycha*))

Metaxyonycha sanguinea Lefèvre, 1878

BOY* (Lefevre, 1878: 119; Bechyné, 1950: 274 (*Colaspis*); Brown, 1961: 973 (*Metaxyonycha*))

Myochrous Erichson, 1847

Myochrous barbadensis Blake, 1947

ND (Blake, 1847: 26; Bechyné, 1997: 19)

Myochrous darlingtoni Blake, 1950

MAG* (Blake, 1950: 42)

Myochrous elachius Blake, 1950

ANT (Blake, 1950: 38)

Myochrous explanatus Baly, 1865

MAG (Baly, 1865: 335; Lefevre, 1878: 131)

Myochrous latisetiger Blake, 1950

ATL, MAG (Blake, 1950: 36)

Myochrous longipes Blake, 1950

VAC (Blake, 1950: 56)

Myochrous platylonchus Blake, 1950

MAG, VAC (Blake, 1950: 37)

Nodocolaspis Bechyné, 1949

Nodocolaspis colombica (Jacoby, 1900)

MAG (Jacoby, 1900: 479 (*Colaspis*); Sharp et al., 1901: 481 (*Colaspis coneja*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1958: 486 (*Colaspis coneja, Nodocolaspis*))

Nodocolaspis femoralis (Lefèvre, 1878)

ANT, BOY, CUN, MAG, TOL, VAC (Lefevre, 1878: 122 (Colaspis); Lefevre, 1884: 199 (Colaspis rufofemorata); Jacoby, 1890: 225 (Colaspis); Bechyné, 1949: 511 (Colaspis); Bechyné, 1953: 44 (=Colaspis rufofemorata, Nodocolaspis); Bechyné, 1958: 486; Bechyné, 1997: 55; Vergara et al., 2021: 242)

Otilea Lefevre, 1877

Otilea collaris Lefèvre, 1878

NSA* (Lefevre, 1878: 128)

Percolaspis Bechyné, 1957

Percolaspis aeraria (Lefèvre, 1885)

ND (Lefevre, 1885: 31 (*Colaspis*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1957: 240 (*Percolaspis*))

Percolaspis albicincta (Erichson, 1847)

ANT, CUN (Erichson, 1847: 161 (*Colaspis*); Lefevre, 1878: 123 (*Colaspis formosa*); Lefevre, 1884: 198 (*Colaspis picta*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1953: 215 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1953: 621 (=*M. formosa, M. picta*); Bechyné, 1957: 240 (*Percolaspis*); Scherer, 1964: 125)

Percolaspis compta (Lefèvre, 1877)

ND (Lefevre, 1877: 143 (Colaspis pulchella), 144 (Colaspis); Bechyné, 1950: 275 (Maecolaspis); Bechyné, 1950: 1079 (=Maecolaspis pulchella); Bechyné, 1953: 228 (M. pulchella compta); Brown, 1961: 973 (Colaspis); Bechyné, 1997: 43 (Percolaspis))

Percolaspis hypoxantha (Lefèvre, 1878)

ANT (Lefevre, 1878: 122 (*Colaspis*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1957: 240 (*Percolaspis*))

Percolaspis rugosa (Germar, 1824)

ND (Germar, 1824: 572 (*Colaspis*); Bechyné, 1950: 275 (*Maecolaspis*); Bechyné, 1957: 240 (*Percolaspis*))

Phanaeta Lefevre, 1878

Phanaeta bogotana Bechyné, 1958

CUN* (Bechyné, 1958: 521)

Phanaeta ruficollis Lefèvre, 1878

CUN, NSA, TOL (Lefevre, 1878: 132; Papp, 1949: 14)

Podocolaspis Bechyné, 1953

Podocolaspis tippmanni Bechyné, 1953

NSA* (Bechyné, 1953: 92)

Prionodera Chevrolat, 1836

Prionodera furcada Flowers, 2004

ND (Flowers, 2004: 22)

Rhabdocolaspis Bechyné, 1953

Rhabdocolaspis colombica (Jacoby, 1901)

ND* (Jacoby, 1901: 482 (Alethaxius); Bechyné, 1953:

107 (Rhabdocolaspis))

Rhabdocolaspis tibiella Bechyné, 1953

CAU* (Bechyné, 1953: 106)

Rhabdopterus Lefevre, 1885

Rhabdopterus aureolus Lefèvre, 1891

ND* (Lefevre, 1891: 260)

Rhabdopterus caliginosus (Lefèvre, 1878)

BOY (Lefevre, 1878: 127 (Rhabdophorus); Lefevre,

1885: 46 (*Rhabdopterus*))

Rhabdopterus colombiensis Jacoby, 1900

ND* (Jacoby, 1900: 483)

Rhabdopterus cupreatus Lefèvre, 1885

ND* (Lefevre, 1885: 46)

Rhabdopterus curtus Lefèvre, 1878

ND (Lefevre, 1878: 128 (Rhabdophorus); Lefevre,

1885: 46 (Rhabdopterus))

Rhabdopterus hypochalceus (Harold, 1875)

ANT (Harold, 1875: 139 (Colaspis); Lefevre, 1878: 127

(Rhabdopterus); Bechyné, 1949: 471 (Colaspis))

Rhabdopterus kirschi Lefèvre, 1885

CUN* (Lefevre, 1885: 47)

Rhabdopterus rosenbergi Bowditch, 1921

ANT (Bowditch, 1921: 255)

Rhabdopterus tuberculatus (Lefèvre, 1878)

ANT* (Lefevre, 1878: 127 (Rhabdophorus); Lefevre,

1885: 46 (Rhabdopterus))

Sphaeropis Lefevre, 1876

Sphaeropis aeruginosa Lefèvre, 1876

ANT, BOY, CUN, NSA, TOL, VAC (Lefevre, 1876: 303 (*Sphaeropis aeruginosa*); Lefevre 1878: 130 (*S. humeralis*); Papp, 1949: 14 (*S. humeralis*); Bechyné,

1997: 75 (=*S. humeralis*))

Spintherophyta Dejean, 1836

Spintherophyta globosa (Olivier, 1808)

VAC (Olivier, 1808: 893 (*Colaspis*); Crotch, 1873: 39 (*Chalcoparia*); Lefevre, 1885: 7 (*Chrysodina*); Schultz,

1976 (Spintherophyta); Vergara et al., 2021: 237)

Spintherophyta kirschi (Harold, 1874)

CUN* (Harold, 1874: 55 (*Chrysodina*); Lefevre, 1885: 7 (*Chrysodina*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Spin-*

the rophyta))

Spintherophyta laevicollis (Lefèvre, 1885)

ANT, BOL, TOL, VAC (Lefevre, 1885: 7 (*Chrysodina*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (*Spintherophyta*); Be-

chyné, 1997: 88)

Spintherophyta laevigata (Lefèvre, 1878)

ANT, NAR, TOL, VAC* (Lefevre, 1878: 112 (Chryso-dina); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (Spintherophy-

ta); Bechyné, 1997: 88; Vergara et al., 2021: 242)

Spintherophyta parvula (Lefèvre, 1885)

ND (Lefevre, 1885: 8 (Chrysodina); Monrós y Be-

chyné, 1956: 1124 (Spintherophyta))

Spintherophyta purpurea (Harold, 1874)

ND (Harold, 1874: 57 (Chrysodina); Monrós y Be-

chyné, 1956: 1124 (Spintherophyta))

Spintherophyta sulcifrons (Harold, 1874)

CUN* (Harold, 1874: 55 (Chrysodina); Lefevre, 1885:

8 (Chrysodina); Monrós y Bechyné, 1956: 1124 (Spin-

the rophyta))

Spintherophyta thoracica (Jacoby, 1881)

CUN (Jacoby, 1881: 116 (*Noda*); Lefevre, 1885: 18 (*Nodonota*); Jacoby, 1890: 193 (*Spintherophyta*); Flow-

ers, 1996: 42 (Metaparia); Sublett y Cook, 2021: 805

(*Spintherophyta*))

Spintherophyta tibialis (Lefèvre, 1889)

TOL, VAC (Lefevre, 1889: 330 (*Chrysodina*); Bechyné, 1949 (*Chrysodina*); Monrós y Bechyné, 1956: 1124

(Spintherophyta); Bechyné, 1997: 88)

Zenocolaspis Bechyné, 1997

Zenocolaspis inconstans (Lefèvre, 1878)

BOL, BOY, NSA, SAN, SUC (Lefevre, 1878: 122 (*Colaspis*); Chevrolat, 1836: 407 (*Colaspis*); Bechyné,

1950: 275 (*Maecolaspis*); Brown, 1961: 973 (*Colaspis*);

Bechyné, 1997: 41 (Zenocolaspis); Vergara et al., 2021:

238 (Colaspis))

Tribu Habrophorini Bechyné y Špringlová de Bechyné, 1969

Habrophora Erichson, 1847

Habrophora tibialis Lefèvre, 1878

BOY* (Lefevre, 1878: 130)

Tribu Megascelidini Chapuis, 1874

Megascelis Latreille, 1825

Megascelis acutipennis Lacordaire, 1845

ND* (Lacordaire: 292)

Megascelis aerea Lacordaire, 1845

ND* (Lacordaire, 1845: 292)

Megascelis affinis Lacordaire, 1845
ND (Lacordaire, 1845: 289)
Megascelis amabilis Lacordaire, 1845
CUN, TOL (Lacordaire, 1845: 276; Jacoby, 1878: 154)
Megascelis brunnipes Lacordaire, 1845
ND (Lacordaire, 1845: 288)
Megascelis crenipes Lacordaire, 1845
ND (Lacordaire, 1845: 261)
Megascelis dubiosa Jacoby, 1878
BOY (Jacoby, 1878: 154)
Megascelis femoralis Jacoby, 1878
BOY* (Jacoby, 1878: 149)
Megascelis frenata Lacordaire, 1845
ND (Lacordaire, 1845: 275)
Megascelis frontalis Clark, 1866

BOL* (Bates y Clark, 1866: 17; Clark y Bates, 1866: 22)

Megascelis fulgida Lacordaire, 1845 ND* (Lacordaire, 1845: 291) Megascelis gracilis Lacordaire, 1845 ND (Lacordaire, 1845: 278) Megascelis inscriptus Papp, 1952 TOL (Papp, 1952: 291)

Megascelis joliveti Papp, 1952 TOL* (Papp, 1952: 291)

Megascelis lacertina Lacordaire, 1845 ND (Lacordaire, 1845: 257)

Megascelis melancholica Jacoby, 1878 BOY* (Jacoby, 1878: 153)

Megascelis mucronata Lacordaire, 1845 ND (Lacordaire, 1845: 270)

Megascelis ornata Jacoby, 1878

CAL* (Jacoby, 1878: 150)

Megascelis postica Lacordaire, 1845 ND* (Lacordaire, 1845: 286)

Megascelis puella Lacordaire, 1845 ND (Lacordaire, 1845: 268)

Megascelis sapphireipennis Lacordaire, 1845

ND* (Lacordaire, 1845: 284)

Recibido: 23 marzo 2023 Aceptado: 8 mayo 2023 Megascelis stratiotica Lacordaire, 1845 ND* (Lacordaire, 1845: 261) Megascelis submetallescens Jacoby, 1878 NSA* (Jacoby, 1878: 152) Megascelis taeniata Kirsch, 1870 CUN* (Kirsch, 1870: 375) Megascelis tricolor Lacordaire, 1845 ND* (Lacordaire, 1845: 285) Megascelis viridana Lacordaire, 1845 ND* (Lacordaire, 1845: 290)

Tribu Typophorini Baly, 1865 *Metachroma* Chevrolat, 1836

Metachroma cartagenense Blake, 1970 BOL, COR* (Blake, 1970: 46; Vergara et al., 2021: 241)

Paria LeConte, 1858

Paria fulvipennis (Lefèvre, 1884)

ND* (Lefevre, 1884: 203 (Typophorus); Bechyné, 1957: 245 (Paria))

Paria nigripennis (Lefèvre, 1884)

ND* (Lefevre, 1884: 203 (Typophorus); Bechyné, 1957: 245 (Paria))

Typophorus Chevrolat, 1836 *Typophorus annulatus* Lefèvre, 1877

ND (Lefevre, 1877: 318)

Typophorus exilis Lefèvre, 1878 ND (Lefevre, 1878: 132)

Typophorus nigritus (Fabricius, 1801)

ANT, BOL, BOY, COR, CUN, NAR, SAN, TOL, VAC (Fabricius, 1801: 421 (*Eumolpus*); Baly, 1859: 128 (*Typophorus humeralis*); Crotch, 1873: 40 (*Paria viridicyanea*); Lefevre, 1877: 316 (*Typophorus*); Lefevre, 1878: 131; Jacoby, 1881: 178 (*T. humeralis*); Bechyné, 1948: 190 (*T. humeralis* = *T. viridicyaneus*); Bechyné, 1953: 117 (=*T. viridicyaneus*); Vergara et al., 2021: 242)

Typophorus steinheili Lefèvre, 1878 ANT* (Lefevre, 1878: 132)

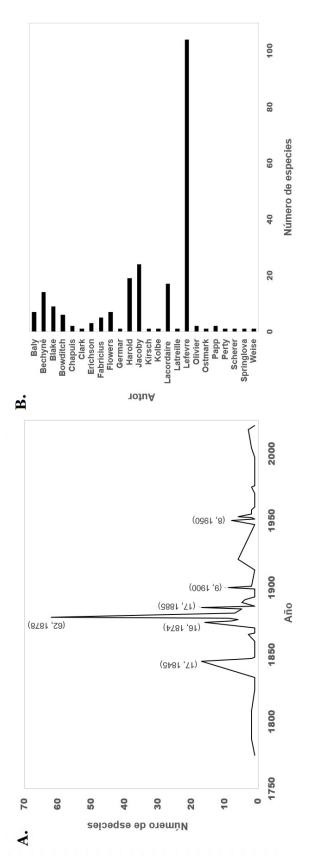


Figura 1. A. Número de especies descritas para Colombia: A. Por año. B. Por autor.

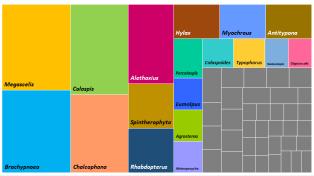


Figura 2. Gráfico de cuadrantes jerárquicos para la proporción de especies por género de Eumolpinae Hope, 1840 registradas en Colombia. En gris, los géneros con menos de tres especies registradas en Colombia.

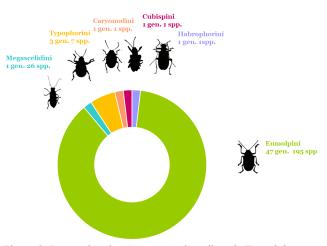


Figura 3. Proporción de géneros para las tribus de Eumolpinae Hope, 1840 registradas en Colombia.

Número de registros por departamento

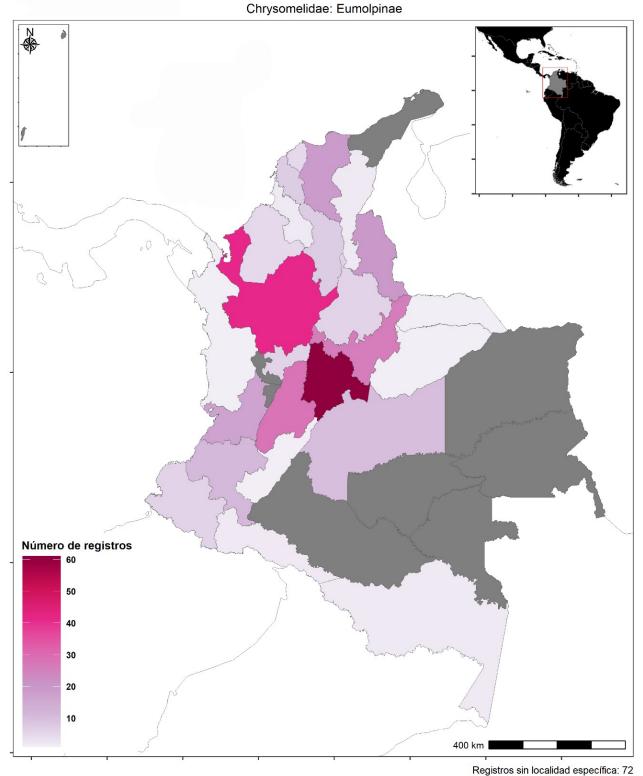


Figura 4. Número de registros de especies de Eumolpinae Hope, 1840 para Colombia por departamento. Se incluyen los registros realizados para aquellos individuos con determinación hasta nivel de género (Vergara et al., 2021) solo si ninguna especie en el género presentaba un registro previo para dicho departamento. En gris los departamentos sin registro de especies.

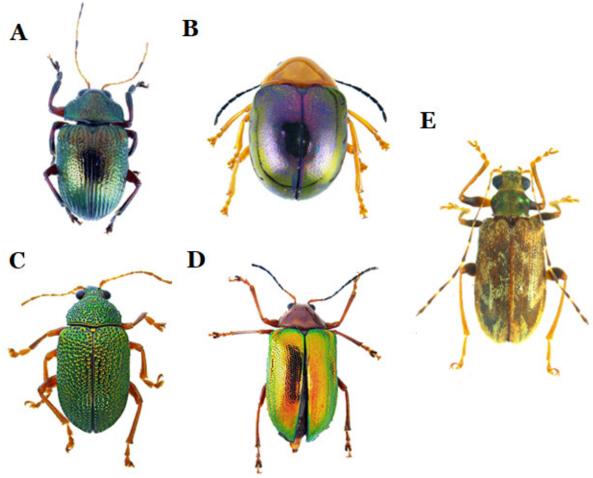


Figura 5. Algunos géneros de eumolpinos presentes en Colombia. A. *Rhabdopterus*, B. *Colaspoides*, C. *Colaspis*, D. *Chalcophana*, E. *Habrophora*.

Nuevos registros de abejas (Hymenoptera: Anthophila) para el estado de Veracruz, México

New records of bees (Hymenoptera: Anthophila) from the state of Veracruz, Mexico

Gerardo Quintos-Andrade^{1*}, Jorge E. Valenzuela-González^{2*} y Fernando Nicolalde-Morejón³

¹Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C. Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, C.P. 91073, Xalapa, Veracruz, México. https://orcid.org/0000-0002-1783-0436; ²Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C. Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, C.P. 91073, Xalapa, Veracruz, México. https://orcid.org/0000-0003-2106-6693; ³Laboratorio de Taxonomía Integrativa, Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana, Dr. Luis Castelazo s/n, Industrial Las Ánimas, C. P. 91193, Xalapa, Veracruz, México. https://orcid.org/0000-0003-1423-7474

* Autores de correspondencia: gerardquintos@gmail.com; jorge.valenzuela@inecol.mx

RESUMEN

Se reportan tres nuevas adiciones a la apifauna conocida para México y nueve nuevos registros para el estado de Veracruz. Se discute la importancia de las zonas urbanas con vegetación nativa como una fuente de recursos para las poblaciones de abejas.

Palabras clave: Andrenidae, Apidae, Halictidae, Megachilidae, polinizadores, zonas urbanas.

ABSTRACT

Three new additions to the known bee fauna are reported for Mexico and nine new records for the state of Veracruz. The importance of urban areas with native vegetation as resources for bee populations is discussed.

Key words: Andrenidae, Apidae, Halictidae, Megachilidae, pollinators, urban areas.

Las abejas (Apoidea: Anthophila) son un clado monofilético de Hymenoptera, constituido por siete familias, 27 subfamilias, 67 tribus, 531 géneros y más de 20,000 especies distribuidas principalmente en las regiones subtropicales del mundo (Danforth *et al.* 2019; Orr *et al.* 2021; Ascher and Pickering, 2022). Las abejas son el grupo más importante de polinizadores de fanerógamas, incluyendo varias especies cultivadas y de valor alimenticio, forrajero y ornamental, por lo que son un grupo de gran interés ecológico y taxonómico (Michener 2007; Ollerton 2021).

En México se conocen alrededor de 2,000 especies de abejas, agrupadas en 144 géneros y seis familias (Ayala et al. 1996; Ascher and Pickering 2022). La mayor riqueza de especies se reporta para el centro y sur el país, principalmente en espacios dominados por bosque tropical seco, que comprenden las áreas mejor conocidas y con el mayor registro de colectas biológicas de abejas en México (Ayala et al. 1996; Orr et al. 2021; Minckley and Radke 2021). Veracruz, pese a ser el estado donde se colectaron muchas de las primeras especies de abejas descritas para México (Ayala et al. 1996; Rasmussen 2012) presenta un inventario incompleto, el cual ha ido incrementando recientemente por muestreos intensivos realizados en varias localidades de la entidad (Bonet-Ferrer y Vergara 2019). En este trabajo, se presentan nuevos registros para la fauna de abejas para México y el estado de Veracruz.

MATERIAL Y MÉTODOS

La información aquí presentada es parte de un proyecto de diversidad de abejas nativas presentes en zonas urbanas de la ciudad de Coatepec, Veracruz, en México (Quintos-Andrade et al. 2022). El área dedicada al muestreo se encontraba dominada por vegetación secundaria con elementos florísticos herbáceos y arbustivos nativos del bosque mesófilo de montaña y la selva baja caducifolia. Comprende una altitud promedio de 1,170 m de elevación, un clima de tipo semicálido húmedo con lluvias todo el año, una temperatura promedio de 15.8°C y precipitaciones anuales de 1,797 mm (INEGI 2004). Se realizó un muestreo mensual durante el año de 2020 con red entomológica aérea colectando abejas que se encontraban principalmente interactuando con plantas en fase de antesis. Los ejemplares colectados fueron congelados y montados posteriormente utilizando las técnicas descritas por Luna (2005).

Para la identificación a nivel de género se utilizó la clave de Michener (2007) y para especies los trabajos de Ascher and Pickering (2022), Bonet-Ferrer y Vergara (2019), Cockerell (1912), Cresson (1872; 1878), LaBerge (1961; 1967), McGinley, (1986), Rowe (2017) y Smith (1879). Se sigue la clasificación taxonómica propuesta por Michener (2007), excepto por los cambios propuestos para Andrenidae y Apidae (Bossert *et al.* 2019; Bossert *et al.* 2022). Los ejemplares de abejas resultado de este estudio se encuentran depositados en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología A. C. en Xalapa, Veracruz, Mé-

xico (IEXA; Reg. SEMARNAT: Ver. IN. 048.0198). Para los comentarios referentes a la distribución de las especies, se utilizó la información reunida por Ascher and Pickering (2022), Ayala *et al.* (1996), Ayala y Griswold (2005), Cockerell (1910; 1912; 1932), Cresson (1872), LaBerge (1961; 1967), McGinley (1986), Michener (1954), Smith (1879) y Rowe (2017).

RESULTADOS

Para este estudio se colectaron 890 ejemplares de abejas pertenecientes a 5 familias, 52 géneros y 121 especies, entre las cuales se encontraron 32 ejemplares pertenecientes a 12 especies que corresponden a nuevos registros para Veracruz; tres de estas especies representan nuevos registros para México.

Andrenidae Latreille, 1802 Andreninae Latreille, 1802 Andrenini Latreille, 1802

Andrena (Callandrena) rava LaBerge, 1967

Diagnosis ♀. Cuerpo cubierto de una vestidura blanca a amarillo pálido, sin setas marrón en vertex, área dorsal del tórax y terguitos apicales. Clípeo plano en la mitad y sin setas presentes. Terguitos 1-5 hialinos en los márgenes apicales (LaBerge 1967).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 21.XI.20, Quintos-Andrade, G. en *Viguiera* sp. (1♀). Esta especie es endémica de México, se distribuye en los estados de Chihuahua, Ciudad de México, Durango, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, San Luis Potosí, Tlaxcala y Zacatecas (LaBerge 1967; Ayala *et al.* 1996; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Apidae Latreille 1802 Eucerinae Latreille, 1802 Eucerini Latreille, 1802

Melissodes boltoniae Robertson, 1905

Diagnosis ♀. Longitud 9-12 mm. Vestidura general con setas negras y blancas. Escopa amarilla. Base mandibular, labro y clípeo negros. Clípeo protuberante, mayor a ¾ el ancho del ojo en vista lateral y con punteado denso. Ápices tergales con punteado. Terguito 1 con setas blancas y negras. Terguito 2 con una banda incompleta de setas blancas. Bandas de terguitos 3-5 completas de color blanco (LaBerge 1961).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 07.VII.20, Quintos-Andrade G. en *Melanthera nivea* (1 \updownarrow). 11.IX.20, con red entomológica (1 \updownarrow). 21.XI.20, en *Viguiera* sp. (1 \updownarrow). La distribución conocida de esta especie abarca desde el este de Estados Unidos, desde Nueva York hasta Texas (LaBerge 1961; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para México.

Melissodes denticulatus Smith, 1854

Diagnosis ♂. Longitud 8-11mm. Vestidura general con setas negras y blancas. Mandíbulas, labro y clípeo negros; clípeo con una mancha amarilla central. Clípeo no protuberante. Ápices tergales hialinos e infumados con bandas blancas con negro completas (LaBerge 1961).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 06.V.20, Quintos-Andrade G. en *Ipomoea violacea* (1♂). 16.VII.21; con red entomológica (1♂). La distribución conocida de esta especie abarca desde la región este de Canadá, hasta Texas, Estados Unidos (LaBerge 1961; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para México.

Melissodes panamensis (Cockerell, 1928)

Diagnosis \circlearrowleft . Longitud 9-12 mm. Vestidura general con setas marrón oscuro a rojizo. Base mandibular, labro y clípeo amarillos. Clípeo protuberante, mayor a ¾ el ancho del ojo en vista lateral. Terguito 1 con setas marrón claro sin setas negras. Bandas de terguitos 2-5 completas de color amarillo pálido (LaBerge 1956).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 08.IV.20, Quintos-Andrade, G. en *Melanthera nivea* (1♂). 05.V.21, en *Melanthera nivea*, (1♂). 16.VII.21, con red entomológica (1♂). La distribución conocida de esta especie abarca desde Guanacaste, Costa Rica hasta Viejo Panamá, Panamá. (LaBerge 1956; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para México.

Halictidae Thomson, 1872 Halictinae Thomson, 1872 Halictini Thomson, 1872

Lasioglossum (Lasioglossum) jubatum (Vachal, 1904)

Diagnosis ♀. Vertex y área dorsal del mesosoma con vestidura de setas color naranja. Escudo granuloso punteado. Alas hialinas. Acarinario presente. Resto del cuerpo cubierto de setas color blanco (McGinley 1986).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 01.I.20, en *Viguiera* sp. (1 \updownarrow). 02.VI.20, en *Sechium edule* (1 \updownarrow). 20.X.20, en *Melanthera nivea* (1 \updownarrow). 24.VIII.21, en *Sechium edule* (1 \updownarrow). Esta especie se distribuye entre Estados Unidos y El Salvador. En México se distribuye en los estados de Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Durango, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Sinaloa y Sonora (McGinley 1986; Ayala *et al.* 1996; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Lasioglossum (Lasigolossum) manitohuellum (Cockerell, 1907)

Diagnosis ♀. Escudo granuloso punteado. Alas hialinas con ápice del ala anterior ofuscado. Acarinario ausente. Vestidura general color negro y blanco (McGinley 1986).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm; 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 21/08/20, Quintos-Andrade, G. en *Sechium edule* (4♀). Esta especie se distribuye en Estados Unidos y México. En México se distribuye en los estados de Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Hidalgo y Nuevo León (McGinley 1986; Ayala *et al.* 1996; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Megachilidae Latreille 1802 Megachilinae Latreille, 1802 Anthidiini Ashmead, 1899

Paranthidium flavolineatum (Smith, 1879)

Diagnosis ♂: Patrón de manchas amarillas en mandíbulas, clípeo, zona paraocular, genal, márgenes laterales del escudo, escutelo, ápices femorales, bases tibiales y terguitos en forma de bandas. T1-3 con bandas amarillas interrumpidas en la mitad. T4-5 con bandas completas partidas en la primera mitad basal. T6 banda amarilla completa (Smith 1879).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 01.VI.21, con red entomológica (1 ♂). Esta especie es endémica de México, se distribuye en el estado de Oaxaca (Smith 1879; Ayala *et al.* 1996; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Megachilini Latreille, 1802 Coelioxys chichimeca Cresson, 1878

Diagnosis &: Clípeo plano. Carina hipostomal lisa. Escudo y escutelo negros y con punturas densas. Escutelo redondeado sin cresta posterior. T1 negro y con puntos densos. Fóveas transversales cubiertas de puntos (Rocha-Filho and Packer 2015).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 19.III.20, Quintos-Andrade, G. en *Melanthera nivea* (13'). 08.IX.20, en *Melanthera nivea* (13'). Esta especie se distribuye entre México y Panamá. En México se distribuye en los estados de Quintana Roo y Michoacán (Michener 1954; Ayala *et al.* 1996; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Megachile aurantipennis Cockerell, 1912

Diagnosis ♀♂: Clípeo cóncavo en el margen basal y con punturas densas reducidas en el centro. Escudo y escutelo con punturas densas, cubiertos por pubescencia blanca. Metasoma con punturas densas, T4-5 con una banda apical de pubescencia amarilla. Terguitos apicales totalmente cubiertos. Escopa color amarillo (Cockerell 1912).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 07.VII.20, en *Melanthera nivea* (1♂). 21.VIII.20, en *Melanthera nivea* (1♂). 19.XI.20, en *Oreopanax capitatus* (1♀). 31.XII.20, en *Viguiera* sp. (1♂). Esta especie se distribuye en México y Guatemala. En México se distribuye

en el estado de Yucatán (Cockerell 1912; Cockerell 1932; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Megachile exilis Cresson, 1872

Diagnosis ♂: Escudo y escutelo con punturas densas, un surco longitudinal en la parte posterior del escudo y setas blancas. Prebasitarso aplanado y cubierto de mechones de setas blancas. Metasoma con punturas densas y bandas basales de pubescencia blanca. Ápices tergales hialinos (Cresson 1872).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 22/10/20, Quintos-Andrade, G. en *Melanthera nivea* (1♂). Esta especie se distribuye en Estados Unidos y México. En México se distribuye en los estados de Baja California, Hidalgo, Morelos, San Luis Potosí, Sonora y Tamaulipas (Cresson 1872; Ayala *et al.* 1996; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Osmiini Newman, 1834 *Heriades variolosa* (Cresson, 1872)

Diagnosis ♀: Mandíbula con dos surcos que se unen en la base. Cabeza, escudo y escutelo cubiertos de punturas densas y setas blancas. Punteado del T3 más esparcido que en el T2. Metasoma cubierto de bandas completas de pubescencia blanca. Escopa color blanco. ♂: Similar a la hembra. E1 proyectado hacia el E2 en vista lateral (Rowe 2017).

Material examinado. MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 31.XII.20, Quintos-Andrade, G. en *Viguiera* sp. (1♀). 28.VIII.21, colecta directa (1♂). Esta especie se distribuye en Canadá, Estados Unidos y México. En México se distribuye en el estado de México, Tamaulipas, Nuevo León y Yucatán (Ayala *et al.* 1996; Rowe 2017; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

Osmia georgica Cresson, 1878

Diagnosis ♀: Tegumento azul a verde metálico con reflejos amarillo metálico. Setas blancas. Mandíbulas con un par de proyecciones basales y mechones de setas amarillas. Metasoma con punturas densas. Escopa color amarillo. ♂: Tegumento verde metálico con reflejos amarillos. Setas color amarillo. Metasoma con punturas densas. Ápice del T2 sin puntos (Cresson 1878; Cockerell 1910).

MÉXICO, Veracruz, Coatepec: 1,200 msnm, 19° 26' 42.36" N, 96° 57' 52.127" W, 02.I.20; Quintos-Andrade, G. en *Schistocarpha bicolor* (1♀,1♂). 21.II.21, en *Schistocarpha bicolor* (1♀). 14.III.21, en *Schistocarpha bicolor* (1♀). Esta especie se distribuye en Canadá, Estados Unidos y México. En México se distribuye en los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Cockerell 1910; Ayala y Griswold 2005; Ascher and Pickering 2022). Primer registro para Veracruz.

DISCUSIÓN

Con los registros que se proporcionan en este trabajo y los antecedentes de Ayala *et al.* (1996) y Bonet-Ferrer y Vergara (2019), el número de especies conocidas de abejas para el estado de Veracruz se incrementa a 360. Además, las especies *Melissodes boltoniae*, *M. denticulata* y *M. panamensis* representan un incremento significativo en su distribución conocida y son reportados por primera vez para México (Ascher and Pickering 2022). Posiblemente no se habían identificado antes en México por la falta de un estudio taxonómico para este género (Ayala *et al.* 1996).

Los resultados obtenidos muestran que en el estado de Veracruz el inventario de la apifauna aún es incompleto, por lo que es necesario realizar más inventarios faunísticos que además ayuden a conocer mejor la distribución de la fauna de abejas nativas de México, incluyendo las especies presentes en áreas urbanas.

Es necesario destacar que los registros de abejas que aquí se reportan, fueron colectados en áreas verdes urbanas y asociados a vegetación nativa. Se ha visto que en este tipo de ambientes se puede encontrar una diversidad considerable de abejas (Prendergast *et al.* 2022), lo que pone de relieve la necesidad de la conservación y adecuado mantenimiento de este tipo de ambientes en áreas urbanas, así como el uso de elementos florísticos nativos de la zona para favorecer la conservación de estos insectos polinizadores que brindan importantes servicios ambientales y ecológicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la M. en C. Lilí Martínez-Domínguez y al Biol. César M. Vázquez Franco del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por su apoyo durante la redacción y procesamiento de datos para el presente trabajo. También se agradece a la Dra. Viridiana Vega Badillo y a la M. en C. Doris Martínez Tlapa, de la Colección Entomológica del Instituto de Ecología A. C. (IEXA), por su apoyo en el montaje y depósito del material utilizado para esta investigación. De igual forma agradecemos a los dos revisores anónimos de este manuscrito por sus valiosos comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Ascher, J. S. and J. Pickering. 2022. Discover Life Bee species guide and world checklist. (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species. Fecha de consulta: 3 de julio de 2022.
- Ayala, R. y T. Griswold. 2005. Nueva especie de abeja del género *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) de México. *Folia Entomologica Mexicana*, 44(1): 139-145.
- Ayala, R., T. L. Griswold y D. Yanega. 1996. Apoidea (Hymenoptera). (423-464 pp.). En: Llorente J., García Aldrete A. N., y González Soriano E. (Eds.). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento I. Uni-

- versidad Nacional autónoma de México. Instituto de Biología, México DF.
- Bonet-Ferrer, M. y C. H. Vergara. 2019. *Abejas silvestres de un cafetal orgánico en Veracruz, México*. Editorial Universidad De Las Américas Puebla, Puebla.
- Bossert, S., E. A. Murray, E. A. Almeida, S. G. Brady, B. B. Blaimer and B. N. Danforth. 2019. Combining transcriptomes and ultra conserved elements to illuminate the phylogeny of Apidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130(1): 121-131.
 - https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.012
- Bossert, S., T. J. Wood, S. Patiny, D. Michez, E. A. Almeida, R. L. Minckley and E. A. Murray. 2022. Phylogeny, biogeography and diversification of the mining bee family Andrenidae. *Systematic Entomology*, 47(2): 283-302. https://doi.org/10.1111/syen.12530
- Cockerell, T. D. A. 1910. Some new American bees. *The Canadian Entomologist*, 42(5): 169-171.
- Cockerell, T. D. A. 1912. Descriptions and records of bees-XLV. *Annals and Magazine of Natural History*, 10(8): 21-31.
- Cockerell, T. D. A. 1932. Bees (Hymenoptera, Apoidea) collected at Chichen Itzá, Yucatan, by the Harvard Expeditions of 1929-1930. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 27(1): 9-17.
- Cresson, E. T. 1872. Hymenoptera Texana. *Transactions of the American Entomological Society*, 4: 153-349.
- Cresson, E. T. 1878a. Descriptions of new North American Hymenoptera in the collection of the American Entomological Society. *Transactions of the American Entomological Society and proceedings of the Entomological* Section of the Academy of Natural Sciences, 7: 61-201.
- Danforth, B. N., R. L. Minckley, J. L. Neff and F. Fawcett. 2019. *The solitary bees: biology, evolution, conservation*. Princeton University Press, New Jersey.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografia). 2004. Coatepec, Veracruz de Ignacio de la Llave: cuaderno estadístico municipal. INEGI, México DF.
- LaBerge, W. E. 1956. A revision of the bees of the genus *Melissodes* in North and Central America. Part. I (Hymenoptera, Apidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 37(18): 912-1194
- LaBerge, W. E. 1961 A revision of the bees of the genus *Melissodes* in North and Central America. Part III (Hymenoptera, Apidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 42(5): 283-663.
- LaBerge, W. E. 1967. A revision of the bees of the genus *Andrena* of the Western Hemisphere. Part I. Callandrena. (Hymenoptera: Andrenidae). *Bulletin of the University of Nebraska*. 7: 1–316.
- Luna, J. M. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 37: 385-408.
- McGinley, R. J. 1986. Studies of Halictinae (Apoidea: Halictidae), I: Revision of New World *Lasioglossum* Curtis. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 429: 1-294.

- Michener, C. D. 1954. Bees of Panama. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 104(1): 5-175.
- Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Minckley, R. L and W. R. Radke. 2021. Extreme species density of bees (Apiformes, Hymenoptera) in the warm deserts of North America. *Journal of Hymenoptera Research*, 82: 317-345.
 - https://doi.org/10.3897/jhr.82.60895
- Ollerton, J. 2021. *Pollinators and Pollination: Nature and Society*. Pelagic Publishing, Exeter.
- Orr, M. C., A. C. Hughes, D. Chesters, J. Pickering, C. D. Zhu and J. S. Ascher. 2021. Global patterns and drivers of bee distribution. *Current Biology*, 31(3): 451-458. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.053
- Prendergast, K. S., K. W. Dixon and P. W. Bateman. 2022. A global review of determinants of native bee assemblages in urbanised landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 15(4): 385-405. https://doi.org/10.1111/icad.12569

Recibido: 9 enero 2023 Aceptado: 30 marzo 2023

- Quintos-Andrade, G. 2022. Sistemática y ecología de abejas silvestres (Hymenoptera: Anthophila) en la ciudad de Coatepec, Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Veracruzana, Xalapa. México.
- Rasmussen, C. 2012. Joseph Vachal (1838–1911): French entomologist and politician. *Zootaxa*, 3442(2): 1-52. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3442.1.1
- Rocha-Filho, L. C. and L. Packer. 2015. Revision of the Neotropical subgenera *Coelioxys* (*Platycoelioxys*) Mitchell and *C.* (*Rhinocoelioxys*) Mitchell (Hymenoptera; Megachilidae) with the description of one new species. *Zootaxa*, 3941(2): 151-203.
 - https://doi.org/10.11646/zootaxa.3941.2.1
- Rowe, G. L. 2017. A Taxonomic Revision of Canadian Non-Osmiini (Hymenoptera Megachilidae). Osmia Tesis de Licenciatura en Biología. York University, Ontario. Canadá.
- Smith, F. 1879. Descriptions of New Species of Hymenoptera in Collection of the British Museum. British Museum, London.

Primer registro de *Eupelmus cynipidis* Ashmead, 1882 (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae) en México

First record of *Eupelmus cynipidis* Ashmead, 1882 (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae) in Mexico

Júlia Cazorla-Vila^{1, 2}, Aitor Martínez-Romero^{1, 3}, Armando Equihua-Martínez^{5, 6}, Edith G. Estrada-Venegas^{5, 7}y Juli Pujade-Villar^{1, 4*}

¹Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Avda. Diagonal 645, 08028-Barcelona, Cataluña. ²https://orcid.org/0009-0007-0336-276X. ³https://orcid.org/0000-0002-0279-1374. ⁴https://orcid.org/0000-0001-7798-2717. ⁵Instituto de Fitosanidad, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ⁶https://orcid.org/0000-0003-4392-3924. ³https://orcid.org/0000-0003-1347-6369. *Autor para correspondencia: jpujade@ub.edu

RESUMEN

Se presenta el primer reporte para México de *Eupelmus cynipidis* Ashmead, 1882 con base al hallazgo de machos y hembras emergidas de agallas de Cynipidae (Hymenoptera). En el país existen cinco especies de *Eupelmus* que pueden atacar agallas de Cynipidae, pero *E. cynipidis* representa la primera especie de Eupelmidae obtenida a partir de agallas de Cynipidae en México.

Palabras Clave: Cynipidae, agallas, Quercus.

ABSTRACT

The first report for Mexico of *Eupelmus cynipidis* Ashmead, 1882 based on the discovery of males and females emerged from galls of Cynipidae (Hymenoptera) is presented. Although in Mexico there are five *Eupelmus* species that can attack Cynipidae galls, *E. cynipidis* represents the first Eupelmidae species obtained from Cynipidae galls in Mexico.

Key words: Cynipidae, galls, Quercus.

Los eupélmidos (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae) son una familia de calcidoideos ectopasitoides de larvas o prepupas, o endopasitoides o depredadores de insectos o huevos (Gibson 1997). Aunque haya la hipótesis de que los huéspedes originales son coleópteros, la mayoría de los individuos son ectopasitoides de larvas o prepupas de dípteros, himenópteros y lepidópteros (Gibson 1995).

En México se conocen un total de 23 especies de Eupelmidae (González-Hernández 2004; Ruiz Cancino et al. 2004; Coronado Blanco et al. 2005:159; Gibson, 2011; Noyes 2019) de las cuales sólo cinco [Brasema flavovariegata (Ashmead, 1888), B. macrocarpae (Ashmead, 1888), B. rhadinosa Gibson, 1995, B. speciosa (Girault, 1916) y Eupelmus pulchriceps (Cameron, 1904)] podrían encontrarse en agallas de Cynipini. No obstante, ninguna de estas se ha citado aún en estas agallas. En este estudio se registra por primera vez en México Eupelmus cynipidis Ashmead, 1882 en los estados de Guerrero, Hidalgo y Zacatecas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las ubicaciones de los sitios y otros detalles se proporcionan en la sección de "Material estudiado". Las agallas se mantuvieron a temperatura ambiente en recipientes de plástico con tapas de malla para asegurar la ventilación. Las avispas adultas emergentes se conservaron en etanol al 99%

hasta el estudio taxonómico, momento en el que se colocaron en una cartulina entomológica con goma arábiga.

Las imágenes de los individuos de *E. cynipidis* fueron tomadas con la lupa binocular (Olympus SZX10) acoplada a una cámara fotográfica (Olympus SC30) en la Sala Óptica del Departamento de Antropología y Zoología de la Universidad de Barcelona. Las figuras obtenidas son el resultado del solapamiento de diversas imágenes por capas, las cuales fueron editadas con el programa Helicon Focus. En cambio, las fotografías de las agallas fueron tomadas utilizando la cámara digital del modelo Canon SX210. Todas las fotografías han sido realizadas por el primer autor.

RESULTADOS

Las hembras de la especie *Eupelmus cynipidis* son muy fáciles de reconocer ya que el ala anterior presenta un oscurecimiento de color marrón que se expande desde el inicio de la vena marginal hasta un poco más de la vena post-marginal, además de presentar la línea calva (Fig. 1b). Asimismo, según Gibson (2011), las hembras de esta especie presentan una coloración homogénea a lo largo de todo el cuerpo; el color de la cabeza no difiere especialmente con el del cuerpo, el cual oscila entre el verde oscuro y el marrón, ambos metálicos; el ovopositor es largo y como mínimo mide 1.2 veces la tibia, con una banda más oscura a la

base y una coloración más clara hacia el ápice; las antenas son largas (Fig. 1a) y en general normalmente oscuras, al menos el pedicelo y el flagelo. Con respecto al tamaño, las hembras pueden ser relativamente grandes (2.2 - 5.9 mm). Los machos de *E. cynipidis* (Figs. 1c-d) son individuos más pequeños (1.6 - 2.7 mm); las antenas son más gruesas y provistas de muchas setas y las alas no presentan oscurecimientos ni línea calva, característica que los diferencia claramente de las hembras.

Material estudiado (2 \circlearrowleft , 9 \circlearrowleft). **P-018**: San Gabriel (Municipio Monte Escobedo, MEX-ZAC), Ex: Disholcaspis mexicana sobre Quercus obtusata (1.iv.2012) 20.iv.2012: 1♀ (leg. Cabral-Gamboa, Treto-Pereyra, Landa-Orozco y Carrillo-Sánchez); P-035: Carr. México-Querétaro, Municipio Tula de Allende (Hidalgo), Ex. Andricus fusiformis (Pujade-Villar, 2014) agam, sobre Q. rugosa, (27.vii.2011) ix.2011: 16 (leg. JP-V); P-042: San Isidro (Municipio Monte Escobedo, MEX-ZAC), Ex. Andricus tumefaciens (Pujade-Villar y Paretas-Martinez, 2012) agam, sobre Q. syderoxyla, (31.v.2010) vi.2010: 1♀ (leg. Equihua-Martínez y Estrada-Venegas); P-046: San Isidro (Municipio Monte Escobedo, MEX-ZAC), Ex. agalla indeterminada sobre Q. sideroxyla, (31.v.2010) vi.2010: 4♀ (leg. Equihua-Martínez y Estrada-Venegas); P-103: Acapulco (Guerrero), Ex. Disholcaspis nr purpurea. sobre Quercus sp. (16.vi.2007) viii 2007: 16 (leg. JP-V y Paretas-Martinez); P-105: Parque de la Avispa (Municipio Chilpancingo de los Bravo, MEX-GRO), Ex. Disholcaspis nr pulla, sobre Q. rugosa, (13.xii.2010) 1-15.v.2010: 1♀ (leg. Equihua-Martínez y Estrada-Venegas); P-142: Monte Escobedo (Municipio Monte Escobedo, MEX-ZAC), Ex. Disholcaspis nr mexicana, sobre Q. rugosa, (21.vii.2011) 22-31.vii.2011: 1♀ (leg. Cabral-Gamboa, Treto-Pereyra, Landa-Orozco y Carrillo-Sánchez); P-169: San Isidro (Municipio Monte Escobedo, MEX-ZAC), Ex. Andricus tumefaciens (Pujade-Villar, 2012) agam, sobre *Q. resinosa* (26.v.2012) vi.2012: 1 \updownarrow (leg. Equihua-Martínez y Estrada-Venegas).

DISCUSIÓN

Esta especie, conocida en los Estados Unidos, ha sido citada en muchos de sus estados (AZ, AR, CA, DC, FL, LA, MD, MA, MI, MO, NH, NM, NY, NC, OR, TX, UT) (Ashmead 1882, 1886; Burks 1979; Gibson 2011; Peck 1951, 1963), en agallas de 26 especies de Cynipini (Cynipidae) en 12 especies de *Quercus* y además en una especie de Diplolepidini (Cynipidae) en *Rosa* (Ashmead 1882; Burks 1979; Gibson 2011; Noyes 2019; Peck 1963).

En los estados de Guerrero, Hidalgo y Zacatecas (México), *E. cynipidis* parece estar asociada a agallas leñosas (Fig. 2.) de diversas especies de *Disholcaspis* sp., en *Andricus fusiformis* Pujade-Villar, 2014 y *A. tumefaciens* Pujade-Villar y Paretas-Martínez, 2014 sobre *Quercus obtusata* Liebm., *Q. rugosa* Humb. y Bonpl. y *Q. resinosa* Liebm. (Subgénero *Quercus*, Sección *Quercus*, Subsección Leucomexicanae), y *Q. sideroxyla* Humb. y Bonpl. (Subgénero *Quercus*, Sección *Lobatae*).

Aunque en México existe otra especie de *Eupelmus* que podría estar relacionada con agallas en encinos (*E. pulchriceps*) según los catálogos de Ruíz-Cancino *et al.* (2004) y González-Hernández (2004), *E. cynipidis* es la primera especie del género que se obtiene emergiendo de agallas de *Quercus* en México.

AGRADECIMIENTOS

A Gabriel Savall Roig, estudiante del último curso de Ciencias Ambientales (UB), por su participación en la separación del material parasitoide por familias. También al Dr. Enrique Ruíz Cancino (Universidad Autónoma de Tamaulipas) por el envío de algunos de los catálogos de Chalcidoidea mexicanos. A Olivia Cabral-Gamboa, Rosa Treto-Pereyra (Universidad Autónoma de Zacatecas), Luis Gerardo Landa-Orozco y a Carlos Carrillo-Sánchez (Centro de Estudio de Ecosistemas de Zacatecas), por la colecta de algunas de las agallas que se mencionan en este estudio. A Víctor Cuesta-Porta por la identificación de las especies de *Disholcaspis*. Finalmente, a los dos revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

Ashmead, W.H. 1882. On the Chalcididae of Florida. (Paper No 2.) *Canadian Entomologist*, 14(2): 35-37.

Ashmead, W.H. 1886. Studies on the North-American Chalcididae with descriptions of new species from Florida. *Transactions of the American Entomological Society*, 13: 125-135.

Burks, B.D. 1979. Torymidae (Agaoninae) and all other families of Chalcidoidea (excluding Encyrtidae). In: *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*.
Pp: 878-889. Krombein, K.V., Hurd, P.D. jr., Smith, D.R. and Burks, B.D. (Eds.). 1: Smithsonian Institute Press, Washington, D.C. 1198 pp.

Coronado-Blanco, J.M., Ruíz Cancino, E. y Myartseva, S.N. 2005. Chalcidoidea (Hymenoptera) de Tamaulipas, México (excepto Encyrtidae). In: Biodiversidad Tamaulipeca. Pp: 156-160. Lonzano L.B., A.C. Sandoval, J.V. Horta Vega y J.G. Jiménez (Eds.). Biodiversidad, Tamaulipeca Vol. 1. 173 pp.

Gibson, G.A.P. 1995. Parasitic wasps of the subfamily Eupelminae: classification and revision of world genera (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). *Memoirs on Entomology, International*, 5: v+421pp

Gibson, G.A.P. 1997. Chapter 11. Eupelmidae. In: Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). Pp: 430-476. Gibson, G.A. Huber, J.T. and Woolley, J.B. (Eds.). National Research Council of Canada, NRC Research Press, Ottawa, Canada. 794 pp.

Gibson, G.A.P. 2011. The species of *Eupelmus* (*Eupelmus*) Dalman and *Eupelmus* (*Episolindelia*) Girault (Hymenoptera: Eupelmidae) in North America north of Mexico. *Zootaxa*, 2951: 1-97

González-Hernández, A. 2004. Actualización del catálogo de autoridades taxonómicas: Hymenoptera-Parasítica.

Depto. de Zoología de Invertebrados. Facultad de Ciencias Biológicas, UANL. Base de datos SNIB-Conabio proyecto BE008.

Noyes, J.S. 2019. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids. Fecha de consulta: 31 de mayo de 2023.

Recibido: 12 mayo 2023 Aceptado: 6 junio 2023 Peck, O. 1951. Superfamily Chalcidoidea. (In: Muesebeck, C.F.W., Krombein, K.V. and Townes, H.K. (Editors). Hymenoptera of America north of Mexico - synoptic catalog.) Agriculture Monographs. U.S. Department of Agriculture, 2: 410-594.

Peck, O. 1963. A catalogue of the Nearctic Chalcidoidea (Insecta; Hymenoptera). *Canadian Entomologist* (Supplement), 30: 1-1092

Ruíz-Cancino, E., Coronado Blanco, J.M., Myartseva, S.N. y Luna Salas, J.F. 2004. Adenda a Chalcidoidea (Hymenoptera). In: Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Pp: 725-734. Bousquets, J.L., J.J. Morrone, O.Y. Ordóñez y I.V. Fernández (Eds.). Volumen IV. Conabio, Distrito Federal.

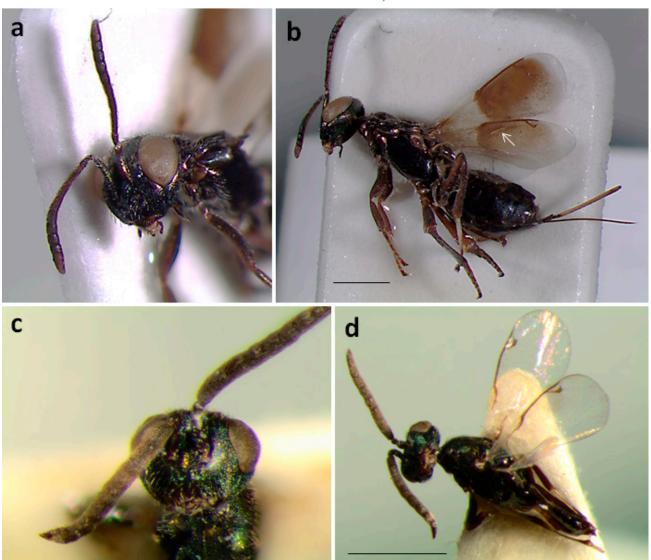


Figura 1. Detalles morfológicos distintivos de *Eupelmus cynipidis* (a-b) hembra (flecha indicando la línea calva), (c-d) macho. Escala = 1 mm.

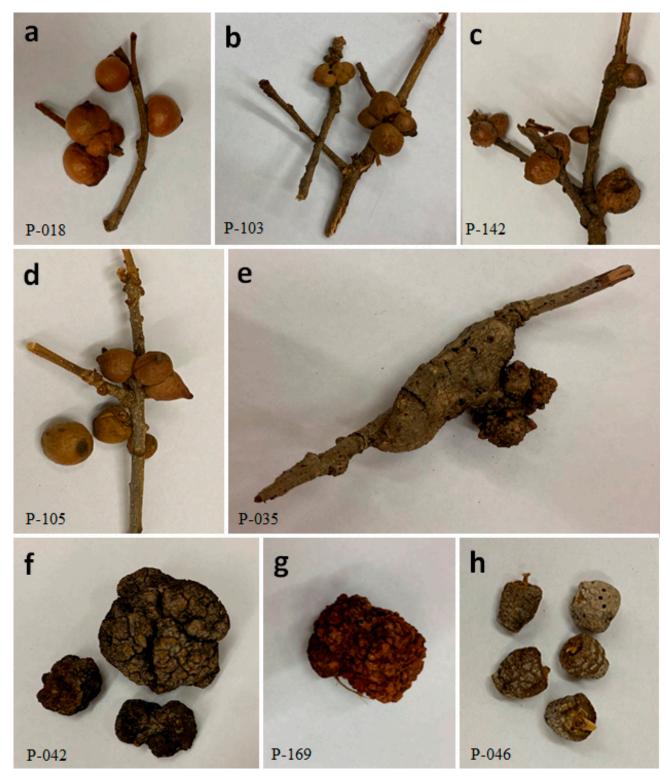
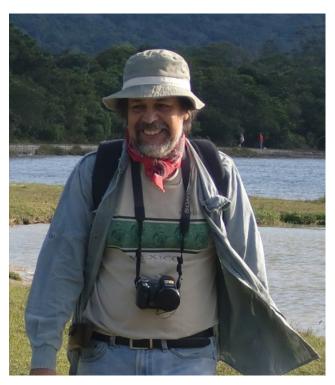


Figura 2. Agallas de las cuales ha emergido *Eupelmus cynipidis*: (a-d) *Disholcaspis* sp., (e) *Andricus fusiformis*, (f-g) *Andricus tumefaciens*, (h) agalla desconocida. Para los códigos de colecta (P-***) consultar sección de "Material estudiado".

TRABAJOS EN HOMENAJE A LOS DOCTORES TILA MARÍA PÉREZ MARIO FAVILA



Universidad Nacional Autónoma de México



Instituto de Ecología A.C.

Editorial

Este año, se cumplen 30 años de publicación continua de la revista Dugesiana. Llegar a esta edad no ha sido fácil. Ha sido una tarea en la que han participado muchas personas, entre estudiantes e investigadores. Sin embargo, un papel relevante ha sido el de los revisores y autores que han sido parte fundamental de este proyecto para generar trabajos de calidad y convertir a la revista en un referente en la entomología. Es importante recordar, que aunque Dugesiana es una revista que edita la Universidad de Guadajara, la única revista mexicana especializada en artrópodos publicada por una institución universitaria, el proyecto es para la comunidad especialista en artrópodos y que juntos hemos logrado llevarla hasta donde se encuentra ahora, pero juntos también podremos llevarla a otros indicadores. ¿Cómo hacerle? Participando con el envio de manuscritos para su posible publicación. Mientras más manuscritos enviados, mayores posibilidades de crecer en los indicadores de la revista.

Como ya es una tradición, el número de julio se dedica a reconocidos entomólogos (en sentido amplio) que han realizado contribuciones importantes al conocimiento de los artrópodos de México. Este número está dedicado a dos especialistas mexicanos cuyos aportes han sido reconocidos a nivel nacional e internacional en sus respectivas disciplinas: la Dra. Tila María Pérez Ortiz, de la Universidad Nacional Autónoma de México y el Dr. Mario Enrique Favila Castillo, del Instituto de Ecología A.C. Al final de este número se encuentran dos contribuciones que describen la

Editorial

This year marks the 30th anniversary of continuous publication of Dugesiana. Getting to this age has not been easy. It has been a task in which many people have participated, including students and researchers. However, a very crucial role has been that of the reviewers and authors. They have been a fundamental part of this project, generating quality papers and making the journal a benchmark in entomology. It is important to remember that although Dugesiana is a journal published by the University of Guadalajara, and it is the only journal specialized in Arthropoda and published by a university institution in Mexico, the project is for the arthropod specialist community. Together we have managed to get it to where it is now, and together we can take it to new horizons. How to do it? Participating by submitting manuscripts for its publication. The more manuscripts are sent, the greater the chances for the journal of growing in publishing indicators.

As it is already a tradition, the July's issue is dedicated to renowned scientists specialists in Arthropoda who have made important contributions to the knowledge of Mexican fauna. The current issue is dedicated to two Mexican specialists whose contributions have been recognized nationally and internationally in their respective fields: Dr. Tila María Pérez Ortiz, from the Universidad Nacional Autónoma de México and Dr. Mario Enrique Favila Castillo, from the Instituto de Ecología A.C. At the end of this issue you will find two contributions that describe the impact of the work of these two Mexican biologists.

relevancia de su trabajo.

Varios colegas se han sumado a este homenaje y han escrito artículos en reconocimiento a su trayectoria. Gracias por ser parte de este homenaje. Gracias también a los revisores que apoyaron en algunos con revisiones muy rápidas para lograr que la revista se publique en tiempo y forma. Con su apoyo como autores y revisores, Dugesiana seguirá creciendo. Ya estamos en Zoological Record, base de datos de Clarivate, pero queremos ser parte de Scopus y Web of Science Core. Pensemos en Dugesiana como un proyecto colectivo. Dugesiana no es un proyecto personal, es un proyecto institucional y gremial. Juntos lograremos nuestras metas.

Deseo hacer extensivo nuestro agradecimiento a las diversas autoridades de la Unviersidad de Guadalajara por su constante apoyo. De manera particular, al Programa de Revistas Científicas Universitarias por el apoyo recibido durante los últimos años. A las autoridades del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), por su apoyo. De manera particular a la Dra. Martha Isabel Torres Morán, Coordinadora de Investigación del CUCBA, por su constante apoyo para la gestión y administración de los recursos obtenidos. A la M. en C. Ana Laura González Hernández por su apoyo como asistente editorial y a Andrea Herrera Navarro, ayudante editorial. Al M. en C. Hugo E. Fierros-López por su apoyo en la elaboración de las imágenes que han ilustrado las portadas durante los 30 años de existencia de la revista.

José L. Navarrete-Heredia

Several colleagues have joined this tribute and have written articles in recognition of their careers. Thanks to all of you for being part of this homage. Thanks also to the reviewers who provided their revisions without delay and ensured that the journal is published in a timely manner. With your support as authors and reviewers, Dugesiana will continue to grow. We are already listed in Zoological Record, Clarivate database, but we aim to be part of Scopus and Web of Science Core. Let's think of Dugesiana as a collective project. Dugesiana is not a personal project, it is team and an institutional project. Together we will achieve our goals.

I wish to extend our gratitude to the various authorities of the Universidad de Guadalajara for their constant support. In particular, to the Programa de Revistas Científicas Universitarias for the support received in recent years. To the authorities of the Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), for their support. Also to Dr. Martha Isabel Torres Morán, Research Coordinator (CUCBA), for her constant support for the management and administration of the resources obtained. To M. en C. Ana Laura González Hernández and Andrea Herrera Navarro for their support as editorial assistants. To M. en C. Hugo E. Fierros-López for his support in the elaboration of the Arthropoda-inspired art work that have illustrated the covers during the 30 years of the journal's existence.

José L. Navarrete-Heredia

http://zoobank.org/5ABB8741-9E73-4EDA-B0A6-E32296617E6F

Representaciones del exocorion en morfología y sistemática de Lepidoptera: un estudio histórico-crítico sobre los estilos de imágenes científicas y virtudes epistémicas

Exochorionic representations in morphology and systematics of Lepidoptera: A historic-critic study about the styles of scientific images and epistemic virtues

Adrián Flores-Gallardo^{1,2}, Jorge Llorente-Bousquets^{1,*} y Sandra Nieves-Uribe^{1,3}

¹Museo de Zoología (Entomología), Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 04510, CDMX, México. ²Posgrado en Filosofía de la Ciencia, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México. ³Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México. ²emileusher@hotmail.com, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-3144-163X; ³s.nieves.uribe@outlook.com, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-6497-9639; *Autor de correspondencia: llorentebousquets@gmail.com, ORCID: https://orcid.org/0000-0003-0876-0533

RESUMEN

Se ofrece un esbozo histórico sobre representación pictórica de exocoriones de Lepidoptera, en tratados científicos de autores prelinneanos selectos (Aldrovandi, Moffet, Hooke, Malphigi, Merian, Swammerdam, Harris y Scudder), de entre 1602 y 1889. Luego, se refiere y comenta una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente-Bousquets y cols., organizados según sus estilos asociados de producción (quirografía, fotografía y microscopio electrónico de barrido MEB), para comparar y discutir sus aportaciones respectivas en estudios exocoriónicos de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). Se retoma el modelo de virtudes epistémicas D&G+, como criterio de demarcación para imágenes científicas, al que se añaden dos componentes: Modo Objetivo-Natural (MON) y Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (PCDTR). Se propone a PCDTR como metacriterio axiológico general, en el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas.

Palabras claves: historia de la entomología, microscopía, sistema de caracteres, morfología, virtudes epistémicas, huevos.

ABSTRACT

A historical outline is provided about the pictorial representation of exochorions within Lepidoptera, in selected scientific treatises by prelinnean authors (Aldrovandi, Moffet, Hooke, Malphigi, Merian, Swammerdam, Harris, and Scudder), between 1602 and 1889. Subsequently, a selection of direct precedents in the research line of Llorente-Bousquets and cols. is referred to and commented upon, organized by their associated styles of production (chirography, photography and scanning electron microscope SEM), in order to compare and discuss their respective contributions to exochorionic studies of Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). The D&G+ model of epistemic virtues is revisited as a demarcation criterion for scientific images, to which two components are added: Natural-Objective Mode (MON) and Collaborative Principle of Representational Division of Labor (PCDTR). PCDTR is proposed as a general axiological meta-criterion in the epistemological analysis and evaluation of scientific images.

Keywords: history of entomology, microscopy, characters system, morphology, epistemic virtues, eggs.

Este artículo es una ampliación y continuación de dos publicaciones previas en *Dugesiana* (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022); constituye una selección de capítulos de una monografía en curso sobre el tema, que los autores tenemos en desarrollo. En la primera sección del presente artículo, se ofrece un esbozo histórico de las representaciones del exocorion de Lepidoptera en tratados científicos prelinneanos. Luego, se refiere y comenta una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente-Bousquets y colaboradores, para mostrar y discutir sus aportaciones

particulares en estudios exocoriónicos de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). Se retoma el modelo de virtudes epistémicas D&G+ (Flores-Gallardo *et al.* 2022: 235) como criterio de demarcación para imágenes científicas, al que se añaden dos nuevos componentes: Modo Objetivo-Natural (MON) y Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (PCDTR). Como conclusión, se propone a PCDTR como metacriterio axiológico general, para el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas.

Aunque se dedican secciones más extensas a autores destacados (e.g. Scudder 1889, Döring 1955), la selección y presentación global de textos no siempre sigue un orden estrictamente cronológico (según su año de publicación), pues a veces es temático. El tema central de esta revisión histórica es la producción y aplicación de imágenes exocoriónicas en sistemática de Lepidoptera; por lo que la segunda parte de la exposición se divide y ordena de forma histórica la aparición de sus tecnologías de producción asociadas: ilustraciones hechas a mano o 'quirografías' (sensu Gubern 2017: 197, 201), fotografías e imágenes obtenidas a partir del microscopio electrónico de barrido (MEB). Esta división temática posibilita su estudio a través de las virtudes epistémicas propuestas por Daston y Galison (2007), revisadas a través del modelo extendido D&G+, como herramienta epistemológica en la evaluación de imágenes científicas (Flores-Gallardo et al. 2022).

Entre sus diferentes escuelas (e.g. evolutiva, fenética o filogenética, según Wiley y Lieberman 2011), la sistemática tiene su condición de posibilidad en la existencia y estudio de sistemas de caracteres. Prima facie, un sistema de caracteres es un conjunto regular y ordenado de rasgos presentes en organismos, tal que permite su reunión en grupos (grouping) y posible clasificación en especies y otros taxones superiores (ranking). Para ello, los caracteres deben ser suficientemente invariantes dentro de la especie o del grupo que se espera demarcar con ellos y diferentes de los encontrados en otros tales grupos (Wheeler y Platnick 2000). En taxonomía morfológica de insectos, la práctica común es que los sistemas de caracteres se erijan a partir de rasgos presentes en el imago, que es el estado adulto y 'terminal' en el desarrollo de los insectos; donde alcanzan maduración de su aparato reproductor.

El estudio entomológico de huevos y otros estados inmaduros posee una larga tradición histórica, expuesta en multitud de tratados de historia natural. Sin embargo, la introducción de estudios exocoriónicos en lepidopterología con aplicación en sistemática filogenética, es una propuesta relativamente reciente que empieza a explorarse en profundidad. Nieves-Uribe et al. (2019: 1) ofrecieron un resumen documentado de esta historia. En la segunda parte del presente artículo se muestran y comentan las imágenes que fueron utilizadas en los principales trabajos citados y otros, así como sus técnicas de producción asociadas. Esto servirá como fondo de contraste, con el cual comparar el uso de imágenes exocoriónicas por parte de Llorente-Bousquets y colaboradores. La selección de textos se justifica por su relevancia en estudios exocoriónicos de Lepidoptera, por su impacto e influencia en la obra de los autores examinados y por sus méritos particulares como tecnologías y estrategias diversas en la producción y uso de imágenes exocoriónicas.

Representaciones científicas prelinneanas de exocoriones de Lepidoptera

En su estudio histórico, *The insect and the image: visua-lizing nature in early modern Europe*, Janice Neri (2011: xi, xiii, xv) afirma que, en lugar de intentar descubrir los

'primeros' ejemplos de representaciones de insectos u otros motivos entomológicos particulares (e.g. huevos y su exocorion), considera más productivo explorar su construcción como temas artísticos o científicos; toda vez que sus métodos de producción durante un lapso alcanzaron estándares representacionales dentro de comunidades artísticas o científicas. En particular, la representación pictórica 'objetiva' de insectos, como parte de su estudio científico, obedece a lo que Neri llama la 'lógica de ejemplares' (specimen logic), i.e. transformación de la naturaleza viva en colecciones de 'objetos', al separar organismos individuales de su ambiente y visualizarlos conservados en solitario, sobre un fondo blanco, de manera descontextualizada. En el esbozo histórico que sigue, se coincide con el enfoque historiográfico de Neri, al presentar ejemplos históricos de representaciones exocoriónicas, no en ánimo exhaustivo, sino selecto y según su relevancia en la conceptualización progresiva del exocorion, como sistema de caracteres en sistemática de Lepidoptera. Más adelante se retomarán ideas de Neri para la discusión de un caso histórico particular, en analogía con prácticas representacionales contemporáneas de Llorente-Bousquets y cols.

Aldrovandi y Moffet. Los primeros textos europeos conocidos que incorporan ilustraciones de insectos fueron De animalibus insectis de Ulisse Aldrovandi (1602), e Insectorum sive minimorum animalium theatrum de Thomas Moffet (1634) (Neri 2011: xv, 27). El libro de Aldrovandi no incluye huevos de mariposas, en imagen o descripción; podría suponerse que se debe solo a la carencia contemporánea de tecnología para la inspección de objetos microscópicos; sin embargo, Moffet sí incluyó algunos huevos y oviposiciones de Lepidoptera en sus láminas ilustrativas. Los trabajos de Aldrovandi y Moffet son relevantes por los siguientes motivos: i) descripción e ilustración de estados inmaduros (e.g. huevos, orugas y crisálidas de Lepidoptera), como parte de un interés general en la metamorfosis de insectos, especialmente holometábolos; ii) incorporación de imágenes y sus procesos de elaboración asociados, basados en la observación directa e intervención de ejemplares, como parte integral en la construcción científica del concepto de naturaleza (Neri 2011: 28, 30).

Estos fines se alcanzan mediante lo que Neri (*op. cit.* pp. 32–36) llama 'copiado y pegado de ejemplares virtuales' (*cutting and pasting the virtual specimen*); los cuales conforman una 'colección virtual' (*virtual collection*) contigua a las colecciones físicas que sirvieron de modelos, con las siguientes funciones adicionales: i) representar versiones 'reparadas' de ejemplares dañados, o deficientes de algún modo; ii) conjuntar múltiples vistas y estadios de un mismo ejemplar (tridimensional) de manera simultánea (en dos dimensiones), con frecuencia en secuencias de imágenes que pueden 'leerse' de izquierda a derecha (desde el estado más inmaduro hasta el imago); iii) agrupar insectos según su 'tipo' y tamaño, *i.e.* por su similitud general en alguna fase, con independencia de sus desarrollos metamórficos respectivos. La primera función se discutirá más adelante; la

segunda, ha sido tratada en artículos anteriores (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022); la tercera función constituye el principio metodológico que posibilita la taxonomía morfológica en entomología, al representar insectos como objetos discretos que pueden ser organizados en retículas o tablas comparativas.

Aldrovandi y Moffet produjeron sus imágenes mediante la técnica de xilografía, o impresión monocromática en papel de diseños trazados y tallados en relieve, con gubias o buriles, sobre planchas de madera. Aldrovandi comisionó la tarea al artista alemán Cornelius Schwindt entre los años 1590 y 1594, a quien proveyó de material biológico y de notas. Según Neri (op. cit. pp. 33-36), la evidencia en los dibujos preparatorios de la intervención de múltiples agentes, revela un 'principio colaborativo de división del trabajo' en el taller de Aldrovandi, en particular, así como en la historia de la producción de imágenes científicas, en general. Este principio, de suma importancia epistemológica, será retomado y discutido al final del presente artículo. Algunas ilustraciones de la obra de Moffet, realizadas en colaboración con Thomas Penny (hasta su muerte, en 1588), se basan en ilustraciones previas de Aldrovandi u otros autores, e.g. su 'escarabajo rinoceronte', copiado de Archetypa studiaque patris Georgii Hoefnagelii, de Joris Hoefnagel (1592). En ocasiones, durante intercambios epistolares, Penny se refirió a ejemplares físicos o imágenes recibidas de otros, con el término genérico de 'forma' (the shape of this Insect); lo que muestra las fronteras difusas entre ambos, indistintas como evidencia observacional en estudios morfo-entomológicos (op. cit. pp. 47, 49).

Dada su importancia comercial, tanto Aldrovandi como Moffet dedicaron láminas y descripciones a la metamorfosis del 'gusano' de la seda (Bombyx mori) (Figuras 1, 2). Aunque su lámina no incluye imágenes del huevo, Aldrovandi (1602: 282–283, Liber Secundus Tabula Tertia) afirma que la oruga (Eruca) no proviene de un gusano con cuernos (cornuto illo Verme), como afirma Dalechampius, sino del huevo de una mariposa (ex ovo Papilionis). Luego, describe cómo su ciclo de vida se completa en un periodo más corto de lo que se creía, desde tiempos de Aristóteles y luego de Plinio; los cuales, afirma, conocían el oficio de la sericultura, pero no a las orugas que producen la seda. Moffet (1634: 184–190), por su parte, incluye huevos y oviposiciones en algunas láminas de desarrollo de Lepidoptera (Figura 3); aunque los dibujos son muy pequeños, apenas distinguibles y anecdóticos, incluirlos constituye un paso decisivo hacia su valoración como parte integral de estudios morfo-entomológicos.

Hooke. *Micrographia* de Robert Hooke (1665), obra célebre por introducir el término 'célula' (*cell*) para referir a la unidad básica de la vida, constituye una de las primeras publicaciones científicas en incluir imágenes de insectos observados bajo el microscopio; entre las cuales se encuentra la ilustración de un huevo de Lepidoptera. Para esta tarea, Hooke realizó observaciones bajo un microscopio doble o compuesto (*i.e.* con dos lentes) diseñado por

él mismo, manufacturado para él por Christopher White; dicho microscopio se conserva hasta hoy día (Figura 4). Según Snyder (2015: 205-206), Hooke tenía conocimiento de técnicas para la construcción de microscopios de un solo lente, como el utilizado por Leeuwenhoek; sin embargo, aunque éste proveía de aumentos mayores, Hooke optó por uno compuesto debido a un factor determinante: los microscopios monolenticulares sólo eran aptos para escrutar muestras planas y semitransparentes, con el objetivo muy cerca de las mismas; por ende, eran inadecuados para la observación y disección de objetos tridimensionales, como insectos a cierta escala. Snyder enfatiza que varios microscopistas del siglo XVI siguieron a Hooke en esta decisión técnica; entre ellos, Nehemiah Grew y Marcello Malphigi. Aunque Grew se dedicó principalmente a la descripción y micro-ilustración botánica, es relevante mencionar su intuición de que los caracteres esenciales, que permitirían identificar verdaderas especies de plantas y de animales, podrían encontrarse entre sus rasgos microestructurales (Papavero et al. 2001: 79, 80).

A partir de sus observaciones, Hooke realizó una serie de bocetos y dibujos en grafito o tinta, que fueron adaptados a la técnica de 'aguafuerte' (copperlate) para su publicación. Hooke realizó el proyecto bajo comisión de la Royal Society, en la que fungía como curador de experimentos y secretario, i.e. como trabajador asalariado, con una membresía subpar a la de miembros potentados y no remunerados. El encargo se concibió como cumplimiento de una petición del rey Charles II; quien solicitó más dibujos de insectos observados bajo el microscopio, luego de recibir algunos como regalo personal de Christopher Wren, también miembro de la Royal Society. En Micrographia, Hooke presenta sus imágenes como reproducción fiel de observaciones directas, tal cual se veían; sin embargo, Neri (2011: 105–138) muestra que esto no fue el caso, al realizar un estudio escrupuloso sobre las técnicas y procesos utilizados, desde el estudio comparativo de múltiples ejemplares, hasta alcanzar las láminas finales. Este conflicto aparente requiere de una revisión cuidadosa y extensa, con herramientas adicionales de análisis; por lo que se desarrolla más adelante, en la parte de discusión del presente artículo.

Hooke (1665: Schema XXV, Figure 2) incluyó solo una ilustración, sumamente detallada, de un huevo del 'gusano' de la seda (silk-worm) (Figura 5). De su descripción (op. cit. Observation XLI), destacan los siguientes aspectos: i) cobertura total de la superficie del huevo por cientos de 'cavidades' (cavities), que generan una textura regular; ii) forma general ovoide aplanada, distinta de la forma 'exactamente esférica' que observó en otras oviposiciones de mariposas, así como de arañas; iii) oviposición en patrón 'triagonal', similar al observado en los ojos de una mosca (i.e. empaquetamiento hexagonal de círculos del mismo radio, en terminología matemática actual); iv) la afirmación de que existe tanta variedad entre huevos de insectos, como la que existe entre huevos de aves. Tales afirmaciones constituyen un avance en la valoración del exocorion como sis-

tema de caracteres con fines taxonómicos.

Según Neri (op. cit. pp. 114, 115, 125, 131), las láminas de Hooke retoman y expanden la 'lógica de ejemplares' y convenciones visuales de sus predecesores, en ilustración botánica y de historia natural; sus aportaciones incluyen: i) etiquetar con una misma letra partes correspondientes entre dos o más representaciones; ii) uso de línea punteada (*prickt line*) para representar estados posibles de partes móviles; iii) inclusión de pequeños segmentos de líneas (o puntos aislados) que fungen como escalas o 'testigos', al representar el tamaño real (actual size) de un insecto ilustrado en escala aumentada, aunque las líneas no incluyen unidades métricas; iv) compleción, por analogía, de partes faltantes en ejemplares dañados con las de otros similares, obtenidos de material biológico o de imágenes procedentes de la literatura. En particular, Neri enfatiza que el uso de Hooke del término 'esquema' (schema), para identificar sus láminas, implica una 'disección visual' (visual dissection) de los objetos representados, lo que indica una aproximación 'diagramática' a las imágenes y su producción. La representación esquemático-diagramática de ejemplares, como paso clave para fungir como tipos morfológicos en estudios taxonómicos, ha sido discutida en artículos anteriores (Flores-Gallardo et al. 2021, 2022) y se retomará al final del presente artículo.

Malphigi. El médico y naturalista italiano Marcello Malphigi (1628–1694), considerado el fundador de la histología, es célebre por sus descripciones detalladas de tejidos, órganos, sistemas y organismos. Éstas fueron realizadas a partir de disecciones bajo el microscopio y ostensiblemente ilustradas con la técnica de aguafuerte, para su publicación. En su obra entomológica, Dissertatio epistolica de Bombyce, Malphigi (1669) describió e ilustró profusamente la morfología, fisiología y etología del 'gusano' de la seda (Figuras 6, 7). En esta obra extensa, el autor dedica una atención sin precedentes a aspectos del aparato reproductor de la especie; lo cual, en su estudio del imago hembra, incluye la morfología externa de sus huevos (i.e. el exocorion), así como sus procesos de formación y fecundación dentro de las ovariolas, hasta el momento de su expulsión (Malphigi 1669: 65, 67, 79–86, 89, 94, 96).

De sus descripciones, se destacan los siguientes aspectos: i) tejido de los ovarios formados por bolsas en forma de red, donde se produce el material de base para los huevos; ii) tronco ovarial conectado a un cuerpo oblongo, del que emergen dos grupos de ramas (*i.e.* ovariolas) que contienen entre veinte y treinta huevos cada una (según muestra su ilustración); iii) huevos de forma ovalada, ligeramente aplanada por la presencia de dos cavidades laterales, acompañados de depresiones o abolladuras, muy marcadas en la parte basal y solo un poco en la apical; iv) huevos amarillentos y subdesarrollados, en su mayoría, excepto los más cercanos al útero, que se hinchan y adquieren un color violáceo intenso, luego de su fecundación (*op. cit.* pp. 82–83). Dado el enorme valor y sumo detalle de estas descripciones, resulta notable que, en su lámina ilustrativa (*op. cit. Tabula* XII.

Fig. I, IV), se representan los huevos con la misma forma, a todo lo largo de las ovariolas. Actualmente, esto parece improbable; aun cuando la tasa de cambio sea acelerada. Estudios en morfogénesis exocoriónica de Llorente-Bousquets y cols. (en prep.) han revelado la presencia de fases y formas claramente distintas, a lo largo del desarrollo de huevos en las ovariolas.

Merian. La artista alemana de ascendencia suiza, Maria Sybilla Merian (1647–1717), produjo una obra que comprende ediciones lujosas de láminas decorativas, acompañadas de textos breves. Realizadas en aguafuerte y luego coloreadas a mano, su tema global es la representación de ciclos de vida de mariposas, polillas u otros artrópodos visualmente atractivos. En ellas, grupos de animales son dispuestos en composiciones ingeniosas, sobre sus —supuestas— plantas huésped; las que se representan en estados de floración y fructificación, como es costumbre en ilustración botánica (también denominada pictura absolutissima, según Kusukawa 2012). En su publicación más célebre, Metamorphosis insectorum Surinamensis, Merian (1705) ofreció un catálogo ilustrado de artrópodos notables de la región. A pesar que sus descripciones son más anecdóticas y costumbristas que científicas, sus ilustraciones han sido consideradas un documento histórico valioso, aunque problemático, en el estudio de imagos y estados inmaduros.

En su lámina (Figura 8) y descripción dedicadas a lo que parecen el imago y la oruga de Caligo memnon, Merian (1705: 23, XXIII. Afbeelding) menciona que, para fines decorativos, incluyó tres de los huevos que la hembra ovipuso sobre el tallo de la planta (*Bacoves*). Como es frecuente en su obra, los huevos no se encuentran en la misma escala relativa que el resto de los elementos de la composición; en este caso, aparecen muy ampliados. Su representación, como tres esferas blancas y lisas, parece demasiado genérica; sin embargo, se aproxima a lo que puede observarse en fotografías actuales de oviposiciones de esa especie y otras del género Caligo, con la diferencia importante de que los huevos fotografiados suelen presentar ornamentación incipiente (e.g. numerosos ejes y costillas). Por otra parte, en su lámina (Figura 9) dedicada a Thysania agrippina, Merian (1705: 20, XX. Afbeelding) incluyó una suerte de péndulo adherido al tronco de la planta, repleto de esférulas amarillas, que podría interpretarse como una oviposición de la especie. En este caso, dicha interpretación es muy improbable o directamente incorrecta; si esa fue su intención representacional (no lo menciona en su descripción). A la luz de fotografías y vídeos actuales tomados en campo, sobre formas y patrones de oviposición en la especie, sus huevos son de color blanco y depositados sobre haces de hojas, muy espaciados entre sí. Más aún, Merian afirma que encontró orugas como la representada, las cuidó y alimentó, hasta que formaron capullos; de los cuales, emergieron los imagos representados en su lámina. Sin embargo, la oruga representada no corresponde con ningún estado inmaduro de Thysania agrippina, y posee características más cercanas a orugas de la familia Sphingidae. En particular, posee

una semejanza notable con la penúltima fase de la oruga de *Pachylia syces*; la cual, en su etapa terminal, se torna de un color rojo intenso, tal como lo describe Merian.

En principio, esto es coherente con su estilo: la autora acostumbraba incluir múltiples especies en una misma lámina, tal vez con fines estéticos. Sin embargo, el error o dolo cometido en la descripción referida no es un caso aislado; lo que, globalmente, compromete la confianza epistémica depositable en sus imágenes, en especial en tanto representaciones de metamorfosis. En retrospectiva, el caso de Merian ofrece una lección sobre la necesidad de mantener precaución al tomar por fidedigna (e interpretar de cierto modo) una representación visual científica, por 'realista' o fotorrealista que parezca. En artículos anteriores (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022), se han propuesto y discutido criterios para el uso armonioso de técnicas y estilos diferentes, en la representación de exocoriones de Papilionoidea; se retomará este punto al final del presente artículo.

Swammerdam. El naturalista holandés, Jan Swammerdam (1637–1680), fue autor de numerosos volúmenes dedicados a la descripción e ilustración de insectos, a partir de observaciones bajo el microscopio. Su obra más célebre y relevante para el presente estudio, es la usualmente abreviada como Bibel der natur, worinnen die insekten (Swammerdam 1752), traducida al inglés y publicada cinco años después bajo el título: The book of nature, or, The history of insects: reduced to distinct classes, confirmed by particular instances, displayed in the anatomical analysis of many species: and illustrated with copper-plates: including the generation of the frog, the history of the ephemerus, the changes of flies, butterflies, and beetles: with the original discovery of the milk-vessels of the cuttle-fish, and many other curious particulars (Swammerdam 1758).

La obra incluye láminas dedicadas a la metamorfosis completa de algunos insectos (Swammerdam 1758: Plates I, XII, XVI, XXXIII, XXXVII, XXXVIII); dos de ellas, sobre Lepidoptera, incluyen ilustraciones de huevos. El autor (op. cit. pp. 5) se refiere a estos ejemplos como 'tercer orden de cambios naturales' (third order of natural changes), denominado con el término Nympho-Chrysalis; el cual corresponde con lo que, en términos modernos, se entiende por metamorfosis completa, propia de insectos holometábolos. Si bien ofrece descripciones detalladas del resto de los estados inmaduros, en la primera de estas láminas (op. cit. Plate XXXIII Figures I, II), sobre una 'polilla' (moth), sólo indica que se muestra un huevo antes y después de la eclosión, partido por la mitad; las ilustraciones permiten apreciar, al menos, que se trata de un huevo esferoidal, quizá con cierta depresión o especialización periapical incipiente (Figura 10). Por otro lado, en su descripción de la segunda lámina (op. cit. pp. 24-25, Plate XXXVII Figure I), de una 'mariposa' (butterfly [posiblemente algún pierino]), dedica dos párrafos extensos al huevo. Los aspectos destacados de su descripción ovocítica incluyen: i) presencia de 15 'costillas' (ribs, i.e. 'ejes' sensu Llorente-Bousquets y cols.) que proyectan sombras definidas sobre la 'membrana' (membrane,

i.e. pared exocoriónica) adyacente, lo que indica que sobresalen de la misma; ii) presencia de 'surcos' o 'canales' regulares (regular grooves or channels, i.e. 'costillas' sensu stricto según Llorente-Bousquets y cols.) en dicha membrana; iii) color general amarillento, en su fase terminal; iv) diferencias de forma observables entre huevos inmaduros, a lo largo de un mismo 'oviducto' (oviduct); v) algunos detalles sobre hábitos de oviposición. Un aspecto adicional de gran relevancia, observable en la imagen, pero no mencionado por el autor, es la presencia de proyecciones en la cúspide (Figura 11); dichas proyecciones, serán después estudiadas de manera detallada por Llorente-Bousquets y cols., como especializaciones periapicales exclusivas de grupos diversos de Pieridae, e.g. de Pierinae (Hernández-Mejía et al. 2013, Nieves-Uribe et al. 2021).

Harris. El naturalista y grabador Moses Harris (1730– 1788), fue secretario de la primera sociedad entomológica occidental, The Aurelian, fundada en Inglaterra en 1743. El nombre se debía a la apariencia dorada o metálica de algunas crisálidas, lo que dio el epíteto de 'aurelianos' a los coleccionistas de mariposas. La obra principal de Harris (1766) sobre crianza de mariposas, The Aurelian: a natural history of English moths and butterflies, together with the plants on which they feed, es importante por dos motivos: i) representación de múltiples huevos de Lepidoptera en oviposición; ii) incorporación temprana del sistema linneano, con su prerrogativa de incluir solo los caracteres esenciales diagnósticos. Según Neri (2011: 189), las ilustraciones que acompañaban estudios linneanos ya solo mostraban los caracteres relevantes (diagnósticos) para la clasificación propuesta; más aún, el énfasis en representar sólo los caracteres esenciales, provistos de tipicidad y valor diagnóstico, condujo la tradición pictórica hacia un nuevo estilo: el esquema, centrado en la representación idealizada de un número reducido de estructuras. La primer lámina de Harris (1766: xiii), ilustración del glosario inmediato anterior sobre morfología alar general (nombres de regiones, subregiones alares y de las venas que las delimitan), es netamente esquemática y proto-arquetípica (Figura 12). Sin embargo, el resto de sus láminas exhibe un estilo naturalista o descriptivo-realista; el cual, aún se centra en la representación de ciclos de vida de mariposas y falenas (polillas) en un escenario natural, varias de ellas acompañadas de oviposiciones. Las láminas fueron realizadas en blanco y negro, con la técnica de aguafuerte; hoy día pueden encontrarse facsímiles de versiones coloreadas a mano; pero ello fue un añadido posterior.

Las láminas de Harris que incluyen huevos (*op. cit. Plates* I, II, V, IX, XIII, XX, XXII, XLII), lo hacen de manera apenas visible, pero no enteramente anecdótica (Figuras 13, 14); en ellas pueden apreciarse algunas formas básicas de huevos, dispuestos en las partes correspondientes de sus plantas huésped y en patrones de oviposisión definidos, junto con algunos aspectos etológicos relacionados (*e.g.* hábitos de eclosión). La obra de Harris constituye un ejemplo relevante para el presente estudio, por los siguientes dos

motivos encontrados: i) su avance en la incorporación decidida de huevos representados *in situ*, mediante ilustraciones descriptivo-realistas que se convertiran típicas de guías de identificación en campo; ii) de manera inversa, su descuido del huevo como proveedor de caracteres diagnósticos, evidente por la ausencia en su obra de representaciones ovocíticas microscópicas, especialmente de estilo esquemático-estructural. Como se mostrará a lo largo del presente estudio, los mejores ejemplos de conceptualización del exocorion como sistema de caracteres morfológicos, útil en sistemática de Lepidoptera, transitan por imágenes de estilos diversos; de entre los cuales, el 'esquema letrado' (Flores-Gallardo *et al.* 2022) constituye un paso decisivo.

Scudder. La presente revisión histórica, principalmente de prelinneanos, sobre representación y descripción exocoriónica, concluye con la obra clave en el tema de Samuel H. Scudder (1837–1911). Investigador prolífico y autoridad mundial en Lepidoptera y Orthoptera; Scudder es también célebre por ser el fundador de facto de la entomología paleontológica, con su descubrimiento del fósil de Prodyas persephone Scudder, 1878. En su obra de tres volúmenes, The Butterflies of the eastern United States and Canada with special reference to New England, Scudder (1889) compiló y estructuró extensas descripciones morfológicas y sus hábitos de numerosas mariposas neárticas, a lo largo de todo su ciclo de vida. En el prefacio (op. cit. viii), el autor afirma que la inclusión y el nivel de análisis exhaustivo de estados inmaduros que ofrece, con fines taxonómicos, no tiene antecedentes en la literatura; Scudder, seguro de sus resultados, predice que tales descubrimientos mantendrán su valor por largo tiempo. Sus descripciones de huevos, pertenecientes a especies de familias diversas, comprenden: i) morfología externa del huevo (i.e. del exocorion); ii) desarrollo del embrión en su interior, como parte de la 'estructura general de las mariposas' (i.e. como estadio de su ciclo de vida); iii) hábitos de oviposición y aspectos en la eclosión. Sus observaciones se complementan con ilustraciones descriptivo-realistas, poseedoras de gran exactitud mimética y calidad estética, distribuidas en un total de 89 láminas; de ellas, cinco se dedican a morfología exocoriónica.

Scudder distingue tres regiones ovocíticas, a lo largo de la dirección axial o 'vertical' del huevo: base, paredes y 'micrópilo'; este último subdividido en micrópilo sensu stricto (orificio en la cúspide) y la 'roseta' (rosette) que lo rodea. Menciona colores y cambios de color, proporciones ancho-alto y describe diversas formas generales de huevos, e.g. circular o globular (la más común), poliédrica redondeada, hemiesférica, fusiforme, cilíndrica u otras formas particulares (de barril, dedal, matraz o bellota). Describe también aspectos del aparato reproductor del imago hembra, e.g. presencia de cuatro ovariolas pareadas (ovarian tubes), que contienen un centenar de huevos inmaduros (ovigerous cells) cada una; acompañadas de glándulas, cuya secreción 'barniza' (varnish) la pared ovocítica (op. cit. pp. 51). De dicha pared describe la presencia de texturas o retículas; las segundas constituyen un entramado de 'costillas' (*ribs*) que corren de la base a la cúspide (*i.e.* ejes *sensu* Llorente-Bousquets y cols.) y otras más finas que corren de manera transversal (*i.e.* costillas *sensu stricto*, según Llorente-Bousquets y cols.).

Scudder afirma que tales caracteres varían entre especies, pero que un mismo carácter también puede encontrarse en varias de ellas, *e.g.* la forma de barril ocurre en especies de todas las familias, excepto en Lycaenidae; los huevos globulares ocurren sólo en Satyrinae, Nymphalidi [sic] y Papilioniae [sic]. El autor ofrece numerosos resúmenes tabulares de sus resultados, *e.g.* tablas de subfamilias y tribus de Nymphalinae, así como de géneros de Satyrinae, basadas en caracteres del huevo; los cuales incluyen: forma, proporciones, textura o reticulación (*op cit.* pp. 114, 121, 227). De manera global, los estudios ovocíticos de Scudder constituyen un *tour de force* hacia la incorporación de caracteres exocoriónicos en estudios micro y macro para la taxonomía de mariposas.

Las representaciones ovocíticas de Scudder se distribuyen en seis láminas (op. cit. Plates 64-69): dos de huevos completos y tres de sus respectivos 'micrópilos' (i.e. zonas micropilar y perimicropilar, sensu Llorente-Bousquets y cols.). Esta organización básica de láminas ovocíticas en dos grandes grupos, también será expresada por autores posteriores, incluidos Döring (1955) y Llorente-Bousquets y cols. (quienes arribaron a esa convención de manera independiente). Las láminas de Scudder comprenden imágenes en blanco y negro y en color, producidas con la, por entonces, novedosa técnica de cromolitografía. El fotorrealismo de imágenes impresas en color que posibilita esta técnica, fue más aprovechado por el autor en la representación vivaz y sumamente detallada de imagos y orugas (Figura 15). Para los huevos, optó por un estilo mucho más sobrio, compuesto por diseños de línea económica, casi o directamente esquemáticos, con apenas algún gesto volumétrico (Figuras 16-18). Las láminas de huevos completos contienen algunos ejemplares en color, muy simplificado; las láminas micropilares son todas en blanco y negro. Dada la capacidad de Scudder para representar texturas y colores complejos de manera fotorrealista, el estilo esquemático-estructural con el que representa los huevos puede entenderse, al menos, en dos sentidos: i) como producto de las dificultades asociadas a la observación y representación de rasgos microscópicos finos; ii) como una decisión estilística deliberada, basada en cierta economía de trazo, en búsqueda de eficiencia representacional (Flores-Gallardo et al. 2022: 229). La cual, en estos casos, da prioridad a valores como claridad, búsqueda de tipicidad y fácil comprensión en la representación de caracteres exocoriónicos de valor diagnóstico (e.g. formas generales de los huevos, tipos de retículas y de rosetas). Gracias a estas decisiones representacionales, el trabajo de Scudder —tal como predijo— aún posee gran valor en estudios de morfología exocoriónica de Papilionoidea, con aplicación en sistemática.

Con esto concluye la revisión histórica del presente estudio, sobre ilustración y descripción exocoriónica principalmente prelinneana. En la sección de discusión, se retomarán temas selectos, incluido el problema de la retórica epistemológica de Hooke (1665) en *Micrographia*. A continuación, se refiere y comenta una selección de antecedentes directos en la línea de investigación de Llorente Bousquets y cols., para mostrar y evaluar sus aportaciones particulares en estudios exocoriónicos de Papilionoidea.

El exocorion como sistema de caracteres en Lepidoptera

Los huevos de la mariposa poseen cinco componentes básicos; el corion, la capa serosa, la membrana vitelina, el citoplasma y el núcleo (Hernández-Mejía et al. 2013). La superficie del huevo, llamada 'cascarón' o 'corion' en insectos, puede considerarse una composición conformada por capas y subcapas molecularmente complejas (Rezende et al. 2016). Estas capas y su configuración proveen protección durante el desarrollo de la larva, aunque algunas de ellas también se encargan de otras funciones, e.g., intercambio gaseoso ('plastrón' sensu Hinton 1981). El corion se divide en dos subcapas: interna o 'endocorion', y externa o 'exocorion'; ambas poseen aminoácidos en estructura secundaria tripartita, conformada por más de 100 polipéptidos distintos (Telfer 2009); precursores de una matriz extracelular compleja, conformada por más de 400 proteínas en Lepidoptera (Giannopoulos et al. 2013). El exocorion se diferencia del endocorion, pues incluye carbohidratos inmersos en ella (Richards y Davies 1977, Trougakos y Margaritis 2008). Los arreglos de proteínas y carbohidratos en el exocorion conforman microestructuras reticulares y 'ornamentaciones' de gran variación, pero con suficiente regularidad a niveles de especie y supraespecíficos. Desde finales del siglo XIX, el exocorion comenzó a ser considerado seriamente como un sistema de caracteres; sin embargo, sólo en años recientes ha sido revalorado por su utilidad potencial en sistemática filogenética de Lepidoptera. A continuación, se muestran y discuten obras de dos autores clave en esta transición.

Chapman. Thomas A. Chapman (1842–1921), médico y entomólogo, aportó al menos dos artículos significativos para la incorporación de caracteres exocoriónicos en sistemática de Lepidoptera: i) 'The characters of the egg of Lepidoptera, as affording a basis for classification' (Chapman 1896a); ii) 'On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint' (Chapman 1896b). Ninguno incluye imágenes, pero son valiosos al ofrecer descripciones y resúmenes de observaciones ovocíticas, incorporadas de manera decidida en estudios filogenéticos, desde un marco post-hackeliano y pre-hennigiano (Chapman 1896b: 575, 579).

Chapman (1896a: 287) afirma la existencia de una 'tendencia' (*i.e.* patrón) general hacia la forma esférica, en huevos de todos los grupos animales ovíparos, de los que Lepidoptera no es excepción. Sin embargo, reconoce la presencia de dos tipos de aplanamiento: basal o comprimido (antipodes of the mycropyle) y lateral o deprimido (upright or vertical), en especies cuya oviposición se realiza en su-

perficies varias, como hojas. A partir del mismo principio morfológico esferoidal, Llorente Bousquets y cols. han estudiado este fenómeno de estrechamiento ovocítico regional en dos dimensones, axial (vertical) y diametral (horizontal), en géneros de Dismorphinae (Llorente-Bousquets et al. 2018) y de todo Pieridae (Nieves-Uribe et al. 2021). Chapman describe también propiedades texturales y ornamentación exocoriónica, e.g. superficie lisa (smooth) con escultura (sculpting) de patrón hexagonal, en Hesperiidae y Papilionidae; en oposición a las 'costillas' (ribbing) verticales y transversales de Piero-Nymphalidae [sic] (op. cit. pp. 288).

Chapman enfatiza la correspondencia o 'acuerdo' (agreement) general, entre caracteres del huevo y las mejores taxonomías disponibles de las familias bajo estudio. Más aún, considera 'muy probable' que los caracteres ovocíticos sirvan como test o evidencia a favor de alguna clasificación, en oposición a otra que divida grupos con huevos del mismo tipo, e.g. al considerar *Notodonta* y Noctuidae, el autor apoya la clasificación de Dyar y rechaza la de Meyrick, pues el primero agrupa dichas familias y ambas presentan huevos verticales, mientras el segundo las asocia con grupos que presentan huevos aplanados. Asimismo, observa y predice el hallazgo de otros caracteres correlacionados, o su ausencia, en familias demarcadas con ayuda de caracteres ovocíticos, e.g. ninguna especie escrutada que produzca huevos aplanados, posee, a su vez, glándulas submandibulares (chin-glands) en fase de oruga (op. cit. pp. 287, 288). Así, Chapman evidencia de relevancia crucial a los caracteres exocoriónicos, en estudios supragenéricos en los Lepidoptera, dentro de un marco filogenético temprano. A través del estudio de caracteres exocoriónicos, Chapman (1896b: 579) considera relaciones filogenéticas entre especies; ya sea como relaciones ancestro-descendiente (filogenética post-haeckeliana), o como relaciones de ancestría común exclusiva (filogenética pre-hennigiana). En particular, su concepción del huevo, no como parte de un organismo, sino como el organismo completo en una fase de su ciclo de vida, constituye un avance hacia su concepción hennigiana como semaforonte (Hennig 1965, 1966). Los caracteres exocoriónicos, así como las posibles tendencias de transformación entre los mismos, comienzan así a cobrar gran importancia en lo que será el estudio holomorfológico de organismos (sensu Hennig 1965); el cual posibilita su clasificación en especies y grupos monofiléticos, con toda la evidencia disponible de múltiples sistemas de caracteres.

Döring. El trabajo de síntesis de Ewald Döring (1902—1957), *Zur Morphologie der Schmetterlingseier* (Döring 1955), constituyó el primer proyecto en ofrecer tabulaciones taxonómicas y representaciones estructurales comprehensivas del orden Lepidoptera, basadas en caracteres exocoriónicos. Por su origen geográfico, Döring (1955) se centró en taxones de distribución paleártica; en contraste, los trabajos posteriores de Llorente-Bousquets y cols. se han ocupado, sobre todo, de grupos de distribución neotropical (Nieves-Uribe *et al.* 2019). La aportación principal de

Döring es la descripción general de este nuevo sistema de caracteres, desde la hipótesis de que su estudio cuidadoso permitiría distinciones taxonómicas a niveles sub y supragénericos. Para estos fines, Döring elaboró 61 láminas, con ilustraciones realizadas a mano y en tinta, que muestran la constancia y la variabilidad morfológica en estructuras exocoriónicas del orden Lepidoptera (Figuras 19, 20).

En dichas ilustraciones, Döring (1955) parece privilegiar una representación lo más fiel posible a sus observaciones bajo el microscopio, según sus propias capacidades como ilustrador. Dentro de los límites de ampliación o escala a los que se circunscribió y a través de un trabajo meticuloso, el autor mostró la enorme variedad de estructuras exocoriónicas registradas a través del microscopio en las especies que estudió. Debido a esta gran diversidad morfológica, tanto entre grupos cercanos como entre organismos individuales, este primer interés en la representación del detalle parecería contravenir el objetivo de encontrar rasgos invariantes, como posibles caracteres diagnósticos de especies y otros taxones. Sin embargo, mediante un proceso de atención selectiva y entrenada, Döring realizó un doble proceso de abstracción e idealización; el cual, mediante la adición de texto a láminas de geometría exagerada y de tipo esquemático, permitió la conceptualización pictórica directa (i.e. pre-verbal) de caracteres morfológicos exocoriónicos, acompañada de una propuesta terminológica (Figura

Algunos elementos destacados son: 1) la regionalización del exocorion, al dividirlo por la posición del polo inferior, en zonas apical, media y basal; 2) el uso privilegiado de ciertas vistas, lateral y apical, como mejor estrategia para presentar comparaciones de similitudes y diferencias estructurales y regionales de manera estandarizada; 3) el uso de escalas diferentes en la representación de estructuras diversas, según como resulte más adecuado para mostrar la información relevante de manera más clara; 4) la propuesta de una terminología adecuada para la identificación de estructuras importantes y comparables entre sí, tanto cualitativa como cuantitativamente. Al inicio de su proyecto, Llorente-Bousquets y cols. desconocían la obra de Döring y sólo la incorporaron como referencia hasta sus publicaciones intermedias. Sin embargo, existe un paralelismo o convergencia importante entre sus maneras de abordar, manipular y presentar las imágenes como herramientas epistémicas (Flores-Gallardo et al. 2022).

Pese a su gran calidad, el trabajo de Döring no estimuló la formación inmediata de equipos nuevos de investigación en sistemática, centrada en caracteres del exocorion. Esto ha cambiado de manera paulatina, con los trabajos de Peterson en Estados Unidos (Peterson 1948, 1960, 1961, 1962, 1963a,b, 1964, 1965a,b, 1966, 1967a,b, 1968, 1970), García-Barros, Hernández-Roldán y Munguira en España (García-Barros y Martín 1995, Hernández-Roldán *et al.* 2012, Munguira *et al.* 2015), Freitas, Leite y cols. en Brasil (Leite *et al.* 2012a,b, 2014), Dolinskaya en Ucrania (Dolinskaya y Geryak 2010, Dolinskaya 2019) y Llorente-Bousquets y

cols. en México (Llorente-Bousquets y Castro-Gerardino 2007, Hernández- Mejía et al. 2013, 2014a,b, 2015, Nieves-Uribe et al. 2015, Llorente-Bousquets et al. 2018). La estéril acogida inicial del trabajo de Döring, por parte de la comunidad científica, puede deberse a varias razones. Por ejemplo: 1) la dificultad inicial de obtener y presentar imágenes microscópicas de manera estandarizada y confiable; 2) carencia –u olvido– de tradición y estilos de representación estandarizados en estudios de morfología ovocítica; 3) técnicas escasas de obtención de coriones y su visualización; 4) el giro en biología hacia otro tipo estudios, como los genéticos, mediante el análisis de secuencias moleculares, como estrategia teórica y metodológica privilegiada para la clasificación de organismos. Sobre los puntos (1) y (2), el advenimiento de tecnologías nuevas, en especial el uso del microscopio electrónico de barrido (MEB), podría haber constituido una enmienda importante si ese recurso se hubiera aprovechado lo suficiente. Aquí se mostrará que, en numerosas ocasiones, no fue el caso; si bien herramientas nuevas han permitido obtener imágenes microscópicas y nanoscópicas de gran detalle, incluso a niveles abrumadores, sus productos han permanecido subexplotados en lo conceptual y en lo comparativo.

Estilos de repesentación exocoriónica: un estudio crítico

En la tradición entomológica, el estudio de estados inmaduros se centró por largo tiempo en aspectos de metamorfosis, así como en relaciones etológicas y ecológicas de los organismos con el ambiente. En lepidopterología, el estado de oruga ha recibido una atención particular, por su importancia para el cultivo doméstico de ejemplares de colección, porque algunas especies se consideran plagas de las plantas huéspedes que les sirven de alimento y por su coevolución con las plantas (Ehrlich y Raven 1964). En taxonomía, dicho interés se extiende a otros estados del ciclo de vida del organismo, como el huevo y la crisálida, en aras de obtener mejores datos y herramientas para su identificación correcta y estudio. El reconocimiento in situ de estos organismos, supone así una necesidad pragmática importante; por lo que en ocasiones, dichos estudios incluyen imágenes de estados inmaduros. Para los fines del presente artículo, los estudios exocoriónicos pueden clasificarse en función del tipo de imágenes utilizadas; según Flores-Gallardo *et al.* (2022: 227), existen al menos tres estilos preponderantes de representación exocoriónica en Lepidoptera: quirografías, fotografías e imágenes obtenidas mediante el microscopio electrónico de barrido (MEB). Según su modo de representación, las quirografías aún pueden dividirse en al menos dos sub-estilos distintos: mimético, correspondiente con un estilo descriptivo-realista; o estructural, correspondiente con un estilo esquemático idealizado, al que se denomina esquema letrado (Flores-Gallardo et al. 2022: 228). Cada uno de estos grupos posee grados distintos de estandarización en sus procedimientos, dispositivos, escalas y formatos. A continuación, se comentan ejemplos de dichos grupos en orden. Su selección se justifica por: 1) presentar los mejores ejemplos de los estilos de ilustración que serán discutidos; 2) las maneras precisas en que utilizan imágenes para el posible levantamiento de caracteres; 3) la proximidad de sus grupos estudiados con los abordados en trabajos de Llorente-Bousquets y cols.

Quirografías exocoriónicas. El primer grupo, compuesto por ilustraciones artesanales, quirográficas o hechas 'a mano', posee una heterogeneidad importante en escalas, técnicas y estilos de representación, según las capacidades del ilustrador, los dispositivos empleados y los fines del investigador. La consecuencia directa de esto, es la obtención de grados diferentes de posible caracterización de rasgos ovocíticos. El libro de Orr y Kitching (2010), Butterflies of Australia, constituye una guía de campo comentada en que se ilustran imagos de manera estandarizada, acompañados de algunos de sus estados inmaduros y plantas huésped. Las ilustraciones son en color, realizadas mediante una mezcla de acuarela y acrílico. Estados como el de larva, crisálida e imago son quirografiados con suficiente detalle; pero los huevos son representados de manera demasiado vaga y descritos de modo anecdótico, en una escala limitada y sin el tipo de atención focalizada y análisis estructural que puede encontrarse en el trabajo de Döring (1955). Sin embargo, en retrospectiva, dichas ilustraciones poseen al menos tres puntos de posible mérito taxonómico: 1) representación aproximada de la coloración de los huevos, aunque sin estándares lumínicos ni catálogo de colores de referencia; 2) representación aproximada de la forma general del huevo, de la macroretícula exocoriónica y de estructuras diferenciadas en el ápice (rasgos 'macro' que serán retomados en los trabajos de Llorente-Bousquets y cols.); 3) la representación de huevos agrupados en oviposición, lo que mejora su identificación en campo y diversos aspectos de interpretación, por estas disposiciones grupales (Figura 22).

El artículo de Greeney y Gerardo (2001) 'Descriptions of the Immature Stages and Oviposition Behaviour of Pyrrhogyra otolais (Nymphaidae)' utiliza caracteres morfológicos y etológicos, de oviposición, de la larva y de la crisálida, para estudiar la afinidad taxonómica de la especie estudiada con especies de otros géneros. Presenta una sola lámina hecha a tinta, que incluye una ilustración simplificada del huevo en vista lateral; puede apreciarse su forma general y el tipo de retícula que presenta, pero su tamaño y estilo resultan insuficientes para escrutar y cuantificar subestructuras reconocibles (Figura 23). No incluye escala o medidas, ni está acompañada de acotaciones; no obstante, complementa la imagen con una descripción verbal sobre la forma general del huevo ('cono truncado', o 'campaniforme'), su retícula (ejes con costillas longitudinales muy cercanas entre sí) y su coloración. Este esfuerzo de verbalización, al hacer descripciones y proponer una terminología precisa para referir a rasgos relevantes, constituye un avance importante en la construcción pictórico-verbal de conceptos y caracteres diagnósticos.

El artículo de Otero (1994) 'Early Stages and Natural History of *Sea sophonia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Eu-

rytelinae)' presenta una distribución similar de estilos de representación. Se sirve de fotografías en color para mostrar la oruga completa y la crisálida, pero reserva el uso de quirografías a tinta para mostrar rasgos destacados de la larva y del huevo, este último acompañado de escala. Esta decisión de mostrar la información más relevante mediante imágenes simplificadas, se justifica también por la función ergonómica (sensu Barceló 2016) de tales esquemas. Otero no solo describió cualitativamente la oruga, sino que cuantificó y tabuló el número de espinas presentes en cada uno de sus segmentos abdominales; con ello elevó un rasgo presente en un estado inmaduro a posible carácter específico, dada su invarianza. No fue así para el huevo, del que sólo describió su forma general (casi cilíndrica y con una apariencia 'como de margarita') y al cual representó de manera más cruda, sin otorgarle importancia taxonómica (Figura 24). También en retrospectiva, la ilustración de Otero tiene el mérito de mostrar algunas especializaciones en los ejes longitudinales (proyecciones periapicales y estrías). Éstas también fueron estudiadas con mayor atención y escrutinio, cualitativa y cuantitativamente, en trabajos de Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Uribe et al. 2015, 2016c).

Algo similar ocurre con el artículo de Freitas y Brown (2008) 'Immature Stages of Vila emilia (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae)'. Dichos autores también utilizan fotografías en color para ilustrar la oruga y la crisálida; pero reservan el uso de quirografías estilizadas, hechas a tinta y acompañadas de escala, para ilustrar el huevo y los segmentos abdominales de la oruga. La observación de Freitas y Brown más relevante para fines taxonómicos, es que el huevo de Vila azeca presenta proyecciones aciculares o 'pilosidades', que son comunes a los géneros de las subtribus Biblidina y Eurytelina (Figura 25). Freitas y Brown mencionan que estudios moleculares anteriores presentan problemas para clasificar Vila: Brower (2000) lo acerca al género Biblis, en la subtribu Biblidina, pero Lamas (2004) lo coloca junto con Mestra, en Eurytelina. En este caso, el rasgo de 'pilosidad' no resolvió la discrepancia, pues es común a ambas subtribus; pero Freitas y Brown suscriben la idea de que estudios más detallados de estados inmaduros, incluido el huevo, pueden ayudar a zanjar problemas taxonómicos no resueltos mediante los preeminentes estudios moleculares. Sin ponderar o entronizar *a priori* un sistema de caracteres u otro, esto ejemplifica la búsqueda de congruencia entre los mismos. De fondo está la suposición de que la congruencia entre sistemas independientes de caracteres, presentes en distintos semaforontes, es un medio legítimo para contrastar hipótesis de relaciones filogenéticas entre especies. En estos estudios, la morfología exocoriónica se defiende también como un sistema de caracteres valioso y de consideración. Sin embargo, dicha noción de contrastación y posible robustecimiento de hipótesis filogenéticas por simple congruencia distributiva de caracteres, así como la noción de independencia entre los mismos, han sido criticadas con dureza en años recientes (Fitzhugh 2006) y requieren de una evaluación cuidadosa.

Como ejemplo final de este primer grupo, considérense las ilustraciones utilizadas por Van Son (1949) en The Butterflies of Southern Africa (Part I. Papilionidae and Pieridae). Este trabajo es cronológicamente anterior al de Döring (1955) y otros aquí revisados; sin embargo, les aventaja ostensiblemente en fidelidad pictórica, descripción morfológica y profundidad de detalles. El estudio ofrece descripciones biogeográficas, morfológicas y etológicas, acompañadas de 41 láminas compuestas que incluyen: fotografías en blanco y negro de imagos (vistas dorsal y ventral, ambos sexos); ilustraciones a tinta (puntillismo y aguada) de plantas huésped (hojas); estados inmaduros (huevos, orugas, crisálidas) y estructuras anatómicas destacadas (venación alar, genitales, mazas antenales, detalles de la cabeza y segmentos abdominales en orugas). En contraste con los sucintos artículos de sus sucesores, este texto constituye un ejemplo de estudio monográfico, con un estilo y profundidad más cercanos a los trabajos realizados por naturalistas de entre los siglos XIX y principios del XX (e.g. Scudder 1889).

En su esfuerzo por alcanzar el conocimiento exhaustivo de la morfología de algún taxón, Van Son ofrece un balance más adecuado entre texto y distintas técnicas de representación pictórica. Frente a los ejemplos posteriores recién abordados, que adolecen de una sobresimplificación ostensible, los estados inmaduros son quirografiados con un estilo descriptivo-realista y prolijo, mediante clisés que describen volúmenes y texturas, dispuestos en vistas estandarizadas (lateral y apical, para el caso los huevos) (Figuras 26, 27). En este caso, la preferencia por ilustraciones guirográficas realistas tal vez se deba a la falta de disponibilidad, en aquel entonces, de herramientas y técnicas confiables para obtener fotografías microscópicas, pese a la existencia de casos aislados notables (e.g. Clark 1900); o bien en aras de mantener cierta uniformidad metodológica y representacional. Sin embargo, en retrospectiva, esta decisión tiene una doble ventaja: 1) ofrece gran parte de la información extraíble de una fotografía, con una confianza epistémica similar a la de ésta; 2) a la vez, elimina el 'ruido cognitivo' o datos no informativos presentes en una fotografía, ya sea de campo o de laboratorio. Además, de manera crucial, dichas ilustraciones presumiblemente no fueron elaboradas a partir de un solo ejemplar, sino que son representativas de invariantes encontradas a lo largo de numerosas observaciones de muestras distintas. Las ilustraciones de este tipo, ejemplifican cómo el estudio cuidadoso y repetido de los límites de variación dentro de una muestra, puede servir para el levantamiento de caracteres diagnósticos.

Pese a sus méritos pictóricos generales, hay también un descuido relativo del huevo por parte de Van Son en sus descripciones morfológicas. El autor puso más atención en las estructuras alares, genitales, fases de oruga y aspectos de dimorfismo sexual, tal vez debido a las tradiciones e inercias establecidas en taxonomía de lepidópteros. Sin embargo, Van Son incluyó un par de elementos descriptivos del exocorion desatendidos por autores sucesivos, hasta

devenir fundamentales y de uso común en los trabajos de Llorente-Bousquets y cols. Ellos son: 1) inclusión de medidas axial y diametral promedio; 2) cuantificación promedio de 'costillas longitudinales', así como la diferencia entre si alcanzan o no la cúspide, i.e. 'ejes largos' y 'ejes cortos', respectivamente, en la terminología de Llorente-Bousquets y cols. Las ilustraciones de Van Son muestran de manera clara la presencia de proyecciones en el extremo apical de los ejes largos, alrededor de la cúspide; pero él no prestó atención a los detalles de este hecho ni lo valoró lo suficiente, al no incluir vistas ampliadas de dicha región periapical. Los huevos en vista lateral fueron dibujados en oviposición, por lo que falta información sobre su sección basal, al ser una estructura que puede colapsar. El estudio cuidadoso y tipificado de dichas estructuras (especializaciones periapicales y basales), será introducido y aprovechado con perspectivas taxonómicas hasta la segunda fase de los trabajos de Llorente-Bousquets y cols.

Fotografías exocoriónicas. El segundo grupo, compuesto por fotografías exocoriónicas, es mucho más uniforme. Esto es de esperarse, pues una de las principales ventajas de la fotografía ante las ilustraciones artesanales, es su cualidad 'algorítmica' o de producción automatizada (Pauwels 2008). La principal consecuencia de esto, es que tales tecnologías permiten la obtención de imágenes mucho menos dependientes de las capacidades del productor. La cámara fotográfica, con un funcionamiento análogo al del ojo humano, retrata los fenómenos de modo similar a como los vemos y no como los conceptualizamos (asistidos de una mirada entrenada o no); por lo que en principio, parece proveer de imágenes preteóricas mecánicamente objetivas, y entonces dignas de mayor confianza epistémica. Por estas razones, en aras de la objetividad, resulta perfectamente comprensible el giro hacia la fotografía que tuvo lugar en las publicaciones científicas durante el siglo XX y hasta la fecha; tradición que comenzó desde el siglo XIX (Daston y Galison 2007). La presente sección se enfoca en dos aspectos interrelacionados y comunes a varios de los ejemplos ofrecidos de fotografía exocoriónica: su presentación inalterada de los huevos ovipuestos en campo y su desaprovechamiento taxonómico relativo.

El escueto artículo de F. Noad Clark (1900) 'Photographing the eggs of Lepidoptera' goza del mérito de ser uno de los primeros artículos científicos conocidos que incorpora tecnología fotográfica en el estudio de exocoriones de Papilionoidea. El autor menciona que el material biológico le fue proporcionado por cuatro investigadores, entre ellos el mismo Chapman ya citado. De este autor, Clark retoma la esfericidad de los huevos como principio morfológico; a lo cual añade un comentario corto sobre la presencia de diferencias sutiles en los patrones reticulares de las especies examinadas.

Las fotografías de Clark (Figura 28), en su versión impresa y asequible hoy día, muestran algunos huevos en vistas lateral y apical, en blanco y negro y con un contraste muy elevado, pero que aún permite discernir aspectos ge-

nerales de forma y patones reticulares, *e.g. Chrysophanus phlaeas* (sin. *Lycaena phlaeas*) presenta un huevo esferoidal de retícula penta-hexagonal, similar a lo que Llorente-Bousquets y cols. han observado en otras especies de Lycaenidae (en prep.). Clark enlista detalles y criterios estandarizados, orientados a la obtención de las fotomicrografías más informativas asequibles, según el caso. Estos incluyen: i) uso ubicuo de un (lente) objetivo de dos pulgadas, para la preservación de tamaños relativos entre grupos de huevos; ii) fotografiado *in situ*, siempre que sea posible (*e.g.* hojas o cálices de flores en plantas huésped); iii) colocación de huevos blancos sobre fondo negro y viceversa; iv) requerimiento de encuadre en ángulo 'recto' exacto, respecto al eje del microscopio, para evitar obtener imágenes fuera de foco.

Clark afirma que, hasta que se invente un lente micro-objetivo adecuado para fotografiar objetos esféricos, enfocados en todos los planos a la vez, es necesario conformarse con los mejores resultados obtenibles de una sola exposición. Este problema persiste hasta nuestros días; el principio óptico que fundamenta la fotografía micrográfica, impide obtener una sola imagen volumétrica enfocada en todos los planos. Llorente-Bousquets y cols. han desarrollado una técnica *ad hoc* para lidiar con este problema; la cual consiste en la superposición o *stacking* digital de numerosas fotografías de un mismo huevo, en las mismas condiciones de posicionamiento, encuadre, escala y luminosidad. Esta técnica, con sus particularidades y retos, es descrita y discutida con todo detalle en un artículo previo (Flores-Gallardo *et al.* 2021).

A partir de la publicación de 'Photographing eggs of insects', Alvah Peterson (1960, 1961, 1962, 1963a, b, 1964, 1965a, b, 1966, 1967a, b, 1968, 1970) dedicó más de una década a la fotografía y descripción de huevos de mariposas, nocturnas (Heterocera) y diurnas (Rhopalocera). Peterson describió con sumo detalle las técnicas de recolección y preservación, tanto de hembras como de huevos, así como técnicas estandarizadas de micrografía en campo (de 3 a 25 aumentos), para la obtención de los mejores resultados. Las versiones de sus artículos accesibles hoy día, sólo incluyen imágenes en blanco y negro; pero Peterson tomó las fotografías originales en color y éste forma parte usual de sus descripciones. En general, los huevos se perfilan sobre un fondo claro u oscuro uniforme, de modo que puedan apreciarse con la mayor nitidez y detalle posibles. Aunque a veces se incluyen fotografías de huevos sobre la hoja o tallo de su planta huésped, se hace explícito que las fotos fueron tomadas en el laboratorio, a partir de oviposiciones inducidas en hembras vivas capturadas.

En casi todas las fotografías de Peterson, los huevos se muestran en grupo según los hábitos de oviposición de las hembras; estas diferencias etológicas permiten a Peterson hacer distinciones taxonómicas, cuando menos a nivel de familia (Figura 29). Las descripciones verbales del autor son muy breves, a veces de apenas tres líneas por especie, pero certeras y valiosas; pese a las limitaciones de sus técnicas fotográficas, Peterson consiguió distinguir y tipificar algunos rasgos de morfología exocoriónica que devendrán taxonómicamente importantes. Ellos son: 1) hábitos de oviposición (e.g. en líneas semi-continuas o muy ceñidos en áreas, en disposición similar a un empaquetamiento hexagonal de círculos); 2) coloración y sus cambios en los huevos, (e.g. cambio de color blanquecino a marrón oscuro en especies del género Acrolophus, de 6 a 12 horas después de su oviposición); 3) formas generales de los huevos en distintas familias y géneros (e.g. esférica, ovalada, en forma 'de cono' o 'de vara') ; 4) tipos de retícula exocoriónica (e.g. cuadrangular o hexagonal, la segunda a veces con presencia de 'espinas' o acículas, en la terminología de Llorente-Bousquets y cols.); 5) presencia, en algunas retículas, de crestas y estrías ('ejes' y 'costillas', respectivamente, en la terminología de Llorente-Bousquets y cols.), cuya disposición y conteos promedio son suficientemente invariantes entre géneros, e incluso entre especies; lo cual permite utilizarlos para hacer distinciones taxonómicas a esos niveles.

En general, las fotografías de Peterson no son lo bastante informativas a nivel de especie, para satisfacer los estándares actuales de descripción y tipificación requeridos por Llorente-Bosuquets y cols. Aun así, su trabajo constituye un antecedente valioso, al ser de los pocos entomólogos del periodo que otorgó importancia taxonómica a la morfología exocoriónica. Las técnicas de micrografía exocoriónica han mejorado mucho desde los trabajos de Peterson; pero no han sido similar y debidamente aprovechadas en taxonomía de Lepidoptera. Las tabulaciones y comparaciones aún son escasas para esos propósitos.

El artículo de Freitas y Oliveira (1992) 'Biology and behavior of the neotropical butterfly Eunica bechina (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation' subscribía ya la opinión de que el estudio de estados inmaduros puede resultar útil en taxonomía de mariposas. Los autores utilizaron quirografías esquemáticas y estilizadas sólo para la oruga, junto con fotografías en blanco y negro de orugas, crisálidas y una sola fotografía de un huevo tomada en campo. Su descripción sucinta, similar a las de Van Son, comprende medidas longitudinal y diametral, más la cuantificación de 'costillas longitudinales' y 'costillas transversales' (sin distinguir si las primeras alcanzan el micrópilo o no). Esta información puede ser útil para estudios ulteriores; pero para los fines del artículo, resulta anecdótica y la imagen que la acompaña lo refleja: Freitas y Oliveira no pretendían usar los huevos para su discusión taxonómica, basada en el estudio etológico y morfológico de orugas y crisálidas. Este patrón de desatención al huevo y su estructura exocoriónica, se repite en otros artículos y libros también acompañados de fotografías diminutas tomadas en campo, poco claras, insuficientemente descritas y sin inferencias taxonómicas obtenidas de esos datos (Shirôzu y Hara 1960, 1962, Folino 1982, Freitas et al. 1997, Barbosa et al. 2010, Van der Poorten y Van der Poorten 2016). Parece ser que, en lugar de aprovechar las ventajas asequibles mediante el uso de mejores fotografías de huevos, su inclusión es solo requisitoria para obtener cierta compleción en la presentación visual de estados inmaduros. Puesto que los huevos no les parecen de mayor interés taxonómico, les basta con fotografiarlos *in situ* y dedicar unas pocas de líneas de texto que comprenden, alternativamente, su forma general, medidas, coloración, hábitos de oviposición y/o tiempos de eclosión (Figuras 30, 31).

Debe advertirse que las fotografías exhiben color fundamentalmente a partir del yolk y no siempre de la superficie exocoriónica, que con frecuencia es semitransparente o translúcida. Esto se aprecia en el primer trabajo de Llorente-Bousquets (1984) que incluye morfología ovocítica, en las tres especies del 'complejo jethys' en el género Enantia (Pieridae: Dismorphiinae) (Flores-Gallardo et al. 2021: Figura 1). Con frecuencia, los colores de huevos descritos en la literatura corresponden con cambios de coloración del yolk después de la oviposición. La superficie del exocorion per se, junto con sus rasgos estructurales de posible valor diagnóstico, sólo se aprecian lo suficiente al teñirlos o con el uso del MEB. Por ello, estas dos técnicas, con sus respectivos microscopios, forman parte central de la propuesta estandarizada de Llorente-Bousquets y cols. para el estudio del exocorion en Papilionoidea (Nieves-Uribe et al. 2021).

Imágenes exocoriónicas del MEB. En esta sección se analiza el tercer y último grupo de imágenes exocoriónicas, obtenidas con base en el MEB. Mediante la emisión de un haz de electrones sobre un objeto, previamente preparado y recubierto con una capa fina de material electroconductivo (e.g. baño de oro), esta tecnología permite el escaneo de la superficie de un objeto volumétrico en varias escalas; a niveles desde micro hasta nanométrico, cuyas vistas pueden guardarse como archivos de imagen monocromática de alta resolución. Es una tecnología más cara, de acceso y uso más difícil que una cámara fotográfica; pero gracias a su introducción y aplicaciones en biología y otros campos, se cuenta ahora con vistas inéditas del mundo micro y nanoscópico, dotadas de una fidelidad volumétrica y resolución tan altas, que pueden llegar a ser informacionalmente abrumadoras. En su aplicación a los estudios exocoriónicos, las imágenes obtenidas son más detalladas que nunca; pero, por lo mismo, suelen ser incluso más desaprovechadas que las fotografías en estudios taxonómicos. La primera versión comercial disponible de esta tecnología fue el MEB Stereoscan, fabricado por Cambridge Scientific Instrument Company y distribuido por Dupont, en 1965. Aunque la aplicación del MEB al estudio del exocorion parece haber ganado popularidad hasta el siglo XXI, pueden encontrarse ejemplos desde un par de décadas después de la comercialización del instrumento.

E.H. Salked fue quizá de los primeros en aprovechar la tecnología nueva del MEB en estudios exocoriónicos. En su artículo exploratorio 'The chorionic architecture and shell structure of *Amathes c-nigrum*' Salked (1973) combinó las técnicas MET (microscopio electrónico de transmisión) y MEB, para ofrecer un estudio detallado del exocorion de la especie. El funcionamiento del MET se basa en hacer pa-

sar un haz de electrones a través de muestras muy delgadas (cortadas con microtomo); el haz electrónico se distorsiona por su interacción con la muestra y la huella resultante produce una imagen en blanco y negro muy detallada, a escalas micro y nanométrica (incluso a resolución atómica). Salked (1973: 6-8, Figs. 13-18) aprovechó esta tecnología (Elmiscope I, de Siemens) para estudiar la estructura interna del corion, al haber punzado el huevo y tomado muestras ultradelgadas de su pared, que recibieron un tratamiento químico especial (Figura 32). Por su principio de funcionamiento, esta tecnología no es apropiada para el escrutinio del exocorion y su ornamentación, irreduciblemente volumétrica; para esta tarea, el autor se sirvió del MEB Stereoscan MKIIA. Los resultados positivos de este artículo exploratorio, condujeron a la publicación, una década después, de un volumen entero del autor dedicado a estudios exocorionicos a través del MEB (Salked 1984): A catalogue of the eggs of some Canadian Noctuidae (Lepidoptera).

En su artículo exploratorio, Salked (1973) complementa sus imágenes del MEB (Figura 33) con descripciones detalladas; éstas incluyen los siguientes aspectos destacados: i) forma general del huevo (esferoidal) y medidas largo-ancho, en milímetros; ii) conteo de 'costillas verticales' (vertical ribs) o 'crestas' (ridges) y la distinción entre si alcanzan o no la cúspide (i.e. ejes largos y cortos, sensu Llorente-Bousquets y cols.); iii) presencia de aerópilos en intersecciones de costillas verticales y transversales (crossribs, i.e. 'costillas' sensu Llorente-Bousquets y cols.); iv) anatomización detallada del área micropilar, que distingue subregiones como la roseta (rossette), formada por pétalos (petals) o celdas (cells), que pueden ser primarias ('pétalos' de la 'roseta' sensu stricto, Döring 1955 y Llorente-Bousquets y cols.) o secundarias ('hojas' de la 'guirnalda' sensu Döring 1955 y Llorente-Bousquets y cols.). El volumen posterior de Salkeld (1984) expande aún más sus descripciones, como parte de su estudio comparativo de 124 especies pertenecientes a 14 familias de Noctuidae, ilustradas en 124 láminas (Figura 34); entre otros aspectos, se incluyen distinciones entre tipos de ejes (e.g. en zig-zag), formas de pétalos (e.g. polygonal), texturas (e.g. pebbled), coloración del huevo y hábitos de oviposición (no obtenidos mediante el MEB). De manera global, su trabajo posee gran calidad descriptiva; lo cual posteriormente cayó en desuso en artículos de exploración exocoriónica a través del MEB.

Otro ejemplo destacable de exploración del exocorion, a través del MEB, es el artículo de Zekiye Suludere (1988): 'Studies on the external morphology of the eggs of some Argynninae species (Satyridae [sic]: Lepidoptera)'. En su breve introducción, la autora reconoce los avances recientes en el estudio de la estructura fina (fine structure, i.e. 'ultraestructura' sensu Llorente-Bousquets y cols.) del cascarón ovocítico (eggshell) en especies de Lepidoptera, posibilitados por la incorporación del MEB. Su artículo, afirma, constituye parte de un programa de investigación morfológica más profunda, en huevos de grupos aún no estudiados. Suludere describe y aporta imágenes por MEB de

seis especies de seis géneros de Argynnini (Nymphalidae: Heliconiinae), obtenidas de una muestra de 30 huevos por cada especie. Al haber tomado exocoriones de una sola especie por género, sus resultados no parecen permitir hacer comparaciones intragenéricas, ni con ello detectar invarianza o variación intragenérica. Sin embargo, de manera ortogonal al *ranking* de los grupos bajo estudio, sus observaciones permiten hacer comparaciones interespecíficas entre caracteres y posibles estados de un mismo carácter; lo cual, constituyen una base metodológica del análisis filogenético, *i.e.* la búsqueda de sinapomorfías.

Aspectos importantes de las descripciones de Suludere incluyen: i) terminología especializada, conteos, medidas y proporciones de formas, caracteres, texturas, regiones y subregiones exocoriónicas diversas (e.g. hemispherical / subcylindrical / cone-like / polygonal shapes, mycropylar pits, longitudinal ridges, crossribs, central pit, rosette, concentric rings, secondary / ternary / cuaternary cells, plastonopores, wrinkled surface); ii) distinción incipiente entre ejes cortos y largos, sin distinguir patrones de simetría radial, bilateral u otra entre los mismos; iii) terminología adicional que matiza o gradualiza esas unidades morfológicas (e.g. relatively short, heavy-walled, heavily ridged, sizes [that] vary from... to...), lo que avanza hacia la reconceptualización de caracteres distintos, como estados de un mismo carácter; iv) en particular, distinción entre retículas poligonales y rectangulares, así como de ejes zigzagueantes (zig-zag shaped), aunque sin inferir una relación morfogenética entre ambos, como harán posteriormente Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Uribe et al. 2016b: 720, 726).

En la sección de discusión del artículo, la autora ofrece múltiples ejemplos del valor diagnóstico y taxonómico de sus resultados; aunque se aprecia la falta de tabulaciones y otras estrategias de presentación, que mejoren la ergonomía (sensu Barceló 2016, Flores-Gallardo et al. 2022: 230, 237) de los mismos. En particular, dada la complejidad de las estructuras y caracteres tipificados, así como la calidad reducida de las imágenes del MEB en la versión digital que se conserva, posiblemente escaneada de fotocopias (Figura 35), se resiente la carencia de esquemas letrados que clarifiquen, sinteticen y faciliten la comunicación y valoración de sus avances en morfología exocoriónica, aplicada a sistemática de Papilonoidea.

Los trabajos de Eitschberger y Ströhle (1990) y Back (1990) también contienen fotografías del exocorion de Pierinae con el MEB (género *Pieris* y 'complejo ausonia' de *Euchloe*); aunque en ambos casos carecen de uniformidad en las tomas que presentan. No obstante, Back (1990) reconoce la importancia de los estudios del corion para ayudar en el diagnóstico de especies dentro de un mismo complejo, ya que sus descripciones —aunque breves—tienen cierto nivel de detalle (*e.g.*, denomina como 'arcos' parte de las estructuras micropilares, perimicropilares y del aracnoide *sensu* Döring 1955). No se profundiza más en estos aspectos por la extensión de este artículo.

En su artículo 'Immature stages of the Neotropical

cracker butterfly, *Hamadryas epinome*' Leite *et al.* (2012a) lamentan la escasa disponibilidad en la literatura de información taxonómica relevante sobre estados inmaduros; adjudican parte del problema a que, tanto las ilustraciones como descripciones disponibles, suelen ser antiguas, escasas, superficiales e incompletas (Leite *et al.* 2012a: 6). Luego de hacer esta diagnosis del problema, que aquí se considera correcta, los autores ofrecen con su trabajo un ejemplo de uso complementario de esquemas quirográficos, fotografías tomadas en campo e imágenes del MEB (Figuras 36, 37).

El avance en el apartado visual posibilitado por el MEB, por sí solo, es encomiable; pero los estudios exocoriónicos en que se aplica, suelen omitir información en la sección textual, al carecer de un correlato teórico y conceptual correspondiente con el tipo y calidad de imágenes de que disponen. La descripción del exocorion ofrecida aventaja a las imágenes del grupo fotográfico en sentido cualitativo, pero no siempre cuantitativo; la forma se describe con más precisión y se hacen afirmaciones taxonómicas, pero no se ofrecen medidas ni se tipifican, relacionan o cuantifican subestructuras. La imagen de MEB incluida es además demasiado pequeña como para permitir a otros usuarios extraer o inferir esa información ausente en el texto. En artículos posteriores del mismo equipo de trabajo y otros (Leite 2013, Leite et al. 2014, Dias et al. 2012, 2014), las imágenes de MEB incluidas son mejores y se presentan en un formato que ocupa páginas completas (Figuras 37, 38), lo que demerita la descripción, pues sus descripciones ovocíticas son escuetas, esto es sólo un par de líneas de texto; así, se vuelven vulnerables a su propia crítica, sobre la ausencia de descripciones detalladas en la literatura.

También pueden encontrarse ejemplos de equipos de trabajo que estudian el exocorion a través del MEB con resultados más balanceados. Trabajos como los de Downey y Allyn (1980, 1981, 1984), que complementan excelentes imágenes del MEB con descripciones detalladas y terminología especializada (Figura 39). Estudios como los de Dolinskaya y Geryak (2010) y Dolinskaya (2019), incluyen imágenes del MEB de excelente calidad, junto con extensas descripciones y tabulaciones; las cuales comprenden: forma y color del huevo; forma de los agujeros que ocurren en el corion durante la eclosión larval; morfología exocoriónica y patrones reticulares con terminología especializada; plantas de alimentación y distribución geográfica (Figura 40). Autores como estos, defienden la utilidad del exocorion como sistema de caracteres en sistemática filogenética de Lepidoptera; diversos estados de caracteres exocoriónicos son propuestos como posiblemente apomórficos o plesiomórficos, en la discusión de relaciones filogenéticas entre grupos hermanos.

Llorente-Bousquets y cols. tuvieron acceso al MEB sólo hasta una fase relativamente reciente (aprox. ocho años). Pero incluso antes de producir sus propias imágenes técnicas de este tipo, reutilizaron algunas disponibles en la literatura; con ayuda de las cuales produjeron quirografías a lá-

piz de estilo coherente con sus estándares de representación en cada momento (Nieves-Uribe et al. 2015). Describieron profusamente las imágenes obtenidas, e incluyeron en esquemas letrados las estructuras tipificadas (Figura 41). Esto último les ha permitido hacer propuestas de ordenamiento secuencial de formas en dichas estructuras, relacionadas entre sí por grados de similitud y proximidad en su configuración. Lo cual, conforme una argumentación que justifique su polarización en uno u otro sentido, les ha permitido hipotetizar posibles secuencias de transformación evolutiva entre las mismas (Nieves-Uribe et al. 2016a, 2020, 2021). En principio, la polarización se basa en tendencias de complejización o simplificación geométrica, manifiestas en la diferenciación, adquisición o pérdida secundaria de caracteres, como emergencias morfológicas. Lo más importante a destacar aquí, es que este ejercicio de descripción exhaustiva y tipificación de estructuras reconocibles en las imágenes, entendidas como recurso inferencial de ordenamiento y clasificación, ha sido clave para hacer transitar su propuesta desde la taxonomía morfológica (descriptiva) a una filogenética (interpretativa). Esto ocurre cuando tendencias de formas se interpretan como posible evidencia empírica de transformaciones entre caracteres, a su vez indicativas de posibles relaciones filogenéticas entre especies y taxones supraespecíficos (Flores-Gallardo et al. 2022).

DISCUSIÓN

Sobre fotografías exocoriónicas. En la mayoría de los ejemplos incluidos, las fotografías exocoriónicas posibilitan descripciones y análisis comparativos entre especies y otros taxones supraespecíficos. Sin embargo, los huevos son soslayados en general por los autores de línea fotográfica de manera casi sintomática, i.e. el uso y presentación inalterada de fotografías de huevos, dotadas de creciente calidad, con frecuencia parece eximir a sus usuarios del tipo de análisis cuidadoso y conceptualización (proceso cognitivo) que a menudo antes requería su quirografiado. En principio, han obtenido imágenes más 'objetivas', en el sentido de intervención mínima de la subjetividad del usuario en su producción (Flores-Gallardo et al. 2022: 22-223); además, se han apartado de tener que reconstruir pictóricamente sus observaciones, mediante un esfuerzo sostenido de atención focalizada. Pero, con ello, se han privado de posibles resultados taxonómicos relevantes, posibilitados por el trabajo de escrutinio y reconstrucción visual, con descripción verbal suficiente y detallada del fenómeno observado, que supone la elaboración de quirografías.

El problema anterior también se refleja en la terminología morfológica utilizada. La disponibilidad de imágenes microscópicas más detalladas, debería haber propiciado el reconocimiento, tipificación y bautismo de un número mayor de estructuras y subestructuras exocoriónicas. Sin embargo, hasta los trabajos de Llorente-Bousquets y cols., la terminología permaneció casi incólume y en aspectos graves; e.g. al sinonimizar como 'costillas' (*ribs*) múltiples estructuras de orígenes y funciones diversos. Esta aparente sinonimia de estructuras distintas, enmascara diferencias morfo-fisiológicas y morfogenéticas que pueden resultar relevantes para la propuesta de hipótesis filogenéticas.

Es importante notar que toda vez que autores del grupo fotográfico dotan de importancia taxonómica a rasgos presentes en otros semaforontes (e.g. segmentos abdominales de orugas, o venación alar en imagos), recurren a esquemas quirográficos para lograr una comunicación más clara de sus resultados. Con esto, no se pretende defender la superioridad comunicacional inherente de las quirografías frente a las fotografías; sólo hacer notar que las fotografías de huevos han permanecido desaprovechadas en estudios morfológicos y taxonómicos de Lepidoptera. El objetivo final del presente artículo no es entronizar tal o cual sistema de caracteres, técnica o estilo de representación, sino proponer un ejemplo de uso colaborativo y armonioso entre los mismos, además de plantear mayor rigor en lo conceptual. Las quirografías de Llorente-Bousquets y cols., de hecho, se elaboran a partir de series de fotografías obtenidas con microscopio estereoscópico y con el MEB. Se basan, también, en imágenes algorítmicas; pero éstas, mediante una reelaboración quirográfica sui generis, surcan un largo proceso de selección, análisis, corrección, interpretación y conceptualización, que les dota de utilidad particular en sistemática de Lepidoptera.

Sobre imágenes exocoriónicas obtenidas por MEB. Como se dijo ya, el avance en el apartado visual posibilitado por el MEB, por sí solo, es encomiable; pero los estudios exocoriónicos en que se incluye muestran una tendencia histórica hacia la subparidad verbal, al carecer de un correlato teórico y conceptual correspondiente con la calidad de imágenes disponibles. Sin embargo, hay también grupos de investigación que ejemplifican mejor un posible auge de estudios filogenéticos de Lepidoptera, basados en caracteres exocoriónicos levantados gracias al MEB; e.g. Dolinskaya y Geryak (2010) y Dolinskaya (2019). Trabajos como el de Salik et al. (2015) ofrecen un excelente balance entre medios pictóricos, al incluir fotografías de campo y bajo microscopio óptico, imágenes del MEB y esquemas del ciclo de vida completo de los ejemplares, que incluye huevos, orugas, crisálidas e imagos de ambos sexos, Sin embargo, aún son superficiales en la descripción verbal, tipificación, conteo y tabulación de rasgos exocoriónicos diagnósticos (Figura 42). En estos y otros trabajos, basados en fotografía y observaciones bajo el MEB y enfocados en el exocorion como sistema de caracteres útil en sistemática filogenética (Thomson 1992, García-Barros y Martín 1995, Dell'Erba et al. 2005, Srivastava et al. 2011, Hernández-Roldán et al. 2012, Giannopoulos et al. 2013, Munguira et al. 2015, Srivastava y Kumar 2016), parece haber un problema global de desequilibrio relativo en los medios de exposición. En estos casos, el problema restante parece ser la carencia relativa de esquemas, glosarios ilustrados u otras representaciones 'puente', como vínculos e intermediarios conceptuales entre las imágenes y su correlato verbal.

El levantamiento de un sistema de caracteres, a partir

del estudio de rasgos exocoriónicos, requiere de una mirada atenta, selectiva y provista de juicio entrenado (*sensu* Daston y Galison 2007, Flores-Gallardo *et al.* 2022: 233). La cual ofrezca criterios de discernimiento de lo relevante, ante el desbordamiento informacional que suponen las imágenes del MEB y su estudio. Dicho de otro modo, estas representaciones exocoriónicas pueden ser epistémicamente eficientes, en función del objeto representado, pero ergonómicamente problemáticas, en función de las necesidades y limitaciones cognitivas del público objetivo (Barceló 2016).

El modelo D&G+ en la historia y procesos de construcción de imágenes entomológicas: Modo Objetivo-Natural (MON) y Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (PCDTR). En la primera sección del presente artículo, se ofreció un esbozo histórico de la representación exocoriónica prelinneana, a través de autores y obras selectas relevantes. En esta sección se retoman los puntos más destacados de dicha revisión histórica, para ser discutidos a través del modelo 'Daston y Galison Extendido' (D&G+) de virtudes epistémicas (Flores-Gallardo et al. 2022), así como en comparación con el proceso elucidado de construcción de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols. (Flores-Gallardo et al. 2021, 2022). El objetivo principal de esta analogía es visibilizar la existencia de relaciones lógicas adicionales entre virtudes epistémicas, desde una perspectiva histórica y procesual, así como proponer un principio axiológico general en la representación de imágenes científicas. Para la comprensión del argumento siguiente, basta con recordar la existencia de tres grupos de virtudes epistémicas, distribuidas grosso modo, a través de un 'parecido de familia' wittgensteiniano, en los tres estilos principales de representación exocoriónica: i) Objetividad Mecánica (Mechanical Objectivity, MO), presente en fotomicrografías e imágenes del MEB; ii) Juicio Entrenado (Trained Judgement, TJ), presente en quirografías descriptivo-realistas, realizadas a partir del retoque de imágenes tipo (i); iii) Fidelidad con la Naturaleza (Truth to Nature, TtN), presente en esquemas letrados, realizados a partir de imágenes tipo (i) y (ii).

Los aspectos más relevantes del estudio histórico incluido comprenden:

- Importancia de las imágenes y sus estilos asociados, basados en la 'lógica de ejemplares', para la construcción del concepto científico de 'naturaleza'; en particular, para la transformación de material biológico en 'objetos' de estudio entomológico.
- 2) La técnica de 'copiado y pegado de ejemplares virtuales', para la conformación de una 'colección virtual', i.e. pictórica, con las funciones adicionales de: i) enmendar material deficiente; ii) conjuntar vistas, estadios y demás enfoques distintos de algún objeto o clase de objetos, en una sola representación sinóptica; iii) ordenar secuencialmente caracteres por similitud; los cuales, con una polarización adecuada, pueden devenir estados de un mismo carácter; i.e. la transformación

- pictórico-conceptual de patrones en fases de un mismo proceso hipotético.
- 3) El aparente conflicto retórico y epistemológico, entre presentar imágenes como si fuesen los objetos tal como se ven a través de dispositivos mecánicos, i.e. como imágenes MO, cuando son el producto de facto de procesos complejos de selección, síntesis y abstracción, orientados a representar la tipicidad morfológica, i.e. imágenes TtN.
- 4) La revelación, a través de dicho enfoque procesual, de la intervención de múltiples agentes; quienes, de manera colaborativa, realizan trabajos diferentes en la producción de una imagen científica.

A continuación, se discute cada uno de los puntos en orden.

Sobre el punto (1). El presente artículo, junto con sus predecesores (Flores-Gallardo et al. 2021, 2022) han evidenciado el rol activo, no solo subsidiario o 'ilustrativo', que cumple la producción de imágenes exocoriónicas en la investigación científica en que se sitúan. La reconstrucción conceptual del exocorion, como objeto de estudio entomológico y taxonómico, transita histórica y procesualmente por todas las virtudes epistémicas del modelo D&G+; en particular la 'lógica de ejemplares', que dota de 'objetualidad' a sus referentes, requiere el tamiz de alguna virtud epistémica para devenir una imagen científica. Más aún, estas virtudes pueden cumplirse de manera sucesiva, lo que dota de cientificidad al proceso conjunto en sentidos diferentes, e.g. i) la producción por medios automatizados para obtener imágenes MO; ii) la intervención o retoque de las mismas para obtener imágenes TJ; iii) su transformación progresiva en conceptos teóricos regulativos, para obtener imágenes TtN. En particular, cuando la naturalidad perseguida se basa en alguna versión de esencialismo (debilitado o no), como lo hace la tipicidad homológica necesaria durante el levantamiento de un sistema de caracteres morfológicos, entonces la virtud imperante del proceso conjunto es TtN. Esto se corrobora especialmente bien con el ejemplo histórico de Scudder (1889), cuyas imágenes exocoriónicas mantienen vigencia suficiente, gracias al estilo cuasi-esquemático en que las elaboró y como contrapunto armonioso de sus descripciones exhaustivas.

Sobre el punto (2). El presente ensayo ha evidenciado el cumplimiento de las funciones (i)—(iii) en el caso de las imágenes exocoriónicas, tanto a través de la historia como a lo largo de su procesos de elaboración. La imagen exocoriónica no es un émulo inferior de ejemplares concretos, sino una herramienta epistémica que posibilita y enriquece su estudio sistemático y científico. En particular, los esquemas letrados secuenciales, científicos en sentido TtNG ('Fidelidad con la Naturaleza Goetheana' sensu Flores-Gallardo et al. 2022: 235) cumplen la función (iii) a través de su interpretación dentro del marco teórico, abductivo y explicativo, de la sistemática filogenética hennigiana. Como se dijo antes (Flores-Gallardo et al. 2022: 227, 237), al día de hoy, tales esquemas constituyen la principal aportación

sui generis de Llorente-Bousquets y cols. en la representación pictórica del exocorion, como sistema de caracteres útil en sistemática filogenética de Papilionoidea. El valor de esquemas secuenciales de caracteres, así entendidos, parece extendible a cualquier otro caso de investigación filogenética sensu Hennig; en particular, para estudios de sistemática filogenética entomológica, basados en la holomorfología de especies; *i.e.* en sistemas de caracteres morfológicos propios de todos sus semaforontes.

Pese a parecerlo, el tema de la metamorfosis no es fisiológico, sino principalmente morfológico sensu Goethe, quien definió a la morfología (Morphologie) como la teoría de las formas (Gestalt), su formación (Bildung) y reglas de transformación (Umbildung) mutua (Steigerwald 2002: 295); i.e. desde un enfoque holista y procesual. Por ello, las imágenes que representan procesos metamórficos son científicas por Fidelidad con la Naturaleza Goetheana (TtNG); incluso en un mismo semaforonte (en este caso: imago hembra con huevos maduros en sus ovariolas), los procesos de transformación de caracteres exocoriónicos no forman parte de estudios fisiológicos de desarrollo, sino de leyes de cambios de forma. Dicho de otro modo, los diagramas secuenciales de estados de caracteres exocoriónicos no ilustran un proceso ontogenético, sino un proceso morfogenético, científico por TtNG. Esta concepción morfogenética del exocorion, puede entenderse como lo que Gould y Lewontin (1979), basados en ideas de D'Arcy Thompson (1942) sobre alometría biológica, llamaron 'restriciones arquitectónicas' (architectural constraints) sobre formas orgánicas. Las cuales pueden —o no— fijarse por un proceso de selección natural, pero cuya aparición inicial no es reducible a ni explicable desde un enfoque panadaptacionista, que atomice y separe distintos sistemas de caracteres de un mismo organismo. Como alternativa, Gould y Lewontin (1979: 14, 15) propusieron la revaloración de una concepción holista de los organismos, inspirada en una versión debilitada del Baupläne germánico original, como principio morfogenético. El Baupläne, a través de autores como Gegenbaur (1878), guió el paso de la morfología idealista hacia su reconcepción e interpretación, no sólo ontogenética, sino filogenética. Desde un marco teórico hennigiano, las secuencias de estados de caracteres exocoriónicos, reconceptualizadas como fases de un proceso morfogenético extendido a lo largo de la evolución, posibilita su eventual polarización, el hallazgo de estados apomórficos de caracteres y de posibles sinapomorfías entre especies. De este modo, toda vez que no haya razones para suponer la existencia de homoplasia en el conjunto completo de caracteres (en atención al Requisito de Evidencia Total o RET sensu Fitzhugh 2006), se justifica la abducción de hipótesis filogenéticas a través de la aplicación maximal de la Teoría de Descendencia con Modificación, i.e. el hallazgo de relaciones de grupos hermanos, por ancestría común exclusiva, que fundamenta la clasificación natural de especies en grupos monofiléticos.

Sobre el punto (3). Como se menciónó en la sección

dedicada a Micrographia, Hooke defendió la cientificidad de sus imágenes en términos de su correspondencia exacta con observaciones concretas bajo el microscopio, i.e. a través de algo que podría interpretarse como proto-objetividad quirográfica, o mejor, como MO prefotográfica. Sin embargo, el estudio histórico de Neri (2011: 105, 106, 112) pone en evidencia que dichas imágenes son producto de procesos complejos, en los que múltiples ejemplares fueron seleccionados, posicionados, intervenidos, recombinados y enmendados, de maneras orientadas hacia la construcción de representaciones quirográficas sintéticas, provistas de tipicidad, relevancia teórica e incluso de valor estético; lo cual, en conjunto, las revela como imágenes TtN. Este conflicto retórico y epistemológico es patente e ineludible; TtN y MO son virtudes contrarias: una sola imagen no puede cumplir ambas a la vez (aunque puede incumplir ambas, i.e. no son subcontrarias ni contradictorias, sólo contrarias). O bien, desde un enfoque gradualista, más coherente con la práctica, TtN y MO se ubican en los límites de un continuo axiológico, de modo que una misma imagen no puede favorecer una virtud a costa de la otra. Entonces, las imágenes de Hooke, ¿son TtN falsamente presentada como MO? ¿Son, en ese sentido, un engaño retórico o epistemológico? La respuesta del presente ensayo es: no, y entender por qué no lo son revela relaciones lógicas adicionales entre TtN y MO, desde una perspectiva procesual. La clave de la solución está en enfatizar que una misma imagen no puede cumplir dichas virtudes a la vez; pero ello no impide que éstas puedan articularse, de manera armoniosa y colaborativa, en una serie de imágenes producidas en sucesión. Como muestra el proceso de elaboración de imágenes exocoriónicas de Llorente-Bousquets y cols., una imagen TtN puede basarse en imágenes MO; llámese a esta secuencia procesual Modo Objetivo-Natural, abreviado del modo siguiente:

MON = Modo Objetivo-Natural (producción de imágenes TtN a partir de imágenes MO).

En principio, TtN y MO son independientes en 'sentido lógico'. Una buena imagen TtN puede alcanzarse por observación directa, sin recurso a imágenes MO (como ocurrió durante toda la era prefotográfica), i.e. cumplir TtN no implica cumplir MO: \neg (TtN \rightarrow MO). Por su parte, una buena imagen MO puede y suele serlo sin recurso a imágenes TtN, i.e. cumplir MO tampoco implica cumplir TtN: \neg (MO \rightarrow TtN). Lo cierto es que, una vez distribuido el trabajo epistémico según el Modo Objetivo-Natural (MON), la confianza epistémica de las imágenes TtN queda condicionada a la de las imágenes MO. En el caso del trabajo de Llorente-Bousquets y cols., imágenes problemáticas obtenidas del microscopio estereoscópico o del MEB (imágenes MO) pueden heredar sus problemas a subsecuentes quirografías descriptivo-realistas (imágenes TJ) y esquemas letrados (imágenes TtN). Posibles problemas de imágenes MO abordados en este estudio incluyen: i) presencia de suciedad excesiva; ii) roturas u otros accidentes durante su preparación; iii) iluminación deficiente al tomar fotos; artefactos o aberraciones en imágenes digitales, producto de limitaciones del software utilizado; iv) interpretaciones desafortunadas de buenas imágenes MO. En resumen, desde el enfoque secuencial y colaborativo de MON, sí se cumple que TtN → MO; a saber, desde MON, obtener buenas imágenes MO es necesario, más no suficiente, para obtener subsecuentes buenas imágenes TtN. Buenas imágenes algorítmicas aún pueden dar lugar a malos esquemas; pero parece imposible obtener buenos esquemas basados en malas imágenes algorítmicas.

De manera similar, las quirografías de Hooke, si bien son imágenes TtN, fueron elaboradas a partir de observaciones bajo el microscopio; cuyo uso, Hooke debía defender, retórica y epistemológicamente, en términos de algo similar a una MO prefotográfica, para promover la confianza epistémica en el dispositivo. Snyder (2015: 5-7) explica este fenómeno a través de un paralelismo entre el telescopio y el microscopio, como herramientas epistémicas emergentes, durante los siglos XVI y XVII. Los defensores de estos dispositivos debían probar que su uso, pese a involucrar lentes de aumento, no introducía artificios de imagen (como lo haría un espejo deformante), sino que solo potencializaban las capacidades del ojo humano. Parte de este proceso de validación epistémica, consistió en el desarrollo posterior de tratados científicos de óptica, que demostraran la fiabilidad del uso de lentes en la observación directa y exacta de fenómenos concretos. La retórica de Hooke debe entenderse dentro de este marco epistemológico, en tanto defensa del microscopio como proveedor de Objetividad Mecánica (MO), necesaria para la producción de quirografías poseedoras de Fidelidad con la Naturaleza (TtN), según el Modo Objetivo-Natural (MON).

Sobre el punto (4). El presente estudio, en conjunto, ha enfatizado la necesidad histórica y procesual de un trabajo colaborativo, tanto entre agentes involucrados, como entre estilos y virtudes epistémicas asociadas, para la construcción de imágenes y conocimiento entomológico, i.e. para la representación y estudio científico de insectos o sus partes y/o semaforontes. Sin embargo, dada la cobertura conceptual general del modelo D&G+ y de MON, este resultado puede extenderse a otros casos de imágenes científicas, no sólo exocoriónicas o entomológicas. La clave está en la principal meta-virtud del modelo y modo propuestos: una distribución lógica y procesualmente armoniosa del trabajo, tanto físico como conceptual, entre los distintos agentes involucrados. Llámese a esto el Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional, abreviado como sigue:

PCDTR = Principio Colaborativo de División del Trabajo Representacional (cumplimiento armonioso de D&G+ y de MON).

En conclusión, se propone a PCDTR como metacriterio axiológico general, para el análisis y evaluación epistemológica de imágenes científicas.

CONCLUSIONES

En el presente artículo, tercero de una serie dedicada a la metodología y epistemología de una línea de investigación morfológica en curso, por parte de Llorente-Bousquets y cols., se ofreció una revisión histórica y contemporánea de la representación científica del exocorion de Lepidoptera, en su conceptualización creciente como sistema de caracteres morfológicos. Dicho estudio se estructuró con base en la existencia de tres estilos principales de representación exocoriónica en la literatura científica de Lepidoptera (Flores-Gallardo et al. 2022), descritos según el orden histórico de aparición de sus tecnologías de producción asociadas: quirografías, fotografías e imágenes obtenidas a través del microscopio electrónico de barrido (MEB). De manera global, se evidenció la existencia de interés científico por el exocorion de Lepidoptera desde los inicios de la microscopía aplicada a la entomología (siglos XVII y XVIII); e incluso antes, como parte de los estudios sobre la metamorfosis de insectos holometábolos en tiempos prelinneanos. Se mostró cómo la introducción de tecnologías y dispositivos novedosos, potenciadores de capacidades observacionales y representacionales, siempre ha llevado a estudios morfológicos exocoriónicos cada vez más profundos en escalas y detalles en el inventario y sistematización de tales caracteres. Sin embargo, mediante casos singulares de años más recientes, se evidenció un problema generalizado sobre el desequilibrio relativo en sus medios de exposición; en particular, se advirtió la ausencia de puentes representacionales adecuados (e.g. esquemas letrados, glosarios y tabulaciones) como vínculos e intermediarios conceptuales entre contenidos pictóricos y textuales. Se recalcó cómo, en numerosas ocasiones, los rasgos exocoriónicos visibles en representaciones cada vez más detalladas, no consiguen devenir en caracteres diagnósticos a falta de una conceptualización adecuada, tanto pictórica como verbal; además del muestreo aún escaso de muchos taxones. En general, se requiere de más y mejores estándares para que las comparaciones sean efectivas en su tratamiento taxonómico. Finalmente, a través de una analogía histórico-metodológica y un modelo epistemológico revisado (D&G+, MON), se propuso un criterio general para el éxito representacional de imágenes exocoriónicas, entomológicas y científicas. Esto debe entenderse como el producto de un estudio de caso (representación del exocorion como sistema de caracteres), cuyo valor en filosofía general de la ciencia requiere ser contrastado.

AGRADECIMIENTOS

El financiamiento del trabajo de gabinete referido en esta investigación fue otorgado por los proyectos DGA-PAUNAM-PAPIIT (IN202415, 212418 y 220521), CONA-CyT 224347, CONACyT 284966, CONACyT-UCMEXUS (CN-13-591), y PAPIME (PE202820). La Facultad de Ciencias, UNAM, en su Departamento de Biología Evolutiva, nos ha apoyado durante todos estos años con instalaciones y tiempo académico para estas investigaciones entomológi-

cas. SNU agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas por las facilidades durante la realización de este estudio durante sus estudios a nivel de doctorado. AFG agradece la Beca Nacional CONACyT (CVU 783477), para sus estudios de Doctorado en el Posgrado en Filosofía de la Ciencia de la UNAM, así como a Mario Casanueva y Axel Barceló, por sus sugerencias y recomendaciones en la elaboración del artículo. Los autores dedicamos este artículo al Dr. Mario Favila, estimado colega y amigo desde hace varias décadas, quien ha sostenido una carrera continua y prolongada como entomólogo. Las imágenes son para fines de estudios, su inclusión es responsabilidad de los autores.

LITERATURA CITADA

- Aldrovandi, U. 1602. Historia Natura -lemin patria olim profitentis. De animalibus insectis Libri Septem, cum singulorum iconibus ad vivum expressis. Apud Ioan Bapt. Bellagambam, Italy, Bologna.
- Back, W. 1990. Taxonomische untersuchungen innerhalb der antengruppe um *Euchloe ausonia* (Hübner, 1804) (Lepidoptera, Pieridae). *Atalanta*, 21(3/4): 187–206.
- Barbosa, E., L. Kaminski, and A. Freitas. 2010. Immature stages of the butterfly *Diaethria clymena janeira* (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Zoologia*, 27(5): 696–702.

https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000500005

- Barceló A. 2016. Las imágenes como herramientas epistémicas. *Scientia Studia*, 14(1): 45–63.
- Brower, A.V.Z. 2000. Phylogenetic relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera) inferred from partial sequences of the wingless gene. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267(B): 1201–1211. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1129
- Chapman, T.A. 1896a. The characters of the egg of Lepidoptera, as affording a basis for classification. *The Entomologist's Record and Journal of Variation*, 8(12): 287–289.
- Chapman, T.A. 1896b. XV. On the phylogeny and evolution of the Lepidoptera from a pupal and oval standpoint. *Transactions of the Entomological Society of London*, (44): 567–587.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1896.tb00969.x

- Clark, F.N. 1900. Photographing the eggs of Lepidoptera (with plate). *The Entomologist's Record and Journal of Variation*, 12(11): 280–282.
- Dell'Erba, R., L.A. Kaminski, and G.R.P. Moreira. 2005. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, *Série Zoologia*, 95(1): 29–46.

https://doi.org/10.1590/S0073-47212005000100006

- Daston, L. and P. Galison. 2007. *Objectivity*. Zone books, USA, New York.
- Dias, F., E. Carneiro, M. Casagrande, and O. Mielke. 2012. Biology and external morphology of immature stages of the butterfly, *Diaethria candrena*. *Journal of Insect Science*, 12(9): 1–11.

https://doi.org/10.1673/031.012.0901

- Dias, F., M. Casagrande, and O. Mielke. 2014. Biology and external morphology of the immature stages of the butterfly *Callicore pygas eucale*, with comments on the taxonomy of the genus *Callicore* (Nymphalidae: Biblidinae). *Journal of Insect Science*, 14(91): 1–18. https://doi.org/10.1673/031.014.91
- Dolinskaya, I.V. and Y.N. Geryak. 2010. The chorionic sculpture of the eggs of some Noctuinae (Lepidoptera, Noctuidae) from Ukraine. *Vestnik zoologii*, 44(5): 421–432.

https://doi.org/10.2478/v10058-010-0028-4

Dolinskaya, I.V. 2019. The use of egg characters for the classification of Notodontidae (Lepidoptera), with keys to the common Palearctic genera and species. *Zootaxa*, 4604(2): 201–241.

http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4604.2.1

- Döring, E. 1955. *Zur Morphologie der Schmetterslingseier*. Akademie Verlag, Germany, Berlin.
- Downey, J.C. and A. C. Allyn. 1980. Eggs of Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 34(2): 133–145.
- Downey, J.C. and A.C. Allyn. 1981. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part I. *Bulletin of the Allyn Museum*, (61): 1–29.
- Downey, J.C., and A.C. Allyn. 1984. Chorionic sculpturing in eggs of Lycaenidae. Part II. *Bulletin of the Allyn Museum*, (84): 1–43.
- Ehrlich, P, and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 515–713. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1964.tb01674.x
- Eitschberger, U. and M. Ströhle, 1990. Zehnte Ergänzung zu "Systematische Unterschungen am *Pieris*-napi-bryoniae Komplex (*s.l.*)". Aufzucht und Beschreibung der Praimaginalstadien von *Pieris bryoniae adalwinda* Fruhstorfer, 1909 und der Phaenotyp der Imagines (Lepidoptera, Pieridae). *Atalanta*, (21): 239–252.
- Fitzhugh, K. 2006. The abduction of phylogenetic hypotheses. *Zootaxa*, (1145): 1–110.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.1145.1.1

Flores-Gallardo, A., S. Nieves-Uribe y J. Llorente-Bousquets. 2021. Caracteres exocoriónicos en sistemática de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera): importancia de las técnicas de producción de imágenes. *Dugesiana*, 28(2): 147–173.

https://doi.org/10.32870/dugesiana.v28i2.7162

- Flores-Gallardo, A., J. Llorente-Bousquets y S. Nieves-Uribe. 2022. Estilos y virtudes epistémicas en la representación esquemática de un sistema de caracteres: un ensayo sobre el exocorion de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera). *Dugesiana*, 29(2): 225–243.
 - https://doi.org/10.32870/dugesiana.v29i2.7265
- Freitas A., and P. Oliveira. 1992. Biology and behavior of the Neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defense against ant predation. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 31(1-2): 1–11.

- Freitas, A, K. Brown, and D. Otero. 1997. Juvenile Stages of *Cybdelis*, a key genus uniting the diverse branches of the Eurytelinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Tropical Lepidoptera*, 8(1): 29–34.
- Freitas, A., and K. Brown, 2008. Immature Stages of *Vila emilia* (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae). *Tropical Lepidoptera Research*, 18(2): 74–77.
- Folino, E. 1982. *The Butterflies of Scandinavia in Nature*. Skandinavisk Bogforlag. Denmark, Odense.
- García-Barros, E. and J. Martín. 1995. The eggs of the European Satyrine butterflies (Nymphalidae): external morphology and its use in systematics. *Zoological Jour*nal of the Linnean Society, 115(1): 73–115.

https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb02324.x

- Gegenbaur. C. 1878. *Elements of Comparative Anatomy*. MacMillan and Company, England, London.
- Giannopoulos, N.G., I. Michalopoulos, N.C. Papandreou, A. Malatras, V.A. Iconomidou, and S.J. Hamodrakas. 2013. LepChorionDB, a database of Lepidopterian chorion proteins and a set of tools useful for the identification of chorion proteins in Lepidopteran proteomes. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(2), 189–196.

https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2012.12.001

- Gould, S., and R.C. Lewontin. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205(1161): 581–598. https://doi.org/10.1098/rspb.1979.0086
- Greeney, H. F., and N.M. Gerardo. 2001. Descriptions of the immature stages and oviposition behavior of *Phyrrogyra otolais* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterist' Society*, 54: 88–90.
- Gubern, R. 2017. *Dialectos de la imagen*. Ediciones Cátedra, España, Madrid.
- Harris, M. 1766. *The Aurelian: a natural history of English moths and butterflies, together with the plants on which they feed.* Henry G. Bohn, England, London.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, (10): 97–116.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Board of Trustees of the University of Illinois, USA, Illinois.
- Hernández-Mejía B., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2013. Comparación morfológica del corion de especies de los géneros *Pieriballia*, *Itaballia*, y *Perrhybris* (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae), y sus implicaciones filogenéticas. *Southwestern Entomologist*, 38(2): 275–292.

https://doi.org/10.3958/059.038.0211

- Hernández-Mejía B., A. Flores Gallardo, J., y Llorente-Bousquets. 2014a. Morfología del corion en especies de los géneros *Ascia* y *Ganyra* y su comparación con otros géneros próximos de Pierinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39(1): 119–134. https://doi.org/10.3958/059.039.0112
- Hernández-Mejía B., A. Flores Gallardo A. y Lloren-

te-Bousquets J. 2014b. Morfología del corion en la subfamilia Coliadinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomologist*, 39(4): 853–886.

https://doi.org/10.3958/059.039.0416

- Hernández-Mejía B., A. Flores Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2015. Morfología del corion en *Leptophobia* (Lepidoptera: Pieridae) e importancia taxonómica. *Southwestern Entomologist*, 40(2): 351–368. https://doi.org/10.3958/059.040.0210
- Hernández-Roldán, J.L., M.L. Munguira, W. Wagner, and R. Vila. 2012. Comparative analysis and taxonomic use of the morphology of immature stages and natural history traits in European species of *Pyrgus* Hübner (Lepidoptera: Hesperiidae, Pyrginae). *Zootaxa*, 3470(1): 1–71

https://doi.org/10.11646/zootaxa.3470.1.1

Hinton, H.E. 1981. *Biology of Insect Eggs. Vol. I–III.* Pergamon, England, Oxford.

http://dx.doi.org/10.1016/C2013-1-15220-3

- Hoefnagel, J. 1592. *Archetypa stvdiaqve patris GeorgiI HoefnageliI*. Francofurti ad Mænum, Jacob Hoefnagel, Germany, Frankfurt.
- Hooke, R. 1665. *Micrographia, or, some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses, with observations and inquiries thereupon*. J. Martyn y J. Allestry, England, London.
- Kusukawa, S. 2012. Picturing the Book of Nature: Image, Text, and Argument in Sixteenth-Century Human Anatomy and Medical Botany. The University of Chicago Press, USA, Chicago.
- Lamas, G. 2004. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea. In: Heppner, J.B. (Ed.) Atlas of Neotropical Lepidoptera, Vol 5A. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, USA, Gainesville.
- Leite, L., F. Silva-Dias, E. Carneiro, M. Martins-Casagrande, and O. Mielke. 2012a. Immature stages of the Neotropical cracker butterfly, *Hamadryas epinome*. *Journal of Insect Science*, (12): 74.

https://doi.org/10.1673/031.012.7401

- Leite, L., M. Casagrande, O. Mielke, and A. Freitas. 2012b. Immature stages of the Neotropical butterfly, *Dynamine agacles*. *Journal of Insect Science*, (12): 37. https://doi.org/10.1673/031.012.3701
- Leite, L. 2013. História natural, morfologia e revisão taxonômica do gênero neotropical *Dynamine* Hübner, [1819] (Lepidoptera, Nymphalidae, Biblidinae). Tesis de doctorado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Leite, L., A. Freitas, E. Barbosa, M. Casagrande, and O. Mielke. 2014. Immature stages of nine species of genus *Dynamine* Hübner, [1819]: morphology and natural history (Lepidoptera: Nymphalidae, Biblidinae). *SHILAP Revista Lepidopterologica*, 42(165): 27–55.

https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.10.002

Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género *Enantia* Huebner (Lepidoptera:

- Pieridae). Folia Entomológica Mexicana, (58): 3-207.
- Llorente-Bousquets J., y J. Castro Gerardino. 2007. Estudios en sistemática de Dismorphiini (Lepidoptera: Pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 31(118): 145–164.
- Llorente-Bousquets J., S. Nieves-Uribe, A. Flores-Gallardo, B. Hernández-Mejía and J. Castro-Gerardino. 2018. Chorionic sculpture of eggs in the subfamily Dismorphiinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Pieridae). *Zoota-xa*, 4429(2): 201–246.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.2.1

- Malpighi, M. 1669. *Dissertatio epistolica de Bombyce*. Regiae Societatis Typographos, England, London.
- Merian, M.S. 1705. *Metamorphosis insectorum surinamensium. Ofte verandering der Surinaamsche insecten.* Publicado por la autora, Países Bajos, Amsterdam.
- Moffet, T. 1634. *Insectorum sive minimorum animalium theatrum*. Londini, ex officinâ typographicâ T., England, London.
- Munguira, M.L., J. Martín, E. García-Barros, G. Shahbazian, and J.P. Cancela. 2015. Morphology and morphometry of Lycaenid eggs (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zootaxa*, 3937(2): 201–247.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.3937.2.1

- Neri, J. 2011. *The insect and the image. Visualizing nature in erly modern Europe, 1500–1700.* University of Minessota Press, USA, Minneapolis.
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, B. Hernández-Mejía y J. Llorente-Bousquets. 2015. Exploración morfológica del corion en Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae): aspectos filogenéticos y clasificatorios. *Southwestern Entomologist*, 40(3): 589–648.

http://dx.doi.org/10.3958/059.040.0318

- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016a. Corion en los géneros *Anteos* y *Rhabdodryas*: su significado e implicaciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 485–504. https://doi.org/10.3958/059.041.0218
- Nieves-Uribe S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016b. Microrretícula coriónica en los géneros *Nathalis* (Boisduval) y *Kricogonia* (Reakirt): implicaciones taxonómicas y tendencias evolutivas. *Southwestern Entomologist*, 41(3): 715–734. https://doi.org/10.3958/059.041.0314
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo y J. Llorente-Bousquets. 2016c. Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 505–532. https://doi.org/10.3958/059.041.0411
- Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez y C. Pozo. 2019. Use of exochorion characters for the systematics of *Hamadryas* Hübner and *Ectima* Doubleday (Nymphalidae: Biblidinae: Ageroniini). *Zootaxa*, 4619(1): 77–108. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4619.1.3

Nieves-Uribe S., A. Flores-Gallardo, and J. Llorente-Bousquets. 2020. Chorion exploration in the tribe Anthocharidini (Lepidoptera: Pieridae) and their possible importance in its systematics. *Zootaxa*, 4868(2): 151–207. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4868.2.1

- Nieves-Uribe, S., J. Llorente-Bousquets, and A. Flores-Gallardo 2021. Toward standards in practices and techniques on ootaxonomy in the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Zootaxa*, 4985(3): 301–344. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4985.3.1
- Orr, A., R. Kitching. 2010. *The Butterflies of Australia*. Jacana Books, Allen & Unwin, Australia, Sydney, New South Gales.
- Otero, D. (1994). Early stages and natural history of *Sea sophonia* (Lepidoptera: Nymphalidae: Eurytelinae). *Tropical Lepidoptera*, 5(1): 25–27.
- Papavero, N., J.R. Pujol y J. Llorente-Bousquets. 2001. Historia de la Biología comparada. Volumen IV. De Descartes a Leibniz (1628–1716). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pauwels L. 2008. An integrated model for conceptualising visual competence in scientific research and communication. *Visual Studies*, 23(2): 147–161. https://doi.org/10.1080/14725860802276305

Peterson, A. 1948. Larvae of insects. An introduction to Nearctic species. Part I. Lepidoptera and plant infesting Hymenoptera. Published by the author. Ohio State

University, USA, Columbus.
Peterson, A. 1960. Photographing eggs of insects. *The Florida Entomologist*, 43(1): 1–7.

https://doi.org/10.2307/3492514

Peterson, A. 1961. Some types of eggs deposited by moths, Heterocera— Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 44(3): 107–114.

http://dx.doi.org/10.2307/3492966

Peterson, A. 1962. Some eggs of moths among the Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 45(3): 109–119.

http://dx.doi.org/10.2307/3492561

- Peterson, A. 1963a. Some eggs of moths among the Amatidae, Arctiidae, and Notodontidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46(2): 169–182. http://dx.doi.org/10.2307/3493627
- Peterson, A. 1963b. Egg types among moths of the Pyralidae and Phycitidae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 46(Supplement): 1–14. http://dx.doi.org/10.2307/3493354
- Peterson, A. 1964. Egg types among moths of the Noctuidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 47(2): 71–91.

http://dx.doi.org/10.2307/3493280

Peterson, A. 1965a. Some eggs of moths among the Olethreutidae and Tortricidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48(1): 1–8.

http://dx.doi.org/10.2307/3493515

Peterson, A. 1965b. Some eggs of moths among the Sphin-

gidae, Saturniidae, and Citheroniidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 48(4): 213–219.

http://dx.doi.org/10.2307/3493773

Peterson, A. 1966. Some eggs of moths among the Liparidae, Lasiocampidae, and Lacosomidae (Lepidoptera). *The Florida Entomologist*, 49(1): 35–42.

http://dx.doi.org/10.2307/3493314

Peterson, A. 1967a. Some eggs of moths from several families of Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50(2): 125–132.

http://dx.doi.org/10.2307/3493621

Peterson, A. 1967b. Eggs of moths among the Ethmiidae, Acrolophidae and Hepialidae—Microlepidoptera. *The Florida Entomologist*, 50(3): 181–183.

http://dx.doi.org/10.2307/3493299

Peterson, A. 1968. Eggs of moths from additional species of Geometridae—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 51(2): 83–94.

http://dx.doi.org/10.2307/3493606

Peterson, A. 1970. Eggs from miscellaneous species of Rhopalocera—Lepidoptera. *The Florida Entomologist*, 53(2): 65–71.

https://doi.org/10.2307/3493448

Rezende, G.L., H.C.M. Vargas, B. Moussian, and E. Cohen. 2016. Composite eggshell matrices: chorionic layers and sub-chorionic cuticular envelopes. (pp. 325–366). In: Cohen E. and B. Moussian, (Eds.), *Extracellular Composite Matrices in Arthropods*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-40740-1_9

Richards, W., and R.G. Davies (Eds.). 1977 *Imms' general textbook of entomology. Vol.I. Structure, Physiology and Development.* Chapman and Hall, England, London.

Salik, L.M.G., L.A.R. Leite, F.M.S. Dias, M.M. Casagrande, and O.H.H. Mielke. 2015 Immature stages of *Hamadryas fornax* (Hübner) (Lepidoptera: Nymphalidae: Biblidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, (59): 301–306.

http://dx.doi.org/10.1016/j.rbe.2015.08.002

Salkeld, E.H. 1973. The chorionic architecture and shell structure of *Amathes c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae). *The Canadian Entomologist*, 105(1): 1–10. https://doi.org/10.4039/Ent1051-1

Salkeld, E.H. 1984. A catalogue of the eggs of some Canadian Noctuidae (Lepidoptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 116 (Sup. 127): 1–167. https://doi.org/10.4039/entm116127fv

Scudder, S.H. 1889. The butterflies of the eastern United States and Canada with special reference to New England (Three volumes). Published by the author, England, Cambridge.

https://doi.org/10.5962/bhl.title.9161

Shirôzu, T., and Hara, A. 1960. *Early Stages of Japanese Butterflies in Colour (Vol I)*. Hoikusha, Japan, Osaka.

Shirôzu, T., and Hara, A. 1962. *Early Stages of Japanese Butterflies in Colour (Vol II)*. Hoikusha, Japan, Osaka. Snyder, L. 2015. *Eye of the beholder: Johannes Vermeer,*

Antoni van Leeuwenhoek, and the reinvention of seeing. W.W. Norton & Company, USA, New York.

Srivastava, A.K., V.A. Iconomidou, G.D. Chryssikos, V. Gionis, K. Kumar, and S.J. Hamodrakas. 2011. Secondary structure of chorion proteins of the Lepidoptera *Pericallia ricini* and *Ariadne merione* by ATR FT-IR and micro-Raman spectroscopy. *International Journal of Biological Macromolecules*, 49(3): 317–322.

https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2011.05.006

Srivastava, A.K. and K. Kumar. 2016. Ultrastructure of egg chorion of castor butterfly *Ariadne merione* (Crammer) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Zoologischer Anzeiger*, (263): 1–5.

https://doi.org/10.1016/j.jcz.2016.03.015

Steigerwald, 2002. J. Goethe's Morphology: *Urphänomene* and Aesthetic Appraisal. *Journal of the History of Biology*, (35): 291–328.

https://doi.org/10.1023/A:1016028812658

Suludere, Z. 1988. Studies on the external morphology of the eggs of some Argynninae species (Satyridae: Lepidoptera). Communications of the Faculty of Sciences University of Ankara Series C Biology and Geological Engineerin, (6): 9–28.

https://doi.org/10.1501/Commuc 0000000125

Swammerdam, J. 1752. Bybel der natuure, door Jan Swammerdam, Amsteldammer. Of Historie der insecten, tot zeekere zoorten gebracht: door voorbeelden, ontleedkundige onderzoekingen van veelerhande kleine gediertens, als ook door kunstige kopere plaaten opgeheldert: Verrykt met ontelbaare waarnemingen van nooit ontdekte zeldzaamhedenin de natuur. Isaak Severinus, Boudewyn van der Aa y Pieter van der Aa, Leyden.

Swammerdam, J. 1758. The book of nature, or, The history of insects: reduced to distinct classes, confirmed by particular instances, displayed in the anatomical analysis of many species: and illustrated with copper-plates: including the generation of the frog, the history of the ephemerus, the changes of flies, butterflies, and beetles: with the original discovery of the milk-vessels of the cuttle-fish, and many other curious particulars. C. G. Seyffert, England, London.

Telfer, W.H. 2009. Egg formation in Lepidoptera. *Journal of Insect Science*, 9(1): 1–21.

https://doi.org/10.1673/031.009.5001

Thomson, G. 1992. Egg surface morphology of Manioline butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Atalanta*, 23(1/2): 195–214.

Thompson, D.W. 1942. *On growth and form*. Cambridge University Press, England, Cambridge.

Trougakos, I.P. and L.H. Margaritis. 2008. Novel morphological and physiological aspects of insect eggs. (pp. 3–36). In: Hilker, M. and T. Meiners. (Eds.) *Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Blackwell Publishing Company, Berlin.

Van der Poorten, G.M. and N.E. Van der Poorten. 2016. The Butterfly Fauna of Sri Lanka. Lepodon Books. Canada,

Toronto.

Van Son, G. 1949. The Butterflies of Southern Africa (Part I. Papilionidae and Pieridae). *Transvaal Museum Memoirs*, 3(1): 1–237.

Wheeler, Q.D. and N.I. Platnick. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). (pp.

Recibido: 26 de mayo 2023 Aceptado: 6 de junio 2023 55–69). In: Wheeler Q.D. and R. Meier (Eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, New York.

Wiley E.O. and B.S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley-Blackwell, USA, New Jersey.

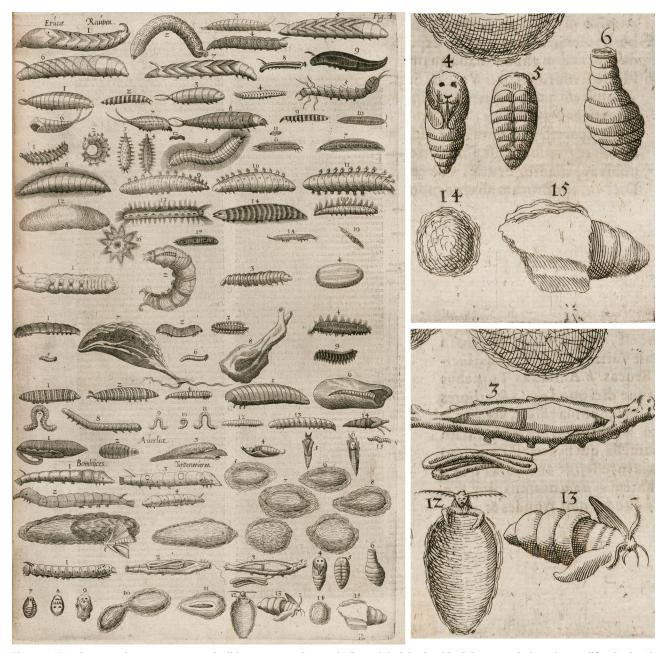


Figura 1. Lámina completa con orugas, crisálidas y acercamientos de fases del ciclo de vida del gusano de la seda; modificado de Aldrovandi (1602: *Liber Secundus Tabula Tertia*).



Figura 2. Lámina completa dedicada a fases del desarrollo del 'gusano' de la seda; tomado de Moffet (1634: 181).

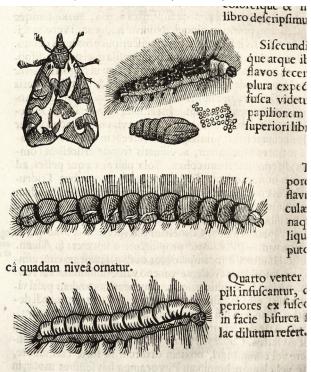






Figura 4. Foto actual y aguafuerte incluido en *Micrographia*, donde se representa el microscopio compuesto diseñado por Robert Hooke y manufacturado por Chistopher White durante ese periodo. Modificado de Hooke (1665: *Schema* 1).



Figura 3. Vista completa y acercamiento de xilografías de Moffet, en que se incluyen huevos de Lepidoptera en oviposición; modificado de Moffet (1634: 184).

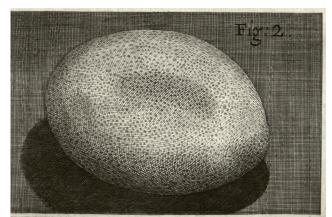


Figura 5. Aguafuerte del huevo del 'gusano' de la seda, incluido en Micrographia. Modificado de Hooke (1665: *Schema* 25, *Figure* 2).

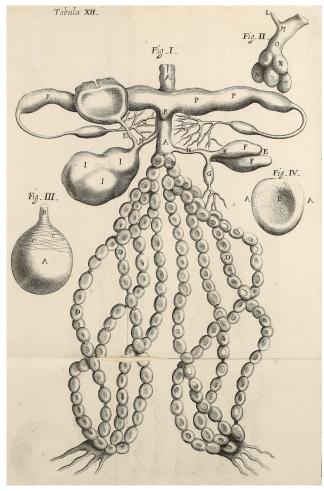
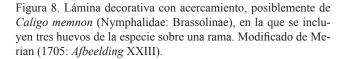


Figura 7. Aguafuerte de partes del aparato reproductor de la hembra del 'gusano' de la seda; pueden apreciarse los huevos dispuestos en la ovariolas. Tomado de Malphigi (1669: *Tabula IX Figura* 2)



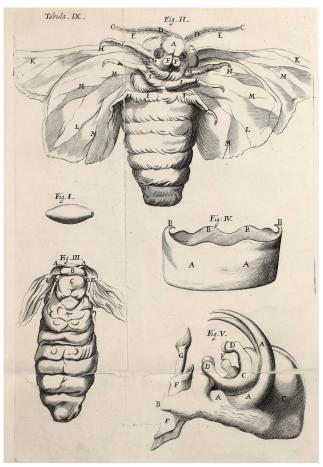


Figura 6. Aguafuerte del imago hembra del 'gusano' de la seda, con el abdomen seccionado. Tomado de Malphigi (1669: *Tabula* IX *Figura* 2).







Figura 9. Lámina decorativa de *Thysania agrippina* (Noctuidae) en la que se incluye una posible ilustración de su oviposición sobre el árbol, junto con la oruga de la especie, ambas incorrectas. Tomado de Merian (1705: *Afbeelding* XX).

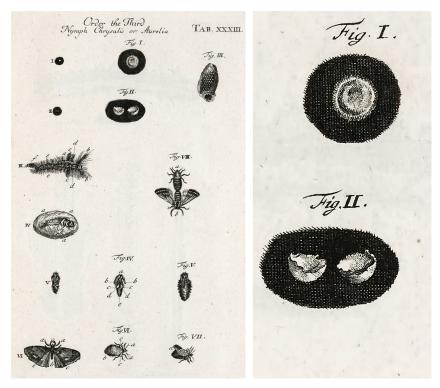
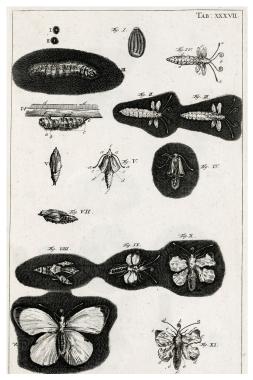


Figura 10. Lámina completa sobre metamorofosis y acercamiento del huevo de una polilla, antes y después de la eclosión. Modificado de Swammerdam (1758: *Plate* XXXIII).



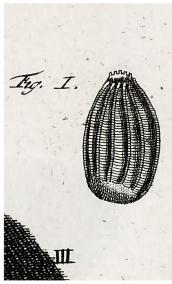


Figura 11. Lámina completa sobre metamorfosis y acercamiento del huevo de una mariposa; puede apreciarse con claridad la presencia de ejes, costillas y proyecciones periapicales. Modificado de Swammerdam (1758: *Plate XXXVII*).

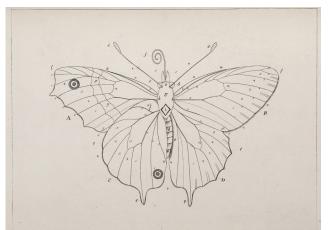


Figura 12. Esquema general de venación alar. Tomado de Harris (1766: xiii).



Figura 13. Lámina de imagos y estados inmaduros de varias especies, en la que se incluyen huevos y eclosión (círculo rojo) de la especie *Sphinx ligustri*. Tomado de Harris (1766: *Plate* II).

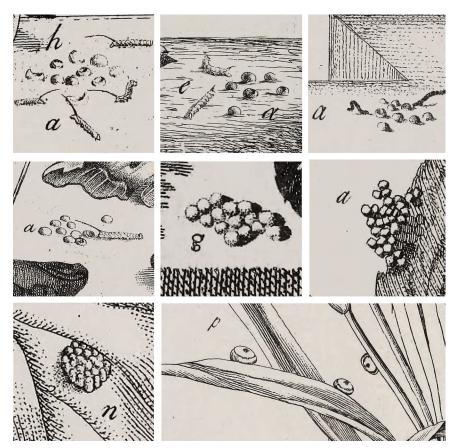


Figura 14. Compendio de oviposiciones y eclosiones pertenecientes a varias especies. Modificado de Harris (1776: *Plates* II, V, IX, XIII, XX, XXII, XXIII, XLII).



Figura 15. Cromolitografía fotorrealista de imagos, pertenecientes a varias especies del género *Polygonia* y una del género *Eugonia* (Nymphalidae). Tomado de Scudder (1889: *Plate* 3).

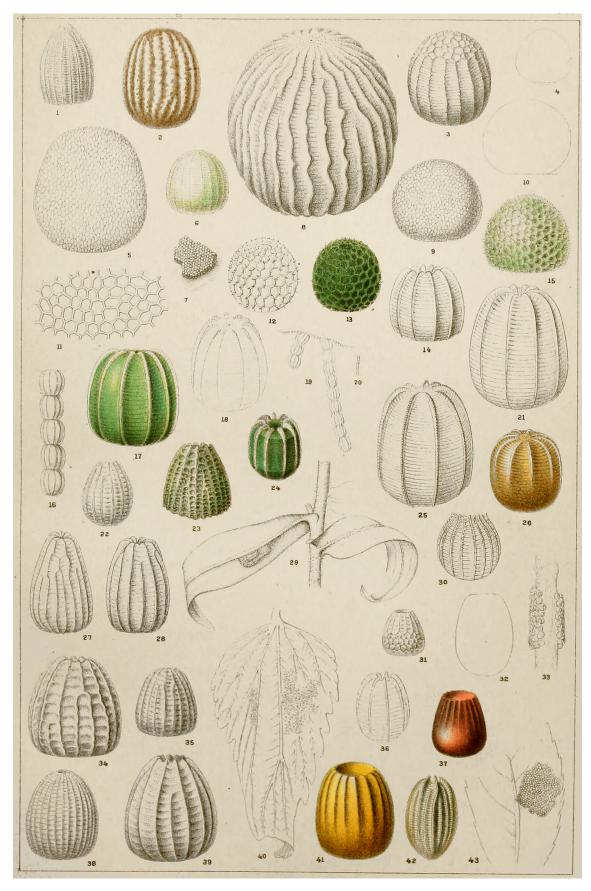


Figura 16. Cromolitografía cuasi-esquemática de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista lateral. Tomado de Scudder (1889: *Plate* 64).

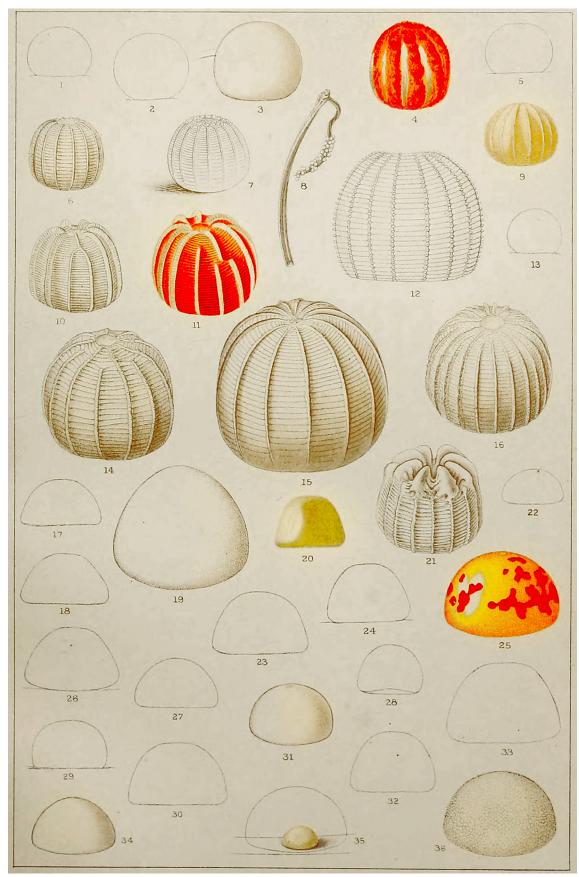


Figura 17. Cromolitografía cuasi-esquemática y esquemática de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista lateral. Tomado de Scudder (1889: *Plate* 66).

TAFEL XI

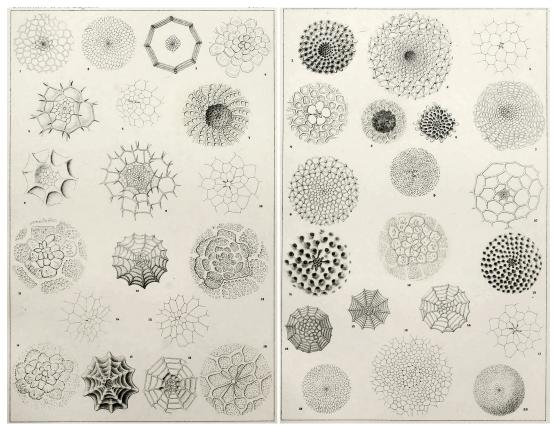


Figura 18. Cromolitografías cuasi-esquemáticas de las zonas micropilar y perimicropilar, de huevos pertenecientes a varias especies de Papilionoidea, en vista apical. Modificado de Scudder (1889: *Plates* 67, 68).

TAFEL XII

Figure area of the second of t

Figura 19. Ejemplos de láminas de Döring (1955: XI, LX), en que se muestran distintas vistas y detalles de morfología exocoriónica en múltiples especies. Pueden apreciarse, a simple vista, las diferencias marcadas que existen entre especies y grupos superiores más alejados entre sí, lo cual expresa en el texto, al destacar similitudes y diferencias en gran diversidad de rasgos.

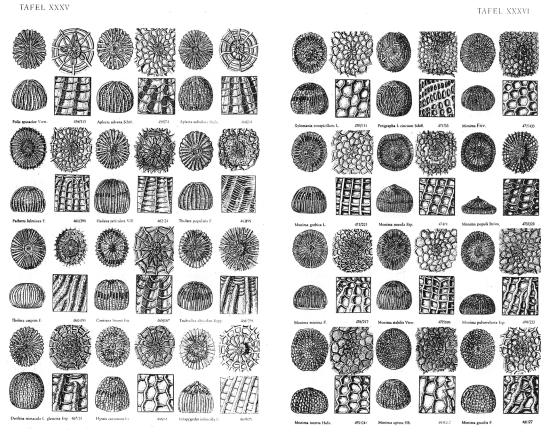


Figura 20. Ejemplos de láminas de Döring (1955: XXXV, XXXVI), en que se privilegian detalles de morfología exocoriónica en vista apical y con acercamientos de la retícula lateral, mediante una representación estandarizada.

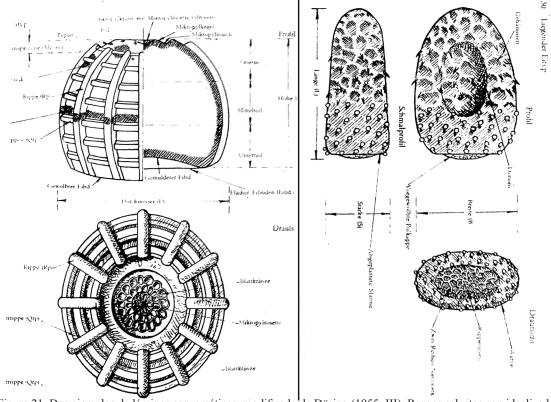


Figura 21. Dos ejemplos de láminas esquemáticas, modificado de Döring (1955: III). Rasgos selectos son idealizados y exagerados para facilitar su inspección, acotación terminológica, descripción y caracterización.

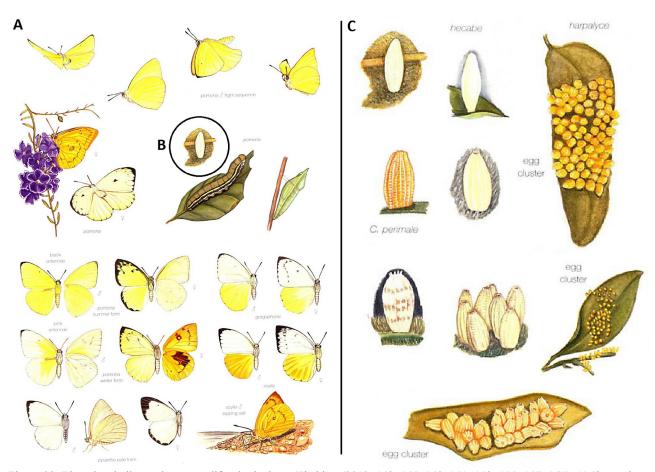


Figura 22. Ejemplos de ilustraciones, modificado de Orr y Kitching (2010: 143, 145, 149, 151, 153, 155, 157, 161). A) Ilustraciones de imagos acompañadas de estados inmaduros. B) Ilustración del huevo como aparece en la lámina original. C) Compendio de ilustraciones de huevos presentes en la guía, tanto de oviposiciones individuales como agrupados.

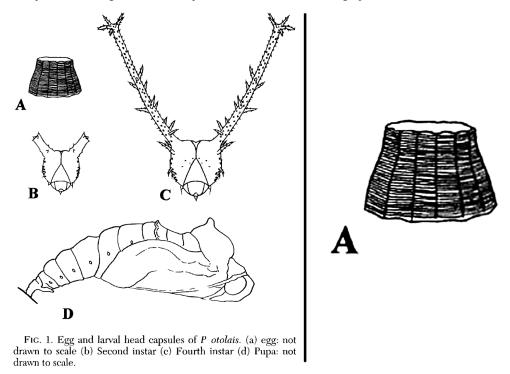


Figura 23. Lámina y detalle del huevo; modificado de Greeney y Gerardo (2001: 89).

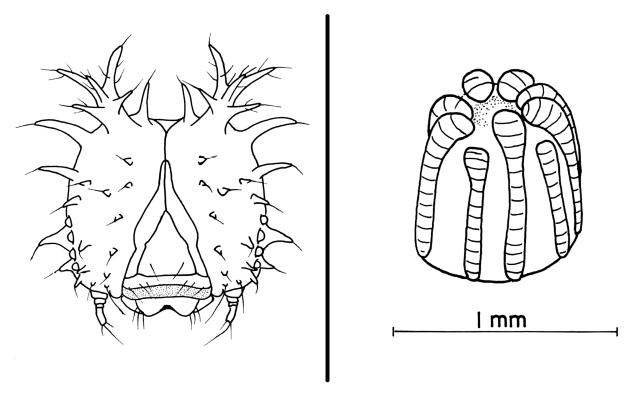


Figura 24. Ilustraciones respectivas de la cabeza de la larva y del huevo; modificado de Otero (1994: 25).

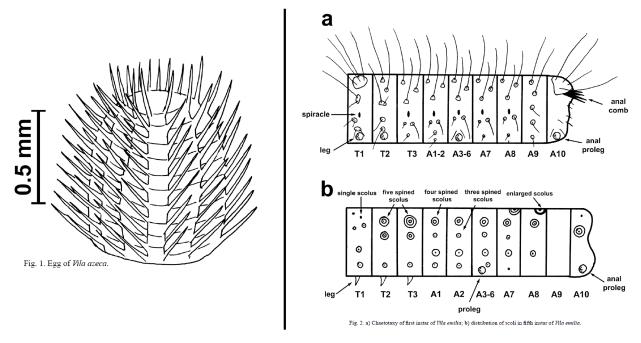


Figura 25. Ilustraciones estilizadas del huevo y la oruga de Vila emilia, modificado de Freitas y Brown (2008: 74).

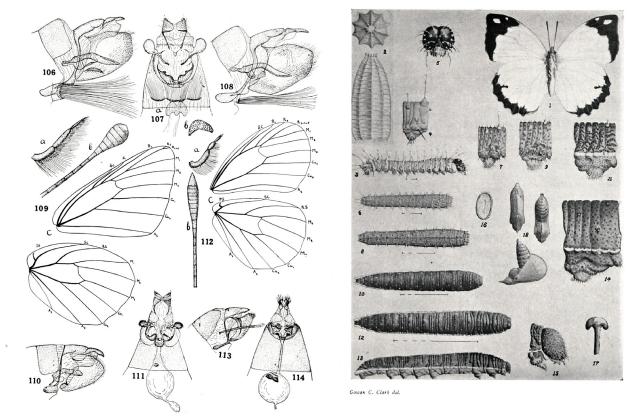


Figura 26. Ejemplos de láminas esquemática y descriptivo-realista, que comprenden ilustraciones del imago, venación alar, genitales, mazas antenales, orugas, crisálidas y huevos. Modificado de Van Son (1949: 206, XXVII),

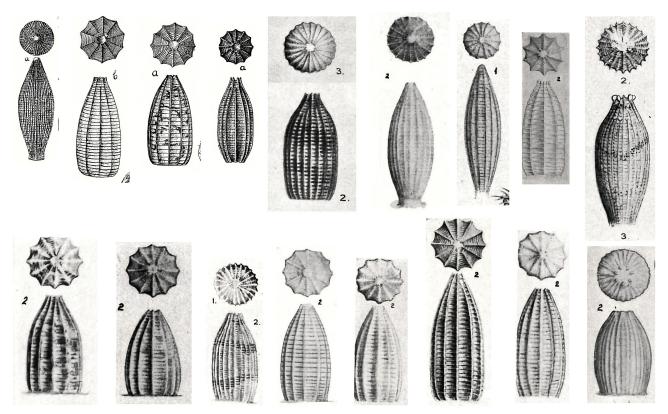


Figura 27. Compendio de ilustraciones de huevos, modificado de Van Son (1949: 231, 232, XXV–XL). Su estilo realista selectivo, en vistas lateral y apical estandarizadas, permite una extracción de información comparable a la de la fotografía, pero sin el ruido cognitivo presente en la misma.

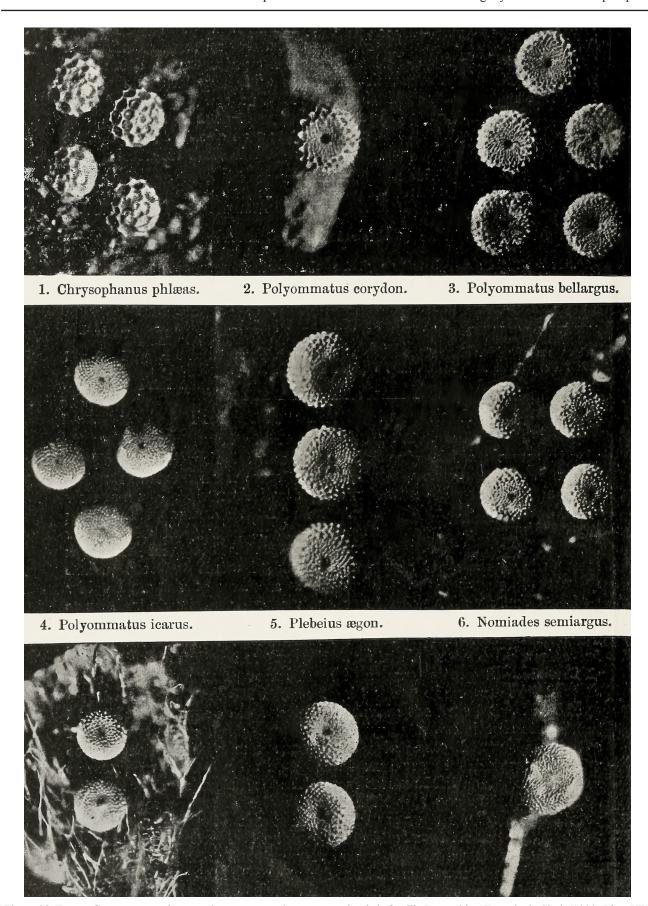


Figura 28. Fotografías tempranas de exocoriones, pertenecientes a especies de la familia Lycaenidae. Tomado de Clark (1900: Plate XI).

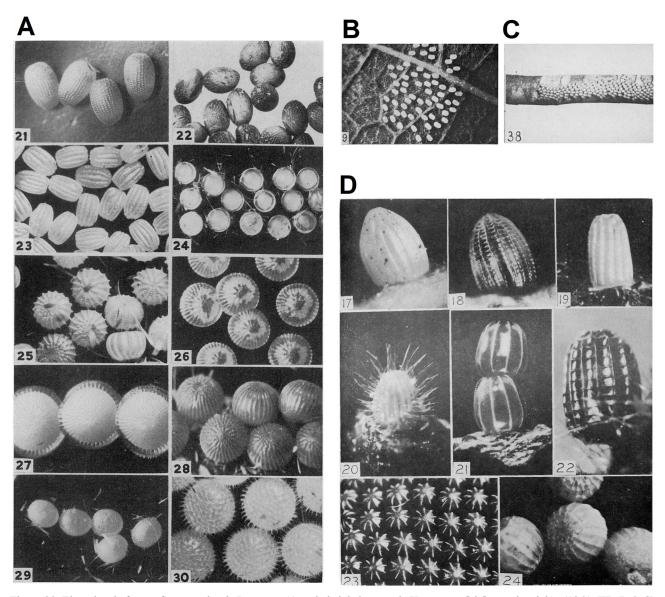


Figura 29. Ejemplos de fotografías tomadas de Peterson: A) variedad de huevos de Heterocera [sic] en oviposición (1961: III); B & C) oviposición en hoja (1967a: 129) y en tallo (1968: 90); D) variedad de huevos de Rhopalocera (1970: 70).

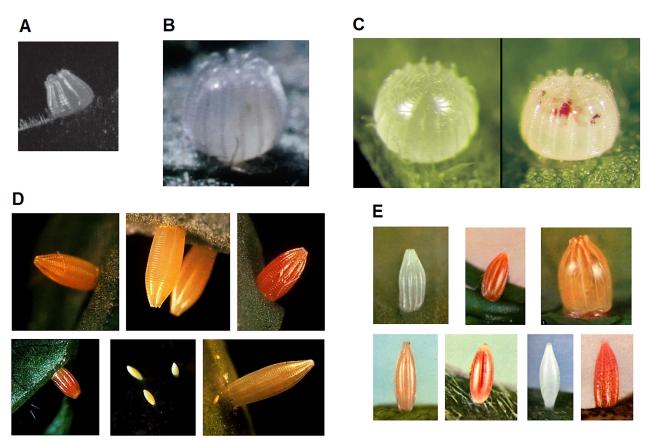


Figura 30. Ejemplo de láminas fotográficas, tomada de Van der Poorten y Van der Poorten (2016: 370). Las fotografías son de buena calidad y presentadas de manera estandarizada, principalmente en vista de pájaro; pero son incluidas solo como complemento y apéndice visual, sin descripción verbal alguna, ni levantamiento o tabulación de caracteres.

Appendix F. Eggs, larvae and pupae

Images not to scale. Additional images may be found in the main text for some of the species. Multiple images of single species represent different views (e.g. dorsal, ventral) or different color forms unless stated otherwise. Larvae are final instar unless indicated otherwise.

Eggs: Hesperiidae (Fig. F-1)



Fig. F-1. Eggs. Hesperiidae. 1. Bush Hopper (newly laid); 2. Bush Hopper (one day later); 3. Ceylon Snow Flat; 4. Chestnut Bob; 5. Common Dartlet; 6. Common Redeye; 7. Common Small Flat; 8. Giant Redeye; 9. Golden Angle; 10. Grass Demon; 11. Hedge Hopper (newly laid); 12. Hedge Hopper (one day later); 13. Indian Palm Bob (newly laid); 14. Indian Palm Bob (one day later); 15. Indian Skipper; 16. Little Branded Swift; 17. Pale Palmdart; 18. Small Branded Swift (newly laid); 19. Small Branded Swift (one day later); 20. Smallest Swift; 21. Tricolor Pied Flat; 22. Tropic Dart (newly laid); 23. Tropic Dart (one day later); 24. Yellow Palm Dart.

Eggs: Lycaenidae (Fig. F-2)



Fig. F-2. Eggs. Lycaenidae. 1. Angled Pierrot; 2. Banded Blue Pierrot; 3. Ceylon Cerulean; 4. Ceylon Silverline (newly laid); 5. Ceylon Silverline (two days later); 6. Common Acacia Blue; 7. Common Imperial; 8. Common Silverline; 9. Cornelian; 10. Dark Cerulean; 11. Indian Sunbeam; 12. Large Oakblue; 13. Nilgiri Tit; 14. Plains Blue Royal; 15. Purple Leaf Blue; 16. Quaker; 17. Redspot; 18. Silverstreak Blue; 19. Small Cupid; 20. Yamfly; 21. Common Cerulean; 22. Common Hedge Blue; 23. Gram Blue; 24. Malayan; 25 - 26. Metallic Cerulean; 27. Pea Blue.

Figura 31. Ejemplo de láminas fotográficas, tomada de Van der Poorten y Van der Poorten (2016: 370). Las fotográfias son de buena calidad y presentadas de manera estandarizada, principalmente en 'vista de pájaro' (*i.e.* 3/4 en picada); pero son incluidas solo como complemento y apéndice visual, sin descripción verbal alguna, ni levantamiento o tabulación de caracteres.

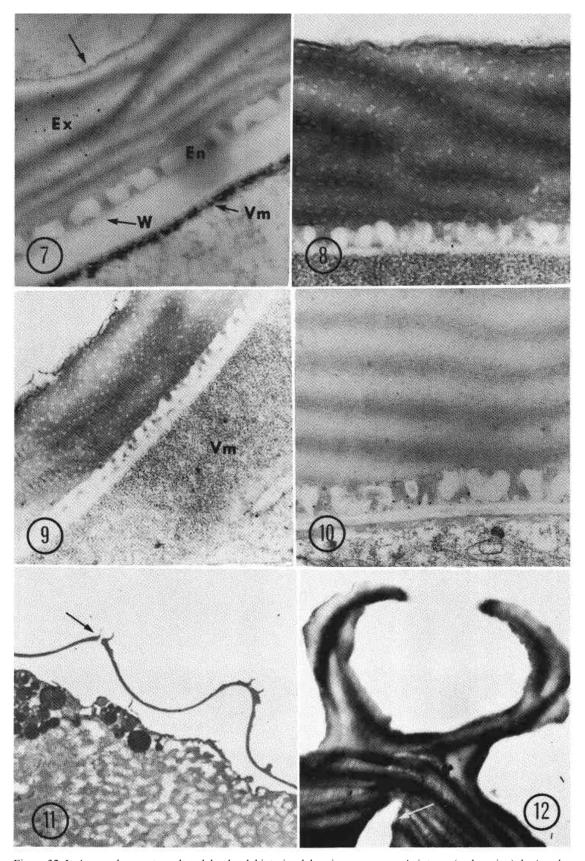


Figura 32. Imágenes de muestras ultra-delgadas del interior del corion y su capa más interna (endocorion) de *Amathes c-nigrum*, obtenidas con microscopio electrónico de transmisión (MET). Tomado de Salkeld (1973: *Figures* 7–12).

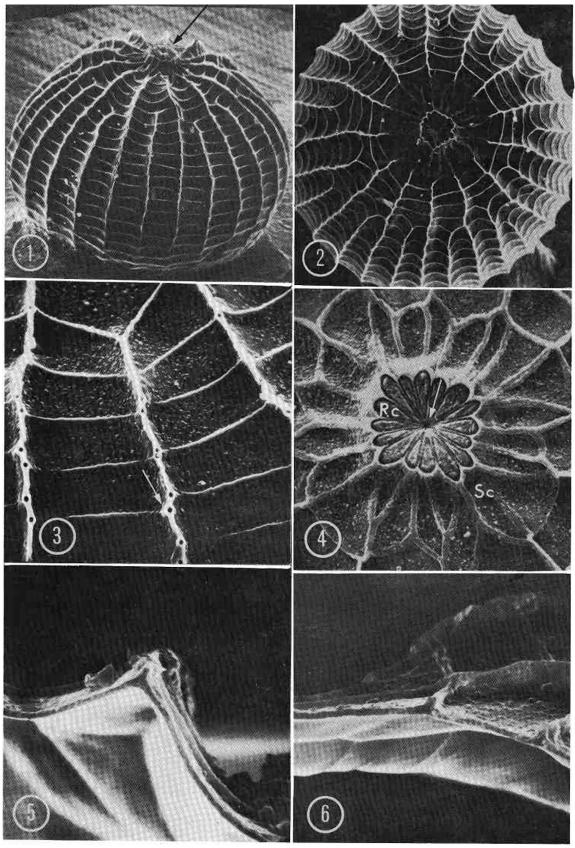


Figura 33. Imágenes del exocorion de *Amathes c-nigrum* obtenidas con microscopio electrónico de barrido (MEB). Tomado de Salkeld (1973: *Figures* 1–6).

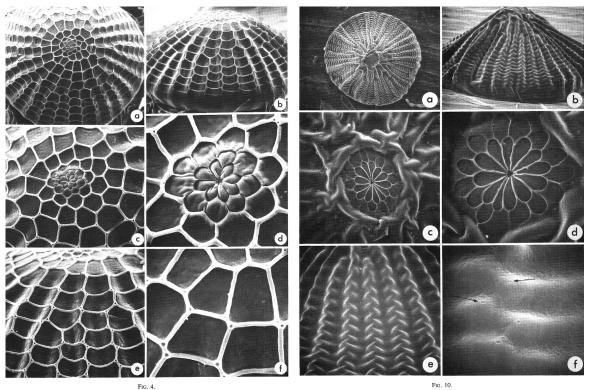


Figura 34 Dos ejemplos de imágenes excoriónicas obtenidas con MEB, pertenecientes a especies de la familia Noctuidae. Modificado de Salkeld (1984: *Figures* 4, 10).

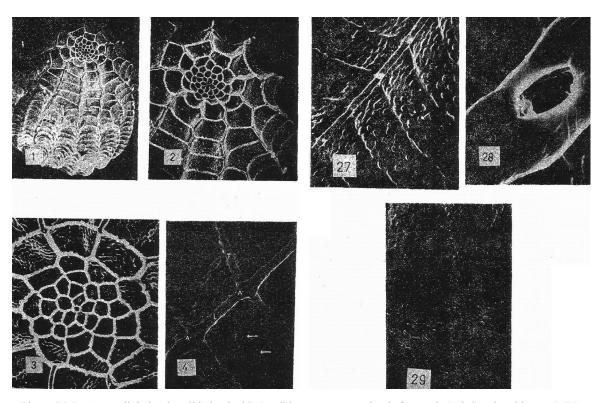


Figura 35. Imágenes digitales de calidad reducida (posiblemente escaneadas de fotocopias), de las obtenidas por MEB de exocoriones pertenecientes a especies de la subfamilia Argynninae. Modificado de Suludere (1988; 12, 21).

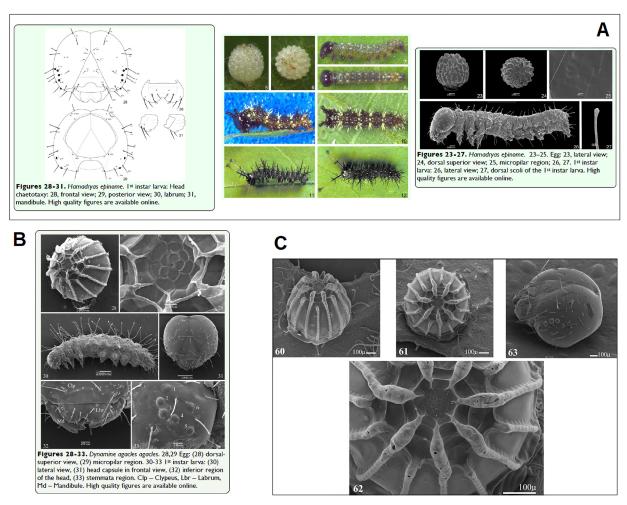


Figura 36. Imágenes modificadas de: A) Leite *et al.* (2012a: 11); B) Leite *et al.* (2012b: 11); Leite *et al.* (2014: 45). La calidad creciente de las imágenes, por lo general, no tiene un correlato verbal correspondiente. En ello, los autores adolecen del mismo problema en la literatura que critican.

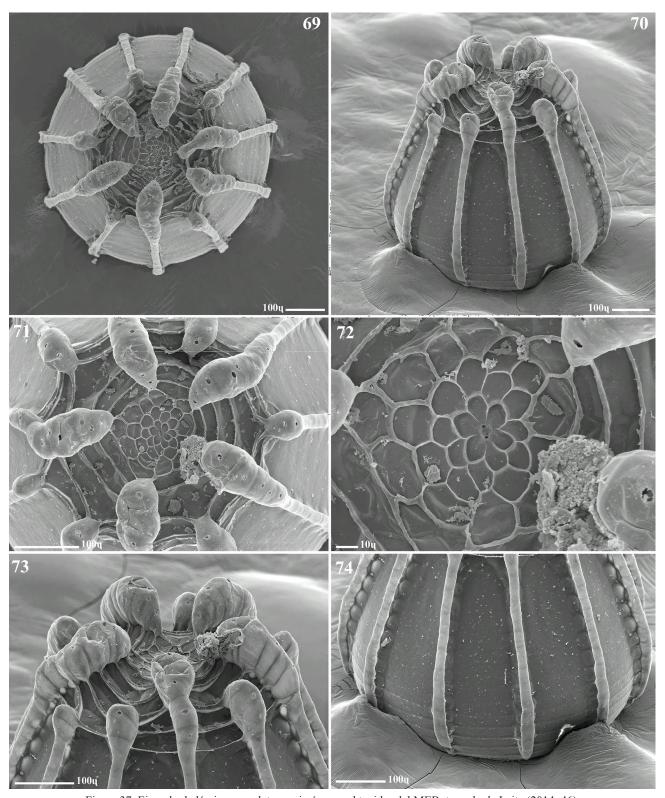


Figura 37. Ejemplo de lámina completa con imágenes obtenidas del MEB, tomado de Leite (2014: 46).

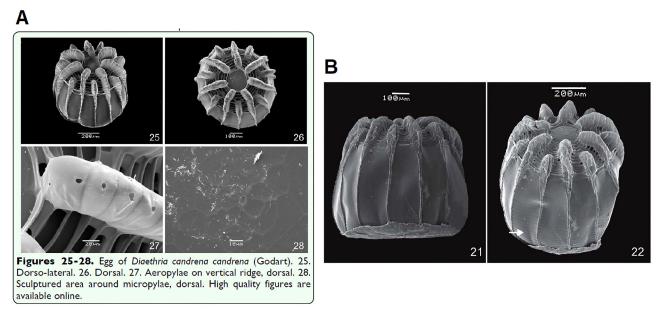


Figura 38. Imágenes exocoriónicas modificadas de Dias *et al.* (2012: 10 A), (2014: 13 B). Algunas fueron reelaboradas quirográficamente, analizadas y aprovechadas en mayor medida por Llorente-Bousquets y cols. (Nieves-Uribe *et al.* 2015).

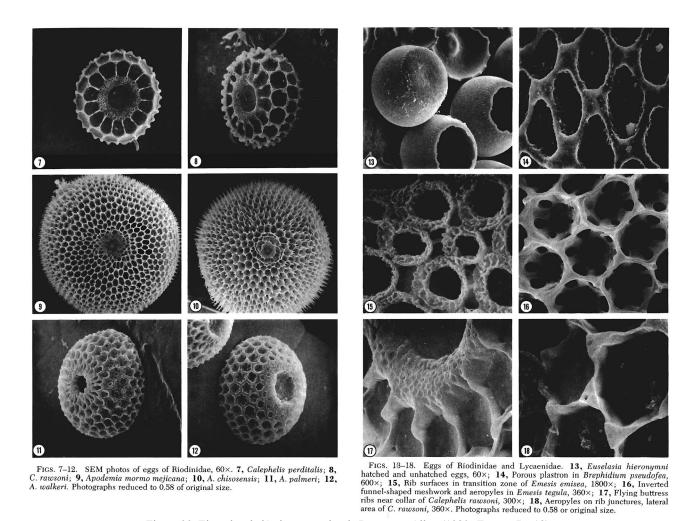


Figura 39. Ejemplos de láminas tomadas de Downey y Allyn (1980: Figures 7—18).

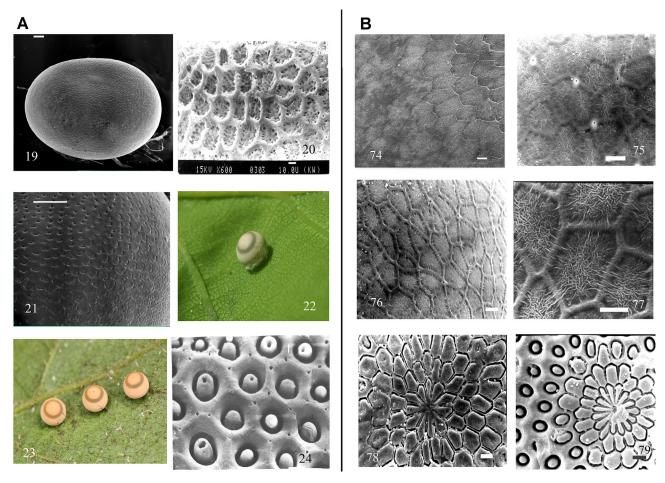


Figura 40. Ejemplos de láminas tomadas de Dolinskaya (2019: 212, 225) en que se combinan fotografías con imágenes del MEB (A), acompañadas de acercamientos y descripciones de retículas exocoriónicas (B).

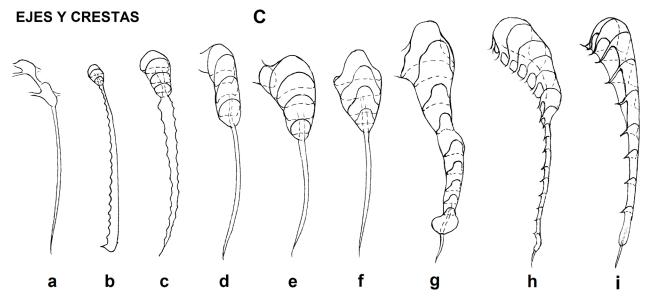
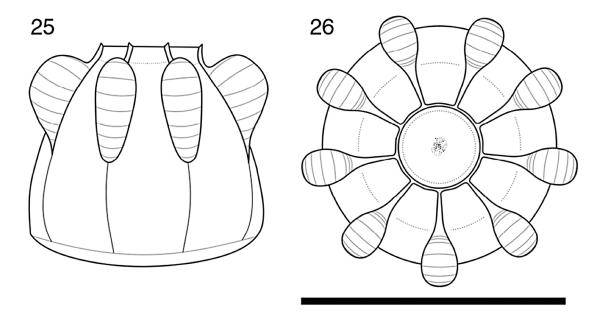


Figura 41. Esquema de tipos de estructuras exocoriónicas longitudinales en el grupo 'crestado' de Biblidinae; algunas se obtuvieron a partir del MEB; tomado incluido en Nieves-Uribe *et al.*, (2016c: 589). Su tipificación, ordenamiento, polarización e identificación de posibles tendencias, permiten promover una interpretación filogenética de la distribución de caracteres observados.



Figs. 25–26. *Temenis laothoe meridionalis.* Egg: 25, lateral view; 26, dorsal view. Scale = 1 mm.

Figura 42. Esquema de *Temenis laothoe meridionalis*, que acompaña y complementa fotografías e imágenes del MEB de la especie; tomado de Salik *et al.* (2015: 20).

http://zoobank.org/43AC948B-84DE-43FF-9CC4-70B61EF4390E

Actualización de la riqueza de garrapatas de los géneros *Ixodes* y *Amblyomma* (Ixodida: Ixodidae) en México

Update of the richness of ticks of the genera Ixodes and Amblyomma (Ixodida: Ixodidae) in Mexico

Carmen Guzmán-Cornejo^{1*}, Angel Herrera-Mares², Ricardo Paredes-León³ y Luis García-Prieto⁴

¹Laboratorio de Acarología, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México; ²Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud, Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México; ³Colección Nacional de Ácaros, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México; ⁴Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. *carguzmancornejo@gmail.com

RESUMEN

En este trabajo, se presenta la actualización de la composición taxonómica en México de dos géneros pertenecientes a la familia Ixodidae: *Ixodes y Amblyomma*. Para ello se realizó una búsqueda bibliográfica en bases de datos electrónicas como: BiDi-UNAM, Biological Sciences, Google Scholar y Zoological Record entre 2007 y 2023. A partir de ésta, se obtuvieron 80 publicaciones efectuadas en los últimos 16 años, con la que se integró un listado que representa el estado actual del conocimiento de ambos géneros. De esta forma, podemos señalar que en México se distribuyen un total de 28 especies de *Ixodes* y 25 especies de *Amblyomma*, al encontrar que en este periodo se registraron tres especies de *Ixodes* y se eliminó una de la lista (*Ixodes loricatus* Neumann, 1899). En el caso de *Amblyomma* se contabilizó una especie menos que en los recuentos anteriores, pues *Amblyomma elaphense* Price, 1959 fue transferida al género *Robertsicus*. En cuanto a su espectro hospedatorio, las especies de *Ixodes* se asocian principalmente con mamíferos (15 familias) y aves (siete familias), mientras que las de *Amblyomma* se han encontrado parasitando a 13 familias de anfibios y reptiles, siete de aves y 21 de mamíferos. Desde el punto de vista geográfico, 13 de las especies incluidas en *Ixodes* se distribuyen en la región Neotropical, 11 en la Neártica y sólo cuatro en ambas regiones; por su parte, nueve especies de *Amblyomma* se han colectado en la región Neotropical, una en la Neártica y 11 en ambas regiones. *Robertsicus elaphense* (Price, 1959) solo se ha encontrado asociado a una especie de reptil Neártica. Las garrapatas son uno de los grupos más estudiados dentro de la subclase Acari; no obstante, su estudio debe continuar para lograr un entendimiento pleno de su riqueza, clasificación, distribución geográfica y hospedatoria, así como de sus relaciones filogenéticas.

Palabras clave: Acari, Parasitiformes, garrapatas duras, Robertsicus.

ABSTRACT

In this work, the update of the taxonomic composition in Mexico of two genera belonging to the Ixodidae family is presented: *Ixodes* and *Amblyomma*. For this, a bibliographic search was carried out in electronic databases such as: BiDi-UNAM, Biological Sciences, Google Scholar and Zoological Record between 2007 and 2023. From this, 80 publications carried out in the last 16 years were obtained, and with these we integrated a list that represents the current state of knowledge of both genera. In this way, we can point out that a total of 28 species of the genus *Ixodes* and 25 species of the genus *Amblyomma* are distributed in Mexico, finding that in this period three species of *Ixodes* were recorded and one was eliminated from the list (*Ixodes loricatus* Neumann, 1899). In the case of *Amblyomma*, one species less is counted than in previous counts, since *Amblyomma elaphense* Price, 1959 was transferred to the genus *Robertsicus*. Regarding their host spectrum, *Ixodes* species are mainly associated with mammals (15 families) and birds (seven families), while those of *Amblyomma* have been found parasitizing 13 families of amphibians and reptiles, seven of birds and 21 of mammals. From a geographical point of view, 13 of the species included in *Ixodes* are distributed in the Neotropical region, 11 in the Nearctic, and only four in both regions; On the other hand, nine species of *Amblyomma* have been collected in the Neotropical region, one in the Nearctic, and 11 in both regions. *Robertsicus elaphense* (Price, 1959) has only been found in association with one Nearctic reptile species. Ticks are one of the most studied groups within the Acari subclass; however, it must continue to achieve a full understanding of its classification, geographic and host distribution, as well as its phylogenetic relationships.

Key words: Acari, Parasitiformes, hard ticks, Robertsicus.

El orden Ixodida incluye 974 especies distribuidas en 3 familias actuales: Argasidae (garrapatas blandas), Ixodidae (garrapatas duras) y Nuttalliellidae (Luz et al. 2018; Beati y Klompen 2018; Guglielmone et al. 2023). En particular, la familia Ixodidae contiene 762 especies distribuidas en 17

géneros, entre los que se encuentran *Ixodes y Amblyomma*, el primero con 266 especies a nivel mundial y el segundo con 136 (Guglielmone et al. 2023).

De acuerdo con los trabajos publicados por Guzmán-Cornejo et al. (2007 y 2010) para el género *Ixodes* y

Guzmán Cornejo et al. (2011) para Amblyomma en México, ambos géneros están representados en el país por 26 especies cada uno. Estudios taxonómicos, sistemáticos, filogeográficos, entre otros, han contribuido al entendimiento sobre la evolución y las relaciones filogenéticas de las especies que conforman a este orden; en este contexto, la generación de listados (parásito-huésped) actualizados se vuelven necesarios para conocer la riqueza de especies de parásitos y de sus huéspedes asociados, a nivel de país, regiones biogeográficas y/o provincias biogeográficas.

A partir de lo anterior, el objetivo de este trabajo es actualizar la lista de especies de dos de los géneros de garrapatas más ricos distribuidos en México y compilar los nuevos registros de familias de huéspedes que han sido publicados hasta la fecha.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la actualización del listado, se realizaron búsquedas bibliográficas en diferentes bases de datos electrónicas como: BiDi-UNAM, Biological Sciences, Google Scholar y Zoological Record. Las búsquedas se hicieron a partir de 2007 a abril de 2023, usando diferentes combinaciones de palabras en diferentes campos (título, resumen, etc.), tanto en español como en inglés: "nombre de la especie de garrapata y México", "Ixodidae y México", "Ixodes y México", "Amblyomma y México", "garrapatas y México". Solo se consideraron los trabajos publicados en revistas arbitradas y/o indizadas. La nomenclatura de las especies fue actualizada siguiendo a Guglielmone et al. (2023).

La lista parásito-huésped contiene la distribución de cada especie con respecto a la región biogeográfica en la que se realizó el registro; asimismo, se resaltan en negritas las familias no incluidas en los trabajos de Guzmán-Cornejo et al. (2007; 2010; 2011), así como los nuevos registros de especies de huéspedes. Entre paréntesis se indica el estadio de desarrollo o sexo de los parásitos y la referencia bibliográfica respectiva. Los casos en los que se desconoce el estadio de desarrollo, el sexo del organismo involucrado y/o el huésped en la asociación, se indican con NR (= No Registrado). La distribución porcentual de las familias de vertebrados utilizados por cada género de garrapatas se ilustró con una gráfica de pastel.

RESULTADOS

A partir de las búsquedas bibliográficas y después de depurar la información, revisamos 80 artículos que potencialmente contenían información sobre *Amblyomma* e *Ixodes* de México publicados en los últimos 16 años. Con base en esta compilación de información realizada en este estudio, en México se distribuyen un total de 28 especies del género *Ixodes* y 25 especies del género *Amblyomma*, ya que en los últimos 16 años se añadieron tres especies de *Ixodes* y se eliminó de la lista actual a *Ixodes loricatus* Neumann, 1899 por su distribución; en el caso de *Amblyomma* se contabiliza una especie menos, pues *Amblyomma elaphense* Price, 1959 fue transferida a otro género.

A diferencia de las especies del género *Ixodes* que se asocian con huéspedes mamíferos (15 familias) y aves (7 familias), las especies del género *Amblyomma* se han encontrado parasitando a 13 familias de anfibios y reptiles, así como a siete familias de aves y 21 de mamíferos (Figuras 1 y 2).

Con base en el presente estudio se han añadido huéspedes de cuatro familias (Cathartidae, Equidae, Mephitidae y Soricidae) asociadas con *Ixodes*, siendo *Ixodes affinis* Neumann, 1899 e *Ixodes luciae* Sénevet, 1940 las que presentaron un mayor número de huéspedes asociados en el periodo que comprende el presente estudio (Cuadro 1). Para *Amblyomma* la situación es similar, pues el número de familias que infesta tuvo un incremento de nueve (Cathartidae, Furnariidae, Turdidae, Crocodylidae, Alligatoridae, Cuniculidae, Dasyproctidae, Muridae y Procyonidae) en el mismo periodo, siendo las especies *Amblyomma mixtum* Koch, 1844 y *Amblyomma dissimile* Koch, 1844 las que se reportaron como parásitos del mayor número de huéspedes (Cuadro 1).

Las familias más frecuentemente asociadas como huéspedes del género *Ixodes* en México son Cricetidae (Mammalia: Rodentia), Canidae y Procyonidae (Mammalia: Carnivora) (Figura 1), siendo Cricetidae la que se asoció con mayor frecuencia (15%) a las garrapatas de este género. Por otro lado, para el género *Amblyomma*, Canidae, Cervidae y Bovidae (Mammalia: Cetartiodactyla) fueron utilizadas con mayor frecuencia como huéspedes sin superar en ninguno de los casos el 10% (Figura 2).

Así mismo en la literatura se encontró el reporte de algunas familias de aves que pueden actuar como huéspedes de estadios inmaduros de las especies de ambos géneros (Cuadro 1; Figuras 1 y 2).

DISCUSIÓN

En conjunto, los géneros Ixodes y Amblyomma, suman un total de 53 especies en México; éstas, junto a las 11 del género Dermacentor (Guzmán-Cornejo et al. 2016), tres de Haemaphysalis, tres de Rhipicephalus (Hoffmann y López-Campos 2000) y una del género Robertsicus (género propuesto recientemente para incluir a A. elaphense (Barker y Burger 2018)), contabilizan 71 especies de garrapatas duras pertenecientes a seis géneros distribuidas en el país. Sin embargo, la taxonomía de algunas especies enfrenta cierta problemática que es discutida brevemente a continuación. Dentro del género Ixodes, en I. affinis se han evidenciado algunas dificultades para identificarla tanto morfológica como molecularmente, ya que las poblaciones de México y Belice (Rodríguez-Vivas et al. 2016; Polsomboom et al. 2017) parecen ser distintas molecularmente de aquellas encontradas en Argentina, Colombia y Ecuador (Saracho-Bottero et al. 2020). A partir de lo anterior, consideramos necesario que el material tipo sea reexaminado y se lleve a cabo un trabajo sistemático (con caracteres morfológicos y moleculares) de las poblaciones a lo largo de su distribución para establecer con precisión su identidad.

Según las observaciones realizadas por Guzmán-Cornejo et al. (2007), los ejemplares de *Ixodes angustus* Neumann, 1899 referidos para México fueron mal determinados; sin embargo, esta especie se incluyó erróneamente entre las válidas por Rivas y Guzmán-Cornejo (2016), de acuerdo con Guglielmone et al. (2023).

Para el caso de *Ixodes boliviensis* Neumann, 1904, Bermúdez et al. (2021) encontraron diferencias moleculares entre especímenes de Panamá y Ecuador. Para establecer de manera correcta la identidad taxonómica de los ejemplares mexicanos es necesaria la re-examinación del material tipo, así como el de las especies que cayeron en sinonimia (e.g., *Ixodes bicornis* Neumann, 1906).

La distribución de *Ixodes brunneus* Koch, 1844 es considerada como Neártica (Guglielmone et al. 2023); sin embargo, en México y Venezuela existen registros para la región Neotropical, que han sido rechazados por Saracho-Bottero et al. (2020). La presencia definitiva de esta especie necesita ser confirmada estudiando material fresco y de colecciones.

La presencia de *Ixodes cookei* Packard, 1869 en la región Neotropical sigue estando basada en el registro de Montiel-Parra et al. (2007); sin embargo, este registro ha sido considerado como provisional por Guglielmone et al. (2023), debido a que esta especie presenta una distribución Neártica.

Por otro lado, *Ixodes granulatus* Supino, 1897 tiene una distribución Australasiána y Oriental (Guglielmone et al. 2023), por lo que los registros de esta especie referidos por Estébanes-González y Cervantes (2005), no pueden ser considerados como parte de la fauna de garrapatas que se distribuyen en el país. Adicionalmente, al no existir material depositado en colecciones, no se pueden corroborar tales registros.

Ixodes loricatus Neumann, 1899 fue incluida por Guzmán-Cornejo et al. (2007) como parte del género Ixodes en México, basados únicamente en el registro de Nuttall y Warburton (1911) ya que no se ha vuelto a recolectar en el país. Guglielmone et al. (2011), señalaron que la distribución más septentrional de ésta es el estado de Pernambuco, Brasil y que los registros que se incluyen hacia el norte no están confirmados o son dudosos. Además, refieren que los ejemplares de México se recolectaron de un mono araña y no de un marsupial, y probablemente pudo haber existido un error en su etiquetado.

De acuerdo con Guglielmone et al. (2003) la distribución de *Ixodes scapularis* Say, 1821 es exclusivamente Neártica; debido a lo anterior, su registro en el Neotrópico mexicano es considerado como provisional. Desafortunadamente se desconoce el estadio(s) de desarrollo de *I. scapularis* referido para Oaxaca por Marín y Hoffmann (2002), por lo que tentativamente aceptamos como válida su presencia para esta región del país.

En cuanto al género *Amblyomma, Amblyomma americanum* (Linnaeus, 1758) es señalada como una especie Neártica de acuerdo con Guglielmone et al. (2023). Nues-

tras observaciones de dos ejemplares depositados en la Colección Nacional de Ácaros, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, ratifican su presencia en el país. No obstante, estos autores refieren que los registros en México sobre Artiodactyla no son parte de poblaciones naturales permanentes. Adicionalmente, la especie fue referida en el sureste del país (García-Rejón et al. 2021), lo que hace necesaria la ratificación de su presencia en esta región.

Por otra parte, la identidad taxonómica de *Amblyom*ma auricularium (Conil, 1878) no se ha resuelto, ya que algunos autores refieren a esta especie como ornamentada (Onofrio et al. 2006; Dantas-Torres et al. 2019), mientras que otros señalan que esta garrapata no tiene ornamentaciones en el escudo (Jones et al. 1972; Guzmán-Cornejo et al. 2011; Nava et al. 2017; Bermúdez et al. 2018). La complejidad para resolver esta cuestión taxonómica aumenta ya que el material tipo está perdido (Guglielmone et al. 2023), la localidad tipo no fue precisada y sólo se refiere al país donde fue colectada, Argentina (Conil 1878). Los ejemplares recolectados en México pertenecen al grupo de las garrapatas no ornamentadas, que ya han sido secuenciadas, así como las ornamentadas de Brasil y Argentina; sin embargo, la resolución de esta situación requiere del muestreo de ejemplares centroamericanos para tener un panorama más completo sobre la identidad de la o las especies involucradas a lo largo de su distribución.

Amblyomma mixtum Koch, 1844 es actualmente considerada una de las seis especies del complejo Amblyomma cajennense (Beati et al. 2013; Nava et al. 2014b); la distribución de A. mixtum incluye desde Estados Unidos hasta Ecuador, parte de Colombia y Venezuela. Los registros mexicanos de esta especie (bajo el nombre de A. cajennense), la establecieron como la especie del género de mayor distribución en el país (Guzmán-Cornejo et al. 2011), posición que ahora ocupa A. mixtum.

La similitud molecular que se observa entre Amblyomma maculatum Koch, 1844 y Amblyomma triste Koch, 1844 llevó a proponer a ambas especies como conespecíficas (Lado et al. 2018); estos autores señalaron que las variaciones morfológicas podrían atribuirse a una especiación incipiente o a variación inducida por el ambiente. La conclusión de esta propuesta solo se alcanzará a través del uso de nuevos marcadores y de experimentos de entrecruzamientos de ambas especies a lo largo de su distribución. Algo similar ocurre con Amblyomma oblongoguttatum Koch, 1844 colectada en México, ya que para las poblaciones de Brasil y Belice se ha evidenciado alta divergencia genética entre ellas (Lopes et al. 2016).

A pesar de que *Amblyomma tenellum* Koch, 1844 fue previamente sinonimizada con *A. cajennense* por Neumann (1901), en la actualidad Nava et al. (2014a), restablecieron su validez e incluso sinonimizaron a *Amblyomma imitator* Kohls, 1958 con *A. tenellum*.

El registro de *Amblyomma humerale* Koch, 1844, *Amblyomma multipunctum* Neumann, 1899, *Amblyomma varium*

Koch, 1844, Amblyomma tigrinum Koch, 1844 y Amblyomma tuberculatum Marx, 1894 en el país, continúa basándose únicamente en las referencias originales de Vargas (1955) para las tres primeras, Graham et al. (1975) para A. tigrinum y en los registros de Woodham et al. (1983) para A. tuberculatum. Lo anterior puede indicar que la distribución y prevalencia de estas especies en México son escasas o bien que su identificación fue errónea. No obstante, al no existir evidencia a favor ni en contra de alguna de estas hipótesis, su inclusión en la acarofauna mexicana se mantiene.

El género *Ixodes* se encontró asociado solo con aves y mamíferos; de las 28 especies distribuidas en México, se cuenta con información para 25 sobre sus asociaciones; sin embargo, sólo para nueve encontramos nuevos registros de huéspedes a nivel de familia y/o especie durante el periodo analizado. En términos generales, para las 25 especies que cuentan con información sobre huéspedes, se tiene que 19 se han referido en mamíferos, cuatro en aves (*I. bequaerti* Cooley y Kohls, 1945; *I. cuernavacensi*s Kohls y Clifford, 1966; *I. mexicanus* Cooley y Kohls, 1942 e *I. murreleti* Cooley y Kohls, 1945), y solo dos en aves y mamíferos (*I. affinis* e *I. boliviensis*).

En cuanto a las asociaciones de las 25 especies de garrapatas del género Amblyomma y sus huéspedes vertebrados (anfibios, reptiles aves y mamíferos), obtuvimos información para 20 de ellas y de éstas, sólo 15 presentaron nuevos registros de huéspedes a nivel de familia y/o especie; estos nuevos registros incluyeron huéspedes introducidos como: Bubalus bubalis, Cervus elaphus y Ovis aries. Entre las asociaciones encontradas tenemos que nueve se asociaron sólo con mamíferos, cuatro con aves y mamíferos (A. americanum; Amblyomma longirostre (Koch, 1844); Amblyomma pacae Aragão, 1911 y A. parvum Aragão, 1908), tres con aves, reptiles y mamíferos (A. mixtum, Amblyomma dissimile Koch, 1844 y A. sabanerae Stoll, 1894), dos con reptiles y mamíferos (A. auricularium y A. maculatum), una con anfibios y reptiles (Amblyomma rotundatum Koch, 1844) y sólo una especie con reptiles exclusivamente (Amblyomma scutatum Neumann, 1899).

Con la recopilación de información obtenida hasta el momento, el género *Ixodes* en México está representado por 13 especies que se distribuyen en la región Neotropical, 11 en la Neártica y sólo cuatro en ambas regiones, mientras que para el género *Amblyomma* 11 especies se distribuyen en ambas regiones, nueve en la región Neotropical y solo una presenta distribución Neártica.

Finalmente, el género monotípico *Robertsicus* sólo ha sido referido en el país en asociación con una especie de reptil de la región Neártica.

A pesar de que las garrapatas son uno de los grupos más estudiados dentro de la subclase Acari, el uso de la taxonomía integrativa ha traído cambios en la clasificación de muchas especies. Los nuevos estudios siguen aportando información que contribuye a la identificación de taxones, en el conocimiento sobre la variación y distribución de las

especies, así como en sus relaciones filogenéticas. Adicionalmente, las investigaciones publicadas sobre detección de microorganismos patógenos, pueden ser una fuente importante de información por lo que es conveniente consultarlas en recopilaciones como la que aquí se presenta.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a la Dra. Tila María Pérez Ortiz por su valiosa contribución al estudio de los ácaros en México, así como a la sistematización de la información de los diferentes grupos que integran la fauna mexicana.

LITERATURA CITADA

Acosta, R., C. Guzmán-Cornejo, F.A.Q. Cisneros, A.A.T. Quiñonez and J.A. Fernández, J. 2020. New records of ectoparasites for Mexico and their prevalence in the montane shrew *Sorex monticolus* (Eulipotyphla: Soricidae) at Cerro del Mohinora, Sierra Madre Occidental of Chihuahua, Mexico. *Zootaxa*, 4809(2): 393-396.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.4809.2.11

Aguilar-Domínguez, M., D. Romero-Salas, S. Sánchez-Montes, F. Barradas-Piña, G. Rosas-Saito, A. Cruz-Romero, N. Ibarra-Priego, I. Becker, K.H. Lohmeyer and A. Pérez de León. 2018. Occurrence of *Amblyomma mixtum* on the water buffalo (*Bubalus bubalis*) in Mexico. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 7(3): 405-408.

https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2018.10.005

Almazán, C., I. Castro-Arellano and E. Camacho-Puga. 2013. Black-legged ticks (*Ixodes scapularis*) on the jaguar (*Panthera onca*). *The Southwestern Naturalist*, 58(1): 122-124.

https://doi.org/10.1894/0038-4909-58.1.122

Arana-Guardia, R., C.M. Baak-Baak, N. Cigarroa-Toledo, G.C. Reyes-Solis, N.F. Ojeda-Robertos, J.E. García-Rejón, H. Zarza, G. Ceballos and C. Machain-Williams. 2015. Ticks (Acari: Ixodidae) from wild mammals in fragmented environments in the south of Yucatan Peninsula, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 40(3): 657-660.

https://doi.org/10.3958/059.040.0321

Barker, S.C. and T.D. Burger. 2018. Two new genera of hard ticks, *Robertsicus* n. gen. and *Archaeocroton* n. gen., and the solution to the mystery of Hoogstraal's and Kaufman's "primitive" tick from the Carpathian Mountains. *Zootaxa*, 4500(4): 543-552.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.4500.4.4

Beati, L. and H. Klompen. 2018. Phylogeography of Ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Entomology*, 64, 21.1-21.19.

https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043027

Bermúdez, S., D. Apanaskevich y L. Domínguez. 2018. *Garrapatas Ixodidae de Panamá*. Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Panamá.

Bermúdez, S., M.L. Félix, L. Domínguez A., N. Kadoch, S. Muñoz-Leal and J.M. Venzal. 2021. Molecular screen-

ing for tick-borne bacteria and hematozoa in *Ixodes* cf. *boliviensis* and *Ixodes tapirus* (Ixodida: Ixodidae) from western highlands of Panama. *Current Research in Parasitology & Vector-Borne Diseases*, 1, 1000034. https://doi.org/10.1016/j.crpvbd.2021.100034

Castillo-Martínez, A., S.M. Cueto-Medina, S. Hernández-Rodríguez, N. Salinas-Ramírez, R.D. Romero-Santos, G. Martínez-Patricio y E. García-López. 2020. *Amblyomma mixtum* Koch (Acari: Ixodidae) en ambientes peridomésticos de la Región Otomí-Tepehua, Hidalgo, México. *Revista Chilena de Entomología*, 46(4): 661-669

http://dx.doi.org/10.35249/rche.46.4.20.12

Charruau, P., J. Pérez-Flores, J.R. Cedeño-Vázquez, D. González-Solis, G.A. González-Desales, O. Monroy-Vilchis and M.A. Desales-Lara. 2016. Occurrence of *Amblyomma dissimile* on wild crocodylians in southern Mexico. *Diseases of Aquatic Organisms*, 121(2): 167-171.

https://doi.org/10.3354/dao03042

- Conil, P.A. 1878. Description d'une nouvelle espèce d'ixode, Ixodes auricularius. Acta de la Academia Nacional de Ciencias Exactas (Argentina), 3, 99-110.
- Coronel-Benedett, K.C., N.F. Ojeda-Robertos, R. González-Garduño, F. Martínez Ibañez and R.I. Rodríguez-Vivas. 2018. Prevalence, intensity and population dynamics of hard ticks (Acari: Ixodidae) on sheep in the humid tropics of Mexico. *Experimental and Applied Acarology*, 74: 99-105.

https://doi.org/10.1007/s10493-017-0195-x

Dantas-Torres, F., T.F. Martins, S. Muñoz-Leal, V.C. Onofrio and D.M. Barros-Battesti. 2019. Ticks (Ixodida: Argasidae, Ixodidae) of Brazil: Updated species checklist and taxonomic keys. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 10, 101252.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.06.012

- Dzul-Rosado, K., G. Peniche-Lara, R. Tello-Martín, J. Zavala-Velázquez, R. de Campos Pacheco, M.B. Labruna, E.C. Sánchez and J. Zavala-Castro. 2013. *Rickettsia rickettsii* isolation from naturally infected *Amblyomma parvum* ticks by centrifugation in a 24-well culture plate technique. *Open Veterinary Journal*, 3(2): 101-105.
- Espinoza-Gómez, F., O. Newton-Sánchez, G. Flores-Cazares, M. De la Cruz-Ruiz, V. Melnikov, J. Austria-Tajeda and F. Rojas-Larios. 2011. Tick paralysis caused by *Amblyomma maculatum* on the Mexican Pacific Coast. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 11(7): 945-946. https://doi.org/10.1089/vbz.2010.0154
- Estébanes-González, M.L. and F.A. Cervantes. 2005. Mites and ticks associated with some small mammals in Mexico. *International Journal of Acarology*, 31(1): 23-37. https://doi.org/10.1080/01647950508684413
- Feria-Arroyo, T.P., I. Castro-Arellano, G. Gordillo-Pérez, A.L. Cavazos, M. Vargas-Sandoval, A. Grover, J. Torres, R.F. Medina, A.A.P. de León and M.D. Esteve-Gassent. 2014. Implications of climate change on the dis-

tribution of the tick vector *Ixodes scapularis* and risk for Lyme disease in the Texas-Mexico transboundary region. *Parasites & Vectors*, 7, 199.

https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-199

- García-Rejón, J.E., J.C. Tzuc-Dzul, R. Cetina-Trejo, M.I. Madera-Navarrete, N. Cigarroa-Toledo, J.I. Chan-Perez, A. Ortega-Pacheco, O. Torres-Chable, J.E. Pietri and C.M. Baak-Baak. 2021. Identification of parasitic arthropods collected from domestic and wild animals in Yucatan, Mexico. *Annals of Parasitology*, 67(4): 647-658
- González-Martín del Campo, F., D.A. Navarrete-Gutiérrez, P.L. Enríquez, M.G. González-Gordillo and S. Cabrera-Romo. 2018. Ticks of wild birds at sites with different land uses at Campeche, Mexico. Southwestern Entomologist. 43(3): 677-681.

https://doi.org/10.3958/059.043.0313

- Graham, O.H., W.J. Gladney y L.G. Beltrán. 1975. Comparación de la distribución e importancia económica de *Amblyomma maculata* (sic!) Koch (Acarina: Ixodidae) en México y los Estados Unidos. Folia Entomológica Mexicana. 33, 66-67.
- Guglielmone, A.A., S. Nava and M. M. Díaz. 2011. Relationships of South American marsupials (Didelphimorphia, Microbiotheria and Paucituberculata) and hard ticks (Acari: Ixodidae) with distribution of four species of *Ixodes. Zootaxa*, 3086, 1-30.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.3086.1.1

- Guglielmone, A.A., S. Nava and R.G. Robbins. 2023. Geographic distribution of the hard ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae) of the world by countries and territories. *Zootaxa*, 5251(1): 1-274.
- Guzmán-Cornejo, C. and R.G. Robbins. 2010. The genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) in Mexico: adult identification keys, diagnoses, hosts, and distribution. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(2): 289-298.
- Guzmán-Cornejo, C., R.G. Robbins and T.M. Pérez. 2007. The *Ixodes* (Acari: Ixodidae) of Mexico: parasite-host and host-parasite checklists. *Zootaxa*, 1553, 47-58. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1553.1.2
- Guzmán-Cornejo, C. and R.G. Robbins. 2010. The genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) in Mexico: adult identification keys, diagnoses, hosts, and distribution. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81, 289-298.
- Guzmán-Cornejo, C., R.G. Robbins, A.A. Guglielmone, G. Montiel-Parra and T.M. Pérez. 2011. The *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) of Mexico: identification keys, distribution and hosts. *Zootaxa*, 2998, 16-38. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2998.1.2
- Guzmán-Cornejo, C., L. García-Prieto, R. Acosta-Gutiérrez, J. Falcón-Ordaz y L. León-Paniagua. 2012. Metazoarios parásitos de *Tlacuatzin canescens* y *Marmosa mexicana* (Mammalia: Didelphimorphia) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2), 557-561. https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.2.951
- Guzmán-Cornejo, C., R.G. Robbins, A.A. Guglielmo-

- ne, G. Montiel-Parra, G. Rivas and T.M. Pérez. 2016. The *Dermacentor* (Acari, Ixodida, Ixodidae) of Mexico: hosts, geographical distribution and new records. *ZooKeys*, 569, 1-22.
- Guzmán-Cornejo, C., A. Herrera-Mares, A. Ugalde-Medina, A.M. López-Pérez, L. Del Castillo-Martínez, R. Acosta-Gutiérrez, M. Cabrera-Garrido and J.B. Morales-Malacara. 2020. Arthropods associated with mammals. Their importance as part of the richness in a Biosphere Reserve in Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 57(3): 780-787.

https://doi.org/10.1093/jme/tjz237

Guzmán-Cornejo, C., A. Rebollo-Hernández, A. Herrera-Mares, S. Muñoz-Leal, L. Del Castillo-Martínez, A. López-Pérez, M. Cabrera-Garrido and A. Oceguera-Figueroa. 2022. *Rickettsia* spp. in ticks from a tropical dry forest reserve on Mexico's Pacific Coast. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 13(3): 101911.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.101911

- Gordillo-Pérez, G., M. Vargas, F. Solórzano-Santos, A. Rivera, O.J. Polaco, L. Alvarado, O. Muñoz and J. Torres. 2009. Demonstration of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto infection in ticks from the northeast of Mexico. *Clinical Microbiology and Infection*, 15(5): 496-498. https://doi.org/10.1111/j.1469-0691.2009.02776.x
- Hoffmann, A. y G. López-Campos. 2000. Biodiversidad de los ácaros en México. CONABIO-UNAM, México, Ciudad de México.
- Jones, E.K., C.M. Clifford, J.E. Keirans and G.M. Kohls. 1972. The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the Western Hemisphere. *Brigham Young University, Biological Se*ries, 17, 1-40.
- Lado, P., S. Nava, L. Mendoza-Uribe, A.G. Caceres, J. Delgado-de la Mora, J.D. Licona-Enriquez, D. Delgado-de la Mora, M.B. Labruna, L.A. Durden, M.E.J. Allerdice, C.D. Paddock, M.P.J. Szabó, J.M. Venzal, A.A. Guglielmone and L. Beati. 2018. The *Amblyomma maculatum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae) group of ticks: phenotypic plasticity or incipient speciation? *Parasites and Vectors*, 11, 1-22.

https://doi.org/10.1186/s13071-018-3186-9

Light, J., R.E. Eckerlin and L.A. Durden. 2019. Checklist of ectoparasites of Canidae and Felidae in Mexico. *Therya*, 10(2): 109-119.

https://doi.org/10.12933/therya-19-784

- Lopes, M.G., J.M. Junior, R.J. Foster, B.J. Harmsen, E. Sanchez, T.F. Martins, H. Quigley, A. Marcili and M.B. Labruna. 2016. Ticks and rickettsiae from wildlife in Belize, Central America. *Parasites & Vectors*, 9, 62. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1348-1
- López-Pérez, A.M., S. Sánchez-Montes, J. Foley, C. Guzmán-Cornejo, P. Colunga-Salas, E. Pascoe, I. Becker, J. Delgado de la Mora, J.D. Licona-Enriquez and G. Suzán. 2019. Molecular evidence of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto and *Rickettsia massiliae* in ticks collected

from a domestic-wild carnivore interface in Chihuahua, Mexico. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 10(5): 1118-1123

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.05.018

López-Pérez, A.M., S. Sánchez-Montes, B.A. Maya-Badillo, G. Orta-Pineda, S. Reveles-Félix, I. Becker, K. Bárcenas-Barreto, A. Torres-Monroy, R. Ojeda-Flores and J.I. Sánchez-Betancourt. 2022a. Molecular detection of *Rickettsia amblyommatis* and *Rickettsia parkeri* in ticks collected from wild pigs in Campeche, Mexico. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 13(1), 101844.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2021.101844

López-Pérez, A.M., O. López-Fernández, L. Backus, S. Somerville, H. Zarza, I. Cassaigne, A. De la Torre, R. Nuñez-Pérez, G. Ceballos, C. Guzmán-Cornejo, S. Ringenbach-Valdez, M.A. Del Rio, S. Sánchez-Montes, D. Canek-Anguiano and J. Foley. 2022b. Spatial distribution patterns of tick community structure in sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) from three ecoregions in Mexico. *Medical and Veterinary Entomology*, 36(3): 371-380. https://doi.org/10.1111/mve.12575

Luz, H.R., B.B. Bezerra, W. Flausino, A. Marcili, S. Muñoz-Leal and J.L.H. Faccini. 2018. First record of *Ornithodoros faccinii* (Acari: Argasidae) on toads of genus *Rhinella* (Anura: Bufonidae) in Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 27(3): 390-395. https://doi.org/10.1590/S1984-296120180032

- Marín, B.E. y A. Hoffmann. 2002. Un caso probable de parálisis por garrapatas en la Sierra Sur de Oaxaca en la Finca El Sinaí. (pp. 64-66). In: Romero N., J., E.G. Estrada V. y A. Equihua M (Eds.). *Entomología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Entomología, Ciudad de México
- Montiel-Parra, G., H. Fuentes-Moreno y M. Vargas. 2007. Primer registro de *Ixodes cookei* (Acari: Ixodidae) para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 206-206.

http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2007.001.389

Muñoz-García, C.I., C. Guzmán-Cornejo, E. Rendón Franco, C. Villanueva-García, S. Sánchez-Montes, R. Acosta-Gutiérrez, E. Romero-Callejas, H. Díaz-López, C. Martínez-Carrasco and E. Berriatua. 2019. Epidemiological study of ticks collected from the northern tamandua (*Tamandua mexicana*) and a literature review of ticks of Myrmecophagidae anteaters. *Ticks and tick-borne diseases* 10: 1146-1156.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.06.005

Nava, S., L. Beati, J. Dunlop and A.A. Guglielmone. 2014a. Reestablishment of *Amblyomma tenellum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 5(6): 620-623.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2014.04.012

Nava, S., L. Beati, M.B. Labruna, A.C. Cáceres, A.J. Mangold and A.A. Guglielmone. 2014b. Reassessment of the taxonomic status of *Amblyomma cajennense* (Fabri-

cius, 1787) with the description of three new species, *Amblyomma tonelliae* n. sp., *Amblyomma interandinum* n. sp. and *Amblyomma patinoi* n. sp., and reinstatement of *Amblyomma mixtum* Koch, 1844, and *Amblyomma sculptum* Berlese, 1888 (Ixodida: Ixodidae). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 5(3): 252-276.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2013.11.004

- Nava, S., J.M. Venzal, D. Gónzalez-Acuña, T.F. Martins and A.A. Guglielmone. 2017. Ticks of the Southern Cone of America: Diagnosis, distribution and hosts with taxonomy, ecology and sanitary importance. Academic Press-ElSevier, London.
- Neumann, L.G. 1901. Revision de la Famille des Ixodidés (4e mémoire). *Mémoires de la Société Zoologique de France*, 14, 249–372.
- Nuttall, G.H.F. and C. Warburton. 1911. *Ticks: a monograph of the Ixodoidea, Part II. Ixodidae*. Cambridge University Press, Londres.
- Ojeda-Chi, M.M., R.I. Rodríguez-Vivas, M.D. Esteve-Gasent, A.A. Pérez de León, J.J. Modarelli and S.L. Villegas-Pérez. 2019a. Ticks infesting dogs in rural communities of Yucatan, Mexico and molecular diagnosis of rickettsial infection. *Transboundary and emerging diseases*, 66(1), 102-110.

https://doi.org/10.1111/tbed.12990

Ojeda-Chi, M.M., R.I. Rodríguez-Vivas, M.D. Esteve-Gasent, A.P. de León, J.J. Modarelli and S. Villegas-Pérez, S. 2019b. Molecular detection of rickettsial tick-borne agents in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus yucatanensis*), mazama deer (*Mazama temama*), and the ticks they host in Yucatan, Mexico. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 10(2): 365-370.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2018.11.018

- Onofrio, V.C., M.B. Labruna, A. Pinter, F.G. Giacomin e D.M. Barros-Battesti. 2006. Comentários e chaves para as espécies do gênero *Amblyomma*. (pp. 53-113). In: Barros-Battesti, D.M., M. Arzua e G.H. Bechara (Eds.). Carrapatos de importância médico-veterinária da Região Neotropical. Um guia ilustrado para identificação de espécies. Vox/ICTTD-3, São Paulo.
- Rivas, G. y C. Guzmán-Cornejo. 2016. Ácaros zooparásitos de la Sierra Madre del Sur. (pp. 325-333). In: Luna-Vega, I., D. Espinosa y R. Contreras-Medina (Eds.) Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Rodríguez-Vivas, R.I., M.M. Ojeda-Chi, J.A. Rosado-Aguilar, I.C. Trinidad-Martínez, J.F.J. Torres-Acosta, V. Ticante-Perez, J.M. Castro-Marín, C.A. Tapia-Moo and G. Vázquez-Gómez. 2013. Red deer (*Cervus elaphus*) as a host for the cattle tick *Rhipicephalus microplus* (Acari: Ixodidae) in Yucatan, Mexico. *Experimental and Applied Acarology*, 60, 543-552.

https://doi.org/10.1007/s10493-013-9672-z

Rodríguez-Vivas, R.I., D.A. Apanaskevich, M.M. Ojeda-Chi, I. Trinidad-Martínez, E. Reyes-Novelo, M.D. Esteve-Gassent and A.P. de León. 2016. Ticks collected

- from humans, domestic animals, and wildlife in Yucatan, Mexico. *Veterinary Parasitology*, 215, 106-113. https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.11.010
- Polsomboom, S., D.F. Hoel, J.R. Murphy, Y.M. Linton, M. Motoki, R.G. Robbins, K. Bautista, I. Bricen O., N.L. Achee, J.P. Grieco, W.M. Ching and C.C. Chao. 2017. Molecular detection and identification of *Rickettsia* species in ticks (Acari: Ixodidae) collected from Belize, Central America. *Journal of Medical Entomology*, 54(6): 1718-1726.

https://doi.org/10.1093/jme/tjx141

Sánchez-Montes, S., S. Blum-Domínguez, Y.N. Lozano-Sardaneta, H.M. Zazueta-Islas, M. Solís-Cortés, O. Ovando-Márquez, P. Colunga-Salas, P. Tamay-Segovia, I. Becker, E. Fernández-Figueroa and C. Rangel-Escareño. 2021a. Molecular detection of *Rickettsia* sp. cf. *Rickettsia monacensis* in *Ixodes* sp. cf. *Ixodes affinis* collected from white-tailed deer in Campeche, Mexico. *Parasitology Research*, 120, 1891-1895.

https://doi.org/10.1007/s00436-021-07128-5

Sánchez-Montes, S., V. Santoyo-Colín, A. Zapata-Marín, A.M. López-Pérez, G. Gil-Alarcón, P. Arenas, H.M. Zazueta-Islas, M. Solís-Cortés, B. Salceda-Sánchez, P. Colunga-Salas, I. Becker and F. Gual-Sill. 2021b. Rediscovering an old friend: the case of *Ixodes dampfi* in a protected natural reserve in central Mexico. *Parasitolo-gy Research*, 120(11): 3899-3904.

https://doi.org/10.1007/s00436-021-07318-1

Sánchez-Montes, S., A.B. Isaak-Delgado, C. Guzmán-Cornejo, E. Rendón-Franco, C.I. Muñoz-García, S. Bermúdez, J. Morales-Díaz, A. Cruz-Romero, D. Romero-Salas, K. Dzul-Rosado, C. Lugo-Caballero, P. Colunga-Salas and I. Becker. 2019. *Rickettsia* species in ticks that parasitize amphibians and reptiles: Novel report from Mexico and review of the worldwide record. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 10(5): 987-994.

https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.04.013

Saracho-Botero, M.N., J.M. Venzal, E.L. Tarragona, C.S. Thompson, A.J. Mangold, L. Beati, A.A. Guglielmone and S. Nava. 2020. The *Ixodes ricinus* complex (Acari: Ixodidae) in the Southern Cone of America: *Ixodes pararicinus*, *Ixodes aragaoi*, and *Ixodes* sp. cf. *I. affinis*. *Parasitology Research*, 119(1): 43-54.

https://doi.org/10.1007/s00436-019-06470-z

- Solís-Hernández, A., Rodríguez-Vivas, R.I., Esteve-Gasent, M.D. and Villegas-Pérez, S.L. 2018. Detección de *Borrelia burgdorferi* sensu lato en perros y sus garrapatas en comunidades rurales de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(1): 428-437.
- Ulloa-García, A., K. Dzul-Rosado, S.E. Bermúdez-Castillero, N. López-López y J.A. Torres-Monzón. 2020. Detección de *Rickettsia typhi* en *Rhipicephalus sanguineus* s.l. y *Amblyomma mixtum* en el sur de México. *Salud Pública de México*, 62(4): 358-363.

https://doi.org/10.21149/10160

Sosa-Gutiérrez, C.G., M. Vargas-Sandoval, J. Torres and G. Gordillo-Pérez. 2016. Tick-borne rickettsial pathogens in questing ticks, removed from humans and animals in Mexico. *Journal of Veterinary Science*, 17(3), 353-360.

Recibido: 29 de abril 2023 Aceptado: 2 de junio 2023 Vargas, L. 1955. Relación del papel patógeno de las garrapatas y lista de las especies mexicanas. *Gaceta Médica de México*, 85, 489-502.

Woodham, C.B., A. González Origel, A. López León and R.G. Morales. 1983. Progress in the eradication of *Boophilus* ticks in Mexico 1960-80. World Animal Review, 48, 18-24.

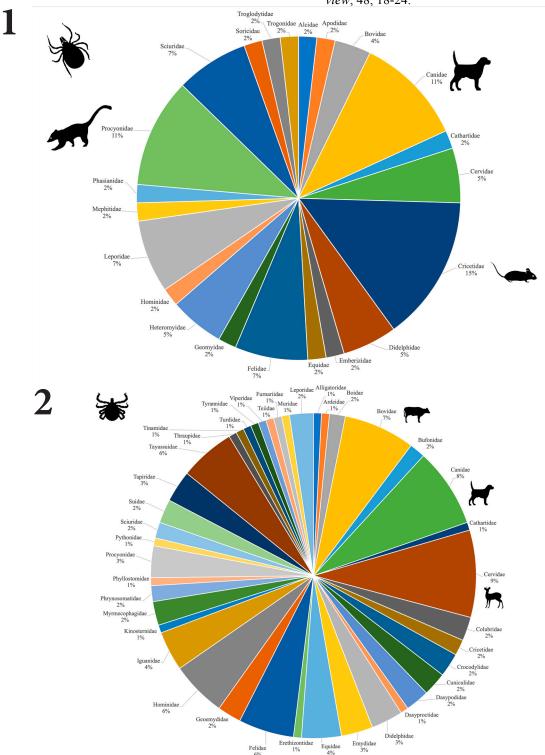


Figura 1. Porcentaje de las familias de huéspedes parasitadas por las especies del género *Ixodes* en México. Figura 2. Porcentaje de las familias de huéspedes parasitadas por las especies del género *Amblyomma* en México.

Cuadro 1. Listado de las especies de garrapatas de los géneros *Ixodes* y *Amblyomma* distribuidos en México, con la adición de *Robertsicus elaphensis* a la fauna acarológica del país.

Género/Especies	Distribución	Huéspedes a nivel de Familia de acuerdo con Guzmán-Cornejo et al. (2007, 2010) para <i>Ixodes</i> y Guzmán-Cornejo et al. (2011) para <i>Amblyomma</i> .		
		Nuevos registros de familias, especies.		
Ixodes				
1-Ixodes affinis Neumann, 1899	Neo	MAMMALIA: Bovidae, Cervidae, Procyonidae.		
		MAMMALIA: Canidae, Canis lupus familiaris (NR) (Ojeda-Chi et al. 2019a); C. lupus familiaris (NR) (Solís-Hernández et al. 2018). Cervidae, Mazama temama (A), Odocoileus virginianus yucatanensis (A) (Ojeda-Chi et al. 2019b). Felidae, Puma concolor (H, M), Panthera onca (H, M) (López-Pérez et al. 2022b).		
		Ixodes ca. affinis		
		AVES: Cathartidae, Coragyps atratus (H) (Rodríguez-Vivas et al. 2016). MAMMALIA: Canidae, Canis lupus familiaris (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016). Cervidae, Odocoileus virginianus (H) (Rodríguez-Vivas et al. 2016); O. virginianus (H, M) (Sánchez-Montes et al. 2021a. Equidae, Equus caballus (H) (Rodríguez-Vivas et al. 2016). Felidae, Felis silvestris catus (F) (Rodríguez-Vivas et al. 2016). Procyonidae, Nasua narica (H, M).		
2-Ixodes angustus Neumann, 1899	Nea	MAMMALIA: Cricetidae.		
3-Ixodes bequaerti Cooley y Kohls, 1945	Neo	AVES: Trogonidae.		
4-Ixodes boliviensis Neumann, 1904	Neo	AVES: Phasianidae. MAMMALIA: Canidae, Cervid Felidae, Procyonidae, Sciuridae, Hominidae.		
5-Ixodes brunneus Koch, 1844	Neo	NR		
6-Ixodes conepati Cooley y Kohls, 1943	Nea	NR		
7-Ixodes cookei Packard, 1869	Neo, Nea	MAMMALIA: Canidae, Cricetidae, Procyonidae.		
8-Ixodes cuernavacensis Kohls y Clifford, 1966	Neo	AVES: Apodidae.		
9-Ixodes dampfi Cooley, 1943	Neo	MAMMALIA: Geomyidae.		
		MAMMALIA: Cricetidae, <i>Peromyscus gratus</i> (H); Didelphidae, <i>Didelphis virginianus</i> (H); Procyonidae , <i>Bassariscus astutus</i> (H) (Sánchez-Montes <i>et al.</i> 2021b).		
10-Ixodes dentatus Marx, 1899	Nea	MAMMALIA: Leporidae.		
11-Ixodes eadsi Kohls y Clifford, 1964	Neo	MAMMALIA: Heteromyidae.		
12-Ixodes guatemalensis Kohls, 1956	Nea	MAMMALIA: Sciuridae.		
13-Ixodes hearlei Gregson, 1941	Nea	MAMMALIA: Mephitidae, <i>Mephitis macroura</i> (H), <i>Mephitis mephitis</i> (H, N) (López-Pérez et al. 2019).		
14-Ixodes kingi Bishopp, 1911	Nea	MAMMALIA: Canidae, <i>Vulpes macrotis</i> (H) (López-Pérez et al. 2019).		
15-Ixodes luciae Sénevet, 1940	Neo	MAMMALIA: Didelphidae.		
		MAMMALIA: Cricetidae, Oryzomys sp. (N), Nyctomys sumichrasti (N); Didelphidae, Marmosa mexicana (N), Tlacuatzin canescens (N) (Guzmán-Cornejo et al. 2012)		

16-Ixodes mexicanus Cooley y Kohls, 1942	Neo	AVES: Emberizidae, Troglodytidae.		
17-Ixodes murreleti Cooley y Kohls, 1945	Nea	AVES: Alcidae.		
18-Ixodes pacificus Cooley y Kohls, 1943	Nea	NR		
19-Ixodes rubidus Neumann, 1901	Neo	MAMMALIA: Canidae, Procyonidae.		
20-Ixodes scapularis Say, 1821	Nea, Neo	MAMMALIA: Bovidae, Canidae.		
		MAMMALIA: Felidae, <i>Panthera onca</i> (NR) (Almazán et al. 2013; Feria-Arroyo et al. 2014). Heteromyidae, <i>Liomys pictus</i> (NR), (Feria-Arroyo et al. 2014). Leporidae, <i>Sylvilagus floridanus</i> (N, A) (Gordillo-Pérez et al. 2009), <i>S. floridanus</i> (NR) (Feria-Arroyo et al. 2014)		
21-Ixodes sinaloa Kohls y Clifford, 1966	Neo	MAMMALIA: Cricetidae, Heteromyidae.		
		MAMMALIA: Didelphidae, <i>Tlacuatzin canescens</i> (N) (Guzmán-Cornejo et al. 2012)		
22-Ixodes spinipalpis Hadwen y Nuttall,	Neo	MAMMALIA: Cricetidae, Sciuridae, Leporidae.		
1911		MAMMALIA: Felidae, <i>Puma concolor</i> (H), <i>Panthera onca</i> (H) (López-Pérez et al. 2022b).		
23-Ixodes soricis Gregson, 1942	Nea	MAMMALIA: Soricidae, <i>Sorex monticolus</i> (N) (Acosta et al. 2020).		
24-Ixodes tamaulipas Kohls y Clifford, 1966	Nea	MAMMALIA: Sciuridae.		
26-Ixodes tancitarius Cooley y Kohls, 1942	Neo	MAMMALIA: Cricetidae.		
26-Ixodes texanus Banks, 1909	Nea, Neo	MAMMALIA: Procyonidae.		
27-Ixodes tovari Cooley, 1945	Nea	MAMMALIA: Leporidae.		
28-Ixodes woodi Bishopp, 1911	Nea, Neo	MAMMALIA: Cricetidae.		
Amblyomma				
1-Amblyomma americanum (Linnaeus, 1758)	Nea, Neo	AVES: Tinamidae. MAMMALIA: Bovidae, Tayassuidae, Canidae.		
		MAMMALIA: Bovidae, <i>Ovis aries</i> (M); Equidae, <i>Equus caballus</i> (N, H, M), Cervidae, <i>Mazama pandora</i> (H) (García-Rejón et al. 2021).		
2-Amblyomma auricularium (Conil, 1878)	Nea, Neo	REPTILIA: Iguanidae. MAMMALIA: Dasypodidae.		
		MAMMALIA: Canidae, Canis lupus familiaris (M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016); (NR) (Solís-Hernández et al. 2018). Cuniculidae (N) (Arana-Guardia et al. 2015). Felidae, Leopardus pardalis (NR) (Light et al. 2019). Myrmecophagidae, Tamandua mexicana (M) (Muñoz-García et al. 2019)		

3-Amblyomma mixtum Koch, 1844 (=Amblyomma cajennense)	Nea, Neo	AVES: Ardeidae. Reptilia: Iguanidae. MAM-MALIA: Bovidae, Cervidae, Equidae, Suidae, Dasypodidae, Canidae, Phyllostomidae, Didelphidae, Tapiridae, Sciuridae, Hominidae. REPTILIA: Crocodylidae, Crocodylus acutus (H); Emydidae, Terrapene carolina yucatana (H) (Rodriguez-Vivas et al. 2016). Colubridae, Pantherophis sp. (A) (Castillo-Martínez et al. 2020) [erróneamente citado como Phanterophis sp.]. Iguanidae, Iguana iguana (H) (Sánchez-Montes et al. 2019).		
		MAMMALIA: Bovidae, Capra hircus (M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016); Bubalus bubalis (H, M) (Aguilar-Domíngez et al. 2018); Ovis aries orientalis (H, M, N) (Coronel-Benedett et al. 2018). Cervidae, Cervus elaphus (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2013; 2016); Mazama temama (A), O. virginianus yucatanensis (A) (Ojeda-Chi et al. 2019b); Odocoileus virginianus (H, M) (Sánchez-Montes et al. 2021a). Didelphidae, Didelphis virginianus (L, N) (Guzmán-Cornejo et al. 2022), Didelphis sp. (A) (Castillo-Martínez et al. 2020. Felidae, Leopardus pardalis (L) (Guzmán-Cornejo et al. 2022); Felis silvestris catus (H, M) (Ulloa-García et al. 2020; Castillo-Martínez et al. 2020). Myrmecophagidae, Tamandua mexicana (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016); T. mexicana (M, N, L) (Muñoz-García et al. 2019). Procyonidae, Nasua narica (L, N, H) (Guzmán-Cornejo et al. 2022)		
4-Amblyomma calcaratum Neumann, 1899	Neo	MAMMALIA: Myrmecophagidae.		
5-Amblyomma coelebs Neumann, 1899	Nea, Neo	MAMMALIA: Bovidae, Cervidae, Tayassuidae, Tapiridae, Hominidae.		
6-Amblyomma dissimile Koch, 1844	Nea, Neo	AMPHIBIA: Bufonidae. REPTILIA: Boidae, Pythonidae, Colubridae, Viperidae, Iguanidae, Phrynosomatidae, Emydidae, Geoemydidae, Kinosternidae. MAMMALIA: Bovidae, Tayassuidae, Hominidae.		
		REPTILIA: Crocodylidae, <i>Crocodylus moreletii</i> (H); <i>Crocodylus acutus</i> (H) (Charruau et al. 2016). Alligatoridae , <i>Caiman crocodilus chiapasius</i> (M) (Charruau et al. 2016).		
7-Amblyomma humerale Koch, 1844	-	NR		
8-Amblyomma inornatum (Banks, 1909)	Nea, Neo	MAMMALIA: Bovidae, Tayassuidae, Canidae, Leporidae, Cricetidae, Hominidae.		
		MAMMALIA: Canidae, Urocyon cinereoargenteus (N, H); Cervidae, Odocoileus virginianus (N, H), Mazama temama (N); Cuniculidae, Cuniculus paca (N); Dasyproctidae, Dasyprocta punctata (N); Felidae, Panthera onca (N) (Arana-Guardia et al. 2015); Puma concolor (H) (López-Pérez et al. 2022b).		
9-Amblyomma longirostre (Koch, 1844)	Neo	AVES: Tyrannidae, Thraupidae. MAMMALIA: Erethizontidae.		

10-Amblyomma maculatum Koch, 1844	Nea, Neo	REPTILIA: Teiidae. MAMMALIA: Bovidae, Cervidae, Equidae, Canidae.		
		MAMMALIA: Bovidae, <i>Ovis aries</i> (H) (García-Rejón et al. 2021). Cuniculidae, <i>Cuniculus paca</i> (N) (Arana-Guardia et al. 2015). Hominidae, <i>Homo sapiens</i> (H) (Espinoza-Gómez et al. 2011). Suidae, <i>Sus scrofa</i> (H, M) (López-Pérez et al. 2022a).		
11-Amblyomma multipunctum Neumann, 1899	-	NR		
12-Amblyomma nodosum Neumann, 1899	Neo	MAMMALIA: Myrmecophagidae.		
		MAMMALIA: Myrmecophagidae, <i>Tamandua mexicana</i> (H, M) (Muñoz-García et al. 2019)		
13-Amblyomma oblongoguttatum Koch,	Nea, Neo	MAMMALIA: Cervidae, Tayassuidae.		
1844		MAMMALIA: Canidae, Canis lupus familiaris (NR) (Ojeda-Chi et al., 2018); <i>C. lupus familiaris</i> (NR) (Light et al. 2019).		
		Amblyomma cf. oblongoguttatum		
		MAMMALIA: Cervidae, Mazama temama (A), Odocoileus virginianus yucatanensis (A) (Ojeda-Chi et al. 2019b). Didelphidae, Didelphis virginianus (NR); D. virginianus (L) (Guzmán-Cornejo et al. 2020; 2022), Felidae, Leopardus pardalis (NR) (Guzmán-Cornejo et al. 2020). Procyonidae, Nasua narica (N, M), Procyon lotor (N) (Guzmán-Cornejo et al. 2022).		
14-Amblyomma ovale Koch, 1844	Nea, Neo	MAMMALIA: Bovidae, Cervidae, Equidae, Canidae, Procyonidae, Tapiridae, Felidae, Hominidae.		
		MAMMALIA: Cervidae, Odocoileus virginianus (H, M) (Sánchez-Montes et al. 2021a). Didelphidae, Didelphis virginianus (NR) (Guzmán-Cornejo et al. 2020); D. virginianus (N) (Guzmán-Cornejo et al. 2022). Felidae, Panthera onca (H, M) (Arana-Guardia et al. 2015; López-Pérez et al. 2022b); Puma concolor (H, M) (López-Pérez et al. 2022b). Procyonidae, Procyon lotor (H, M) (Guzmán-Cornejo et al. 2022). Suidae, Sus scrofa (M) (López-Pérez et al. 2022a).		
15-Amblyomma pacae Aragão, 1911	Neo	MAMMALIA: Tapiridae.		
		AVES: Furnariidae, Sittasomus griseicapillus (A) (González-Martín del Campo et al. 2018)		

16-Amblyomma parvum Aragão, 1908	Neo	MAMMALIA: Equidae, Dasypodidae, Felidae, Didelphidae.
		AVES: Cathartidae, <i>Coragyps atratus</i> (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016).
		MAMMALIA: Canidae, Canis lupus familiaris (H) (Dzul-Rosado et al. 2013); Canis lupus familiaris (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016); C. lupus familiaris (NR) (Ojeda-Chi et al. 2018); C. lupus familiaris (L, N) (García-Rejón et al. 2021). Cervidae, Mazama temama (A), Odocoileus virginianus yucatanensis (A) (Ojeda-Chi et al. 2019b); O. virginianus (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016). Cricetidae, Oryzomys couesi (NR), Didelphidae, Didephis virginianus (NR) (Guzmán-Cornejo et al. 2020); D. virginianus (N, H) (Guzmán-Cornejo et al. 2022). Equidae, Equus caballus (H, M) (García-Rejón et al. 2021). Felidae, Felis silvestris catus (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016); Leopardus pardalis (NR) (Guzmán-Cornejo et al. 2022). Leporidae, Sylvilagus cunicularius (NR) (Guzmán-Cornejo et al. 2022). S. cunicularius (H) (Guzmán-Cornejo et al. 2022). Muridae, Mus musculus (N) (Rodríguez-Vivas et al. 2016). Procyonidae, Nasua narica (NR) (Guzmán-Cornejo et al. 2022); N. narica (N, H, M) (Guzmán-Cornejo et al. 2022); Procyon lotor (H, M) (Guzmán-Cornejo et al. 2022).
17-Amblyomma pecarium Dunn, 1933	Neo	MAMMALIA: Cervidae, Tayassuidae.
18-Amblyomma rotundatum Koch, 1844	Neo	AMPHIBIA: Bufonidae. REPTILIA: Colubridae, Iguanidae, Phrynosomatidae, Geoemydidae.
		REPTILIA: Crocodylidae, <i>Crocodylus acutus</i> (H); Emydidae, <i>Terrapene carolina mexicana</i> (M); Boidae, <i>Boa constrictor</i> (H, M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016)
19-Amblyomma sabanerae Stoll, 1894	Neo	REPTILIA: Emydidae, Geoemydidae.
		AVES: Turdidae, <i>Hylocichla mustelina</i> (N) (González-Martín del Campo et al. 2018). MAMMALIA: Canidae, <i>Canis lupus familiaris</i> (M) (Rodríguez-Vivas et al. 2016)
20-Amblyomma scutatum Neumann, 1899	Neo, Nea	REPTILIA: Iguanidae
21-Amblyomma tenellum Koch, 1844	Nea, Neo	MAMMALIA: Bovidae, Tayassuidae, Canidae, Sciuridae, Hominidae.
(=Amblyomma imitator)		,
		MAMMALIA: Bovidae, Ovis aries orientalis (H, M) (Coronel-Benedett et al. 2018) Cervidae, Odocoileus virginianus (M) (Arana-Guardia et al. 2015). Felidae, Puma concolor (H, M) (López-Pérez et al. 2022b), Panthera onca (H) (Arana-Guardia et al. 2015); (H, M) (López-Pérez et al. 2022b). Leporidae, Silvilagus spp. (NR) (Sosa-Gutiérrez et al. 2016).
22-Amblyomma tigrinum Koch, 1844	-	NR
23-Amblyomma triste Koch, 1844	Nea	MAMMALIA: Bovidae, Cervidae.
24-Amblyomma tuberculatum Marx, 1894	Neo	NR

25-Amblyomma varium Koch, 1844	-	NR	
Robertsicus			
1-Robertsicus elaphensis (Price, 1959)	Nea	REPTILIA: Colubridae	
(=Amblyomma elaphensis)			

L= Larva, N=Ninfa, H= Hembra, M= Macho, A= Adulto, NR= No Registrado

Luchando contra los déficits Linneano y Wallaceano en el avance del conocimiento de la diversidad de los escarabajos del estiércol: el caso de los géneros *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae)

Overcoming the Linnean and Wallacean shortfalls in the progress of the knowledge of the diversity of dung beetles: the case of the genera *Onthophagus* Latreille, 1802 and *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae)

Victor Moctezuma

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México abadonj-vpm@hotmail.com

ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4532-0302

RESUMEN

Se presenta una introducción acerca de la importancia de los insectos (particularmente los escarabajos del estiércol), y del origen e importancia de dos limitaciones mayores para los estudios de biodiversidad: los déficits Linneano y Wallaceano. Posteriormente, se sintetizan los avances en el conocimiento taxonómico y geográfico más recientes sobre los géneros *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Phanaeus* MacLeay, 1819; presentando también ideas inéditas sobre los vacíos actuales de conocimiento de la taxonomía y distribución de estos géneros, como una referencia para estudios futuros.

Palabras clave: Scarabaeinae, Onthophagini, Phanaeini, Zona de Transición Mexicana, Paleoamericano, Neotropical, cibertaxonomía.

ABSTRACT

An introduction is presented on the importance of insects (particularly dung beetles), and the origin and importance of two major limitations for the studies on diversity: the Linnaean and Wallacean shortfalls. Afterwards, the most recent progress in the taxonomic and geographic knowledge of the genera *Onthophagus* Latreille, 1802 and *Phanaeus* MacLeay, 1819 are synthesized; and some unpublished ideas on the current lack of knowledge on the taxonomy and distribution of the genera are presented as a reference for future studies.

Key words: Scarabaeinae, Onthophagini, Phanaeini, Mexican Transition Zone, Paleoamerican, Neotropical, cybertaxonomy.

El mundo atraviesa una crisis a causa de la pérdida de diversidad biológica, que a su vez es provocada por las actividades antropogénicas. Esta crisis no solamente está relacionada con un proceso de extinción masiva de especies, sino que también con la perdida de los ecosistemas del planeta (Cardinale et al. 2012). El impacto de las actividades humanas en el planeta es tan grande que ha provocado la designación de un nuevo periodo geológico, conocido como el Antropoceno (Steffen et al. 2011). En consecuencia, resulta apremiante el estudio de la diversidad biológica. Sin embargo, existen distintos déficits del conocimiento que representan un impedimento grave para los estudios de diversidad biológica. Estos déficits hacen referencia a los vacíos que existen dentro del dominio del conocimiento biológico actual, y han sido agrupados en siete categorías mayores (Hortal et al. 2015) y son resumidos en el siguiente párrafo.

El déficit Linneano se refiere a la falta del conocimiento de la taxonomía de las especies, y se origina principalmente en el hecho de que la mayoría de las especies del planeta permanecen sin ser descritas o catalogadas (Brown y Lomolino 1998; Hortal *et al.* 2015). El déficit Wallaceano

se relaciona con la carencia del conocimiento de la distribución de las especies, debido a que el conocimiento geográfico de la mayoría de las especies está incompleto o es inadecuado (Lomolino 2004; Hortal et al. 2015). El déficit Prestoniano implica la falta de datos sobre la abundancia y dinámica poblacional de las especies, debido a que este tipo de información suele ser escasa (Cardoso et al. 2011; Hortal et al. 2015). El déficit Darwiniano es consecuencia de la ignorancia de las relaciones y patrones evolutivos de las especies, así como del árbol de la vida (Diniz-Filho et al. 2013; Hortal et al. 2015). El déficit Hutchinsoniano tiene relación con el desconocimiento de las respuestas y tolerancias de las especies a las condiciones abióticas (Cardoso et al. 2011; Hortal et al. 2015). El déficit Raunkiaerano se refiere al desconocimiento de los rasgos funcionales y funciones ecológicas de las especies (Hortal et al. 2015). Finalmente, el déficit Eltoniano implica el vacío del conocimiento de las interacciones ecológicas y los efectos de esas interacciones en la adecuación y supervivencia de los individuos (Hortal et al. 2015).

De los déficits anteriormente mencionados, el Linneano pareciera ser el más básico de todos, ya que corresponde con la taxonomía de las especies (tan sencillo como que ni si quiera se conocen los nombres de las especies en estudio), e implica que se desconoce el número total de especies del planeta, mientras que muchas especies se extinguen actualmente sin siquiera haber sido descritas (Engel et al. 2021). Por otra parte, el déficit Wallaceano también es básico dentro del entendimiento de la diversidad, ya que algunas de las regiones más diversas del mundo son remotas e inaccesibles, por lo que no se disponen de registros de distribución adecuados para las especies que habitan en ellos (Hortal et al. 2015).

Es aquí en donde radica la importancia de este manuscrito, ya que resume los resultados de aproximadamente una década de investigación para ayudar a reducir los déficits Linneano y Wallaceano en dos géneros de insectos: los escarabajos del estiércol *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Phanaeus* MacLeay, 1819.

Los déficits Linneano y Wallaceano en insectos

Cuando hablamos de diversidad biológica indudablemente debemos hacer referencia a los insectos. Los insectos son considerados como el grupo de organismos más rico en especies del mundo, pues en la actualidad tiene más de 1 millón de especies descritas, mientras que se estima que podrían existir de 5.5 millones (Eggleton 2020) a 30 millones (Erwin 1982) de especies en total. A pesar de que el estudio de los insectos se caracteriza por tener una larga tradición que remonta a siglos atrás (Komarek y Beutel 2006), se les considera como el grupo más difícil para su estudio taxonómico, debido en parte al elevado número de especies que permanecen sin describir (Eggleton 2020).

En consecuencia, resulta evidente que los insectos son un grupo especialmente vulnerable ante el déficit Linneano. Además, los insectos son considerados como un grupo pobremente muestreado en la mayoría de regiones del mundo, por lo que para la mayoría de sus grupos no es factible el describir adecuadamente sus patrones de distribución geográfica, siendo afectados también por el déficit Wallaceano (Hortal *et al.* 2015; Rocha-Ortega *et al.* 2021).

Los escarabajos del estiércol como grupo modelo de insectos para estudios de biodiversidad

Un grupo modelo que destaca dentro de los insectos por su gran utilidad para los estudios de diversidad biológica son los escarabajos del estiércol. Los escarabajos del estiércol son un gremio de coleópteros que se caracteriza por utilizar el estiércol como recurso alimenticio. Por lo general, se considera como escarabajos del estiércol a los integrantes de la subfamilia Scarabaeinae, aunque distintos autores pueden incluir ocasionalmente a grupos como las subfamilias Aphodiinae y Geotrupinae (Halffter y Matthews 1966; Hanski y Cambefort 1991; Scholtz *et al.* 2009). El estudio biológico de los escarabajos del estiércol aumentó ostensiblemente a raíz de la publicación de la obra clásica titulada "The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)" publicado por Halffter

y Matthews (1966), la obra más citada y referente obligado dentro de su campo de estudio.

Entre las razones por las que los escarabajos del estiércol son considerados como un grupo modelo adecuado se consideran: su historia natural está bien conocida, pueden ser colectados fácilmente con métodos estandarizados que son muy efectivos en términos de costo-beneficio, responden rápidamente a los efectos de la perturbación antropogénica, se encuentran correlacionados con otros taxones (como son los mamíferos terrestres), proveen servicios ecosistémicos clave (como la limpieza de suelo, bioturbación, reciclaje de nutrientes y fertilización, supresión y dispersión de parásitos) y se encuentran ampliamente diversificados (Halffter y Favila 1993; Favila y Halffter 1997; Spector 2006; Gardner *et al.* 2008; Nichols *et al.* 2008; Beynon *et al.* 2015; Iwasa *et al.* 2015).

Estudios previos sugerían que la taxonomía de los escarabajos del estiércol estaba relativamente bien estudiada, y que era estable y accesible (Halffter y Favila 1993; Favila y Halffter 1997; Spector 2006). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que este aspecto aún se encuentra lejos de ser alcanzado, particularmente en las regiones tropicales donde se concentra la mayor diversidad de especies. Como ejemplo se tiene al género Neotropical Deltochilum Eschscholtz, 1822. Este género se divide en ocho subgéneros distintos, pero recientemente ha iniciado la revisión en particular del subgénero Deltohyboma Lane, 1946. De forma preliminar, se considera que Deltohyboma incluye 47 especies descritas y al menos 165 especies nuevas sin describir (González-Alvarado y Vaz-de-Mello 2020). En consecuencia, es difícil considerar que la taxonomía de los escarabajos del estiércol está bien estudiada, cuando permanece sin describir un número tan grande de especies.

El caso del género Onthophagus

Este género se caracteriza por tener una distribución casi cosmopolita, estando ausente en la Antártida, y se integra por más de 2200 especies descritas, por lo que es uno de los géneros hiperdiversos del Mundo (Howden y Cartwright 1963; Hanski y Cambefort 1991; Breeschoten et al. 2016; Schoolmeesters 2021). Particularmente, el género Onthophagus en el continente americano se encuentra dividido en distintas categorías infragenéricas, jerárquicas y artificiales, como lo es el caso de los grupos de especies. Los grupos de especies de Onthophagus del Nuevo Mundo son los siguientes: Onthophagus chevrolati, O. clypeatus, O. dicranius, O. gazellinus, O. hircus, O. landolti y O. mexicanus (Halffter et al. 2019).

Al iniciar el estudio de los *Onthophagus*, los principales antecedentes que se pueden encontrar son el estudio clásico de la Biologia Centrali-Americana (Bates 1887), y la sinopsis sobre las especies del género en Sudamérica, que de forma llamativa incluye también a las especies de México y Centroamérica (Boucomont 1932). Ya en una etapa más reciente, se encuentran estudios sobre las especies de *Onthophagus* presentes en el continente americano al norte

de México (Howden y Cartwright 1963), la revisión monográfica del grupo de especies *O. chevrolati* (Zunino y Halffter 1988), la propuesta formal de los grupos actuales de *Onthophagus* (Zunino y Halffter 1997), el "Atlas de los escarabajos de México" (Morón 2003), y el catálogo de los Onthophagini de América (Pulido-Herrera y Zunino 2007), entre otros.

La línea de investigación sobre el género *Onthophagus* que se describe a continuación inicia con el estudio ecológico-biogeográfico de los escarabajos copronecrófagos de dos montañas de la región central de México. Estas montañas son de un tamaño relativamente pequeño (aproximadamente 3,000 m de elevación) en comparación con algunos de los mayores conos volcánicos de la región, como son La Malinche, El Cofre de Perote y El Pico de Orizaba (Moctezuma et al. 2016a). En un principio, no se tenían grandes expectativas ante el estudio de la fauna de dos formas topográficas tan pequeñas, pero se descubrió que su fauna se integraba por siete especies del género Onthophagus (Figura 1): O. aureofuscus Bates, 1887, O. chevrolati Harold, 1869, O. lecontei Harold, 1871, O. mexicanus Bates, 1887 (Moctezuma et al. 2016a); además de tres especies nuevas para la ciencia (Arriaga et al. 2016; Moctezuma et al. 2016b). De estas especies nuevas, dos pertenecían al grupo O. chevrolati (O. bolivari Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016 y O. clavijeroi Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016) y una al grupo O. lecontei (O. martinpierai Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016).

La siguiente aportación que será mencionada describió a O. orizabensis Moctezuma, Joaqui y Sánchez-Huerta, 2019 del volcán del Pico de Orizaba, en Veracruz, México (Joaqui et al. 2019), especie que se encuentra morfológicamente relacionada con O. clavijeroi. Adicionalmente, tres taxones fueron revisados y elevados al nivel de especie: O. canescens Zunino y Halffter, 1988, O. mycetorum Zunino y Halffter, 1988 y O. parafuscus Zunino y Halffter, 2005. Finalmente, O. navarretorum Delgado y Capistan, 1996 fue incluido dentro del complejo de especies O. fuscus, mientras que O. semiopacus Harold, 1869 fue excluido del mismo. Gracias a estos cambios taxonómicos, fue posible obtener un panorama más claro de la distribución geográfica de estas especies, que se encuentran putativamente relacionadas y distribuidas en distintos sistemas montañosos, pero principalmente en el Eje Neovolcánico Transversal (Figura 2).

Un par de meses después del estudio del complejo de especies *O. fuscus*, fue publicado otro trabajo sobre el grupo *O. chevrolati*, donde se revisó el estatus taxonómico de todas las subespecies que se incluían en el grupo (Halffter *et al.* 2019). Como consecuencia, *O. oaxacanus* Zunino y Halffter, 1988, *O. howdeni* Zunino y Halffter, 1988, *O. jaliscensis* Zunino y Halffter, 1988, *O. omiltemius* Bates, 1887 y *O. retusus* Harold, 1869 fueron reconocidas con el nivel de especie. Adicionalmente, se presentaron una serie de hipótesis biogeográfico-evolutivas para explicar los posibles orígenes del género *Onthophagus* en América, y los posibles proce-

sos que favorecieron la diversificación del grupo *O. chevro- lati* en las montañas de Norteamérica. Finalmente, también se incluyó el esquema taxonómico para la división supraespecífica del grupo *O. chevrolati*, junto con la lista completa de las especies conocidas en ese momento.

De forma completamente inesperada, el siguiente estudio trató sobre la descripción de una especie endémica del extremo sur de la península de Baja California del grupo O. chevrolati: O. bajacalifornianus Moctezuma y Halffter, 2019. Esta especie es muy rara en colecciones (en la actualidad solo se conocen 2 especímenes) y fue descubierta poco después de que se publicara el último estudio general de Halffter et al. (2019). La distribución geográfica de O. bajacalifornianus es desconcertante debido a que se encuentra aislada en los ecosistemas tropicales de Cabo San Lucas, Baja California Sur, México (Moctezuma y Halffter 2019a), mientras que numerosos estudios previos habían sugerido que las especies del grupo O. chevrolati eran casi exclusivas de las regiones de montaña (Zunino y Halffter 1988; Morón 2003; Halffter et al. 2019). Como posible explicación para la distribución geográfica de O. bajacalifornianus, se propuso que esta especie es un posible relicto Miocénico. Además, se determinó que O. bajacalifornianus no era la única especie del grupo O. chevrolati adaptada a ambientes tropicales que no son típicos de los sistemas de montaña, ya que O. subtropicus Howden y Cartwright, 1963 se ubica en la región costera del sur de Texas, en Estados Unidos (Moctezuma y Halffter 2019a).

Como una continuación del estudio general de Halffter et al. (2019) fue publicada una serie de tres trabajos distintos (Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2020c), enfocados particularmente en la taxonomía y morfología para redescribir a algunas de las subespecies que habían sido elevadas a nivel específico anteriormente, y para describir a algunas especies nuevas que habían sido recientemente encontradas, como consecuencia de la búsqueda y revisión de material atípico del grupo O. chevrolati. En consecuencia, O. chevrolati y O. retusus fueron redescritas y sus lectotipos fueron ilustrados. Además, fueron descritas cuatro especies endémicas de Oaxaca (O. ixtepecorum Moctezuma y Halffter, 2020, O. ixtlanensis Moctezuma y Halffter, 2020, O. mateui Moctezuma y Halffter, 2020 y O. sanpabloetlorum Moctezuma y Halffter, 2020;), dos de Jalisco (O. neofuscus Moctezuma y Halffter, 2020 y O. viridichevrolati Moctezuma y Halffter, 2020), una de Chiapas (O. sancristobalensis Moctezuma y Halffter, 2020), una de Durango (O. civitasorum Moctezuma y Halffter, 2020), una de Puebla (O. inecolorum Moctezuma y Halffter, 2020), y una más de San Luis Potosí (O. potosinus Moctezuma y Halffter, 2020) (Figuras 3-4). Finalmente, se determinó que O. ixtepecorum y O. inecolorum representan evidencia adicional que soporta la idea de que el grupo O. chevrolati también se ha diversificado hacia las regiones tropicales y subtropicales cercanas al nivel del mar (Figura 3), aunque en menor medida que sus numerosas contrapartes típicas de los ambientes templados de montaña (Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b).

Continuando con una línea de investigación sobre el género Onthophagus (Figura 5), se presentaron algunos descubrimientos relacionados principalmente con la región de Los Chimalapas, en Oaxaca, México (Moctezuma 2021a). Como primer resultado, fue publicada una especie nueva de esta región, O. chinantecus Moctezuma y Halffter, 2019 (Moctezuma y Halffter 2019b), que pertenece al grupo de especies O. dicranius (Figura 5). Este trabajo destaca particularmente porque la especie nueva fue descrita con base en dos especímenes hembra, por lo que fue necesaria la comparación de la genitalia femenina de la especie nueva y de las especies morfológicamente relacionadas, hecho relativamente inusual ya que generalmente la genitalia del macho es la que recibe un peso taxonómico importante para proponer especies nuevas. Adicionalmente, el estudio de O. chinantecus (Figura 5) y otros especímenes permitió encontrar un registro nuevo de O. petenensis Howden y Gill, 1993 para Guatemala.

Posteriormente, fueron descritas dos especies del grupo *O. clypeatus* (Moctezuma *et al.* 2020a): *O. istmenus* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2020 y *O. santamariensis* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2020 (Figura 5). Cabe destacar que algunos de los paratipos de *O. istmenus* correspondían a colectas de la década de los cincuentas, y que desde entonces habían permanecido incorrectamente determinados como especímenes de *O. belorhinus* Bates, 1887 (Pereira y Halffter 1961).

Además, al comparar especímenes de *O. guatemalensis* Bates, 1887 de la región de Los Chimalapas (Figura 5) con material de otras regiones de México, fue posible descubrir otra especie nueva de Jalisco en un estudio sobre el grupo *O. mexicanus: O. pseudoguatemalensis* Moctezuma y Halffter, 2021 (Moctezuma y Halffter 2021a). Asimismo, en este estudio se incluyó la descripción de *O. totonacus* Moctezuma y Halffter, 2021 de la región central de Veracruz, México; mientras que se clarificó la distribución geográfica de *O. cartwrighti* Howden, 1973 y se presentaron registros nuevos de distribución para *O. championi* Bates, 1887. Adicionalmente, se presentaron mapas de distribución para todas las especies del grupo *O. mexicanus* y se discutió la asociación de las especies de este grupo con los nidos de roedores.

Para el año 2021 fue publicado el estudio más actual que sintetiza el conocimiento taxonómico y geográfico de los *Onthophagus* de México (Moctezuma 2021b). En este estudio se presentó un listado de 120 especies descritas para México (con 85 endemismos para el país), lo que representa el 62% de la fauna de *Onthophagus* de América (aproximadamente 193 especies descritas). Antes de este estudio, se consideraba particularmente al Eje Neovolcánico Transversal como el principal centro de endemismo y diversificación para los *Onthophagus* de México (Zunino y Halffter 1988; Halffter *et al.* 2019). Sin embargo, fue posible reconocer que las montañas de la Sierra Madre del Sur y las tierras bajas tropicales han jugado un papel clave

en la diversificación de este género (Moctezuma 2021b). Uno de los motivos porque la diversidad de *Onthophagus* de la Sierra Madre del Sur había sido subestimada, es que distintos taxones se encontraban relegados anteriormente al rango de subespecie (Zunino y Halffter 1988; Halffter *et al.* 2019), lo que provocaba que pasaran desapercibidos. En el caso de las regiones tropicales de México y Mesoamérica, no habían sido consideradas como centro de diversificación de *Onthophagus* debido a algunos de los grupos de especies que habitan en ellas (como *O. clypeatus* y *O. landolti*) se encuentran pobremente estudiados (Moctezuma 2021b). También se avanzó al sintetizar y actualizar el conocimiento de la distribución estatal de las especies de *Onthophagus*.

Una reflexión importante que surgió con respecto a la síntesis más reciente del conocimiento de los *Onthophagus* de México (Moctezuma 2021b), es que los trabajos de este tipo se pueden ver desactualizados rápidamente, sobre todo en grupos que están siendo estudiados frecuentemente. Prueba de esto es que, de forma subsecuente a la publicación del estudio de Moctezuma (2021b), surgieron algunas aportaciones adicionales sobre el género, particularmente enfocadas en la región de Jalisco, México.

Tales estudios tratan principalmente sobre la descripción de algunas especies nuevas, como son *O. acernorus* Moctezuma, Hernández y Sánchez-Huerta, 2021 (Moctezuma *et al.* 2021a); *O. manantlanensis* Sánchez-Huerta, Moctezuma y Hernández, 2021 (Moctezuma *et al.* 2021b); *O. yescaensis* Moctezuma, Hernández y Sánchez-Huerta, 2022; y *O. gonzaloi* Moctezuma, Hernández y Sánchez-Huerta, 2022 (Moctezuma *et al.* 2022); destacando que la última especie fue dedicada en homenaje al recientemente fallecido Dr. Gonzalo Halffter. Adicionalmente, cabe destacar que las colecciones regionales (como lo es la colección del CUCBA) pueden albergar material pobre o nulamente representado en otras colecciones, como lo es el caso de las especies recientemente descritas.

Con los estudios anteriormente reseñados finaliza el panorama actual del conocimiento del género *Onthophagus* en México. Se han logrado importantes progresos para mejorar el conocimiento taxonómico y de la distribución geográfica de las especies del género. Sin embargo, aún resta mucho trabajo para avanzar en contra de los déficits Linneano y Wallaceano, y otros déficits más. Es importante continuar con la descripción de especies nuevas, pues existen numerosas especies que permanecen sin describir, no sólo en México, sino en todo el continente americano (al menos 50 especies nuevas).

No solamente se encuentra pendiente la descripción de distintas especies nuevas, pues otro punto pendiente que podría ayudar a incrementar el número de especies de *Onthophagus* (sobre todo de Norteamérica), es la revisión de las subespecies para determinar si estas merecen tener el rango específico o ser consideradas como sinonimias. En distintos casos, es posible que las subespecies representen en realidad complejos de especies hermanas (Howden y Cartwright 1963). Por citar algunos ejemplos, tenemos a

O. orpheus (Panzer, 1794), O. hecate (Panzer, 1794) y O. landolti Harold, 1880. En estos casos, el estudio de la genitalia tanto masculina como femenina podría ser de utilidad.

Desde el punto de vista taxonómico, los grupos *O. chevrolati*, *O. mexicanus* y *O. dicranius* se encuentran excepcionalmente bien estudiados; mientras que el grupo *O. hircus* se encuentra en proceso de revisión taxonómica y ya han sido publicadas algunas aportaciones recientes sobre él (Rossini *et al.* 2018a; 2018b). Sin embargo, dos grupos particularmente difíciles se encuentran pobremente estudiados desde el aspecto taxonómico: *O. clypeatus* y *O. landolti*. Estos grupos de especies son especialmente diversos y se encuentran ampliamente distribuidos en regiones tropicales (Zunino y Halffter 1997). Se esperaría que la mayoría de especies nuevas que aparecerán publicadas en próximos años correspondan a estos dos grupos, específicamente provenientes de los bosques tropicales de Centro y Sudamérica.

Entre los retos principales con los grupos de especies O. clypeatus y O. landolti, se encuentra el que no han sido designados lectotipos para distintas especies, lo que puede representar un impedimento serio para determinar adecuadamente a estas especies. Tales serían los casos de O. igualensis Bates, 1887, O. landolti landolti Harold, 1880, O. lecontei Harold, 1871, O. longimanus Bates, 1887 y O. rufescens Bates, 1887 del grupo O. landolti; y O. belorhinus Bates, 1887, O. clypeatus Blanchard, 1843, O. nasicornis Harold, 1869, O. rhinolophus Harold, 1869, O. rhinophyllus Harold, 1868, O. rostratus Harold, 1869, O. sharpi Harold, 1875, O. tapirus Sharp, 1877 y O. xanthomerus Bates, 1887 del grupo O. clypeatus.

Adicionalmente, la ubicación del holotipo de *O. carpophilus* Pereira y Halffter, 1961 del grupo *O. clypeatus* es desconocida en la actualidad. El autor de este ensayo ha podido corroborar que algunos paratipos se encuentran depositados en la colección personal del Dr. Gonzalo Halffter (actualmente resguardada como parte de la Colección Entomológica Dr. Miguel Ángel Morón Ríos del Instituto de Ecología, A.C.), en la Colección Nacional de Insectos de la Universidad Nacional Autónoma de México, y en la Seção de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil.

Debido a que la publicación original no especifica en qué colección fue depositado el holotipo de *O. carpophilus* (Pereira y Halffter 1961), y a que el holotipo no se encuentra depositado en la colección personal del Dr. Gonzalo Halffter, una posibilidad sería que este ejemplar haya sido preservado en la colección personal del Padre Francisco Silvério Pereira. Tras el fallecimiento de Pereira, su colección fue transferida a Maria Aparecida Vulcano. Finalmente, cuando Vulcano falleció, su colección fue adquirida por el Museu de Zoologia, en São Paulo, Brasil (Mario Cupello, comunicación personal).

Otro aspecto clave pendiente de resolver, es el que concierne a las relaciones infragenéricas de *Onthophagus* de América y sus distintos grupos de especies. Como se había mencionado en párrafos anteriores, se pueden reconocer los

siguientes grupos de *Onthophagus* americanos: *O. chevrolati*, *O. clypeatus*, *O. dicranius*, *O. gazellinus*, *O. hircus*, *O. landolti* y *O. mexicanus*. Pero la integración de los distintos grupos de especies puede ser controversial y cambia dependiendo del autor (Halffter *et al.* 2019). Adicionalmente, es posible que *O. cambrai* Delgado y Curoe, 2014 represente un grupo de especies monoespecífico, debido a que posee caracteres morfológicos que no coinciden con los grupos actualmente establecidos (Delgado y Curoe 2014).

Sin embargo, la principal limitación de las clasificaciones de los grupos de especies de *Onthophagus* americanos, es que no se cuenta con análisis filogenéticos que los respalden (Delgado *et al.* 2006; Delgado y Curoe 2014). De hecho, el estudio de Emlen *et al.* (2005) sugiere que algunos de estos grupos son grupos artificiales. Por ejemplo, *O. haematopus* Harold, 1875 (grupo *O. hircus*) y *O. sharpi* (grupo *O. clypeatus*) aparecen como especies hermanas, tal como sucede con *O. crinitus* Harold, 1869 (grupo *O. gazellinus*) y *O. pennsylvanicus* Harold, 1871 (grupo *O. landolti*).

Es posible que conforme aparezcan publicados estudios filogenéticos futuros, que incluyan un mayor número de terminales de *Onthophagus* americanos, se pueda corroborar la no monofilia de los distintos grupos de especies. En tal caso, es posible que la clasificación actual de los *Onthophagus* americanos caiga en desuso, tal como sucedió con la clasificación de grupos propuesta por Boucomont (1932). Sin embargo, la clasificación actual de grupos de especies resulta una herramienta muy útil cuando se pretende corroborar la determinación taxonómica de los *Onthophagus* americanos.

Desde el punto de vista del conocimiento geográfico de los *Onthophagus* de México y América, también resta mucho trabajo por hacer. Uno de los problemas principales, es que numerosas especies son conocidas a partir de un número muy reducido de localidades. Por ejemplo, O. acernorus, O. bajacalifornianus, O. bassariscus Zunino y Halffter, 1988, O. canelasensis Howden y Génier, 2004, O. chimalapensis Delgado y Mora-Aguilar, 2019, O. chilapensis Gasca-Álvarez, Zunino y Deloya, 2018, O. coahuilae Zunino y Halffter, 1988, O. dubitabilis Howden y Génier, 2004, O. sancristobalensis, O. gonzaloi, O. howdeni Zunino y Halffter, 1988, O. inecolorum, O. ixtepecorum, O. ixtlanensis, O. jaliscensis Zunino y Halffter, 1988, O. mateui, O. nubilus Kohlmann y Solís, 2001, O. pedester Howden y Génier, 2004, O. pseudoundulans Zunino y Halffter, 1988, O. turgidus Kohlmann y Solís, 2012, y O. viridichevrolati son conocidos de una sola localidad, mientras que también existen numerosas especies conocidas de 2 o 3 sitios de colecta (Zunino y Halffter 1988; Howden y Génier 2004; Gasca-Álvarez et al. 2018; Delgado y Mora-Aguilar 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; 2019b; 2020a; 2020b; 2020c; Moctezuma et al. 2021a; 2021b).

En otros casos, existen especies cuya ubicación geográfica exacta es desconocida, mientras que se conocen a partir de un número extremadamente reducido de ejemplares. Un ejemplo sería el de *O. halffteri* Zunino, 1981 que fue descri-

to con base en un solo ejemplar depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Francia. Este ejemplar estaba etiquetado con "México" como origen geográfico. Sin embargo, esta especie fue redescrita y redescubierta recientemente en la región central del estado de Veracruz, México (Sánchez-Huerta *et al.* 2015).

Un caso similar y pendiente de resolver sería el de *O. eulophus* Bates, 1887, que es conocido por el autor de este ensayo a partir de un solo ejemplar depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle, en Paris, Francia. Debido a que Bates (1887) no especificó el número de ejemplares de la serie tipo, y a que distintos ejemplares de otras especies también descritas por él se encuentran en el Natural History Museum de Londres, Reino Unido, es posible que existan más ejemplares de *O. eulophus* en esta colección.

El tipo portanombre de *O. eulophus* porta una etiqueta que sugiere que proviene de México, sin localidad precisa (Moctezuma y Halffter 2021a). Durante décadas, se pensó que *O. eulophus* se localizaba en la región central de Veracruz, México (Zunino 1981; Morón 2003; Joaqui *et al.* 2021). Sin embargo, recientemente se determinó que los ejemplares provenientes de Veracruz correspondían a la especie nueva *O. totonacus* (Moctezuma y Halffter 2021a). Otro caso similar es el de *O. nudifrons* Balthasar, 1939, que es conocido únicamente del holotipo que se encuentra etiquetado como proveniente del sur de México, sin ubicación exacta (Moctezuma 2021b).

Además de que es necesario mejorar el conocimiento de la distribución de las especies al incrementar el número de localidades de colecta conocidas, es necesario depurar el conocimiento que ya ha sido recopilado en la actualidad, sobre todo en las bases de datos. El conocimiento disponible en bases de datos como la Global Biodiversity Information Facility y Naturalista, entre otras, no es confiable actualmente en el caso del género de Onthophagus y otros géneros de escarabajos del estiércol. Es necesario que la información proveniente de las distintas bases de datos pase por un proceso de depuración por parte de expertos en taxonomía, antes de ser utilizada para estudios sobre los patrones de distribución geográfica de las especies. Entre los distintos errores que existen en las bases de datos, se encuentra el uso de nombres taxonómicos desactualizados, errores tipográficos en los nombres de las localidades, y localidades erróneas o dudosas, entre otros.

A pesar de que el conocimiento sobre la distribución de las especies de *Onthophagus* americanos todavía es incipiente, se pueden reconocer algunos patrones generales. Uno de ellos es el hecho de que México es el centro de diversificación de *Onthophagus* en el continente americano, pues en su territorio se encuentra la mayor riqueza de especies. A pesar de que se esperaría que el mayor número de especies sin describir se encuentre en los países de Centro y Sudamérica, el incremento en su riqueza de especies dificilmente podría superar a México, ya que también restan por describir numerosas especies en el territorio de este país. Sería necesario descubrir al menos 100 especies nuevas en

países como Colombia, Ecuador, Perú o Brasil, para que su riqueza de *Onthophagus* sea comparable con la de México (Moctezuma 2021b).

Una de las razones que podrían explicar la elevada diversidad de Onthophagus en México, aparte de que posee una amplia variedad de ecosistemas y de sistemas topográficos, es su historia biogeográfica y evolutiva. El género Onthophagus es reconocido por seguir un patrón de distribución Paleoamericano. Los géneros paleoamericanos se caracterizan por ser parte de la biota Holártica que migró desde Asia hasta América en periodos geológicos relativamente antiguos (Halffter et al. 2019; Morrone 2020). Este tipo de géneros se ha diversificado ampliamente en la Zona de Transición Mexicana, mientras que han encontrando ciertas dificultades para penetrar en Sudamérica y diversificarse en su territorio (Halffter 2017; Halffter y Morrone 2017; Morrone 2020). Otro caso similar es el del género Copris Geoffroy, 1762 que cuenta con numerosas especies en México y el resto de Norteamérica, mientras que su presencia en Sudamérica es mínima (Matthews 1961; Darling y Génier 2018). En consecuencia, no se esperaría encontrar en Sudamérica un número de especies de Onthophagus que sea equivalente al observado en México.

El caso del género Phanaeus

El género *Phanaeus* se considera un taxón no monofilético de escarabajos del estiércol neotropicales, y que en la actualidad contiene al menos 81 especies (Lizardo et al. 2022). Junto con otros géneros de la tribu Phanaeini, este género destaca por ser un grupo carismático de insectos, debido a que sus especies suelen mostrar coloraciones iridiscentes y metálicas, mientras que los individuos del sexo masculino usualmente presentan cuernos y protrusiones cefálicos y torácicos fuertemente desarrollados (Morón 2003; Figura 6). Tradicionalmente, *Phanaeus* ha sido dividido en dos subgéneros: Phanaeus y Notiophanaeus Edmonds, 1994 (Figura 6). Además existe una clasificación en grupos de especies: Phanaeus amethystinus, P. beltianus, P. bispinus, P. chalcomelas, P. endymion (Figura 6), P. hermes, P. mexicanus, P. palaeno, P. quadridens, P. splendidulus, P. triangularis, P. tridens (Figura 6) y P. vindex. En un caso similar al del género Onthophagus y sus grupos de especies, los subgéneros y algunos grupos de especies incluidos dentro de Phanaeus son grupos no monofiléticos (Price 2009; Tarasov y Dimitrov 2016; Gillett y Toussaint 2020; Lizardo et al. 2022).

De forma interesante, el género *Phanaeus* es uno de los grupos de escarabajos del estiércol mejor estudiados del mundo. En consecuencia, se cuentan con numerosos antecedentes sobre su taxonomía. Como sucede en el caso de los *Onthophagus* de América, la Biologia Centrali-Americana (Bates 1887) es uno de los principales antecedentes para poder estudiar al género. Posteriormente, surgió el trabajo monográfico de Olsoufieff (1924), además del estudio de Edmonds (1972), donde se estudió la morfología y se presentó una clasificación para los géneros relacionados

con Phanaeus.

De forma subsecuente, apareció la primera revisión taxonómica dedicada exclusivamente al género *Phanaeus*, donde se presentó formalmente la división moderna en subgéneros y grupos de especies (Edmonds 1994). Otro estudio importante es el presentado por Arnaud (2002) dedicado a la tribu Phanaeini, pero que presentó un esquema controversial porque incluía numerosas subespecies, y fue publicado de forma muy cercana a la presentación del "Atlas de los escarabajos de México" (Morón 2003). Finalmente, fue presentada una actualización a la revisión de *Phanaeus* (Edmonds y Zídek 2012), donde fueron sinonimizadas la mayoría de subespecies propuestas por Arnaud (2002); mientras que fue publicado un estudio sobre la distribución de los Phanaeinos de México (Lizardo *et al.* 2017).

La línea de investigación sobre *Phanaeus* tuvo inicio con el estudio de especímenes de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. Esta región se caracteriza por poseer una amplia variedad de ecosistemas, que van desde los bosques tropicales húmedos y secos, a los bosques de coníferas y encinos, y bosques de niebla de montaña (Moctezuma 2021a). Curiosamente, al procesar el material colectado de la región, se reconoció que *P. endymion* Harold, 1863 (Figura 6) estaba representado en casi todos los ecosistemas de Los Chimalapas, lo que resultó llamativo dado que se presuponía que esta especie habitaba típicamente en bosques tropicales (Edmonds 1994; Morón 2003).

De forma interesante, fue posible constatar que la morfología externa de los ejemplares de *P. endymion* que provenían de los bosques templados de pino y encino de los Chimalapas, lucía distinta a la de los ejemplares de los bosques tropicales y bosques de niebla. Al comparar el aparato genital masculino, se determinó que los especímenes de los bosques templados correspondían a una especie distinta de *P. endymion*, que fue llamada *P. zoque* Moctezuma y Halffter, 2017. De cierta forma, este estudio resultó innovador para el género *Phanaeus*, al ser el primero en utilizar la comparación de la morfología genital para delimitar especies (Moctezuma y Halffter 2017).

Al empezar a trabajar con la taxonomía y morfología de P. endymion y P. zoque, fue posible notar que P. endymion tenía una distribución geográfica muy amplia (Figura 7), que poseía distintas poblaciones disyuntas a lo largo de su área de distribución, y que habitaba en una amplia variedad de ecosistemas tanto tropicales como templados (Edmonds 1994; Morón 2003; Edmonds y Zídek 2012; Lizardo et al. 2017). Al estudiar ejemplares provenientes de las que en ese entonces se consideraban como poblaciones disyuntas del grupo P. endymion, fue posible determinar que lo que se consideraba como una población de P. endymion que habitaba la región del Pacífico Mexicano (en Jalisco y Nayarit), representaba en una especie distinta que fue nombrada P. huichol Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2017. Además, se estableció que *P. halffterorum* Edmonds, 1979 no se encontraba distribuido en el Estado de México y Guerrero, México, si no que esta especie se encontraba únicamente en

el Estado de México y los especímenes de Guerrero correspondían a una especie distinta: *P. bravoensis* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2017 (Moctezuma *et al.* 2017).

Posteriormente, Arnaud (2018) describió a P. arletteae Arnaud, 2008 del grupo P. endymion proveniente del Ecuador. Al continuar estudiando más poblaciones de P. endymion, fue posible reconocer la presencia de otra especie nueva, aislada en la región del Pacífico de Oaxaca: P. edmondsi Moctezuma, Deloya y Halffter, 2019, especie dedicada al experto en *Phanaeus* W.D. Edmonds (Moctezuma et al. 2019). Tradicionalmente, se consideraba que el grupo P. endymion era un grupo poco diversificado, al estar integrado por P. endymion, P. halffterorum, P. pyrois Bates, 1887 y P. zapotecus Edmonds, 2006 (Edmonds 1994; Morón 2003; Edmonds y Zídek 2012). Sin embargo, el hecho de que se seguían reconociendo especies nuevas conforme se seguían estudiando distintas poblaciones del grupo, motivó la revisión taxonómica completa de P. endymion y sus especies relacionadas.

Como resultado (Figura 6), fue publicado el estudio de Moctezuma y Halffter (2021b), en donde fueron descritas cinco especies (P. chiapanecus Moctezuma y Halffter, 2021, P. jackenioi Moctezuma y Halffter, 2021, P. pacificus Moctezuma y Halffter, 2021, P. panamensis Moctezuma y Halffter, 2021 y P. rzedowskii Moctezuma y Halffter, 2021) y fueron revisadas y resucitadas tres más de las sinonimias previas (P. funereus Balthasar, 1939, P. olsoufieffi Balthasar, 1939 y P. porioni Arnaud, 2001). De esta forma, se reconoció que P. endymion es un grupo de especies ampliamente diversificado desde México hasta Ecuador, tanto en regiones de tierras bajas tropicales como en regiones templadas y tropicales de montaña, destacando que su mayor riqueza especies se encuentra en Mesoamérica (Figura 7). También resultó muy llamativo el hecho de que la morfología del endofalito medio presenta una elevada variabilidad (Figura 8), mientras que la morfología externa es relativamente homogénea (Figura 6) entre las distintas especies del grupo P. endymion (Moctezuma y Halffter, 2021b).

La exploración de los bosques templados de pino y encino de la región de Los Chimalapas no solamente arrojó material interesante del grupo *P. endymion*, sino que también trajo consigo la colecta de especímenes del grupo *P. tridens* que corresponderían a la especie *P. victoriae* Moctezuma, 2021 (Figura 6). En un principio, estos especímenes resultaron ser muy interesantes desde el punto de vista morfológico, debido a que compartían caracteres con *P. nimrod* Harold, 1863 y *P. tridens* Castelnau, 1840 de acuerdo a como habían sido definidos por Edmonds (1994) y Edmonds y Zídek (2012). Sin embargo, para poder describir a *P. victoriae* era necesario revisar taxonómicamente al grupo *P. tridens*, debido a la gran cantidad de sinonimias propuestas previamente (cinco especies y diez sinónimos reconocidos).

De esta forma, fueron revisados la mayoría de los tipos portanombre del grupo *P. tridens*. Como consecuencia, fueron reconocidas doce especies en total dentro de este grupo,

de las cuales seis (*P. moroni* Arnaud, 2001, *P. balthasari* Arnaud, 2001, *P. coeruleus* Bates, 1887, *P. herbeus* Bates, 1887, *P. substriolatus* Balthasar, 1939 y *P. pseudofurcosus* Balthasar, 1939) fueron resucitadas de las sinonimias previas y se les otorgó el estatus de especie (Figura 6). De esta forma, *P. victoriae* fue descrito de forma confiable al determinar que sus individuos no correspondían a ninguno de los taxones previamente descritos. De forma inesperada, la morfología del endofalito medio de las especies del grupo *P. tridens* resulto ser poco informativa taxonómicamente, debido a que su estructura es homogénea (Figura 8). En el caso contrario, la morfología externa, particularmente la del pronoto de los machos, resultó ser muy heterogénea entre especies (Figura 6; Moctezuma *et al.* 2021c).

Debido a la poca utilidad taxonómica del endofalito en el grupo *P. tridens* (Figura 6), fue necesario utilizar otra fuente de evidencia para corroborar las hipótesis taxonómicas (en este caso especies). De esta manera, se implementó el análisis de los modelos de distribución de especies y de la diferenciación del nicho climático. Como resultado, se reconoció que la mayoría de especies poseen un sobrelapamiento de nicho reducido, lo que podría implicar que las diferencias en el nicho ecológico podrían ser un factor que promueva la especiación en el grupo *P. tridens* (Moctezuma *et al.* 2021c).

Tras haber estudiado la taxonomía y distribución geográfica de los grupos de especies *P. endymion* (Figura 7) y *P. tridens* (Figura 9), se obtuvo un panorama general para formular nuevas preguntas de investigación. Una de ellas es el por qué un grupo de especies como *P. endymion* posee una morfología externa fuertemente homogénea (particularmente del pronoto de los machos; Figura 6), mientras que su morfología genital está fuertemente diversificada (en este caso del endofalito medio; Figura 8); y a que se debe que en el grupo *P. tridens* sucede lo contrario, con la morfología pronotal de los machos mostrando cuernos, quillas y tubérculos fuertemente diversificados y diferenciados entre especies (Figura 6), mientras que todas las especies muestran una morfología similar del endofalito medio (Figura 8).

Una posible respuesta a la pregunta anterior es que estos dos grupos de especies han visto limitada la diversificación de ciertas estructuras morfológicas, debido a una compensación en el costo energético que necesitan invertir para evolucionar morfológicamente. Se ha reconocido que el desarrollo de algunas estructuras morfológicas, como los cuernos y otros caracteres sexuales secundarios, tiene un costo metabólico relativamente alto (Klingenberg y Nijhout 1998; Nijhout y Emlen 1998; Emlen 2001; Pizzo et al. 2012; Valencia-Montoya et al. 2021), y que la inversión energética necesaria para el desarrollo de estas estructuras puede afectar negativamente el desarrollo de otras (Pizzo et al. 2012). En consecuencia, es posible que la diversificación morfológica en las estructuras sexuales del grupo P. tridens se haya visto limitada, debido a una mayor inversión de recursos en la evolución de las protrusiones pronotales. En el caso contrario, la evolución pronotal del grupo P. endymion

podría verse limitada como consecuencia de la inversión necesaria para la diversificación de los endofalitos.

Otra posible hipótesis para responder a la pregunta anterior está relacionada con las barreras pre y postcopulatorias. La iridiscencia y las estructuras sexuales secundarias (como los cuernos) podrían funcionar como una pieza clave dentro del reconocimiento sexual (Vulinec 1997; Emlen 2001), representando una barrera precopulatoria para los individuos del género *Phanaeus*. Como consecuencia, es posible que en casos como el del grupo de especies *P. tridens*, que muestran en su morfología externa una elevada variedad de cuernos y otras protrusiones cefálicas y pronotales, así como una coloración iridiscente altamente variable (Moctezuma *et al.* 2021c), estos caracteres sean de utilidad para el reconocimiento sexual entre macho y hembra. De esta forma, la diversificación de las estructuras genitales perdería importancia como parte del sistema de selección sexual.

En el caso del grupo P. endymion, donde la variación en estructuras sexuales secundarias es relativamente reducida (Figura 6), y en muchos casos la coloración iridiscente aparenta ser similar entre especies, sería de mayor importancia la diversificación en estructuras genitales que funcionen como una barrera postcopulatoria, tal como sería el caso del endofalito medio (Figura 8) altamente diversificado (Moctezuma et al. 2021c). Es posible que los endofalitos (Figura 8) sean parte del mecanismo de aislamiento reproductivo de las especies del grupo P. endymion (Moctezuma et al. 2021c), ya que estas estructuras están involucradas en la elaboración de los espermatóforos y su de posición dentro de la hembra (Werner y Simmons 2008). De esta forma, la variación en las estructuras genitales masculinas podría reducir el éxito en la fecundación de la hembra durante la copula. Es necesario realizar estudios futuros para determinar si los mecanismos propuestos pueden influir o no en la diversificación morfológica y evolución de *Phanaeus*.

Otro grupo que también ha sido estudiado recientemente, aunque no con tanta profundidad como P. tridens y P. endymion, es P. quadridens (Figura 10). Este grupo es uno de los menos diversificados, y contenía a tres especies distribuidas en México y los Estados Unidos (Edmonds 1994; Edmonds y Zídek 2012): P. damocles Harold, 1863, P. palliatus Sturm, 1843 y P. quadridens (Say, 1835). Sin embargo, Moctezuma et al. (2020b) resucitaron a P. borealis de Chihuahua, Sonora, Arizona y Nuevo México, y describieron a P. arnaudi Nogueira, Moctezuma y Halffter, 2021 de la región de Yécora, en Sonora, México (Figura 10). Posteriormente, Halffter et al. (2022) describieron a P. violae Halffter, Moctezuma y Nogueira, 2022 de las montañas del sur de Jalisco, México (Figura 10), y sugirieron que es necesario revisar taxonómicamente a P. damocles, sobre todo implementando aproximaciones provenientes de la biología molecular.

Un grupo adicional que se encuentra actualmente bajo estudio taxonómico es *P. amethystinus*. Este grupo estaba integrado por *P. amethystinus* Harold, 1863, *P. melampus* Harold, 1863, *P. guatemalensis* Harold, 1871 y *P. blacka-*

lleri Delgado-Castillo, 1991, y se distribuye desde México hasta Guatemala (Edmonds 1994; Morón 2003; Edmonds y Zídek 2012). Recientemente, *P. genieri* Arnaud, 2001 y *P. tepanensis* Bates, 1887 han sido reconocidas como especies válidas (Lizardo *et al.* 2022), la primera proveniente de la región centro norte de México (Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí) y la segunda de la región centro sur de Guatemala (Tecpan). Estas dos especies serán redescritas en un estudio futuro.

Finalmente, fue publicado el estudio de Lizardo *et al.* (2022) con el objetivo de sintetizar el conocimiento geográfico actual del género *Phanaeus*, y utilizar este conocimiento para realizar la búsqueda de patrones de distribución generales dentro del género. Los resultados de este estudio fueron diversos. Para empezar, fue posible determinar que las áreas de mayor riqueza de especies de *Phanaeus* en el continente americano son el Eje Neovolcánico Transversal y una porción de los Andes ecuatorianos (Figura 11). Además, se propuso un esquema biogeográfico para el género, que divide el área de distribución de los *Phanaeus* en la Zona de Transición Mexicana y en la región Neotropical.

Por otra parte, Lizardo *et al.* (2022) reconocieron que la principal limitación de su estudio es que restan numerosos grupos de especies por revisar taxonómicamente. Con forme estos grupos de especies sean revisados en el futuro, serán reconocidas especies validas que se encuentran actualmente sinonimizadas y especies nuevas sin describir, lo que provocará cambios en las áreas de distribución actuales de las especies, y en los patrones de riqueza de especies del género. Particularmente, los grupos que necesitarían una revisión taxonómica como consecuencia de que incluyen numerosos sinónimos y/o subespecies, y porque se ha colectado numeroso material de ellos en estudios recientes, son *P. splendidulus*, *P. chalcomelas*, *P. bispinus*, *P. palaeno*, *P. hermes*, *P. triangularis*, *P. mexicanus*, *P. beltianus* y *P. vindex*.

Otro de los aspectos pendientes, es la implementación de análisis filogenéticos para determinar si los grupos de especies son monofiléticos, y en caso de que no lo sean, proponer una nueva clasificación. Por ejemplo, el estudio de Price (2009) sugiere que al menos los grupos *P. bispinus*, P. chalcomelas, P. mexicanus y P. splendidulus no son monofiléticos. Recientemente, el análisis de Gillett y Toussaint (2020) sugiere que algunos grupos como P. mexicanus, P. vindex, P. quadridens, P. triangularis, P. beltianus, P. chalcomelas y P. bispinus, no son grupos naturales. Además, es necesario definir adecuadamente a los distintos géneros de Phanaeini con base en hipótesis filogenéticas, ya que Phanaeus y otros géneros relacionados como Sulcophanaeus Olsoufieff, 1924, Dendropaemon Perty, 1830, Oxysternon Laporte, 1840 y Coprophanaeus Olsoufieff, 1924, han demostrado ser grupos no monofiléticos (Price 2009; Tarasov y Dimitrov 2016; Gillett y Toussaint 2020). En consecuencia, estudios futuros que ayuden a determinar la integración adecuada de los géneros de Phanaeini traerán consigo cambios en el conocimiento sobre su distribución geográfica.

La implementación del enfoque cibertaxonómico

Cabe destacar que en años recientes (del 2019 al presente), el mundo ha sufrido las consecuencias de la pandemia provocada por el virus COVID-19. Entre las distintas consecuencias, se ha implementado el aislamiento social, lo que implicó el cierre de numerosos espacios públicos, como lo son las universidades, centros de investigación y museos. La tarea taxonómica para los entomólogos mexicanos y latinoamericanos en general, suele ser muy complicada por el hecho de que muchos de los tipos portanombre se encuentran depositados en colecciones del extranjero (principalmente en los Estados Unidos y países europeos); lo que sin duda representa un reto mayor como consecuencia de la escasa inversión que se realiza para la investigación taxonómica. Sin duda, la labor taxonómica se ha vuelto mucho más difícil durante la época de pandemia, ya que los taxónomos no solamente se enfrentaron y enfrentan a la carencia de recursos, sino que también se toparon con la imposibilidad de trabajar con colecciones entomológicas institucionales, como consecuencia de las restricciones para viajar y acceder a espacios públicos.

Ante este contexto, es necesario destacar la importancia de la cibertaxonomía, (entendida como la aplicación de la ciberinfraestructura en las labores taxonómicas; Wheeler 2004; 2010). Durante este periodo pandémico, se han concluido y desarrollado numerosos de los trabajos de investigación sobre los géneros Onthophagus y Phanaeus presentados en este ensayo. Estos trabajos no habrían sido posibles si no fuera por la implementación del enfoque cibertaxonómico, ya que fueron revisados numerosos tipos portanombre mediante el registro fotográfico disponible en distintas bases de datos institucionales (Joaqui et al. 2019; Moctezuma et al. 2020a; 2020b; 2021b; Moctezuma y Halffter 2021a), así como distintos curadores de colecciones apoyaron amablemente mediante el envío de fotografías digitales de especímenes y etiquetas (Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2020c; 2021a; 2021b; Moctezuma 2021b; Halffter et al. 2022).

Aunque siempre será preferible poder revisar personalmente un ejemplar, el contar con material fotográfico digital de los tipos portanombre ha permitido llegar a conclusiones más certeras sobre la identidad de las distintas especies. Finalmente, cabe resaltar que el enfoque de trabajo cibertaxonómico no solamente es útil en una época como la actual, marcada por una pandemia, sino que también podría ser de gran utilidad en años futuros, cuando el principal impedimento para la investigación taxonómica sea la falta de recursos económicos para poder visitar colecciones extranjeras. Ante esto, la labor de los curadores de colecciones entomológicas de los distintos museos, centros de investigación y universidades resulta una piedra angular para la entomología.

CONCLUSIONES

Me gustaría mencionar algunas reflexiones finales, que son resultado de los años de trabajo con los géneros *Pha-* naeus, Onthophagus, y otros grupos de escarabajos del estiércol. Una de ellas, es que para grupos modelo de taxonomía difícil y elevada diversidad, como los escarabajos del estiércol y otros insectos y artrópodos (Hanski y Cambefort 1991; Eggleton 2020), el disponer de revisiones taxonómicas no es una garantía de estabilidad taxonómica, ni mucho menos de un conocimiento geográfico adecuado de las especies. Sin embargo, este tipo de estudios son la base y una referencia obligada de gran utilidad para futuros estudios.

De igual forma, aunque se reconoce la notable labor para compilar bases de datos geográficos y su gran utilidad, es necesario ser muy cuidadoso al utilizarlas, pues la mayoría de ellas requieren de una depuración intensa por parte de un experto en la taxonomía de los grupos de organismos (Lizardo *et al.* 2017; 2022). Relacionado con esto, es posible afirmar que el depurar taxonómicamente los listados de especies de distintos estudios, tanto ecológicos, evolutivos, biogeográficos, etc., puede permitir que la comunidad científica disponga de mejores conjuntos de datos para análisis futuros.

Otra reflexión es que en muchas ocasiones, los estudios biológicos que utilizan grupos de insectos como objeto de estudio, dependen fuertemente de la colaboración de un taxónomo para la determinación de las especies (Hu y Ho 2021). En la actualidad se vive una escasez de taxónomos, lo que forma parte del conocido impedimento taxonómico (Carvalho et al. 2005; Engel et al. 2021). En consecuencia, el poder contar con un taxónomo disponible para apoyar los distintos estudios biológicos frecuentemente no es posible. Una solución alternativa sería el que, si se planea desarrollar una línea de investigación biológica basada en grupos de insectos, y no se dispone de la colaboración de un taxónomo, se promueva la formación y capacitación en taxonomía. No es una tarea sencilla, pero puede tener resultados gratificantes. El poder disponer dos o más áreas de dominio en las ciencias biológicas, llámense ecología (o cualquier otra) y taxonomía, puede ayudar a que el desarrollo de la línea de investigación se vuelva más independiente. Por otra parte, esto también permite el ampliar las redes de colaboración, al estar capacitado para participar en estudios de distintas áreas biológicas.

Además, en caso de que hayan taxónomos, y ecológicos, biogeógrafos, biólogos evolutivos, etc., disponibles para colaborar entre sí, el reconocimiento del trabajo de cada una de las partes resulta clave a la hora de implementar una aproximación de investigación integradora. Por ejemplo, hay numerosos casos en que un taxónomo se puede beneficiar del trabajo realizado por un ecólogo, pues el ecólogo ha realizado ya una gran labor logística (planeación, obtención del financiamiento, colectas etc.) para obtener los especímenes que posteriormente serán descritos como especies nuevas por un taxónomo.

Por otra parte, el ecólogo se verá beneficiado al contar con un listado de especies que ha sido validado y depurado por un experto en el grupo de estudio, lo que ayuda a que sus resultados sean más confiables. De hecho, el mencionar adecuadamente los métodos utilizados para determinar las especies en un estudio ecológico (entre ellos, si se tuvo el apoyo de un taxónomo y nombrarlo), es parte necesaria para asegurar el principio de replicación (Monckton *et al.* 2020). Si bien, la tendencia en algunos estudios recientes es el presentar patrones globales para los Scarabaeinae (por ejemplo, Raine y Slade 2018), sus resultados dificilmente serán confiables mientras no se tenga un conocimiento taxonómico y geográfico adecuado del grupo.

Finalmente, la vida sobre la tierra se encuentra atravesando una crisis derivada de un proceso de extinción masiva (Cardinale *et al.* 2012; Engel *et al.* 2021). En consecuencia, el aplicar una aproximación de investigación integradora (implementando al mismo tiempo distintas áreas del conocimiento biológico, como la taxonomía, ecología, biogeografía, biología evolutiva, etc.) nos puede ayudar a entender mejor la diversidad biológica, antes de que lamentablemente, desaparezca. En este sentido, el disponer de un mejor conocimiento taxonómico y geográfico de las especies nos ayudará a poder tomar decisiones de conservación mejor informadas (Carvalho *et al.* 2005).

AGRADECIMIENTOS

La presente publicación está dedicada al Dr. Mario Favila, por sus importantes contribuciones al conocimiento de los Scarabaeinae; y al difunto Dr. Gonzalo Halffter, en agradecimiento por sus grandes contribuciones en el estudio de los escarabajos del estiércol, por su colaboración en muchos de los trabajos presentados en este ensayo, pero principalmente por su amistad. Que en paz descanse el Maestro. Numerosos curadores de colecciones entomológicas y colegas, han apoyado amablemente al autor de este ensayo mediante el envío de material fotográfico digital de ejemplares para su uso en distintas publicaciones: Christophe Rivier y Antoine Mantilleri (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia), José Luis Sánchez-Huerta (México), Mario Cupello (Brasil), Jiří Hájek (Národní Muzeum de Praga, República Checa), Keita Matsumoto y Maxwell Barclay (Natural History Museum, Londres, Inglaterra), Patrick Arnaud (Francia), François Génier (Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá), Simon Hinkley (Entomology and Arachnology Collection, Museum Victoria, Melbourne, Australia) y Alfonso Aceves-Aparicio (México). Sin todos ellos, el desarrollo de estos trabajos no habría sido posible. Un agradecimiento al Dr. José Luis Navarrete-Heredia por su amable invitación para presentar la mayor parte del contenido de este ensayo como una conferencia magistral, en el marco de la XIII Reunión Latinoamericana de Escarabaeoidología (RELAS), en la ciudad de Zapopan, Jalisco, México. El autor de este ensayo agradece también a CONACyT-Mexico por el apoyo para realizar una estancia posdoctoral en la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México (CVU 486765).

LITERATURA CITADA

- Arnaud, P. 2002. *Phanaeini. Dendropaemon, Tetramereia, Homalotarsus, Megatharsis, Diabroctis, Coprophanaeus, Oxysternon, Phanaeus, Sulcophanaeus.* Hillside Books, Canterbury.
- Arriaga-Jiménez, A., V. Moctezuma, M. Rossini, M. Zunino y G. Halffter. 2016. A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its relationships and distribution. Zootaxa, 4072(1): 135-143.
- Bates, H.W. 1887. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. II. Part 2. Pectinicornia and Lamellicornia. Taylor and Francis, Londres.
- Beynon, S.A., W.A. Wainwright y M. Christie. 2015. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the U.K. cattle industry. *Ecological Entomology*, (40): 124-135.
- Boucomont, A. 1932. Synopsis des *Onthophagus* d'Amérique du Sud (Col. Scarab). *Annales de la Société Entomologique de France*, (101): 293-332.
- Breeschoten, T., C. Doorenweerd, S. Tarasov y A.P. Vogler. 2016. Phylogenetics and biogeography of the dung beetle genus *Onthophagus* inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, (105): 86-95.
- Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- Capello, V. y G. Halffter. 2019. Listado ilustrado de las especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México. *Dugesiana*, 26(2): 103-131.
- Cardinale, B.J., J.E. Duffy, A. Gonzalez, D.U. Hooper, C. Perring, P. Venail, A. Narwani, G.M. Mace, D. Tilman, D.A. Wardle, A.P. Kinzig, G.C. Daily, M. Loreau, J.B. Grace, A. Larigauderie, D.S. Srivastava y S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, (486): 59-67.
- Cardoso, P., T.L. Erwin, P.A. Borges y T.R. New. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144(11): 2647-2655.
- Carvalho, M.R., F.A. Bockmann, D.S. Amorim, M. de Vivo, M. de Toledo-Piza, M.A. Menezes, J.L. de Figueiredo, R.M.C. Castro, A.C. Gill, J.D. McEachran, L.J.V. Campagno, R.C. Schelly, R. Britz, J.G. Lundberg, R.P. Vari y G. Nelson. 2005. Revisiting the taxonomic impediment. *Science*, (307): 353.
- Darling, J.D.G. y F. Génier. 2018. Revision of the taxonomy and distribution of the Neotropical *Copris incertus* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Canadian Entomologist*, 150(5): 539-577.
- Delgado, L. y D. Curoe. 2014. Panamanian *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae): description of a new species, and a revised key to the species. *Florida Entomologist*, 97(1): 61-67.
- Delgado, L. y E.F. Mora-Aguilar. 2019. A new Mexi-

- can species of *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with a revised key to the species of the *O. dicranius* species complex. *Zootaxa*, 4695(6): 586-592.
- Delgado, L., L.N. Peraza y C. Deloya. 2006. *Onthophagus yucatanus*, a new species of the *clypeatus* group from Mexico and Guatemala. *Florida Entomologist*, 89(1): 6-9
- Diniz-Filho, J.A.F., R.D. Loyola, P. Raia, A.O. Mooers, L.M. Bini. 2013. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, (28): 689-695.
- Edmonds, W.D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 49(11): 731-874.
- Edmonds, W.D. 1994. Revision of *Phanaeus* MacLeay, a new world genus of Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County*, (443): 1-105.
- Edmonds, W.D. y J. Zídek. 2012. Taxonomy of *Phanaeus* revisited: Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*, (274): 1-108.
- Eggleton, P. 2020. The state of the World's insects. *Annual Review of Environment and Resources*, (7): 8.1-8.22.
- Emlen, D.J. 2001. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, (291): 1534-1536.
- Engel, M.S., L.M.P. Ceríaco, G.M. Daniel, P.M. Dellapé, I. Löbl, M. Marinov, R.E. Reis, M.T. Young, A. Dubois, I. Agarwal, P. Lehmann, M. Alvarado, N. Alvarez, F. Andreone, K. Araujo-Vieira, J.S. Ascher, D. Baêta, D. Baldo, S.A. Bandeira, P. Barden, D.A. Barrasso, L. Bendifallah, F.A. Bockmann, W. Böhme, A. Borkent, C.R.F. Brandão, S.D. Busack, S.M. Bybee, A. Channing, S. Chatzimanolis, M.J.M. Christenhusz, J.V. Crisci, G. D'elía, L.M. Da Costa, S.R. Davis, C.A.S. De Lucena, T. Deuve, S. Fernandes-Elizalde, J. Faivovich, H. Faroog, A.W. Ferguson, S. Gippoliti, F.M.P. Gonçalves, V.H. Gonzalez, E. Greenbaum, I.A. Hinojosa-Díaz, I. Ineich, J. Jiang, S. Kahono, A.B. Kury, P.H.F. Lucinda, J.D. Lynch, V. Malécot, M.P. Marques, J.W.M. Marris, R.C. Mckellar, L.F. Mendes, S.S. Nihei, K. Nishikawa, A. Ohler, V.G.D. Orrico, H. Ota, J. Paiva, D. Parrinha, O.S.G. Pauwels, M.O. Pereyra, LB. Pestana, P.D.P. Pinheiro, L. Prendini, J. Prokop, C. Rasmussen, M.O. Rödel, M.T. Rodrigues, S.M. Rodríguez, H. Salatnaya, I. Sampaio, A. Sánchez-García, M.A. Shebl, B.S. Santos, M.M. Solórzano-Kraemer, A.C.A. Sousa, P. Stoev, P. Teta, J.F. Trape, C.V.D. Dos Santos, K. Vasudevan, C.J. Vink, G. Vogel, P. Wagner, T. Wappler, J.L. Ware, S. Wedmann y C.K. Zacharie. 2021. The taxonomic impediment: a shortage of taxonomists, not the lack of technical approaches. Zoological Journal of the Linne-

- an Society, 193(2): 381-387.
- Erwin, T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36(1): 74-75.
- Favila, M.E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* (*Nueva Serie*), (72): 1-25.
- Gardner, T.A., J. Barlow, I.S. Araujo, T.C. Avila-Pires, A.B. Bonaldo, J.E. Costa, M.C. Esposito, L.V. Ferreira, J. Hawes, M.I.M. Hernández, M.S. Hoogmoed, R.N. Leite, N.F. Lo-Man-Hung, J.R. Malcolm, L.A.M. Mestre, R. Miranda-Santos, W.L. Overal, L. Parry, S.L. Peters, M.A. Ribeiro-Junior, M.N.F. da Silva, C.D.S. Motta y C.A. Peres. 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, 11(2): 139-150.
- Gasca-Álvarez, H.J., M. Zunino y C. Deloya. 2018. The ninth brachypterous *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the world: a new species from Mexico. *Journal of Natural History*, 52(33-34): 2121-2132.
- Gillett, C.P.D.T. y E.F.A. Toussaint. 2020. Macroevolution and shifts in the feeding biology of the New World scarab beetle tribe Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 130(4): 661-682.
- Halffter, G. 2017. La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana*, 24(2): 77-89.
- Halffter, G. y E.G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, (12-14): 1-308.
- Halffter, G. y M.E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, (27): 15-21.
- Halffter, G. y J.J. Morrone. 2017. An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa*, 4226(1): 001-046.
- Halffter, G., M. Zunino, V. Moctezuma y J.L. Sánchez-Huerta. 2019. The integration processes of the distributional patterns in the Mexican Transition Zone: Phyletic, paleogeographic and ecological factors of a case study. *Zootaxa*, 4586(1): 1-34.
- Halffter, G., V. Moctezuma y G. Nogueira. 2022. A new species of *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from the mountains of Jalisco, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 76(3): 329-335
- Hanski, I. y Y. Cambefort (Eds). 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Hu, F.S. y B.H. Ho. 2021. From taxonomy to ecology:

- Entomologists are essential in environmental science. Comment on Zhou et al. (2019). *Science of the Total Environment*, (790): 147995.
- Hortal, J., F. de Bello, J.A.F. Diniz-Filho, T.M. Lewinsohn, J.M. Lobo y R.J. Ladle. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, (46): 523-549.
- Howden, H.F. y O.L. Cartwright. 1963. Scarab beetles of genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 114(3467): 1-133.
- Howden, H.F. y F. Génier. 2004. Seven new species of Onthophagus Latreille from Mexico and the United States (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). Fabreries, 28(1): 53-76.
- Iwasa, M., Y. Moki y J. Takahashi. 2015. Effects of the activity of coprophagous insects on greenhouse gas emissions from cattle dung pats and changes in amounts of nitrogen, carbon, and energy. *Environmental Entomology*, 44(1): 106-113.
- Joaqui, T., V. Moctezuma, J.L. Sánchez-Huerta y F. Escobar. 2019. The *Onthophagus fuscus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex: an update and the description of a new species. Zootaxa, 4555(2): 151-186.
- Joaqui, T., C.A. Cultid-Medina, W. Dáttilo y F. Escobar. 2021. Different dung beetle diversity patterns emerge from overlapping biotas in a large mountain range of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 48(6); 1284-1295.
- Klingenberg, C.P. y H.F. Nijhout. 1998. Competition among growing organs and developmental control of morphological asymmetry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, (265): 1135-1139.
- Komarek, A. y R.G. Beutel. 2006. Problems in taxonomy and suggestions for a standardized description of new insect taxa. *Entomological Problems*, 36(2): 55-70.
- Lizardo, V., F. Escobar y O. Rojas-Soto. 2017. Diversity and distribution of Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. *Zootaxa*, 4358(2): 271-294.
- Lizardo, V., V. Moctezuma y F. Escobar. 2022. Distribution, regionalization, and diversity of the dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae) using species distribution models. Zootaxa, 5213(5): 546-568.
- Lomolino, M.V. 2004. Conservation biogeography (pp. 293-296). En: Lomolino, M.V. y L.R. Heaney (Eds). *Frontiers of Biogeography: New directions in the geography of nature*. Sinauer, Sunderland.
- Matthews, E.G. 1961. A revision of the genus *Copris* Müller of the western hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana*, (41): 1-139.
- Moctezuma, V. 2021a. Spatial autocorrelation in a Mexican dung beetle ensemble: Implications for biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*, (125): 107548.

- Moctezuma, V. 2021b. El género *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae) de México. *Dugesia-na*, 28(2): 175-220.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2017. A new Species of *Phanaeus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Los Chimalapas, Oaxaca, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 71(1): 47-56.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2019a. New biogeographical makeup for colonisation of the Baja California Peninsula, with the description of a new *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Journal of Natural History, 53(33-34): 2057-2071.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2019b. Una especie nueva de México y un nuevo registro para Guatemala del complejo de especies *Onthophagus dicranius* (Coleoptera: Scarabaeidae). Revista Mexicana de Biodiversidad, (90): e903015.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2020a. New species and redescriptions of the *Onthophagus chevrolati* species complex (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). Annales Zoologici, 70(2): 245-261.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2020b. Three new species of the *Onthophagus chevrolati* species group (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). Biologia, (75): 2277-2286.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2020c. A new species of the *Onthophagus cyanellus* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). The Coleopterists Bulletin, 74(3): 495-501.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2021a. Species redescriptions and new species of the *Onthophagus mexicanus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae), with notes on distribution and rodent-dung beetle associations. *Zoological Studies*, (60): 30.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2021b. Taxonomic revision of the *Phanaeus endymion* species group (Coleoptera: Scarabaeidae), with the descriptions of five new species. *European Journal of Taxonomy*, 747: 1-71.
- Moctezuma, V., G. Halffter y F. Escobar. 2016a. Response of copronecrophagous beetle communities to habitat disturbance in two mountains of the Mexican Transition Zone: influence of historical and ecological factors. *Journal of Insect Conservation*, (20): 945-956.
- Moctezuma, V., M. Rossini, M. Zunino y G. Halffter. 2016b. A contribution to the knowledge of the mountain entomofauna of Mexico with a description of two new species of *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). ZooKeys, 572: 23-50.
- Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta y G. Halffter. 2017. Two new species of the *Phanaeus endymion* species group (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *ZooKeys*, 702: 113-135.
- Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta y G. Halffter. 2020a. Two new species of the *Onthophagus clypeatus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Flori-da Entomologist*, 103(2): 281-287.

- Moctezuma, V., G. Nogueira y G. Halffter. 2020b. A revalidation and a new species in the genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Besoiro*, (30): 3-11.
- Moctezuma, V., B. Hernández, J.L. Sánchez-Huerta, J.L. Navarrete-Heredia y P.A. Martínez-Rodríguez. 2021a. Onthophagus acernorus (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini), a new dung beetle species from Jalisco, Mexico. Zootaxa 5067(1): 122-128.
- Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta y B. Hernández. 2021b. A new Mexican species of the genus *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae).
- Monckton, S.K., S. Johal y L. Packer. 2020. Inadequate treatment of taxonomic information prevents replicability of most zoological research. *Canadian Journal of Zoology*, 98(9): 633-642.
- Mora-Aguilar, E.F., A. Arriaga-Jiménez, C.M.A. Correa, P.G. da Silva, V. Korasaki, P.A. López-Bedoya, M.I. Medina-Hernández, J.D. Pablo-Cea, R.P. Salomão, G. Valencia, K. Vulinek, F.A. Edwards, D.P. Edwards, G. Halffter y J.A. Noriega. 2023. Toward a standardized methodology for sampling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Neotropics: A critical review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, (11): 1096208.
- Morón, M.A (Ed). 2003. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Argania Editio, Barcelona.
- Morrone, J.J. 2020. The Mexican Transition Zone. A natural biogeographic laboratory to study biotic assembly. Springer, Cham.
- Nichols, E., T. Larsen, S. Spector, A.L. Davis, F. Escobar, M. Favila, K. Vulinec y The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conser*vation, (137): 1-19.
- Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezquita, M.E. Favila y The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, (141): 1461-1474.
- Nijhout, H.F. y D.J. Emlen. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, (95): 3685-3689.
- Noriega, J.A., M. March-Salas, S. Castillo, H. García-Q, J. Hortal y A.M.C. Santos. 2021. Human perturbations reduce dung beetle diversity and dung removal ecosystem function. *Biotropica*, 53(3): 753-766.
- Olsoufieff, G.D. 1924. Les Phanaeides (Coleoptera-Lamellicornia). Famille Scarabaeidae Tr. Coprini. *Insecta, Reveu Illustrée d'Entomologie*, (13): 4-172.
- Pereira, F.S. y G. Halffter. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofagia. *Revista Brasileira Entomologica*, (10):

- 53-66.
- Pizzo A., A.L.M. Macagno, S. Dusini y C. Palestrini. 2012. Trade-off between horns and other functional traits in two *Onthophagus* species (Scarabaeidae, Coleoptera). *Zoomorphology*, (131): 57-68.
- Price, D.L. 2009. Phylogeny and biogeography of the dung beetle genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*, (34): 137-150.
- Raine, E.H. y E.M. Slade. 2018. Dung beetle–mammal associations: methods, research trends and future directions. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1897): 20182002.
- Rocha-Ortega, M., P. Rodríguez y A. Córdoba-Aguilar. 2021. Geographical, temporal and taxonomic biases in insect GBIF data on biodiversity and extinction. *Ecological Entomology*, 46(4): 1-11.
- Rossini, M., F.Z. Vaz-de-Mello y M. Zunino. 2018a. Toward a comprehensive taxonomic revision of the "hirculus" group of American Onthophagus Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). European Journal of Taxonomy, (432): 1-21.
- Rossini, M., F.Z. Vaz-de-Mello y M. Zunino. 2018b. A taxonomic revision of the New World *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the *osculatii* species-complex, with description of two new species from South America. *Journal of Natural History*, 52 (9-10): 541-586.
- Sánchez-Huerta, J.L., M. Tonelli, M. Zunino y G. Halffter. 2015. Redescription of *Onthophagus halffteri* Zunino (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with ecological and distributional notes. *The Coleopterists Bulletin*, 69(2): 225-230.
- Scholtz, C.H., A.L.V. Davis y U. Kryger (Eds). 2009. *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft, Sofia-Moscu.

Recibido: 8 de enero 2023 Aceptado: 22 de marzo 2023

- Schoolmeesters, P. 2021. Scarabs: World Scarabaeidae Database (version 2021-03-29). https://www.catalogueoflife.org/data/dataset/1027. Fecha de consulta: 01 de mayo de 2021.
- Spector, S. 2006. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopterists Bulletin Monograph*, (5): 71-83.
- Steffen, W., A. Persson, L. Deutsch, J. Zalasiewicz, M. Williams, K. Richarson, C. Crumley, P. Crutzen, C. Folke, L. Gordon, M. Molina, V. Ramanathan, J. Rockström, M. Scheffer, H.J. Schellnhuber y U. Svedin. 2011. The Anthropocene: from global change to planetary stewardship. *AMBIO*, 40(7): 739-761.
- Tarasov, S. y D. Dimitrov. 2016. Multigene phylogenetic analysis redefines dung beetles relationships and classification (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *BMC Evolutionary Biology*, (16): 257.
- Werner, M. y L.W. Simmons. 2008. The evolution of male genitalia: functional integration of genital sclerites in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, (93): 257–266.
- Wheeler, Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, (359): 571-583.
- Wheeler, Q. 2010. What would NASA do? Mission-critical infrastructure for species exploration. *Systematic and Biodiversity*, 8(1): 11-15.
- Zunino, M. 1981. Note sul alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, (6): 75-86.
- Zunino, M. y G. Halffter. 1988. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie*, (9): 1-211.
- Zunino, M. y G. Halffter. 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, (11): 157-178.

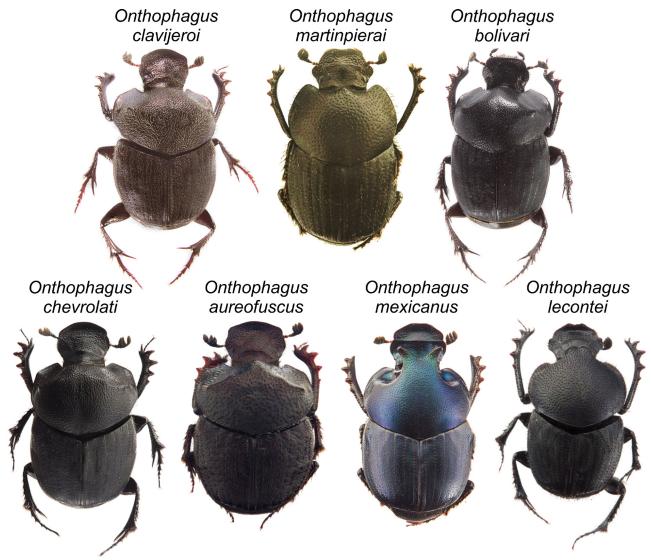


Figura 1. Especies representativas de Onthophagus de las montañas El Pinal y Las Derrumbadas, Puebla, México.

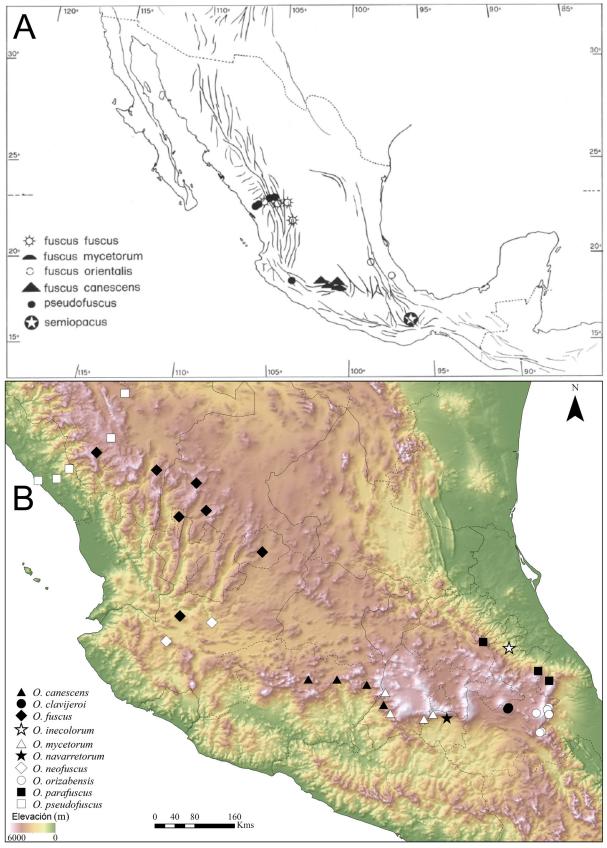


Figura 2. A. Distribución de las especies del complejo *O. fuscus* de acuerdo con Zunino y Halffter (1988). **B.** Distribución actualizada del complejo de especies *O. fuscus*. Anteriormente se pensaba que este complejo estaba integrado por especies exclusivas de las montañas templadas de México. Sin embargo, *O. inecolorum* habita en una región subtropical del declive que desciende desde la Sierra Norte de Puebla hacia la planicie costera del Golfo de México.

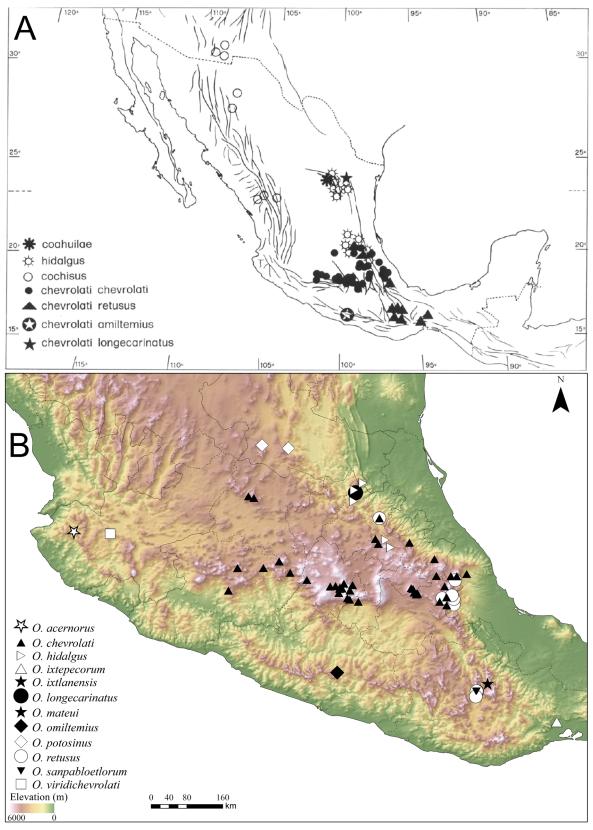


Figura 3. A. Distribución de las especies del complejo *O. chevrolati* de acuerdo con Zunino y Halffter (1988) **B.** Distribución actualizada del complejo de especies *O. chevrolati* en la región central de México. Estudios anteriores sugerían que el complejo y el grupo de especies *O. chevrolati* estaban integrados exclusivamente por especies adaptadas a las regiones de montaña. Sin embargo, se han encontrado diversas especies adaptadas a las tierras bajas tropicales, como *O. ixtepecorum* que habita en las selvas tropicales estacionalmente secas de la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México.

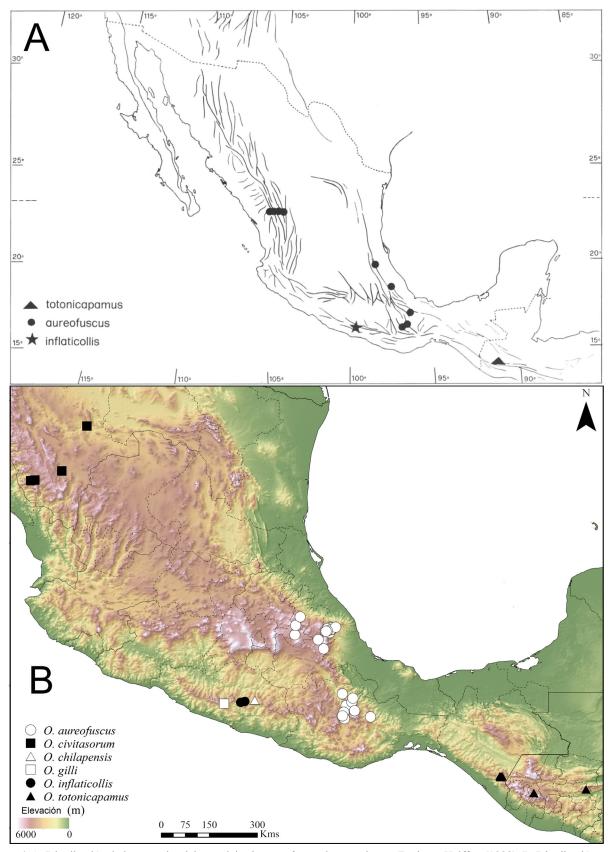


Figura 4. A. Distribución de las especies del complejo *O. aureofuscus* de acuerdo con Zunino y Halffter (1988). **B.** Distribución actualizada del complejo de especies *O. aureofuscus*.

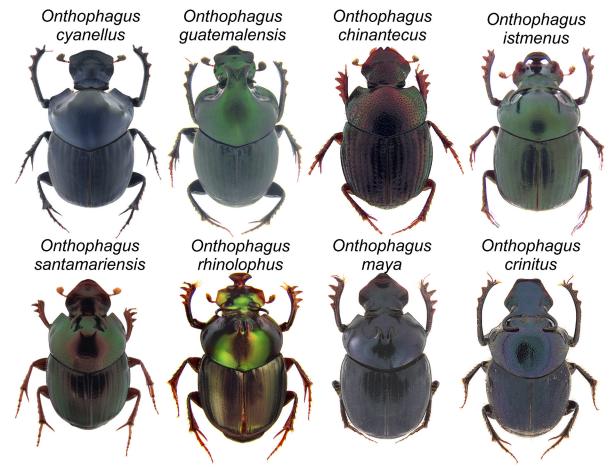


Figura 5. Especies representativas de *Onthophagus* de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Onthophagus maya* y *O. crinitus* fueron modificados de Capello y Halffter (2019).

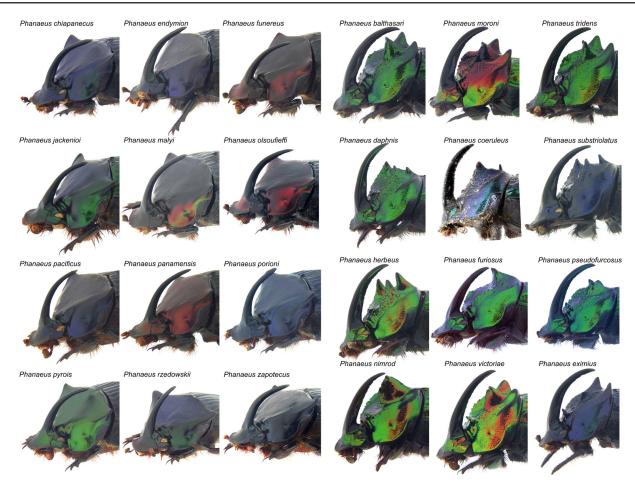


Figura 6. Especies representativas del género *Phanaeus*. Izquierda: Se presentan algunos ejemplares machos del grupo de especies *P. endymion*. Derecha: Ejemplares masculinos del grupo de especies *P. tridens*. Se muestra que el grupo de especies *P. tridens* presenta una morfología pronotal altamente diversificada, que muestra numerosas estructuras distintas como cuernos, quillas y tubérculos; mientras que la morfología pronotal del grupo *P. endymion* es extremadamente homogénea en su configuración general, mostrando poca variación en la estructura triangular del disco pronotal.

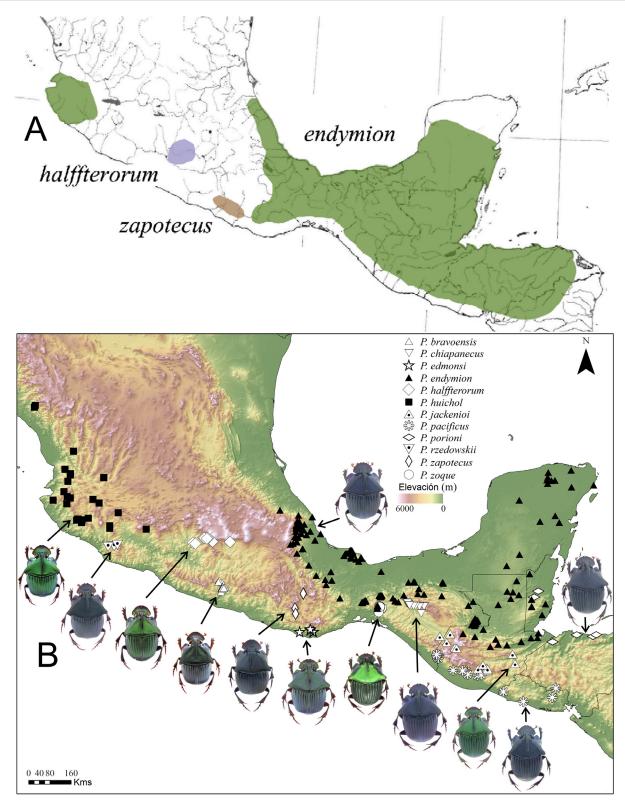


Figura 7. A. Distribución del grupo de especies *P. endymion* de acuerdo con Edmonds y Zídek (2012) en Mesoamérica. Distribución actualizada del grupo *P. endymion* en Mesoamérica. En el primer mapa, se muestra que se consideraba que el grupo *P. endymion* estaba pobremente diversificado, mientras que *P. endymion* era una especie ampliamente distribuida. Sin embargo, el segundo mapa muestra que *P. endymion* es uno de los grupos más diversificados de *Phanaeus*, mostrando su mayor riqueza de especies en las montañas y zonas tropicales de la vertiente del Pacífico Mesoamericano.

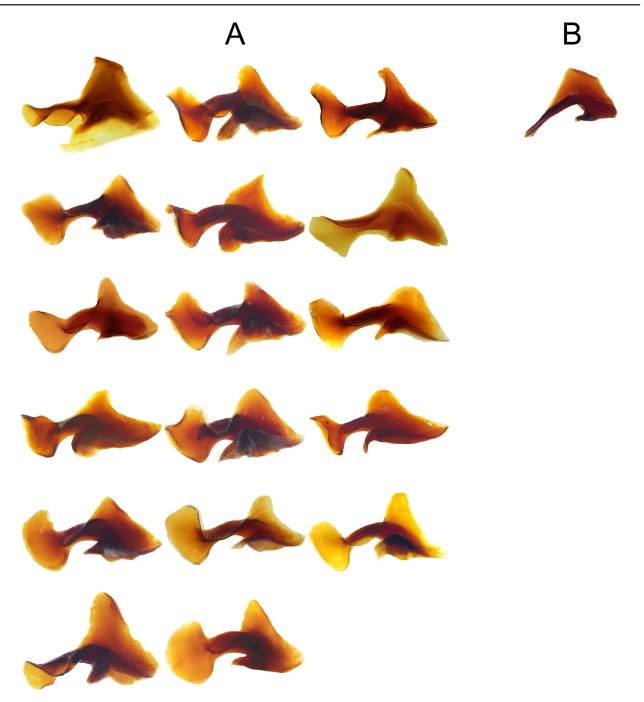


Figura 8. Endofalitos medios de *Phanaeus*. **A.** Grupo de especies *P. endymion*. **B.** Grupo de especies *P. tridens*. Se muestra que los endofalitos de las especies del grupo *P. endymion* se encuentran altamente diversificados en su morfología, mientras que esta estructura es morfológicamente homogénea en el grupo *P. tridens*.

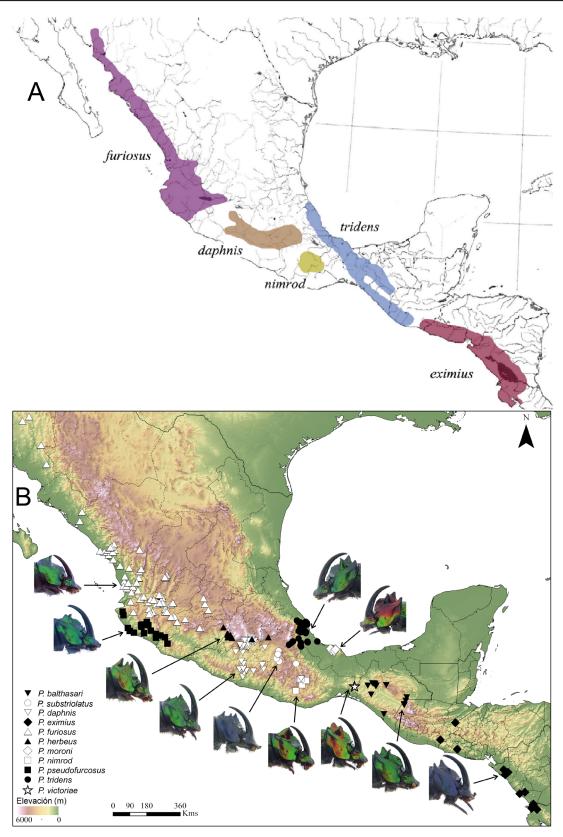


Figura 9. A. Distribución del grupo de especies *P. tridens* de acuerdo con Edmonds y Zídek (2012). **B.** Distribución actualizada del grupo *P. tridens*. Autores anteriores consideraban que el grupo *P. tridens* se encontraba pobremente diversificado. La resurrección de varias especies previamente sinonimizadas (*P. balthasari*, *P. substriolatus*, *P. herbeus*, *P. moroni*, *P. pseudofurcosus* y *P. coeruleus*) y la descripción reciente de un nuevo taxa (*P. victoriae*) cambiaron la percepción del grupo *P. tridens*, que ahora es uno de los más diversificados de *Phanaeus coeruleus* no se muestra en el mapa debido a que se desconoce su ubicación exacta (etiquetado de Puebla, México).

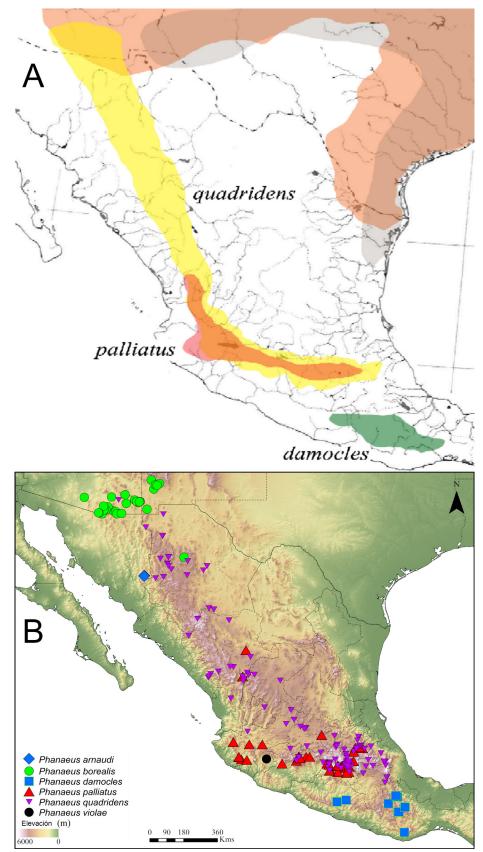


Figura 10. Distribución del grupo de especies *P. quadridens* de acuerdo con Edmonds y Zídek (2012). Distribución actualizada del grupo *P. quadridens*. En años recientes, una especie fue resucitada (*P. borealis*) y dos más fueron descritas (*P. arnaudi* y *P. violae*).

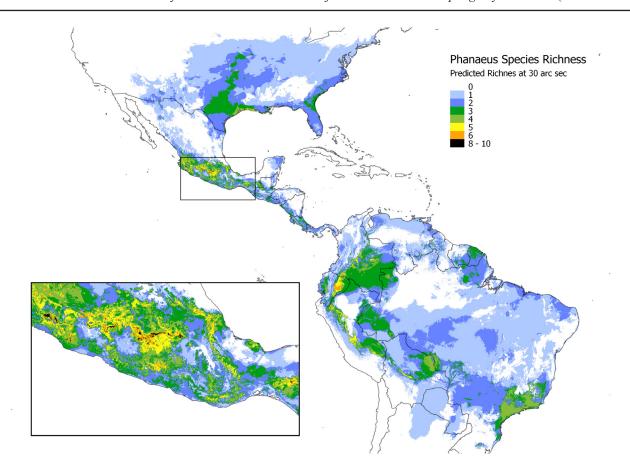


Figura 11. Distribución de *Phanaeus* en el continente americano de acuerdo con Lizardo *et al.* (2022). Se muestra el principal centro de riqueza de especies: el Eje Neovolcánico Transversal en México.

http://zoobank.org/B8BA2FF7-49F2-4480-882B-EF41A3558098

A new *Parichoronyssus* Radovsky, 1966 (Acari: Macronyssidae) associated with the bat *Rhinophylla fischerae* Carter, 1966 (Chiroptera: Phyllostomidae) from Peru, with identification key

Un nuevo *Parichoronyssus* Radovsky, 1966 (Acari: Macronyssidae) asociado con el murciélago *Rhino-phylla fischerae* Carter, 1966 (Chiroptera: Phyllostomidae) de Perú, con clave de identificación

Juan B. Morales-Malacara,1,* and Ricardo Guerrero2

¹Laboratorio de Espeleobiología y Acarología, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, *campus* Juriquilla, Boulevard Juriquilla 3001, C.P. 76230, Querétaro, Querétaro, México; ²Laboratorio de Biología de Vectores y Parásitos, Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.* Corresponding author, morales.malacara@gmail.com

ABSTRACT

The new species *Parichoronyssus tilaperezae* was found parasitizing to the bat *Rhinophylla fischerae* Carter, 1966 in the central region of Peru. The females are described and illustrated. The females of this new species are distinguished from other species of the genus by presenting the setae of the dorsal shield, broad and robust; with conspicuous sternal glands with granular ornamentation; anal shield subtriangular, with anterior margin curved and trilobulated, and with two intermediate concavities, and not interrupted by perianal zone; adanal setae stout and long, and postanal seta stouter and much longer, which looks like a trident. Additionally, an updated key of the twelve known species of the genus *Parichoronyssus* is included.

Key Words: Macronyssidae, Parichoronyssus tilaperezae, new species, Rhinophylla, bat ectoparasites.

RESUMEN

La nueva especie *Parichoronyssus tilaperezae* fue encontrada parasitando al murciélago *Rhinophylla fischerae* Carter, 1966 en la región central del Perú. Las hembras se describen e ilustran. Las hembras de esta nueva especie se distinguen de otras especies del género por presentar las setas de la placa dorsal, anchas y robustas; con glándulas esternales muy conspicuas con ornamentación granular; placa anal subtriangular, con margen anterior curveado y trilobulado, y con dos concavidades intermedias, y la zona perianal no interrumpida; sedas adanales, gruesas y largas, y seda postanal más gruesa y mucho más larga, que asemeja un tridente. Adicionalmente, se incluye una clave actualizada de las doce especies conocidas para el género *Parichoronyssus*.

Palabras clave: Macronyssidae, Parichoronyssus tilaperezae, nueva especie, Rhinophylla, ectoparásito de murciélagos.

The macronyssid mites of the genus *Parichoronyssus* are permanent parasites of bats. These mites usually feed on tissue fluids and occasionally blood from their hosts. They commonly are found on the body and occasionally on the wings of bats. In addition, they have a viviparous development, giving direct birth to protonymphs, but sometimes inactive deutonymphs, which can molt into adults, are found.

Currently the genus *Parichoronyssus* Radovsky, 1966. comprises 11 described species (Radovsky 1966, 1967; Morales-Malacara 1992, 1996; Morales-Malacara and Guerrero 2007; Heddergott 2008; Morales-Malacara and Guerrero 2020), which are associated mainly to bats of the family Phyllostomidae; however, they have also been recorded in Mormoopidae, Emballonuridae, and Noctilionidae in the neotropics (Morales-Malacara and Guerrero 2020). Among the species of the genus, six have been recorded from Peru: P. alexanderfaini Morales-Malacara and Guerrero, 2020, P. bakeri Morales-Malacara and Guerrero, 2007, P. euthysternum Radovsky, 1967, P. lopezi Morales-Malacara, 1996, P. radovskyi Morales-Malacara, 1992, and P. sclerus Radovsky, 1966 (Radovsky 1966, 1967; Morales-Malacara 1992, 1996; Morales-Malacara and Guerrero 2007, 2020; Minaya et al. 2021)

After the revision of ectoparasitic mites on bats in the central region of Peru, we found a few specimens of *Parichoronyssus* on the Fischer's little fruit bat *Rhinophylla fischerae* Carter. Based on the above, the aim of the present study was to describe this new species of the genus *Parichoronyssus*, based on females; therefore, this new species represents the 12th for the genus and the 7th species found in Peru. Additionally, we include an updated key for females of all known species of *Parichoronyssus* distributed in the Neotropical region.

MATERIALS AND METHODS

Specimens of the genus *Parichoronyssus* from Cusco, Peru were obtained (by RG) on loan from the Colección de Parasitología, Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela [CP-MBUCV]. The specimens of the new species were obtained from bats collected in Peru by one of us (RG) and other field collaborators, using nylon mist nets. Each bat was collected (following protocols under a scientific collector license granted to RG: Instituto Nacional de Recursos Naturales (INRENA, Peru), through BIOLAT and SI/MAB, and the Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables, Venezuela, collector license N° 43.00269) and revised for mites. Mites were preserved in vials with ethanol 80%, and posteriorly were cleared with Nesbitt's solution or lactophenol for 2-3 days and mounted in Hoyer's medium (Morales-Malacara and Juste 2002). The specimens of the new species were selected for the type series, which include only females.

Revision and measurements of all the specimens were generated using a Zeiss Axioskop 2 plus microscope (ZA2) with phase contrast optics and with a coupled micrometer (Göttingen, Niedersachen, Germany). Drawings were prepared with the ZA2 with a coupled drawing tube. Photographs were taken with differential interference contrast (DIC) microscope Zeiss Axio Imager.A2, with AxioCam MRc and sofware AxioVision 4.8.2 (Göttingen, Niedersachen, Germany). The nomenclature for idiosomal chaetotaxy follows Lindquist and Evans (1965) and some other morphological features follows Radovsky (2010), Morales-Malacara (1996), and Morales-Malacara and Guerrero (2007; 2020). All measurements are in micrometers.

Parichoronyssus tilaperezae Morales-Malacara and Guerrero n. sp.

(Fig. 1-4) http://zoobank.org/0F32BFED-6861-4319-9CA4-A60A772A2CC4

Diagnosis. Female dorsal shield with 21 pairs of setae; dorsal shield without sculpturing; two setae on peritremal shield. Sternal shield rectangular at the posterior level of *St1*, and with an anterior presternal region with protruded middle portion. Sternal glands conspicuously present with granular-shaped pattern. Epyginial shield broad with lateral margins straight, with two pairs of accessory setae. Anal shield anterior margin biconcave and not interrupted by perianal zone. Adanal setae are quite broad, long, and robust, and the postanal seta is quite broad, much longer, and robust. Unarmed opisthosomal venter with 16 setal pairs. Ventral ridge of coxa I as diagonal ridge from the middle portion of the coxa to posterolateral border; ridges of Coxae II-III curved and with hyaline margin; Coxa IV with fine curved ridge.

Female. *Dorsum* (Fig. 1A). Dorsal shield with 21 pairs of setae, some of them with a brief nimbus on its bases, including 20 primary setal pairs (j1-j2, j4-j6, z2-z3, z5, s3s6, J1-J4, Z1-Z3), and one pair of accessory setae at the middle between the pair J3. Setae j1 small and stout; j2, z2, z3, s5, and r6 stout and large; s3-s4, s6, j5-j6, z5, J1-J3, and Z1-Z3 medium in size and stout; J4 long and slender. Dorsal shield without sculpturing, just it is observed a few lines of the prodorsal sigillae. Dorsal integument with four pairs of slightly robust setae, laterally flanking dark area of dorsal shield covered with striated cuticle; 1st pair r4 medium sized at level of the middle portion of peritreme; 2nd pair R1 almost at level of r6 and immediately posterior to stigma; 3th pair S2 at level of between Z1-Z2 and 4th pair S3 at level of between Z2-Z3; Z5 absent. Peritreme short, ending on dorsum near level of posterior margin of Coxa II. Peritremal shield bearing two robust and medium sized setae r2-r3.

Venter (Figs. 1B, 2-4). Tritosternum bipartite with laciniae smooth and short. Setae on armed and unarmed idiosomal venter rather long and robust. Sternal shield wider than long (Figs. 1B, 2-3); anterior presternal region with protruded middle portion, nearly straight; anterolateral angles of shield formed as sinuous short flanges and concave; lateral margins almost straight but curved posteriorly; posterior margin very weakly arched between angles on pos-

terolateral corners; sternal glands conspicuously present with granular-shaped pattern; sternals St1-St3 robust and long; three pairs of sternal pores, with 3rd pair posterior to St3 and on posterolateral angles of shield; St4 quite robust and long and on the integument laterally flanking the anterior portion of epyginial shield. Epigynial shield rather narrow (Figs. 1B and 2); lateral margins straight at level of epigynial setae, narrow near posterior end, with narrow pointed and rounded tip; with one pair of epigynial setae near midlength of shield; with two pairs of accessory setae (Holotype female with 1 accessory seta out of the tip of epyginial shield: Fig. 1B). Anal shield subtriangular, with anterior margin curved and trilobulated, and with two intermediate concavities, and not interrupted by perianal zone; with latero-posterior outline broad and slightly rounded; adanal setae quite stout and long, and postanal seta stouter and much longer, which looks like a trident (Figs. 1B and 4). Cribum with 3 rows of denticles. Unarmed opisthosomal venter with 16 setal pairs (Fig. 1B).

Legs. Coxa I with one ventral ridge extending posteriorly from middle portion of coxa and with thinner hyaline margin, and with slightly cuplike depression distal to ridge (Figs. 1B and 2). Coxae II-IV ventral ridge with curved projecting hyaline margin (Figs. 1B and 2). Leg chaetotaxy as in Table 1.

Gnathosoma. Deutosternal groove with nine denticles. Hypostomal setae h1 imperceptible or absent, h2 (5-6) minute, and h3 and pc thin and medium-sized (16-21). Palpal trochanter with lateral seta small (9), medial seta absent.

Measurements. HOLOTYPE ♀ (followed in parenthesis of 1 PARATYPE ♀): idiosoma length 395 (-- [broken specimen]), width at level of peritreme 245 (-- [broken specimen]); dorsal shield length 352 (353), width at level of s4, 182 (184); sternal shield length at level of anterolateral corner of shield near St1, 93 (92), width at level of St2, 106 (106). Setal lengths: J1, 11 (10); J2, 45 (41); J2, 40 (36); J3, 34 (37); J3, 21 (20); J3, 25 (25); J3, 36, 17 (17); J3, 27 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (19); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (19); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (19); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J1, 18 (19); J3, 18 (18); J3, 17 (18); J4, 27 (25); J3, 18 (19); J4, 27 (25); J3, 29 (23); J4, 29 (23); J4, 20 (23);

Male, Deutonymph, and Protonymph. Unknown

Type series. HOLOTYPE ♀, 1 PARATYPE ♀, ex *Rhinophylla fischerae* ♀, Armihuari, Río Camisea, La Convención, Cusco, Perú. R. Guerrero (301-010597) [field number].

Etymology. The species name "tilaperezae" is dedicated to Dr. Tila M. Pérez, as an homage to her extraordinary academic and scientific trajectory throughout many years devoted to Acarology.

Remarks. Some morphological features of *P. tilape-rezae* n. sp. are similar to *P. alexanderfaini*, including the sternal shield's outline, the presence of the sternal glands, and the robust and long adanal and postanal setae (Morales-Malacara and Guerrero, 2020). However, *P. tilape-*

rezae n. sp. is easily distinguished from *P. alexanderfaini* by the sternal glands with a granular-shaped pattern, and the adanal and postanal setae are rather robust and longer, which looks like a trident. In *P. alexanderfaini* the sternal glands have a fingerprint pattern, and the adanal and postanal setae are slightly robust, almost the same size, and do not looks like a trident.

Additionally, concerning the chaetotaxy of the leg segments, in some species of the genus *Parichoronyssus*, uni-deficiency or bi-deficiency condition has been occasionally observed in the total number of setae, mainly in some leg segments such as the genu and the tibiae. But comparing both species, *P. alexanderfaini* and *P. tilaperezae* n. sp., that it is noteworthy that *P. alexanderfaini*, shows uni-deficiency of setae in Trochanter III (4), and tibia I-II (12, 8 respectively) and bideficiency in Genua II (8) (see Morales -Malacara and Guerrero 2020), about *P. tilaperezae* n. sp. has a regular pattern of setae in the Trochanter III (5) and the tibiae I-II (13, 9 respectively). The rest of the leg chaetotaxy in other leg segments is similar in both species.

On the other hand, it is noteworthy that both species share hosts that belong to the genus *Rhinophylla*. This could reflect that they have evolved in parallel with their hosts, *Rhinophylla fischerae* and *Rhinophylla pumilio*, respectively, and reinforces the evidence of both *Rhinophylla* species as sister species, as mentioned by Wright and collaborators (1999).

The presence of *P. tilaperezae* n. sp. on *Rhinophylla fischerae* suggests it is a monoxenous species at the moment. If so, its distribution may be related to *R. fischerae*, which occur in the Amazonian region of Brazil, Colombia, Ecuador, Perú and Venezuela (Gardner, 2007).

Key to known species of *Parichoronyssus*, is an update from Morales-Malacara and Guerrero (2020) (Females) 1. Dorsal shield with 13 setal pairs; setae j4-j6, and z5 lack-Dorsal shield with>13 setal pairs; setae j4-j6, and z5 present4 2. Unarmed opisthosomal venter with > 24 setal pairs; se-Unarmed opisthosomal venter with < 14 setal pairs; setae J4>20µ kretzschmari Heddergott, 2008 3. Setae r2 on dorsal integument present; setae $j2 \ge 20\mu$, and setae $s4 \ge 30\mu$ radovskyi Morales-Malacara, 1992 Setae r2 on dorsal integument absent; setae $j2 \le$ 20μ , and setae $s4 \leq 20\mu$ bakeri Morales-Malacara and Guerrero, 2007 4. Dorsal shield with 18 setal pairs; dorsal setae J1 and Dorsal shield with > 18 setal pairs; dorsal setae J1 and 5. Sternal grands present; 2 setal pairs on epyginial shield; seta $r6 \ge 28\mu$ sclerus Radovsky, 1967 Sternal glands absent; 1 setal pair on epyginial shield; seta r6≤14µ....moralesmalacariHeddergott,2008 6. Dorsal shield with 23-24.5 setal pairs; coxa I with 3 ventral ridges lopezi Morales-Malacara, 1996 Dorsal shield with 20 setal pairs; coxa I with 2 or 1 ven-7. Anterior margin of anal shield interrupted by perianal

zone 8

Dosal shield with conspicuous reticulated sculpturing; Sternal glands absent; 1 setal pair on epyginial shield

Epyginial shield with 3 setal pairs; adanal and postanal seta longer that the other unarmed opisthosomal setae11 11. Dorsal shield setae narrow and setiform; sternal glands with a fingerprint pattern; adanal ($\geq 30 \mu \times 5 \mu$) and postanal ($\geq 30 \mu \times 3 \mu$) setae slightly broad, robust and long alexanderfaini Morales-Malacara and Guerrero, 2020

Dorsal shield setae broad and robust; sternal glands with a granulated pattern; adanal ($\geq 50\mu \times 7\mu$) and postanal ($\geq 80\mu \times 7\mu$) setae broad, robust and very long, that looks like a trident *tilaperezae* n. sp.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful for the support in the field work in Peru, which resulted in obtaining the ectoparasitic mites, especially the team led by Don Wilson, Robert Baker and César Ascorra. We thank Abelardo Sandoval for his help in the fieldwork. It also highlights the support of Don E. Wilson director of BIOLAT program (Manu) and Francisco Dallmeier director of the Monitoring and Assessment of Biodiversity Program (SI/MAB). We thank the Instituto Nacional de Recursos Naturales (INRENA, Peru), through BIOLAT and SI/MAB), and the Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables, Venezuela, for collectors licenses (N° 43.00269). We express our gratitude to Laura Del Castillo Martínez for her assistance in mounting the specimens on microscope slides. To Leon E. Ibarra Garibay (Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, campus Juriquilla) for his assistance with photographs edition. For their comments on a draft of the manuscript, we express our appreciation to Gabriela Castaño-Meneses (Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, campus Juriquilla).

LITERATURE CITED

Gardner, A.L. 2007. Order Chiroptera. (pp. 187-484). In: Gardner, A.L. (Ed.). Mammals of South America. Vol. 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. The University of Chicago Press. U.S.A.

Heddergott, M. 2008. Two new species of *Parichoronyssus* Radovsky, 1966 (Acari, Dermanyssoidea, Macronyssidae) from bats of the genus *Phyllostomus* (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomydae) in Paraguay and Cuba. *Spixiana*, 31(2): 183-193.

Lindquist, E.E., and G.O. Evans. 1965. Taxonomic concepts in the Ascidae, with a modified setal nomenclature for the idiosoma of the Gamasida (Acarina: Me-

- sostigmata). Memoirs of the Entomological Society of Canada, 47: 1-64.
- Minaya, D., J. Mendoza and J. Iannacone. 2021. Ectoparasitic fauna on the common vampire bat *Desmodus rotundus* (Geoffroy, 1810) (Chiroptera: Phyllostomidae) from Huarochiri, Lima, and a checklist of ectoparasites in bats of Peru. *Graellsia*, 77(1): e135.
- Morales-Malacara, J.B. 1992. New species of the genus *Parichoronyssus* (Acari: Macronyssidae) on *Tonatia evotis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern México. J *Journal of Medical Entomology*, 29(3): 556-560.
- Morales-Malacara, J.B. 1996. Genus *Parichoronyssus* (Acari: Macronyssidae) and a description of a new species from Mexico. *Journal of Medical Entomology* 33(1): 148–152.
- Morales-Malacara, J.B. and R. Guerrero. 2007. A new species of *Parichoronyssus* (Acari: Dermanyssoidea: Macronyssidae) from bats of the genus *Phyllostomus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Peru and Venezuela, with keys to the species of *Parichoronyssus*. *Journal of*

Recibido: 13 de abril 2023 Aceptado: 8 de mayo 2023

- Medical Entomology, 44(1): 8-13.
- Morales-Malacara, J.B. and R. Guerrero. 2020. Two new species and new records of mites of the genus *Parichoronyssus* (Acari: Macronyssidae) from South American bats (Chiroptera), with a key to the known species of the genus. *Journal of Medical Entomology*, 57(2): 404-417.
- Morales-Malacara, J.B. and J. Juste. 2002. Two new species of the genus *Periglischrus* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) on two bat species of the genus *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Southeastern Mexico, with additional data from Panama. *Journal of Medical Entomology*, 39(2): 298-311.
- Radovsky, F.J. 1966. Revision of the macronyssid and laelapid mites of bats: outline of classification with description of new genera and new type species. *Journal of Medical Entomology*, 3(1): 93-99.
- Radovsky, F.J. 1967. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. *University of California Publications in Entomology*, 46: 1–288.
- Radovsky, F.J. 2010. Revision of genera of the parasitic mite Family Macronyssidae (Mesostigmata: Dermanyssoidea) of the World. Indira Publishing House, West Bloomfield, Michigan, U.S.A.
- Wright, A.J., R.A. Van Den Bussche, B.K. Lim, M.D. Engstrom and R.J. Baker. 1999. Systematics of the genera *Carollia* and *Rhinophylla* based on the cytochrome-B Gene. *Journal of Mammalogy*, 80(4): 1202-1213.

Table 1. Leg chaetotaxy of female of Parichoronyssus tilaperezae n. sp.

Leg	Coxa	Trochanter	Femur	Genu	Tibia	Tarsus
I	2	1-1/3-1 (6)	2-5/4-1 (12)	2-6/3-1 (12)	2-7/3-1 (13)	
II	2	1-0/3-1 (5)	1-4/4-1 (10)	2-4/3-1 (10)	2-3/3-1 (9)	2-/-2 (17)
III	2	1-0/4-0 (5)	0-4/2-0 (6)	1-2/3-1 (7)	1-1/3-1 (6)	2-/-2 (17)
IV	1	1-0/3-1 (5)	1-2/2-1 (6)	1-1/2-0 (4)	0-1/3-1 (5)	2-/-2 (17)

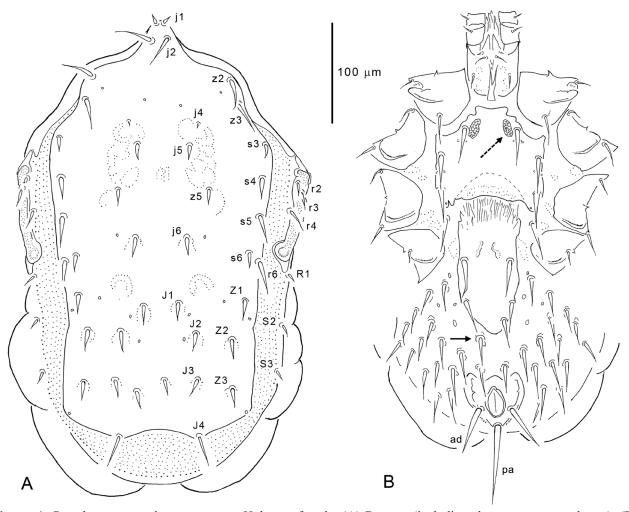
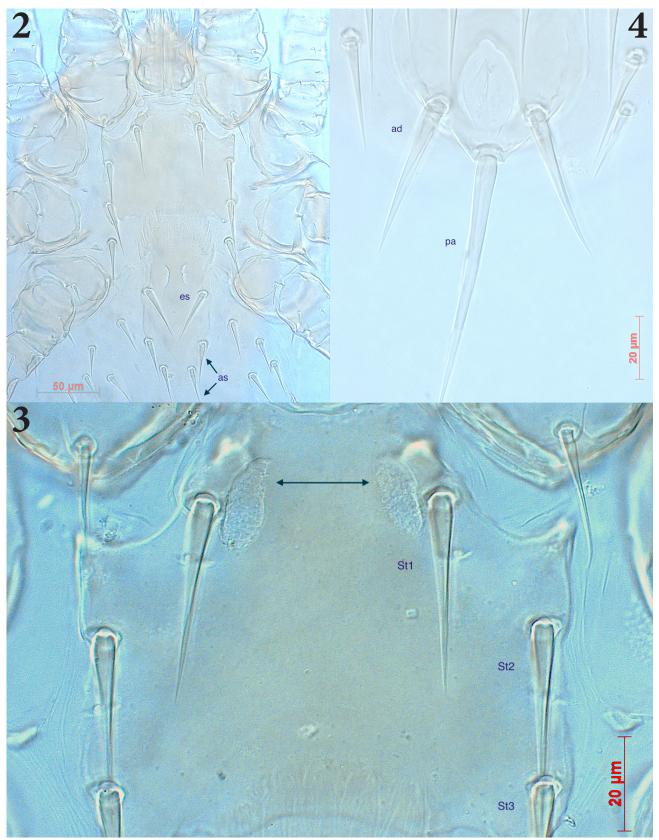


Figure. 1. Parichoronyssus tilaperezae n. sp. Holotype female. (A) Dorsum (including chaetotaxy nomenclature). (B) Venter (ad: adanal setae; pa: postanal seta; dashed arrow: sternal gland; arrow: accessory seta out of the tip of epyginial shield).



Figures 2-4. *Parichoronyssus tilaperezae* n. sp. **2.** Paratype female photograph. Gnathosomal base, coxae, sternal and epyginial shield (es: epigynial setae; as (arrows): accessory setae). **Fig. 3.** Holotype female photograph. Detail of Sternal shield (Sternal setae: St1, St2, St3; Arrows: sternal glands with granular-shaped pattern). **Fig. 4.** Holotype female photograph. Anal shield, adanal (ad) and postanal setae (pa).

Photinus favilai y P. tilae nuevas especies de luciérnagas de México (Coleoptera: Lampyridae)

Photinus favilai and P. tilae new firefly species from Mexico (Coleoptera: Lampyridae)

Ishwari G. Gutiérrez-Carranza^{1,2,3,*}, Santiago Zaragoza-Caballero^{1,4} y Daniel E. Domínguez-León^{1,2,5}

¹Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Apartado Postal 70-153, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México; ²IUCN Species Survival Commission-Firefly Specialist Group, Gland, Suiza; ³ORCID: https://orcid.org/0000-0002-9711-2951; ⁴ORCID: https://orcid.org/0000-0002-35-318X; ⁵ORCID: https://orcid.org/0000-0003-3848-7355; *Autor de correspondencia: ishwariggc@gmail.com

RESUMEN

A partir del estudio de la configuración del edeago, se describen dos especies del género *Photinus* Laporte, 1833 que carecen de excrecencias dorsobasales: *P. favilai* sp. nov. segunda especie de luciérnaga registrada para el estado de Zacatecas y se compara con la morfología de *P. lewisae* Zaragoza-Caballero y López-Pérez, 2023; *P. tilae* sp. nov. procedente de los estados de Jalisco y Oaxaca; se comenta su relación con *P. furcatus* Zaragoza-Caballero, 2000 y *P. juarezae* Zaragoza-Caballero, 1996. Adicionalmente, se presenta un mapa de distribución.

Palabras clave. Photinini, Paraphotinus, Photinus furcatus, excrecencias dorsobasales, taxonomía, Jalisco, Oaxaca, Zacatecas.

ABSTRACT

Based on the study of the configuration of male genitalia, two species of the genus *Photinus* Laporte, 1833 lacking basidorsal excrescences, are described: *P. favilai* sp. nov. the second firefly species recorded for the state of Zacatecas and is compared with the morphology of *P. lewisae* Zaragoza-Caballero y López-Pérez, 2023; *P. tilae* sp. nov. from the state of Jalisco and Oaxaca; its relationship with *P. furcatus* Zaragoza-Caballero, 2000 and *P. juarezae* Zaragoza-Caballero, 1996 is discussed. Additionally, a distribution map is presented.

Key words. Photinini, Paraphotinus, Photinus furcatus, basidorsal excrescences, taxonomy, Jalisco, Oaxaca, Zacatecas.

Photinus Laporte, 1833:141 es un género americano, con excepción de *P. signaticollis* (Blanchard in Brullé, 1846) introducida en España y Francia (Koken *et al.* 2022; Zaragoza-Caballero *et al.* 2023a), cuenta con el mayor número de especies de la subfamilia Lampyrinae con un total de 444 especies descritas (Zaragoza-Caballero *et al.* 2023a; 2023b). En México este género destaca por su diversidad; se han registrado 175 especies lo que representa el 63% de las luciérnagas mexicanas y el 40% del total de especies del taxón, de manera que nuestro país se considera un centro de diversificación de *Photinus* (Zaragoza-Caballero *et al.* 2023b).

Photinus es un género difícil de caracterizar y recientemente los géneros Ellychnia Blanchard, 1845, Macrolampis Motschulsky, 1853 y Paraphotinus Zaragoza, 1995 fueron sinonimizados por Zaragoza-Caballero et al. (2023a). Aunque se ha comentado la relevancia de las características de los estados juveniles para reconocer algunos géneros y especies dentro de Photinini, solo se ha descrito el ciclo de vida de P. extensus Gorham, 1881 (Archangelsky 2010; Zurita-García et al. 2022) y tomando en consideración el número de especies, prácticamente los datos sobre larvas y pupas en este género son insuficientes. Por otro lado, la exploración de los genitales de la hembra ha resultado fructífera en el reconocimiento de especies dentro del género

Pyropyga Motschulsky, 1852 [Photinini] (Gutiérrez-Carranza et al. 2023a); sin embargo, en Photinus se desconoce la hembra en la mayoría de las especies. Los adultos presentan características variables, no obstante, se pueden reconocer por la siguiente combinación de caracteres: con o sin aparato luminoso; cabeza cubierta por el pronoto; frente angosta y vertical; antenas filiformes o ligeramente aserradas y aplanadas, con 11 antenómeros, cortas o largas, de ordinario rebasando el borde posterior de las metacoxas; sutura frontoclipeal membranosa; mandíbulas falcadas; último palpómero maxilar fusiforme y el último labial securiforme; pronoto con abundantes poros glandulares y sin manchas traslúcidas; uñas simples; abdomen con 8 esternitos visibles, en los machos último esternito ojival y en las hembras de ordinario triangular y hendido en la parte media; espiráculos abdominales abiertos pleuralmente; edeago trilobulado, alargado, con la pieza basal y lóbulos laterales libremente articulados; lóbulo medio con o sin excrecencias dorsobasales (Zaragoza-Caballero et al. 2023b).

A pesar del incremento de información taxonómica y del creciente interés por estudiar a estos escarabajos luminosos, se estima que existe un gran número de especies por describir considerando que hay material indeterminado en las colecciones biológicas y en un país megadiverso, como lo es México, aún falta trabajo de campo en lugares poco

explorados. Lo anterior se demuestra con el aumento de nuevos registros y la constante descripción de nuevas especies (Gutiérrez-Carranza *et al.* 2023a; 2023b; Lima *et al.* 2021; Zaragoza-Caballero *et al.* 2020; Zaragoza-Caballero *et al.* 2023b).

El objetivo de este trabajo es contribuir al conocimiento taxonómico de *Photinus* con la descripción de dos especies nuevas, además se presenta un mapa con la distribución de las especies más cercanas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las nuevas especies se reconocieron con base en el estudio morfológico de 157 ejemplares curados y montados en seco que se encuentran depositados en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM).

Trabajo de gabinete. Con ayuda de agujas de disección (elaboradas con minucias Entosphinx® de 0.15mm), fórceps BioQuip© No.5 y un microscopio estereoscópico Carl ZeissTM modelo SteREO Discovery. V8 se aisló el edeago y se limpió el tejido excedente de forma manual con KOH al 10%, posteriormente se fijó la pieza basal del edeago con goma entomológica en la punta de triángulos de opalina con el fin de facilitar su observación. Las medidas se expresan en milímetros. Para las siguientes estructuras las medidas se tomaron en vista dorsal: largo y ancho total del cuerpo, largo y ancho del pronoto, largo y ancho de los élitros. Vista frontal: distancia interocular, distancia interantenal, largo de la fosita antenal. Vista lateral: largo y ancho del ojo. Vista ventral: largo de las antenas, longitud de los fémures, tibias y tarsos, longitud de las espinas tibiales, longitud de los esternitos. Para el edeago se tomó la longitud de la pieza basal, lóbulo medio y lóbulos laterales (rama dorsal y rama ventral). La nomenclatura de los colores se estandarizó con base en Syme (1821).

Obtención de imágenes y datos de distribución. Las fotografías se tomaron en el "Laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad II" (LANABIO 2) del Instituto de Biología-UNAM con un microscopio estereoscópico Carl Zeiss™ modelo AXIO Zoom.V16, equipado con una cámara Zeiss™ Axiocam modelo MRc5 y con el software ZEN™=Zeiss Efficient Navigation pro-2012. Todas las fotografías se tomaron con un objetivo Plan-NEOFLUAR Z 1.0x/0.25 FWD 56 mm. La información geográfica se obtuvo a partir de Zaragoza-Caballero (1996; 2000), Zaragoza-Caballero *et al.* (2023b) y de ejemplares depositados en la CNIN-IBUNAM; el mapa se elaboró con el software ArcGIS Desktop versión 10.6 (ESRI 2011) y las provincias biogeográficas siguen el criterio de Morrone *et al.* (2017).

RESULTADOS

Familia: Lampyridae Rafinesque 1815:110 Subfamilia: Lampyrinae Rafinesque 1815:110 Tribu: Photinini LeConte, 1881:30

Photinus favilai

Gutiérrez-Carranza y Zaragoza-Caballero, sp. nov. Fig. 1a-e

http://zoobank.org/A641D7A1-080C-45A2-AB17-15EEA5748304

Holotipo macho. Talla. Largo 9.76, ancho 2.54. Cuerpo alargado, paralelo; color marrón obscuro a excepción de: disco del pronoto amarillo crema, con los bordes laterales y mancha apical marrón ámbar en forma de copa y esbozos de máculas laterales rojizas flor-durazno; coxas, trocánteres, dos tercios proximales de los fémures y uñas ambarinas. Aparato luminoso ocupando toda la superficie de los esternitos 5 y 6.

Cabeza. Grande (1.73), casi tan ancha como el pronoto (2.5), totalmente cubierta. Espacio interocular (0.84), plano, superficie opaca y espaciadamente pilosa, menor al largo del ojo (0.89); ojos finamente facetados, prominentes 1/2 de la longitud de la cabeza, semiesféricos, en vista lateral más largos (0.89) que anchos (0.52); frente vertical; distancia interantenal casi tan ancha como la fosita antenal (0.22); antenas filiformes, cilíndricas y cortas (2.98), apenas rebasando el mesosterno, 1.4 veces más largas que el pronoto (2.04), escapo claviforme, tan largo (0.42) como los dos antenitos ulteriores juntos (0.43), el segundo antenito corto (0.15), del tercero al noveno de 0.28, el décimo de 0.20 y el undécimo alcanza 0.25; sutura frontoclipeal conspicua y membranosa, cóncava; clípeo rectangular, con el borde anterior cóncavo, superficie con sedas largas regularmente distribuidas; mandíbulas falcadas, esbeltas, angularmente arqueadas, con sedas en su base externa; labro membranoso, triangular; palpómero maxilar apical romboidal; el labial securiforme.

Tórax. Pronoto semicircular, más ancho (2.5) que largo (2.04), borde posterior hendido en la parte media, ángulos posteriores redondeados, disco ligeramente convexo con un surco medio, explanaciones laterales poco evidentes, con poros glandulares abundantes en la región posterior, superficie opaca con pilosidad abundante y decumbente; escutelo espatulado con el ápice acuminado, superficie convexa, integumento rugosamente punteado y pilosidad abundante, decumbente; élitros paralelos, posteriormente disminuidos, casi 7 veces más largos (7.72) que anchos (1.13), integumento rugosamente punteado, superficie opaca, pilosidad de dos tipos: procumbente y otra muy corta e imbricada, epipleura angosta; espiráculos respiratorios mesotorácicos membranosos, orbiculares, no tubulares y con su base proyectada transversalmente; patas cortas y esbeltas, semejantes entre sí pero sucesivamente más largas: longitud de los profémures de 1.06 y las protibias de 1.11, mesofémures de 1.21 y mesotibias de 1.30, metafémures de 1.21 y metatibias de 1.49, fémures fusiformes, lateralmente aplanados, tibias aplanadas y distintamente acanaladas, con el borde externo crenulado y el margen apical entero, espinas tibiales 2-2-2 de longitud semejante (0.11), tarsómeros lateralmente no comprimidos, primer metatarsómero más largo (0.36) que los dos siguientes juntos (0.31), el cuarto bífido cubriendo la mitad del quinto, con un cojinete de sedas ventrales, uñas simples.

Abdomen. Los esternitos se encuentran proyectados lateralmente hacia los terguitos, de manera que los espiráculos se encuentran pleuralmente abiertos, esternitos 1-2 de 0.65 y el 3 - 4 de 0.84, presentan la parte media del borde posterior ligeramente ondulada y los ángulos posteriores casi rectos, esternito 5 y 6 de 0.84 con poros estigmatiformes, la parte media del borde posterior ligeramente emarginada y los ángulos posteriores romos, esternito 7 de 0.37 con la parte media del borde posterior hendido y ángulos posteriores redondos y el esternito 8 de 0.56, ojival, con la superficie plana y el ápice emarginado; pigidio con el borde posterior mucronado y ángulos posteriores ligeramente redondos. Edeago. Pieza basal simétrica, ligeramente más larga (0.48) que los lóbulos laterales (0.40), con el margen posterior distintamente escotado; lóbulo medio largo (0.50), cilíndrico y en vista lateral poco curvado, superficie dorsal membranosa, superficie lateral esclerosada y crenulada con la porción apical membranosa y la superficie ventral esclerosada de integumento liso y brillante con la porción apical membranosa, sin excrecencias dorsobasales, orificio medio abierto apicalmente; lóbulos laterales simétricos (0.40), en vista lateral curvados y con el ápice romo, adicionalmente, presentan la superficie interna membranosa y el borde ventral interno crenulado.

Hembra desconocida.

Comentarios taxonómicos. Photinus favilai sp. nov. está estrechamente relacionada con P. lewisae Zaragoza-Caballero y López-Pérez, 2023, especie de la cual se puede segregar por la talla general de cuerpo, siendo en P. lewisae largo: 8.71 y ancho 2.72, el color del cuerpo ambarino y la mancha pronotal es alargada, además, los esternitos son más largos y punteados y el borde apical del pigidio es romo; por el contrario, P. favilai presenta una talla de largo: 9.76 y ancho de 2.54, el color es negro, la mancha pronotal es distintamente más ancha en la región posterior de manera que exhibe una forma de "copa", los esternitos son de longitud similar y sin puntuaciones laterales y el borde apical del pigidio es mucronado. De acuerdo con la configuración morfológica del edeago, se pueden distinguir fácilmente porque el integumento de la superficie lateral del lóbulo medio y del borde ventral interno de los lóbulos laterales, es crenulado en P. favilai; en tanto que, es liso y brillante en P. lewisae.

Etimología. Especie dedicada al Dr. Mario Enrique Favila Castillo. El epíteto específico corresponde al primer apellido. En reconocimiento a la labor realizada por el Dr. Mario, destacado entomólogo estudioso del comportamiento sexual y ecología y sistemática de Scarabaeinae.

Material examinado. HOLOTIPO. 1 & MÉXICO: ZA-CATECAS: Sombrerete, Sierra de Órganos, 23°47'18" N,

103°48'23" W, 26-27-v-2018, 2316 msnm, trampa de luz, cols. Petr Švácha y Nayeli Gutiérrez. [COL. TIP. 03852]. PARATIPOS. 10 ♂, mismos datos que el holotipo. [COL. TIP. 03853-03862]. El holotipo y paratipos se encuentran depositados en la CNIN-IBUNAM.

Variación. La talla general del cuerpo varía entre largo: 8.81 a 10.45 y ancho: 2.62 a 2.90.

Photinus tilae

Gutiérrez-Carranza y Zaragoza-Caballero, sp. nov. Fig. 2a-e

http://zoobank.org/754ADA3-9179-4C92-9911-24B7BCC7274A

Holotipo macho. Talla. Largo 4.85, ancho 1.92. Cuerpo casi paralelo y aplanado; color marrón a excepción de: disco del pronoto amarillo crema, con una banda longitudinal posteriormente más ancha marrón claro y esbozos de máculas laterales rojizas flor-durazno; márgenes laterales y suturales de los élitros, palpos maxilares y labiales blancos-amarillentos cremosos; escapo marrón claro; mandíbulas, coxas, trocánteres, dos tercios proximales de los fémures y uñas ambarinas; cuarto y séptimo esternito lúteos. Aparato luminoso ocupando toda la superficie de los esternitos 5 y 6, además, presenta rosetas punteadas de fotocitos distribuidas irregularmente debajo del tegumento de la superficie media de los esternitos 1-4 (Fig. 2b).

Cabeza. Grande, casi tan ancha (1.03) como el pronoto (1.44), totalmente cubierta. Espacio interocular (0.40) ligeramente cóncavo en su parte media, superficie rugosa, brillante y espaciadamente pilosa, menor al largo del ojo (0.50); ojos finamente facetados, prominentes 1/2 de la longitud de la cabeza, semiesféricos, en vista lateral casi tan largos (0.50) como anchos (0.55); frente vertical; distancia interantenal menor (0.07) que lo ancho de la fosita antenal (0.15); antenas filiformes, cilíndricas y largas (1.82), casi sobrepasando las coxas posteriores, 1.7 veces más largas que el pronoto (1.07), escapo claviforme, más corto (0.24) que los dos antenitos ulteriores juntos (0.30), el segundo antenito corto (0.13), el tercero y el cuarto más largos que los subsiguientes (0.17), el quinto y el sexto de 0.16, del séptimo al décimo de 0.15 y el undécimo alcanza 0.19; sutura frontoclipeal conspicua y membranosa, cóncava; clípeo rectangular, con el borde anterior recto y mucronado en la parte media, superficie con sedas largas irregularmente distribuidas; mandíbulas falcadas, esbeltas, angularmente arqueadas, con sedas abundantes en su base externa; labro membranoso, triangular; palpómero maxilar apical romboidal; el labial securiforme.

Tórax. Pronoto semicircular, más ancho (1.44) que largo (1.07), borde posterior cóncavo, ángulos posteriores obtusos, disco convexo, explanaciones laterales anchas y acanaladas, con poros glandulares abundantes con excepción de la superficie media de la banda longitudinal y las máculas rojizas, superficie brillante con pilosidad abundante y decumbente; escutelo espatulado con el borde posterior truncado, superficie plana, brillante, integumento punteado

y pilosidad abundante, decumbente; élitros ligeramente aovados, cuatro veces más largos (3.78) que anchos (0.96), integumento chagrinado y rugosamente punteado, pilosidad decumbente de dos tipos: una larga y otra muy corta e imbricada, epipleura ancha, limitada por una costilla ancha a la base y que gradualmente disminuye al ápice; espiráculos respiratorios mesotorácicos poco esclerosados, orbiculares, no tubulares y con su base proyectada transversalmente; patas cortas y esbeltas, semejantes entre sí pero sucesivamente más largas: longitud de los profémures de 0.63 y las protibias de 0.74, mesofémures de 0.78 y mesotibias de 0.80, metafémures de 0.85 y metatibias de 0.89, fémures fusiformes, lateralmente aplanados, tibias aplanadas, no acanaladas, ligeramente dilatadas al ápice, con el borde externo crenulado y el margen apical ondulado, espinas tibiales 1-2-2 de longitud semejante (0.06), tarsómeros lateralmente comprimidos, primer metatarsómero tan largo (0.20) como los dos siguientes juntos (0.20), el cuarto bífido con un cojinete de sedas ventrales, uñas simples.

Abdomen. Los esternitos se encuentran proyectados lateralmente hacia los terguitos, de manera que los espiráculos se encuentran pleuralmente abiertos, esternitos 1 - 3 de 0.22y el 4 de 0.17, presentan la parte media del borde posterior ligeramente ondulada y los ángulos posteriores rectos, esternito 5 de 0.54 y el 6 de 0.50 con poros estigmatiformes, la parte media del borde posterior emarginada y los ángulos posteriores romos, esternito 7 de 0.15 con la parte media del borde posterior hendido y ángulos posteriores redondos y el esternito 8 de 0.22, ojival, con la superficie plana y el ápice redondo; pigidio con el borde posterior truncado y ángulos posteriores romos. Edeago. Pieza basal simétrica, más larga (0.29) que la rama ventral de los lóbulos laterales (0.27), con el margen posterior escotado; lóbulo medio corto (0.17), ensanchado apicalmente y en vista lateral poco curvado, la base de la superficie dorsal membranosa, en cambio esclerosada y con el integumento crenulado al ápice, la base de la superficie ventrolateral esclerosada de integumento liso y brillante mientras que se torna crenulado en la porción apical, sin excrecencias dorsobasales, orificio medio abierto apicalmente; lóbulos laterales asimétricos y bifurcados, la rama dorsal es muy corta (0.12) y nunca rebasa el ápice dorsal del lóbulo medio, la rama ventral es larga (0.27) y supera el ápice del lóbulo medio, adicionalmente presenta ornamentación dentada en la porción apical de la superficie interna.

Hembra desconocida.

Cometarios taxonómicos. P. tilae sp. nov. se ubica en el grupo de especies de Photinus que carecen de excrecencias dorsobasales y que presentan lóbulos laterales bifurcados [E.U.A.: P. cookii Green, 1956; P. curtatus Green, 1956; P. immaculatus Green, 1956; P. marginellus LeConte, 1852. E.U.A. y México: P. texanus Green, 1956. México: P. acremophallus Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018; P. anisodrilus Zaragoza-Caballero, 2007; P. furcatus Zaragoza-Caballero, 2000; P. juarezae Zaragoza-Caballero, 1996]. P. tilae está estrechamente relacionada con P. furca-

tus, especie de la cual se puede segregar por la talla general del cuerpo, siendo mayor en P. furcatus: largo 5.66 y ancho 2.10 y aunque el color y la morfología externa es muy similar, la talla general del cuerpo de *P. tilae* es menor: largo 4.85, ancho 1.92. De acuerdo con la configuración morfológica del edeago, el lóbulo medio de P. furcatus es distintamente más largo y cilíndrico en la base, las ramas dorsales de los lóbulos laterales presentan una longitud que alcanza o rebasa el ápice dorsal del lóbulo medio y las ramas ventrales de ordinario exhiben un mayor número de espinas en la ornamentación dentada de la superficie interna (Fig. 3a-c); por el contrario, el lóbulo medio de P. tilae es muy corto, las ramas dorsales de los lóbulos laterales son reducidas y nunca rebasan el ápice dorsal del lóbulo medio y las ramas ventrales presentan menor número de espinas en la superficie interna (Fig. 2c-e). Así mismo, se relaciona con P. juarezae, especie de la cual se puede segregar por la talla general del cuerpo, siendo mayor en P. juarezae: largo 7.25 y ancho 2.26, los élitros no presentan márgenes laterales ni suturales de otro color, siendo enteramente marrones obscuros y el abdomen presenta rosetas punteadas de fotocitos debajo del tegumento de toda la superficie del esternito 4. Aunque la configuración morfológica del edeago es muy similar a la de *P. tilae*, se puede diferenciar porque las ramas ventrales de los lóbulos laterales no presentan ninguna ornamentación dentada en la superficie interna en P. juarezae (Fig. 3d-f).

Etimología. Especie dedicada a la Dra. Tila María Pérez Ortiz. El epíteto específico corresponde al primer nombre. En reconocimiento a la labor realizada por la Dra. Tila, destacada científica reconocida por su gran trayectoria en el estudio de los ácaros.

Material examinado. HOLOTIPO. 1 ♂. MÉXICO: JA-LISCO: Estación de Biología Chamela-IBUNAM, Eje Central-Camino Antiguo Sur, 19°29'56.90" N, 105°02'31.61" W, 05-10-vii-2016, 73 msnm, colecta nocturna, periodo de actividad 21:30-23:00 hrs, cols. N. e I. Gutiérrez. [COL. TIP. 03863]. PARATIPOS. 5 ♂, mismos datos que el holotipo. [COL. TIP. 03864-03868]. 17 3. Estación de Biología Chamela-IBUNAM, Camino Antiguo Norte, 19°30'0.72" N, 105°02'41.39" W, 11-vii-2016, 65 msnm, colecta nocturna, periodo de actividad 21:30-23:00 hrs, cols. N. e I. Gutiérrez. [COL. TIP. 03869-03885]. 2 3. OAXACA: Huatulco: Parque Nacional Huatulco, 1km. N. Estación El Sabanal, 07vii-2005, TL 4, col. S. Zaragoza. [COL. TIP. 03886, CQR. 51842] y [COL. TIP. 03887, CQR. 57706]. 8 \(\delta\). Huatulco: Parque Nacional Huatulco, 0.5km. N. Estación El Sabanal, 15°46'19.7" N, 96°11'53.9" W, 08-vii-2005, 29 msnm, TL 2, col. S. Zaragoza. [COL. TIP. 03888-03895, CQR. 57692-57699]. 1 3. Huatulco: Parque Nacional Huatulco, 0.5km. S. Estación El Sabanal, 15°46'0.09" N, 96°11'31.1" W, 04-ix-2005, 107 msnm, TL 5, col. S. Zaragoza. [COL. TIP. 03896, CQR. 57701]. 1 3. Huatulco: 18.2km. SO. entrong. carr. Salina Cruz-Santa Cruz Huatulco, Puente Río Coyula, 15°44'58.4" N, 96°17'52.8" W, 02-vi-2005, 19 msnm, col. S. Zaragoza. [COL. TIP. 03897, CQR. 57679]. 9 3. Huatulco: 6.7km. SO. entronq. carr. Salina Cruz-Santa Cruz Huatulco, Puente Xúchitl, 15°46′46.1" N, 96°12′31.1" W, 07-vii-2005, 80 msnm, colecta nocturna, col. S. Zaragoza. [COL. TIP. 03898-03906, CQR. 57680-57681, 57683, 57685-57687, 57689-57691]. 2 ♂. Huatulco: 6.7km. SO. entronq. carr. Salina Cruz-Santa Cruz Huatulco, Arroyo Xúchitl, 15°46′46.1" N, 96°12′31.1" W, 07-xi-2005, 80 msnm, TL 3, col. S. Zaragoza. [COL. TIP. 03907, CQR. 57702] y [COL. TIP. 03908, CQR. 57704]. El holotipo y paratipos se encuentran depositados en la CNIN-IBUNAM.

Variación. En algunos de los ejemplares procedentes del estado de Oaxaca, el color de las coxas, trocánteres y los dos tercios proximales de los fémures es más obscuro; la presencia de rosetas punteadas de fotocitos distribuidas irregularmente debajo del tegumento de la superficie media de los esternitos 1-4 no siempre es conspicua; y todos los ejemplares de este estado exhiben el ensanchamiento apical del lóbulo medio más pronunciado.

DISCUSIÓN

Posterior a la reciente publicación de Zaragoza-Caballero et al. (2023b) en donde se añadió una cantidad sustancial de especies nuevas del género Photinus correspondientes al norte-occidente del territorio mexicano; en el presente trabajo se describen dos nuevas especies, lo que aumenta a 177 el número total para México y a 446 a nivel mundial. En contraste con la diversidad Photinus, aún existe un déficit sobre el conocimiento de la distribución de la mayoría de especies, muchas las cuales solo se han reportado en la localidad tipo (E.g. Zaragoza-Caballero et al. 2020). Cabe resaltar el caso de *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) especie de interés económico que ha sido modelo de diversos estudios ecológicos (López-Palafox et al. 2020; Maquitico-Rocha et al. 2022; Ramírez-Manzano et al. 2023); a pesar de ello, se consideró por 10 años como una especie endémica del estado de Tlaxcala y recientemente Gutiérrez-Carranza et al. (2023b) documentó su distribución en la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Oriental, así como su simpatría con otras especies de luciérnagas de hábitos nocturnos. Gutiérrez-Carranza et al. (2023b) también registró que la misma especie puede exhibir rasgos etológicos distintos con respecto a su periodo de actividad nocturna y conducta de vuelo. De modo que todo el conocimiento generado sobre la biología de las especies permite plantear la realización de diversos estudios sistemáticos, etológicos, ecológicos y biogeográficos.

La distribución de *Photinus favilai* sp. nov. y *P. lewisae* (esta última especie procedente del estado de Aguascalientes) corresponde a la provincia biogeográfica del Desierto Chihuahuense (Fig. 4) en localidades por arriba de los 1800 y hasta los 2316 msnm, no obstante, la configuración del edeago permite segregar ambas especies. Por otra parte, Zaragoza-Caballero *et al.* (2023b) describió a *P. zacatecana* Zaragoza-Caballero y López-Pérez, 2023, primer especie de luciérnaga registrada para el estado de Zacatecas, por consiguiente, la descripción de *P. favilai* representa la se-

gunda para el estado.

En algunas especies de *Photinus* que carecen de excrecencias dorsobasales y que presentan lóbulos laterales bifurcados, se ha registrado gran variabilidad en la configuración de los lóbulos laterales del edeago, como lo es en P. anisodrilus Zaragoza-Caballero, 2007 (Zaragoza-Caballero 2007). Lloyd (1967) incluso reconoció "intergradados"; ejemplares que exhiben una configuración morfológica del edeago que se superpone entre P. curtatus y P. marginellus, de modo que, el mismo autor recomienda un mayor esfuerzo de colecta y observaciones en campo para esclarecer la relación entre ambas especies. En el presente trabajo, como resultado del estudio de la configuración morfológica del edeago, con énfasis no solo en los lóbulos laterales, sino también en el lóbulo medio de P. furcatus y P. juarezae, se logró reconocer a P. tilae sp. nov. con las siguientes consideraciones:

1. Todos los ejemplares (23 ♂) depositados en la CNIN-IBUNAM determinados como P. furcatus procedentes del estado de Jalisco corresponden a P. tilae, por consiguiente, se debe actualizar la distribución de *P. furcatus* posterior al listado de Pérez-Hernández, et al. (2022) y restringir a Guerrero, Morelos, Nayarit y Oaxaca (Fig. 4). 2. La mayo-dos en la CNIN-IBUNAM determinados como P. furcatus procedentes del estado de Oaxaca corresponden a P. tilae. 3. La distribución de P. tilae corresponde a la provincia biogeográfica de las Tierras Bajas del Pacífico, en localidades con una elevación entre los 19 hasta los 80 msnm (Fig. 4). 4. Los 3 $\stackrel{\wedge}{\circ}$ de *P. furcatus* procedentes de Oaxaca, 1 $\stackrel{\wedge}{\circ}$ de la Presa El Cajón (Nayarit) y 1 d de Acahuizotla (Guerrero), presentan menor longitud en las ramas dorsales de los lóbulos laterales en contraste con la mayoría de los especímenes de furcatus; sin embargo, la morfología del lóbulo medio no corresponde a P. tilae y es afin al morfotipo de furcatus s. str. Dichos especímenes corresponden a las provincias biogeográficas de la Sierra Madre del Sur y las Tierras Bajas del Pacífico, en localidades con una elevación entre los 19 y hasta los 782 msnm (Fig. 4). 5. La distribución de P. furcatus s. str. [2 ♂ de Guerrero, 69 ♂ de Morelos (material tipo) y 19 de Nayarit] corresponde a las provincias biogeográficas de la Cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur y las Tierras Bajas del Pacífico, en localidades por arriba de los 300 msnm y hasta los 1739 msnm (Fig. 4). Con excepción de un ejemplar procedente del estado de Guerrero etiquetado con la localidad "Km 130. Carr. Coyuca-Zihuatanejo" que no cuenta con coordenadas; sin embargo, es muy probable que corresponda a una elevación debajo de los 100 msnm. 6. La distribución de *P. juarezae* [5 $\stackrel{\wedge}{\circ}$ (material tipo)] corresponde a las provincias biogeográficas de la Faja Volcánica Transmexicana y la Veracruzana, en localidades por arriba de los 350 msnm y hasta los 1450 msnm.

Con base en la similitud entre sus características morfológicas, *P. tilae* sp. nov. se relaciona con *P. furcatus* y *P. juarezae*. Dada la ausencia de excrecencias dorsobasales en el lóbulo medio, es probable que al incluir a *P. tilae* en

un análisis filogenético, sea emparentada con estas especies (anteriormente agrupadas en *Paraphotinus*) sin embargo; Zaragoza *et al.* (2023a) encontraron que dicho estado de caracter no es una sinapomorfía que lo soporte como un clado independiente.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al proyecto "Catálogo digital de los cerambícidos (Coleoptera: Insecta) de México-Los Insectos del Bosque Seco (LINBOS)" dirigido por el Dr. Felipe Arturo Noguera-Martínez, financiamiento con que se realizaron las colectas de las luciérnagas procedentes de la Estación de Biología Chamela-IBUNAM, Jalisco, en el mes de julio de 2016. Se agradece a la cDra. Nayeli Gutiérrez por su apoyo en campo y por la donación del material procedente de Zacatecas. Se agradece a la Biól. Susana Guzmán Gómez por el apoyo técnico con el equipo de microscopía multifocal en el Laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad II del Instituto de Biología-UNAM. Por último, agradecemos a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios para mejorar el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Archangelsky, M. 2010. Larval and pupal morphology of *Pyractonema nigripennis* Solier (Coleoptera: Lampyridae: Photinini) and comparative notes with other Photinini larvae. *Zootaxa*, (2601): 37–44. https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2601.1.3
- ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. *Environmental Systems Research Institute*, Redlands.
- Gutiérrez-Carranza, I.G., S. Zaragoza-Caballero, M. González-Ramírez, D.E. Domínguez-León, V. Vega-Badillo, G.M. Rodríguez-Mirón, M. Aquino-Romero y S. López-Pérez. 2023a. *Pyropyga julietafierroae* sp. nov. (Coleoptera: Lampyridae) un ejemplo de participación ciudadana en la ciencia. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 39(1): 1–18.
 - https://dx.doi.org/10.21829/azm.2023.3912587
- Gutiérrez-Carranza, IG., D.E. Domínguez-León y G.M. Rodríguez-Mirón. 2023b. Distribución de la luciérnaga de los volcanes *Photinus palaciosi* (Zaragoza-Caballero, 2012) (Coleoptera: Lampyridae). *Dugesiana*, 30(2): 65–70.
- Koken, M., J.R. Guzmán-Álvarez, D. Gil-Tapetado, M.A. Romo-Bedate, G. Laurent, L.E. Rubio, S. Rovira-Comas, N. Wolffler, F. Verfaillie y R. De Cock. 2022. Quick spreading of populations of an exotic firefly throughout Spain and their recent arrival in the French Pyrenees. *Insects*, 13(2), 148: 1–19. https://dx.doi.org/10.3390/insects13020148
- Lima, W., L.F. Lima-DaSilveira, C.R. Vasconcelos-Da-Fonseca, S. Zaragoza-Caballero. 2021. *Cratomorphus leoneli*: a new firefly from Mexico (Coleoptera: Lampyridae: Cratomorphini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92(2021), e923831: 1–10. https://dx.doi.org/10.22201ib.20078706e.2021.92.3831

- Lloyd, J.E. 1967. The Prairie Peninsula and secondary intergradation in *Photinus* fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *The Coleopterists' Bulletin*, 21(2): 33–39. URL: https://www.jstor.org/stable/3999373
- López-Palafox, T., R. Macías-Ordóñez y C.R. Cordero. 2020. The size of signal detection and emission organs in a synchronous firefly: sexual dimorphism, allometry and assortative mating. *PeerJ*, 8(e10127): 1–17. https://dx.doi.org/10.7717/peerj.10127
- Maquitico, Y., A. Vergara, I. Villanueva, J. Camacho y C. Cordero. 2022. *Photuris lugubris* Female Fireflies Hunt Males of the Synchronous Firefly *Photinus palaciosi* (Coleoptera: Lampyridae). *Insects*, 13(10), 915: 1–9. https://dx.doi.org/10.1111/csp2.3910.3390/insects13100915
- Morrone, J.J., T. Escalante y G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographic provinces: map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277(2): 277–279.
 - https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8
- Pérez-Hernández, C. X., Zaragoza-Caballero, S., Romo-Galicia, A. 2022. Updated checklist of the fireflies (Coleoptera: Lampyridae) of Mexico. *Zootaxa*, 5092(3): 291–317. https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.5092.3.3
- Ramírez-Manzano, S.I., Z. Cano-Santana, J. Cibrián-Tovar, M. Luna-Cavazos, A. Romero-Manzanares, L.M. Ruiz-Posadas y E. García-Moya. 2023. Influencia de los factores abióticos y del tipo de vegetación sobre la abundancia de los adultos de *Photinus palaciosi* (Coleoptera: Lampyridae) en Nanacamilpa, Tlaxcala, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94(2023), e945091: 1–8. https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.5091
- Syme, P. 1821. Werner's Nomenclature of Colours, with additions, arranged so as to render it highly useful to the Arts and Sciences, particularly Zoology, Botany, Chemistry, Mineralogy, and Morbid Anatomy. 2da Edición. Natural History Museum, Londres, Reino Unido.
- Zaragoza-Caballero, S. 1996. Cantharoidea de México. I. Nuevas especies de *Photinus* (Coleoptera: Lampyridae: Photinini). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología*, 67(1): 123–149. URL: https://revistas.unam.mx/index.php/zoo/article/view/7146
- Zaragoza-Caballero, S. 2000. Cantharoidea (Coleoptera) de México. IV. Nuevos *Photinus* (Lampyridae) del Estado de Morelos. *Dugesiana*, 7(1): 1–17.
 - https://dx.doi.org/10.32870/dugesiana.v7i1.7199
- Zaragoza-Caballero, S. 2007. A new species of *Photinus* (Coleoptera: Lampyridae: Photinini) from Jalisco, México, with comments on intraspecific aedeagal variability and a key to the species of the subgenus *Paraphotinus*. *Zootaxa*, (1437): 61–67.
 - http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.1437.1.5
- Zaragoza-Caballero, S., S. López-Pérez, V. Vega-Badillo, D.E. Domínguez-León, G.M. Rodríguez-Mirón, M. González-Ramírez, I.G. Gutiérrez-Carranza, P. Cifuen-

tes-Ruiz, M.L. Zurita-García. 2020. Luciérnagas del centro de México (Coleoptera: Lampyridae): descripción de 37 especies nuevas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91(2020), e913104: 1–70.

https://dx.doi.org/10.22201ib.20078706e.2020.91.3104

Zaragoza-Caballero, S., M.L. Zurita-García y A. Ramírez-Ponce. 2023a. The on–off pattern in the evolution of the presence of bioluminescence in a derived lineage from fireflies of Mexico (Coleoptera, Lampyridae). *Zoologischer Anzeiger*, 302(2023): 266–283. https://dx.doi.org/10.1016/j.jcz.2022.12.009

Recibido: 24 de abril 2023 Aceptado: 20 de junio 2023 Zaragoza-Caballero, S., S. López-Pérez, M. González-Ramírez, G.M. Rodríguez-Mirón, V. Vega-Badillo, D.E. Domínguez-León y P. Cifuentes-Ruiz. 2023b. Luciérnagas (Coleoptera: Lampyridae) del norte-occidente de México con la descripción de 48 especies nuevas. Revista Mexicana de Biodiversidad, 94(2023), e945028: 1–81.

https://dx.doi.org/10.2220lib.20078706e.2023.94.5028

Zurita-García, M.L., D.E. Domínguez-León, V. Vega-Badillo, M. González-Ramírez, I.G. Gutiérrez-Carranza, G.M. Rodríguez-Mirón, S. López-Pérez, P. Cifuentes-Ruiz, M. Aquino-Romero y S. Zaragoza-Caballero. 2022. Life cycle and description of the immature stages of a terrestrial firefly endemic to Mexico: *Photinus extensus* Gorham (Coleoptera, Lampyridae). *Zookeys*, (1104): 29–54.

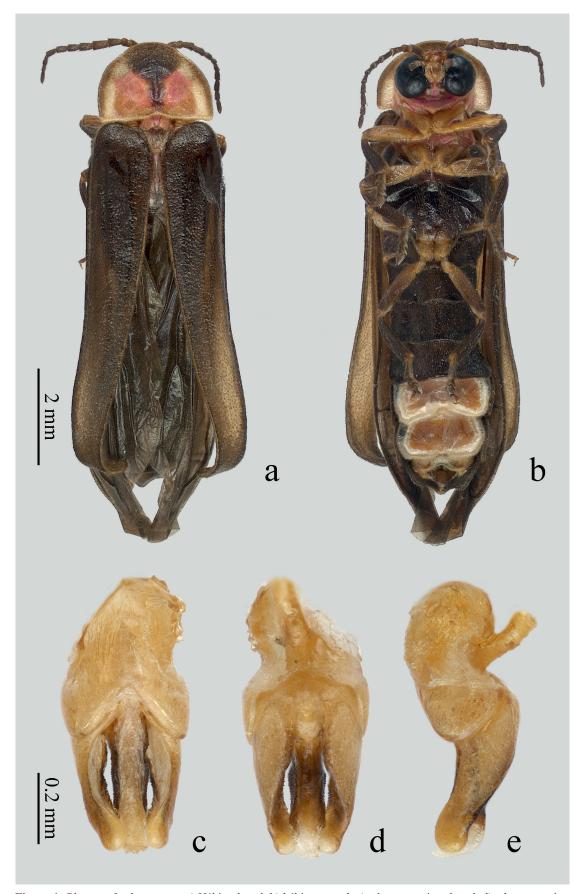


Figura 1. *Photinus favilai* sp. nov. a) Hábito dorsal, b) hábito ventral, c) edeago en vista dorsal, d) edeago en vista ventral, e) edeago en vista lateral.

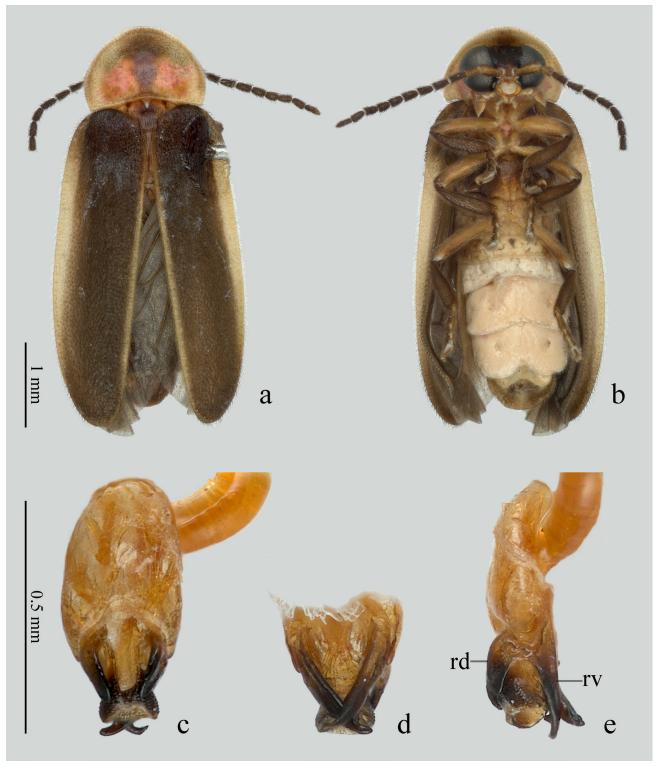


Figura 2. *Photinus tilae* sp. nov. a) Hábito dorsal, b) hábito ventral, c) edeago en vista dorsal, d) edeago en vista ventral, e) edeago en vista lateral. Abreviaturas: rd = rama dorsal, rv = rama ventral.

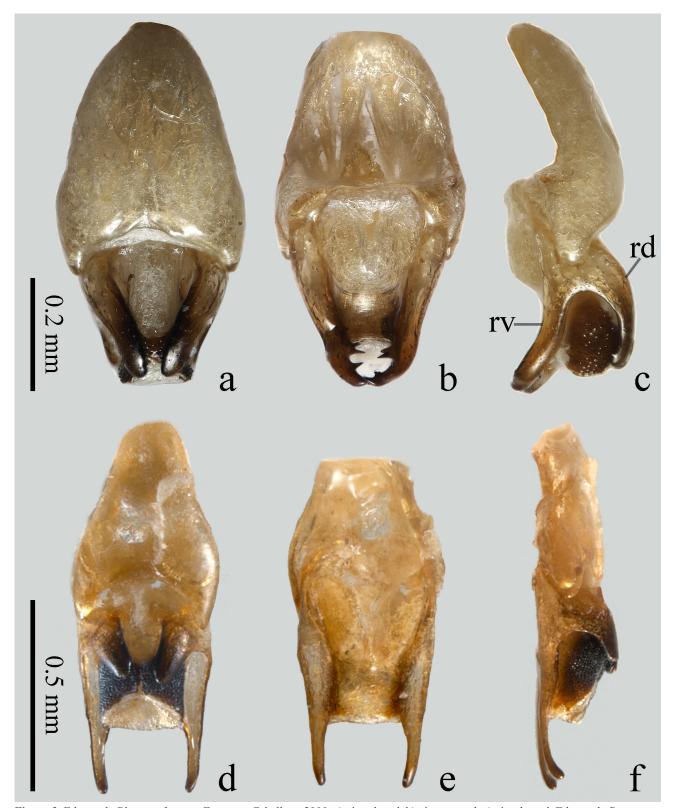


Figura 3. Edeago de *Photinus furcatus* Zaragoza-Caballero, 2000. a) vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral. Edeago de *P. juarezae* Zaragoza-Caballero, 1996. d) vista dorsal, e) vista ventral, f) vista lateral. Abreviaturas: rd = rama dorsal, rv = rama ventral.

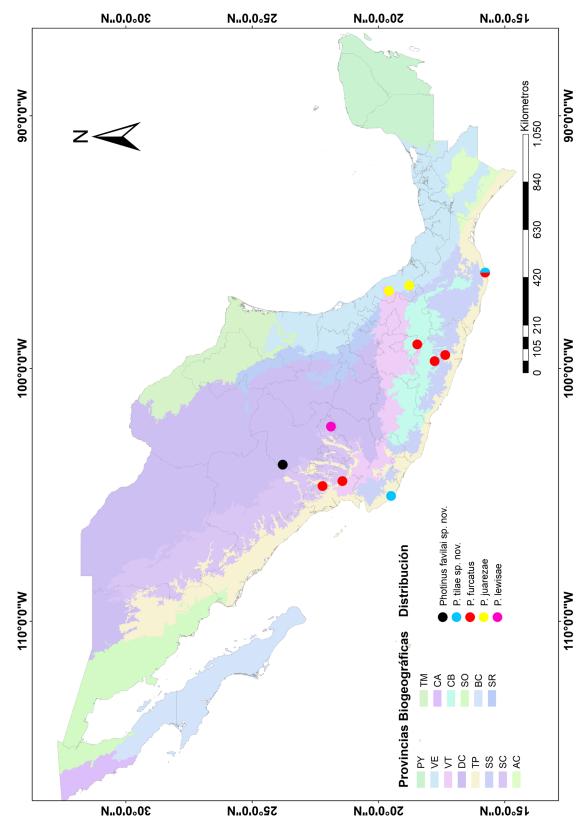


Figura 4. Mapa de distribución de *Photinus favilai* sp. nov., *P. tilae* sp. nov., *P. furcatus* Zaragoza-Caballero, 2000, *P. juarezae* Zaragoza-Caballero, 1996 y *P. lewisae* Zaragoza-Caballero y López-Pérez, 2023. Las provincias biogeográficas siguen el criterio de Morrone *et al.* (2017); las abreviaturas utilizadas son: Baja Californiana (BC), Californiana (CA), Desierto Chihuahuense (DC), Sonorense (SO), Tamaulipeca (TM), Tierras Altas de Chiapas (AC), Sierra Madre Occidental (SC), Sierra Madre Oriental (SR), Sierra Madre del Sur (SS), la Faja Volcánica Transmexicana (VT), Cuenca del Balsas (CB), Península de Yucatán (PY), Tierras Bajas del Pacífico (TP) y Veracruzana (VE).

urn:lsid:zoobank.org:pub:A88533E1-6592-42C4-A0B4-3766ABCEFE02

Una especie nueva de trombicúlido (Acariformes: Trombiculidae) de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México

A new species of chigger (Acariformes: Trombiculidae) from Los Tuxtlas Tropical Biology Station, Veracruz, Mexico

Griselda Montiel-Parra¹, Ricardo Paredes-León^{1,*}, Ángel Rodríguez-Moreno² y Gabriel Gutiérrez-Granados³

¹Colección Nacional de Ácaros, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Alcaldía Coyoacán, C. P. 04510, Ciudad de México, México. grismp@ib.unam.mx, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4302-0066; *rparedes@st.ib.unam.mx, ORCID: https://orcid.org/0000-0003-4637-3120; ²Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Alcaldía Coyoacán, C. P. 04510, Ciudad de México, México. tanicandil@hotmail.com, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-1577-2471; ³UMIEZ, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Alcaldía Iztapalapa, C. P. 09230, Ciudad de México, México. gabriel.gutierrez@zaragoza. unam.mx

RESUMEN

Se describe una especie nueva de ácaro trombicúlido del género *Polylopadium* Brennan y Jones, 1961 (Acariformes: Prostigmata: Trombiculidae) parásito del agutí mexicano (*Dasyprocta mexicana* Saussure, 1860) en la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Esta nueva especie se distingue de otras en el género por una combinación de caracteres que incluye: presencia de 15 placas dorsales libres posteriores al escudo y sin sedas en ellas, escudo con margen anterior sin protuberancia, un par de ojos dentro del escudo, un par de sedas esternales, dos genuales I, una genual II y III y coxas I-III con una seda B. Se incluye una clave actualizada para la identificación de las especies del género *Polylopadium*. Esta es la treceava especie de *Polylopadium*, la primera registrada para México y el primer registro confirmado de un Trombiculidae parasitando a *Dasyprocta mexicana*.

Palabras clave: Polylopadium, agutí mexicano, Dasyprocta mexicana, Selva Alta Perennifolia, ectoparásito, Parasitengonina, tlalzahuate

ABSTRACT

We describe a new species of chigger of the genus *Polylopadium* Brennan and Jones, 1961 (Acariformes: Prostigmata: Trombiculidae) parasitic on the Mexican agouti (*Dasyprocta mexicana* Saussure, 1860) from Los Tuxtlas Tropical Biology Station, Veracruz, Mexico. The new species can be separated from other species in the genus for a combination of characters as: presence of 15 dorsal platelets without setae and separated from scutum, scutum lacking anteromedian protuberance, a pair of eyes on the scutum, a pair of sternal setae, two genualae I, one genuala II-III and coxae I-III with one B seta. An updated identification key for the species in the genus *Polylopadium* is included. This is the thirteenth species of *Polylopadium*, the first recorded for Mexico, and the first confirmed record of a Trombiculidae parasitizing *Dasyprocta mexicana*.

Key words: Polylopadium, Mexican agouti, Dasyprocta mexicana, Tropical Rainforest, ectoparasitic, Parasitengonina, tlalzahuate

La familia Trombiculidae (Acariformes: Prostigmata: Parasitengonina) incluye ácaros que en fase larval son ectoparásitos de varias especies de vertebrados terrestres, mientras que los estadios poslarvales (ninfas y adultos) son de vida libre (Walter *et al.* 2009; Mullen y OConnor 2019). Tienen una distribución mundial y se conocen un poco más de 3,000 especies (Nielsen *et al.* 2021), de las cuales alrededor de 200 ocurren en México (Paredes-León, datos no publicados) en donde son conocidos comúnmente con los nombres de tlalzahuates o coloradillas (Dugès 1891; Hoffmann 1990). Algunas de estas especies tienen importancia médico-veterinaria ya que su mordedura ocasiona una dermatitis conocida como trombiculiasis (Mullen y OConnor 2019). Debido a que las larvas son muy comunes sobre sus

huéspedes y a que los estadios postlarvales rara vez se recolectan, la taxonomía de la familia está enteramente basada en la morfología de las larvas (Shatrov y Kudryashova 2008).

Dentro de Trombiculidae se clasifica el género *Polylo-padium* Brennan y Jones, 1961 que incluye 12 especies de ácaros ectoparásitos de diferentes especies de roedores (Mammalia: Rodentia) con distribución Neotropical, particularmente en Brasil, Colombia, Panamá, Perú y Venezuela (Goff *et al.* 2002). Las especies de este género se caracterizan por presentar un arreglo distintivo de placas dorsales de forma irregular en el histerosoma, que varían en número de acuerdo con la especie y pueden ser desde siete como en *P. antioquiai* Goff, 1981 hasta 26 en *P. tricholecanium*

Brennan y Reed, 1972 (Brennan y Reed 1972; Goff 1981; Goff *et al.* 2002).

Esta contribución tiene como objetivo describir la treceava especie de *Polylopadium*, la cual fue encontrada parasitando al agutí mexicano o guaqueque negro (*Dasyprocta mexicana* Saussure, 1860) en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en Veracruz, México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los trombicúlidos fueron recolectados sobre un cadáver de *Dasyprocta mexicana* que se encontró dentro de las instalaciones de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. La estación forma parte del Instituto de Biología (IB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y se localiza a 95° 04' – 95° 09' W y a 18° 34' – 18° 36' N, a una altitud que va desde 118 hasta 700 msnm. El principal tipo de vegetación de la zona es la Selva Alta Perennifolia (Coates 2017).

Los ácaros trombicúlidos fueron obtenidos mediante el cepillado del huésped y también se hizo un lavado con agua jabonosa (80% de etanol y 20% de detergente), el líquido se pasó por papel filtro y los ácaros fueron recolectados del filtro utilizando un microscopio de disección Olympus SZ11; los ácaros se preservaron en etanol al 70% en frascos pequeños de vidrio. Posteriormente, los ácaros fueron montados en medio Hoyer previo a su aclarado con lactofenol. La descripción se elaboró con ayuda de un microscopio con contraste de fases Nikkon Optiphot-2 y las ilustraciones se realizaron con cámara lucida adaptada al mismo. Las ilustraciones fueron editadas en Adobe Photoshop CS6 (ver. 13.0 x32). Las medidas de los caracteres se indican en micrómetros (µm) y fueron tomadas con un ocular con reglilla en el mismo microscopio.

La recolecta del agutí se realizó bajo el amparo del permiso SGPA/DGV/02525/12, mientras que los ácaros fueron recolectados con el permiso DGV/FAUT-0027, ambos permisos otorgados por la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. El agutí fue depositado en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) y los ácaros en la Colección Nacional de Ácaros (CNAC) del IB-UNAM. Los números de catálogo del huésped y de los ejemplares tipo se indican en corchetes en la descripción.

Para la nomenclatura de los caracteres morfológicos medidos seguimos los trabajos previos para Trombiculidae de Goff *et al.* (1982) y de Stekolnikov (2013), mientras que para la nomenclatura de las sedas del pedipalpo y de las patas seguimos el sistema de Grandjean (1944; 1946) y para la quetotaxia idiosomal seguimos la propuesta de Grandjean (1939) tal como fue implementada por Kethley (1990) para los ácaros Prostigmata.

Las abreviaturas y símbolos utilizados en la descripción, medidas y figuras se especifican a continuación, en paréntesis se indica la equivalencia con la nomenclatura de Goff *et al.* (1982), para el gnatosoma: bs = seda subcapitular (= seda gnatobasal); cs = seda adoral (= galeala); odo =

odontus (uña pedipalpal); fPp = formula de las sedas del pedipalpo, una expresión de las sedas del fémur/genua/tibia, estas pueden ser ramificadas (= B) o lisas (= N). Para el idiosoma: AA = distancia entre las bases de las sedas vi; AW = distancia entre las bases de las sedas ve; PW = distancia entre las bases de las sedas sce; ASB = distancia desde la base de las tricobótrias (sci) al margen anterior extremo del escudo; PSB = distancia desde la base de las tricobótrias (sci) al margen posterior extremo del escudo; SD = ASB + PSB; AP = distancia entre las bases de las sedas ve y sce; O = ojo; vi = seda vertical interna (= AM); ve = seda vertical externa (= AL); sci = seda escapular interna, tricobótria (= S o sensila); sce = seda escapular externa (= PL); segmentos C, D, E, F y H hacen referencia a cinco de los seis segmentos idiosomales que poseen las larvas de Acariformes y que en este caso, además de corresponderse con cinco hileras transversales de sedas dorsales también se corresponden con las placas posteriores al escudo; 1a = sedas esternales anteriores; 3a = sedas esternales posteriores. Para las patas: 1b = seda distal en la coxa I; 2b = seda en la coxa II; 3b= seda en la coxa III; σ I, σ II y σ III = solenidios en las genuas I-III (= genuales I-III); B = sedas ramificadas no especializadas en las patas; κ Ge I = microseda en la genua I; κ Ti I = microseda en la tibia I; φ ' I y φ " I = solenidios distal y proximal en la tibia I, respectivamente (= tibiales I); ω I y ω II = solenidios en tarsos I y II, respectivamente (= tarsales I y II); ζ ' I = eupatidio dorsal en el tarso I (= subterminal); ζ " I = eupatidio subterminal en el tarso I (= pretarsal I); z = seda acompañante del tarso I (= parasubterminal); φ' II y φ" II = solenidios distal y proximal de la tibia II, respectivamente (= tibiales II); ζ " II = eupatidio subterminal en el tarso II (pretarsal II); φ III = solenidio de la tibia III (= tibial III).

RESULTADOS

Trombiculidae Ewing, 1944

Polylopadium Brennan and Jones, 1961

Polylopadium tilae sp. nov.

Paredes-León y Montiel-Parra

(Figuras 1–5)

urn:lsid:zoobank.org:act:411BEAEB-CBC0-42FC-8800-4613F1A3C2D4

Diagnosis: Larva caracterizada por presentar una combinación única de caracteres tales como un escudo con el margen anterior sin protuberancia y con cinco sedas, un par de ojos dentro del escudo, 15 placas dorsales libres posteriores al escudo y sin sedas en ellas, dos genuales I, una genual II y III, dos tibiales I y II, una tibial III, coxas I-III con una seda B y un par de sedas esternales.

Descripción: Larvas (holotipo y tres paratipos). Gnatosoma. fPp B/B/BBB/5Bω: fémur y genua del pedipalpo con la seda dorsal B, tibia pedipalpal con sedas dorsal, lateral y ventral B, tarso del pedipalpo con cinco sedas B y la tarsal (ω) (Fig. 1C); odontus trifurcado con las ramas accesorias laterales a la rama axial que es más larga; quelíceros ligeramente más anchos en su base y terminando en una for-

mación tricúspide; seda bs B y cs N (Fig. 1B). Idiosoma. Ovoide, más largo que ancho. Dorso. Ojos 1/1 ubicados dentro del escudo, laterales a las bases de las tricobótrias (Figs. 1A; 2E); escudo en forma trapezoidal, punteado, con el margen anterior sin protuberancia, el margen posterior ligeramente cóncavo y los márgenes anterolaterales marcadamente cóncavos, con un par de tricobótrias expandidas clavadas (sci) (Fig. 2C) y cinco sedas con barbas cortas, ve < vi < sce < sci (Fig. 1A). Con 15 placas en el histerosoma, todas ellas sin sedas y separadas del escudo: 5 en el segmento C, 3 en los segmentos D y E respectivamente, 2 en los segmentos F y H respectivamente. Con 45-46 sedas dorsales aparte de las del escudo, todas con barbas cortas: 4 humerales, segmentos C, D y E con 6 sedas cada una, segmento F con 8 sedas y segmento H con 2 sedas. (Figs. 2–3). Vientre. Con 28 sedas con barbas cortas: dos pares de sedas esternales (1a y 3a), 24 sedas laterales y anteriores al ano y 13-14 sedas posteriores al ano (Fig. 4). Patas. 7-6-6: pata I con siete artejos (fémur dividido) y patas II y III con seis artejos, patas I-III terminan en un par de uñas y un empodio medio tipo-uña, sin onicotríquias; pata I: coxa con una seda B (1b), trocánter 1B, basifémur 1B, telofémur 5B, genua 4B, dos genuales (σ ' y σ ") y la microseda distal κ , tibia 8B, dos tibiales (φ' y φ'') y κ , tarso 20B, ω , ζ' , z (N) y ζ'' (Fig. 5A); pata II: coxa con 1B (2b), trocánter 1B, fémur 6B, genua 3B y σ , tibia 6B y dos tibiales (φ ' y φ "), tarso 15B, ω y ζ" (Fig. 5B); pata III: coxa con 1B (3b), trocánter 1B, fémur 5B, genua 3B y σ, tibia 6B y φ, tarso 15B (Fig. 5C).

Medidas. HOLOTIPO larva (seguido en paréntesis por el intervalo del HOLOTIPO más tres PARATIPOS larvas, excepto donde se indica). Gnatosoma: 70 (69-79) largo y 50 (50–59) ancho. *Idiosoma*: 192 (182–499) largo y 124 (124-275) ancho (a nivel de las coxas II), SD 42 (39-42), SB 30 (30-32), AW 46 (46-50), PW 65 (65-72), ASB 21 (19-22), PSB 21 (18-21), AP 33 (32-34), vi 22 (22-24 (n = 2)), ve 12 (12–14 (n = 3)), see 28 (20–28 (n = 3)). Patas: I 200 (195–230 (n = 3)) largo (de la coxa al tarso), σ ' 14 (13-14 (n = 3)), σ " 14 (12-14 (n = 3)), κ (genua) 6 (4-6 (n = 3))= 2)), φ ' 10 (9–10 (n = 3)), φ " 12 (12–13 (n = 2)), κ (tibia) $5 (4-5 (n = 3)), \zeta' 20 (19-20 (n = 3)), z 9 (7-10 (n = 3)), \zeta''$ 14 (13–14 (n = 3)), ω 14 (13–14 (n = 3)); II 165 (160–185 (n = 3)) largo (de la coxa al tarso), σ 11 (11–12 (n = 3)), ϕ ' 8 (7-8 (n = 3)), φ " 11 (8-11 (n = 3)), ζ " 12 (12-13 (n = 3)), ω 12 (12 (n = 3)); III 190 (190–215 (n = 3)) largo (de la coxa al tarso), σ 12 (12–13), φ 11 (11–13 (n = 2)).

Serie tipo: HOLOTIPO larva [CNAC-012467] y 3 PARATIPOS larvas [CNAC-012468—CNAC-012470], ex Dasyprocta mexicana [IBUNAM-CFB-26486], MÉXICO: VERACRUZ: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, UNAM, 18.585791° N, 95.0789722° W, 6-noviembre-2012, A. Rodríguez, G. Gutiérrez y R. León, cols.

Etimología. Esta nueva especie es nombrada en honor a la Dra. Tila M. Pérez, curadora de la Colección Nacional de Ácaros del IB-UNAM, en reconocimiento a su trayectoria académica en la Acarología y como promotora del acceso a datos abiertos de las Colecciones Biológicas, así como por su constante apoyo a la investigación sobre la diversidad de la acarofauna mexicana.

Biología. Polylopadium tilae sp. nov. es una especie ectoparásita que en fase de larva se asocia con *Dasyprocta mexicana*, especie endémica de México. Se conoce muy poco sobre la biología del agutí mexicano, se sabe que su mayor actividad es diurna y que se alimenta de frutos y hojas (Ríos-Solís *et al.* 2021). Se considera una especie en peligro crítico de acuerdo con la IUCN, resultado de la desaparición de las selvas en las que habita y por la caza a la que es sometida (Vázquez *et al.* 2008; Arita 2015).

Distribución. Polylopadium tilae sp. nov. se conoce solo de la localidad tipo en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México.

Comentarios taxonómicos. Polylopadium tilae sp. nov. es similar a P. gibberum Brennan, 1969 y P. musivum Brennan, 1969 ya que las tres especies presentan 15 placas histerosomales. Sin embargo, P. tilae sp. nov. se diferencia de estas dos especies por presentar el margen anterior del escudo sin protuberancia, mientras que en P. gibberum y P. musivum el margen anterior del escudo presenta una marcada protuberancia. En P. tilae sp. nov. todas las placas son libres y claramente separadas del escudo, mientras que en P. gibberum una de las placas del segmento C está fusionada con el escudo y en P. musivum la placa central del segmento C se sobrelapa con el margen posterior del escudo. Además, en P. tilae sp. nov. todas las placas histerosomales son dorsales, mientras que en P. gibberum dos de las placas se ubican posteroventralmente. P. tilae sp. nov. tiene cuatro sedas esternales, mientras que P. musivum presenta seis sedas esternales.

Es importante resaltar la presencia de un solo par de ojos en P. tilae sp. nov. ya que el resto de las especies del género pueden no tener ojos (i.e., Polylopadium kramisi Brennan y Jones, 1961, Polylopadium chaetolecanium Brennan y Reed, 1972, Polylopadium tricholecanium y Polylopadium antioquiai) o pueden presentar dos pares de ojos (i.e., Polylopadium confirmatum Brennan y Yunker, 1966, Polylopadium tertium Brennan, 1968, Polylopadium aspasium Brennan, 1969, Polylopadium chocoensis Brennan, 1969, Polylopadium gibberum Brennan, 1969, Polylopadium musivum Brennan, 1969, Polylopadium comptum Brennan, 1969 y *Polylopadium peruensis* Goff, Ritzi e Hice, 2002). En varias de estas especies con dos pares de ojos, estos se encuentran en una placa ocular, la cual puede estar separada o contigua al escudo, sin embargo, en P. tilae sp nov. el par de ojos no se ubica en una placa ocular ni hay vestigios de esta (Fig. 2E) sino que parecen estar dentro del escudo y se localizan anteriores a las sedas sce y laterales a las sci. Otras diferencias pueden encontrarse en la clave de identificación actualizada que se presenta más adelante.

Observaciones. Como se ilustra en la Figura 2C, *P. tilae* sp. nov. presenta las tricobótrias expandidas clavadas, sin embargo, desconocemos mayores detalles ya que el único ejemplar que conservaba una tricobótria tuvo que remontarse y en este proceso se perdió dicha estructura.

La clave de identificación que aquí se presenta está basada principalmente en la clave proporcionada por Goff *et al.* (2002), en la cual detectamos algunos errores que aquí son corregidos: 1) *chaetolecaninum* cambiado por el epíteto específico correcto: *chaetolecanium*, 2) *P. aspasium* Brennan, 1969 se indicó erróneamente como publicada en 1968, 3) *tricholecaninum* cambiado por el epíteto específico correcto: *tricholecanium* y 4) *P. aspasium* se menciona que presenta todas las placas separadas del escudo, sin embargo de acuerdo con la descripción original (Brennan 1969) esta especie tiene dos placas del segmento C fusionadas con el margen posterior del escudo.

Clave para las larvas de *Polylopadium* Brennan y Jones, 1961. Corregida y actualizada a partir de Goff *et al.* (2002)

nes, 1961. Corregida y actualizada a partir de Goii <i>et</i>
al. (2002)
1. Escudo con siete sedas <i>P. chocoensis</i> Brennan, 1969
Escudo con cinco sedas
2. Con una genual I, sin genuales II y III
Con dos genuales I, genuales II y III presentes 4
3. Con dieciocho placas en el dorso del idiosoma
P. chaetolecanium Brennan y Reed, 1972
Con once placas en el dorso del idiosoma
4. Escudo con una protuberancia anteromedia
Escudo sin protuberancia anteromedia
5. Con dos placas posteroventrales
Sin placas posteroventrales 6
6. Con quince placas dorsales; sedas esternales 2-4
P. musivum Brennan, 1969
Con diecisiete placas dorsales; sedas esternales 2-2
P. comptum Brennan, 1969
7. Con siete placas dorsales P. antioquiai Goff, 1981
Con más de doce placas
8. Tibial III ausente; con tres pares de sedas esternales (2-
2-2)
Con tibial III; sedas esternales en diferente cantidad (no
2-2-2)
9. Con quince placas dorsales, todas ellas separadas del es-
cudo
Con una o dos de las placas dorsales del segmento C fu-
sionada con el margen posterior del escudo 10
10. Con menos de dieciocho placas dorsales
Con veintiséis placas dorsales; dos placas del seg-
mento C fusionadas con el margen posterior del escudo
11. Con dieciséis placas dorsales; dos placas del segmento
C fusionadas al margen posterior del escudo
Con diecisiete placas dorsales; una de las placas del seg-
mento C fusionada al margen posterior del escudo; con cua-
tro sedas esternales (2-2)
12. Con diez sedas esternales (2-2-6); con tres sedas B en
la coxa III; odontus bifurcado

-. Con cuatro sedas esternales (2-2); con una seda B en la coxa III; odontus trifurcado *P. aspasium* Brennan, 1969

DISCUSIÓN

Polylopadium tilae sp. nov. representa la treceava especie del género Polylopadium y el primer registro de este género para México. Esta especie también representa el primer registro confirmado de una especie de Trombiculidae parasitando al agutí mexicano. Previamente, Hoffmann (1990) mencionó en su listado huésped-parásito que Dasyprocta mexicana es parasitada por Eutrombicula batatas (Linneo, 1758), sin embargo, en la sección más extensa que corresponde al listado parásito-huésped no es mencionado este registro. Este último registro tampoco es considerado por Whitaker y Morales-Malacara (2005) en su revisión sobre los artrópodos asociados a mamíferos mexicanos. Adicionalmente, consultamos la Colección Anita Hoffmann albergada en la CNAC pero no existen ejemplares que respalden el registro de Hoffmann (1990).

Dado el estatus de *D. mexicana* como una especie críticamente en peligro (Vázquez *et al.* 2008), es altamente probable que parásitos con alta especificidad de huésped como es el caso de *P. tilae* sp. nov. también se encuentren amenazados, un proceso de pérdida de biodiversidad conocido como coextinción (Koh *et al.* 2004). Sabemos que los roedores del género *Dasyprocta* en México también pueden ser parasitados por pulgas (Ayala-Barajas *et al.* 1988; Cucchi-Stefanoni *et al.* 2008), garrapatas (Hoffmann 1962) y nematodos (García-Prieto *et al.* 2012), de ahí la importancia de analizar las simbiosis que involucran al agutí mexicano, tanto para documentar la biodiversidad como para encontrar herramientas que permitan minimizar o evitar la pérdida de especies.

AGRADECIMIENTOS

Al M. en C. Rodrigo I. León Villegas por la recolecta del huésped. A la Biól. Rosamond Coates jefa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo. A la M. en C. Berenit Mendoza y a la Biól. Susana Guzmán del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (I y II, respectivamente) por el apoyo técnico para la toma de fotografías. A la Dra. Tila M. Pérez curadora de la Colección Nacional de Ácaros, por las facilidades prestadas en su laboratorio para la realización de este trabajo. Al proyecto PAPIIT-DGAPA IN202711 "Relaciones ecológicas y geográficas entre reservorios, vectores y parásitos de tres zoonosis emergentes" a cargo del Dr. Víctor M. G. Sánchez Cordero. Ricardo Paredes-León (CVU: 42361) agradece al CONAHCYT por la beca otorgada para realizar el proyecto posdoctoral: "Estudio integrativo de los tlalzahuates (Trombiculoidea), ácaros de creciente importancia médica". Finalmente, agradecemos al Dr. José Luis Navarrete-Heredia, editor de la revista Dugesiana, así como a tres revisores anónimos por sus valiosos comentarios para mejorar este escrito.

LITERATURA CITADA

- Arita, H.T. 2015. *Dasyprocta mexicana* Saussure, 1860 (pp. 817-818). In: Ceballos, G. y G. Oliva (Coord.). *Mamíferos silvestres de México*. CONABIO, México.
- Ayala-Barajas, R., J.C. Morales-Muciño, N. Wilson, J.E. Llorente-Bousquest y Ponce-Ulloa, H.E. 1988. Catálogo de Pulgas (Insecta: Siphonaptera) en el Museo de Zoología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México: Colección Alfredo Barrera. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Catálogos del Museo de Zoología «Alfonso L. Herrera», Catálogo No. 1.
- Brennan, J.M. 1969. Five new species of the unique genus *Polylopadium* (Acarina: Trombiculidae). *Journal of Parasitology*, 55(4): 866-874.
- Brennan, J.M. and J.T. Reed. 1972. Two new Venezuelan chiggers of the genus *Polylopadium* (Acarina: Trombiculidae). *Journal of Medical Entomology*, 9(5): 461-463.
- Coates, R.I. 2017. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas desde su fundación. (pp. 13-23). In: Reynoso, V.H., Coates, R.I. y M.L. Vázquez-Cruz (Eds.). Avances y perspectivas en la investigación de los Bosques Tropicales y sus alrededores: la Región de Los Tuxtlas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Cucchi-Stefanoni, K., C. Juan-Sallés, A. Parás and M. Garner. 2008. Fatal anemia and dermatitis in captive agoutis (*Dasyprocta mexicana*) infested with *Echidnophaga* fleas. *Veterinary Parasitology*, 153: 336-339.
- Dugès, A. 1891. El tlalzahuatl. El Estudio, 4(6): 198-199.
- García-Prieto, L., J. Falcón-Ordaz y C. Guzmán-Cornejo. 2012. Helminth parasites of wild Mexican mammals: list of species, hosts and geographical distribution. *Zootaxa*, (3290): 1–92.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.3290.1.1

- Goff, M.L. 1981. A new species of *Polylopadium* (Acari: Trombiculidae) from Colombia, with a key to the species in the genus. *Journal of Medical Entomology*, 18(3): 228-231.
- Goff, M.L., R.B. Loomis, W.C. Welbourn and W.J. Wrenn. 1982. A glossary of chigger terminology (Acari: Trombiculidae). *Journal of Medical Entomology*, 19(3): 221-238.
- Goff, M.L., C.M. Ritzi y C.L Hice. 2002. A new species of *Polylopadium* Brennan & Jones, 1961 (Acari: Trombiculidae) from cricetid rodents, Peru with description of a new character for the genus and a key to the species. *Journal of Medical Entomology*, 39(2): 275-277.
 - https://doi.org/10.1603/0022-2585-39.2.275
- Grandjean F. 1939. Les segments postlarvaires de l'hysterosoma chez les oribates (Acariens). *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 64: 273-284.
- Grandjean, F. 1944. Observations sur les acariens de la famille des Stigmaeidae. *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, 26: 103-131.

- Grandjean, F. 1946. Au sujet de l'organe de Claparède, des eupathidies multiples et des taenidies mandibulaires chez les Acariens actinochitineux. *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, 28: 63-87.
- Hoffmann, A. 1962. Monografía de los Ixodoidea de México. I Parte. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 23: 191-307.
- Hoffmann, A. 1990. Los trombicúlidos de México (Acarida: Trombiculidae). Parte taxonómica. Publicaciones Especiales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 2: 1-275.
- Koh, L.P., R.R. Dunn, N.S. Sodhi, R.K. Colwell, H.C. Proctor and V. S. Smith. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, 305: 1632-1634.
- Kethley, J.B. 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida). (pp. 667-756). In: Dindal, D.L. (Ed.). Soil Biology Guide. John Wiley & Sons, New York.
- Mullen, G.R. y B.M. O'Connor. 2019. Mites (Acari). 533-602. En: Mullen, G.R. y Durden, L.A. (Eds.), *Medical and Veterinary Entomology*. 3rd edition. Academic Press-Elsevier, London, United Kingdom. 769 p.
- Nielsen, D.H., R.G. Robbins y L.M. Rueda. 2021. Annotated world checklist of the Trombiculidae and Leeuwenhoekiidae (1758-2021) (Acari: Trombiculoidea), with notes on nomenclature, taxonomy, and distribution. *Zootaxa*, 4967(1): 1-243.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.4967.1.1

- Ríos-Solís, J.A., J.J. Flores-Martínez, V. Sánchez-Cordero y M.C. Lavariega. 2021. Diversity and activity patterns of medium- and large-sized terrestrial mammals at the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, México. *Therya*, 12(2): 237-248.
 - DOI:10.12933/therya-21-1105 ISSN 2007-3364
- Shatrov, A.B. y N.I. Kudryashova. 2008. Taxonomic ranking of major trombiculid subtaxa with remarks on the evolution of host-parasite relationships (Acariformes: Parasitengona: Trombiculidae). *Annales Zoologici*, 58(2): 279-287.

https://doi.org/10.3161/000345408X326591

- Stekolnikov, A.A. 2013. *Leptotrombidium* (Acari: Trombiculidae) of the World. *Zootaxa*, 3728(1): 1-173. doi: 10.11646/zootaxa.3728.1.1
- Vázquez, E., L. Emmons, F. Reid y A.D. Cuarón. 2008. Dasyprocta mexicana. The IUCN Red List of Threatened Species in 2008. doi:10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS. T6285A12596623.en. Fecha de consulta: 27 de febrero de 2023.
- Walter, D.E., E.E. Lindquist, I.M. Smith, D.R. Cook and G.W. Krantz. 2009. Order Trombidiformes. (pp. 233-420). In: Krantz, G.W. and D.E. Walter. (Eds.). *A manual of Acarology*. 3rd edition. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, USA.
- Whitaker Jr., J.O. and J.B. Morales-Malacara. 2005. Ectoparasites and other associates (ectodytes) of mammals of Mexico. (pp. 535-666). In: Sánchez-Cordero, V. y R.A. Medellín. *Contribuciones mastozoológicas en ho*-

menaje a Bernardo Villa. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y

Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.

Recibido: 2 de mayo 2023 Aceptado: 11 de junio 2023

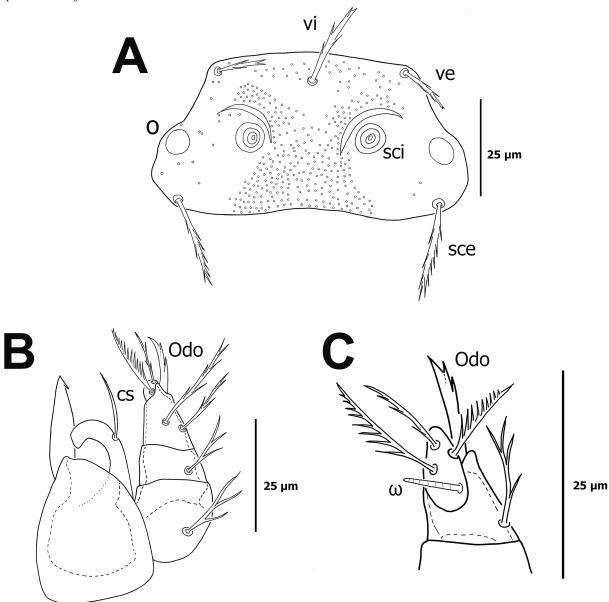


Figura 1. *Polylopadium tilae* sp. nov. A, escudo dorsal mostrando las sedas y los ojos (O); B, aspecto dorsal del gnatosoma, mostrando un quelícero y un pedipalpo; C, aspecto ventral del complejo uña-tibia-tarso pedipalpal.

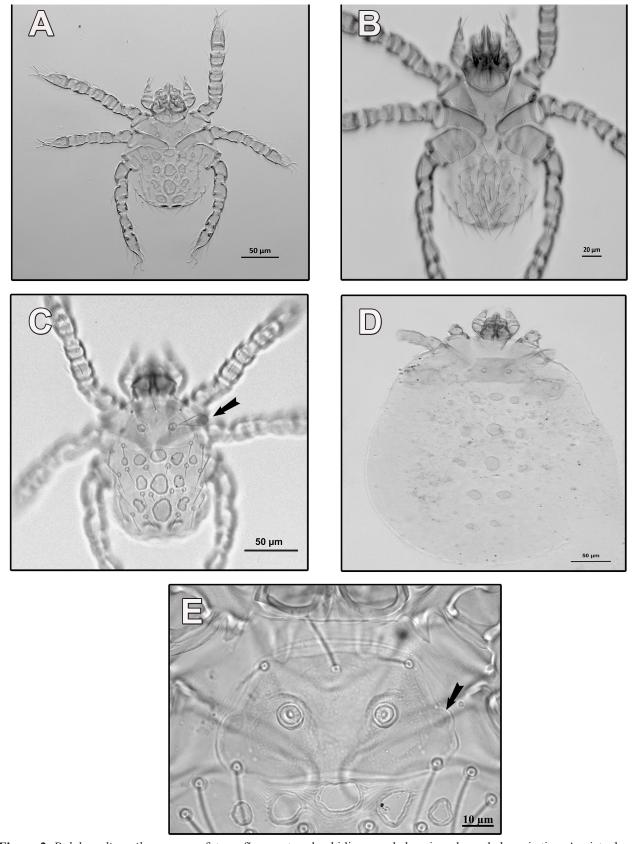


Figura 2. *Polylopadium tilae* sp. nov., fotografías mostrando el idiosoma de los ejemplares de la serie tipo. A, vista dorsal del holotipo; B. vista ventral del holotipo; C, vista dorsal de un paratipo (CNAC-012468), indicando con una flecha la tricobótria expandida clavada; D, vista dorsal de un paratipo (CNAC-012469) engordado; E, escudo dorsal del holotipo, indicando con una flecha la ubicación del par de ojos.

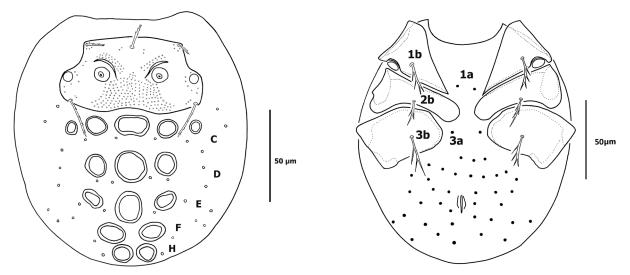


Figura 3. *Polylopadium tilae* sp. nov., idiosoma en vista dorsal mostrando las placas y las bases de las sedas de los segmentos histerosomales C, D, E, F y H.

Figura 4. *Polylopadium tilae* sp. nov., idiosoma en vista ventral mostrando las sedas histerosomales, esternales (*1a* y *3a*) y coxales (*1b*, *2b* y *3b*).

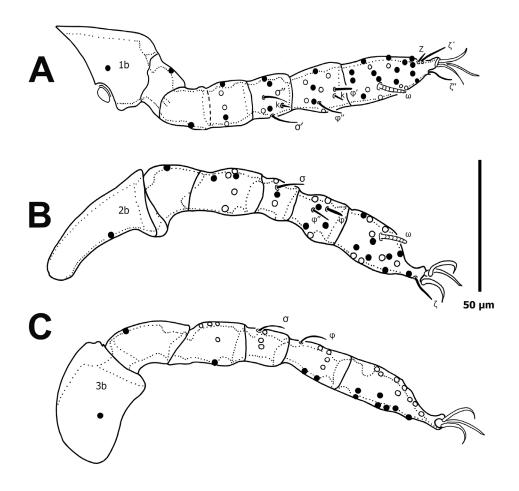


Figura 5. *Polylopadium tilae* sp. nov., patas. A, pata I mostrando las sedas especializadas; B, pata II mostrando las sedas especializadas; C, pata III mostrando las sedas especializadas.

A new species of *Vaejovis* from the mountains of west Mexico (Scorpiones: Vaejovidae)

Una nueva especie de *Vaejovis* de las montañas del occidente de México (Scorpiones: Vaejovidae)

Gerardo A. Contreras-Félix^{1,*}, Oscar G. del-Pozo¹ and José L. Navarrete-Heredia¹

¹Centro de Estudios en Zoología (CZUG), Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Universidad de Guadalajara (UdG). Zapopan, Jalisco

*contrerasfelixga@gmail.com

ABSTRACT

One new species of scorpion is described from the high lands of the Trans-Mexican Volcanic Belt province in the Mexican state of Jalisco; this species inhabit the pine forest of the Sierra de Quila mountain range. It is assigned to the "mexicanus" group and compared with other species geographically closer or morphologically similar, besides biology. The species honors Dr. Tila María Pérez Ortiz for its great career in arachnology.

Key Words: Scorpions, High lands, Endemism, "mexicanus" group, diversity, taxonomy.

RESUMEN

Se describe una nueva especie de escorpión de las montañas de la provincia de la faja volcánica transmexicana; esta especie habita los bosques de pino de la cadena montañosa de Sierra de Quila Esta especie es asignada al grupo "mexicanus" y se compara con las especies cercanas en distribución o morfológicamente similares. La especie es descrita en honor a la Dra. Tila María Pérez Ortiz por su gran carrera en la aracnología.

Palabras clave: Alacranes, montañas, endemismo, grupo "mexicanus", diversidad, taxonomía.

Scorpions is one of the mesodiverse groups within Arachnida, with 2761 species. The scorpion family Vaejovidae is the most diverse family in North America; this includes 25 genera and 234 species (Rein 2023). Within this family the genus Vaejovis C. L. Koch, 1836, still being the most diverse genera with 73 species; but the "mexicanus" groups sensu Contreras-Félix and Francke (2019) limits its distribution to only Mexico where only 34 species can be found. Description of species belonging to this group of scorpions has incremented greatly on past years; several works focused on particular regions of the country; to the south (Zárate-Gálvez and Francke 2009; Santibáñez-López and Francke 2010; Contreras-Félix and Francke 2021), north (Graham & Bryson 2010; Sissom et al. 2016; Barrales-Alcalá et al. 2018; Azzinari et al. 2021) and most works on the middle of the country (Miranda-López et al. 2012; Contreras-Félix and Francke 2014; Contreras-Félix et al. 2015; Contreras-Félix and Francke 2019; Chávez-Samayoa et al. 2022), all of them sum up to 19 new species described in less than fifteen years, yet there are many areas in México without any study or fieldwork; so there is no doubt that more species could be found in remote or unstudied areas from the country.

The Mexican state of Jalisco presents six species of the "mexicanus" group (Sissom 1989; Contreras-Félix et al. 2015; Contreras-Félix and Francke 2019) within its borders; all of them distributed in the biogeographical provinces of the Transmexican Volcanic Belt (V. monticola Sissom, 1989 and V. tapalpa Contreras-Félix and Francke, 2019), Sierra Madre del Sur (V. santibagnezi Contreras-Félix and Francke, 2019 and V. talpa Contreras-Félix and Francke, 2019) and Sierra Madre Occidental (V. tenamaztlei Contreras-Félix, Bryson Jr. and Francke, V. aquascalentensis Chávez-Samayoa and González-Santillá, 2022 and V.

aguazarca Díaz-Plascencia and González-Santillán, 2022), these are three of the six province occurring in the state (Morrone et al., 2017). Sierra de Quila is located around 100 km SW from Guadalajara, Jalisco and can reach elevations up to 2560 masl; pine forest dominates most of the highest regions of this mountain range. Herein, we here described one new species of scorpions for the Sierra de Quila, Jalisco, Mexican, giving the comparative diagnosis with the nearest species.

MATERIALS AND METHODS

Nomenclature mensuration follows Stahnke (1970); trichobothrial, metasomal and pedipalps carinae terminology terminology follows González-Santillán and Prendini (2013); lateral ocelli terminology follows Loria and Prendini (2014). The hemispermatophore was dissected following Vachon (1952) and cleaned by hand with two entomological needles; terminology follows Chávez-Samayoa et al. (2022). Surfaces of the carapace, metasoma, and pedipalp were observed and photographed under UV light as described in Prendini (2003) and Volschenk (2005). Higher-level taxonomy of scorpions follows Santibáñez-López et al. (2019). Measurements were taken with an ocular micrometer calibrated at 10X and are given in millimeters. Measurements and proportions are given inside parenthesis for males (xx) and in brackets for females [xx]. Variation in setae on metasomal segments carinae and leg telotarsi ser following Contreras-Félix et al. (2015).

Abbreviations for depositores are as follows: CZUG-Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara; CNAN-Colección Nacional de Arácnidos, Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México (UNAM); AMNH-American Museum of Natural History, New York, USA;. Other Abbreviations used: L= Length, W= Width,

D= Depth, C= Carapace, MSI= Metasomal segment I, MSV= Metasomal segment V, V= Vesicle, CG= Caudal gland, F= Pedipalp femur, P= Pedipalp patella, CM= Chela manus, FF: Fixed finger.

RESULTS

Scorpiones Linnaeus, 1752 Vaejovoidea Thorell, 1876 Vaejovidae Thorell, 1876 Vaejovinae Thorell, 1876 Vaejovis C. L. Koch, 1836 Vaejovis tilae sp. nov.

Figures. 1a, b; 2a-d; 3a-d; 4a-d; 5a-d; 6a-c; 7a-d; 8a-d; 9a-d; table 1-3.

http://zoobank.org/F89C827E-D447-4FF2-ADE3-C891C-76FEDED

Etymology: The species epithet is a patronym named after Dr. Tila María Pérez Ortiz one of the most prominent mexican acarologist and this species honor her great career in arachnology.

Holotype. México, Jalisco, Mpio: Tecolotlán, Sierra de Quila, Piedra Blanca (N 20.29959°, W 104.00053°, 2219 masl). August 15th, 2020. Collector: G. Contreras. 1 male, CZUG Types #CZUG-HA-0001. Paratypes: Same data as the Holotype. 1 male (CNAN); 1 males (AMNH). México, Jalisco, Mpio: Tecolotlán, Sierra de Quila, La Ciénega station (N 20.30271°, W 104.0372°, 2136 masl). December 13d 2019. Collectors: G. Contreras and A. Flores. 1 male, 3 females (CZUG-HA-0002). México, Jalisco, Mpio: Tecolotlán, Sierra de Quila, El Huehuentón (N 20.31307°, W 104.0149°, 2489 masl). December 14th 2019. Collectors: G. Contreras and A. Flores. 1 male, 1 female (CZUG-HA-0003). México, Jalisco, Mpio: Tecolotlán, Sierra de Quila, Salto de Tecolotlán (N 20.27598°, W 104.06295°, 1869 masl). December 14th 2019. Collectors: G. Contreras and A. Flores. 2 females (CNAN)

Other material examinated: MÉXICO: Jalisco, *Mpio: Tecolotlán*, Sierra de Quila, 2 km. to W from La Ciénega station (N 20.29894°, W 104.04758°, 2200 masl). 21-VII-2012. Collectors: O. Francke, D. Barrales, G. Contreras and A. Valdez. 3 females (CNAN).

Diagnosis: This is a medium size species for the "mexicanus" group, with adult length ranging from 25.5 to 37.9 (Fig. 1a, b; Table 1). Carapace (Fig. 2c) on males as long or shorter than the metasomal segment V (Carapace L/ MSV L 0.96 ±0.03), but on females longer [Carapace L/MSV L 1.08 ± 0.05] and longer than the pedipalp femur on males and females (Carapace L/Femur L 1.18 ± 0.02 [1.26 ± 0.2]). Anterior margin of the carapace concave, with a median notch "U" shape, present. Terguite VII (Fig. 7a) with two pairs of lateral carinae strong; sternite V with a with patch at the posterior edge of the segment; sternite VII with a white patch at the posterior edge of the segment; lateral carinae weakly granular only presents at one-third of the segment. Metasomal segment I (Fig. 6a) wider than long (MSI L/W $0.66 \pm 0.06[0.65 \pm 0.06]$); intercarinal surfaces, on the dorsal face shagreened to feebly granular, on the sides and ventral face feebly granular, granular on segment V; metasomal segment V, wider than depth (MSV W/D 1.25 $\pm 0.03[1.25 \pm 0.06]$). Vesicle (Fig. 7b-d) long and slender (Vesicle L/W 1.92 ±0.08 [1.93 ±0.1]; W/D 1.32 ±0.09[1.31 ±0.06]), dorsal surface with a big, white spot, present in one-third of the surface at the posterior half. Pedipalp fe-

mur (Fig. 3a-d) and patella (Fig. 4a-d) are less than three times longer than wide (Femur L/W 2.93 ± 0.07 [2.75 ± 0.3]; Patella L/W 2.76 ± 0.01 [2.65 ± 0.15]); prolateral median carina weak, almost absent composed by an irregular line of big and pointed granules. Chela manus (Fig. 5a-d) rounded (CM L/W 1.71 ±0.05 [1.74 ±0.2]; W/D 0.98 ±0.04 [0.99 ±0.02]), with prolateral ventral, prolateral ventrosubmedian and dorsal prosubmedian carinae strong, elevated from the cuticule and granular; dorsal median, dorsal retrolateral and retrolateral median strong elevated from the cuticule and faintly granular, ventral retrolateral and ventral median carinae weak, granular and almost at the same level than the cuticule. Laminar hooks of the hemispermatophore (Fig. 9b, c), rounded and almost merged; bent 90°. Capsular lobe present, well-sclerotized and with small denticles on the margin.

Vaejovis tilae sp. nov. is a species geographically and morphologically closer to V. monticola but differs as follows: V. monticola lacks a white patch at the mesosomal segment V, VII and the dorsal face of the vesicle, whereas on *V. tilae* sp. nov. the white patch is present on these three segments; pedipalps coloration on V. monticola are densely infuscated, with the chela manus carinae well-colored black, whereas on V. tilae sp. nov. the infuscation is almost absent on the pedipalp segments and the chela manus carinae are uncolored. Another species geographically and morphologically closer to V. tilae sp. nov. is V. santibagnezi but differs from this in: the total body length which of *V. tilae* sp. nov is a medium size scorpion (males length: 25.5 - 27.4 mm; female length 31.5 - 37.9mm) whereas on V. santibagnezi presents a bigger size (males length: 32.5 -35.5 mm; female length 33.8 - 37.5 mm), noticeable on males; another difference between these species is the carinae presents on the retrolateral face of the pedipalp manus, whereas on *V. santibagnezi* these carinae are noticeable granulose, on V tilae sp. nov. are faintly granular to smooth; The hemispermatophore on *V. santibagnezi* presents the laminar hooks merged and the median lobe without denticles, whereas on *V. tilae* sp. nov., presents two small laminar hooks and denticles on the margin of the median lobe. The third species geographically and morphologically closer to V. tilae sp. nov. is V. coalcoman Contreras-Félix and Francke, 2014 but differs as follows: The yellowish color at the dorsal face of the vesicle on V coalcoman is absent, as this segment is entirely obscure, whereas on *V. tilae* sp. nov. is present; on the second pair of legs on V. coalcoman usually presents only two pi/ri setae; whereas V. tilae sp. nov. presents three; pectinal counts on V. tilae sp nov. are higher (15-16 for males and 13-14 for females), whereas on V. coalcoman are lower (13-14 for males and 13-14 for females); the laminar hooks on V. tilae sp. nov. are pointed sideward, whereas on V. coalcoman the laminar hooks are pointed upwards, the basal lateral trough is in V. tilae wide and shallow, whereas on V. coalcoman is narrow and elongated, additionally the capsular basal carina hooklets are well developed on V. tilae and feebly developed on V. coalcoman. Other species morphologically closer to V. tilae is V. morelia Miranda-López, Ponce-Saavedra and Francke, 2012, but it can be differentiated by the well-developed carinae on the dorsal face of the chelae in *V. tilae*, whereas on V. morelia they are poorly developed; additionally, V. tilae has a well-developed laminar latero-distal crest in the hemispermatophore, whereas V. morelia does not. Finally,

the last species geographically and morphologically closer to *V. tilae* sp. nov. is *V. ceboruco* but, differs as follows: On the second pair of legs on of *V. ceboruco* usually presents only two pi/ri setae; whereas V. tilae sp. nov presents three; pectinal counts on V. tilae sp nov. are higher (15-16 for males and 13-14 for females), whereas on V. ceboruco are lower (14-15 for males and 12-13 for females); pedipalp chela manus with ventral retrolateral, ventral prolateral on V. tilae sp. nov. feebly granular to granular, whereas on V. ceboruco these carinae are smooth to crenulated. Other species that can be related to *V. tilae* sp. nov. are *V. aguazarca* Díaz-Plascencia and González-Santillán, 2022, V. aguascalentensis Chávez-Samayoa and González-Santillán, 2022 and *V. tenamaztlei*, but can be distinguished from them for the general coloration; dark brown on *V. tilae* sp. nov., whereas on the other three species it is light yellow; also V. aguazarca has a laminar hooks on the spermatophore big and rounded, whereas V. tilae sp. nov. has the laminar hooks small and pointed; V. aquascalentensis does not has an obsolete laminar latero-distal crest, whereas *V. tilae* sp. nov. it is well-developed and *V. tenamaztlei* has a prominent concavity on the dorsal face of the vesicle, whereas V. tilae sp. nov. has a flat dorsal face.

Description of the holotype male (considering the variation of the species) (Fig. 1a, b). Color: The body base color is dark brown. Cheliceral manus dorsal surface with a well-marked infuscation over the anterior edge of the hand and covering the anterior third; movable finger faintly infuscate. Carapace with dusky markings along the dorsal face of the prosoma, slightly denser on the anterior edge and surrounding the middle ocelli; it becomes less present on the posterior half of the carapace. Pedipalps: Patella and femur marginal carinae infuscated and intercarinal surfaces faintly infuscated, especially surrounding setae; chela carinae faintly infuscated; densely infuscated at the prolateral face, at the base of the fingers; dorsal surface in the anterior part faintly infuscated. Coxosternal region, genital operculum and pectinal teeth are immaculate. Mesosomal tergites with two pairs of narrow dusky markings along the tergite, along lateral margin and submedian surfaces and the carinae strongly infuscates; mesosomal sternites III-V immaculated; mesosomal sternites VI and VII infuscated over the lateral edges, stronger on the VII segment. Metasomal segments I-V with all dorsal carinae infuscated; intercarinal surfaces faintly infuscated on the anterior half of each segment, infuscation becomes strongly denser toward the posterior edge and on the ventral face of each segment. Telson vesicle base color yellowish orange; ventral surface faintly infuscated to immaculated; dorsal surface immaculated, posterior half of the segment bright yellow.

Prosoma. Chelicerae (Fig. 2a, b): Manus in a dorsal surface smooth, with two macroseta in the anterior margin of the manus; movable finger with five denticles, fixed finger with two denticles; serrula (Fig. 2b) with more than 20 denticles. Carapace (Fig. 2c): length of the carapace is almost twice the width (L/W: 1.9); surfaces uniformly granular; anterior the margin with a notch in the middle and three pairs of macrosetae; lateral ocelli type 3A, with PDMi less than half in diameter as the other lateral ocelli and lateral ocelli presents over a shallow tubercle; median ocelli with one pair of macrosetae, median ocular tubercle situated in anterior half of carapace.

Pedipalps: (Just the holotype with the variations of macrosetae). Othobothriotaxia "C" type. Femur (Fig. 3a-d) length is more than twice width (L/W: 2.5). The dorsal and ventral surfaces minutely granular to granular; the retrolateral surface is smooth to shagreened and the prolateral surface is minutely granular with some scattered big granules. Dorsal prolateral and dorsal retrolateral carinae strong, composed by a row of big rounded granules; retrolateral dorsosubmedian carina weak, composed by some scattered big, rounded granules disposed in line and only present on the posterior two-thirds of the segment; retrolateral ventral carina, faint, almost absent, composed by an elevation of the cuticule, ventral median carina strong, composed by a line of big, rounded granules; ventral retrosubmedian carina weak, diffuse between all the granules disposed on the ventral surface; ventral prolateral carina strong, composed by a line of granules well differentiated from each other; prolateral ventrosubmedian and prolateral ventral carinae faint, almost absents, only presents for two or three granules. Patella (Fig. 4a-d), more than twice longer than wide (L/W: 2.3); intercarinal surfaces are minutely granular to shagreened. Dorsal prolateral and dorsal retrolateral carina is strong, composed of an irregular row of big, rounded granules with gaps between them; retrolateral dorsosubmedian and retrolateral median carinae are weak, almost absent only present as a slightly elevation of the cuticule and some scattered granules; ventral median carina strong, composed by a line of rounded granules; ventral retrosubmedian and ventral prolateral carinae strong composed by an irregular line of rounded granules with some gaps on the prolateral carina; prolateral median carina weak, almost absent composed by an irregular line of big pointed granules. Chela manus (Fig. 5a-d) is as wide as long (L/W: 1.18), retrolateral carinae granular rows and intercarinal surfaces matte, prolateral surface granulated and carinae granular rows; trichobothria ib and it is located at the base of the fixed finger. Chela manus with prolateral ventral, prolateral ventrosubmedian and dorsal prosubmedian carinae strong, elevated from the cuticule and granular; dorsal median, dorsal retrolateral retrolateral median strong elevated from the cuticule and faintly granular, ventral retrolateral and ventral median carinae weak, granular and almost at the same level than the cuticule. Fingers straight.; movable finger with 7 denticles (an individual presented 5 denticles in one hand) and fixed finger with 6 denticles, notches and lobes absent. Trichobothria Db between carinae drsa and drl, Dt after the carinae drsa just above drl.

Mesosoma. Terguites I-VI shagreened on the anterior half, posterior half granulated; terguite VII (Fig. 7a) with two longitudinal and granular carina paramedially, surface granular and usually only presents 8 setae. Coxosternal region is smooth and pentagonal shape with 4-5 pairs of macrosetae. Genital operculum (Fig. 2d-e): wider than long; rhomboidal shape; male with two big papillae on the posterior edge; pectinal tooth count: 14-16 (\circlearrowleft), 13-14 (\updownarrow) (N=5 \circlearrowleft , 6 \updownarrow ; mode 15 \circlearrowleft , 13 \updownarrow).

Metasoma (Fig. 6a-c): segment I is wider than long, dorsal intercarinal surfaces segments I-IV, shagreened, with some scattered granules along the segment. Dorsal lateral carinae on segments I-IV granulated terminating with a spiniform granule. Lateral median carinae on segments I-IV carinae granular terminating with a spiniform granule. Lateral inframedian carinae in segments I is granular and

complete; in segments II and III, it is granular and present only on the posterior half; in segment IV entirely absent. Ventrolateral carinae on segments I-IV granular. Ventral median carinae on segment I granular, but faintly elevated; on segment II-IV granular. Intercarinal surfaces granular on segment V, with small and short granules; dorsal lateral carinae granular, composed of several rows of granules; dorsal lateral carinae granular, present only on the anterior half of the segment; ventral lateral carinae granular, formed by a well-developed and straight line of granules; ventral median carinae granular, formed by a well-developed and straight line of granules, but with some scattered gaps. Macrosetal counts segments I–V carinae: Dorsal lateral, 0:0:1:2:4; lateral median, 0:2:2:2:3; lateral inframedian, 2:2:1:1; ventral lateral, 2:3:2:6-5:5-6; ventral submedian 2-3:3-4:3:4-3; ventral median 4-6. Telson (Fig. 7b-d): Vesicle longer than wide (L/W: 1.8), dorsal surface granulated; subaculear tubercle weak. Aculear glands and lateral aculear serrations absents.

Legs (Fig. 8a-d): Legs surfaces dorsally shagreened to coarsely granular and ventrally smooth. Setae count formula on holotype male 2/1: 3/2:3/3: 3/3.

Hemispermatophore (Fig. 9a-d): Laminar; laminar latero-distal crest well developed and present at the middle of the lamella, only present on the posterior fifth of the lamella. Capsular distal carina strong. Two spiniforms laminar hooks. Clasper obsolete; capsular basal carina well-developed. Lamella Length 3mm; trunk length 2.2mm, total length 5.2mm, width distal 0.5mm, width basal 1.1mm, basal lateral trough 0.4mm

Variation: Adult males differs from adult females in total body length (males length: 25.5 – 27.4 mm; females length 31.5 – 37.9mm). Mesosomal segment V and VII presents a white patch at the posterior margin in males, whereas in females is absent; also, the vesicle in males presents a noticeable yellowish coloration on the posterior half, meanwhile in females this coloration is absent. One of the males were found without the median ocelli. The full variation range in measurements are shown in tables 1, variation in metasomal setation is shown in table 2 and variation in setation in the telotarsus is shown in table 3.

Natural history: The adult males of this species were found before the rainy season and at the beginning of the winter, this could indicate that the mating season may take place all year long, but lings were observed to be born during May.

Habitat: *Vaejovis tilae* is a species that inhabits pine forests. It can be found under rocks or logs and is sympatric to a *Centruroides* sp. that occupy almost the same niche.

Distribution (Fig. 10): *Vaejovis tilae* can be found along the highest elevations of Sierra de Quila, all the localities known reach along 8 km lineal, with provides plenty of habitat for this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

The first author would like to acknowledge CONAH-CYT for the financial support and the postdoctoral grant (CVU 419284). The research was conducted under scientific collecting permit FAUT-027 issued by SEMARNAT to Tila María Pérez Ortiz. We would thank to all the people who assist during the field work and to Universidad de Guadalajara for the facilities where this work was done.

LITERATURE CITED

- Azzinnari, J.S., R.W. Bryson Jr., M.R. Graham, C. Solís-Rojas and W.D. Sissom. 2021. A new *Vaejovis* C.L. Koch from the Sierra Madre Occidental of Durango, Mexico (Scorpiones: Vaejovidae). *Insecta Mundi*, 0852: 1–12.
- Barrales-Alcalá, D.A., O.F. Francke, T.R. Van Devender and G.A. Contreras-Félix. 2018. A new Sky Island species of *Vaejovis* C. L. Koch, 1836 from Sonora, Mexico (Scorpiones, Vaejovidae). *Zookeys*, 760: 37–53. https://doi. org/10.3897/zookeys.760.22714
- Chávez-Samayoa, F., J.E. Díaz-Plascencia and E. González-Santillán. 2022. Two new species of *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) belonging to the *mexicanus* group from Aguascalientes, Mexico, with comments on the homology and function of the hemispermatophore. *Zoologischer Anzeiger* 298: 148–169.
 - https://doi.org/10.1016/j.jcz.2022.04.005
- Contreras-Félix, G.A. and O.F. Francke. 2014. Description of a new species of *Vaejovis* from Michoacan, Mexico (Arachnida: Scorpiones: Vaejovidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1): 24–30. https://doi.org/10.7550/rmb.37437
- Contreras-Félix, G.A. and O.F. Francke. 2019. Taxonomic revision of the "*mexicanus*" group of the genus *Vaejovis* C.L. Koch, 1836 (Scorpiones: Vaejovidae). *Zootaxa*, 4596(1): 1–100.
 - https://doi.org/10.7550/rmb.37437
- Contreras-Félix, G.A. and O.F. Francke. 2021. New species of *Vaejovis* C.L. Koch, 1836 (Scorpiones: Vaejovidae) with comments on Lateral Aculear Serrations. *Southwetern Entomologist*, 46(1): 197–210. https://doi.org/10.3958/059.046.0119
- Contreras-Félix, G.A., O.F. Francke and R.W. Bryson Jr. 2015. A new species of the "mexicanus" group of the genus Vaejovis C.L. Koch, 1836 from the Mexican state of Aguascalientes (Scorpiones: Vaejovidae). Zootaxa, 3936(1): 131–140.
- Graham, M.R. and R. W. Bryson Jr. 2010. *Vaejovis montanus* (Scorpiones: Vaejovidae), a new species from the Sierra Madre Occidental of Mexico. *The Journal of Arachnology*, 38(2): 285–293.
 - https://doi.org/10.1636/Ha09-90.1

https://doi.org/10.3958/059.046.0119

- González-Santillán, E. and L. Prendini. 2013. Redefinition and generic revision of the North American Vaejovid Scorpion subfamily Syntropinae Kraepelin, 1905, with description of six new Genera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 381: 1–71. https://doi.org/10.1206/830.1
- Loria, S. F. and L. Prendini. 2014. Homology of the lateral eyes of Scorpiones: A six-ocellus model. *PLoS ONE*, 9(12): e112913.
 - https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112913
- Miranda-López, E. P., J. Ponce-Saavedra and O. F. Francke. 2012. Una nueva especie de *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(4): 966–975.
 - https://doi.org/10.7550/rmb.30891
- Morrone, J.J., T. Escalante and G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographical provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277(2): 277–279. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8

- Prendini, L. 2003. Revision of the genus *Liposoma* Lawrence, 1928 (Scorpiones: Bothriuridae). *Insect Systematics and Evolution*, 34(3): 241–264. https://doi.org/10.1163/187631203788964764
- Rein, J.O. 2023. The Scorpion Files. Norwegian University of Science and Technology, on line at http://www.ub.nt-nu.no/scorpion-files/ (accessed April 15, 2023).
- Santibáñez-López, C.E. and O.F. Francke. 2010. New and poorly known species of the mexicanus group of the genus *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) from Oaxaca, México. *Journal of Arachnology*, 38(3): 555–571. https://doi.org/10.1636/Ha09-64.1
- Santibáñez-López, C.E., E. González-Santillán, L. Monod and P. Sharma. 2019. Phylogenomics facilitates stable scorpion systematics: Reassessing the relationships

Recibido: 4 de mayo 2023 Aceptado: 8 de junio 2023

- of Vaejovidae and a new higher-level classification of Scorpiones (Arachnida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 135: 22–30. https://doi.org/10.1016/j. ympev.2019.02.021
- Sissom, W.D. 1989. Systematic studies on *Vaejovis granulatus* Pocock, and *Vaejovis pussilus* Pocock, with descriptions of six new related species (Scorpiones, Vejovidae). *Revue Arachnologique*, 8(9): 131–157.
- Sissom, W.D., M.R. Graham, T.G. Donaldson and R.W. Bryson Jr. 2016. Two new *Vaejovis C.L.* Koch 1836 from highlands of the Sierra Madre Occidental, Durango, México (Scorpiones, Vaejovidae). *Insecta Mundi*, 0477: 1–14.
- Stahnke, H.L. 1970. Scorpion nomenclature and mensuration. *Entomological News*, 81(12): 297–316.
- Vachon, M. 1952. Étude sur les Scorpions. Institut Pasteur d'Algérie. Algeria.
- Volschenk, E.S. 2005. A new technique for examining surface morphosculpture of Scorpions. *Journal of Arachnology*, 33(3) 820–825.
 - https://doi.org/10.1636/s03-047.1
- Zárate-Gálvez, K. and O.F. Francke. 2009. Nueva especie de *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) de Chiapas, México. *Revista Ibérica de Aracnología*, 17: 21–28.

Table 1. Measurements of on selected specimens from the of the type series of V. tilae sp. nov. Measurements are given in mm.

				•		,		•	,)		,
	Holotype $\hat{\beta}$	50	50	50	0+	0+	0+	€0	0+	0+	0+	0+
Total length	300	309	217.9	222.1	237	249.7	234.2	298	338	330	258.5	237
Carapace L/W	4/2.1	4.2/2.3	4/2.2	4/2.1	4.3/2.4	4.5/2.5	4.2/2.4	4/2.2	4.5/2.6	4.5/2.5	4.6/2.7	4.3/2.4
Mesosoma length	9.5	10.1	9.1	7.6	10.6	11.4	10.9	9.3	11.7	11.5	11.8	10.6
Metasoma length	12.9	13.0	83.4	81.6	84.6	8.7	9.62	13.0	13.5	13.1	90.2	84.6
Vesicle Length	3.6	3.6	3.5	3.5	3.6	3.7	3.6	3.5	4.1	3.9	4.3	3.6
Vesicle width	1.8	2.0	1.9	1.9	7	2.1	2	1.9	2.1	2.3	2.1	7
Vesicle depth	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.6	1.5	1.5	1.6	1.7	1.7	1.5
Femur length	3.4	3.4	3.3	3.3	3.5	3.7	3.4	3.3	3.8	3.8	3.8	3.5
Width	1.3	1.3	1.3	1.3	1.3	1.5	1.5	1.2	1.4	1.5	1.5	1.3
Depth	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.1	1.0	1.0	1.1	1:1	1.2	1.0
Patella length	3.7	3.7	3.5	3.5	3.8	4.2	3.9	3.6	4.1	4.1	4.2	3.8
Width	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.6	1.5	1.4	1.7	1.6	1.8	1.5
Depth	1.3	1.3	1.2	1.3	1.4	1.5	1.5	1.4	1.5	1.5	1.5	4.1
Chela length	3.6	3.5	3.5	3.5	3.8	4.0	3.7	3.5	4.1	4.0	4.2	3.8
Width	2.4	2.3	2.0	2.3	2.3	2.5	2.2	2.3	2.4	2.5	2.5	2.3
Depth	2.5	2.5	2.3	2.4	2.5	2.8	2.5	2.6	2.7	2.6	2.8	2.5
Movable finger length	3.5	3.5	3.5	3.5	3.8	3.9	3.5	3.5	3.9	3.9	3.9	3.8
Fixed finger length	3.0	3.0	2.9	2.7	3.0	3.0	2.9	3.0	3.2	3.1	3.4	3.0
Pectinal tooth count	15-14	16-16	15-15	16-16	14-14	13-13	13-13	15-16	14-14	13-13	14-14	14-14

Table 2. Variation on the metasomal setae counts on on selected specimens from the type series of *V. tilae* sp. nov.

	Holotype	8	9	9	2	8	9	9
DL	0/0/1/2/4	0/1/1/2/6	0/1/1/2/4	0/1/1/2/4	0/1/1/2/6	0/1/1/2/5	0/0/1/2/4	0/0/1/2/5
LM	0/2/2/2/3	0/2/2/2/4	0/2/2/2/3	0/2/2/2/4	0/2/2/2/4	0/2/2/4/4	0/1/2/2/2	0/1/2/2/4
LI	2/2/1/1 2/3/2/5-	2/2/2/-	2/2/2/-	3/3/2/-	2/2/1-2/1	2/2/1-2/1	2/2/1 y 2/1/1	2/2/1 y 2/1/1
VL	6/5-6	2/2/2/3/4	2/2/2/4/5	2/2/2/4/7	2/2/2/2/5	2/3/4/4/7	2/2/2/3/5	2/2/2/3/4
3.7C/N/	2-3/3- 4/3/3-	2/2/2/5/7	2/2/2/4/5	2/2/2/4/5	2/2/2/4/6	2/2/2/2 5/7	2/2/2/2/6	2/2/2/2/6
VS/M	4/4-6	3/3/3/5/7	2/3/3/4/5	2/3/3/4/5	3/3/3/4/6	3/3/3/3-5/7	3/3/3/3/6	3/3/3/6
	9	3	9	\$	\$	3	3	\$
DL	0/0/1/2/4	0/1/1/2/5	0/0/1/2/5	0/0/1/2/5	0/1/1/2/5	0/0/1/2/4	0/1/1/2/5	0/0/1/2/5
LM	0/1/2/2/2	0/2/2/3/4	0/1/2/2/4	0/1/2/2/4	0/2/2/2/4	0/2/2/2-3/3	0/2/2/3/4	0/1/2/2/4
LI	2/2/1 y 2/1/1	2/2/2//	2/2/1 y 2/1/1	3/2/2//	2/2/2/-	2/2/1-2/1	2/2/2//	3/2/2//
VL	2/2/2/3/5	2/2/2/4/5	2/2/2/3/4	1/2/2/4/5	2/3/3/4/7	2/2/2/4/5	2/2/2/4/5	1/2/2/4/5
VS/M	3/3/3/3/6	3/3/3/4/5	3/3/3/3/6	2/3/3/3-4/6	2/3/3/4/6	2-3/4-3/4- 3/4-3/7	3/3/3/4/5	2/3/3/3-4/6

Table 3. Variation on the telotarsus setae pv/rv counts on selected specimens from the type series of V. tilae sp. nov.

	Holotype ♂	50	6	50	€0	0+
Leg I/II/III/ IV	2/2:3/3:3/3	2/2:2/2:3/3:3/3	2/2:2/2:3/3:3/3	2/2:3/3:2/3:3/3	2/2:2/3:3/3:3/3	2/2:3/2:3/3:3/4
	0+	0+	0+	0+	0+	0+
Leg I/II/III/ IV	2/2:3/3:3/3:3/3	2/2:3/3:3/3:3/3	2/2:3/3:3/3:3/3	2/2:3/3:3/3	2/2:2/3:3/3:3/3	2/2:2/3:3/3:3/3

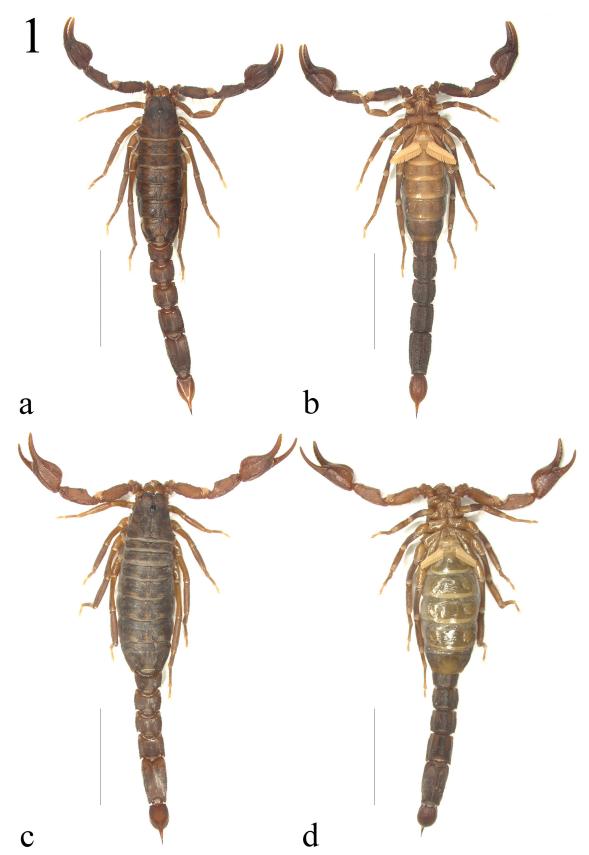


Figure 1: a- *Vaejovis tilae* sp. nov. habitus holotype male, dorsal view; b- *V. tilae* sp. nov. habitus holotype male, ventral view; c- *V. tilae* sp. nov. habitus paratype female, dorsal view; d- *V. tilae* sp. nov. habitus paratytpe female, ventral view. Scale bar 1 cm.

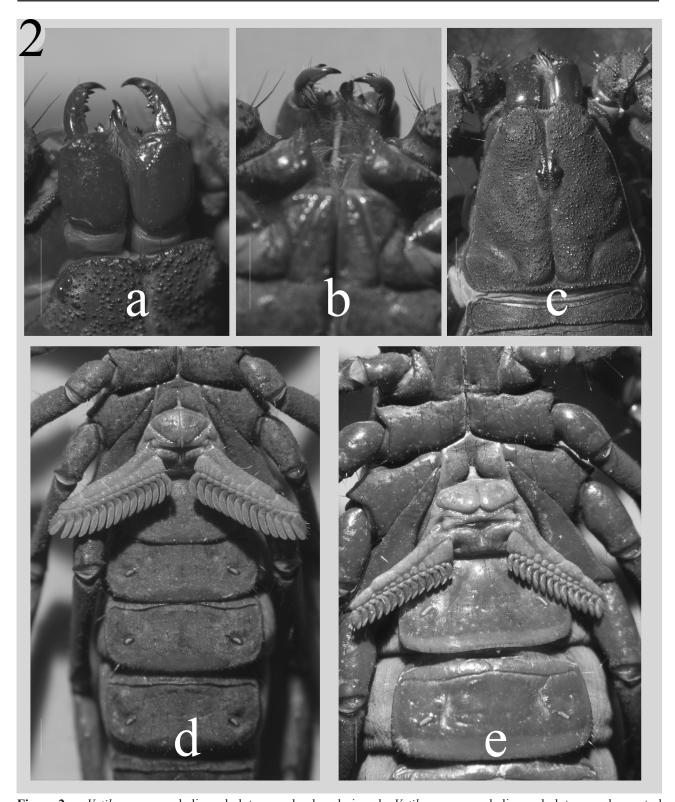


Figure 2. a- *V. tilae* sp. nov. chelicera holotype male, dorsal view; b- *V. tilae* sp. nov., chelicerae holotype male, ventral view; c- *V. tilae* sp. nov. carapace holotype male, dorsal view; d- *V. tilae* sp. nov. pectines holotype male, ventral view; e- *V. tilae* sp. nov. pectines paratype female, ventral view. Scale bar 1 mm.

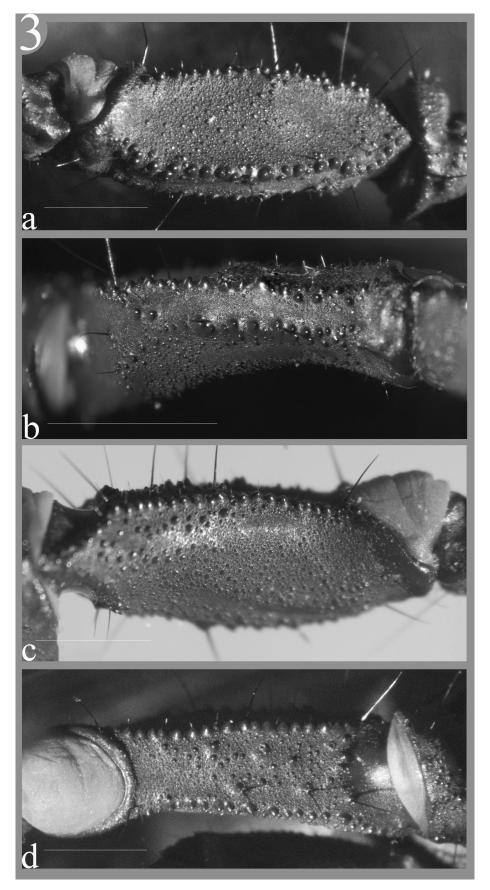


Figure 3. Pedipalp femur holotype male. a- dorsal view; b- retrolateral view; c- ventral view; d- prolateral view. Scale bar 1 mm.

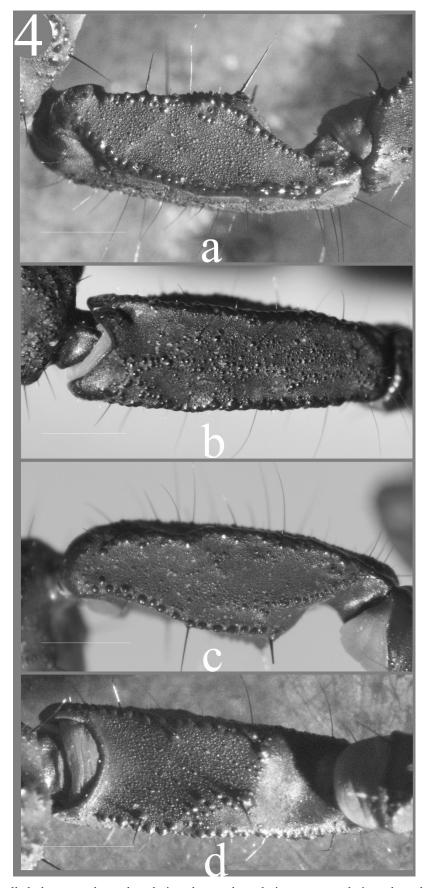


Figure 4. Pedipal patella holotype male. a- dorsal view; b- retrolateral view; c- ventral view; d- prolateral view. Scale bar 1 mm.

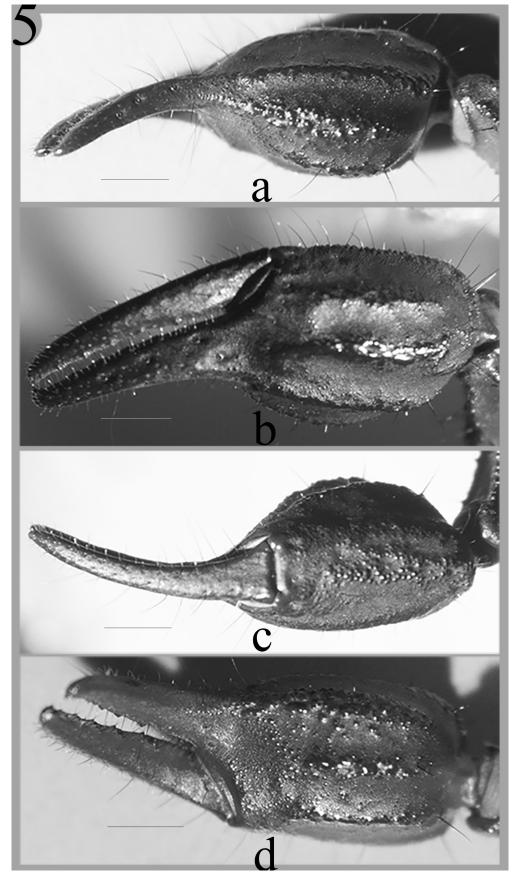


Figure 5. Pedipal chela holotype male. a- dorsal view; b- retrolateral view; c- ventral view; d- prolateral view. Scale bar 1 mm.

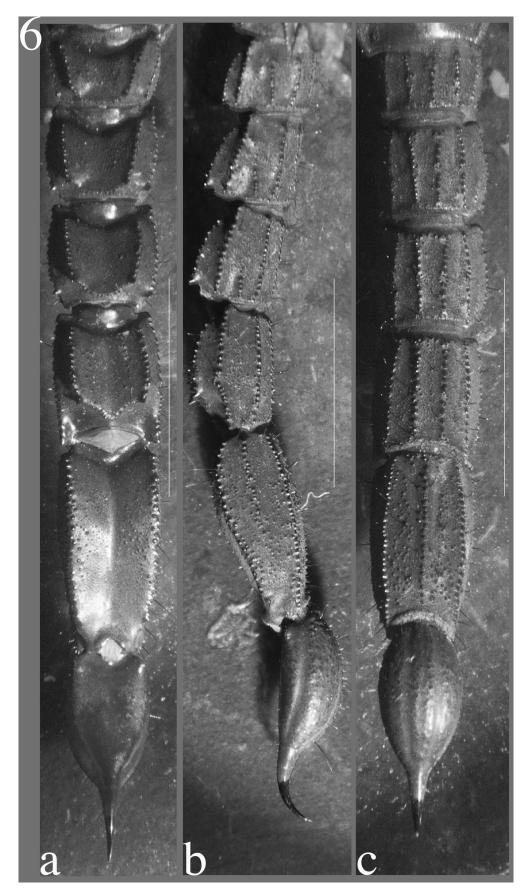


Figure 6. Metasoma holotype male. a- dorsal view; b- lateral view; c- ventral view. Scale bar 5 mm.

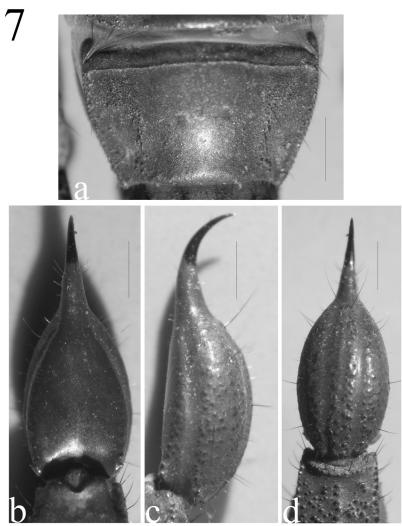


Figure 7. a- Sternite VII, holotype male; vesicle holotype male: b- dorsal view; c- lateral view; d- ventral view. Scale bar 1 mm.

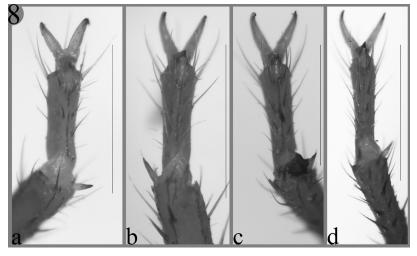


Figure 8. Telotarsal setae prolateral inferior and retrolateral inferior on holotype male. a- Leg I, ventral view; b- leg II, ventral view; c- leg III, ventral view; d- leg VI, ventral view. Scale bar 1 mm.

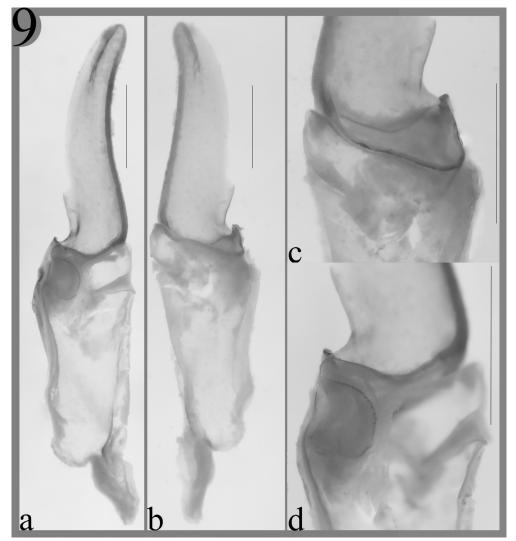


Figure 9. Hemispermatophore holotype male. a, d- lateral aspect; b, c- contralateral aspect. Scale bar 1mm.

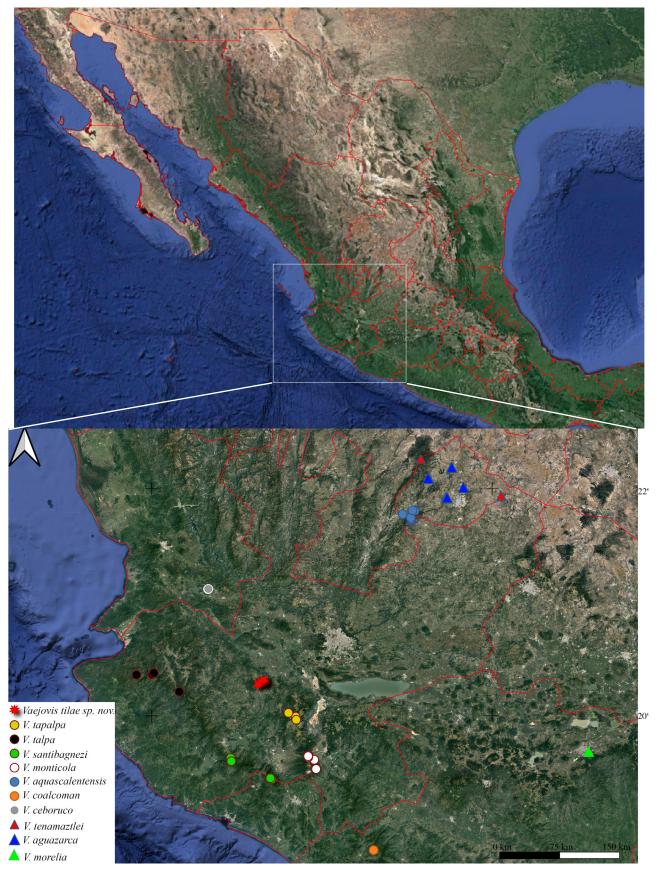


Figure 10. Map of the species of Vaejovis C.L. Koch, 1836 on the occidental part of Mexico.

http://zoobank.org/6B8AB7F6-63E1-4410-9948-37CF7481ECD3

Picnogónidos (Arthropoda: Chelicerata: Pycnogonida) de la Colección Nacional de Ácaros del IBUNAM, México

Pycnogonids (Arthropoda: Chelicerata: Pycnogonida) from the National Collection of Mites of IBUNAM, Mexico

Ana Luz Cerdán-Morales¹ y Margarita Ojeda²*

¹Av. Rafael Murillo Vidal ⁵0 Frac. Ensueño, 91060, Xalapa, Veracruz, México; ²Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM, 04510 Ciudad de México, México.

*Autor para correspondencia: Margarita Ojeda. E-mail: margojeda@gmail.com

RESUMEN

Comúnmente conocidos como "arañas de mar", los picnogónidos son un grupo de artrópodos exclusivamente marinos. En México se han reportado 62 especies, presentes en casi todos los estados costeros. Estos datos son resultado, en su gran mayoría, de investigaciones extranjeras y estudios recientes de recolectas esporádicas enfocadas a la fauna del meiobentos. El objetivo de este trabajo es dar a conocer los ejemplares de picnogónidos depositados en la Colección Nacional de Ácaros (CNAC), material que formó parte de la Colección de la Dra. Anita Hoffmann y que fue recolectado por el Dr. Federico Bonet en la década de los años 1940's, en dos localidades en la costa del Pacífico mexicano. De los 20 ejemplares que existen en la Colección, se identificaron tres especies: *Achelia sawayai* Marcus, 1940, *Anoplodactylus californicus* Hall, 1912 y *Endeis* cf. *spinosa* (Montagu, 1808). Para la primera especie se agrega un registro a la amplia distribución ya conocida. Para *E.* cf. *spinosa* se trata del primer registro para el Pacífico Mexicano y de *A. sawayai* se expande los registros de su distribución en el país. Además, se destaca la importancia de los acervos de las colecciones biológicas como sitios de material para el reconocimiento de la biodiversidad.

Palabras clave: Arañas de mar, México, Taxonomía, Registros, Acervos, Colecciones biológicas.

ABSTRACT

Commonly known as "sea spiders", pycnogonids are a group of exclusively marine arthropods. In Mexico, 62 species of Pycnogonida have been reported from almost all the coastal Mexican states. This data is the result mostly of investigations carried out by foreigners and recent studies of sporadic collections focused on meiobenthos fauna. The aim of this paper is to disclose the samples of pycnogonids contained in the National Collection of Mites (CNAC), which was part of PhD. Anita Hoffmann's collection and which was collected from two different locations in the Mexican Pacific by PhD. Federico Bonet in the 1940s. Three species were identified from the total of 20 specimens: *Achelia sawayai* (Montagu, 1808), *Anoplodactylus californicus* Hall, 1912, and *Endeis* cf. *spinosa* Marcus, 1940. For the first species, a record is added to the already known wide distribution. *E. cf. spinosa* was recorded for the first time in the Mexican Pacific, and for A. *sawayai*, records of its distribution in the country are expanded. Furthermore, the importance of biological collections as material sites for the recognition of biodiversity is highlighted.

Keywords: Sea spiders, Mexico, Taxonomy, Records, Biological Collections

Los picnogónidos son un grupo de artrópodos quelicerados muy antiguo (Munilla 2002). Se les conoce comúnmente como "arañas de mar", debido al gran parecido físico que guardan con el grupo; sin embargo, los picnogónidos tienen características morfológicas particulares, como un par de ovígeros, una probóscide móvil, un abdomen reducido y la posición de las aberturas genitales que se extienden hasta sus apéndices locomotores, por lo que han sido colocados en una clase separada (Giribet et al. 1999; Munilla 1999; Arango 2002). Viven en ambientes exclusivamente marinos y se encuentran en todos los mares y océanos del mundo (Munilla 2002; Arango 2003a,b; Ballesteros et al. 2020), desplazándose libremente sobre el bentos. Les gusta frecuentar arrecifes de coral, pastos marinos o algas y lugares rocosos donde se mimetizan gracias a su coloración, que va desde el pardo, café rojo, azul o morado. Son organismos de tamaño variado, algunos de apenas unos milímetros y otros que llegan a medir hasta 750 mm, considerando la longitud de los apéndices locomotores (Child 1992; Munilla 2002; Arango 2003a,b).

Actualmente en el mundo se reconocen 1,357 especies de 6 superfamilias, 16 familias y más de 80 géneros (Arango 2002, 2003a,b; Cano-Sánchez y López-González 2015, Bamber et al. 2023). Sin embargo, aún existen en discusión algunos grupos internos que no han podido ser clasificados solo por su morfología, a pesar de ser la base para su determinación. Actualmente, se están aplicando herramientas moleculares que ayudan al esclarecimiento de la clasificación (Arango 2002, 2003a,b; Brenneis et al. 2020; Jeong et al. 2020).

En México el conocimiento del grupo se encuentra en auge, recientemente ha sido objeto de algunos estudios taxonómicos y zoogeográficos (Munilla 2002; Child 2009; De León-Espinosa y De León-González 2015; Álvarez y Ojeda 2018; De León-Espinosa et al. 2021; Cerdán-Morales 2022). El listado taxonómico más actualizado indica un total de 62 especies distribuidas en todo el país (Cerdán-Morales 2022). La curva de acumulación de especies, indica que en el Pacífico Mexicano se esperan 80 especies y para el Golfo de México se pueden estar distribuyendo 100 es-

pecies, lo que representa cerca del 3.6% de la diversidad mundial (Ramírez-Tello et al. 2022; Villatoro-Ortiz y Salazar-Silva 2022).

En la Colección Nacional de Ácaros del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNAC, IBUNAM) se tenía conocimiento de la existencia de picnogónidos recolectados por el Dr. Federico Bonet. El Dr. Bonet llegó a México en 1939 procedente de España, su país natal y se incorporó como profesor de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional (IPN), en donde creó la cátedra de Zoología y estableció el primer Laboratorio de Zoología que dirigió entre 1945 y 1962. Durante este periodo en sus viajes por el país, recolectó entre otros muchos grupos de invertebrados, picnogónidos (Pinar 2002). Este material quedó seguramente depositado en el laboratorio de Zoología de la ENCB-IPN, que posteriormente pasó a ser parte de la Colección Acarológica de la Dra. Anita Hoffmann, quién estuvo asociada a la ENCB para luego trasladarse a la UNAM y fundar el segundo laboratorio de acarología del país. Después de casi 20 años del establecimiento de la colección de ácaros, en 1991 la Dra. Hoffmann dona al IBUNAM, cerca de 10.000 laminillas microscópicas, entre las que se encuentran individuos de picnogónidos, objeto de este trabajo (Hoffmann 1993). El objetivo del presente estudio es mostrar la lista sistemática de las especies de picnogónidos depositadas en la colección de la CNAC-IBUNAM, así como una descripción breve de las características que las distinguen, y algunos comentarios a su distribución y abundancia encontrada en los sitios de muestreo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisaron 20 laminillas con picnogónidos montados depositadas en la CNAC del IBUNAM. Los datos de recolecta corresponden a dos localidades: 1) Acapulco, Guerrero, octubre de 1942, y 2) Bahía de Manzanillo, Colima, enero de 1943. El material fue recolectado por el Dr. Federico Bonet. Los ejemplares están montados entre porta y cubreobjetos y etiquetados con información de recolecta. Para cada una de las laminillas se tomó una fotografía con ayuda de un microscopio Zeiss Axio Zoom V16, motorizado para fotografía multifocal y por mosaicos, en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad II, Instituto de Biología, UNAM. Para la identificación taxonómica se utilizó un microscopio óptico (Olympus SZ10 BX41), se determinaron cada uno de los especímenes hasta el nivel taxonómico posible usando las claves, diagnosis y descripciones de Hedgpeth (1947), Child (1992) y De León Espinosa et al. (2021). Debido a que se trata de un material con valor histórico, no fue posible dar un tratamiento de restauración, y por ello algunos de los ejemplares no fue posible asignarles un nivel específico.

RESULTADOS

Del total de 20 laminillas, de dos estados del país, Guerrero y Colima, se delimitaron tres familias, y tres géneros, *Achelia, Endeis, y Anoplodactylus*. Específicamente de este último, se determinó a la especie: *Anoplodactylus californicus* Hall, 1912 con representación de 11 de los 20 ejemplares; de los especímenes restantes, ocho fueron conferidos a *Endeis* cf. *spinosa* (Montagu, 1808) y un ejemplar, se asignó a *Achelia sawayai* Marcus, 1940; de este último, habrá que realizar un estudio posterior detallado

(Fig.1A-D), ya que algunos caracteres diagnósticos no fueron claramente observados. A continuación se presenta la información de la morfología de cada una de las especies, los registros conocidos para México y los que se aportan en este trabajo.

El material se encuentra depositado en la colección asociada a la CNAC del IBUNAM y se les han asignado los números de catálogo (CNAC-PYC0002-3; CNAC-PYC0005-0022)

Listado Sistemático

Clase Pycnogonida Latreille, 1810 Orden Pantopoda Gerstäcker, 1863 Suborden Euapantopoda Fry, 1978 Superfamilia Aschorhynchoidea Pocock, 1904 Familia Ammotheidae Dohrn, 1881 Género Achelia Hodge, 1864

Para México, se tiene registro de cuatro especies de *Achelia: A. alaskensis* (Cole, 1904), *A. chelata* (Hilton, 1939), *A. gracilis* Verrill, 1900 y *A. sawayai* Marcus, 1940, de los estados de Baja California, Baja California Sur, Veracruz, Yucatán y Quintana Roo (Child 1992; Munilla 2002; Vasallo et al. 2014; De León-Espinosa et al. 2021; Ramírez-Tello et al. 2022; Cerdán-Morales 2022).

Achelia sawayai Marcus, 1940

Figs. 1A-E

Nuevos registros: MÉXICO: COLIMA, Bahía de Manzanillo, 16-01-1943. F. Bonet col. (695). 1 macho (CNAC-PYC0015 (14)).

Caracteres de reconocimiento: Cuerpo de apariencia circular por el poco espacio entre sus procesos laterales; sin rastros de segmentación (Fig. 1A). Tubérculo ocular con cuatro ojos. Quelíforos compuestos de un escafo largo; quela vestigial con una seda distal. Palpos con ocho artejos (Fig. 1B). Ovígeros con 10 artejos y abundantes espinas en los artejos distales. Abdomen corto, con espinas y una muesca en la punta (Fig. 1C). Coxa 1 con tres tubérculos distales terminados en espinas. (Fig. 1A). Coxa 2 con solo dos espinas, éstas también insertadas en un tubérculo. La longitud del fémur es tres veces la de la coxa 1. Tarsos tan largos como anchos, con varias espinas, ventralmente con sedas y distalmente con una sola espina. Propodio ligeramente curvo. Talón ausente. Suela con una hilera de seisnueve espinas cortas, en la parte distal y media del dorso y de tres a cinco espinas largas en la parte del talón. Punta distal del propodio con una uña terminal curva v dos uñas auxiliares 0.75 veces de longitud que la uña principal (Fig. 1D).

Observaciones: En el ejemplar aquí revisado, se pudo observar en el segundo apéndice locomotor del lado izquierdo una anomalía o malformación entre la coxa 2 y 3 (Fig. 1E), que deberá investigarse con más detalle en el futuro, ya que esto es solo un ejemplo y no la generalidad en la especie. Sin embargo, este tipo de fenómenos han sido reportados en el grupo, como una consecuencia de la habilidad de estos organismos de regenerar la pérdida de apéndices, o partes de éstos (Brenneis & Scholtz 2021).

Distribución: A. sawayai se distribuye a los largo de la costa Atlántica desde Georgia en los Estados Unidos hasta Brasil y las islas Bahamas. Además de su amplía distribución en los océanos Atlántico e Índico, también ha sido registrada en África del este, Cabo Verde y Madagascar (Child 1979). En el Pacífico ha sido reportada de las islas

Fiji y la Polinesia Francesa (Montoya-Bravo et al. 2009). En México está reportada de dos estados, Veracruz y Quintana Roo. El registro de *A. sawayai* para Colima es nuevo, y expande el área de distribución conocida hasta la fecha para la especie, tanto para el país como a nivel mundial (Fig. 4).

Superfamilia Phoxochilidoidea Sars, 1891 Familia Phoxichilidiidae Sars, 1891 Género *Anoplodactylus* Wilson, 1878

El género se caracteriza por tener las quelas poco desarrolladas con dedos, la presencia de los palpos (máximo un artejo) y los ovígeros solo presentes en los machos con cinco o seis artejos. Incluye 136 especies a nivel mundial (Bamber et al. 2023), 14 de ellas han sido registradas de distintas localidades en México.

Anoplodactylus californicus Hall, 1912 Figs. 2A-F

Nuevos registros: MÉXICO: COLIMA, Bahía de Manzanillo, 18-01-1943. F. Bonet col. (695). 12 ejemplares en total. 4 hembras (CNAC-PYC0005(1), CNAC-PYC0006(7), CNAC-PYC0007(11) y CNAC-PYC0007(19)), 1 hembra juvenil (CNAC-PYC0008(17)), 2 machos (CNAC-PYC0009(3), CNAC-PYC0010(4)), 4 machos con ovígeros (CNAC-PYC0011(2), CNAC-PYC0003(5), CNAC-PYC0012(9), CNAC-PYC0013(20)), 1 macho juvenil (CNAC-PYC0014(16)). *Los números entre paréntesis corresponden a los números de las etiquetas originales (previamente asignados) a la preparación.

Caracteres de reconocimiento. Cuerpo esbelto, patas 3 veces su longitud (Fig. 2A). Tronco delgado y segmentado; tercer y cuarto par de procesos laterales unidos. Tubérculo ocular cónico con cuatro ojos. Quelíforos con un escafo largo que presenta pequeñas sedas, sobrepasando la probóscide; quela desarrollada con espinas en la palma y en los dedos móvil y fijo (Fig. 2B). Palpos como pequeñas protuberancias presentes sólo en las hembras (Fig. 2F). Ovígeros con seis artejos y pequeñas sedas (Fig. 2E). Probóscide cilíndrica; en las hembras, ventralmente con unas proyecciones en forma de "alas" con no más de 10 aserraciones (Fig. 2F). Abdomen vertical en el último segmento del tronco (Fig. 2C). Procesos laterales con un tubérculo dorsal (no apreciable en los ejemplares revisados). Apéndices locomotores delgados con varias sedas; coxa 2 ensanchada distalmente con una espuela genital larga y puntiaguda ubicada ventro-distalmente (Fig. 2A, señalada con flechas negras). Fémur, tibia 1 y 2 con una espina media dorso-distal. Tarso con una espina ventro-distal gruesa. Propodio con una hilera de nueve espinas dorsales. Talón con cinco espinas gruesas; planta con dos hileras de pares de espinas dirigidas hacia la parte anterior. uña terminal tres cuartos del tamaño del propodio y uñas auxiliares muy pequeñas (Fig. 2D).

Distribución. Pantropical. *A. californicus* se describió en California en los Estados Unidos de Norteamérica. Es una especie que se distribuye ampliamente en los océanos Atlántico y Pacífico (Bamber et al. 2023, Melzer et al. 2006), asociada a algas del género *Sargassum* principalmente.

Registros para México: Los registros de *A. californicus* en el país son del Golfo de California, desde Baja California hasta la Paz, Baja California Sur (Hilton 1942;

Child 1992; De León-Espinosa et al. 2021) en el Pacífico. Por el lado del Atlántico, en el Golfo de México se conoce de Catemaco y Montepío en Veracruz (Child 2009; Vasallo et al. 2014; De León-Espinosa et al. 2021; Ramírez-Tello et al. 2022).

Se amplía la distribución de *A. californicus* para Manzanillo, Colima y Acapulco, Guerrero; los registros presentados en esta contribución son nuevos para los estados, y representan los reportes más sureños en el Pacífico mexicano (Fig. 5).

Observaciones: El registro de la Bahía de Manzanillo corresponde a organismos asociados a "Tubularidos", de acuerdo a la información en la etiqueta original, que suponemos se trata de anélidos turbelarios. Otros autores han señalado la asociación de esta especie con cnidarios (Melzer et al. 2006).

> Superfamilia Phoxochilidoidea Sars, 1891 Familia Endeidae Dohrn, 1881 Género *Endeis* Philippi, 1843 *Endeis* cf. *spinosa* (Montagu, 1808) Figs. 3A-E

Nuevos registros: MÉXICO: COLIMA, Bahía de Manzanillo, 16-01-1943. F. Bonet col. (695). 7 ejemplares en total. 3 hembras (CNAC-PYC0016 (10), CNAC-PYC0017 (13), CNAC-PYC0018 (15) y, 3 machos con ovígeros (CNAC-PYC0019 (6), CNAC-PYC0020(8), CNAC-PYC0021(12)), GUERRERO, Acapulco, 12-10-42. F. Bonet col (627), 1 macho CNAC-PYC0022 (18).

Las especies de la familia *Endeidae* presentan un cuerpo largo y delgado, bien segmentado con los procesos laterales separados; cabeza corta y ancha. Probóscide larga, cilíndrica y con sedas sobre los labios. Sin quelíforos y palpos, únicamente los machos tienen ovígeros (siete artejos). Propodio pequeño y curvado. Espinas en el talón y garras auxiliares conspicuas.

Caracteres de reconocimiento: Endeis spinosa tiene un cuerpo pequeño y extremidades largas (Fig. 3A). Prolongaciones laterales algo más largas que anchas, separadas por una distancia dos veces mayor que su diámetro (Fig. 3A,C); presentan dorsodistalmente un tubérculo central, y a veces dos en el primer par. Probóscide subcilíndrica, con collar basal, mayor anchura en su mitad y un poco en su ápice, siendo la parte distal de la misma anchura que la proximal; toda ella presenta bastantes espínulas setosas. que abundan más cerca de la boca. Sin quelíforos ni palpos en adultos (Fig. 3D). Ovígeros solo en machos; constan de siete artejos poco espinosos, de los que el segundo es el más largo y algo curvado y el último es muy pequeño y romo, más corto que cualquiera de ellos y que lleva dos espinas recurvadas. Primera coxa con uno o dos tubérculos dorsales; fémur un poco más largo que la primera tibia y provisto de un tubérculo con sedas dorsodistales. Tarso compacto, con una fuerte espina. Propodio curvado con un talón con 3-4 espinas gruesas, seguidas por otras 5-6 más pequeñas en la suela. La uña principal es algo mayor que la suela propodial; las auxiliares miden la mitad o menos que la uña principal (Fig. 3B).

Distribución: Anfiatlántica (Child 1992; Bamber 2010), es una especie reportada en aguas someras. Registros para México: Quintana Roo, isla Mujeres; Campeche, Laguna Términos; Veracruz, Veracruz (Child 1992).

Por otra parte, el registro de *E. spinosa* en el Pacífico mexicano es nuevo para el país, y tanto para el estado de Colima como para Guerrero (Fig. 6). A nivel mundial, los reportes de esta especie corresponden principalmente a una distribución a ambos lados del Atlántico (Anfiatlántica), por lo que el registro en el Pacífico sería un dato que amplía su distribución mundial.

Observaciones: Los ejemplares analizados, hasta donde el estado de preservación permite observar, muestran los caracteres diagnósticos del género, y en cuanto a los señalados para la especie, en algunos de ellos observamos pequeñas discrepancias con la descripción. Por ejemplo, no se pueden apreciar todas las ornamentaciones en los procesos laterales, ni el alto ni la forma del tubérculo ocular. La mención del propodio curvado con tres espinas en el talón como se observa en el propodio 4-derecho; en el propodio 2-izquierdo se observan 4 espinas creando confusiones. Al observar el resto de los propodios las espinas parecen ser tres, justo como se dice en las descripciones. El tamaño de la garra principal se dice ser pequeña (pero esto es muy ambiguo, ya que en las ilustraciones pudiera parecer de la mitad del propodio). Las garras auxiliares si cumplen con la descripción al ser de la mitad de la longitud de la garra principal. Otra característica particular de la especie es la presencia en la parte anterior del cefalón de unas pequeñas espinas, caracter que observamos en los ejemplares. Por todo ello, consideramos que los ejemplares estudiados aunque muestran varios de los caracteres de la especie, también hay otros que varían, y preferimos solo conferirlo a E. spinosa

DISCUSIÓN

En este trabajo se hace patente la relevancia de las colecciones biológicas, como repositorios importantes de la biodiversidad. Los registros presentados para Guerrero (Acapulco) y Colima (Manzanillo) de *Anoplodactylus californicus*, *Achelia sawayai* y *Endeis* cf. *spinosa* extienden el rango de distribución de estas especies en México. Para *A. sawayai* y *E.* cf. *spinosa* se trata de los primeros registros para el Pacífico mexicano, ya que ambas se conocen del Atlántico, Golfo y Caribe. Su encuentro en estas localidades sustenta la importancia de extender los estudios faunísticos en el país, sobre todo de grupos poco abordados como son los picnogónidos.

Como es señalado por diversos autores, a través del monitoreo de los ecosistemas y apoyándose en registros históricos de ejemplares de colección, se puede conocer si una especie ha desaparecido de áreas de distribución previamente registradas, o si sus abundancias han cambiado significativamente. La correlación entre datos de ocurrencia de especies en las colecciones biológicas y el análisis del patrón de distribución a lo largo del tiempo permiten modelar su distribución espacial (Elith et al. 2006). Finalmente, el integrar el uso de las colecciones para conocer la diversidad de los distintos grupos de animales, resulta muy enriquecedor para identificar patrones ecologicos y generar modelos predictivos de la distribución y cambios en la diversidad, herramientas que pueden emplearse para proponer planes de conservación y uso sustentable de los ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

El material objeto de este trabajo son los Pycnogonida resguardados en la Colección Nacional de Ácaros (CNAC) cuya curadora la Dra. Tila Ma. Pérez Ortiz nos permitió tener acceso a ellos y con el que ahora se aportan nuevos registros que ayudarán a extender el conocimiento del grupo en el país. Es por ello, que dedicamos este trabajo a la Dra. Pérez en reconocimiento a su labor, no solo en el estudio sobre la biología, ecología y taxonomía de ácaros parásitos de aves y otros vertebrados e invertebrados, sino además por su trabajo coordinando el Megaproyecto Universitario Sistema de Informática para la Biodiversidad y el Ambiente (SIBA), desde el 2013 en la Coordinación de Colecciones Universitarias, UNAM.

Agradecemos también a la Biól. Susana Guzmán del Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO-2) del Instituto de Biología de la UNAM por su asistencia en la adquisición y procesado de las microfotografías de los ejemplares.

LITERATURA CITADA

Álvarez, F. y M. Ojeda. 2018. First record of a sea spider (Pycnogonida) from an anchialine habitat. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(1):219-224.

http://dx.doi.org/10.3856/vol46-issue1-fulltext-21

Arango, C. P. 2002. Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Organisms Diversity and Evolution*, 2(2): 107–125.

https://doi.org/10.1078/1439-6092-00035

Arango, C. P. 2003a. Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28(3): 588 – 600. https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00069-1

Arango, C. P. 2003b. Sea spiders (Pycnogonida, Arthropoda) from the Great Barrier Reef, Australia: new species, new records and ecological annotations. *Journal of Natural History*, 37(22):2723-2772 https://doi.org/10.1080/00222930210158771

Brenneis, G., C.P. Arango, P.P. Sharma and M. Schwentner. 2020. The more the merrier: unparalleled sympatric species richness in a sea spider genus (Pycnogonida: Callipallenidae: Pallenella) from Tasmanian waters. *Invertebrate Systematics*, 34(8): 837–870. https://doi.org/10.1071/IS20022

Brenneis, G. and G. Scholtz. 2021. A postlarval instar of *Phoxichilidium femoratum* (Pycnogonida, Phoxichilidiidae) with an exceptional malformation. *Journal of Morphology*, 282(2): 278–290. https://doi.org/10.1002/jmor.21303

Ballesteros, J.A., E.V.M. Setton, C.E. Santibanez-López,
C.P. Arango, C.E. Brenneis, G. Brix, K.F. Corbett, E. M.
Cano-Sanchez, M. Dandouch, G.F. Dilly, M.P. Eleaume, G. Gainett, C. Gallut, S. McAtee, L. McIntyre, A.L.
Moran, R. Moran, P.J. Lopez-Gonzalez, G. Scholtz, C.
Williamson, A.H. Woods, J.T. Zehms, W.C. Wheeler,
and P.P. Sharma. 2020. Phylogenomic Resolution of Sea
Spider Diversification through Integration of Multiple

686–701 https://doi.org/10.1093/molbev/msaa228

Bamber, R. N. 2010. Sea-spiders (Pycnogonida) of the north-east Atlantic. Synopses of the British Fauna (New

Data Classes. *Molecular Biology and Evolution*, 38(2):

- Series), 5 :1-249
- https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00766.x
- Bamber, R.N., A. El Nagar and C.P. Arango. 2023. Pycnobase: World Pycnogonida Database. Accessed at http://www.marinespecies.org/pycnobase on 2021-03-29. https://doi.org/10.14284/360
- Cano-Sánchez, E., P.J. López-González. 2015. Clase Pycnogonida: Orden Pantopoda. Revista IDE@- SEA, 22: 1-13.
- Cerdán-Morales, A.L. 2022. Revisión taxonómica y zoogeográfica de los picnogónidos (Chelicerata: Pycnogonida) en México / Maestría en Ciencias del Mar y Limnología. M. Sc. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Ciudad de México.
- Child, C. A. 1979. Shallow-water Pycnogonida of the Isthmus of Panama and the coasts of Middle America. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 293: V + 86. https://doi.org/10.5479/si.00810282.293
- Child, C. A. 1992. Shallow-water Pycnogonida of the Gulf of Mexico. In: Memoirs of the Hourglass Cruises. Volume IX, Part 1. Florida Marine Research Institute. Department of Natural Resources. St Petersburg, Florida.
- Child, C. A. 2009. Pycnogonida and Xiphosura (Cheliceriformes) of the Gulf of Mexico. In: D. L. Felder, David K. (Eds.). *Gulf of Mexico: origin, waters, and biota*. Texas A & M University Press. 1, Biodiversity: 815-820.
- De León-Espinosa, A. and J. De León-González. 2015. Pycnogonids associated with the giant lion's-paw scallop Nodipecten subnodosus (Sowerby) in Ojo de Liebre Bay, Guerrero Negro, Baja California Sur, Mexico. *Zookeys*, 530: 129-149. https://doi.org/10.3897/zookeys.530.6064
- De León-Espinosa, A., J. De León-González and J. Gómez-Gutiérrez. 2021. Pycnogonids from marine docks located along the west coast of the Gulf of California, Mexico. *Zootaxa*, 4938 (2): 151–195. https://doi.
- org/10.11646/zootaxa.4938.2.1 Elith, J., Graham, C. H. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecogeography*, 29(2): 129-151 https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Giribet, G., G.D. Edgecombe and W.C. Wheeler. 1999. Sistemática y filogenia de artrópodos: estado de la cuestión con énfasis en análisis de datos moleculares. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 197-212.

Recibido: 6 de abril 2023 Aceptado: 22 de junio 2023

- Hedgpeth, J. W. 1947. The pycnogonida of the western north Atlantic and the Caribbean. *Proceedings of the United States National Museum*, 97(3216): 157-342 https://doi.org/10.5479/si.00963801.97-3216.157
- Hilton, W.A. 1942. Pycnogonids from Allan Hancock expeditions. *Allan Hancock pacific expeditions*, 5(9): 277-399.
- Hoffmann, A. 1993. Las Colecciones de Artrópodos de A. Hoffmann. Cuadernos del Instituto de Biología, 19: 1-43
- Jeong J-H, H. Kim, S. Ryu and W. Kim . 2020. The First Pycnogonid Draft Genome of *Nymphon striatum*. Frontiers in Ecology and Evolution, 8: 554164. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.554164
- Melzer, R. R., M. Schrödl, V. Häussermann, G. Försterra and M.F. Montoya-Bravo. 2006. Pycnogonids on cnidarian at fjord Comau, Southern Chile: A report on 2005 SCUBA collections. Spixiana, 29(3): 237-242.
- Montoya-Bravo, M.F., H-G Müller, C.P. Arango, P. Trigueros and R.R. Melzer. 2009. Morphology of shallow-water sea spiders from the Colombian Caribbean (Arthropoda: Pycnogonida). *Spixiana*, 32(1): 9-34. ISSN 0341–8391
- Munilla, T. 1999. Evolución y filogenia de los Picnogónidos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 273-279.
- Munilla, T. 2002. Pycnogonida: 215-222. En: Llorente, J., J. Morrone, O. Yañez-Ordoñez y I. Vargas-Fernández (Eds.) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. III, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Pinar, S. 2002. La genética española en el exilio y su repercusión en la ciencia mexicana. pp. 127-159. En: A. Sánchez, S. Figueroa-Zamudio (Eds.) De Madrid a México. El exilio científico y su impacto en el pensamiento, la ciencia y el sistema educativo mexicano. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. CAM-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Madrid-Morelia.
- Ramírez-Tello, L. M., J.L. Tello-Musi y R. López-García. 2022. Pycnogonida de aguas mexicanas: listado con observaciones de diversidad y ecología. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 51(1): 151-170.
- https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2022.51.1.1186 Vasallo, A., Y. Dávila, N. Luviano, S. Deneb-Amozurrutia, X. Vital, C. Conejeros, L. Vázquez y F. Álvarez. 2014. Inventario de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (2): 349-362. https://doi.org/10.7550/rmb.42628
- Villatoro-Ortiz, A., & Salazar-Silva, P. (2022). Picnogónidos (Arthropoda: Pycnogonida: Pantopoda) de la bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 14(2): 71-90.

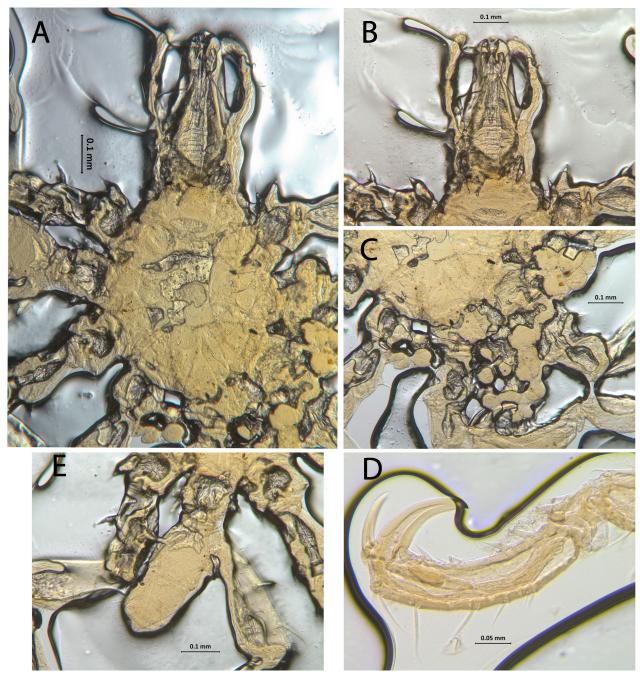


Figura 1. *Achelia sawayai* Marcus, 1940. A. Habitus de un macho, mostrando el estado real del material. B. Probóscide y quelíforos. C. Tronco y huevecillos. D. Propodio; uña principal, auxiliares, y espinas del talón.. E. Apéndice locomotor 2, lado izquierdo, mostrando la anomalía entre la coxa 2 y 3.

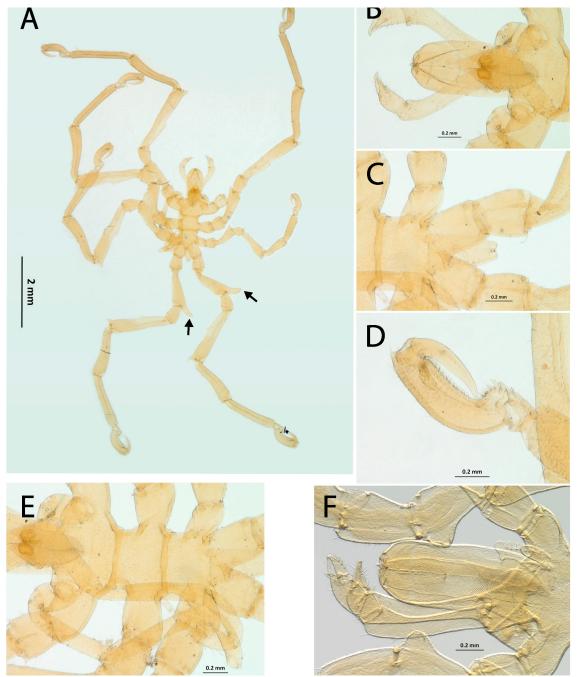


Figura 2. Anoplodactylus californicus Hall, 1912. A. Habitus de un macho, flechas negras mostrando coxa 2 ensanchada distalmente con espuela genital larga y puntiaguda característica. B. Probóscide y quelíforos en un macho, mostrando las diferencias entre los sexos. C. Detalle de la parte posterior del tronco y abdomen. D. Detalle de propodio, uña principal y talón.E. Probóscide y quelíforos en una hembra, mostrando las diferencias entre los sexos.

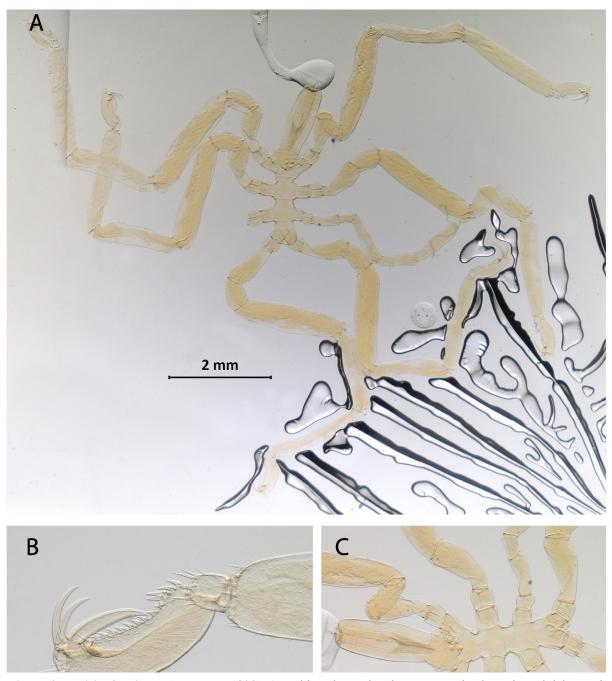


Figura 3. *Endeis* **cf.** *spinosa* (**Montagu, 1808).** A. Habitus de una hembra, mostrando el estado real del material. B. Propodio: uña principal, auxiliares, y espinas del talón. C. Detalles de probóscide, tronco y abdomen. D. Probóscide, bulbo ocular mostrando los cuatro ojos. E. Abdomen.

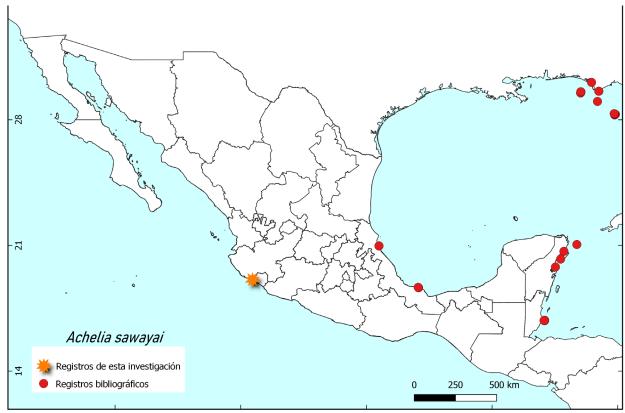


Figura 4. Mapa que muestra los registros de *Achelia sawayai* en México. Los círculos corresponden a los registros previos, los círculos-estrella son los aportes de este trabajo.

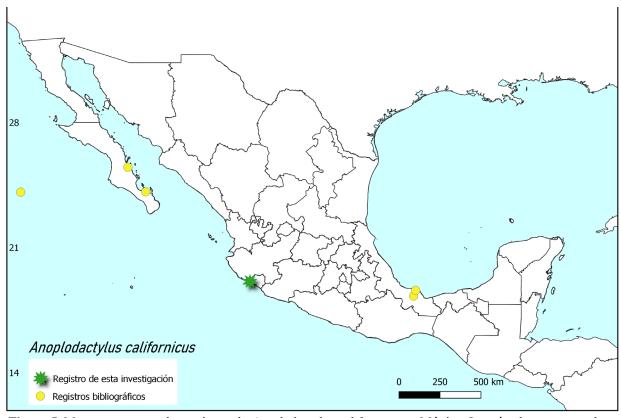


Figura 5. Mapa que muestra los registros de *Anoplodactylus californicus* en México. Los círculos corresponden a los registros previos, los círculos-estrella son los aportes de este trabajo.

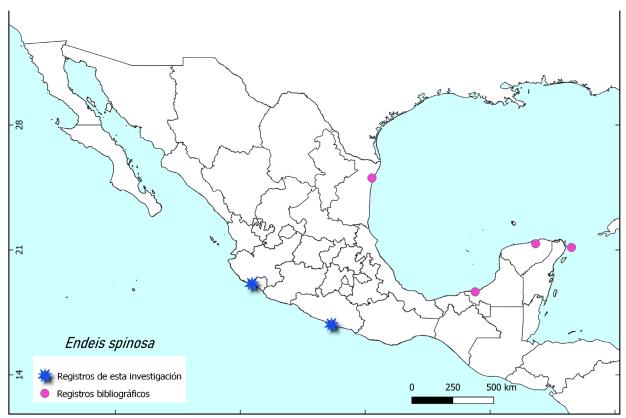


Figura 6. Mapa que muestra los registros de *Endeis spinosa* y *Endeis* cf. *spinosa* en México. Los círculos corresponden a los registros previos, los círculos-estrella son los aportes de este trabajo.

http://zoobank.org/BE3E1CC1-6406-400C-8F0A-6E5365BBE5CC

Descripción de un nuevo género y especie de Oedemeridae (Coleoptera) de Chiapas, México

Description of a new genus and species of Oedemeridae (Coleoptera) from Chiapas, Mexico

Daniel Edwin Domínguez-León^{1,2,3,5}, Miriam Aquino-Romero^{1,4,6}*, Anel T. M. Núñez-Monroy^{1,4,7} e Ishwari G. Gutiérrez-Carranza^{1,3,8}.

¹ Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, 04310, CdMx, México. ² Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado 70-153, C. P. 04510, CdMx, México. ³ IUCN Species Survival Commission-Firefly Specialist Group, Gland, Suiza. ⁴ Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito exterior, C.U. 04510, CdMx, México. ⁵ORCID-DEDL: https://orcid.org/0000-0003-3848-7355; ⁶ORCID-MAR:https://orcid.org/0000-0003-1661-3824; ⁷ORCID-ATMNM: https://orcid.org/0000-0001-5270-1704; ⁸ORCID-IGGC: https://orcid.org/0000-0002-9711-2951; *Autor de correspondencia: aquinoromero.miriam@gmail.com

RESUMEN

Se describe un nuevo género y una nueva especie de Oedemeridae procedente de Chiapas, México: *Zurita tilae gen. et sp. nov.* El género y especie nueva es similar en su morfología externa a los integrantes del género *Vasaces*, sin embargo, los caracteres de los genitales aportan suficientes diferencias para proponer un taxón nuevo.

Palabras clave. Taxonomía; Escarabajos neotropicales; Falsos escarabajos vesicantes; Volcán Tacaná.

ABSTRACT

A new genus and species of Oedemeridae from Chiapas, Mexico, is illustrated and described: *Zurita tilae gen. et sp. nov.* This new genus and species is similar in the external morphology to other members of *Vasaces*, however, the genitalia provides enough evidence to propose a new taxa.

Key words: Taxonomy; Neotropical beetles; False blister beetles; Tacaná Volcano.

La familia Oedemeridae, conocida comúnmente como falsos escarabajos vesicantes, tiene una distribución cosmopolita, principalmente en las regiones tropicales (Lawrence y Ślipiński 2013; Vázquez 1993). A nivel mundial se conocen 80 géneros y 1,500 especies (Lawrence 2005; Lawrence y Ślipiński 2013; Vázquez 1993). En la región Neotropical se tiene registro de 28 géneros y 307 especies (Navarrete-Heredia y Fierros-López 2001). En los últimos años, en México, se han realizado trabajos acerca de la taxonomía de esta familia en donde se registran 80 especies y 10 géneros (Domínguez-León y Zaragoza-Caballero 2021; 2023).

La familia se divide en 3 subfamilias: Polypriinae Lawrence, 2005, Calopodinae Costa, 1852 y Oedemerinae Latreille, 1810; esta última conformada por las tribus Asclerini Gistel, 1848, Ditylini Mulsant, 1858, Nacerdini Mulsant, 1858, Oedemerini Latreille, 1810 y Stenostomatini Mulsant, 1858 (Bouchard et al. 2011; Lawrence 2005). Asclerini es la tribu más diversa, cuenta con cerca de 59 géneros y aproximadamente 600 especies distribuidas en casi todo el mundo (Arnett 1951; 1961; 1983; Švihla 1986). Los integrantes de Asclerini se distinguen por presentar una quilla intercoxal en el prosterno, las cavidades procoxales con los ángulos anterolaterales bien marcados y protibias con dos espolones apicales (Švihla 1986; Vázquez 1993). Los géneros de la tribu presentan una gran heterogeneidad morfológica, principalmente en la morfología del abdomen y del aparato reproductor del macho (Arnett 1951; Švihla 1986).

En la revisión de algunos coleópteros procedentes de la Reserva de la Biósfera Volcán Tacaná, Chiapas, se logró identificar un ejemplar cuya combinación de caracteres del reproductor del macho justifica la descripción de un nuevo género y especie. En este trabajo, se describe e ilustra un nuevo género y especie de Oedemeridae, se incluyen fotografías del adulto e ilustraciones de estructuras morfológicas diagnósticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de gabinete. El espécimen estudiado fue recolectado con trampa de intercepción de vuelo en la Reserva de la Biósfera Volcán Tacaná, Chiapas, México. Se utilizó un microscopio estereoscopio Carl ZeissTM modelo SteREO Discovery. V8 para la revisión del ejemplar, la separación del edeago del macho y la toma de medidas de la genitalia y de los esternitos VII-IX; las medidas se expresan en milímetros (mm) e incluyen: longitud de los ojos, distancia interocular, distancias del margen anterior de los ojos a la cresta epistomal, longitud de la cabeza, longitud del 1-3 antenómeros, largo y anchos del pronoto, largo y ancho de los élitros, largo y ancho de las alas membranosas, longitud del área apical del ala membranosa, largo de la celda anal, largo del espolón medial, longitud del séptimo esternito y terguito, longitud del tegmen y lóbulo medio. El holotipo se encuentra depositado en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM (CNIN-IBUNAM).

Para la observación de la terminalia, el espécimen se colocó en agua caliente durante 10 minutos para hidratarlos y hacer los tejidos más blandos, posteriormente el abdomen fue extraído y colocado en una solución de alcohol al 70 % durante diez minutos, para proceder a disectar la genitalia, los esternitos y terguitos VII-IX. Adicionalmente la genitalia y los esternitos VII-IX fueron puestos en una solución de KOH 10% durante intervalos de 10 minutos para ablandar el tejido. Al finalizar las observaciones, las estructuras se conservaron en microviales con glicerina y se colocaron junto al ejemplar.

La terminología utilizada en la descripción de los caracteres morfológicos se basa en los trabajos de Arnett (1949; 1951), Švihla (1986), Vázquez (1993) y Lawrence (2005). La terminología para la venación del ala se basa en Kukalová-Peck y Lawrence (1993; 2004).

La información del resumen taxonómico se estandarizó mostrando primero el estado donde se registra la especie, la localidad y posteriormente la fecha; la información restante se presenta de acuerdo con la etiqueta.

Obtención de imágenes. Las fotografías fueron tomadas con un microscopio estereoscópico Carl Zeiss™ Axio Zoom.V16 equipado con una cámara Zeiss™ Axiocam MRc5 y con el software ZEN™ Zeiss Efficient Navigation pro-2012, en el "Laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad II (LANABIO 2)" del Instituto de Biología-UNAM. Las ilustraciones se realizaron con un microscopio Carl Zeiss™ modelo SteREO Discovery.V8 equipado con cámara clara, para posteriormente digitalizar-las con el software Procreate versión 5.3.4.

RESULTADOS

Familia: Oedemeridae Latreille, 1810: 216 Subfamilia: Oedemerinae Latreille, 1810: 216 Tribu: Asclerini Gistel, 1848: 11 **Zurita Domínguez-León, Aquino-Romero y Núñez-Monroy, gen. nov.** (Figs. 1a, 1b y 1d) Especie tipo: *Zurita tilae* sp. nov. http://zoobank.org/440B09CA-AD44-41E0-8972-54B46A830517

Diagnosis. Octavo esternito y tegmen con una emarginación profunda que se extiende hasta la base; lóbulo medio robusto con una constricción en la parte basal, estrechándose hacia el ápice y ensanchándose ligeramente hacia la parte distal; presencia de apodemas basales reducidos en el tegmen y lóbulo medio. La vena r4 y la mancha longitudinal ubicada en el área apical cercana a la celda radial ausentes.

Etimología. El nombre genérico está dedicado al Dr. Martín Leonel Zurita García, el epíteto corresponde al primer apellido. En reconocimiento a su labor en el estudio de los coleópteros en la CNIN-IBUNAM, el Dr. Zurita fue un gran entomólogo, incansable maestro, amigo y amante de la naturaleza.

Comentarios taxonómicos. El género comparte caracteres de la morfología externa con los integrantes del género Vasaces Champion, 1889 como: el cuerpo elongado, con lados casi paralelos, no aplanado dorsoventralmente; ojos ligeramente emarginados; antenas largas, con 11 antenómeros, el segundo casi tan largo como el tercero, fosetas antenales separadas del margen anterior de los ojos; ápice de mandíbulas bífido; pro, meso y metatibias con dos espolones; penúltimo tarsómero de tres pares de patas bilobulado y con euplántula presente, uñas tarsales simples. Sin embargo, en la morfología interna el nuevo género se distingue por la forma del margen posterior del octavo esternito que presenta en la parte media una emarginación que se aproxima a la base, con abundantes sedas largas en la mitad posterior; mientras que en Vasaces la emarginación se extiende hasta la mitad de la longitud. La parte basal del lóbulo medio se estrecha desde la vista dorsal y en la parte apical presenta una constricción, a diferencia de Vasaces que no presenta la constricción apical (Fig. 1b). El tegmen se encuentra hendido en la parte media, con una emarginación que abarca tres cuartos de la longitud total, en *Vasaces* la emarginación se extiende hasta el primer cuarto (Figs. 1d y 1e). Adicionalmente, el lóbulo medio y el tegmen presentan apodemas basales reducidos (Figs. 1b y 1d) que en *Vasaces* se encuentran ausentes (Fig. 1c y 1e).

Zurita tilae Domínguez-León, Aquino-Romero y Núñez-Monroy, sp. nov. (Figs. 1a, 1b, 1d, 2a, 2b, 2d, 3b-f)

http://zoobank.org/5CBEE8D0-CD27-4AE9-BB20-AA35535D5527

Diagnosis. Longitud total 15 mm, ancho humeral 2.03 mm. Pronoto y élitros cafés. Pronoto con dos concavidades laterales marcadas en la mitad anterior, un surco longitudinal medio y dos concavidades cercanas al margen posterior y al surco medio. Sin costillas elitrales. Último esternito abdominal con una emarginación amplia en el margen posterior, octavo esternito y tegmen hendido en la parte media. Lóbulo medio con apodemas basales reducidos, robusto en la base, estrechándose hacia la parte posterior, con una constricción ligera llegando al ápice.

Descripción: Holotipo macho. Talla: largo 15 mm, ancho 2.03 mm. Coloración: cabeza color café con la parte media de la región posterior naranja, mandíbulas de color café; palpomeros maxilares color amarillo con el margen apical café; palpomeros labiales cafés; antenas con la base amarilla, el resto ambarinas. Pronoto y élitros cafés (Fig. 1a).

Cabeza. Elongada, distancia interantenal un poco más de dos veces menor que la distancia del margen posterior del ojo al clípeo (0.71 mm x 1.5 mm). Superficie con puntuación pequeña, distribuida de manera homogénea; integumento chagrinado; revestimiento con finas sedas doradas procumbentes. Labro cuadrado; último palpomero maxilar obtriangular; último palpomero labial obtriangular. Antenas no exceden la longitud media elitral, antenómeros filiformes; primer antenómero más angosto en la base (0.76 mm), segundo antenómero más pequeño que el tercero (0.51 mm x 0.79 mm); escotadura del último antenómero presente. Ojos reniformes pequeños, menores a la mitad de la longitud de la cabeza (0.8 mm x 2.07mm), protuberantes con la emarginación poco marcada; distancia interocular mayor a la distancia del margen posterior del ojo a la cresta epistomal (0.95 mm x 0.59 mm).

Tórax. Pronoto más largo que ancho (1.76 mm x 1.6 mm), cordiforme con ligero ensanchamiento en la parte anterior. Margen anterior no emarginado. Superficie irregular; con dos concavidades laterales marcadas en la mitad anterior, un surco longitudinal medio y dos concavidades cercanas al margen posterior y al surco medio. Puntuación del pronoto de pequeña y abundante; integumento chagrinado, con escasa pilosidad corta procumbente y decumbente de color dorado (Fig. 2a); escutelo trapezoidal; superficie brillante, con numerosa puntuación pequeña; pilosidad procumbente de color dorado. Élitros paralelos, un poco más de 10 veces más largos que anchos (10.6 mm x 1.01 mm); ápices ligeramente redondeados; integumento chagrinado, con abundante pilosidad dorada procumbente en toda la superficie; costillas elitrales ausentes. Patas largas, delgadas; pro, meso y metatibias con dos espolones; el penúltimo tarsómero pro, meso y metatarsómero bilobulado, con euplantula presente; uñas tarsales simples con la base ligeramente redondeada.

Ala membranosa. Longitud 2.73 veces mayor a su anchura (9.3 mm x 3.4 mm). Área apical 0.3 veces del total del largo del ala (3.16 mm x 9.3 mm); celda radial cerrada; vena r3 presente; vena r4 ausente; bucle radio-medial estrecho; espolón medial recto, alcanzando el margen del ala; mancha medial ausente; vena MP3+4 escasamente marcada, la base de MP3 + 4 alejada de MP1+2; celda cubito-anal apicalmente aguda, igual de larga que el espolón medial (0.89 mm x 0.89 mm), la base de la celda cercana a AA3+4; venas AA3+4 y CuA1+2 con el mismo origen; lóbulo anal reducido; vena AP 3+4 presente, casi llegando al margen del ala (Fig. 3f).

Abdomen. Ultimo esternito abdominal con emarginación amplia en margen posterior, con abundantes sedas amarillas pequeñas en toda la superficie (Fig. 2b); séptimo terguito ojival, con abundantes sedas pequeñas en el ápice (Fig. 2c), poco más de dos veces más largo que el séptimo esternito (1.88 mm x 0.71 mm); octavo esternito hendido en la parte media casi hasta la base, con abundantes sedas largas en el margen de la mitad posterior y ápice (Fig. 3a); octavo terguito emarginado no esclerotizado en la parte media, sedas largas en los lóbulos del ápice (Fig. 3b). Espiculum gastrale en forma de "V"; noveno esternito trapezoidal unido a proyecciones de espiculum gastrale (Fig. 3d); noveno terguito romboidal con ápice trunco, con dos varillas esclerotizadas en la parte media y dos más gruesas en la parte anterior, con escasas sedas en el ápice; tegminito ausente. Tegmen hendido en la parte media, con emarginación que abarca dos tercios de la longitud total, más corto que el lóbulo medio (1.36 mm x 2.25 mm), con apodemas basales reducidos. Parámeros glabros, redondeados en el ápice (Fig. 1d); lóbulo medio robusto, con apodemas basales reducidos, en la parte basal con una ligera constricción (vista dorsal), abruptamente estrechado en la parte apical, y con constricción preapical, sin esclerito de soporte; ápice romo, sin dentículos periapicales, curvado hacia la parte ventral (Fig. 3c).

Hembra desconocida.

Etimología. Especie dedicada a la Dra. Tila María Pérez Ortiz, investigadora del Instituto de Biología y ex-curadora de la Colección Nacional de Ácaros. La doctora ha realizado numerosas publicaciones sobre la biología, ecología y taxonomía de ácaros, principalmente asociados a aves y otros vertebrados.

Material examinado. Holotipo macho (CNIN). México: Chiapas: Volcán Tacaná, Unión Juárez, Parador Papales Mirador la Cabaña, 2060 msnm N 15° 07' 4.62" O 96° 06' 3.36", 20-22-III-20188, T. de Intercepción, Cols. R. Cancino y M. Luna.

DISCUSIÓN

El nuevo género comparte por completo las características externas propuestas por Arnett (1953; 1961) para *Vasaces*; sin embargo, la mayoría de los caracteres de la morfología interna a excepción del noveno esternito difieren con la diagnosis (Arnett 1953; Domínguez-León y Zaragoza-Caballero 2023).

Las estructuras del séptimo y octavo esternito son de un elevado interés taxonómico a nivel genérico y en ocasiones a nivel específico; permitiendo generalmente separar entre machos y hembras (Vázquez 1993). De igual forma, la separación de los géneros mediante el uso de la genitalia (tegmen y lóbulo medio) en Oedemeridae ha sido utilizada con anterioridad por otros autores. Adicionalmente, no existen antecedentes sobre la variación interespecífica de estos caracteres en Oedemeridae (Arnett 1951; Lawrence 2005; Švihla 1986; Vázquez 1993, 2004).

El tegmen en Oedemeridae carece de una pieza basal diferenciada, la falobase y los parámetros están completamente fusionados (Švihla 1986), no presentando una sutura entre ambos. De acuerdo con Vázquez (1993) el tegmen en Oedemerinae siempre presenta dos apodemas laterales bien desarrollados en la zona basal; sin embargo, en géneros como *Vasaces* o *Zurita* la ausencia o reducción de éstos resulta un carácter que fácilmente permite segregarlos. Adicionalmente, el lóbulo medio en Oedemerinae está conformado por una varilla subcilíndrica más o menos esclerotizada y que en la parte anterior puede estar acompañado por un esclerito de soporte y un par de apodema basales bien desarrollados (Arnett 1951; Švihla 1986; Vázquez 1993), no obstante en *Vasaces* se encuentran ausentes y en *Zurita* reducidos.

A pesar de que Oedemeridae es una familia de una diversidad moderada (1500 especies) (Lawrence, 2005; Lawrence y Ślipiński 2013; Vázquez 1993), con numerosos estudios en la mayoría de regiones biogeográficas (Arnett 1951; Löbl. y Smetana 2008; Švihla 1986, 2007; Vázquez 1993, 2004), en el neotrópico existe un vacío total o parcial de información sobre taxonomía, ecología, biogeografía y evolución (Arnett 1961; Domínguez-León y Zaragoza-Caballero 2021). Las características propias de México, como su ubicación geográfica que permite la superposición de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, su conjunto de factores bióticos y abióticos únicos, como su intrincado relieve, variedad climática y su compleja historia geológica, permiten predecir una diversidad mucho mayor (Ramamoorthy *et al.* 1998; Sarukhán *et al.* 2009).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Rodolfo Cancino-López y la cDra. Magali Luna-Luna. Al proyecto "Aportaciones a la taxonomía y filogenia del orden Neuroptera (Insecta) en México" - PAPIIT-UNAM, IN207517. Al proyecto "Biodiversidad de Neuroptera en México: un enfoque taxonómico integrativo" - CONACYT CB2017-2018, A1-S-32693. Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero, curador de Coleoptera de la CNIN-IBUNAM, por permitir el uso del microscopio estereoscopio Carl ZeissTM modelo SteREO Discovery.V8 para la medición de las estructuras. A Susana Guzmán por su asistencia técnica en la toma de fotografías. El primer autor agradece al Dr. Paul Skelley que permitió la revisión del material bibliográfico de la FSCA. Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada. Al Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado y al Center for Systematic Entomology (CSE) por el financiamiento para la visita a la FSCA (Florida State Collection of Arthropods). El segundo autor agradece a la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo otorgado a través de la beca de apoyo a la titulación "PITAAE".

LITERATURA CITADA

Arnett, R.H.Jr. 1949. The Abdominal Morphology of Male Sessinia *decolor* (Fairm.): Oedemeridae. *The Coleopterists Bulletin*, 3(1): 9–12.

- Arnett, R.H.Jr. 1951. A revision of the Nearctic Oedemeridae (Coleoptera). *American Midland Naturalist*, 45(2): 257–391.
 - https://doi.org/10.2307/2421732
- Arnett, R.H.Jr. 1961. Contribution towards a monograph of the Oedemeridae 14. A key to and notes on the New World genera. *The Coleopterists Bulletin*, 15(2): 49–64.
- Arnett, R.H.Jr. 1983. Family 119. Oedemeridae, The False Blister Beetles. (pp. 1–6). En: Arnett, R.H.Jr. (Ed.). *Checklist of the Beetles of North and Central America and the West Indies*. Flora and Fauna Handbooks, Gainesville, FL.
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A. Davies, M.A. Alonso-Zarazaga, J.F. Lawrence, C.H.C. Lyal, A.F. Newton, C.A.M. Reid, M. Schmitt, S.A. Ślipiński y A.B.T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88: 1–972.
 - https://doi.org/10.3897/zookeys.88.807
- Domínguez-León, D.E. y S. Zaragoza-Caballero. 2021. Listado de Oedemeridae (Insecta: Coleoptera) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92(2021): 1–14.
 - https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3689
- Domínguez-León, D.E. y S. Zaragoza-Caballero. 2022.
 Nuevas especies y registros de *Vasaces* (Coleoptera: Oedemeridae) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93(2022): 1–16.
 - https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4845
- Kukalová-Peck, J. y J.F. Lawrence. 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *The Canadian Entomologist*, 125(2): 181–258.
 - https://doi.org/10.4039/Ent125181-2
- Kukalová-Peck, J. y J.F. Lawrence. 2004. Relationships among coleopteran suborders and major neopteran lineages: Evidence from hind wing characters. *European Journal of Entomology*, 101: 95–144. https://doi.org/10.14411/eje.2004.018

Recibido: 29.abril.2023 Aceptado: 23 de junio 2023

- Lawrence, J.F. 2005. *Dasytomima*, a new genus of Australian Oedemeridae and its relationship to *Polypria Chevrolat* (Coleoptera: Tenebrionoidea). *Annales Zoologici Fennici*, 55(4): 663–676.
- Lawrence, J.F. y A. Ślipiński. 2013. Australian beetles volume 1: morphology, classification and keys. Csiro Publishing, Australia.
- Löbl, I. y A. Smetana. 2008. Family Oedemeridae Latreille
 1810. (pp. 353–369). En: Löbl, I. y A. Smetana (Eds.).
 Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Volume 5. Tenebrionoidea. Apolo Books, Stenstrup.
- Navarrete-Heredia, J.L. y H.E. Fierros-López. 2001. Coleoptera de México: Situación actual y perspectivas de estudio. (pp. 1–21). En: Navarrete-Heredia, J.L., H.E. Fierros-López y A. Burgos-Solorio (Eds.). *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Guadalajara, México.
- Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. 1998. *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. De La Maza. 2009. Capital natural de México: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Síntesis. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Švihla, V. 1986. Revision of the generic classification of the Old World Oedemeridae (Coleoptera). *Sborník Národního Muzea v Praze*, Řada *B*, 41 (3-4): 141–238.
- Švihla, V. 2007. Preliminary revision of the genus *Sparedrus* (Coleoptera: Oedemeridae) from eastern and southeastern Asia. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 47, 153–168.
- Vázquez, X.A. 1993. Familia Oedemeridae. (pp. 17–116). En: Ramos-Sánchez, A., J. Alba-Tercedor, X. Bellés i Ros, J. Gosálbez i Noguera, A. Guerra-Sierra, E. Macpherson-Mayol, F. Martín-Piera, J. Serrano-Marino y J. Templado-González (Eds.). Fauna Ibérica Vol.5 Coleoptera Oedemeridae, Pyrochroidae, Pythidae, Mycteridae. CSIC, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Vázquez, X. A. 2004. Systematics and phylogeny of the *Asclerosibutia* -group of genera (Coleoptera, Oedemeridae), with description of a new genus and seven new species from tropical Africa. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 51(1), 13–52.

https://doi.org/10.1002/mmnd.20040510104

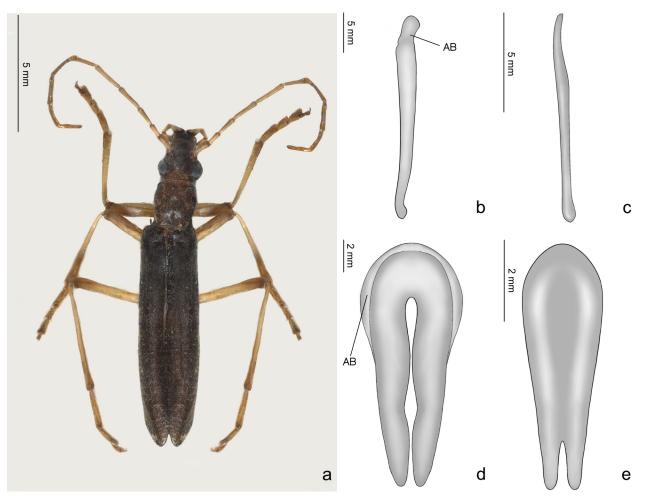


Figura 1. a, b, d) *Zurita tilae* gen. et sp. nov.: a) Vista dorsal, b) vista lateral del lóbulo medio y d) tegmen; c, e) *Vasaces martini*: c) vista lateral del lóbulo medio y e) tegmen. AB= apodema basal.

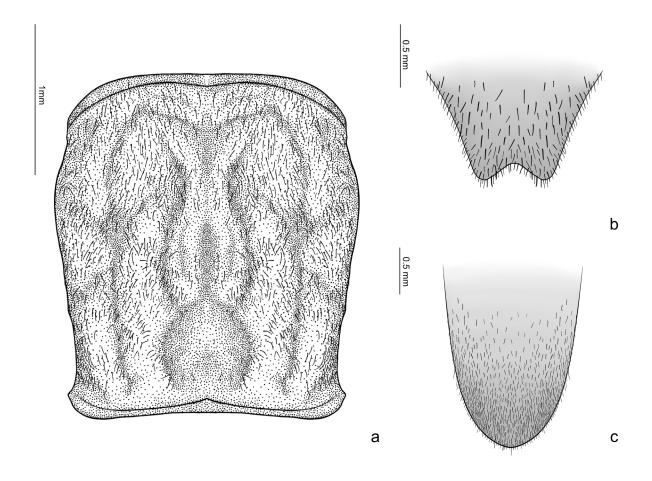


Figura 2. Zurita tilae gen. et sp. nov., a) pronoto, b) séptimo esternito y c) séptimo terguito.

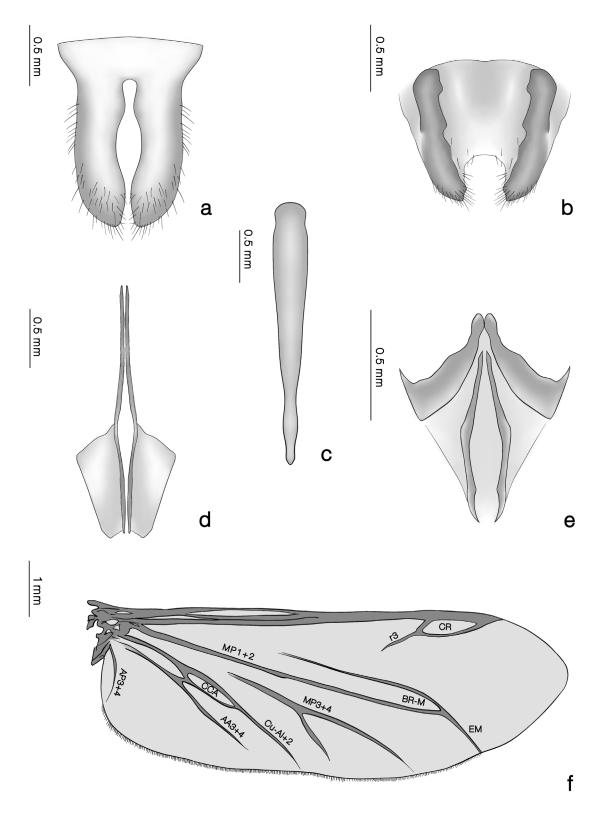


Figura 3. *Zurita tilae* gen. et sp. nov.: a) octavo esternito, b) octavo terguito, c) vista dorsal del lóbulo medio, d) noveno esternito, e) noveno terguito y f) ala membranosa. CR= célula radial, r3=vena radial 3, BR-M=bucle radio-medial, EM=espolón medial, MP1+2= vena posterior medial 1+2, MP3+4= vena posterior medial 3+4, CuA1+2=vena cubital 1+2, CC-A=celda cúbito-anal, AA3+4= vena anterior anal 3+4 y AP3+4=vena posterior anal 3+4.

Ensamblajes de coleópteros necrócolos en cadáveres de mamíferos en un agroecosistema en Jalisco, México

Assemblages of necrocolous beetles on mammal carcasses from crop area in Jalisco, Mexico

Jessica B. López-Caro^{1,*}., Anahí Cisneros-Caballero², Georgina A. Quiroz-Rocha¹, Gabriela Casta-ño-Meneses³ y José L. Navarrete-Heredia¹

¹Entomología, Centro de Estudios en Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México; ²Museum of Natural History & Sea Center, Santa Barbara, California, USA; ³Laboratorio de Ecología de Artrópodos en Ambientes Extremos, Universidad Nacional Autónoma de México, Juriquilla, Querétaro, México.

Autor para correspondencia: *jescarabaeidae@gmail.com

RESUMEN

Se presenta un análisis de la diversidad de tres ensamblajes de coleópteros asociados a cadáveres de diferentes tipos de mamíferos en un agroecosistema en Zapopan, Jalisco, México. El estudio se realizó en tres muestreos, entre julio y octubre de 2017. En el primer muestreo se utilizó un cadáver de cerdo como modelo de estudio, en el segundo un coatí y en el tercer muestreo, un venado. La colecta de especímenes se llevó a cabo cada tercer día a partir del momento en que se colocó cada cadáver, y concluyó hasta que se completó la descomposición total de los tejidos blandos. Se colectaron 661 individuos agrupados en 40 morfoespecies, distribuidos en 11 familias. Las familias con mayor riqueza fueron Staphylinidae, Scarabaeidade e Histeridae. La composición, riqueza y abundancia de especies fue diferente en cada tipo de cadáver, esto probablemente se deba a la disponibilidad de recursos a lo largo del tiempo, así a la fenología de las especies, más que por el tipo de cadáver. Se destaca la relevancia de algunas especies encontradas, con alto potencial en la aplicación de la entomología forense por su marcada estacionalidad e incidencia.

Palabras clave: entomología forense, escarabajos, necrobios, necrófilos, necrófagos, insectos carroñeros.

ABSTRACT

An analysis of the diversity of three beetle assemblages associated with carcasses of different types of mammals in an agroeco-system in Zapopan, Jalisco, Mexico is presented. The study was carried out in three samplings, between July and October 2017. In the first sampling, a pig carcass was used as a study model, in the second, a coati, and in the third sampling, a deer. The collection of specimens was carried out every third day after each carcass was placed and concluded until the total decomposition of the soft tissues was completed. A total of 661 individuals grouped into 40 morphospecies, distributed in 11 families, were collected. The families with the highest species richness were Staphylinidae Scarabaeidade and Histeridae. The composition, richness and abundance of species was different in each type of carcass, this is probably due to the availability of resources over time, as well as the phenology of the species, rather than the type of carcass. The relevance of some species found is highlighted, with high potential in the application of forensic entomology due to its marked seasonality and incidence.

Key words: forensic entomology, beetles, necrobious, necrophilous, necrophagous, carrion insects.

Los insectos asociados a cadáveres juegan un papel esencial en la descomposición de la carroña, así como en el reciclaje de los nutrientes en los ecosistemas (Devault *et al.* 2003, Benbow *et al.* 2019). Desde hace varias décadas, el estudio de los ensamblajes de insectos (principalmente de los órdenes Diptera y Coleoptera) que utilizan la carroña ya sea como recurso alimenticio, sitio de reproducción, hábitat o refugio temporal, han sido relevantes por su potencial aplicación en la entomología forense, debido a que la sucesión de especies se ha utilizado para estimar el intervalo post-mortem mínimo (PMImin), ya que la composición de la entomofauna puede seguir patrones predecibles a lo largo del tiempo en el proceso de la descomposición cadavérica (Payne y King 1972, Early y Goff 1986, Anderson 2000, Matuszewski *et al.* 2011, Michaud *et al.* 2015,

Byrd y Tomberlin 2020, VanLaerhoven 2020). Además, la presencia y/o la ausencia de ciertos taxones puede aportar información relevante sobre cuándo, dónde y cómo ocurrió un crimen en particular (Merritt y Benbow 2009, Byrd y Castner 2010, Tomberlin *et al.* 2011). Sin embargo, otros factores biológicos pueden afectar las estimaciones entomológicas del PMImin, por ejemplo, comportamiento e interacciones bióticas (competencia por un mismo recurso y depredación) (Denno y Cothran 1975, 1976; Berg y Benbow 2013). La función que desempeñan los diferentes grupos de artrópodos que se pueden asociar a cadáveres ha sido agrupada, descrita y nombrada de distintas maneras por diferentes autores, por ejemplo: "invertebrados sarcosaprófagos" (Smith 1986); "entomofauna cadavérica" (Capó *et al.* 2004); "insectos necrócolos" (Naranjo-López

y Navarrete-Heredia 2011). En el estado de Jalisco, ésta es la propuesta que más se ha utilizado en la mayoría de los estudios realizados sobre artrópodos asociados a cadáveres o carroña con distintos enfoques (Quiroz-Rocha et al. 2008, Rodríguez y Navarrete-Heredia 2014, González-Hernández et al. 2015, López-Caro et al. 2016). Con base en lo anterior, en este trabajo se sigue la propuesta de Naranjo-López y Navarrete-Heredia (2011) por lo que se consideran como necrócolos a los insectos que habitan en cadáveres. Dentro de estos se reconocen tres categorías: necrobios (necrófagos que su ciclo de vida depende de la carroña), necrófilos (depredadores: que llegan a la carroña para alimentarse de otros organismos; saprófagos: que se alimentan de materia orgánica en descomposición de cualquier tipo), y necroxenos (especies que ocurren en la carroña de manera accidental).

Generalmente, en los estudios con enfoque forense se emplea el cerdo (Sus scrofa Linnaeus, 1758) como modelo biológico para el estudio de la entomofauna asociada al proceso de descomposición cadavérica, ya que este vertebrado se asemeja al ser humano en fisiología, morfología, hábitos alimenticios, y procesos de descomposición (Payne 1965, Schoenly y Reid 1987, Goff 1993, Shean et al. 1993, Anderson y VanLaerhoven 1996, Battán Horenstein et al. 2010, Matuszewski et al. 2010, 2020, Caballero y León Cortés 2014, Zanetti et al. 2015, Li et al. 2023). Sin embargo, el uso de otros animales vertebrados como biomodelo para documentar la entomofauna asociada a cadáveres se ha reportado en varios estudios en diferentes países, así mismo, en México, algunos autores han analizado la composición principalmente desde una perspectiva ecológica (Cuadro 1). Aún cuando se han publicado muchos estudios acerca de las comunidades de insectos asociados a cadáveres, en México todavía son escasos, particularmente en Jalisco poco se ha estudiado la entomofauna procedente de cadáveres. Dado que el orden Coleoptera es un grupo altamente representado por especies relevantes para la entomología forense por sus distintos hábitos alimenticios, en este trabajo se describe la composición y diversidad de los ensamblajes de coleópteros necrócolos en cadáveres de diferentes especies de mamíferos en un agroecosistema en Zapopan, Jalisco, destacando la relevancia de algunas especies encontradas con potencial aplicación ee la entomología forense por su marcada incidencia y estacionalidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en un sitio ubicado en un agroecosistema compuesto por hortalizas y maíz en los campos experimentales del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara, en el predio Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, México (20°44'39.55" N y 103°30'34.54" O, a 1,660 msnm) (Fig. 1). De acuerdo con García (2004), el área cuenta con clima (A) C (w1), que corresponde a un semicálido subhúmedo con lluvias en verano de julio a sep-

tiembre. De octubre a febrero se presenta un descenso en la temperatura, siendo de diciembre a febrero el periodo más frío y la época de estiaje abarca de marzo a mayo. En 2017, la temperatura media anual fue de 23.3°C y la precipitación anual fue 946 mm (CONAGUA 2017).

Trabajo de campo y trabajo de gabinete

Se emplearon tres cadáveres de mamíferos que se colocaron en un mismo sitio en tres periodos diferentes: cerdo (Sus scrofa Linnaeus, 1758) (CC) de 4.5 kg, del 18 de julio al 1 de agosto de 2017; venado (Odocoileus virginianus Zimmermann, 1780) (CV) de 4.8 kg del 14 al 25 de septiembre de 2017, y coatí (Nasua narica Linnaeus, 1766) (CCO) de 5.2 kg del 9 al 25 de noviembre de 2017. Los cadáveres de venado y coatí se encontraron recién atropellados en carreteras de Jalisco, cercanas a la zona de estudio. Estos fueron donados por Sergio Guerrero Vázquez, curador de la Colección de Vertebrados del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara, en donde previamente se les retiró la piel para conservarla en la colección. Los cadáveres permanecieron en refrigeración hasta su utilización para este estudio. El cerdo se adquirió en una granja porcina, y se sacrificó con el método de muerte por desangrado, de acuerdo con la norma oficial mexicana NOM-033- sag/zoo-2014 (métodos para dar muerte a los animales domésticos y silvestres) (PROFEPA 2016), este se resguardó en una bolsa de plástico para evitar su contaminación durante el traslado hasta el sitio de estudio. Para evitar la remoción de los cadáveres por la fauna de vertebrados carroñeros presente en el área, se empleó la jaula de protección JPC-18 (jaula para cadáveres modelo 2018), dada su efectividad para resguardar cadáveres de animales en campo, además de que facilita la observación del proceso de descomposición, posibilita el flujo de aire y paso de luz naturalmente (López-Caro et al. 2019) (Figs. 2-5). Los muestreos se realizaron cada tercer día entre las 08:00 y las 09:00 horas, iniciaron al siguiente día de colocar los cadáveres y concluyeron hasta que se observó la total descomposición de tejidos blandos.

Los coleópteros se colectaron de manera directa manualmente usando guantes y pinzas, se preservaron en alcohol al 70%, se separaron por morfoespecie y se determinaron hasta la categoría taxonómica inferior posible. Para la determinación de los ejemplares se utilizaron los trabajos de Lepesme (1946), Vaurie (1955), Delgado *et al.* (2000), Mazur (2001), Navarrete-Heredia *et al.* (2002), Morón (2003) y Navarrete-Heredia (2009). Los ejemplares se depositaron en la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología, de la Universidad de Guadalajara.

Análisis de datos

Para analizar la composición de los ensamblajes de coleópteros necrócolos en los tres tipos de cadáveres se consideraron dos indicadores: riqueza (S) y abundancia (n). Para la riqueza observada se utilizó el estimador q⁰ en cada tipo de cadáver midiendo el número de especies (riqueza) y se calculó la riqueza esperada con el estimador no paramétrico ACE (*Abundance-based coverage estimator*, Chao y Lee 1992). Se analizó la diversidad de orden q=¹ (diversidad verdadera) considerando el exponencial del índice de Shannon, así como la diversidad verdadera esperada con el estimador del índice de Shannon Bias-corrected Shannon Diversity estimator (Chao y Shen, 2003). La unidad de medida fue el número de especies efectivas, que es la diversidad que tendría un ensamblaje virtual, en donde todas las especies tuvieran la misma abundancia (Jost, 2006). Estos cálculos se realizaron con el software SPADE (Chao y Shen, 2010).

Para observar los ensamblajes de coleópteros necrócolos y el patrón de la abundancia en cada uno de los cadáveres se generaron curvas de rango-abundancia en una escala logarítmica base 10, estas se realizaron en una hoja de cálculo del programa Microsoft Excel.

La disimilitud composicional de los ensamblajes de coleópteros necrócolos entre los tipos de cadáveres se evaluó mediante un análisis de agrupamiento con base en el índice de Bray-Curtis, ya que éste pondera que la distancia entre dos muestras está dada por la diferencia entre la abundancia y la composición de especies. El análisis se realizó en el programa PAST ver. 4.02 (Hammer *et al.* 2001).

Para describir la estructura trófica de los ensamblajes de coleópteros necrócolos de cada tipo de cadáver, se tomó como base la clasificación propuesta por Naranjo-López y Navarrete-Heredia (2011), porque facilita el entendimiento de la función que desempeñan las especies asociadas a la carroña, por su categoría ecológica y sus hábitos alimenticios.

RESULTADOS

Se colectaron 661 adultos de Coleoptera correspondientes a 40 morfoespecies (Cuadro 2), estas se agrupan en 11 familias, de las cuales Staphylinidae fue la más abundante, representando el 58% del total de individuos colectados. En el cadáver de cerdo (CC), representó el 64% de la abundancia; en el cadáver de venado (CV) el 63%, mientras que en el cadáver de coatí (CCO) abarcó el 52%. En general, las abundancias totales por tipo de cadáver muestran valores contrastantes, en CC se colectaron 132 individuos, mientras que en CV y CCO se colectaron 231 y 298, respectivamente

Considerando la riqueza observada y la riqueza esperada, de acuerdo con el estimador no paramétrico ACE, se pudo calcular la completitud de los muestreos: en CCO se alcanzó el 84% de la riqueza esperada, mientras que en CV y CC se obtuvo el 57 y 79% de completitud, respectivamente. De las 40 morfoespecies, ocho fueron compartidas en los tres tipos de cadáver. En CC se colectaron 22 especies, ocho de estas son exclusivas, mientras que en CV fueron 21, de las cuales cuatro son exclusivas, en CCO se registraron 24 especies y nueve de estas son exclusivas (Cuadro 3).

Con la medida de diversidad verdadera (q=1), se encontró que tanto CC como CV tuvieron una diversidad igual a

la que tendría un ensamblaje teórico de 11 especies donde todas tuvieran la misma abundancia, mientras que en CCO se encontraron 10 especies efectivas. Respecto a la diversidad verdadera estimada, el porcentaje de completitud fue el siguiente: CV 93%, CCO 92% y CC 85% (Cuadro 3).

Las curvas de rango abundancia muestran una mayor equitatividad en el cadáver de cerdo, y alta dominancia en el cadáver de coatí. Las especies necrobias y necrófilas juegan un papel relevante por su asociación directa con los cadáveres. Para cada tipo de cadáver las cinco especies con mayor abundancia fueron: CC: Anotylus sp.1, Philonthus sp.3, Dichotomius amplicollis (Harold, 1869), Philonthus sp.2 y Creophilus maxillosus (Linnaeus, 1758); CV: Creophilus maxillosus, Thanatophilus truncatus (Say 1823), Philonthus sp.4, Aleochara sp. y Philonthus sp.2; CCO: Creophilus maxillosus, Dermestes carnivorus Fabricius, 1775, Dermestes maculatus De Geer, 1774, Aleochara sp. e Hister sp. (Fig. 6).

El ensamblaje de coleópteros necrócolos, en términos de las familias, se estructura de la siguiente manera: Necrobios (Cleridae (S=1, n=26), Dermestidae (S=2, n=76), Silphidae (S=2, n=49) y Trogidae (S=3, n=6)); Necrófilos depredadores (Histeridae (S=6, n=82) y Staphylinidae (S=13, n=385)); necrófilos saprófagos (Leiodidae (S=1, n=2), Nitidulidae (S1, n=1) y Scarabaeidae (S=6, n=25)); Necroxenos (Carabidae (S=3, n=5), Scarabaeidae (S=1, n=1) y Tenebrionidae (S=1, n=3). Por su riqueza específica, Staphylinidae ocupa el primer lugar (13 especies), seguida de Scarabaeidae (7 especies) e Histeridae (6 especies); considerando su abundancia, así mismo, Staphylinidae ocupa el primer lugar, seguida de Histeridae y Dermestidae. En cada tipo de cadáver, el grupo de los necrófilos depredadores fue el mejor representado. En CC el 50% de especies son necrófilos depredadores, el 23% son necrobios, el 23% son necrófilos saprófagos y el 4% son necroxenos. En CV el 48% son necrófilos depredadores, el 24% son necrófilos saprófagos, el 19% son necrobios y el 9% son necroxenos. En CCO el 55% de especies son necrófilos depredadores, el 25% son necrobias, el 13% son necroxenos y el 8% son necrófilos saprófagos (Fig. 7).

Con base en el índice de similitud de Bray-Curtis, se observó una clara separación en los ensamblajes de coleópteros necrócolos por tipo de cadáver; la mayor similitud se presentó en CCO y CV, separándose conjuntamente de CC (Fig. 8).

DISCUSIÓN

Existen distintos parámetros que afectan el proceso de sucesión de los artrópodos en los cadáveres, como la temperatura, humedad, tipo de cadáver, ubicación geográfica, localización del cuerpo e interacciones, entre otros (Sonker et al. 2018), En México, los estudios sobre la entomofauna necrócola en la descomposición cadavérica han utilizado diferentes modelos animales que habitualmente se encuentran en los ambientes en donde se han realizado los muestreos, por ejemplo, Caballero y León-Cortés (2012)

utilizaron ratas (*Rattus norvegicus* L.); cocodrilos (*Crocodylus acutus* (Cuvier)) en el estudio de Sánchez-Álvarez y Cupul-Magaña (2012), y boa (*Boa constrictor* L.) en el de Andrade-Herrera *et al.* (2020). Así mismo, nuestro trabajo empleó modelos animales que con frecuencia pueden encontrarse cercanos a la zona de estudio: mamíferos omnívoros (cerdo y coatí) o herbívoros (venado).

De las 40 morfoespecies que conforman el ensamblaje de coleópteros en los tres tipos de cadáveres, la mayoría pertenece a la familia Staphylinidae. En cuanto al esfuerzo de muestreo, los resultados mostraron que fue adecuado para el cadáver de coatí por arriba del 80%, excepto en el cadáver de venado y cerdo en los que se colectó menos del 80%, sin embargo, cabe resaltar que la carroña es un recurso efimero y discontinuo en el espacio y tiempo (Favila 2001), lo que puede limitar el incrementar el esfuerzo de muestreo en el tiempo.

Desde una perspectiva global, la composición de la coleopterofauna a nivel familia que encontramos asociada a los cadáveres en nuestro estudio, es similar a la observada en estudios previos de interés forense realizados en diferentes países, como Venezuela (Liria Salazar 2006), Polonia (Matuszewski et al. 2010), Argentina (Zanetti et al. 2015), Arabia Saudita (Haddadi et al. 2019), Perú (Saavedra-Alburqueque et al. 2019), entre otros. Aun cuando las especies son diferentes de una región a otra, en general, las familias son las mismas independientemente del tipo de cadáver. En este trabajo registramos a 11 familias de Coleoptera, de las cuales nueve son conocidas por su estrecha asociación con la carroña. De las contribuciones que existen en México sobre coleópteros asociados a cadáveres de vertebrados y su relevancia en la entomología forense médico-legal, solo la de Caballero y León-Cortés (2014) incluye a seis de las familias analizadas en este trabajo, aunque reportaron en total 21 familias de Coleoptera usando cadáveres de cerdo. Similar a lo encontrado en nuestro trabajo, la familia Staphylinidae fue la mejor representada en cuanto a su riqueza y abundancia, seguida también por Scarabaeidae e Histeridae.

Con la medida de diversidad de orden 1 se encontró que el cadáver de cerdo y en el de venado tuvieron una diversidad similar, con 11 especies efectivas; por su parte, en el cadáver de coatí se encontró una diversidad de 10 especies efectivas. Al expresar estas equivalencias, se concluye que tanto el cadáver de cerdo como el de venado son 1.1 veces más diversos que el cadáver de coatí. Dicho de otra manera, en el cadáver de coatí se redujo el 9% de la diversidad que tienen el cadáver de cerdo y el de venado. Los resultados contrastantes respecto a las medidas de diversidad verdadera de orden q=0 y q=1, se debe principalmente a que algunas especies fueron raras y otras altamente abundantes. Las especies raras fueron principalmente del grupo de los necroxenos y los necrófilos saprófagos. Las curvas de rango abundancia mostraron este patrón en cada uno de los ensamblajes. Creophilus maxillosus (necrófilo depredador) fue la especie más dominante en el cadáver de coatí y en

el de venado. Esta especie se ha reportado frecuentemente como la especie de estafilínido con mayor importancia forense, por lo que Matuszewski et al. (2010) informaron que es muy útil para las estimaciones del PMImin basadas en la sucesión. Otra especie dominante fue Dermestes carnivorus (necrobio), que se presentó como exclusiva en el cadáver de coatí. Esta especie tiene una distribución cosmopolita (Háva 2015), pero pocos estudios reportan su presencia como parte de la entomofauna asociada a cadáveres; no obstante, recientemente fue reportada por Andrade-Herrera et al. (2020) en un cadáver de Boa constrictor en una localidad de Yucatán. Por su parte, Thanatophilus truncatus (necrobio) fue representativa en el cadáver de venado; estudios previos en Jalisco han documentado la presencia de esta especie en los meses que abarca el temporal de lluvias y se ha evidenciado que presenta una estrecha asociación con cadáveres de vertebrados (Quiroz-Rocha et al. 2008).

Si bien, la entomofauna que presenta atracción por la carroña no es específica sobre un tipo de cadáver (Kocárek 2003), los valores del índice de Bray-Curtis presentaron una clara disimilitud en la composición de los ensamblajes de coleópteros necrócolos por tipo de cadáver; aunque la mayor similitud se presentó entre el venado y el coatí, las diferencias encontradas podrían ser resultado de las condiciones climáticas presentes durante el tiempo de la descomposición de cada cadáver, así como por la fenología de las especies de coleópteros. Este trabajo coincide con lo propuesto por Quiroz-Rocha et al. (2008), quienes mencionan que las diferencias en los ensamblajes de coleópteros necrócolos están en función de las características del ambiente. Es recomendable el uso de variables ambientales para determinar los factores que influyen en los ensamblajes de insectos necrócolos.

El ensamblaje de coleópteros necrobios y necrófilos mostró especies exclusivas y compartidas, estas pueden apoyar en futuros estudios aplicados para determinar el PMImin basado en la sucesión, además pueden ser usadas como indicadores de la temporada de muerte y/o aportar información sobre posibles traslados de cadáveres. Potencialmente se pueden considerar de importancia forense al constituir las especies más abundantes que se presentaron en la zona de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Sergio Guerrero Vázquez por la donación de los cadáveres de venado y coatí, a Ramón Rodríguez Macías y al Rancho La Cofradía por la donación del cadáver de cerdo. Se dedica este trabajo a Mario E. Favila como reconocimiento a su amplia trayectoria en el estudio de la diversidad, ecología y comportamiento de los escarabajos Scarabaeinae de México. A los revisores anónimos por sus comentarios al manuscrito.

LITERATURA CITADA

Alburqueque, D., K. Andrade-Herrera, H. Verona-La Rosa, M. Córdova-Espinoza. 2019. Coleópteros (Insecta: Co-

- leoptera) asociados a cadáveres de vertebrados marino costeros en la playa Colán, Piura (Perú). Folia Entomológica Mexicana (nueva serie), 5(1): 1-8.
- Anderson, G. S. 2000. Insect succession on carrion and its relationship to determining time since death. (pp.143-176) In: Byrd, J. H. and J. L. Castner (Eds.). Forensic Entomology: the utility of arthropods in legal investigations. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. https://doi.org/10.4324/9780367801731
- Anderson, G. S. and S. L. VanLaerhoven. 1996. The initial studies on insect succession on carrion in Southwestern British Columbia. *Journal of Forensic Sciences*, 41(4): 617-625.
- Andrade-Herrera, K., C. A. Mello-Patiu, C. Núñez-Vázquez y E. Estrella. 2020. Flesh Flies (Diptera: Sarcophagidae) Attracted to a Snake Carcass (*Boa constrictor*) in Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 57(6): 2011-2015.

https://doi.org/10.1093/jme/tjaa115

Battán Horenstein, M., X. Linhares, B. Rosso De Ferrada and D. García. 2010. Decomposition and dipteran succession in pig carrion in central Argentina: ecological aspects and their importance in forensic science. *Medical and Veterinary Entomology*, 24(1):16-25.

https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2009.00854.x

Benbow, M. E., P. S. Barton, M. D. Ulyshen, J. C. Beasley, T. L. DeVault, M. S. Strickland, J. K. Tomberlin, H. R. Jordan and J. L. Pechal. 2019. Necrobiome framework for bridging decomposition ecology of autotrophically and heterotrophically derived organic matter. *Ecologi*cal Monographs, 89 (1): e01331.

https://doi.org/10.1002/ecm.1331

Berg, M. C. and M. E. Benbow. 2013. Environmental factors associated with *Phormia regina* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae) oviposition. *Journal of Medical Entomology*, 50(2): 451–457.

https://doi.org/10.1603/ME12188

Byrd, J. H. and J. L. Castner. 2010. Forensic Entomology: The Utility of Arthropods in Legal Investigations. 2nd Ed Boca Raton, FL: CRC Press.

https://doi.org/10.1201/NOE0849392153

Byrd J. H. and J. K. Tomberlin, 2020. Insect of forensic importance (pp. 16-60). In: Byrd J. H. and J. K. Tomberlin (Eds.). *Forensic entomology. The utility arthropods in legal investigations*. CRC Press. Boca Raton. https://doi.org/10.4324/9781351163767

Caballero, U. and J. L. León-Cortés. 2012. High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forests in southern Mexico. *Journal of Insect Conservation*, 16: 537-547.

https://doi.org/10.1007/s10841-011-9439-y

Caballero, U. and León-Cortés, J. L. 2014. Beetle succession and diversity between clothed sun-exposed and shaded pig carrion in a tropical dry forest landscape in Southern Mexico. *Forensic Science International*, 245:143-50.

- https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2014.10.040
- Capó, M. A., M. V. Peinado, J. Mateos, y M. J. Anadón Baselga. 2004. Entomofauna cadavérica establecida al aire libre. *Medicina Balear*, 19(2): 29-38.
- Chao, A. and T. J. Shen. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics*, 10: 429-433.

https://doi.org/10.1023/A:1026096204727

- Chao, A. and S. M. Lee. 1992. Estimating the number of classes via samplecoverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87: 210-217.
- Chao, A. and T. J. Shen. 2010. Programa SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). Programa y guía de uso. [Consultado 20 abril 2023]. Disponible en: http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/spade/
- CONAGUA. 2017. Reporte del Clima en México: Reporte anual 2017. https://smn.conagua.gob.mx/tools/DATA/Climatolog%C3%ADa/Diagn%C3%B3stico%20Atmosf%C3%A9rico/Reporte%20del%20Clima%20 en%20M%C3%A9xico/Anual2017.pdf. Consultado el: 15-05-2023.
- Delgado, L., A. Pérez y J. Blackaller. 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomológica Mexicana*, (110): 33-87.
- Denno, R. F. and W. R. Cothran. 1975. Niche relationships of a guild of necrophagous flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 68(4): 741-754. https://doi.org/10.1093/aesa/68.4.741
- Denno, R. F. and W. R. Cothran. 1976. Competitive interactions and ecological strategies of sarcophagid and calliphorid flies inhabiting rabbit carrion. *Annals of the Entomological Society of America*, 69(1): 109-113. https://doi.org/10.1093/aesa/69.1.109
- Devault, T. L., O. E. Rhodes, and J. A. Shivik. 2003. Scavenging by vertebrates: Behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102(2): 225-234.

https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12378.x

- Early, M., and M. L. Goff. 1986. Arthropod succession patterns in exposed carrion on the island of O'ahu, Hawaiian Islands, USA. *Journal of Medical Entomology*, 23(5):520-531.
- Favila, M. E. 2001. Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: Canthon cyanellus cyanellus LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). Folia Entomológica Mexicana, 40(2): 245-278.
- García, E. 2004. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Instituto de Geografia-UNAM. México.
- Goff, M. L. 1993. Estimation of postmortem interval using arthropod development successional patterns. *Forensic Science Review*, 5(2): 81-94.

- González-Hernández, A. L., J. L. Navarrete-Heredia, G. A. Quiroz-Rocha y C. Deloya. 2015. Coleópteros necrócolos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Silphidae y Trogidae) del Bosque Los Colomos, Guadalajara, Jalisco, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 86(3): 764-770. https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.006
- Haddadi R., R. Alajmi, R. A. Abdel-Gaber. 2019. A comparative Study of Insect Succession on Rabbit Carrion in Three Different Microhabitats. *Journal of Medical Entomology*, 56(3): 671-680. https://doi.org/10.1093/jme/tjy235
- Hammer, O., D. A. T. Harper and D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electrónica*, 4: 9.
- Háva, J. 2015. World Catalogue of Insects. Volume 13. Dermestidae (Coleoptera). Leiden, Boston: Brill, 419 pp.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363-375. https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Kocárek, P. 2003. Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, 39(1): 31–45.

https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)00007-9

- Lepesme, P. 1946. Révision des Dermestes (Coleoptera, Dermestidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 115: 37-68.
- Li, L., Y. Guo, Y. Zhou, Y. Yang, C. Kang, G. Hu, Y. Wang, Y. Zhang, Y. Wang and W. Juangfeng. 2023. Succession patterns of sarcosaprophagous insects on pig carcasses in different months in Yangtze River Delta, China. *Forensic Science International*, 342: 111518.
 - https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2022.111518
- Liria Salazar, J. 2006. Insectos de importancia forense en cadáveres de ratas, Carabobo-Venezuela. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Publica*, 23(1):33-38.
- López-Caro, J. B., G. A. Quiroz-Rocha, J. L. Navarrete-Heredia y B. Hernández. 2016. Coleópteros necrócolos en cadáver de reptil, ave y mamífero en un Bosque de Pino perturbado y en una zona de cultivo de maíz en Zapopan, Jalisco, México. *Dugesiana*, 23(1): 3-14. https://doi.org/10.32870/dugesiana.v23i1.4648
- López-Caro, J. B., G. A. Quiroz-Rocha, M. Vásquez-Bolaños y J. L. Navarrete-Heredia. 2019. Coleópteros Asociados a Cadáveres de Mamíferos: Diseño de una Jaula para la Protección de Cadáveres Durante el Muestreo de Artrópodos Necrócolos, *Southwestern Entomologist*, 44(3): 659-666.

https://doi.org/10.3958/059.044.0311

Martínez, M. D., M. I. Arnaldos, E. Romera y M. D. García. 2002. Los Formicidae (Hymenoptera) de una comunidad sarcosaprófaga en un ecosistema mediterráneo. *Anales de Biología*, 24: 33-4Matuszewski, S., D. Bajerlein, S. Konwerski and K. Szpila. 2010. Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 1: pattern and rate of decomposi-

- tion. *Forensic Science International*, (194): 85-93. https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2009.10.016
- Matuszewski, S., D. Bajerlein, S. Konwerski, and K. Szpila. 2011. Insect succession and carrion decomposition in selected forests of Central Europe. Part 3: succession of carrion fauna. *Forensic Science International*, 207:150-163.

https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2010.09.022

- Matuszewski, S., M. J. R. Hall, G. Moreau, K. G. Schoenly, A. M. Tarone and M. H. Villet. 2020. Pigs vs people: the use of pigs as analogues for humans in forensic entomology and taphonomy research. *International Journal of Legal Medicine*, 134:793-810.
 - https://doi.org/10.1007/s00414-019-02074-5
- Mazur, S. 2001. Review of the Histeridae (Coleoptera) of México. *Dugesiana*, 8(2): 17-66. https://doi.org/10.32870/dugesiana.v8i2.7218
- Merritt, R. and M. Benbow. 2009. Forensic entomology. In: Jamieson, A., A. Moenssens and N. J. Hoboken (Eds.). *Wiley Encyclopedia of Forensic Science*. Wiley, Barce-

https://doi.org/10.1002/9780470061589.fsa072.pub2

- Michaud, J. P., K. G. Schoenly, and G. Moreau. 2015. Rewriting ecological succession history: did carrion ecologists get there first? *Quarterly Review of Biology*, 90(1):45-66.
 - https://doi.org/10.1086/679763
- Morón, M. A. 2003. Familia Scarabaeidae. (pp. 19-74). En: M. A. Morón (ed.). *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogide, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio, Barcelona.
- Navarrete-Heredia, J. L. 2009. Silphidae (Coleoptera) de México: Diversidad y distribución. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Naranjo-López, A. G. y J. L. Navarrete-Heredia. 2011. Coleópteros necrócolos (Histeridae, Silphidae y Scarabaeidae) en dos localidades de Gómez Farías, Jalisco, México. Revista Colombiana de Entomología, 37(1): 103-110.
- Navarrete-Heredia, J. L., A. F. Newton, M. K. Thayer, J.S. Ashe y D.S. Chandler. 2002. Guía Ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México. Illustrated guide to the genera of Staphylinidae (Coleoptera) of México. Universidad de Guadalajara-CONABIO, D.F., México, D.F.
- Payne, J. A. 1965. A summer carrion study of the baby pig Sus scrofa Linnaeus. *Ecology*, 46: 592-602. https://doi.org/10.2307/1934999
- Payne, J. A., and E. W. King. 1972. Insect succession and decomposition of pig carcasses in water. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 7: 153-162.
- PROFEPA. 2016. NOM-033-sag/zoo-2014 (métodos para dar muerte a los animales domésticos y silvestres) https://www.gob.mx/profepa/documentos/norma-oficial-mexicana-nom-033-sag-zoo-2014-metodos-pa-

- ra-dar-muerte-a-los-animales-domesticos-y-silvestres. Consultado el: 15/05/2023.
- Quiroz-Rocha G. A., J. L. Navarrete-Heredia y P. A. Martínez-Rodríguez. 2008. Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*, 15(1): 27-37.

https://doi.org/10.32870/dugesiana.v15i1.3848

- Rodríguez W. D. y J. L. Navarrete-Heredia. 2014. Modificación de la Necrotrampa Permanente (NTP-80) para la recolecta de estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) y aspectos metodológicos para estudios sistemáticos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 55: 147-152.
- Sánchez-Álvarez G. y F. G. Cupul-Magaña. 2012. Sobre la presencia de moscas califóridas (Diptera: Calliphoridae) en cadáveres de juveniles de cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en Puerto Vallarta, Jalisco. *Biocyt*, 5(19): 353-357.
 - https://doi.org/10.22201/fesi.20072082.2012.5.76098
- Schoenly, K. G. and W. Reid. 1987. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: Discrete seres or a continuum of change? *Oecologia*, 73: 192-202.

https://doi.org/10.1007/BF00377507

Recibido: 30 de mayo 2023 Aceptado: 23 de junio 2023

- Shean, B. S., L. Messinger and M. Papworth. 1993. Observations of differential decomposition on sun exposed vs. shaded pig carrion in coastal Washington State. *Journal of Forensic Sciences*, 38(4): 938-949.
- Smith, K. G. V. 1986. *A manual of forensic entomology*. The Trustees of the British Museum (Natural History). London.
- Sonker, R., S. Rawat and K. Singh. 2018. Factors affecting the arthropod succession on a dead animal. *International Journal of Scientific and Innovative Research*, (6): 11-22
- Tomberlin, J. K., R. Mohr, M. E. Benbow, A. M. Tarone, and S. Vanlaerhoven. 2011. A roadmap for bridging basic and applied research in forensic entomology. *Annual Review of Entomology*, 56: 401-421.

https://doi.org/10.1146/annurev-ento-051710-103143

- VanLaerhoven, S. L. 2020. Ecological theory of community assembly and its application in forensic entomology. In Byrd J. H. and J. K. Tomberlin (Eds.), *Forensic Entomology: The Utility of Arthropods in Legal Investigations* (3rd ed.) (pp. 365-378), CRC Press, Boca Raton. https://doi.org/10.4324/9781351163767
- Vaurie, P. 1955. A revision of the genus Trox in North America (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 106(1): 1-90.
- Villamil, R. E., N. Galindo and J. L. Navarrete-Heredia. 2007. Caracterización de la coleopterofauna asociada a cadáveres de *Mus musculus* L. en la Reserva Ecológica del Pedregal. *Entomología Mexicana*, 6: 885-888.
- Zanetti, N. I., E. C. Visciarelli and N. D. Centeno. 2015. Associational patterns of scavenger beetles to decomposition stages. *Journal of Forensic Sciences*, 60(4): 919-927.

https://doi.org/10.1111/1556-4029.12781

Cuadro 1. Estudios sobre entomofauna necrócola, realizados en diferentes localidades de México y el mundo en donde han empleado distintos modelos animales.

Modelo	Localidad	Referencia
Pollos	Murcia, España	Martínez et al. (2002)
Ratas	Carabobo, Venezuela Ciudad de México, México	Liria (2006) Villamil <i>et al.</i> (2007) Caballero y León-Cortés (2012)
	Chiapas, México	Leon-Cortes (2012)
Conejos	Riyadh, Arabia Saudita	Haddadi et al. (2019)
Lobo marino, delfin, pelícano, tortuga, pez	Piura, Perú	Saavedra-Alburqueque et al. (2019)
Rata, codorniz, conejo, cerdo	Mascota, Jalisco, México	Quiroz-Rocha et al. (2008)
Cocodrilo	Puerto Vallarta, Jalisco, México	Sánchez-Álvarez y Cupul-Magaña (2012)
Paloma, rata, iguana	Zapopan, Jalisco, México	López-Caro et al. (2016)
Boa	Yucatán, México	Andrade-Herrera et al. (2020)

Cuadro 2. Morfoespecies de Coleoptera colectadas en cadáveres de cerdo, venado y coatí en una zona de cultivo en Zapopan, Jalisco, México; y su categoría ecológica (C E): NB-necrobio, ND-necrófilo depredador, NS- necrófilo saprófago, NX-necroxeno.

FAMILIAS	MORFOESPECIES	СЕ	CERDO	VENADO	COATÍ
Carabidae	Brachinus sp.	NX	0	3	0
	Calosoma sp.	NX	0	0	1
	Notobia sp.	NX	0	1	0
Cleridae	Necrobia rufipes	NB	1	15	10
Dermestidae	Dermestes carnivorus	NB	0	0	43
	Dermestes maculatus	NB	1	1	31
Histeridae	Carcinops sp.	ND	1	0	1
	Euspilotus sp.1	ND	10	16	13
	Euspilotus sp.2	ND	5	6	0
	Hister sp.	ND	5	5	15
	Saprinus sp.	ND	0	0	2
	Xerosaprinus sp.	ND	0	0	3
Leiodidae	Ptomaphagus sp.	NS	0	2	0
Nitidulidae	Omosita sp.	NS	0	0	1
Scarabaeidae	Ataenius borgmeieri	NS	1	1	1
	Coprophanaeus pluto	NS	1	1	0
	Cyclocephala lunulata	NX	0	0	1
	Dichotomius amplicollis	NS	14	2	0
	Onthophagus hoepfneri	NS	0	1	0
	Onthophagus knulli	NS	1	0	0
	Scatimus ovatus	NS	2	0	0
Silphidae	Oxelytrum discicolle	NB	0	3	2
	Thanatophilus truncatus	NB	0	29	15
Staphylinidae	Aleochara sp.	ND	0	26	20
	Anotylus sp.1	ND	28	0	0
	Anotylus sp.2	ND	2	0	0
	Belonuchus rufipennis	ND	2	5	4
	Creophilus maxillosus	ND	10	60	106
	Neohypnus sp.	ND	1	0	0
	Philonthus sp.1	ND	0	7	4
	Philonthus sp.2	ND	13	19	11
	Philonthus sp.3	ND	28	1	0
	Philonthus sp.4	ND	0	27	2
	Platydracus sp.	ND	0	0	4
	Platydracus sp. gpo. Cyanipennis	ND	2	0	0
	Xantophygus sp.	ND	0	0	3
Tenebrionidae	Tenebrionidae sp.	NX	0	0	3
Trogidae	Omorgus rubricans	NB	1	0	0
	Omorgus suberosus	NB	2	0	2
	Trox spinulosus dentibius	NB	1	0	0

Cuadro 3. Riqueza (q=0) y diversidad verdadera (q=1) de los ensamblajes de coleópteros necrócolos asociados a cadáveres de mamíferos en Zapopan, Jalisco. Los valores entre paréntesis representan los porcentajes de completitud.

Cadáver	Individuos	Riqueza (q=0)			Diversidad (q=1)		
		Obs.	Est.	Excl.	Obs.	Est.	
CERDO	132	22	38.8 (57%)	8	11.17	13.12 (85%)	
VENADO	231	21	26.6 (79%)	4	10.78	11.55 (93%)	
COATÍ	298	24	28.6 (84%)	9	9.77	10.44 (92%)	



Figura 1. Sitio de muestreo. Zona de cultivo de maíz (ZC) en el campo experimental del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), predio Las Agujas, Nextipac.



Figura 2-5. Cadáveres colocados en campo. 2) Vista de la jaula JPC-18 instalada; 3) Cerdo; 4) Venado; 5) Coatí.

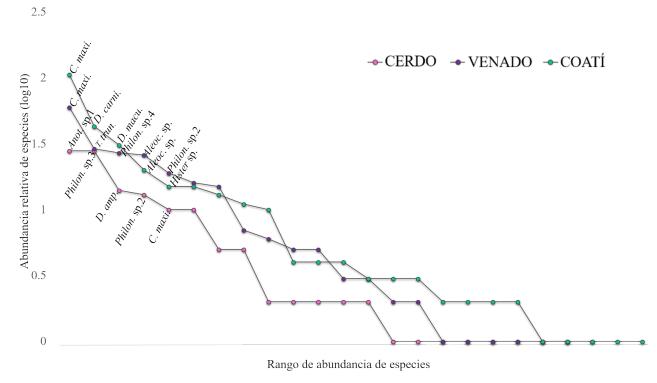


Figura 6. Curvas de Rango-abundancia de especies. Color rosa: Cerdo. Color morado: Venado. Color verde: Coatí.

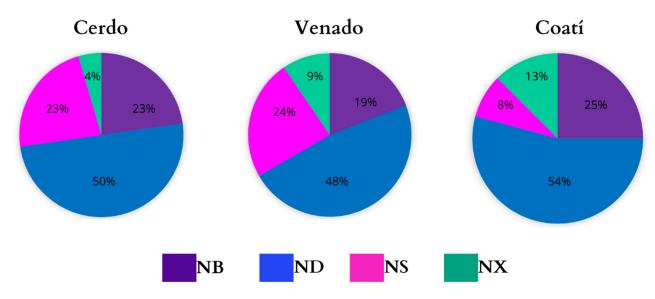


Figura 7. Categorías ecológicas. NB-necrobio, ND-necrófilo depredador, NS- necrófilo saprófago, NX-necroxeno.

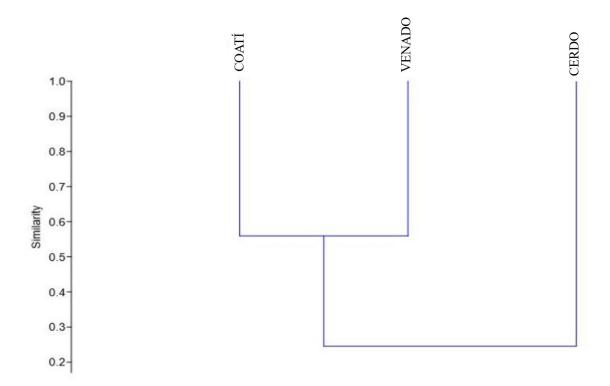


Figura 8. Dendrograma de disimilitud de Bray-Curtis.

NUEVOS TAXONES PUBLICADOS EN 2023

Coleoptera: Hydrophilidae: Chaetarthrilhae: Anacae-
nini
Crenitulus merida García Ramírez, 2023
Crenitulus namasus García Ramírez, 2023
Coleoptera: Lampyridae
Photinus favilai Gutiérrez-Carranza y Zaragoza-Caballero,
2023
Photinus tilae Gutiérrez-Carranza y Zaragoza-Caballero,
2023211
Coleoptera: Oedemeridae
Zurita Domínguez-León, Aquino-Romero y Núñez-Mon-
roy, 2023
Zurita tilae Domínguez-León, Aquino-Romero y
Núñez-Monroy, 2023
• /
Diptera: Cecidomyiidae
Asphondylia leucaenae Skuhravá, 2023

http://zoobank.org/45B8C8B9-95F8-4E0E-B7BB-045AB7A76683

Ácaros plumícolas (Acariformes: Pterolichoidea y Analgoidea) de México: relaciones huésped-ectosimbionte bajo un enfoque de análisis de redes

Feather mites (Acariformes: Pterolichoidea and Analgoidea) from Mexico: host-ectosymbiont relationships under a network analysis approach

Sheila Areli Muñoz-Carrazco^{1,2}, Odette López-Rosas^{1,2}, María del Carmen Villalobos-Segura², Angel Herrera-Mares^{1,2*}

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México; ²Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México. *Autor para correspondencia: angelmares@ciencias.unam.mx

RESUMEN

Los ácaros plumícolas son ectosimbiontes de aves con alta especificidad debido a su ciclo de vida permanente, distribuirse en micrositios particulares de las plumas y por su transmisión vertical. El objetivo de este trabajo fue recopilar la información disponible del grupo en México y analizar los patrones de distribución en sus huéspedes bajo un enfoque de análisis de redes. Para ello, se recuperaron los registros del grupo a través de búsquedas bibliográficas especializadas excluyendo la literatura gris. Los datos se organizaron en una matriz de presencia y ausencia para construir una red bipartita dirigida. En este análisis se calcularon índices a nivel de red (conectancia, asimetría de la red, enlace por taxón y número de compartimientos) y de nodo (grado e intermediación) para tres niveles: orden, familia y género de huéspedes. Debido a que varios taxones de ácaros plumícolas reportados en el país no han sido identificados hasta el nivel de especie los análisis se realizaron a nivel genérico. De acuerdo con los datos obtenidos, en el país se han registrado 50 géneros de ácaros plumícolas distribuidos en 17 familias. De este total, se han reportado 95 especies nominales. Los 50 géneros han sido encontrados en asociación con 128 especies de aves, distribuidas en 93 géneros, 30 familias y 13 órdenes. Los órdenes de huéspedes que representan mayor número de interacciones son Passeriformes, Psittaciformes, Pelecaniformes y Apodiformes. Los índices a nivel de red muestran que la especificidad de los ácaros plumícolas es alta. Por otro lado, a nivel de nodo los géneros *Proctophyllodes* y *Nycteridocaulus* son los que poseen un mayor valor de grado e intermediación. Se discute la asimetría geográfica de su estudio en el país encontrando que muchos de los estudios se han concentrado en la vertiente del Golfo de México y en grupos de huéspedes particulares.

Palabras clave: Astigmatina, Aves, Proctophyllodes, Psittaciformes.

ABSTRACT

Feather mites are ectosymbionts of birds with high specificity due to their permanent life cycle, their distribution in particular feather microsites, and their vertical transmission. This work aimed to compile the available information on the group in Mexico and to analyze the distribution patterns in their hosts under a network analysis approach. For this purpose, the records of the group were retrieved through specialized bibliographic searches excluding gray literature. The data were organized in a presence-absence matrix to construct a directed bipartite network. In this analysis, network-level (connectance, network asymmetry, linkage per taxon, and the number of compartments) and node-level (degree and betweenness) indices were calculated for three levels: host order, family, and genus. Due to several feather mite taxa reported in the country having not been identified down to the species level, analyses were performed at the generic level. According to the data obtained, 50 genera of feather mites distributed in 17 families have been recorded in the country. Of this total, 95 nominal species have been reported. The 50 genera of feather mites have been found in association with 128 bird species, distributed in 93 genera, 30 families, and 13 orders. The host orders accounting for the highest number of interactions are Passeriformes, Psittaciformes, Pelecaniformes and Apodiformes. The indices at the network level show that the specificity of feather mites is high. On the other hand, at the node level, the genera *Proctophyllodes* and *Nycteridocaulus* have the highest degree and betweenness values. The geographical asymmetry of their study in the country is discussed, finding that many of the studies have concentrated on the Gulf of Mexico slope and particular host groups.

Key words: Astigmatina, Aves, Proctophyllodes, Psittaciformes.

Los simbiontes (i.e., parásitos, mutualistas o comensales) interactúan estrechamente con sus huéspedes. Las aves albergan una gran diversidad de simbiontes pertenecientes a diferentes reinos, incluidos animales, hongos y bacterias (Labrador *et al.* 2022). La mayoría de los estudios con simbiontes están dirigidos hacia los parásitos por los efectos directos que estos tienen hacia los humanos o el ganado (Jovani *et al.* 2017). Sin embargo, los comensales o mutualistas han sido poco estudiados, como los ácaros plumícolas (Acariformes: Astigmata: Analgoidea y Pterolichoidea). Estos ácaros son los ectosimbiontes animales más abundantes y diversos dentro de las aves. Tienen una alta especifi-

cidad ya que son ectosimbiontes permanentes (pasan todo su ciclo de vida en el huésped), se distribuyen en plumas y micrositios particulares y su transmisión ocurre de manera vertical (Proctor 2003; Doña *et al.* 2017 y 2019a). Se ha demostrado que se categorizan como comensales, al alimentarse de las secreciones de las glándulas uropigiales de las aves (Galván *et al.* 2012) y de mutualistas al tomar de las plumas detritus y microorganismos como bacterias y hongos queratinófilos (Blanco y Tella 1997; Doña *et al.* 2019) manteniendo las plumas limpias y libres de daño.

Existen más de 2400 especies de ácaros plumícolas en todo el mundo pertenecientes a 40 familias que se asocian con varios órdenes de aves, con alta especificidad, a nivel de familias, géneros o incluso especies (Proctor y Owens 2000; Kanegae *et al.* 2008). Esta especificidad está relacionada con el mecanismo de transmisión, que es principalmente por el contacto físico, ya sea de padres a hijos, en el momento de aparearse o en el simple descanso comunal (Proctor 2003).

Dentro de las aves, el orden Passeriformes es el más diverso y hospedan en su mayoría a ácaros de la superfamilia Analgoidea, mientras que en aves no Passeriformes predominan los de la superfamilia Pterolichoidea (Proctor 2003).

Los primeros registros en México para este grupo pertenecen al zoólogo francés Édouard Louis Trouessart en 1898 con los registros de las especies *Echinofemur venus*tissimus (Pterolichoidea: Pterolichidae) encontrados sobre Eupsittula canicularis (Psittaciformes: Psittacidae) en el sur de México y Proctophyllodes attenuatus (Analgoidea: Proctophyllodidae) descrita sobre *Psarocolius montezuma* (Passeriformes: Icteridae) (Trouessart 1898). Hoffmann y López-Campos (2000) dan un registro de 81 especies nominales de ácaros plumícolas pertenecientes a 13 familias dentro de Pterolichoidea y Analgoidea. Adicionalmente, las autoras refieren 13 taxones de ácaros que fueron registrados únicamente a nivel de género, dando un total de 94 taxones para el país. Estos ácaros se reportaron de 102 especies de huéspedes pertenecientes a 28 familias y 12 órdenes. Debido a la alta especificidad de este grupo de ácaros y a que muchos han sido determinados solamente hasta un nivel genérico, el objetivo de este trabajo es recopilar la información disponible sobre los géneros de ácaros plumícolas de México y analizar los patrones de distribución en sus huéspedes bajo un enfoque de análisis de redes. Un análisis de redes es un sistema de interacciones entre nodos (i.e. especie, individuo, género, familia, órden) de dos conjuntos de datos distintos, como un ectosimbionte y su huésped. En las redes bipartitas, las líneas conectan los nodos de los diferentes conjuntos de acuerdo a sus interacciones (i.e. presencia/ausencia) en una comunidad (Runghen et al. 2022).

MATERIAL Y MÉTODOS

Se recuperaron los registros del grupo que aparecen en el trabajo de Hoffmann y López-Campos (2000). Adicionalmente, se hicieron búsquedas en plataformas especializadas (Google Scholar, BioOne, Scopus y BiDi-UNAM) usando la siguiente ecuación booleana: ("Feather mites" OR "ácaros") AND (birds OR "aves") AND Mexico. La búsqueda se realizó considerando trabajos publicados desde el año 2000 y hasta marzo de 2023. En esta revisión no se consideró la literatura gris (i.e. tesis, memorias de congresos y simposios).

Los nombres de los huéspedes fueron actualizados utilizando la plataforma Avibase (Lepage *et al.* 2014). Por otro lado, los nombres de los ácaros fueron corroborados y actualizados con las bases de datos disponibles de Proctor (2023). Los datos se organizaron en una matriz de presencia y ausencia haciendo uso del programa Excel (Microsoft ©) donde también se realizó el mapa coroplético.

La matriz obtenida se usó para construir una red bipartita dirigida en la que había dos tipos de nodos (los huéspedes y los ácaros plumícolas) y la dirección iba del ácaro al huésped. En esta red, se llevó a cabo un análisis en el programa RStudio 1.4.1717 (2022), con los paquetes bipartite (Dormann et al. 2008) e igraph (Csardi y Nepusz 2006). En este análisis se calcularon índices a nivel de red (conectancia, asímetría de la red, enlace por taxón y número de compartimientos) y de nodo (grado e intemediación) (Dormann et al. 2009) para tres niveles: orden, familia y género de huéspedes. Estos índices permiten describir la estructura de la red, así como el papel que juegan los nodos que están dentro de ella. La conectancia mide la proporción de enlaces que hay entre los niveles de la red con relación a todos los enlaces posibles que podrían existir (i.e., huéspedes, ácaros plumícolas); los enlaces por taxón es el promedio de enlaces por especie dentro de la red. Mientras que el número de compartimientos hace referencia a los subconjuntos de nodos conectados entre ellos, pero no con otros subconjuntos de la red (Dormann et al. 2009). A nivel de nodo se calcularon, grado e intermediación; la primera es el número de enlaces que tiene cada nodo y la segunda otorga un valor más alto a aquellos nodos que conectan o sirven como "puente" en diferentes secciones de la red (Goméz et al. 2013).

Debido a que varios taxones de ácaros plumícolas reportados en el país no han sido identificados hasta el nivel de especie, los análisis se realizaron a nivel de género.

RESULTADOS

Del año 2000 a la fecha solamente se han registrado siete trabajos que reportan ácaros plumícolas (Dabert y Skoracki 2004; Montiel-Parra et al. 2009; de Oliveira et al. 2011; Bolaños-García et al. 2018; Mironov et al. 2019; Hernández-Velasco et al. 2020; Padilla-Aguilar et al. 2022). Adicionalmente, durante la búsqueda de artículos se encontraron cuatro géneros (Anisanchus, Allodectes, Rhamphocaulus y Trochilodectes) para el país que no habían sido registrados previamente por Hoffmann y López-Campos (2000) (Park y Atyeo 1971; Peterson y Atyeo 1977).

De acuerdo con los datos obtenidos en el presente estudio, en el país se han registrado 50 géneros de ácaros plumícolas distribuidos en 17 familias. De este total, se tiene información de 95 especies nominales; es decir, de-

terminadas hasta el nivel de especie. Los 50 géneros han sido encontrados en asociación con 128 especies de aves, distribuidas en 93 géneros, 30 familias y 13 órdenes. Los órdenes de huéspedes que representan mayor número de interacciones y que han sido los más estudiados en el país son Passeriformes, Psittaciformes, Pelecaniformes y Apodiformes (Figura 1). En cuanto a las familias de huéspedes, las más estudiadas son Psittacidae (Psittaciformes), Trochilidae (Apodiformes) y Tinamidae (Tinamiformes) (Figura 2).

Los índices a nivel de red (Cuadro 1) muestran que la especificidad de los ácaros plumícolas es alta. La conectancia, es decir, la proporción de interacciones huésped-ectosimbiontes realizadas por pares entre todas las posibles (Runghen et al. 2022), disminuye cuando se analiza en una categoría taxonómica más baja (cercana a género). Lo mismo sucede con la asimetría de la red, la fuerza e interacción entre los dos niveles tróficos, es decir, el nivel de dependencia del nivel superior con el inferior (Dormann et al. 2009). Por el contrario, los enlaces por taxón se acercan a un valor de uno cuando se analiza a una categoría taxonómica cercana al género. Asimismo, el número de compartimentos, i.e., sub-sets de la red los cuales no están conectados con otro compartimento (Dormann et al. 2009) aumenta cuando se analiza a niveles taxonómicos más cercanos al género. Por otro lado, a nivel de nodo los géneros *Proctophyllodes* y Nycteridocaulus son los que poseen un mayor valor de grado; estos están asociados a 14 familias (Figura 2) y dos órdenes (Figura 1). De la misma manera, Proctophyllodes y Nycteridocaulus poseen el mayor valor de intermediación dentro de la red (Figura 3).

Desde un punto de vista geográfico, los estados con el mayor número de especies nominales son Veracruz, Chiapas y Tamaulipas (Figura 4). Los estados de Baja California Sur, Sonora, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, Guanajuato y Querétaro no cuentan con registros para este grupo (Figura 4). Por otro lado, desde un punto de vista ecológico, las aves terrestres han sido más estudiadas respecto a las acuáticas. Dentro de las acuáticas, pocos géneros tienen reportados géneros de ácaros asociados, excepto para aquellos de las aves de la familia Anatidae.

DISCUSIÓN

A pesar de que desde el año 2000 a la fecha existen varios trabajos sobre ácaros asociados con aves en el país, la mayoría están enfocados en grupos de ácaros no plumícolas, como parásitos de las familias Macronyssidae (Mesostigmata) y Syringophilidae (Acariformes: Cheyletoidea) (Radovsky y Estébanes-González 2001; Bochkov y Pérez 2002; Skoracki 2008; Broda *et al.* 2016; Skoracki 2017; Glowska *et al.* 2019). En México, el estudio de los ácaros plumícolas ha sido abordado principalmente en Psittaciformes, en gran medida por los trabajos conducidos por la Dra. Tila M. Pérez, o en colaboración con ella, en las décadas de 1980 y 1990 (Atyeo *et al.* 1984, 1988; Pérez 1993, 1995; Atyeo y Pérez, 1984; Pérez y Atyeo, 1989; Pérez y Ramírez 1996). El análisis de redes muestra que el género que tie-

ne mayor número de asociaciones con aves mexicanas es *Proctophyllodes* (Analgoidea: Proctophyllodidae). Las especies de este género en México han sido estudiadas principalmente por investigadores extranjeros (Atyeo y Braasch 1966; Park y Atyeo 1971; Hernandes *et al.* 2017) y en zonas geográficas específicas como la vertiente del Golfo de México, lo cual coincide con la asimetría geográfica de los registros para el país. Es interesante que, a pesar de que los géneros *Proctophyllodes* y *Nycteridocaulus* presentan muchas interacciones a nivel de nodo, esto no contribuye a los índices a nivel de red, los cuales siguen mostrando la alta especificidad de los ácaros plumícolas hacia sus huéspedes en los distintos niveles taxonómicos.

Esta es la primera vez que se utiliza un análisis de redes para el estudio de ácaros plumícolas en México. Esta aproximación ya había sido utilizada anteriormente en el grupo (Matthews *et al.* 2017). Sin embargo, la red de ese trabajo no es bipartita y no se calculó ningún índice. Sólo para los ácaros de la familia Syringophilidae se han realizado redes bipartitas con el cálculo de índices pero sólo para un orden de aves (Columbiformes) (Kaszewska-Gilas *et al.* 2021). Sin embargo, esta familia no está considerada dentro de los ácaros plumícolas.

Nosotros proponemos varias limitantes en el estudio de los ácaros plumícolas en el país, similares a las que se han visto en otros grupos de ácaros (e.g. Herrera-Mares et al. 2022). El primero es el desconocimiento general sobre este grupo de ectosimbiontes entre las personas que capturan aves, ya que generalmente sólo se recuperan ectosimbiontes visibles como las garrapatas, ácaros Trombiculidae, piojos y pulgas. Otra limitante es el llamado impedimento taxonómico, que va desde la falta de formación de especialistas en la sistemática del grupo, el escaso financiamiento para esta área, la publicación de datos en la literatura gris, lo cual genera información pero no se difunde ni divulga (Herrera-Mares et al. 2022), hasta la acelerada pérdida de la biodiversidad a la que nos enfrentamos actualmente (Engel et al. 2021). De las aproximadamente 1,150 especies de aves que se distribuyen en México (Navarro-Sigüenza et al. 2014), sólo 128 han sido abordadas desde un punto de vista acarológico, representando apenas un 11.3%. Asimismo, cerca del 33% del total de especies de aves registradas en México están incluidas en alguna categoría de amenaza, ya sea a nivel nacional (Norma Oficial Mexicana-059, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-2010) o internacional (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres, CITES) (Navarro-Sigüenza et al. 2014). Ante esto, es importante mencionar que para el estudio de estos organismos no es necesaria la colecta de aves en medio silvestre ya que se pueden revisar pieles taxidermizadas depositadas en colecciones científicas para la descripción, redescripción y registros huésped-ectosimbiontes para el país (e.g. Cuervo-Pineda y Pérez 2010). El estudio de estos ácaros es importante ya que además de su importancia médico-veterinaria (Hernández-Velasco et al. 2020), y su alta especificidad les permite ser un gran modelo en estudios de coevolución (Doña *et al.* 2019b). Sin embargo, esa misma especificidad los hace vulnerables ante las coextinciones (Carlson *et al.* 2017) por lo que el estudio de estos ectosimbiontes debe ser considerado como una prioridad en el país.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es un reconocimiento a la trayectoria académica de la Dra. Tila María Pérez Ortíz, curadora de la Colección Nacional de Ácaros (Instituto de Biología-UNAM), pionera y precursora en el estudio de estos ácaros en el país. Agradecemos al Dr. Fabio A. Hernandes (Universidad Federal de Santa Catarina-UFSC, Florianópolis, Brasil) por su ayuda en la obtención de parte de la literatura consultada en este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Atyeo, W.T. y N.L. Braasch. 1966. The feather mite genus *Proctophyllodes* (Sarcoptiformes: Proctophyllodidae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 5, 1-313.
- Atyeo, W.T. y T.M. Pérez. 1984. *Echinofemur*, a new genus of pterolichid feather mites from New World parrots. *Acarologia*, 25(3), 287-292.
- Atyeo, W.T., J. Gaud y T.M. Pérez. 1984. *Distigmesikya*, new genus, and five species of feather mites (Acarina: Pterolichidae) from New World parrots (Aves: Psittacidae). *Acarologia*, 25(1), 67-76.
- Atyeo, W.T., J. Gaud y T.M. Pérez. 1988. Morphotypes of New World *Rhytidelasma* Gaud (Acarina, Pterolichidae), with (re)descriptions of five named and one new species. *Acarologia*, 29(2), 175-187.
- Blanco, G., J.L.Tella y J. Potti. 1997. Feather Mites on Group-Living Red-Billed Choughs: A Non-Parasitic Interaction?. Journal of Avian Biology, 28(3), 197-206. https://doi.org/10.2307/3676970
- Bochkov, A. y T.M. Pérez. 2002. New quill mites of the family Syringophilidae Acari, Cheyletoidea) parasitizing Mexican parrots. *Belgian Journal of Entomology*, 4, 145-149.
 - https://doi.org/10.1023/B:SYPA.0000013858.86399.69
- Bolaños-García, R., R. Rodríguez-Estrella y C. Guzmán-Cornejo. 2018. Ectoparasites associated with a Great Horned Owl nesting population in fragmented landscape of Baja California Peninsula, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 34(1), 1-15.
 - https://doi.org/10.21829/azm.2018.3412142
- Broda, L., M. Dabert y E. Glowska. 2016. Aulonastus similis n. sp., a new quill mite species (Syringophilidae) parasitising passeriform birds (Tyrannidae and Cardinalidae) in Mexico. Systematic Parasitology, 93(7), 715-719.
 - https://doi.org/10.1007/s11230-016-9653-9
- Carlson, C. J., K. R. Burgio, E. R. Dougherty, A. J. Phillips, V. M. Bueno, C. F. Clements, G.Castaldo, T. A. Dallas, C. A. Cizauskas, G. S. Cumming *et al.* 2017. Par-

- asite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate. Science advances, 3(9), e1602422. DOI: 10.1126/sciadv.1602422
- Csardi G. y T. Nepusz. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal*, Complex Systems, 1695.
- Cuervo-Pineda, N. y T.M. Pérez. 2010. Primer registro de *Genoprotolichus eurycnemis* (Acari: Pterolichidae) para Cuba con la descripción de sus estadios inmaduros. *Poevana*, 497, 9-13.
- Dabert, J. y M. Skoracki. 2004. Two new species of the genus *Neumannella* Trouessart, 1916 (Analgoidea, Dermoglyphidae) from the tataupa tinamou *Crypturellus tataupa* (Temminck, 1815) (Aves, Tinamiformes). *Acta Parasitologica*, 49(3): 237-245.
- de Oliveira, J.B., T. Santos, C. Vaughan y H. Santiago. 2011. External parasites of raptors (Falconiformes and Strigiformes): identification in an *ex situ* population from Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 59(3): 1257-1264.
- Doña, J., H. Proctor, S. Mironov, D. Serrano y R. Jovani. 2017. Host specificity, infrequent major host switching and the diversification of highly host-specific symbionts: The case of vane-dwelling feather mites. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 188- 198. https://doi.org/10.1111/geb.12680
- Doña, J., H. Proctor, D. Serrano, K.P. Johnson, A.O. van Oploo, J.C. Huguet-Tapia, M.S. Ascunce y R. Jovani. 2019a. Feather mites play a role in cleaning host feathers: New insights from DNA metabarcoding and microscopy. *Molecular Ecology*, 28(2), 203-218 https://doi.org/10.1111/mec.14581
- Doña, J., D. Serrano, S. Mironov, A. Montesinos-Navarro y R. Jovani. 2019b. Unexpected bird–feather mite associations revealed by DNA metabarcoding uncovers a dynamic ecoevolutionary scenario. *Molecular ecology*, 28(2), 379-390.
 - https://doi.org/10.1111/mec.14968
- Dormann C.F., B. Gruber y J. Fruend. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8-11.
- Dormann, C.F., J. Fründ, N. Blüthgen y B. Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Engel, M.S., L.M. Ceríaco, G.M. Daniel, P.M. Dellapé, I. Löbl, M. Marinov, R.E. Reis, M.T. Young A. Dubois, I. Agarwal, et al. 2021. The taxonomic impediment: a shortage of taxonomists, not the lack of technical approaches. Zoological Journal of the Linnean Society, 193(2), 381-387.
 - https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab072
- Galván, I., E. Aguilera, F. Atiénzar, E. Barba, G. Blanco, J.L. Cantó, V. Cortés, Ó. Frías, I. Kovács, L. Meléndez, A.P. Møller, J.S. Monrós, P.L. Pap, R. Piculo, J.C. Senar, D. Serrano, J.L. Tella, C.I. Vágási, M. Vögeli y

- R. Jovani. 2012. Feather mites (Acari: Astigmata) and body condition of their avian hosts: a large correlative study. *Journal of Avian Biology*, 43: 273-279. https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2012.05686.x
- Glowska, E., L. Broda y M. Dabert. 2019. Insight into the species diversity of the quill mite genus *Betasyringo-philoidus* Skoracki, 2011 (Prostigmata: Syringophilidae) on the basis of the DNA barcodes. *Folia Parasito-logica*, 66, 009.

DOI: 10.14411/fp.2019.009

- Gómez, J. M., C.L. Nunn y M. Verdú. 2013. Centrality in primate–parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans. *Proceedings of the National Academy of Scienc*es, 110(19), 7738-7741.
 - 10.1073/pnas.1220716110
- Hernandes, F.A., B.M. OConnor, G.R. Bauchan y R. Ochoa. 2017. A new species of *Proctophyllodes* Robin, 1868 from two tanagers of the genus *Piranga* Vieillot (Passeriformes: Cardinalidae) from North America. *Journal of Natural History*, 51, 41-42
 - https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1381772
- Hernández-Velasco, X., V. Díaz-Morales, B. Fuente-Martínez y F.D. Sánchez-Godoy. 2020. First report of *Dermoglyphus passerinus* Gaud, 1974 (Analgoidea: Dermoglyphidae) and *Strelkoviacarus* sp. (Analgidae: Anomalginae) in canaries (*Serinus canaria domestica*) in Mexico. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 22, 100461.
 - https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2020.100461
- Herrera-Mares, A., C. Guzmán-Cornejo, L. García-Prieto, A. Rebollo-Hernández, L. León-Paniagua, L. Del Castillo-Martínez, G. Montiel-Parra y G. Ríos-Sais. 2022. Acari (Parasitiformes and Acariformes) from Mexico: Analysis of their geographical and host distribution in Rodentia (Cricetidae). *Journal of Medical Entomology*, 59(6):1880-1890.
 - https://doi.org/10.1093/jme/tjac135
- Hoffmann, A. y G. López-Campos. 2000. *Biodiversidad de los ácaros en México*. CONABIO-UNAM, México, Ciudad de México.
- Jovani, R., J. Doña, M. Labrador y D. Serrano. 2017. Opening the doors of parasitology journals to other symbionts. *Trends in Parasitology*, 33, 578-579. http://doi.org/10.1016/j.pt.2017.05.003
- Kanegae, M. F., M. Valim, M.A.D. Fonseca, M.Â. Marini y N.M.S. Freire. 2008. Ácaros plumícolas (Acari: Astigmata) em aves do cerrado do Distrito Federal, Brasil. *Biota Neotropica*, 8, 31-39.
 - https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000100003
- Kaszewska-Gilas, K., J.Z. Kosicki, M. Hromada y M. Skoracki. 2021. Global studies of the host-parasite relationships between ectoparasitic mites of the family Syringophilidae and birds of the order Columbiformes. *Animals*, 11(12), 3392.
 - https://doi.org/10.3390/ani11123392

- Labrador, M. d. M., J. Doña, D. Serrano y R. Jovani. 2022. Feather mites at night: an exploration of their feeding, reproduction, and spatial ecology. Ecology 103(1), e03550.
 - https://doi.org/10.1002/ecy.3550
- Lepage, D., G. Vaidya y R. Guralnick. 2014. Avibase a database system for managing and organizing taxonomic concepts. *ZooKeys*, 420, 117-135. 10.3897/zookeys.420.7089
- Matthews, A.E., P.B. Klimov, H.C. Proctor, A.P.G. Dowling, L. Diener, S.B. Hager, J.L. Larkin, D.W. Raybuck, C.J. Fiss, D.J. McNeil y T.J. Boves. 2017. Cophylogenetic assessment of New World warblers (Parulidae) and their symbiotic feather mites (Proctophyllodidae). *Journal of Avian Biology*, e01580. https://doi.org/10.1111/jav.01580
- Mironov, S., P.B. Klimov, T.M. Pérez y B.M. OConnor. 2019. Feather mites of the family Ptyssalgidae (Acari: Analgoidea) associated with hummingbirds and suboscine passerines—A morphological review supplemented by CO1 barcode sequences. *Systematic & Applied Acarology*, 24, 1406-1448. https://doi.org/10.11158/saa.24.8.6
- Montiel-Parra, G., R. Paredes-León, C. Guzmán-Cornejo, Y. Hortelano-Moncada y T.M. Pérez. 2009. Ácaros asociados con vertebrados. In: Lot, A. y Z. Cano-Santana (Eds.). Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Navarro-Sigüenza, A.G., M.F. Rebón-Gallardo, A. Gordillo-Martínez, A.T. Peterson, H. Berlanga-García y L.A. Sánchez-González. 2014. Biodiversidad de aves en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85, S476-S495.
 - https://doi.org/10.7550/rmb.41882
- Padilla-Aguilar, P., E. Romero-Callejas, L.G. García-Márquez, I. Cruz-Mendoza y Y. Alcalá-Canto. 2022. Nuevos registros y listado de protozoarios y artrópodos de aves acuáticas de la familia Anatidae en humedales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 38(1), 1-24. https://doi.org/10.21829/azm.2022.3812424
- Park, C.K y W.T. Atyeo. 1971. A new subfamily and genus of feather mites from hummingbirds (Acarina: Proctophyllodidae). *The Florida Entomologist*, 54 (3), 221-229.
 - https://doi.org/10.2307/3493717
- Pérez, T.M. 1993. Diversidad de ácaros plumícolas de pericos mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Vol. Esp. XLIV, 235-249.
- Pérez, T.M. 1995. Seven species of *Fainalges* Gaud and Berla (Analgoidea, Xolalgidae) from *Aratinga holochlora* (Sclater) (Aves, Psittacidae). *Zoologia Scripta*, 24(3), 203-223.
 - https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1995.tb00400.x
- Pérez, T.M. y W.T. Atyeo. 1989. New feather mite species of *Aralichus* (Acarina, Pterolichidae) from the white-

- capped parrot, *Pionus senilis* (Spix). *Journal of Parasitology*, 75(1), 11-20. https://doi.org/10.2307/3282928
- Pérez, T.M. y J.J. Ramírez. 1996. Especie nueva de ácaro plumícola del género *Chiasmalges* (Acari: Psoroptoididae), con la descripción de su serie de desarrollo ontogenético. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 67(2): 287-295.
- Peterson, P.C. y W.T. Atyeo. 1977. A new genus and species of alloptine feather mite from the roseate spoonbill (Acarina, Analgoidea, Alloptidae). *Steenstrupia* 4(17), 189-193.
- Proctor, H. C. y I. Owens. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 15 (9), 358-364.

https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01924-8

Proctor, H. C. 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): ecology, behavior, and evolution. *Annual Review of Entomology*, 48(1), 185-209.

Recibido: 8 de mayo 2023 Aceptado: 26 de junio 2023

- https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112725 Proctor, H. 2023. Taxon Lists. https://hproctorlabuofa.blog/taxon-lists/. Fecha de consulta: 21 de junio de 2023.
- Radovsky, F. y M.L. Estébanes-González. 2001. Macronyssidae in wild bird nests in Mexico, including new synonymies, and the genus *Pellonyssus* in the new world (Acari: Mesostigmata). *Acta Zoológica Mexicana*, 82, 19-28.
- Runghen, R., R. Poulin, C. Monlleó-Borrull y C. Llopis-Belenguer. 2022. Network analysis: ten years shining light on host-parasites interactions. *Trends in Parasitology*, 37(5), 445-455.

https://doi.org/10.1016/j.pt.2021.01.005

- RStudio Team 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. http://www.rstudio.com/. Fecha de consulta: 20 de abril de 2023.
- Skoracki, M. 2008. A new genus of syringophilid mites (Acari: Cheyletoidea: Syringophilidae) from cuculiform birds (Aves: Cuculiformes). *Folia Parasitologica*, 55, 155-158.

DOI: 10.14411/fp.2008.021

Skoracki, M. 2017. Quill mites (Acariformes, Syringophilidae) associated with birds of Mexico. *Zootaxa*, 4282(1), 179-191.

https://doi.org/10.11646/zootaxa.4282.1.11

Trouessart, E. 1898. Diagnoses preliminaires d'espéces nouvelles d'acariens plumicoles. Additions et corrections a la sous-famille des Analgésinés. *Bulletin de la Societé d'Études scientifiques d'Angers*, 28: 1-62.

Cuadro 1. Índices obtenidos a nivel de red. *Modificado de Dormann et al. (2009), cambiando enlaces por especies (*links per species*) por enlaces por taxones ya que los análisis no se llevaron a este nivel taxonómico.

Índice	A nivel de orden de huépedes	A nivel de familia de huéspedes	A nivel de género de huéspedes
Connectancia	0.0828	0.0473	0.0279
Asímetría de la red	0.6	0.25	-0.3006
Enlaces por taxón*	0.8615	0.8875	0.9090
Número de compartimentos	9	12	20

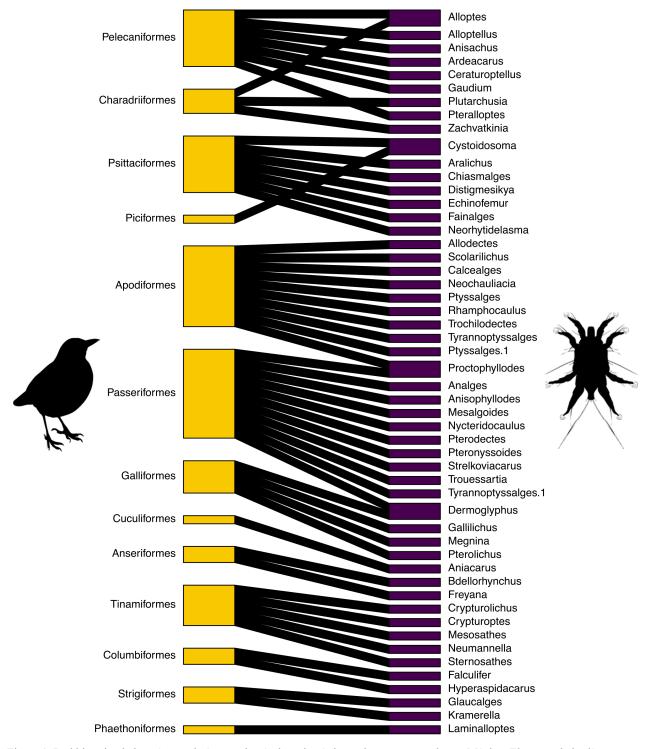


Figura 1. Red bipartita de los géneros de ácaros plumícolas y los órdenes de aves reportados en México. El grosor de las líneas no tiene un valor.

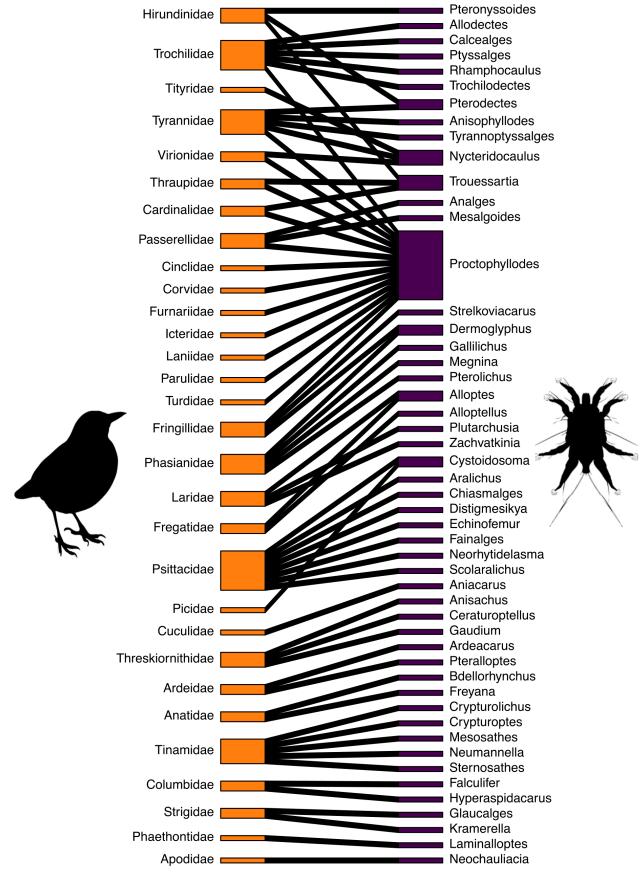


Figura 2. Red bipartita de los géneros de ácaros plumícolas y las familias de aves reportadas en México. El grosor de las líneas no tiene un valor.

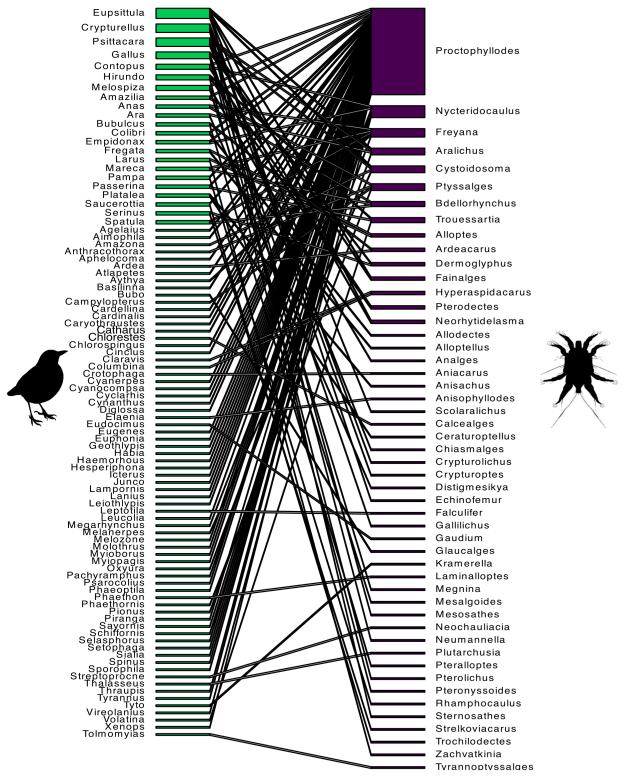


Figura 3. Red bipartita de los géneros de ácaros plumícolas y los géneros de aves reportadas en México. El grosor de las líneas no tiene un valor.

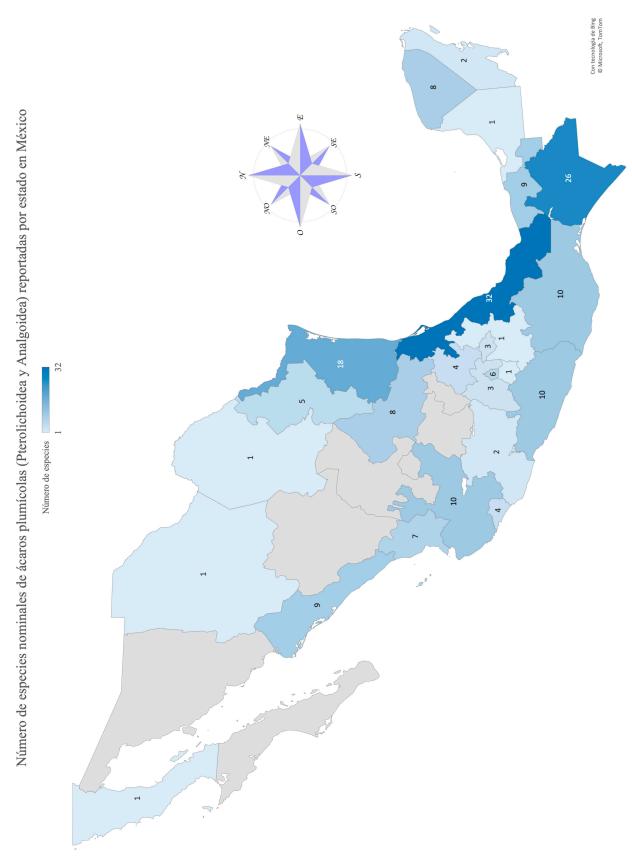


Figura 4. Mapa coroplético de las especies nominales de ácaros plumícolas por estado. Los colores más oscuros representan un mayor número de especies.

Mario Enrique Favila Castillo

Andrea Herrera Navarro

Centro de Estudios en Zoología CUCBA, Universidad de Guadalajara andrea.herrera@alumnos.udg.mx

Considero que la entomología es una de las ramas más nobles dentro de la biología que busca entender y adentrarse en el maravilloso mundo de aquellos organismos que han sido constantemente ignorados o mal vistos por la sociedad. Me refiero a los insectos. Éstos representan poco más de la mitad de todos los animales, y cuentan con una increíble diversidad morfológica y funcional. Pueden encontrarse en casi todos los ambientes y tienen una distribución cosmopolita. Son organismos sumamente importantes, que realizan actividades fundamentales dentro de los ecosistemas como lo son la polinización, degradación y reincorporación de nutrientes, entre otras cosas. Más en particular, los coleópteros son uno de los grupos más carismáticos y diversos dentro de los insectos. Sus formas, tamaños, colores entre otras cualidades, han sido la causa de admiración por parte de grandes personajes, dentro y fuera de la biología o historia natural, por ejemplo, Charles R. Darwin o Alfred R. Wallace.

Una de las subfamilias más representativas y popularmente conocidas dentro del orden Coleoptera es Scarabaeinae (Scarabaeidae). Esta subfamilia se caracteriza porque la mayoría de las especies que la conforman están asociadas con las excretas de los mamíferos, característica por la cual se les ha dado nombres como "escarabajos estercoleros", "escarabajos caqueros", "rodadores", "peloteros", entre otros. Cuando de estos escarabajos se trata, uno de los exponentes reconocido a nivel nacional e internacional es el Dr. Mario Enrique Favila Castillo, investigador del Instituto de Ecología A.C. que ha dedicado su vida al estudio de estos insectos.

La ecología y etología son ramas complejas de la biología, y aplicarlas en los insectos es un riesgo que sólo los más valientes y preparados son capaces de tomar. Se trata de un campo que durante mucho tiempo fue inexplorado por los científicos, sin embargo, esto no limitó nunca la curiosidad del Dr. Favila, quien, con su capacidad de asombro y pasión, se ha adentrado durante muchos años en estas disciplinas de la entomología.

El Dr. Favila inició su viaje hace más de 40 años. Todo comenzó con el estudio de su carrera de Biología en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, sin imaginar que sería uno de los referentes actuales más importantes de la entomología mexicana. Su viaje lo continuó en dicha institución con su maestría y doctorado, ambos con especialidad en ecología, donde obtuvo mención honorifica. Su cercanía con el Dr. Gonzalo Halffter, quién fue su asesor durante sus posgrados, marcaría su percepción sobre los escarabajos y su manera de entenderlos. Continuó sus estudios en Francia donde realizó un

posdoctorado en la Universidad de Paris XIII, analizando la comunicación química en los insectos y el comportamiento subsocial de *Canthon cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeinae), acontecimiento que definiría el resto de su carrera científica.

Si bien, su camino ha estado lleno de logros, no todo ha sido una tarea fácil, salir del país y enfrentarse a nuevos retos y complicaciones fue parte fundamental para su formación profesional, adquiriendo entonces, conocimientos que lo prepararían para sobrellevar desafíos aún más grandes.

En enero de 1981 ingresó al Instituto de Ecología, A. C. (INECOL) con la categoría de "Ayudante de Investigador B" y desde entonces su vida como investigador se ha desarrollado dentro de la misma institución. Su facultad para buscar más allá de lo observable y entender la complejidad de las interacciones químicas y conductuales de los organismos, lo llevaron a realizar diversas estancias a lo largo de su carrera. En junio de 1982, realizó una estancia en el Instituto de Química Bio Orgánica, Barcelona, España, donde realizó los análisis químicos preliminares tendientes a elucidar las estructuras químicas de los compuestos bioactivos extraídos en Canthon cyanellus cyanellus. Posterior a esto, realizó otra estancia en el Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste para conocer metodología empleada en estudios sobre feromonas en insectos. De 1995 a 1996, efectuó otra estancia posdoctoral en Francia donde realizó trabajos experimentales sobre la comunicación química en los insectos y realizó análisis morfológicos del exterior del cuerpo de escarabajos vivos por medio de microscopía de resonancia magnética nuclear; años más tarde continuo con diversas estancias en España y México.

Sin duda, su dedicación y constancia se reflejan en el compromiso con su carrera profesional. Con el paso del tiempo, aumentaron sus colaboraciones con su mentor y amigo el Dr. Gonzalo Halffter, donde incursionaron en las primeras aproximaciones y estudios sobre la biodiversidad de los escarabajos del estiércol en distintos ecosistemas tropicales, postulando entonces a los Scarabaeinos como un grupo indicador e importante dentro de las redes complejas de la naturaleza, algo que no se había planteado anteriormente. En función a esto, Mario sembró una semilla alrededor de sus investigaciones. Semilla que poco a poco fue madurando en el ambiente académico que lo rodeaba. Se trataba de una idea que se compartía colectivamente, que buscaba evidenciar el impacto de los escarabajos en el ambiente, su influencia en la vida cotidiana y su importancia como seres vivos. Todo esto provocó que en 2004 se conformara la red internacional "The Scarabaeinae Research Network (ScarabNet)" organizada por el Dr. Sacha Spector

del "Center for Biodoversity and Conservation, American Museum of Natural History" financiada por la National Science Foundation y, que tenía como objetivo reunir a distintos taxónomos y ecólogos del mundo para establecer a los escarabajos del estiércol de la subfamilia Scarabaeinae como un grupo focal para estudios de conservación y análisis de fragmentación de los bosques tropicales de todo el mundo. Juntos aportarían más semillas que poco a poco florecerían.

El trabajo del Dr. Mario Favila es una muestra de la dedicación, convicción y disciplina que un investigador requiere, por lo que no se necesitó de mucho tiempo para que fuera reconocido internacionalmente. Para el año 2013, fue invitado por parte de la "International Union for Conservation of Nature's" (IUCN) para incorporar a los escarabajos del estiércol de la región Neotropical en la lista roja, donde ha publicado más de 222 fichas técnicas. Su colaboración con la IUCN marcó la pauta para el reconocimiento de los escarabajos como animales que también requieren de acciones para su conservación y que deben ser reconocidos, estudiados y valorados como el resto. Sus esfuerzos no terminan aquí, su búsqueda por entender este mundo tan extraordinario, lo ha llevado a publicar más de 350 trabajos de investigación, ya sean capítulos de libro, informes técnicos, artículos científicos o de divulgación, etc. Cuenta con más de 4700 citas primarias de literatura especializada y ha dirigido al menos 45 tesis de licenciatura, maestría y doctorado. Por su gran trayectoria, ha sido revisor de muchas publicaciones científicas y ha sido evaluador en al menos 31 revistas de las cuales destacan American Naturalist, Acta Oecologica, Annals of the Brazilian Academy of Sciences, Behaviour, Insect Science, Revista Mexicana de Biodiversidad, Acta Zoológica Mexicana, The Coleopterists Bulletin, Dugesiana, entre otras. Actualmente es responsable de la iniciativa e-Scarab que llevará al ambiente digital información sobre los escarabajos de la superfamilia Scarabeoidea de México, en la que participan investigadores de varias instituciones, tanto de México como de Colombia.

Parte fundamental de dedicarse al mundo de la ciencia siempre será el saber transmitir lo que uno sabe, aunque muchas veces, la soberbia puede ser uno de los rasgos que llevan a un investigador a ser receloso con su conocimiento, situación que limita el flujo de ideas. Restringir el conocimiento puede percibirse como fomentar la ignorancia. Pero el Dr. Favila tiene la capacidad de contagiar el asombro a quien lo escucha, y como él lo ha dicho: Mi vocación ha sido la investigación y la docencia, mostrando que no sólo tiene esta habilidad, sino, que también tiene pasión por compartirla. Bien dicen que puedes encontrarte con investigadores muy preparados y, aun así, nunca lograrán ser maestros. Por el contrario, el Dr. Mario es un maestro en el sentido amplio de la palabra. Ha llegado a impartir más de 90 cursos a nivel licenciatura y posgrado en diversas universidades del país y del extranjero, y ha sido mentor de una cantidad importante de estudiantes en diferentes niveles académicos. Su reconocimiento como especialista lo ha llevado a dar talleres sobre Biodiversidad y Conservación de especies en Brasil, Colombia, España, Cuba y México.

Con el paso de los años, logró visibilizar la importancia de su área de estudio en los insectos, tomando la iniciativa de fundar y coordinar la red de Ecoetología, además de fundar el posgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales del Instituto de Ecología A.C., abriendo la puerta a los futuros investigadores y demostrando que estas diciplinas también pueden abordarse en los escarabajos. Al ser una persona preparada y de buen criterio, formó parte del comité de posgrado en manejo de fauna silvestre, así como también fue consejero representante de investigadores en el CIINECOL y coordinador de la Comisión de Seguridad e Higiene, entre muchas otras actividades. Su incansable participación activa, dentro de diversas instituciones y proyectos han provocado su fuerte aceptación dentro de la comunidad entomológica a nivel internacional: es tal su prestigio que ha sido invitado como sinodal en exámenes de posgrado en México, Brasil, Colombia, España y Francia.

En su búsqueda de ganar espacios donde se pudiera expandir y compartir el conocimiento, fue miembro fundador de la Sociedad Mexicana de Ecología, es miembro de la Ecological Society of America, Entomological Society of America, European Society for Evolutionary Biology, Society for American Archaeology y también tomó el papel de secretario de la Sección Mexicana de la Unión Internacional para el estudio de los Insectos Sociales (IUSSI), entre otras. Sin duda alguna, a lo largo de su vida ha sido un agente activo sobre las problemáticas que rodean a la entomología, siempre buscando encontrar soluciones para promover motivación dentro de los jóvenes estudiantes y el público en general.

Entre otras de sus tantas intervenciones, ha sido Presidente de la Comisión de Expertos del área Biología y Química en las Subcomisiones de: Jóvenes Investigadores, Profesor Investigador, Grupos de Investigación y Cooperación con Centro América en diversas Convocatorias de Investigación Científica Básica, SEP-CONACY; además, formó parte de la Subcomisión de Evaluación del Área II Biología y Química del Sistema Nacional de Investigadores 2018, donde posteriormente sería nombrado como Investigador Emérito del Sistema Nacional de investigadores 2022, el mismo año fue nombrado Investigador Emérito del Instituto de Ecología, A.C., por su activa participación académica, además de demostrar un genuino interés por los Scarabaeinae y por ser la inspiración para los estudiantes de la biología. Tanto a sus alumnos, como a aquellos que no lo conocen, su trayectoria siempre despertará una profunda admiración en quienes se adentran más y más en este fascinante mundo de los escarabajos.

Agradecemos profundamente al Dr. Favila por nunca darse por vencido, por alimentar esa curiosidad que nuestro niño interior suele despertar, por siempre demostrar que hasta lo más descabellado se puede lograr y por ser esa persona sencilla y humilde que se mantiene abierta a aprender. Su guía en la investigación ha sido la frase del Premio Nobel de Fisiología Szent Albert Szent-Györgyi: la ciencia es ver lo que todos ven y pensar en lo que nadie ha pensado. Definitivamente su trayectoria ha creado un sendero para todos aquellos estudiantes que inician su camino en la investigación de los Scarabaeinae, y como parte de esos estudiantes expreso mi admiración por su trabajo. Conocer su contribución a la ciencia, nos motiva día con día a alcanzar nuestros metas y sueños en la entomología. Gracias por abrirnos el camino y por compartir siempre tus conocimientos y experiencias sobre los escarabajos estercoleros.



Con sus alumnos en el Instituto de Ecología, A.C.



Con sus alumnos en un curso en Brasil.



Daniel Rivera, Mario Favila y Renato Portela en Los Tuxtlas



Con los participantes del proyecto e-Scarab, al final de la primera reunión, junio 2023.

Tila María Pérez Ortiz y su destacada trayectoria académica

Tila María Pérez Ortiz and her outstanding academic career

Juan B. Morales-Malacara

Laboratorio de Espeleobiología y Acarología, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, *campus* Juriquilla, Boulevard Juriquilla 3001, C.P. 76230, Querétaro, Querétaro, México

RESUMEN

Se presenta a manera de homenaje y reconocimiento la semblanza personal de la trayectoria académica de la Doctora Tila M. Pérez Ortiz, quién a través de toda una vida dedicada a la ciencia principalmente de la Acarología, reflejada en la publicación de más de un centenar de artículos, capítulos de libro, libros, además de memorias *in extenso* y 18 publicaciones de divulgación. Ha descrito 23 géneros y 93 especies nuevas de ácaros y otros arácnidos, entre éstas más del 50% corresponden a especies de ácaros de aves. Cabe destacar que las aportaciones de la Dra. Pérez Ortiz a la taxonomía y biología de ácaros plumícolas han tenido gran reconocimiento a nivel nacional e internacional. También destacan sus aportaciones acerca de los ácaros asociados a reptiles y ácaros de importancia médica, como garrapatas y trombicúlidos, además de otras líneas de investigación en otros grupos de artrópodos. Tila M. Pérez Ortiz ha sido Profesora de Carrera en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) e Investigadora en el Instituto de Biología, donde funge como Curadora de la Colección Nacional de Ácaros con cerca de 50 años de trayectoria académica. Asimismo, llegó a ser la primera mujer Directora del Instituto de Biología y la primera mujer presidenta del Congreso Internacional de Acarología en un país latinoamericano. Actualmente está a cargo de la Dirección General de Repositorios Universitarios, desde donde ha hecho grandes contribuciones hacia la organización, sistematización y acceso abierto de las colecciones universitarias, incluyendo las biológicas.

Palabras clave: Acari, Arachnida, Colección Nacional de Ácaros, Taxonomía

ABSTRACT

The academic profile of Dr. Tila M. Pérez-Ortiz is presented as a tribute and recognition of a lifetime pursuing and promoting the development of science and particularly of Acarology, reflected in the publication of more than a hundred articles, book chapters and books, as well as memories *in extenso* and 18 scientific-divulgation publications. She has described 23 genera and 93 new species of mites and other arachnids, among these, more than 50% correspond to species of bird mites. Her contributions to the taxonomy and biology of feather mites have been recognized nationally and internationally. Also noteworthy are her contributions to the knowledge of mites associated with reptiles and mites of medical importance, such as ticks and chiggers, as well as other lines of research in other groups of arthropods. Tila M. Pérez-Ortiz has been full-time Professor at the School of Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM), and full-time Researcher at the Institute of Biology at the same university, where she currently serves as Curator of the National Collection of Mites, with almost 50 years of academic experience. She also became the first woman Director of the Institute of Biology and the first woman president of the International Congress of Acarology in a Latin American country. At present, she is in charge of the General Directorate of University Repositories, where she has made great contributions towards the organization, systematization and open access of the university collections, including biological ones.

Key words: Acari, Arachnida, National Collection of Mites, Taxonomy

La Dra. Tila María Pérez Ortiz nació en la Ciudad de México el 20 de marzo de 1952. Desde pequeña destacó como una excelente estudiante en todos sus cursos de primaria y secundaria, los cuales realizó en diferentes regiones portuarias del país, que, junto con sus hermanos, tuvo una educación itinerante debido a que su padre, el destacado marino Almirante Antonio Pérez Encalada, era asignado a diversos puertos. Su madre Tila Ortiz Ruiz, quien se desempeñaba como enfermera, también era destinada a diversas clínicas navales, siguiendo los pasos de su esposo. Ambos transmitieron su legado de formación a sus nueve hijos. Su peregrinaje por los puertos de México culminó en el sureste, en el Puerto de Progreso, Yucatán, donde la Dra. Tila Pérez Ortiz disfrutó de la belleza y tranquilidad de la vida yucateca, y fue allí donde continuó su dedicación y gran disciplina en sus estudios preparatorianos.

Posteriormente, la entonces bachiller Pérez Ortiz decidió continuar con sus estudios universitarios en la Ciudad de México, logrando ingresar a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México para estudiar la carrera de Biología. Paralelamente, debido a su interés en diversas áreas de la Biología, también tomó cursos de enseñanza de Laboratorio Clínico en el Centro Médico Nacional (1970), un curso sobre ciencia en pesquerías (1973), y llegó a ser instructora de técnicas de laboratorio de Biología para maestros normalistas (1971).

Durante sus estudios de licenciatura, su entusiasmo fue creciendo a medida que avanzaba en todas las materias del plan de estudios bajo la guía de destacados profesores, como los doctores Juan Luis Cifuentes, Leonila Vázquez y Alfredo Barrera, convirtiéndose este último en su director de tesis de licenciatura. Su investigación se centró en el tema de "Siphonaptera del Derrame Lávico del Chichinautzin, Morelos. Su interpretación ecológica y biogeográfica", con la cual obtuvo su título de Bióloga (1976). Es importante destacar que, durante el desarrollo de esta investigación sobre pulgas, la bióloga Pérez Ortiz incursionó en el campo de la parasitología.

Paralelamente, incursionó en la docencia al ingresar como ayudante de profesor en cursos sobre artrópodos, anatomía animal comparada, y posteriormente como profesora de Zoología III en la propia Facultad de Ciencias. Después, tuvo la oportunidad de unirse al Centro Nacional de Parasitología Animal del Fideicomiso Campaña Nacional Contra la Garrapata (1976-1978) como investigadora, donde comenzó a abordar temas relacionados con la problemática de las garrapatas Ixodida en el ganado. Esta etapa marcó su inicio en el estudio de los ácaros, pero fue durante sus cursos de maestría cuando su interés por los ácaros se consolidó al tomar un curso con la Dra. Anita Hoffmann.

Casi al mismo tiempo, en 1977, en las nuevas instalaciones de la Facultad de Ciencias en el circuito de la Investigación Científica, la Dra. Anita Hoffmann fundó el segundo Laboratorio de Acarología en México, donde le fue asignada una plaza de profesor de carrera para que se integrara al Laboratorio de Acarología, contribuyendo así a la consolidación del cuerpo académico del Laboratorio. A finales de 1978, la Dra. Hoffmann, impresionada por el desempeño y entusiasmo de la bióloga Pérez Ortiz como estudiante de maestría, le propuso que se uniera al Laboratorio de Acarología de la Facultad de Ciencias como profesora de carrera.

Al unirse al Laboratorio de Acarología, la bióloga Pérez Ortiz expresó su interés en desarrollar una línea de investigación sobre ectoparásitos y epibiontes, para abordar temas relacionados con la coexistencia de estos asociados y sus huéspedes, así como aspectos de su ecología y evolución. Mencionó que las aves y los murciélagos podrían ser posibles huéspedes de estudio en esta biocenosis huésped-parásito, ya que ambos presentan extraordinaria diversidad topográfica y de microbiotopos.

A sugerencia de la Dra. Anita Hoffmann, la bióloga Pérez Ortiz incursionó en el estudio de los ácaros de aves en general y, en particular, de los ácaros plumícolas, ya que en ese entonces representaban un grupo de ácaros desconocido en el país.

A partir de ese momento, la bióloga Pérez Ortiz continuó su formación académica y obtuvo su grado de maestría mediante un examen general de conocimientos en 1980. Durante este período, adquirió más experiencia en el estudio de los ácaros y, como parte de su formación integral, también participó en otros cursos de actualización. Uno de ellos fue "Acarology Summer Program" en la Ohio State University en 1979, donde tuvo la oportunidad de conocer y tener como profesores a destacados expertos en ácaros, como al Dr. Roy A. Norton (State University of New York), el Dr. Evert E. Lindquist (Biosystematics Research Centre, Canada), el Dr. Barry M. OConnor (University of Michigan), el Dr. Donald E. Johnston (Ohio State University) y el Dr. John B. Kethley (Field Museum of Natural History). Entre ellos, destacó el Dr. Warren T. Atyeo (University of Georgia), quién era uno de los especialistas más reconocidos en ácaros plumícolas a nivel mundial, con el cual la maestra Pérez Ortiz tuvo mayor acercamiento para abordar sus inquietudes en el estudio de estos ácaros asociados a las

A raíz de la inquietud y el entusiasmo de la maestra Pérez Ortiz, el Dr. Atyeo le brindó todo el apoyo necesario y, junto con la Dra. Hoffmann, la alentó a continuar con sus estudios doctorales en la investigación de los ácaros de las plumas de las aves. Así, la maestra Pérez Ortiz inició su

investigación sobre los ácaros plumícolas en los Psittaciformes que representan a los loros, pericos y guacamayas. Esto dio lugar a su tesis doctoral titulada "Aspectos ecológicos de la relación ácaros Plumícolas-Psittaciformes, con especial referencia en *Aratinga canicularis* (L.)", la cual desarrolló bajo la dirección tanto del Dr. Atyeo como de la Dra. Hoffmann, y culminó en la obtención de su Doctorado en Ciencias (Biología) en 1984.

Adicionalmente, como resultado de su interacción con destacados especialistas en Acarología y la Entomología, la Dra. Pérez Ortiz tuvo la oportunidad de participar en otros cursos. Estos incluyeron "Introducción al Estudio de Insectos Sociales" en el Colegio de Posgraduados de Chapingo y la Unión Internacional de los Insectos Sociales (1980); "Técnicas de estudio de Insectos Ectoparásitos" impartido por el Dr. Nixon Wilson de la North University of Iowa (1982); "Taxonomía de Oribátidos" con el Dr. Roy A. Norton de la State University of New York (1983); "Sistemática Filogenética en Ácaros" con el Dr. Evert E. Lindquist del Biosystematics Research Centre de Canadá (1983); "Sistemática Filogenética en Acaros Astigmata" con el Dr. Barry OConnor de la University of Michigan (1985), y "Entrenamiento en Métodos de Análisis Filogenéticos 'Quantitative Systematics' con el Dr. J. M. Carpenter en el Museum of Comparative Zoology- Harvard University. Además, obtuvo el diplomado en "Una visión Crítica de la Historia de la Filosofía" en la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM (1994); participó en el curso "Evolutionary Biology of Parasites" impartido por el Dr. Daniel R. Brooks (1994) y en el curso de "Biodiversity Data Users Serving Science and Society" organizado por la Global Biodiversity Information Facility (2004), entre otros.

Asimismo, llevó a cabo estancias frecuentes de investigación en el Department of Entomology y en el Museum of Natural History, University of Georgia (Athens, GA.). Durante el período de 1980 a 1997, tuvo estancias cortas cada año con el Dr. Atyeo, con quien desarrolló una estrecha relación de colaboración en investigación y una gran amistad. El Dr. Atyeo también visitó el Laboratorio de Acarología de la Facultad de Ciencias en varias ocasiones y participó en los festejos de fin de año, los cuales se convirtieron en una tradición en esas épocas decembrinas. La Dra. Anita Hoffmann era la anfitriona principal y la Dra. Pérez Ortiz actuaba como coanfitriona.

La Dra. Pérez Ortiz realizó diversas estancias de investigación en otras instituciones, donde tuvo el privilegio de obtener material acarológico de los Psittaciformes a nivel mundial. Destacan sus visitas al National Museum of Natural History, en Washington (1980); University of Florida, en Gainesville (1981); American Museum of Natural History, en Nueva York (1981, 1986); British Museum of Natural History, en Londres y Tring (1982, 1987); Field Museum of Natural History, en Chicago (1982-1983, 1985, 1994); Muséum National d'Histoire Naturelle, en Paris (1982, 1987); Colección de Ácaros plumícolas del Dr. J. Gaud, en Faculté de Médecine en Niza, Francia (1987); Museum of Comparative Zoology de la Harvard University (1989-1991, 1993); Museum of Natural History, The University of Michigan, en An Arbor (1994) e Instituto de Ecología y Sistemática del Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, en La Habana, Cuba (1996).

Durante el período de transición hacia el tercer Laboratorio de Acarología en el país, ubicado en el Instituto de

Biología, es destacable que, por iniciativa de la Dra. Hoffmann se llevó a cabo el traslado de la Colección de Ácaros y la Hemeroteca especializada de la Dra. Anita Hoffmann, en la época cuando el Dr. José Sarukhán era Rector de nuestra casa de estudios (1989-1997). En este periodo, la Dra. Pérez Ortiz obtuvo su plaza de investigadora (1992) y se convirtió en la curadora de la Colección Nacional de Ácaros en el Instituto de Biología (1994), cargo que aún desempeña. También fue curadora de la Colección Nacional de Arácnidos (1997-2004).

A casi 30 años desde la creación de la Colección Nacional de Ácaros, la Dra. Pérez Ortiz ha logrado aumentar el acervo acarológico. En la actualidad, la colección cuenta con más de 70,000 ejemplares, que incluyen ejemplares tipo y material adicional. Además, ha conformado una colección especializada de artículos y libros sobre diversos temas de ácaros. Todo esto ha sido posible gracias a proyectos de investigación, colaboraciones con otros investigadores nacionales y extranjeros, así como al trabajo de sus estudiantes. Por tanto, esta colección es actualmente un referente tanto nacional como internacional, debido al destacado trabajo realizado por la Dra. Pérez Ortiz.

Por otro lado, derivado de toda la experiencia adquirida a lo largo de casi 50 años de labor académica en las tareas sustantivas de la Universidad Nacional, como la docencia, destaca su labor como profesora tanto en licenciatura como en posgrado y otros cursos de formación o especialización. Ha impartido más de 52 cursos sobre artrópodos, técnicas de laboratorio, anatomía animal comparada, sistemática, biología animal, principios de taxonomía, inventarios y colecciones.

La Dra. Pérez Ortiz incursionó en áreas novedosas de la Entomología y la Acarología, transmitiendo incansablemente su entusiasmo a los estudiantes y despertando en ellos la pasión por el estudio de los artrópodos. Entre las temáticas novedosas que ha impulsado se encuentran el estudio de ácaros en reptiles, investigaciones sobre ácaros en miriápodos e insectos descortezadores de la madera, así como la Entomología Urbana. Ha llevado a cabo una línea de investigación sobre "Artrópodos de la Ciudad de México", la cual ha dado lugar a diversas técnicas y métodos de estudio de la artropodofauna urbana. Esto incluye el estudio de arañas, ácaros y otros temas relacionados que, a lo largo de los años, se han convertido en temas de investigación sobre "ácaros del polvo casero", "las arañas en ambiente urbano", "tardígrados", "onicóforos" y otros temas relacionados con artrópodos y grupos afines.

En cuanto a la formación de personal, la Dra. Pérez Ortiz ha dirigido 26 tesis, tanto de licenciatura (11), maestría (11) y doctorado (4).

En investigación y difusión, la Dra. Pérez Ortiz ha desarrollado una labor muy prolífica, destacando especialmente su línea principal de investigación en relación con la taxonomía, sistemática, biología, zoogeografía, coevolución y ecología de los ácaros asociados a las aves. Ha demostrado la existencia de un ecosistema muy diverso en el cuerpo y, sobre todo, en el plumaje de las aves. Por ejemplo, determinó que el perico *Psittacara holochlorus* (L.) puede albergar hasta 30 especies de ácaros, y dependiendo del tipo de pluma, pueden habitar varias especies en microbiotopos específicos. Además, logró diferenciar múltiples patrones morfológicos a través de la ontogenia de las especies de ácaros, incluso desde el huevo, mediante el estudio de la

microestructura de su cubierta.

Además de su investigación en ácaros asociados a las aves, también ha incursionado en otras temáticas relacionadas con arañas, pseudoescorpiones, escorpiones, tardígrados, onicóforos y otros tópicos relacionados con inventarios biológicos y colecciones. Como resultado de estas investigaciones, ha logrado una amplia producción científica, con un total de 102 trabajos publicados. Esto incluye 71 artículos en revistas de reconocido prestigio (Cuadro 1), 4 proceedings, 3 libros, 13 capítulos de libro y 18 publicaciones de divulgación.

Adicionalmente, siete de sus contribuciones en el campo de los ácaros plumícolas han sido referenciadas en libros de especialistas en el área, como *The Biodiversity of Life* de Edward O. Wilson (1992); *Mites: Ecology, Evolution and Behaviour* de Walter y Proctor (1999), y en el *Annual Review of Entomology* sobre ácaros plumícolas (2003,48:185-209). También se mencionan cuatro de sus publicaciones en la tercera edición del libro *A Manual of Acarology* de Krantz y Walter (2009), considerado el más importante en su disciplina. En total, sus publicaciones han recibido más de 800 citas por parte de otros autores, lo cual evidencia el reconocimiento a sus contribuciones en un área con un bajo nivel de citación.

Es destacable que los trabajos de investigación de la Dra. Pérez Ortiz han sido financiados a través de diversos proyectos por entidades, como CONACYT, la National Science Foundation, el Intercambio Académico de la Universidad Nacional, el PAPIIT, entre otras instancias. Como resultado de estas investigaciones, hasta la fecha la Dra. Pérez Ortiz ha descrito, ya sea como primera autora, autora de correspondencia o en coautoría, 23 géneros y 93 especies nuevas de ácaros y otros arácnidos (Cuadros 2 y 3). Más del 50% de estas especies descritas corresponden a ácaros asociados a aves y más del 50% de todas las especies provienen de localidades en nuestro país, mientras que el resto corresponde a ejemplares de Centro y Sudamérica, África, Asia y Oceanía.

Dada la destacada travectoria científica de la Dra. Pérez Ortiz, su reconocimiento por parte de la comunidad de acarólogos a nivel mundial es evidente. Ha recibido diversos cargos y distinciones que reflejan su éxito en el campo. En el año 2001, fue una de las fundadoras de la Sociedad Latinoamericana de Acarología (SLA), junto con otros acarólogos de México y Latinoamérica. Además, fue elegida como la segunda presidenta de la SLA en el periodo 2008-2012. En 2002, tuvo el honor de ser designada como presidenta del XI International Congress of Acarology (ICA), el cual se llevó a cabo en la Ciudad de Mérida, Yucatán. Además, fue reconocida como Integrante del International Executive Commeettee. También ha formado parte del comité editorial de la Revista Francesa Acarologia del Muséum National d'Histoire Naturelle, París (1992-2000). Su dedicación y aportes en el campo han sido reconocidos por otros autores, quienes le han dedicado la descripción de un género y dos especies de ácaros Pterolichidae en su nombre: Pereziella Atyeo, 1990; Nymphycilichus perezae Mironov y Galloway, 2002; Genoprotolichus tilae Hernandez, 2022. En febrero de 1991, su trabajo fue destacado en la gaceta OEBserver del Department of Organismic and Evolutionary Biology de la Harvard University.

Además de su destacada carrera académica, la Dra. Pérez Ortiz se convirtió en la primera mujer directora del Ins-

tituto de Biología de la UNAM. Durante sus dos períodos como directora (2003-2011) generó una dinámica académica productiva y armoniosa para todos los investigadores y el personal del Instituto. En ese periodo, concibió e impulsó la creación de la Revista Mexicana de Biodiversidad al plantear la fusión de las series Botánica y Zoología de los Anales del Instituto de Biología a la comunidad del Instituto y sus órganos colegiados; la primera edición de esta revista se publicó en 2005. También durante su gestión se creó la Unidad de Informática de la Biodiversidad del Instituto (UNIBIO), con el objetivo de promover el desarrollo de la digitalización y el acceso abierto a las colecciones de las áreas de Botánica y Zoología del Instituto. Esta iniciativa fue financiada por el Megaproyecto Universitario SIBA (Sistema de Informática para la Biodiversidad y el Ambiente), bajo su coordinación y con el apoyo de la Coordinación de la Investigación Científica de la UNAM. Esta base inicial de colecciones digitalizadas fue propuesta al Rector de la UNAM, Dr. José Narro, lo que llevó a la creación de la Coordinación de la Colecciones Universitarias Digitales (CCUD). Esta coordinación se encargó de conformar las bases de datos de todos los acervos de colecciones científicas y humanísticas de la Universidad Nacional, lo cual otorgó relevancia nacional e internacional al acervo digital universitario y su apertura a todo público. La Dra. Pérez Ortiz fue la primera coordinadora de la CCUD, que estuvo adscrita a la Secretaría de Desarrollo Institucional de la Universidad Nacional. En 2018, esto derivó en la creación de la Dirección General de Repositorios Universitarios (DGRU), de la cual la Dra. Tila M. Pérez Ortiz fue nombrada directora, cargo que aún ocupa. Durante su gestión, ha destacado por el desarrollo y administración del Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias (www.

datosabiertos.unam.mx) y del Repositorio Institucional de la UNAM (www.repositorio.unam.mx).

En reconocimiento a la destacada trayectoria de la Dra. Tila M. Pérez Ortiz, se ha dedicado este número de la revista *Dugesiana*, compartiendo esta distinción con el Dr. Mario Enrique Favila Castillo del Instituto de Ecología, A. C. En este número, 17 autores de diversas instituciones de nuestro país le rinden un merecido homenaje a la Dra. Pérez Ortiz a través de ocho artículos originales. Estos artículos incluyen la descripción de cinco especies nuevas, dos de las cuales son ácaros, dos son escarabajos y una es un escorpión. Sumando las especies dedicadas por otros autores en años anteriores, se contabilizan en total un género y siete especies nuevas, en reconocimiento a su destacada labor académica.

En conclusión, la Dra. Tila M. Pérez Ortiz ha demostrado un gran profesionalismo y dedicación en todas sus facetas como profesora, investigadora y directora. Pero también puedo mencionar que es una gran mujer, esposa, madre y abuela, por lo que la huella en su familia es indeleble, así como la huella que ha dejado en todos los estudiantes y tesistas que ha formado a lo largo de cerca de 50 años de labor académica. Por todo ello, es un privilegio para mi el poder escribir esta breve semblanza sobre alguien quien ha sido mi compañera, maestra, colaboradora y que me distingue con su amistad.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. José Luis Navarrete Heredia por invitarme a participar en este homenaje a la Dra. Tila M. Pérez Ortiz. También agradezco a la Dra. Tila M. Pérez Ortiz por proporcionarme toda la información curricular y darme la oportunidad de dialogar sobre aspectos de su vida académica y personal. Por último, agradezco a la M. en C. Griselda Montiel Parra por proporcionarme información sobre los taxa descritos por la Dra. Pérez Ortiz, así como información adicional. Por último, quiero expresar mi agradecimiento a la bióloga Carmen Loyola por las fotografías proporcionadas.

Cuadro 1. Lista de revistas nacionales e internacionales en las que la Dra. Pérez Ortiz ha publicado sus investigaciones y número de publicaciones en cada una.

Cuadro 2. Lista de géneros descritos de ácaros, sus autores y año de descripción, donde la Dra. Pérez Ortiz ha sido autora o coautora.

Revistas	Número de publicaciones
Acarologia	7
Acarina	2
Acta Parasitologica	1
Acta Zoológica Mexicana	1
Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología	2
Belgian Journal of Entomology	1
Biotropica	1
Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie	2
Entomologische Mitteilungen aus dem zoologischen Museum Hamburg	2
Experimental and Applied Acarology	1
Fieldiana: Zoology (new series)	1
Folia Entomológica Mexicana	1
International Journal of Acarology	4
Journal of Arachnology	1
Journal Entomological Science	1
Journal of Medical Entomology	1
Journal of Parasitology	5
Journal of Zoo and Wildlife Medicine	1
Poeyana	2
PeerJ	1
Revista Alergia México	1
Revista de Biología Tropical	2
Revista Mexicana de Biodiversidad	6
Systematic and Applied Acarology	2
Systematic Parasitology	1
Texas Memorial Museum, Speleological Monographs	1
Therya	1
Tijdschrift voor entomologie	2
ZooKeys	1
Zooloogische Anzeiger	1
Zoologica Scripta	1
Zootaxa	7

Duculacarus, Pérez & Atyeo, 1981
Uropsittacolichus, Atyeo & Pérez, 1982
Campephilocoptes, Fain, Gaud & Pérez, 1982
Distigmesikya, Atyeo, Gaud & Pérez, 1984
Echinofemur, Atyeo & Pérez, 1984
Aratingocoptes, Fain & Pérez, 1990a
Ascetolichus, Pérez & Atyeo, 1990
Echinozonus, Atyeo & Pérez, 1991a
Phycoferus, Atyeo & Pérez, 1991b
Gangolichus, Pérez & Atyeo, 1991
Pelargodacna, Pérez & Atyeo, 1992
Megalloptes, Mironov & Pérez, 2000
Castosyringophilus, Bochkov & Pérez, 2002
Terratosyringophilus, Bochkov & Pérez, 2002
Kakapolichus Mironov & Pérez, 2003a
Cacatolichus Mironov & Pérez, 2003a
Psittrichobius Mironov & Pérez, 2003a
Neorhytidelasma Mironov & Pérez, 2003a
Micropsittophagus Mironov & Pérez, 2003b
Epistomolichus Mironov, Pérez & Palma, 2009
Geckobiella Paredes-León, Klompen, Pérez, 2012
Bertrandiella Paredes-León, Klompen, Pérez, 2012
<i>Tyrannoptyssalges</i> Mironov, Klimov, Pérez, Oconnor, 2019

Cuadro 3. Especies de ácaros y arañas descritas por la Dra. Pérez Ortiz como autora o coautora.

Subclase	Familia	Especies
Acari	Pterolichidae	Duculacarus turgisetosus Pérez & Atyeo, 1981
Acari	Pyroglyphidae	Uropsittacolichus diamondi Atyeo & Pérez, 1982
Acari	Pyroglyphidae	Campephilocoptes atyeoi Fain, Gaud & Pérez, 1982
Acari	Pyroglyphidae	Campephilocoptes paraguayensis Fain, Gaud & Pérez, 1982
Acari	Cheyletidae	Metacheyletia longisetosa Atyeo, Kethley & Pérez, 1984
Acari	Pterolichidae	Distigmesikya setulata Atyeo, Gaud & Pérez, 1984
Acari	Pterolichidae	Distigmesikya proportionata Atyeo, Gaud & Pérez, 1984
Acari	Pterolichidae	Distigmesikya ramosa Atyeo, Gaud & Pérez, 1984
Acari	Pterolichidae	Distigmesikya hoffmannae Atyeo, Gaud & Pérez, 1984
Acari	Pterolichidae	Distigmesikya blakei Atyeo, Gaud & Pérez, 1984
Acari	Pterolichidae	Aralichus vazquezae Pérez & Atyeo, 1986
Acari	Pterolichidae	Rhytidelasma cornigera Atyeo & Pérez, 1988a
Acari	Pterolichidae	Rhytidelasma urophila Atyeo & Pérez, 1988a
Acari	Pterolichidae	Rhytidelasma bicostata Atyeo & Pérez, 1988b
Acari	Pterolichidae	Rhytidelasma mesomexicana Atyeo, Gaud & Pérez, 1988
Acari	Xolalgidae	Fainalges longissimus Mejía-González & Pérez, 1988
Acari	Xolalgidae	Fainalges brevissimus Mejía-González & Pérez, 1988
Acari	Xolalgidae	Fainalges apicosetiger Mejía-González & Pérez, 1988
Acari	Pterolichidae	Aralichus elongatus Pérez & Atyeo, 1989
Acari	Pterolichidae	Aralichus menchacai Pérez & Atyeo, 1989
Acari	Pterolichidae	Aralichus glaucogularis Atyeo & Pérez,1990
Acari	Pterolichidae	Aralichus aratingae Atyeo & Pérez,1990
Acari	Pterolichidae	Aralichus truncatus Atyeo & Pérez,1990
Acari	Pterolichidae	Aralichus leptosittacae Atyeo & Pérez,1990
Acari	Pterolichidae	Aralichus ognorhynchi Atyeo & Pérez,1990
Acari	Pterolichidae	Aralichus lunatus Atyeo & Pérez,1990
Acari	Pterolichidae	Aralichus weddellii Atyeo & Pérez,1990
Acari	Laminosioptidae	Aratingocoptes atyeoi Fain & Pérez, 1990
Acari	Pterolichidae	Ascetolichus ruidus Pérez & Atyeo, 1990
Acari	Pterolichidae	Ascetolichus microthrix Pérez & Atyeo, 1990
Acari	Pterolichidae	Calamicoptes lomberti Fain & Pérez, 1990b
Acari	Pterolichidae	Echinozonus leurophyllus Atyeo & Pérez, 1991
Acari	Pterolichidae	Echinozonus infrequens Atyeo & Pérez, 1991
Acari	Pterolichidae	Echinozonus colothrix Atyeo & Pérez, 1991
Acari	Pterolichidae	Echinozonus kethleyi Atyeo & Pérez, 1991
Acari	Pterolichidae	Echinozonus longisetosus Atyeo & Pérez, 1991
Acari	Pterolichidae	Phycoferus freycinet Atyeo & Pérez, 1991b
Acari	Pterolichidae	Phycoferus wallacei Atyeo & Pérez, 1991b
Acari	Cheylabididae	Gangolichus prionurus Pérez & Atyeo, 1991
Acari	Cheylabididae	Gangolichus denticulatus Pérez & Atyeo, 1991

Cuadro 3. Continuación.

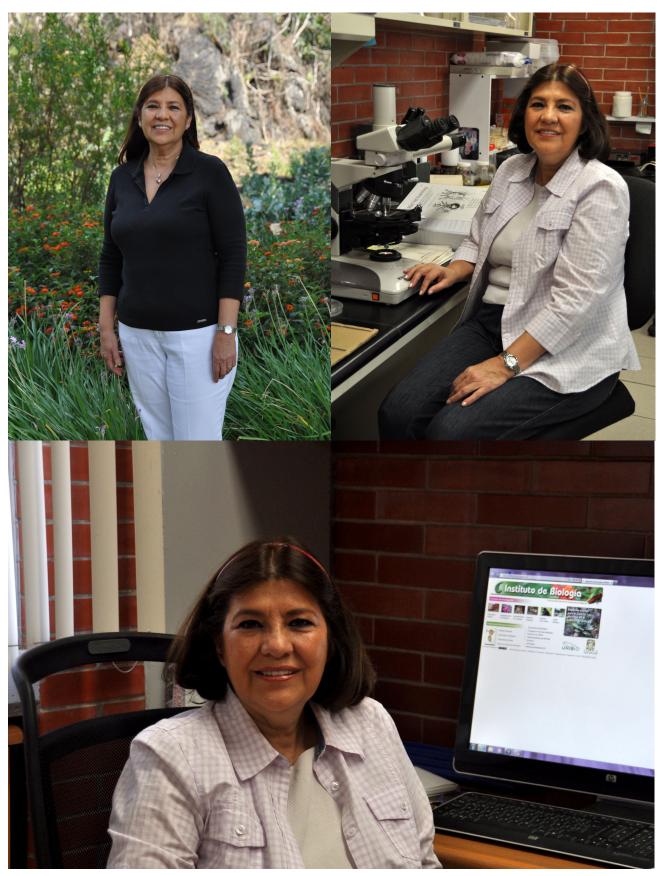
Subclase	Familia	Especies
Acari	Pterolichidae	Pelargodacna heteromorpha Pérez & Atyeo, 1992
Acari	Xolalgidae	Fainalges bilobatus Pérez, 1995
Acari	Xolalgidae	Fainalges latistriatus Pérez, 1995
Acari	Xolalgidae	Fainalges spiculatus Pérez, 1995
Acari	Xolalgidae	Fainalges stettenheimi Pérez, 1995
Acari	Xolalgidae	Fainalges tanythrix Pérez, 1995
Acari	Xolalgidae	Fainalges vulgaris, Pérez, 1995
Acari	Psoroptoididae	Chiasmalges anahoffmannae Pérez & Ramírez, 1996
Acari	Listrophoridae	Geomylichus (Geomylichus) nelsoni Vargas, Pérez & Polaco, 1999
Acari	Listrophoridae	Geomylichus (Geomylichus) durangoensis Vargas, Pérez & Polaco, 1999
Acari	Listrophoridae	Geomylichus (Geomylichus) penicillatus Vargas, Pérez & Polaco, 1999
Acari	Listrophoridae	Geomylichus (Geomylichus) hispidus Vargas, Pérez & Polaco, 1999
Acari	Alloptidae	Megalloptes triphyllurus Mironov & Pérez, 2000
Acari	Psoroptoididae	Mesalgoides (Scytodes str.) geospizae Mironov & Pérez, 2000
Acari	Xolalgidae	Xolalgoides palmai Mironov & Pérez, 2000
Acari	Syringophilidae	Neoaulobia mironovi Bochkov & Pérez, 2002
Acari	Syringophilidae	Neoaulobia mexicana Bochkov & Pérez, 2002
Acari	Syringophilidae	Castosyringophilus forpi Bochkov & Pérez, 2002
Acari	Syringophilidae	Terratosyringophilus pioni Bochkov & Pérez, 2002
Acari	Syringophilidae	Megasyringophilus rhynchopsitta Bochkov & Pérez, 2002
Acari	Pterolichidae	Kakapolichus strigopis Mironov & Pérez, 2003 ^a
Acari	Pterolichidae	Psittriuchobius electus Mironov & Pérez, 2003 ^a
Acari	Pterolichidae	Rhytidelasma aprosmictis Mironov & Pérez, 2003 ^a
Acari	Pterolichidae	Rhytidelasma lanceolata Mironov & Pérez, 2003 ^a
Acari	Pterolichidae	Micropsittophagus atyeoi Mironov & Pérez, 2003b
Acari	Ameroseiidae	Sertitympanum mexicanum Villegas-Guzman et al. 2004
Acari	Pterolichidae	Epistomolichus reticulatus Mironov, Pérez & Palma, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia bifurcata Villegas-Guzman, Pérez & , 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia hunteri Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia montanoi Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia valdezi Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia brevimarginata Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia rectimarginata Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia franckei Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia santibanezi Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia ballesterosi Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia cristinae Villegas-Guzman & Pérez, 2009
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia pennula Villegas-Guzman, Reyes-Castillo y Pérez, 2011
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia melissae Villegas-Guzman, Reyes-Castillo y Pérez, 2011
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia stillae Villegas-Guzman, Reyes-Castillo y Pérez, 2011
Acari	Klinclowstroemiidae	Klinclowstroemia oconnori Villegas-Guzman, Reyes-Castillo y Pérez, 2011

Cuadro 3. Continuación.

Subclase	Familia	Especies
Acari	Pterygosomatidae	Geckobiella donnae Paredes-León, Klompen, Perez, 2012
Acari	Pterygosomatidae	Bertrandiella chamelaensis Paredes-León, Klompen, Perez, 2012
Acari	Pterygosomatidae	Bertrandiella griseldae Paredes-León, Cuervo, Pérez, 2013
Acari	Pterygosomatidae	Geckobia aureae Quiroz-Gutiérrez, Paredes-León, Roldán-Rodríguez y Pérez. 2015
Acari	Pterygosomatidae	Bertrandiella campanensis Quiroz-Gutiérrez, Paredes-León, Roldán-Rodríguez y Pérez, 2015
Araneae	Anyphaenidae	Anyphaena zorinae Durán-Barrón, Pérez, Brecovit 2016
Araneae	Anyphaenidae	Anyphaena zuyelenae Durán-Barrón, Pérez, Brecovit 2016
Acari	Ptyssalgidae	Tyrannoptyssalges striatus Mironov, Klimov, Pérez, Oconnor, 2019
Acari	Ptyssalgidae	Ptyssalges anthracothoracis Mironov, Klimov, Pérez, Oconnor, 2019
Acari	Ptyssalgidae	Ptyssalges ateyeoi Mironov, Klimov, Pérez, Oconnor, 2019
Acari	Ptyssalgidae	Ptyssalges amaziliae Mironov, Klimov, Pérez, Oconnor, 2019
Acari	Ptyssalgidae	Ptyssalges campylopteri Mironov, Klimov, Pérez, Oconnor, 2019



La Dra. Tila María Pérez Ortiz revisando unas muestras de la colección de ácaros.



La Dra. Tila María Pérez Ortiz en las instalaciones de la Universidad Nacional Autónoma de México y en su laboratorio.

Los manuscritos recibidos para su evaluación y posible publicación en Dugesiana son evaluados al menos por dos árbitros anónimos especialistas en la temática del artículo, generalmente ajenos al comité editorial. Es indispensable que el autor envíe el nombre de tres especialistas, con sus respectivos correos electrónicos para ser considerados en el proceso de evaluación. La sugerencia debe venir en un archivo independiente.

Todos los mansucritos serán evaluados en el sistema Turnitin para verificar la originalidad del mismo.

Para someter a revisión un trabajo que desee ser publicado en Dugesiana, el manuscrito se debe ajustar a las siguientes normas editoriales:

- El manuscrito debe estar escrito en Word, a doble espacio, márgenes de 2.5 cm y sangría de 0.5 cm.
- Sin formato especial: elimine el espaciado automático entre párrafos, no dar espacios con la barra o tecla espaciadora; nunca utilizar los encabezados del sistema de word.
- Escrito con letra (fuente) Times New Roman a 12 puntos.
- Numerar las páginas consecutivamente, colocar el número en la parte inferior central.
- Se aceptan manuscritos en español, inglés y portugués.

El texto deberá incluir las siguientes secciones: Título en el idioma original, Título en español, Resumen, Palabras claves, Abstract (inglés), Key words, Introducción, Material y métodos, Resultados, Discusión, Agradecimientos y Literatura citada. Los encabezados deben escribirse con mayúsculas, negritas y estar centrados en el texto. Si el manuscrito está en español o portugués, se debe incluir un título en inglés. Si el manuscrito está en inglés se debe incluir un título en español.

- Utilizar un título corto como cabecera, máximo 16
 palabras. En caso de utilizar nombres científicos,
 colocar el apellido del descriptor y el año de descripción separados por una coma. Es importante
 adicionar entre paréntesis el nombre del orden y
 familia. Todos los trabajos deben llevar el título en
 dos idiomas, dando preferencia al inglés y español.
- Nombre completo de autores con mayúsculas y minúsculas, seguidos por las direcciones postales adecuadamente relacionadas con números en superíndice y el autor de correspondencia con asterisco.
- Las direcciones o afiliaciones de los autores deberán estar señaladas inicialmente con el número en superíndice que le corresponde. Mencionar las dependencias en orden jerárquico de menor a mayor grado. Ejemplo: Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. No abreviar los nombres de las instituciones. Además de señalar la ciudad, estado y país (en este orden).

- Incorporar el número ORCID para cada autor.
- Resumen: párrafo que no debe exceder de 300 palabras, ni incluir referencias.
- Palabras clave: hasta ocho palabras, distintas de las que se incluyen en el título del manuscrito.
- Abstract: versión en inglés del resumen (debe ser una traducción, nunca algo diferente al resumen).
 No debe exceder las 300 palabras.
- Key words: hasta ocho y ser equivalentes a las palabras clave.
- Los encabezados para subtítulos en las secciones Introducción, Material y métodos, Resultados, se escribirán con mayúscula inicial y en negritas.
- Los nombres científicos siempre deberán escribirse en cursivas o itálicas; nunca subrayados. La primera vez que se mencionen deben ir seguidos por el autor (es) que describió (eron) la especie y el año de descripción, separados por una coma; por ejemplo: Oxyporus lawrencei Campbell, 1974. Este formato debe incluirse también en el Resumen y Abstract. En caso de citar nombres regulados por un código de nomenclatura diferente al de Zoología, deberá colocarse entre paréntesis al menos el nombre de la familia a la que pertenece el taxón. El apellido del descriptor debe estar escrito completo.
- Al final del artículo y en página aparte, se incluirá la sección para los pies de figura y los cuadros, con sus respectivos encabezados. Para facilitar la edición de los mismos, nunca utilice imágenes de los cuadros, siempre elaborarlos con texto con las herramientas del procesador Word.
- Las figuras, mapas o fotografías serán presentadas por separado del texto, en formato TIFF con una resolución de 300 dpi o mayor. Todas deben numerarse de manera continua como figuras, de acuerdo con su señalamiento en el cuerpo del manuscrito. En caso de existir varias, es indispensable organizarlas en láminas. Se pueden enviar imágenes a color, siempre y cuando sean de alta resolución (600 dpi), con muy buena definición y que su publicación a color se considere indispensable. Las imágenes que no reúnan estos requisitos no se publicarán a color. Todas deben incorporarse a la plataforma de la revista. Para su evaluación, es necesario enviar un archivo pdf con todas las imágenes.
- En las imágenes y cuadros, en caso de haber sido tomados o modificados de otra fuente, mencionar el autor de los mismos o aclarar que son de autoría propia cuando fueron realizados por el o los autores.

- Agradecimientos: Además de los nombres de personas e instituciones que apoyaron aspectos del trabajo, pueden incluirse créditos a proyectos, programas, becas u otros datos pertinentes al trabajo o al (los) autor (es). Para ello, mencione el nombre de la institución u organización que dio el apoyo, agregue nombre y/o número del proyecto o contrato.
- Literatura citada: la cita en texto se incluye sin comas entre autor y año ejemplo: (López 1980), (López y Hernández 1980). Es oportuno recordar que de esta forma, se diferenciará entre las citas bibliográficas y la referencia al descriptor y año de descripción de un taxón. No utilizar el operador "&" (ampersand); no incluir sangrías, justificación o numeración. En la lista, todas las referencias se deben organizar en orden alfabético. Cuando se mencionen varios artículos del mismo autor, éstos se presentarán en orden alfabético, cronológico y por número de autores. Si hay dos artículos con el (los) mismo (s) autor (es) y año, deberán diferenciarse por las letras 'a', 'b', ... En cursivas deberán escribirse los títulos de libro, nombre de revista y título de tesis (en lo posible evitar citas de tesis y resúmenes de eventos académicos); no se permiten citas de páginas de internet, pero pueden incluirse referencias a publicaciones electrónicas o digitales, bases de datos o software. Las conjunciones de los autores deben escribirse en el idioma original de la obra citada. Ejemplo: y, and, et, und.

Ejemplos:

Libros [sin páginas totales]:

Morón, M.A., B.C. Rattclife y C. Deloya (Eds). 1997. *Atlas de escarabajos de México: Coleoptera: Lamelli-cornia, Vol. I Familia Melolonthidae*. CONABIO-SME, México, D.F.

Coloque la ciudad correspondiente en función de la fecha de la obra. Algunas ciudades de edición pueden cambiar con el tiempo. Es el caso de la Ciudad de México.

Capítulos de libro [los nombres de los editores ordenados de manera similar que los nombres de los autores del capítulo]:

Edmunds, G.F. and D. Waltz. 1995. Ephemeroptera. (pp. 126-163). In: Merritt, R.W. and K.W. Cummins (Eds.). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall-Hunt, Dubuque.

Artículos [El nombre de la revista debe escribirse completo. Es indispensable incluir el número de la revista cuando éste existe. Para el caso particular de Folia Entomológica Mexicana, Acta Zoológica Mexicana, Zootaxa y, en general, para aquellas publicaciones que durante un tiempo utilizaron o siguen utilizando sólo el

número (excluyendo el volumen), coloque el número de la revista entre paréntesis:

Fitzgerald, T.D., A. Pescador-Rubio, M.T. Turna and J.T. Costa. 2004. Trail marking and processionary behavior of the larvae of the weevil Phelypera distigma (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Insect Behavior*, 17(5): 627-646.

Huerta, C. y G. Halffter. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de Copris (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, (108): 95-120.

Kohlmann, B. and A. Solís. 2006. New species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Mexico and Costa Rica. *Zootaxa*, (1302): 61-68.

Tesis [Evitar en lo posible este tipo de referencias]:

Contreras-Ramos, A. 1990. The inmature stages of Platyneuromus (Corydalidae) with a key to the genera of larval Megaloptera of Mexico. M. Sc. Thesis, University of Alabama, Tuscaloosa.

Memorias de congresos, simposios y otras reuniones [Evitar en lo posible este tipo de referencias. En caso de ser necesario contactar al editor].

Publicaciones y sitios web, bases de datos y Software (debe incluirse la dirección electrónica y la fecha de consulta):

Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens and H. Wagner 2011. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-8. http://www.rproject.org/. Fecha de consulta: 12 de diciembre de 2016.

Linbos. 2014. Los insectos del bosque seco. http://1.linbos.net/. Fecha de consulta: 12 de diciembre de 2016.

Sistema Meteorológico Nacional. 2016. Información climatológica. http://smn.cna.gob. mx/es/climatologia/informacion-climatologica. Fecha de consulta: 12 de diciembre de 2016.

Steinkraus, D. 2004. Strange facts about soldier beetles infected with the poorly known fungal pathogen, Erynopsis lampyridarum. Papers of the 2004 Entomological Society of America Annual Meeting and Exhibition. Disponible en: https://esa. confex.com/esa/2004/techprogram/paper_17245. htm. Fecha de consulta: 12 de diciembre de 2016.

No existen sobretiros impresos, solo digitales, los cuales pueden descargarse desde la página de la revista: http://148.202.248.171/dugesiana/index.php/DUG/issue/archive.

Descripción de taxones

Se debe adaptar a las características de un artículo. La descripción del taxón debe contener los siguientes elementos: nombre, diagnosis, descripción, material tipo, etimología, biología, distribución y comentarios taxonómicos. Para los trabajos de Taxonomía deben tomarse en cuenta las consideraciones del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica cuarta edición (1999).

Taxonomía y técnicas de estudio

Los encabezados del manuscrito deberán incluir: Resumen, Abstract (inglés), Introducción, Tratamiento taxonómico, Discusión, Agradecimientos y Literatura citada. En caso de considerar necesaria la inclusión de otras secciones, éstas se pueden incluir respetando: encabezados escribir con mayúsculas y centrados en el texto; subtítulos con mayúsculas y minúsculas y con sangría. Este tipo de contribuciones debe ser un aporte detallado al estudio de un taxón particular.. Los encabezados quedan a juicio del autor (es), pero es recomendable que estén acompañadas de ilustraciones. En estas secciones se incluyen aquellos trabajos de tipo catálogo, inventarios, descripción o redescripción de especies, claves, etc. Los manuscritos sobre grupos particulares (ejemplo: Odonata, Coleoptera, entre otros) deben mencionar aspectos sobre la biología del grupo, técnicas de estudio (en campo y gabinete), así como claves dicotómicas, mínimo para nivel de familia. Se recomienda la inclusión de figuras en las claves las cuales deben organizarse en láminas. Los trabajos deben ser originales y enfocarse principalmente a México o la región Neotropical.

Ensayo

Los encabezados del texto de un ensayo deberán incluir: Resumen, Abstract (inglés), Introducción, Discusión, Conclusiones y/o sugerencias, Agradecimientos y Literatura citada. En caso de considerar necesaria la inclusión de otras secciones, éstas se pueden incluir respetando: encabezados escribir con mayúsculas y centrados en el texto; subtítulos con mayúsculas y minúsculas y con sangría. Los ensayos deben ser trabajos analíticos y con propuestas o posiciones claras de parte del autor (es).

Nota Científica

No se aceptan notas científicas.

Reseña bibliográfica

No se aceptan reseñas bibliográficas.

Para mayores detalles, contactar a:

Editor

Dr. José Luis Navarrete-Heredia, Centro de Estudios en Zoología, CUCBA, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 134, 45100, Zapopan, Jalisco, México,

glenusmx@gmail.com

0

Asistente editorial

M. en C. Ana Laura González-Hernández, Centro de Estudios en Zoología, CUCBA, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 134, 45100, Zapopan, Jalisco, México, alaura.gonzalez@academicos.udg.mx

The received manuscripts for their assessment and possible publishing in Dugesiana are revised at least by two anonymous specialists who are familiar with the area of study and usually not part of the editorial committee. It is essential that the reference of three specialists is sent by the author as well as their e-mail addresses since they are considered when assessing. Add a file with the list of the names.

All manuscripts will be evaluated in the Turnitin System to verify their originality.

In order to have reviewed the work to be published in Dugesiana, the manuscript has to follow the next publishing rules:

- The manuscript is to be written in Word, double space, with a margin of 2.5 cm and indentation of 0.5 cm.
- No special format: delete automatic spacing between paragraphs, no spacing out with spacing key and no using Microsoft Word headlines.
- Written with Times New Roman format, size 12.
- Numbered pages. Add page number below and centered.
- Manuscripts in Spanish, English and Portuguese are accepted.

Text should contain the following aspects: original language title, title in Spanish, abstract, key words, abstract in English, introduction, material, as well as methods. Results, a discussion, acknowledgments and references to quoted literature (as literature cited). Headline should be written in capitals, bold and centered. Manuscripts in Spanish, English and Portuguese are preferred. Should the manuscript be in Spanish or Portuguese, then it should contain a title in English.

- Short title as headline, no more than 16 words. Regarding scientific names, last name and year of description should be separated by a comma. It is important to add name of order and family in parenthesis. Every title should be written in two languages, where mainly English and Spanish will be
- Complete name of authors in capital and small letters, followed by the corresponding addresses related with superscript numbers as well as the corresponding author marked with an asterisk.
- Addresses or affiliations of authors should be indicated initially with the superscript number that corresponds to them. Mention the dependencies in hierarchical order from lower to higher degree. For example: Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Do not abbreviate the names of institu- tions,

- and add the city, state and country (in this order).
- Add ORCID number for each author.
- Abstract: paragraph that should not exceed 300 words, not include references.
- Keywords: up to eight words, many of which are included in the title of the paper.
- Resumen: Spanish version of abstract (must be a translation, never something different). Not exceed 300 words.
- Palabras clave: Spanish version of keywords, with the same indications.
- Subtitle headings in "Introduction, Material and Methods, Results, Discussion and Acknowledgments" sections will be written in initial capital letters and bold.
- Scientific names should be always be written in italics, but never underlined. The first time mentioned, they should be followed by the author/authors who described the specie and year of description, separated by a comma. e.g. "Oxyporus lawrencei Campbell, 1974." This format should also be included in the abstract. In case of quoting names regulated by a nomenclature code being different to the one used in zoology, the family name belonging to taxon should be written in parenthesis. The descriptor full name should be written as well.
- At the end of the article and in a separated page, the footnotes and tables, with their respective headings, will be included. For editing purposes, the tables should never be drawn as images, do it using the Word tools.
- Figures, maps, or photographs will be presented separately from the text in TIFF format with a resolution of 300 ppp or larger. All of them should be numbered continuously as figures, according to the manuscript body. In case of having sever- al, it is essential to have them organized as plates. Colored pictures are accepted, provided that their resolution is high (600 ppp), as well as their defi- nition; as long as their colored publishing is re- ally essential. Pictures not accomplishing these requirements will not be published in color. All of them should be uploaded in the platform of the magazine. As for their assessment, it is necessary to send a pdf file including all the pictures.
- Regarding pictures and charts taken from another source, either the author should be mentioned or their authorship should be mentioned.

- Acknowledgments: besides the names of people and institutions that supported the work, credit can be given to projects, programs, scholarships as well as other data concerning the work as well as authors. In that case, you should include not only the name of the institution, that is, organization, but also the name and/or number of project, that is, contract.
- Literature cited: literature is to be written without commas between the author and year, e.g.: (López 1980), (López y Hernández 1980). It is worth remembering that in this way, quote and reference to the descriptor as well as a taxon's description can be differentiated. Do not use the operator "&" (ampersand); as well as indentation, justification or numeration. All references should be organized alphabetically. If several articles from the same author are to be mentioned; these will be present- ed in alphabetical, chronological order as well as by number of authors. In case there are two arti- cles with the same author and year, they are to be differentiated by using the letters 'a', 'b'... Titles of book, magazine as well as the title of a thesis should be written in italics (quotes from thesis and congress or symposium reports should be avoided as much as possible). Website references are not allowed; nevertheless, references from electronic publishing, data base as well as software may be included. Conjunctions from the authors should be written in the original language, e.g.: y, and, et, und.

Examples:

Books [no total page number]:

Morón, M.A., B.C. Rattclife y C. Deloya (Eds). 1997. Atlas de escarabajos de México: Coleoptera: Lamellicornia, Vol. I Familia Melolonthidae. CONABIO-SME, México, D.F.

Write the corresponding city according to the date. Some cities might change through time, such as Mexico City.

Book chapters [the name of the editors organized in a similar way as the name of the chapter's authors]:

Edmunds, G.F. and D. Waltz. 1995. Ephemeroptera. (pp. 126-163). In: Merritt, R.W. and K.W. Cummins (Eds.). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall-Hunt, Dubuque.

Articles [the journal's name should be written completely; not to forget that the number of journal should be written when it exists. As for Folia Entomologica Mexicana, Acta Zoologica Mexicana, Zootaxa as well are publishing only using the number (leaving out the volume), parenthesis should be for the number of the magazine.

Fitzgerald, T.D., A. Pescador-Rubio, M.T. Turna and J.T. Costa. 2004. Trail marking and processionary behavior of the larvae of the weevil Phelypera distigma (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Insect Behavior*, 17(5): 627-646.

Huerta, C. y G. Halffter. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de Copris (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, (108): 95-120.

Kohlmann, B. and A. Solís. 2006. New species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Mexico and Costa Rica. Zootaxa, (1302): 61-68.

Thesis [is recommended to avoid this type of references]:

Contreras-Ramos, A. 1990. The inmature stages of Platyneuromus (Corydalidae) with a key to the genera of larval Megaloptera of Mexico. M. Sc. Thesis, University of Alabama, Tuscaloosa.

Congresses, symposia and other meetings reports [Avoid in this type of references. If is necessary to include this type of references please contact the editor].

Online publications and websites, database and software (e-mail address and search date should be included)

Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens and H. Wagner 2011. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-8. http://www.rproject.org/. Search date: 12 de diciembre de 2016.

Linbos. 2014. Los insectos del bosque seco. http://1.linbos.net/. Search date: December 12th, 2016.

Sistema Meteorológico Nacional. 2016. Información climatológica. http://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica. Search date: December 12th, 2016.

Steinkraus, D. 2004. Strange facts about soldier beetles infected with the poorly known fungal pathogen, Erynopsis lampyridarum. Papers of the 2004 Entomological Society of America Annual Meeting and Exhibition. Available on: https://esa.confex.com/ esa/2004/techprogram/paper_17245. htm. Search date: December 12th, 2016.

No reprints, only digital which can be downloaded from the magazine website: http://148.202.248.171/dugesiana/ index.php/DUG/issue/archive

Taxa description

Adapted to the features of the article. It should include the following elements: name, diagnosis, description, type of material, etymology, biology, distribution, as well as taxonomic remarks. For these papers recommendations from "The International Code of Zoological Nomenclature", fourth edition (1999) should be kept in mind.

Taxonomy and study methodology

Headlines should include: resumen, abstract (in English), introduction, taxonomical work, discussion, thankyou note, as well as references. In case of considering other sections, those can be included provided that the headlines are written in capital letters and centered; subtitles in capital and small letters as well as an indentation. This type of contributions will be a detailed study of a particular taxon. Regarding contributions for taxonomy and study methodology areas, headlines are up to the author's criteria; however, it is highly recommended to have pictures. Catalogs, inventories, description of species, among others should be included in this section. Manuscripts about some particular groups, such as Odonata, Coleoptera, among others, should mention aspects about the taxa biology, study methodologies (in field and others), as well as dichotomous keys, at least at a family level. It is highly recommended to include figures that should be organized as prints. The work should be original and focused mainly either on Mexico or the Neotropical region.

Essay

Headings should include: Resumen, Abstract, Introduction, Discussion, Conclusions and / or suggestions, Acknowledgments and Literature quoted. In case it is considered necessary to include other sections, these can be included respecting: headings written in capital letters and centered in the text; uppercase and lowercase captions and indented. The essays must be analytical works and with clear propositions or positions on the part of the author(s).

Scientific note

Not accepted.

Book reviews

Not accepted.

It is considered that the author(s) agree with publishing the results of the research in the journal "Dugesiana" and to testify that there is no conflict of interests, as well as to claim that it is an original version and it has not been sent to another magazine to be assessed.

For any other situation not related to the ones mentioned, please get in touch with the editor.

Editor

Dr. José Luis Navarrete-Heredia, Centro de Estudios en Zoología, CUCBA, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 134, 45100, Zapopan, Jalisco, México,

glenusmx@gmail.com

or

Editorial assistant

M. en C. Ana Laura González-Hernández, Centro de Estudios en Zoología, CUCBA, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 134, 45100, Zapopan, Jalisco, México,

alaura.gonzalez@academicos.udg.mx