



# DUGESIANA

Revista de Entomología

CUCBA



Volumen 32 número 2

ISSN 2007-9133



Dugesiana, Año 33, No. 2 (julio-diciembre, segundo semestre 2026), 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. 3337771150 ext. 33218, <http://dugesiana.cucba.udg.mx/index.php/DUG>, [glenusmx@gmail.com](mailto: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 2026.

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.

## A new species of *Telmatoscopus* Eaton, 1904 (Diptera: Psychodidae) from Mexico with morphological and molecular data

## Una nueva especie de *Telmatoscopus* Eaton, 1904 (Diptera: Psychodidae) de México con datos morfológicos y moleculares

Santiago Jaume-Schinkel<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cto. Zona Deportiva S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, Mexico. Email: [santijaumes@hotmail.com](mailto:santijaumes@hotmail.com); <https://orcid.org/0000-0002-3502-9407>

<sup>2</sup>Centre for Biodiversity Genomics, University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada.

### ABSTRACT

This publication documents the first geographical record of an extant species of the genus *Telmatoscopus* Eaton, 1904 in Mexico, based on material collected in the state of Veracruz. The species is described as new to science, and this study presents the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI) DNA barcodes and a consensus sequence for the newly described taxon.

**Keywords:** Psychodinae; new geographic record; integrative taxonomy; COI barcode; mothflies.

### RESUMEN

Esta publicación documenta el primer registro geográfico de una especie existente del género *Telmatoscopus* Eaton, 1904 en México, con base en material recolectado en el estado de Veracruz. La especie se describe como nueva para la ciencia, y este estudio presenta los códigos de barras de ADN del gen mitocondrial citocromo c oxidasa subunidad I (COI), así como una secuencia consenso, para el taxón recientemente descrito.

**Palabras clave:** Psychodinae; nuevo registro; taxonomía integrativa; COI barcode; moscas polilla.

Globally, the family Psychodidae is a species-rich yet comparatively understudied group, with over 3,500 species formally described (Galati and Rodrigues 2023). Nevertheless, vast geographic regions remain faunistically unexplored (Jaume-Schinkel and Kolter 2025), and the true diversity of the family is expected to exceed 20,000 species (Wagner and Ibáñez-Bernal 2009).

In Mexico, the family is represented by four out of six subfamilies, namely Bruchomyiinae, Phlebotominae, Psychodinae, and Trichomyiinae (Ibáñez-Bernal and Durán-Luz 2022). Historically, research in the country has focused predominantly on Phlebotominae due to their epidemiological relevance, while knowledge of the remaining subfamilies remains fragmentary. The foundational works of Ibáñez-Bernal (2000, 2008) and Ibáñez-Bernal and Durán-Luz (2022) significantly advanced our understanding of the Mexican fauna, and more than 100 species of Psychodidae are currently known from the country (Ibáñez-Bernal and Durán-Luz 2022; Ibáñez-Bernal 2025, 2026).

Within the Mexican fauna, only a single fossil species of *Telmatoscopus* Eaton, 1904 has been reported, *Telmatoscopus hurdi* Quate, 1963, and no extant representatives of the genus have been documented to date.

The present study documents the first extant species of

*Telmatoscopus* from Mexico and provides the first DNA barcodes and a consensus sequence for the species. It also includes illustrations and photographs to discuss morphological characters in comparison with closely related species. This contribution broadens the known diversity of Mexican Psychodidae and underscores the need for continued faunistic and integrative taxonomic research in the region.

### MATERIAL AND METHODS

All specimens were collected by Rafael Ojeda Flores using Malaise traps. All metadata associated with the specimens is available in the BOLD dataset (DS-TCONMX). Each specimen is uniquely referenced by its sample ID (e.g., BIOUG89230-C06). The examined material is hosted at the Centre for Biodiversity Genomics (CBG), type material will be deposited at Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN).

DNA extraction, PCR amplification, and sequencing were performed according to standard protocols from the CBG at the University of Guelph (available at: <https://biodiversitygenomics.net/resources/sampling-protocols/>). Sequences were uploaded to BOLD, where Barcode Index Numbers (BINs) were assigned via the RESL algorithm

(Ratnasingham and Hebert 2013).

Consensus sequence was generated from all available COI reads by aligning them using MUSCLE (Edgar 2004) as implemented in the msa package for R (Bodenhofer et al. 2015). Alignment columns containing more than 50% gaps were removed before consensus construction. A majority-rule consensus sequence was then produced using functions from the Biostrings package (Pagès et al. 2024), applying IUPAC ambiguity codes where multiple bases were equally frequent.

Images were obtained using a digital microscope Keyence model VHX-7000 and processed through focus stacking. Illustrations were initially prepared using a drawing tube attached to a Leitz SM-LUX microscope and subsequently refined digitally using Clip Studio Paint and Adobe Photoshop.

The selected specimens were slide-mounted in Euparal following the protocol detailed by Jaume-Schinkel et al. (2024).

**Terminology.** Description largely follows Cumming and Wood (2017). However, consistent with Kvifte and Wagner (2017), the lobe of the epandrium (sometimes referred to as cercopods, surstyli, or hypopods) is here referred to as the epandrial appendage.

For consistency in the male terminalia, the hypandrium is treated as the ventral-most structure and the epandrium as the dorsal-most, as though genital rotation had not occurred. Under this convention, “ventral” refers to the hypandrium or the direction toward it, while “dorsal” refers to the epandrium or the direction toward it.

## RESULTS

### Taxonomic account.

#### Genus *Telmatoscopus* Eaton, 1904

*Telmatoscopus* Eaton, 1904: 58. Type species: *Pericoma advena* Eaton, 1893, by designation of Quate (1965).

*Scirta* Enderlein, 1935: 247. Type species: *Pericoma advena* Eaton, 1893, by original designation (see Kvifte 2014).

*Krivosheinoscopus* Ježek, 2001: 57. Type species: *Telmatoscopus ussuricus* (Ježek, 2001) (see Jaume-Schinkel et al. 2022).

**Etymology.** Eaton (1904) does not explicitly state the etymology of the genus; however, I infer it to be derived from the Greek words τέλμα (telma) meaning marsh or swamp and σκοπός (skopós) meaning observer, referring to the association of the genus with marshy or wet habitats. Gender masculine.

**Important references.** Quate (1965) [type designation]; Duckhouse (1978) [discussion of “telmatoscopoid” genera]; Ježek 1989 [discussion]; Bravo et al. (2011) [description of new species]; Kvifte (2014) [discussion on nomenclature and synonymy]; Jaume-Schinkel et al. (2022) [discussion of synonyms and European species].

#### *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov.

(Figures 1-16)

<http://zoobank.org/68F76522-DDD8-4F1E-942C-AF-36D0E6F60F>

**Examined material: Holotype.** 1 ♂; MEXICO – Veracruz, Tlapacoyan, Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT, FMVZ-UNAM), km 5.5 de la carretera federal Martínez de la Torre, C.P. 93650; 20.032° N, 97.106° W; alt. 122 m.a.s.l. 25 Oct. 2017; BIOUG91599-C01. **Paratypes:** 1 ♂; same data as for holotype except: 07 Jun. 2017; BIOUG44971-G04 • 1 ♀; same data as for preceding except: 05 Jul. 2017; BIOUG89599-H02 • 2 ♂; same data as for preceding except BIOUG88585-A08, BIOUG89599-C07 • 1 ♀; same data as for preceding except 08 Nov. 2017; BIOUG90208-E09 • 1 ♀; same data as for preceding except 09 May. 2018; BIOUG66721-B01 • 1 ♂; same data as for preceding except 09 May. 2018; BIOUG66717-C02 • 1 ♂; same data as for preceding except 16 Aug. 2017; BIOUG89198-B04 • 1 ♀; same data as for preceding except 17 Jan. 2018; BIOUG66704-E01 (♀) • 3 ♀; same data as for preceding except 19 Jul. 2017; BIOUG88915-F10, BIOUG88917-D11, BIOUG89866-F08 • 1 ♀; same data as for preceding except 25 Oct. 2017; BIOUG91601-A08 • 2 ♀; same data as for preceding except 30 Aug. 2017; BIOUG89286-B04, BIOUG89295-H08 • 1 ♂; same data as for preceding except 30 Aug. 2017; BIOUG89298-G03

**Other material examined (Ethanol-preserved specimens):** 3 (unknown sex); same data as for holotype except: 07 Jun. 2017; BIOUG44901-A08, BIOUG44902-F03, BIOUG44905-F10 • 1 (unknown sex); same data as for preceding except 28 Jun. 2017; BIOUG45033-E02 • 1 (unknown sex); same data as for preceding except 03 Jan. 2018; BIOUG90419-B06 • 1 ♀; same data as for preceding BIOUG90416-H04 • 3 ♂; same data as for preceding BIOUG90416-B11, BIOUG90417-G03, BIOUG90418-H04 • 1 (unknown sex); same data as for preceding except 05 Jul. 2017; BIOUG88588-D10 • 1 ♂; same data as for preceding except 05 Jul. 2017; BIOUG89601-A01 • 1 ♀; same data as for preceding except 06 Dec. 2017; BIOUG90409-B05 • 5 ♀; same data as for preceding except 08 Nov. 2017; BIOUG90358-A04, BIOUG90364-D10, BIOUG90366-A10, BIOUG90370-A09, BIOUG90378-H06 • 10 ♂; same data as for preceding except 08 Nov. 2017; BIOUG90356-B06, BIOUG90357-E01, BIOUG90361-E03, BIOUG90369-G03, BIOUG90371-C02, BIOUG90377-C03, BIOUG90379-E06, BIOUG90379-F12, BIOUG90381-C05, BIOUG90386-B03 • 1 ♀; same data as for preceding except 11 Apr. 2018; BIOUG91941-D08 • 1 ♂; same data as for preceding except 11 Apr. 2018; BIOUG91939-C06 • 1 ♀; same data as for preceding except 11 Oct. 2017; BIOUG90337-A12 • 1 ♂; same data as for preceding except 11 Oct. 2017; BIOUG89327-B06 • 1 ♂; same data as for preceding except 13 Sep. 2017; BIOUG90175-E03 • 1 ♀; same data as for preceding ex-

cept 14 Feb. 2018; BIOUG81879-A12 • 2 ♂; same data as for preceding except 14 Feb. 2018; BIOUG81876-D09, BIOUG81881-A07 • 1 (unknown sex); same data as for preceding except 19 Jul. 2017; BIOUG89870-D12 • 2 ♀; same data as for preceding except 19 Jul. 2017; BIOUG88914-D03, BIOUG89859-G04 • 5 ♂; same data as for preceding except 19 Jul. 2017; BIOUG88924-F11, BIOUG89858-A10, BIOUG89860-A02, BIOUG89861-A06, BIOUG89875-A01 • 9 ♂; same data as for preceding except 20 Dec. 2017; BIOUG89230-C06, BIOUG89231-D03, BIOUG89231-G01, BIOUG89232-B06, BIOUG89234-C06, BIOUG89235-G03, BIOUG89236-D12, BIOUG89236-E08, BIOUG89244-B10 • 7 ♀; same data as for preceding except 22 Nov. 2017; BIOUG66161-E04, BIOUG66174-B01, BIOUG66174-E09, BIOUG66181-B11, BIOUG66182-B12, BIOUG66185-E03, BIOUG66188-B07 • 2 ♂; same data as for preceding except 22 Nov. 2017; BIOUG66176-G09, BIOUG66187-C10 • 3 ♂; same data as for preceding except 25 Oct. 2017; BIOUG91598-D12, BIOUG91603-C11, BIOUG91616-A07 • 1 ♀; same data as for preceding except 28 Mar. 2018; BIOUG91934-D09 • 1 ♀; same data as for preceding except 30 Aug. 2017; BIOUG89315-A02 • 1 ♂; same data as for preceding except 27 Sep. 2017; BIOUG66145-B10.

**Differential diagnosis.** *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov. is similar to *Telmatoscopus congruus* Quate, 1996, both can be differentiated by the following characters of the male: the aedeagal complex in *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov. presents a shield-shaped sclerite on ventral surface (ventral to the aedeagal sheath), this sclerite is absent in *T. congruus* (see Quate, 1996: fig. 14h); the gonocoxal apodemes form a U-shaped band that extends below the aedeagus, band without spicules (gonocoxal apodeme forming a prominent arch below the aedeagus with spicules on the arch on *T. congruus*). Females of both species can be distinguished by the shape of the subgenital plate being medially constricted in *T. mexicanus* sp. nov. (medial constriction less prominent in *T. congruus*, see Quate, 1996: fig. 14i); subgenital plate length about two times its width (subgenital plate length about 1.5 times its width in *T. congruus*); the apex of the subgenital plate with a strong concavity at middle (the apex of the subgenital plate with shallow concavity in *T. congruus*, see Quate, 1996: fig. 14i).

**Description.** Male: Head (Figs. 1, 7) eye bridge with 4 (sometimes 5) facet rows at the widest part, separated by 1.5 facet diameters; interocular suture present, shaped as an inverted wide U, without anterior spur; frons patch undivided, with 3-4 irregular rows extending up to the interocular suture. Antenna with 16 segments (Fig. 7); scape cylindrical, about 1.5 times longer than the spherical pedicel; 14 slightly asymmetrical and nodiform flagellomeres, each with a pair of digitiform ascoids (Figs. 2, 8); apical flagellomere with digitiform apiculus (Figs. 2, 8). Palpus four-segmented (Figs. 1, 3), extending towards the antennal flagellome-

re 5, palpal segments cylindrical, last palpal segment corrugated; palpal segments proportion: 1.0:1.4:1.3:1.5. Labella bulbous, with 5-6 setae arranged in two rows on the exterior margin.

Thorax without allurement organs. Coxae with three to five rows of alveoli. Wing length about 2.2 times its width; wing membrane hyaline; subcostal vein extending beyond the origin of  $R_1$ , with broaden apex as in Fig. 9, ending at the same level as origin of  $R_5$ ; Radial and medial forks almost the same level with medial fork slightly basal;  $R_5$  ending beyond wing apex; CuA and ending at wing margin at the level of medial fork.

Terminalia. Hypandrium band-like (Fig. 5); gonocoxites cylindrical; gonostyli cylindrical and evenly narrowing towards the pointed apex; ejaculatory apodeme slender, digitiform, longer than the aedeagal complex (Figs. 5-6, 10-11); aedeagal complex symmetrical in ventral view (Figs. 5-6, 10-11), with a sclerotized heart-shaped sclerite at the apex; with a tongue-shaped aedeagal sheath dorsal to the aedeagal complex; gonocoxal apodemes band-like, forming a strong U-shaped band that extends below the aedeagus, band without spicules; the aedeagal complex in lateral view (Figs. 4, 12) appears to be linked with the aedeagal sheath, the ejaculatory apodeme and linked to the hypandrium and epandrium; epandrium rectangular, slightly wider than its length, with two apertures; epandrial appendages cylindrical, with 10-12 apical tenacula; epiproct and hypoproct tongue shaped and covered in micropilosity.

Female (Figs. 13-16). Like male except for the following characteristics: eye bridge with 4 facet rows; the subgenital plate (sternite 8) longer than its width, covered in setulae and medially constricted, resulting in an hourglass-shaped outline (Figs. 14, 15); the anterior margin is straight, and the posterior margin is divided into two lobes by a U-shaped concavity in the middle. The cerci are about 1.5 times longer than the subgenital plate; the genital chamber is symmetrical as in Fig. 14.

**Etymology.** The species name *mexicanus* is an adjective referring to Mexico, the country where the species was collected.

**Genetics.** 84 specimens were successfully sequenced, forming a single BIN (BOLD:ADX7807) within the BOLD database. The average uncorrected pairwise distance is 1.22%, with a maximum of 2.56%. The Distance to Nearest Neighbor in BOLD is 9.38 % (BOLD:ADA8979).

**Consensus sequence:**

ATTATATTTTATTTTTGGAAGTTGAGCTAGAATAG-TTGGAACTTCACTAAGTATTATTATTCGTACAGA-ATTAGGTCATCCTGGGTCTTTAATTGGGAATGAC-CAAATTTATAACACAATTGTAACAGCTCATGCCT-TTGTAATAATTTTTTTATAGTAATACCTATTATAA-TTGGAGGATTTGGTAATTGATTGGTTCCTTTAATA-TTAGGGGCCCTGATATAGCTTTCCCTCGAATAA-ATAATTTAAGTTTTGACTTTACCCCTTCTATA-TTATTATTATAAATAGATCAATAGTAGATACAG-GAGCCGGGACAGGTTGAACAGTTTACCCCTC-

TTTCTAATATTATTGCTCATGGAGGGCCCTCCGTT-  
GATTTAGCAATTTTTTCATTACATTTAGCCGGGA-  
TTTCATCAATTTTGGGGGCTGTAAATTTTATTAC-  
TACAATTATTAATATACGATCGCCAGGAATTACTT-  
TTGATCGAATACCTTTATTTGTATGATCAGTATTTA-  
TTACTGCCGTTCTATTACTTCTTTTCATTGCCTGTAT-  
TAGCTGGAGCCATTACCATACTATTAACAGATCG-  
TAATTTAAATACTTCATTTTTTGACCCTGCCGGGG-  
GAGGAGACCCTATTTTATATCAACACTTAT

**Remarks.** Males of *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov. are very similar to males of *T. congruus* and although no specimens of the latter were examined the male terminalia can be separated based on Quate's illustrations (see Quate, 1996: fig. 14h). Likewise, the overall shape of the female subgenital plate can be differentiated from Quate's original drawing (see Quate 1996: fig. 14i).

## DISCUSSION

Within the family Psychodidae, the genus *Telmatoscopus* Eaton has long been regarded as taxonomically unstable due to inconsistent interpretations of its type species and unclear relationships among historically described taxa (Kvifte 2014; Ježek 1989; Bravo et al. 2011; Jaume-Schinkel et al. 2022). These inconsistencies have persisted for decades and continue to affect the placement of numerous species, particularly those from the Neotropical region (Bravo et al. 2011). For example, the recent revision by Kvifte (2014) excluded Neotropical species traditionally assigned to *Telmatoscopus*, leaving them without adequate allocation to other genera.

Early attempts to define the genus further contributed to the confusion. Ježek (1989) considered *Telmatoscopus* to be a probable polyphyletic assemblage, suggesting that many species currently included in the genus may in fact belong to undescribed genera. In his proposed diagnosis, Ježek relied on *Pericoma morula* Eaton, 1893 (now recognized as *Seoda morula* following Kvifte (2014)) as the type species of *Telmatoscopus*. Based on this concept, he included 27 Holarctic species; however, he did not address the taxonomic placement of other species historically classified under the genus.

Further complication followed in Ježek's (2001) diagnostic table of "telmatoscopoid" genera, which included *Lepiseodina*, *Sciria* (= *Telmatoscopus*), *Iranotelmatoscopus*, *Krivosheinoscopus* (= *Telmatoscopus*), and *Telmatoscopus* auctt. (= *Seoda*). Despite this effort at clarification, Ježek continued to treat species belonging to *Seoda* as *Telmatoscopus*, and conversely placed species of *Telmatoscopus* under *Sciria*. These inconsistencies were later resolved by Kvifte (2014) and have since been revisited by Jaume-Schinkel et al. (2022), who further discussed the diagnostic characters of the genus *Telmatoscopus* with a focus on European species.

Recognizing these long-standing issues, Bravo et al. (2014) proposed a new genus as an initial step toward resolving the taxonomic confusion surrounding *Telmatoscopus*

and related genera in the American continent (Bravo et al. 2014). However, more recent work by Viera et al. (2024) emphasizes that a comprehensive revision of Neotropical species remains necessary to establish clear boundaries among the different genera in the region.

The species described herein is assigned to the genus *Telmatoscopus* following the diagnoses of Kvifte (2014) and Jaume-Schinkel et al. (2022), based on the following characters: frons and clypeus separated and not protruding beyond the eye margin; flagellomeres asymmetrically nodiform, bearing paired digitiform ascoids; flagellomere 14 with an elongated apiculus; wing veins R2+3 not connected to R4; ejaculatory apodeme narrow in ventral view; and aedeagal complex symmetrical.

However, certain features do not conform to the published diagnosis, including the termination of wing vein R<sub>5</sub> beyond the wing apex (rather than at the apex) and the presence of two apertures in the epandrium (instead of a single aperture). Despite these discrepancies, the species is provisionally placed within *Telmatoscopus* pending further studies to clarify the status and delimitation of closely related species and genera. Considering these persistent challenges, integrative approaches combining both morphological and molecular data offer a promising path toward resolving long-standing taxonomic ambiguities within Psychodidae. DNA barcoding can provide evidence for delimiting species, detecting cryptic diversity, and clarifying relationships that remain obscured when relying solely on morphology. Molecular data can also strengthen sex associations by validating conspecificity between males and females collected sympatrically (Cordeiro et al. 2023), reducing the risk of misassociation in regions where multiple closely related species coexist. Moreover, integrative frameworks can reveal previously undocumented lineages in under-sampled or newly surveyed geographic areas, thereby improving our understanding of species distributions and informing future revisions of Neotropical Psychodinae (Jaume-Schinkel and Kolter 2025).

## ACKNOWLEDGEMENTS

I thank Paul Hebert and the team at CBG for making this study possible. I am grateful to Steve Paiero and Steve Marshall for granting me access to the microscope with a drawing tube in their lab. I thank the anonymous reviewers for their constructive comments and Allison Brown for her assistance during my time at CBG.

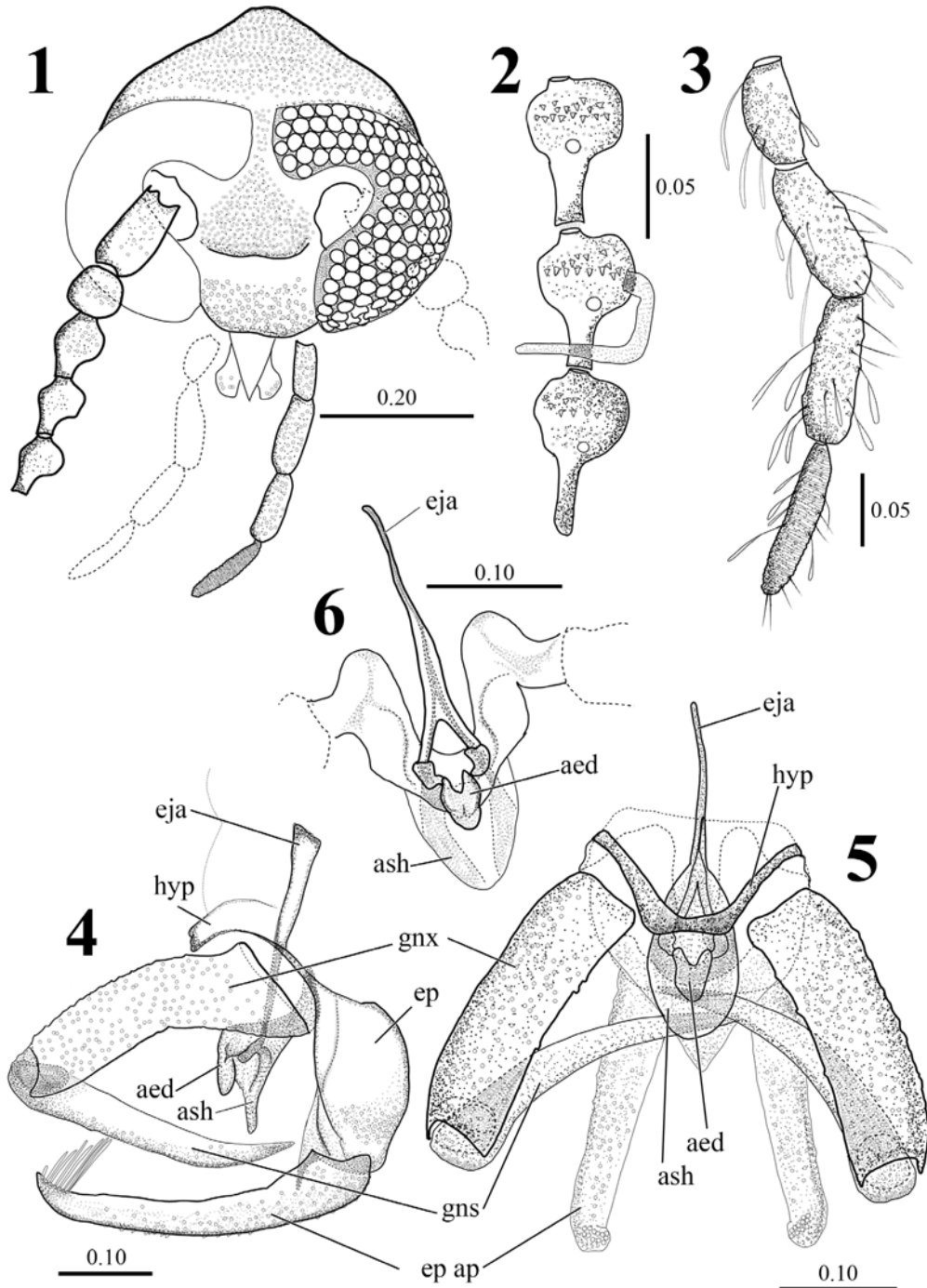
## LITERATURE CITED

- Bodenhofer, U., E. Bonatesta, C. Horejš-Kainrath, and S. Hochreiter. 2015. msa: an R package for multiple sequence alignment. *Bioinformatics*, 31(24): 3997-3999. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv494>
- Bravo, F., I. Souza, C.B. dos Santos and A.L. Ferreira. 2011. Three new species of *Telmatoscopus* Eaton, 1904 (Diptera, Psychodidae) from Brazil. *Zootaxa*, (2802): 34-40. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2802.1.3>

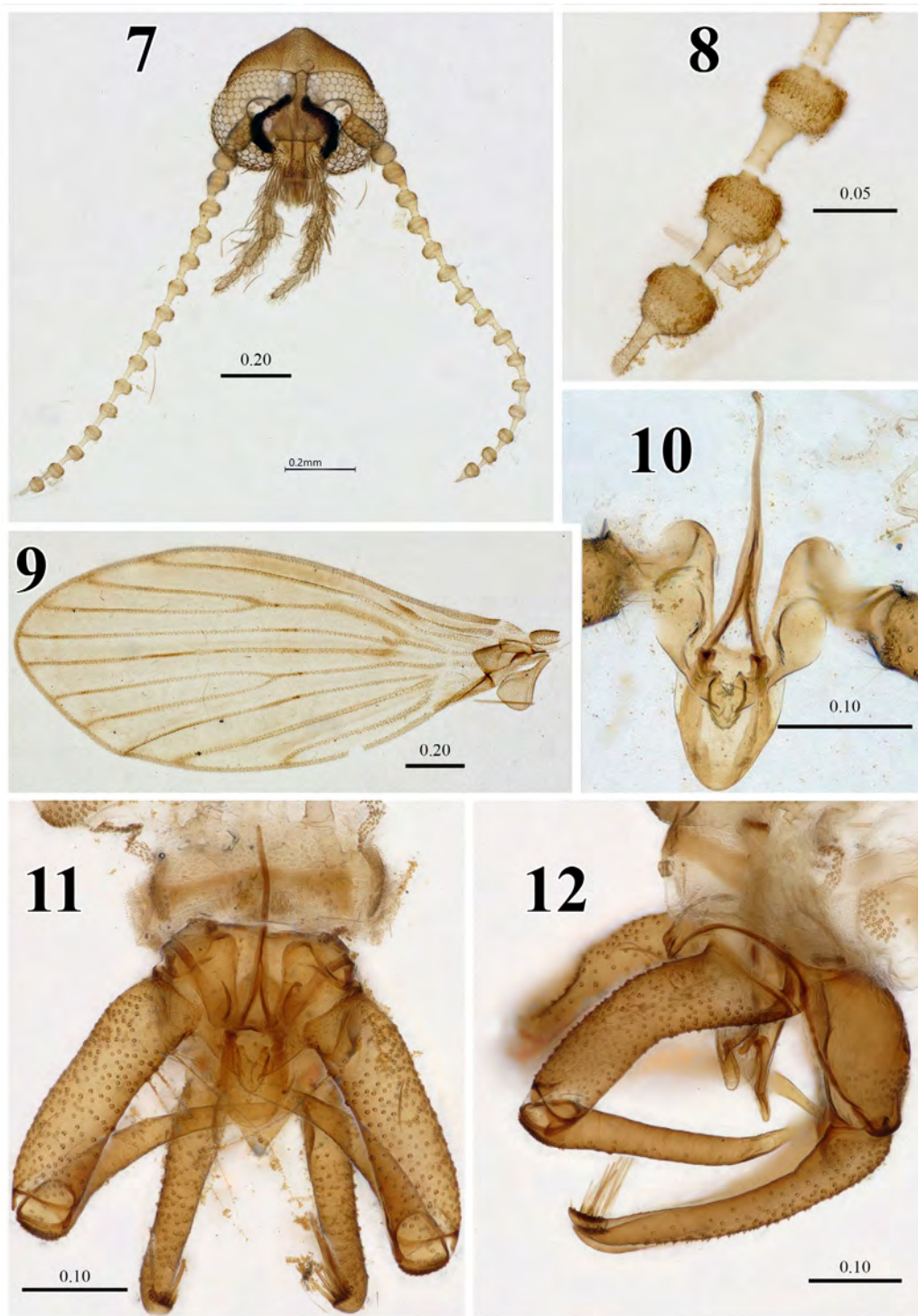
- Bravo, F., D. Cordeiro and M. Jocque. 2014. A new genus of Psychodinae (Diptera, Psychodidae) from phytotelmata in a Honduran cloud forest. *Zootaxa*, (3841): 418-428. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3841.3.6>
- Cordeiro, D.P., F. Bravo and C.J.B. de Carvalho. 2023. New species of *Psychoda* Latreille (Diptera: Psychodidae) from Brazilian Amazon with sexual association using molecular data. *EntomoBrasilis*, 16: e1058. <https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v16.e1058>
- Cumming, J.M. and D.M. Wood. 2017. Adult morphology and terminology (pp. 89-133). In: A.H. Kirk-Spriggs and B.J. Sinclair (Eds.). *Manual of Afrotropical Diptera. Volume 1. Suricata 4*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.
- Duckhouse, D.A. 1978. Non-phlebotomine Psychodidae (Diptera, Nematocera) of southern Africa. II. Subfamily Psychodinae: Neoarismus and the brunetoid and telmatoscopoid genera. *Annals of the Natal Museum*, 23(2): 305-359.
- Eaton, A.E. 1904. New genera of European Psychodidae. *Entomologist's Monthly Magazine*, 15(2): 55-59.
- Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5): 1792-1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Galati, E.A.B. and B.L. Rodrigues. 2023. A review of historical Phlebotominae taxonomy (Diptera: Psychodidae). *Neotropical Entomology*, 52: 539-559. <https://doi.org/10.1007/s13744-023-01030-8>
- Ibáñez-Bernal, S. 2000. Psychodidae (Diptera) (pp. 607-626). In: J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano and N. Papavero (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ibáñez-Bernal, S. 2008. New records and descriptions of Mexican moth flies (Diptera: Psychodidae, Psychodinae). *Transactions of the American Entomological Society*, 134(1): 87-131. [https://doi.org/10.3157/0002-8320\(2008\)134\[87:NRA-DOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3157/0002-8320(2008)134[87:NRA-DOM]2.0.CO;2)
- Ibáñez-Bernal, S. and J. Duran-Luz. 2022. An actualized catalogue of the Psychodidae (Diptera) of Mexico and their known distribution by state. *Zootaxa*, (5104): 347-408. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5104.3.2>
- Ibáñez-Bernal, S. 2025. Three new species of *Psychoda* Latreille, 1797 *sensu lato*, with a noteworthy thoracic allurement organ from Mexico (Diptera: Psychodidae). *Zootaxa*, (5701): 191-200. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5701.2.7>
- Ibáñez-Bernal, S. 2026. First record of the genus *Didimioza* Quate and Brown in Mexico, with the description of *Didimioza noveloi* sp. nov. (Diptera: Psychodidae). *Dugesiana*, 33(1): 61-66. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v33i1.7382>
- Jaume-Schinkel, S., A. Morelli, G.M. Kvitte and X. Mengual. 2022. What's inside the hole? A review of European dendrolimnetic moth flies (Diptera: Psychodidae: Psychodinae). *Diversity*, 14(7): 532. <https://doi.org/10.3390/d14070532>
- Jaume-Schinkel, S., B. Müller, S. Avila-Calero, S. Kukowka, V. Rduch and X. Mengual. 2024. Preserving morphology while extracting DNA: a non-destructive field-to-museum protocol for slide-mounted specimens. *Biodiversity Data Journal*, 12: e119448. <https://doi.org/10.3897/BDJ.12.e119448>
- Jaume-Schinkel, S. and A. Kolter. 2025. Unveiling the unknown: an updated checklist, new species, new records, and molecular insights into Peru's Psychodinae (Diptera: Psychodidae) diversity. *Insect Systematics and Diversity*, 9(5): ixaf033. <https://doi.org/10.1093/isd/ixaf033>
- Ježek, J. 1989. Contribution to taxonomy of the genus *Telmatoscopus* Eat. (Diptera, Psychodidae). *Acta Musei Nationalis Pragae*, 44(B): 75-104.
- Ježek, J. 2001. New Palearctic taxa of moth flies (Diptera: Psychodidae) from very small accidental spirituous samples of insects. *Acta Universitatis Carolinae Biologica*, 45: 53-66.
- Kvitte, G.M. 2014. Nomenclature and taxonomy of *Telmatoscopus* Eaton and *Seoda* Enderlein; with a discussion of parameral evolution in Paramormiini and Pericomaini (Diptera: Psychodidae, Psychodinae). *Zootaxa*, (3878): 390-400.
- Kvitte, G.M. and R. Wagner. 2017. Psychodidae (Sand Flies, Moth Flies or Owl Flies) (pp. 607-632). In: A.H. Kirk-Spriggs and B.J. Sinclair (Eds.). *Manual of Afrotropical Diptera. Volume 2. Suricata 5*, South African National Biodiversity Institute, Pretoria.
- Pagès, H., P. Aboyoun, R. Gentleman and S. DebRoy. 2024. Biostrings: Efficient manipulation of biological sequences. R package version 2.70. <https://doi.org/10.18129/B9.bioc.Biostrings>. Fecha de consulta: 16 de noviembre de 2025.
- Quate, L.W. 1965. Family Psychodidae (pp. 91-97 In: A. Stone, C.W. Sabrosky, W.W. Wirth, R.H. Foote and J.R. Coulson. (Eds.). *A Catalog of the Diptera of America North of Mexico*. U.S. Government Printing Office, Washington, DC.
- Quate, L.W. 1996. Preliminary taxonomy of Costa Rican Psychodidae (Diptera), exclusive of Phlebotominae. *Revista de Biología tropical*, 44: 1-81.
- Ratnasingham, S. and P.D.N. Hebert. 2013. A DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system. *PLoS One*, 8: e66213. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066213>
- Vieira, G.S., F. Bravo, F. Limeira-De-Oliveira and J.A. Rafael. 2024. The Psychodidae (Diptera) of Fernando de Noronha, Brazil, with a records overview of volcanic islands fauna. *Zootaxa*, (5538): 322-338.

Recibido: 2 de enero 2026

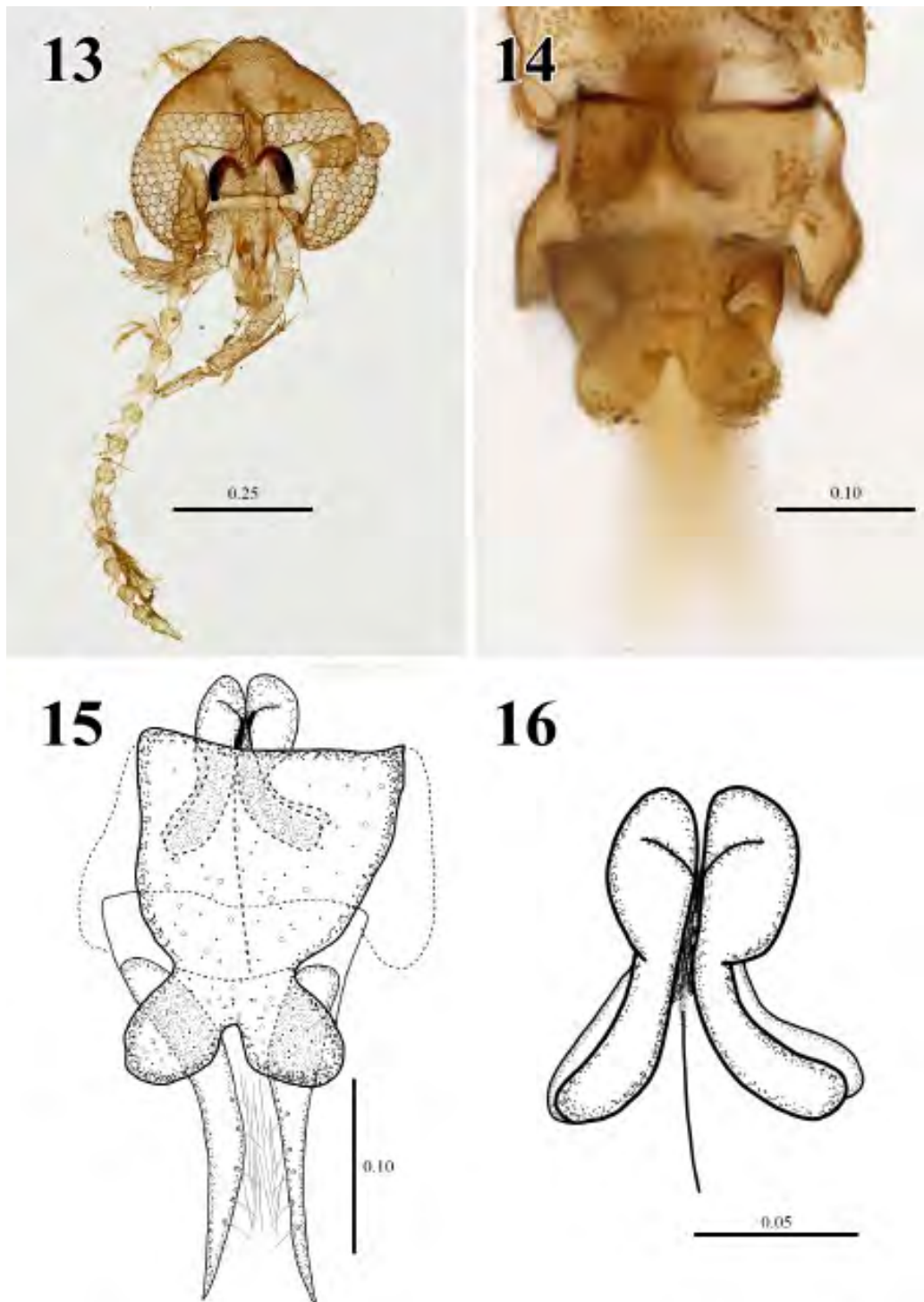
Aceptado: 2 de marzo 2026



Figures 1-6. *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov., male. Figures 1-3 (BIOUG91599-C01), Figure 4 (BIOUG44971-G04), Figure 5 (BIOUG89599-C07), Figure 6 (BIOUG88585-A08). 1) Head (frontal view). 2) apical flagellomeres of antennae. 3) Palpal segments. 4) terminalia (lateral view). 5) terminalia (ventral view). 6) Aedeagal complex (ventral view). Abbreviations: aed: aedeagus; ash: aedeagal sheath; ep: epandrium; ep ap: epandrial appendages; hyp: hypandrium; eja: ejaculatory apodeme; gnx: gonocoxites; gns: gonostyli. All scales are in millimeters.



Figures 7-12. *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov., male. Figures 7-8 (BIOUG91599-C01), Figures 9 and 12 (BIOUG44971-G04), Figure 10 (BIOUG88585-A08), Figure 11 (BIOUG89599-C07). 7) Head (frontal view). 8) Apical flagellomeres of antennae. 9) wing. 10) Aedeagal complex (ventral view). 11) Terminalia (ventral view). 12) Terminalia (lateral view). All scales are in millimeters.



**Figures 13-16.** *Telmatoscopus mexicanus* sp. nov., female. Figure 13 (BIOUG66704-E01), Figures 14-16 (BIOUG66721-B01). 13) Head (frontal view). 14) Terminalia. 15) Terminalia line drawing. 16) Genital chamber. All scales are in millimeters.

## Actualizaciones en la distribución de las moscas jorobadas (Diptera: Acroceridae) en México

### Updates on the distribution of humpback flies (Diptera: Acroceridae) in Mexico

David Ríos-López<sup>1\*</sup> y Gerardo Quintos-Andrade<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Leyes de Reforma 1ra Secc, Iztapalapa, 09340 Ciudad de México, México. <https://orcid.org/0009-0003-3147-2190>; <sup>2</sup>Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología AC, Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México. <https://orcid.org/0000-0002-1783-0436>. [gerardquintos@gmail.com](mailto:gerardquintos@gmail.com). \*Autor de correspondencia: [rioslopez david1998@gmail.com](mailto:rioslopez david1998@gmail.com).

#### RESUMEN

Acroceridae es una familia de dípteros con distribución casi cosmopolita conocidos como parásitos de arañas y potenciales polinizadores. A pesar de que México se ubica en una zona de transición biogeográfica con alto potencial de diversidad, el conocimiento de su fauna ha permanecido fragmentado y carecía de un inventario consolidado. Este trabajo actualiza el conocimiento distribucional de los acrocéridos en México mediante una revisión de literatura y de ejemplares en colecciones nacionales. Se documentan 25 especies pertenecientes a 11 géneros y cinco subfamilias, lo que representa un incremento en la riqueza de especies conocida previamente para el país. Además, se registra por primera vez a *Lasia scribae* en México, se confirma la localidad de *Ocnaea micans* en Jalisco (especie tipo del género) y se aportan 10 nuevos registros estatales. Adicionalmente se incluye una clave taxonómica para la identificación de los géneros presentes en el territorio mexicano. Este estudio constituye el primer esfuerzo integral por consolidar la información taxonómica y geográfica de la familia en México.

**Palabras clave:** lista, distribución, moscas jorobadas, taxonomía.

#### ABSTRACT

The Acroceridae family is a cosmopolitan group of flies known for their parasitism on spiders and potential role as pollinators. Despite Mexico's location within a biogeographic transition zone with high diversity potential, knowledge of its fauna has remained fragmented and lacked a consolidated inventory. This study updates the distributional knowledge of acrocerids in Mexico through a review of the literature and specimens housed in national collections. A total of 25 species belonging to 11 genera and five subfamilies are documented, representing an increase in the previously known species richness for the country. In addition, *Lasia scribae* is recorded for the first time in Mexico, the locality of *Ocnaea micans* in Jalisco (the type species of the genus) is confirmed, and 10 new state records are provided. A taxonomic key for the identification of genera present in Mexican territory is also included. This study represents the first comprehensive effort to consolidate taxonomic and geographic information on the family in Mexico.

**Key words:** checklist, distribution, humpback flies, taxonomy.

La familia Acroceridae, conocida comúnmente como moscas jorobadas (humpback flies en inglés), constituye un grupo de distribución casi cosmopolita, presente en todas las regiones biogeográficas excepto la Antártida. Actualmente se reconocen cinco subfamilias: Acrocerinae, Cyrantinae, Panopinae, Philopotinae, y Ogcodinae, que agrupan aproximadamente 550 especies descritas en 55 géneros (Zumbado 2006; Borkent *et al.* 2016; Gillung y Winterton 2019). En el hemisferio occidental, las especies conocidas presentan una longitud corporal que varía entre 3 y 20 mm. Muchas se caracterizan por su aspecto robusto, la ausencia de setas y una coloración metálica variada; algunas muestran mimetismo con abejas o avispas (Zumbado 2006). Entre los rasgos diagnósticos más notables de la familia se encuentran una cabeza desproporcionadamente pequeña

en relación con un tórax fuertemente desarrollado arqueado dorsalmente, lo que confiere a la cabeza una apariencia de articulación ventral, situándola cerca del vientre del insecto, así como la presencia de ojos holópticos en ambos sexos, un flagelo antenal compuesto por un solo segmento, calípteros inferiores excepcionalmente grandes que suelen ocultar los halterios, y una membrana alar con un patrón característico de plegamiento o corrugación (Cole 1919; Gillung y Winterton 2011; Barahona-Segovia *et al.* 2024).

Las larvas de la familia son endoparasitas de diversos grupos de arañas, aunque se han registrado casos de parasitismo en ácaros, incluyendo evidencia fósil; a diferencia de las larvas, los adultos se alimentan de néctar de plantas y se caracterizan por un vuelo rápido (Sferra 1986; Kerr and Winterton 2008; Gillung and Borkent 2017). Debido a sus

hábitos, tanto larvas como adultos son difíciles de encontrar en campo, lo que ha limitado su estudio en muchas regiones del mundo, a diferencia de Nemestrinidae, el grupo hermano de Acroceridae (Borkent y Schlinger 2008).

Históricamente, existía debate sobre la posición filogenética de la familia. Por años se sugirió que Acroceridae estaba estrechamente relacionado con Tabanidae (Schlinger 1960a; Nagatomi 1992; Griffiths 1994). Posteriormente, esta hipótesis fue refutada mediante análisis cladísticos basados en evidencia morfológica que posicionan a esta familia como grupo hermano de Nemestrinidae (Woodley 1989; Yeates 2002; Wiegmann *et al.* 2003). Esta relación se fundamenta en caracteres biológicos únicos, como el estilo de vida endoparásito y el desarrollo mediante hipermetamorfosis de sus estados inmaduros. Asimismo, ambas familias comparten sinapomorfias del infraorden Muscomorpha, tales como la reducción del flagelo antenal a cuatro o menos segmentos, la pérdida de las espinas tibiales y la presencia de cercos femeninos en un solo segmento (Woodley 1989; Yeates 2002). Por otra parte, la monofilia de Acroceridae está respaldada por evidencia morfológica y molecular (Schlinger 1981; Woodley 1989; Yeates 2002; Gillung and Winterton 2019).

En América, la región Neártica cuenta con cerca de 60 especies reportadas y un total de 80 estimadas, en cambio, la región Neotropical cuenta con al menos 100 especies registradas. Aunque se presume que la diversidad real en el Neotrópico es significativamente mayor, actualmente no se dispone de estimaciones numéricas totales confiables debido a que los esfuerzos de muestreo y los estudios sistemáticos en esta región son aún incipientes (Schlinger 1981; Schlinger *et al.* 2013; Gillung *et al.* 2017). En México los acrocéridos se han estudiado desde 1840, pero no han sido objeto de un estudio faunístico integral. Algunos trabajos como los de Cole (1919), Bequaert (1931) y Gillung and Nihei (2016) han aportado registros adicionales para la fauna mexicana; sin embargo, aún no se dispone de un inventario completo de las especies conocidas en el país.

A nivel regional, se han registrado cerca de 25 especies para Mesoamérica, aunque se estima que muchas más aguardan ser descritas (Schlinger 2009). En términos generales, la familia es considerada uno de los grupos de dípteros biológicamente menos conocidos en Latinoamérica, debido principalmente a la baja frecuencia con la que sus ejemplares son recolectados en la naturaleza (Gillung and Carvalho 2009). Considerando que México se ubica en la zona de transición biogeográfica entre las regiones Neártica y Neotropical (Halffter 2003) y alberga una amplia variedad de ecosistemas, el número de especies esperado para el país debería ser superior al actualmente conocido. El objetivo de este trabajo es actualizar el conocimiento sobre la distribución de los Acroceridae de México mediante un listado de las especies conocidas para el país, mediante la revisión de literatura y ejemplares de colección.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se llevó a cabo una revisión de literatura taxonómica disponible sobre las especies de Acroceridae registradas en México, utilizando buscadores académicos especializados como Google Scholar, Scopus, Biodiversity Heritage Library, Web of Science y Crossref. La estrategia de búsqueda se centró en la familia Acroceridae (también referida históricamente como Cyrtidae) utilizando palabras clave en inglés y español como “Acroceridae”, “spider flies”, “small-headed flies”, junto con los nombres de las subfamilias “Philopotinae”, “Panopinae” y “Acrocerinae”. Estos términos se combinaron con descripciones geográficas como “México”, “America”, “Neotropical” y “Nearctic”. Para optimizar la recuperación de información se aplicaron operadores booleanos (AND, OR). Los criterios de inclusión abarcaron artículos originales, revisiones sistemáticas, catálogos y estudios filogenéticos que documentaran la taxonomía, distribución y biología de la familia (incluyendo sus asociaciones como endoparasitoides de arañas y su papel en la polinización), sin restricciones temporales en los idiomas inglés o español. La nomenclatura de las especies recopiladas sigue la actualización de Evenhuis and Pape (2025).

Se revisaron 21 ejemplares de la familia presentes en las siguientes colecciones entomológicas de México:

- CIDAS—Colección del Centro de Innovación para el Desarrollo Apícola Sustentable de Quintana Roo de la Universidad Intercultural Maya de Quintana Roo. Curador: Dr. Jorge A. Mérida Rivas.
- CNIN—Colección Nacional de Insectos IBUNAM, Ciudad de México, México. Curador: M. en C. Cristina Mayorga Martínez.
- EBCH—Colección Entomológica de la Estación Biológica de Chamela IBUNAM, Jalisco, México. Curador: Dr. Ricardo Ayala Barajas y M. en C. Enrique Ramírez-García.
- IEXA—Colección Entomológica del Instituto de Ecología INECOL A. C. Xalapa, Veracruz, México. Curador: Dra. Viridiana Vega-Badillo y Dr. Vicente Hernández-Ortíz.

El periodo de revisión y consulta de estos materiales se llevó a cabo durante el 2024 y 2025. Cabe señalar que no se incluyó material tipo en esta revisión; sin embargo, todas las identificaciones fueron verificadas y, en su caso, actualizadas por los autores.

## RESULTADOS

Se encontró un total de 25 especies, agrupadas en 11 géneros y cinco subfamilias (Tabla 1). Estos resultados representan un incremento del 31.6% (seis especies) en comparación con las 19 especies válidas registradas previamente para México (Ibañez-Bernal 2017). La información se presenta en orden taxonómico, proporcionando los binomios de las especies, los estados donde se han registrado y la referencia correspondiente según la literatura consultada (Be-

llardi 1862; Osten-Sacken 1876; Osten-Sacken 1877; Cole 1919; Bequaert 1931; Schlinger 1960b; Schlinger 1960c; Gillung and Winterton 2011; Schlinger *et al.* 2013; Gillung and Nihei 2016; Ibañez-Bernal 2017).

Se documenta por primera vez la especie *Lasia scribeae* Osten-Sacken, para México, con ejemplares provenientes de Colima y Jalisco. Además, se confirman diez nuevos registros estatales para especies previamente conocidas en el país (Tabla 1) y se proporciona una clave taxonómica para los géneros presentes en México. La familia tiene presencia confirmada en 21 estados de la República (Fig. 1), aunque en 11 entidades aún no se cuenta con registros. El estado con mayor riqueza de especies es Baja California, con seis especies registradas.

Las especies de Acroceridae se encuentran actualmente confirmadas en 21 estados de la República (Fig. 1). Sin embargo, en 11 entidades aún no se han registrado ejemplares de esta familia.

Esta clave taxonómica ha sido adaptada y modificada a partir de Gillung and Carvalho (2009) y Schlinger (2013), integrando la clasificación subfamiliar actualizada de Gillung and Winterton (2019). La clave está diseñada para la identificación de ejemplares adultos. Aunque los caracteres morfológicos aquí descritos permiten de manera general la identificación de individuos de ambos sexos, debe considerarse que existen géneros con un marcado dimorfismo sexual, particularmente en la forma de inserción de las antenas (como *Ocnaea*) y en la presencia de proyecciones costales en las alas de los machos (como *Pterodontia* y *Turbopsebius*).

### Clave para los géneros de Acroceridae en México

- 1 Lóbulos pospronotales bien desarrollados unidos o casi unidos dorsalmente delante del mesonoto (Fig. 2A); cuerpo fuertemente convexo en vista lateral ..... **Philopotinae: 8**
- Lóbulos pospronotales poco desarrollados y claramente separados en la línea media (Fig. 2B); cuerpo poco convexo ..... **2**
- 2 (1) Antenas insertadas en la parte inferior de la cabeza (Fig. 3A-B), inmediatamente adyacentes a las piezas bucales ..... **3**
- Antenas insertadas en la parte media o superior de la cabeza (Fig. 2E-F), usualmente cerca de la frente o del tubérculo ocelar ..... **4**
- 3 (2) Espinas apicales de las tibias presentes; flagelo corto con una o más sedas apicales (Fig. 3A); piezas bucales presentes; ala con al menos cuatro celdas cerradas ..... **Panopinae: Pterodontia Gray**
- Espinas apicales de las tibias ausentes; flagelo estilado sin sedas apicales (Fig. 3B); piezas bucales ausentes (cavidad bucal cerrada por una membrana); ala con máximo dos celdas cerradas ..... **Ogcodinae: Ogcodes Latreille**
- 4 (2) Flagelo antenal estilado (Fig. 2A), corto, no más largo que la longitud de la cabeza ..... **5**

- Antena con flagelo cilíndrico, cónico o aplanado (Fig. 2B), generalmente más largo que la cabeza ..... **Panopinae: 6**
- 5 (4) Ojos glabros (Fig. 3B); venación alar muy reducida, con una sola vena medial (Fig. 3D); álula bien desarrollada (Fig. 3D) ..... **Acrocerinae: Acrocera Meigen**
- Ojos pilosos (Fig. 3A); venación alar más completa, con tres venas mediales originándose en la celda discal (Fig. 3C); álula reducida ..... **Cyrtinae: Turbopsebius Schlinger**
- 6 (4) Ojos unidos debajo de las antenas (Fig. 2E); palpos presentes; probóscide más larga que la cabeza; álula ausente ..... **Panopinae Eulonchus Gerstaecker**
- Ojos separados (ya sea por debajo o por encima de las antenas) (Fig. 2F); palpos ausentes; álula presente ... **7**
- 7 (6) Antenas largas, cilíndricas o cónicas, no fuertemente aplanadas (Fig. 2B); tubérculo ocelar poco elevado; ojos separados por debajo de las antenas (Fig. 2F) ..... **Panopinae Lasia Wiedemann**
- Antenas insertadas cerca del tubérculo ocelar; tubérculo ocelar elevado; ojos ampliamente separados por encima de las antenas ..... **10**
- 8 (1) Ojos glabros; venación alar reducida, vena M con una o dos ramas y solo celdas basales presentes (Fig. 2H) ..... **Quasi Gillung and Winterton**
- Ojos cubiertos de sedas cortas; venación alar más completa, con todas las ramas de M presentes; celda discal y R<sub>4+5</sub> bien definidas (Fig. 2G) ..... **9**
- 9 (8) Clípeo más largo que las antenas (Fig. 2C); frente bien desarrollada, casi el doble de larga que ancha; antenas insertadas en el centro de la frente (Fig. 2C); margen facial inferior del mismo ancho en la porción superior y lateral (Fig. 2C) ..... **Philopota Wiedemann**
- Clípeo más corto que las antenas (Fig. 2D); frente poco desarrollada, tan larga como ancha; antenas insertadas cerca de las piezas bucales (Fig. 2D); margen facial inferior más ancho en la porción superior que en las porciones laterales (Fig. 2D) ..... **Neophilopota Schlinger**
- 10 (7) Ojos glabros (Fig. 3B), tubérculo ocelar poco elevado ..... **Panopinae Apelleia Bellardi**
- Ojos pilosos (Fig. 3A); tubérculo ocelar claramente elevado ..... **Panopinae Ocnaea Erichson**

### DISCUSIÓN

A pesar de su distribución casi cosmopolita, la familia Acroceridae es considerada uno de los grupos de dípteros biológicamente menos conocidos a nivel mundial (Gillung and Nihei 2016). Si bien existen contribuciones taxonómicas fundamentales, la documentación histórica presenta vacíos significativos en aspectos críticos como la biología de los estados inmaduros (larvas y pupas), la historia natural y los registros ecológicos de asociaciones con hospederos, los cuáles se han documentado para una fracción mínima de las especies descritas (Cole 1919; Borkent *et al.* 2016).

México constituye un caso representativo, dado que su ubicación estratégica en la Zona de Transición Mexicana favorece una compleja convergencia de linajes neárticos y neotropicales que sugiere una riqueza de especies con-

siderablemente superior a la registrada actualmente (Ibañez-Bernal 2017). Este alto potencial de descubrimiento es consistente con patrones observados en otras regiones de Latinoamérica, donde revisiones sistemáticas recientes de géneros como *Philopota* (Gillung and Nihei 2016) han logrado duplicar el número de taxones conocidos, evidenciando que la diversidad faunística regional permanece significativamente subestimada.

La subfamilia Philopotinae en México está representada por los géneros *Quasi*, *Philopota* y *Neophilopota*. Dentro de este grupo, *Philopota* es el género más diverso de Acroceridae en el país. Este patrón de riqueza y el número de especies endémicas registradas como *Philopota vitrialata* Gillung and Nihei 2016 (Coahuila, Nuevo León), *Philopota multivenata* Gillung and Nihei, 2016 (Morelos), *Philopota fuscofemorata* Gillung and Nihei, 2016 (Chiapas), *Philopota tepicensis* Gillung and Nihei, 2016 (Nayarit), *Philopota lugubris* Williston, 1901 (Guerrero, Jalisco, Puebla, Sinaloa) y *Philopota truquii* Bellardi, 1859 (CDMX, Morelos) puede atribuirse a la marcada afinidad neotropical del género. Al ser el taxón más diversificado de la familia en la región Neotropical, su presencia en México puede reflejar la expansión y adaptación de estos linajes dentro de la Zona de Transición Mexicana donde la convergencia de biotas y la complejidad orográfica han favorecido el aislamiento y la especiación.

Esta diversificación se ve potenciada por la plasticidad evolutiva del grupo y su especialización ecológica como visitantes florales y polinizadores, lo que vincula su diversidad a la amplia riqueza botánica del territorio mexicano. Asimismo, la existencia de géneros con distribución restringida como *Quasi* y el endemismo de *Neophilopota brevirostris* Gillung and Borkent, 2013 en Veracruz, refuerzan el papel del país como centro crítico de evolución para la subfamilia. No obstante, es probable que este panorama también responda a un sesgo de muestreo, ya que gran parte del conocimiento actual deriva de esfuerzos de colecta focalizados y revisiones taxonómicas recientes, dejando aún extensas áreas en México biológicamente inexploradas.

En cuanto a Panopinae, esta subfamilia está representada por los géneros *Apelleia*, *Eulonchus*, *Lasia* y *Ocnaea*. *Apelleia vittata* Bellardi, 1862 es endémica de Veracruz, mientras que *Lasia yucatanensis* Bequaert, 1931, previamente considerada de distribución más restringida, se reporta ahora con una presencia más amplia en México (Yucatán, Quintana Roo, Oaxaca, Puebla y San Luis Potosí) en México de lo que se conocía. *Eulonchus* es un género de afinidad neártica que alcanza el extremo sur de su rango conocido en Baja California. En el caso de *Pterodontia*, se registra la presencia de *Pterodontia vix* Townsend, 1895 en esa misma entidad.

Finalmente, *Ocnaea micans* Erichson, 1840, especie tipo del género, fue originalmente descrita con la única referencia geográfica “México”, sin especificar estado ni localidad, y recolectada por Deppe a principios del siglo XIX. Sin embargo, tras la revisión de tres ejemplares recolecta-

dos por E. Ramírez en la Estación Biológica de Chamela (Jalisco) el 2 de junio de 1988 y actualmente resguardados en la Colección Nacional de Insectos de la UNAM (CNIN), se reporta por primera vez con localidad confirmada para dicho estado, transformando una mención histórica ambigua en un registro geográfico verificable y actual.

Por su parte, Ogcodinae está representado únicamente por el género cosmopolita *Ogcodes*. Se han registrado cinco especies en el país: *Ogcodes adaptatus* Schlinger, 1960, presente en Baja California y con distribución neártica occidental; *Ogcodes dusmeti* Arias, 1920, descrita originalmente para México, pero cuyo estatus se considera incierto debido a que su material tipo se presume extraviado y la descripción original es insuficiente para diferenciarla con precisión de especies similares como *Ogcodes rufoabdominalis* Cole, 1919, con la cual se ha sugerido una posible sinonimia. Asimismo, se reportan *Ogcodes eugonatus* Loew, 1872, con registros en Baja California y Morelos; *Ogcodes melampus* Loew, 1872, registrada en Chihuahua; y *Ogcodes pallidipennis* Loew, 1865, una de las especies más comunes del grupo, con distribución desde Canadá hasta Costa Rica, y registros en Jalisco, Chihuahua, Baja California y Sonora.

Las subfamilias menos representadas son Acrocerinae y Cyrtinae, con la presencia de *Acrocera arizonensis* Cole, 1919 para Sonora y *Turbopsebius diligens* Osten-Sacken, 1877 (referido anteriormente como *Opsebius diligens*) para Durango, que, aunque se identifica como una especie predominantemente occidental, su distribución conocida se extiende hacia el sur de Washington y California, alcanzando zonas fronterizas y estados del norte de México (Osten-Sacken 1877; Sabrosky 1984).

## CONCLUSIONES

Este estudio representa el primer esfuerzo por consolidar el conocimiento distribucional de la familia Acroceridae en México. Se documenta una diversidad compuesta por 25 especies agrupadas en 11 géneros y cinco subfamilias (Acrocerinae, Cyrtinae, Ogcodinae, Panopinae y Philopotinae), lo que representa una actualización taxonómica crítica bajo los esquemas filogenéticos más recientes que separan grupos antes considerados polifiléticos.

Entre las principales aportaciones destaca el redescubrimiento y registro preciso de *Ocnaea micans* para Jalisco. Este hallazgo es importante dado que esta especie es la especie tipo del género y su localidad original se limitaba vagamente “México” desde su descripción en 1840. Asimismo, se incluye una clave taxonómica para los géneros presentes en el país, elaborada con base en caracteres morfológicos, como herramienta de apoyo para quienes deseen contribuir al conocimiento de este grupo.

Es importante intensificar el esfuerzo de colecta en este grupo para poder incrementar el conocimiento de su riqueza, trabajos recientes en colaboración con ciencia ciudadana (Barahona-Segovia *et al.* 2024), han encontrado que se pueden obtener buenos registros de su biología mediante las colectas de arañas parasitadas, lo que abre también una

puerta a la colaboración con otros grupos de investigación.

Finalmente, avanzar hacia enfoques biogeográficos y evolutivos permitirá comprender el papel ecológico dual de los Acroceridae en México: como reguladores de poblaciones de arañas y como polinizadores. Solo mediante la ampliación sistemática de estos registros será posible conocer mejor la complejidad de estas moscas en los ecosistemas mexicanos.

#### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los curadores de las colecciones que nos abrieron sus puertas para poder revisar el material de las colecciones visitadas: CIDAS—Dr. Jorge Alfredo Mérida Rivas. CNIN—M. en C. Cristina Mayorga Martínez. EBCH—M. en C. Enrique Ramírez García. IEXA—Dra. Viridiana Vega-Badillo y Dr. Vicente Hernández Ortiz. Asimismo, se agradece al Dr. Santiago Jaume Schinkel por su apoyo. El primer autor agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), por la beca otorgada para realizar sus estudios de Maestría en Biología (2046234).

#### LITERATURA CITADA

- Barahona-Segovia, R.M., R. Montenegro Vargas, R. Rojas, M.A. Aguilera and C.R. González. 2024. Discovering spider fly (Diptera: Acroceridae) hosts and their biology using citizen science. *Naturwissenschaften*, 111(6): 63. <https://doi.org/10.1007/s00114-024-01948-y>
- Bellardi, L. 1862. *Saggio di ditterologia messicana*. Appendice. Stamperia Reale, Torino.
- Bequaert, J. 1931. The Genus *Lasia* (Diptera, Cyrtidae) in North America with Descriptions of Two New Species. *American Museum Novitates*, (455): 1-11.
- Borkent, C.J., J.P. Gillung and S.L. Winterton. 2016. Jewelled spider flies of North America: a revision and phylogeny of *Eulonchus* Gerstaecker (Diptera, Acroceridae). *ZooKeys*, (619): 103-146. <https://doi.org/10.3897/zookeys.619.8249>
- Borkent, C.J. and E.I. Schlinger. 2008. Pollen loads and pollen diversity on bodies of *Eulonchus tristis* (Diptera: Acroceridae): implications for pollination and flower visitation. *The Canadian Entomologist*, 140(2): 257-264. <https://doi.org/10.4039/n07-061>
- Cole, F.R. 1919. The dipterous family Cyrtidae in North America. *Transactions of the American Entomological Society*, 45(1): 1-79.
- Evenhuis, N.L. and T. Pape. (editors). 2025. *Systema Dipterorum*, Version 6.4. <http://diptera.org/> Fecha de consulta: 4 de noviembre de 2025.
- Gillung, J.P. and C.D. Carvalho. 2009. Acroceridae (Diptera): A pictorial key and diagnosis of the Brazilian genera. *Zootaxa*, (2175): 29-41.
- Gillung, J.P. and C.J. Borkent. 2017. Death comes on two wings: a review of dipteran natural enemies of arachnids. *The Journal of Arachnology*, 45(1): 1-19. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-16-085.1>
- Gillung, J.P., J.C. Almeida, P.F.M. Rodrigues and S.S. Nihei. 2017. Checklist of Acroceridae, Mydidae and Ther-evidae (Diptera) from Mato Grosso do Sul, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 107(suppl): e2017132. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017132>
- Gillung, J.P. and S.L. Winterton. 2011. New genera of philopotine spider flies (Diptera, Acroceridae) with a key to living and fossil genera. *ZooKeys*, (127): 15-27.
- Gillung, J.P. and S.L. Winterton. 2019. Evolution of fossil and living spider flies based on morphological and molecular data (Diptera, Acroceridae). *Systematic Entomology*, 44(4): 820-841. <https://doi.org/10.3897/zookeys.127.1824>
- Gillung, J.P. and S.S. Nihei. 2016. Evolution of Philopotinae, with a revision and phylogeny of the New World spider fly genus *Philopota* Wiedemann (Diptera, Acroceridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176(4): 707-780. <https://doi.org/10.1111/zoj.12360>
- Griffiths, G.C.D. 1994. Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review. *The Canadian Entomologist*, 126: 861-880. <https://doi.org/10.4039/Ent126861-3>
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. pp. 87-97. In: J.J. Morrone and J. Llorente-Bousquets (Eds). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Pressas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Ibañez-Bernal, S. 2017. Actualización del Catálogo de Autoridades Taxonómicas de los Dípteros (Diptera: Insecta) de México. *Informe final del proyecto SNIB-CONABIO JE006*. Instituto de Ecología A.C., Red de Ambiente y Sustentabilidad, Ciudad de México. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfJE006.pdf> Fecha de consulta: 15 de diciembre de 2025.
- Kerr, P.H. and S.L. Winterton. 2008. Do parasitic flies attack mites? Evidence in Baltic amber. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1): 9-13. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00935.x>
- Nagatomi, A. 1992. Notes on the phylogeny of various taxa of the orthorrhaphous Brachycera (Insecta: Diptera). *Zoological Science*, 9: 843-857.
- Osten-Sacken, C.R. 1876. Report upon the collection of Diptera made in portions of Colorado and Arizona during the year 1873. *Report upon Geographical and Geological Explorations and Surveys West of the One Hundredth Meridian*, 5: 805-807.
- Osten-Sacken, C.R. 1877. *Western Diptera: descriptions of new genera and species of Diptera from the region west of the Mississippi, and especially from California*. Volume 3. US Government Printing Office, Washington.
- Sabrosky, C.W. 1948. A further contribution to the classification of the North American spider parasites of the family Acroceratidae (Diptera). *The American Midland Naturalist*, 39(2): 382-430.

- Schlinger, E.I. 1960a. A review of the South African Acroceridae (Diptera). *Annals of the Natal Museum*, 14: 459-504.
- Schlinger, E.I. 1960b. A revision of the genus *Ogcodes* Latreille with particular reference to species of the Western Hemisphere. *Proceedings of the United States National Museum*, 111: 227-336.
- Schlinger, E.I. 1960c. A review of the genus *Eulonchus* Gerstaecker. Part I. The species of the smaragdinus group (Diptera: Acroceridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 53(3): 416-422.
- Schlinger, E.I. 1981. 32, Acroceridae. pp. 575-584. In: J.F. McAlpine (Ed). *Manual of Nearctic Diptera*. Volume 1. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Schlinger, E.I. 2009. 36, Acroceridae (spider flies, small-headed flies). pp. 551-556. In: B.V. Brown, A. Borkent, J.M. Cumming, D.M. Wood, D.M. Woodley and M. Zumbado (Eds). *Manual of Central American Diptera*. Volume 1. NRC Research Press, Ottawa.
- Schlinger, E.I., J.P. Gillung and C.J. Borkent. 2013. New spider flies from the Neotropical Region (Diptera, Acroceridae) with a key to New World genera. *ZooKeys*, (270): 1-59.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.270.4476>
- Sferra, N.J. 1986. First record of *Pterodontia flavipes* (Diptera: Acroceridae) larvae in the mites *Podothrombium* (Acari: Trombidiidae) and *Abrolophus* (Acari: Erythraeidae). *Entomological News*, 97: 121-123.
- Wiegmann, B.M., D.K. Yeates, J.L. Thorne and H. Kishino. 2003. Time flies, a new molecular time-scale for brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology*, 52(6): 745-756.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/52.6.745>
- Woodley, N.E. 1989. Phylogeny and classification of the Orthorrhaphous Brachycera. pp. 1371-1395. In: J.F. McAlpine (Ed). *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. 3. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph No. 32, Ottawa.
- Yeates, D.K. 2002. Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 31: 105-121.  
<https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00077.x>
- Zumbado, M. 2006. *Diptera of Costa Rica and the new world tropics*. Editorial INBio, San José.

Recibido: 22 de febrero 2026  
Aceptado: 22 de abril 2026

## ACROCERIDAE

### Lista de especies de Acroceridae de México

\*Nuevo registro estatal. \*\*Nuevo registro nacional.

- ACROCERINAE Leach, 1815  
*Acrocera* Meigen, 1803  
*A. arizonensis* Cole, 1919  
Sonora (Cole 1919, Ibañez-Bernal 2017)
- CYRTINAE Newman, 1834  
*Turbopsebius* Schlinger, 1972  
*T. diligens* Osten-Sacken, 1877  
Durango (Osten-Sacken 1877; Ibañez-Bernal 2017)
- OGCODINAE Rondani, 1834  
*Ogcodes* Latreille, 1796  
*O. adaptatus* Schlinger, 1960  
Baja California (Schlinger 1960b)  
*O. dusmeti* Arias, 1920  
Sin localidad (Schlinger 1960b)  
*O. eugonatus* Loew, 1872  
Baja California, Morelos (Schlinger 1960b)  
*O. melampus* Loew, 1872  
Chihuahua (Cole 1919)  
*O. pallidipennis* Loew, 1866  
Baja California, Chihuahua, Jalisco, Sonora (Cole 1919; Schlinger 1960b)
- PANOPINAE Schiner, 1867
- Apelleia* Bellardi, 1862  
*A. vittata* Bellardi, 1862  
Veracruz (Bellardi 1862; Evenhuis and Pape 2025)
- Eulonchus* Gerstaecker, 1856  
*E. halli* Schlinger, 1960  
Baja California (Schlinger 1960c)  
*E. smaragdinus* Gerstaecker, 1856  
Baja California (Schlinger 1960c)
- Lasia* Wiedemann, 1824  
*L. klettii* Osten-Sacken, 1875  
Chihuahua, Sonora (Osten-Sacken 1876; Evenhuis and Pape 2025)  
*L. scribae* Osten-Sacken, 1887  
\*\*Colima, \*\*Jalisco (\*\*Este trabajo)  
*L. yucatanensis* Bequaert, 1931  
\*Oaxaca, \*Puebla, \*Quintana Roo, \*San Luis Potosí, Yucatán (Bequaert 1931; \*Este trabajo)
- Ocnaea* Erichson, 1840  
*O. micans* Erichson, 1840  
\*Jalisco (Cole 1919; \*Este trabajo)
- Pterodontia* Gray in Griffith and Pidgeon, 1832

*P. vix* Townsend, 1895  
Baja California (Sabrosky 1948)

PHILOPOTINAE Schiner, 1867

*Neophilopota* Schlinger, 2013

*N. brevis* Schlinger, 2013  
Veracruz (Schlinger *et al.* 2013)

*Philopota* Wiedemann, 1830

*P. flavimaculata* Gillung and Nihei, 2016  
\*Colima, Hidalgo, \*Morelos (Gillung and Nihei 2016; \*Este trabajo)

*P. fuscofemorata* Gillung and Nihei, 2016  
Chiapas (Gillung and Nihei 2016)

*P. histrio* Erichson, 1840  
Sin localidad (Gillung and Nihei 2016)

*P. lugubris* Williston, 1901

Guerrero, Jalisco, \*Puebla, Sinaloa (Cole 1919; Gillung and Nihei 2016; \*Este trabajo)

*P. multivenata* Gillung and Nihei, 2016  
Morelos (Gillung and Nihei 2016)

*P. tepicensis* Gillung and Nihei, 2016  
Nayarit (Gillung and Nihei 2016)

*P. truquii* Bellardi, 1859  
Ciudad de México, Morelos (Cole 1919; Gillung and Nihei 2016)

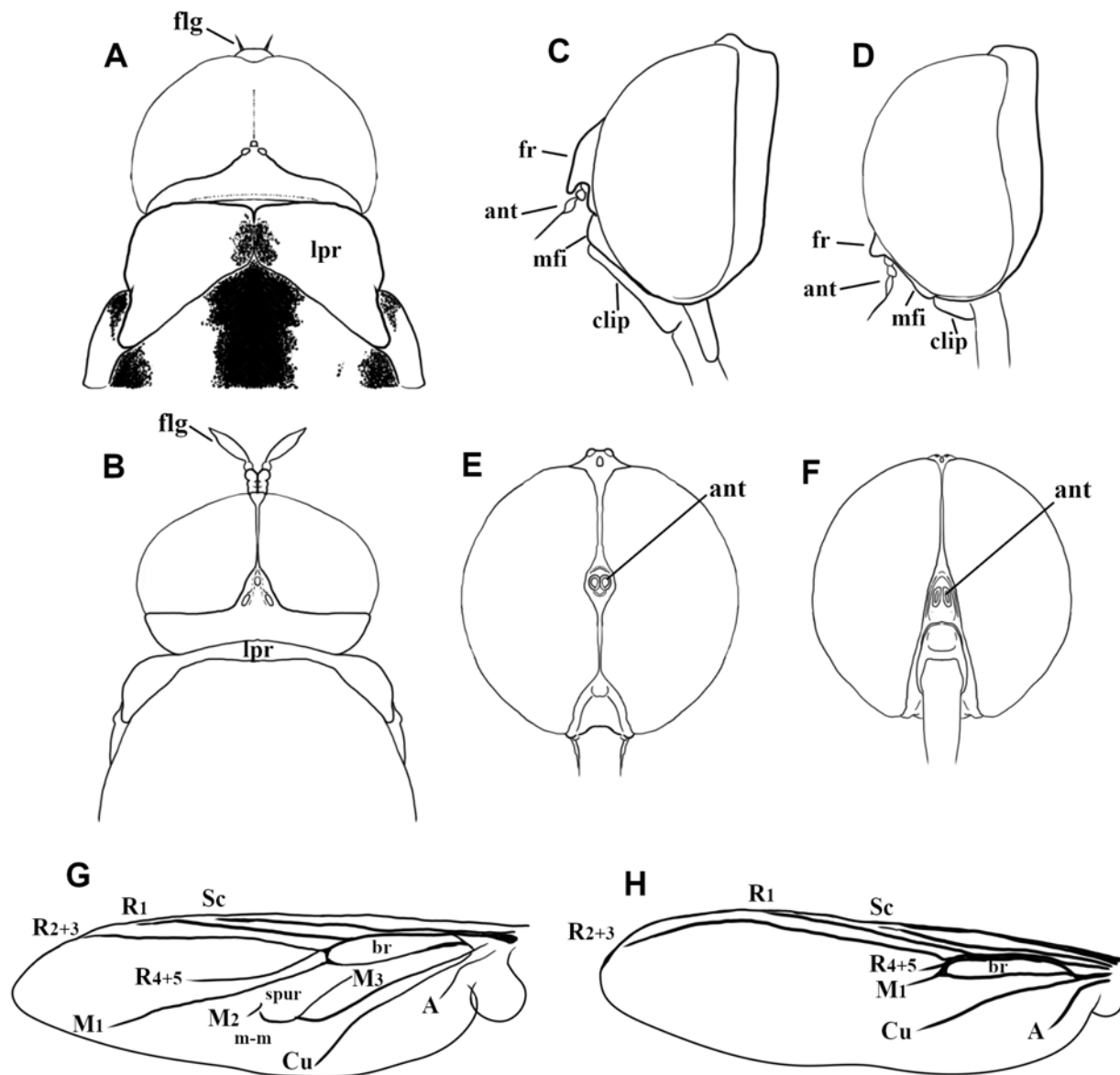
*P. vitrialata* Gillung and Nihei 2016  
Coahuila, Nuevo León (Gillung and Nihei 2016)

*Quasi* Gillung and Winterton, 2011

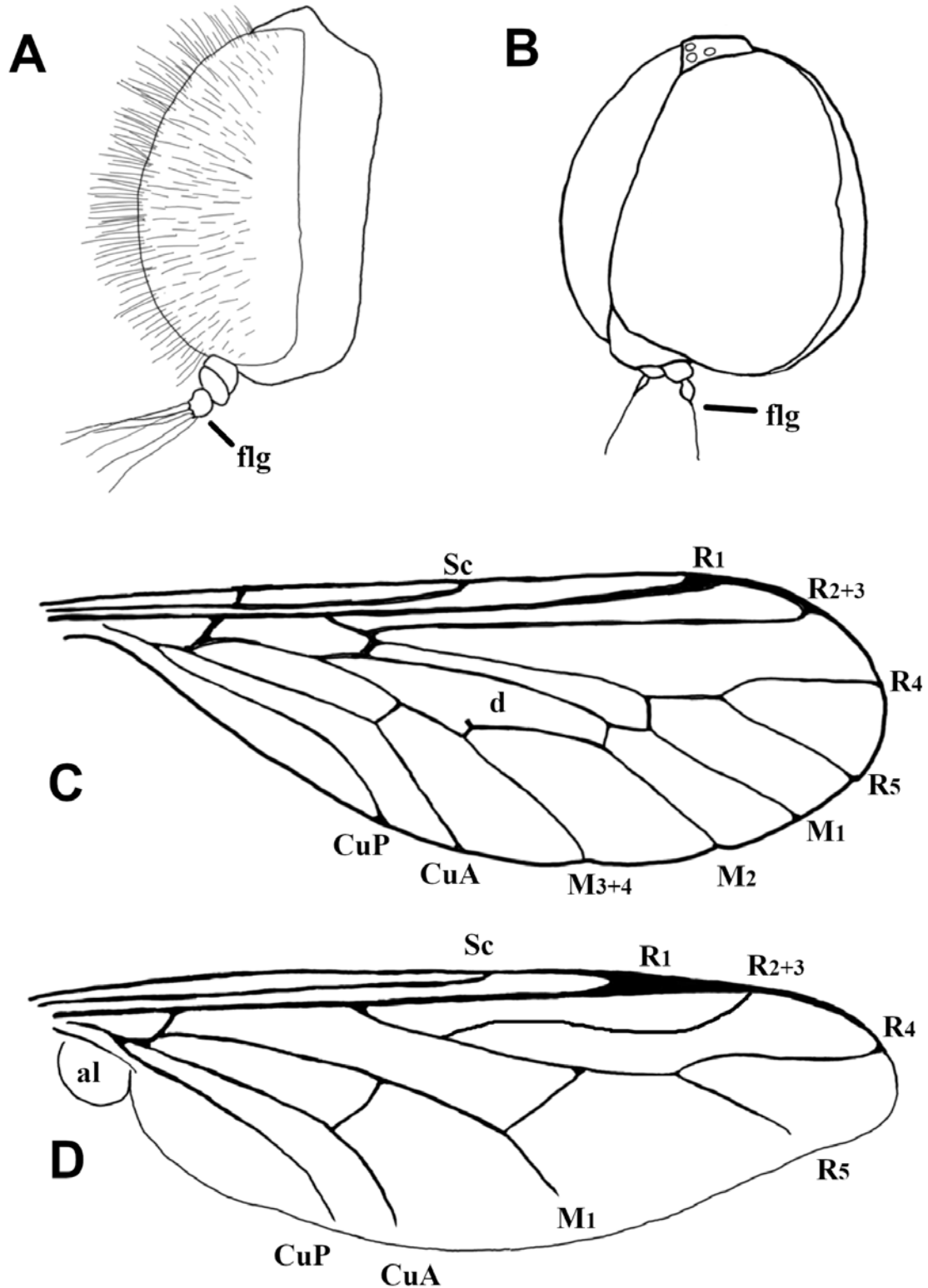
*Q. fisheri* Gillung and Winterton, 2011  
Veracruz (Gillung and Winterton 2011)



Figura 1. Mapa de especies registradas de Acroceridae por estado.



**Figura 2.** Estructuras importantes para utilizar la clave de Acroceridae de México. A) Vista dorsal de la cabeza y pronoto de *Philopota* sp. B) Vista dorsal de la cabeza y pronoto de *Lasia* sp. C) Vista lateral de la cabeza de *Philopota vitrialata* Gillung and Nihei, 2016 D) Vista lateral de la cabeza de *Neophilopota breviostris* Schlinger, 2013 E) Vista frontal de la cabeza de *Eulonchus halli* Schlinger, 1960 F) Vista frontal de la cabeza de *Lasia scribae* Osten-Sacken, 1887 G) Ala con venación completa de *Philopota fuscofemorata* Gillung and Nihei, 2016 H) Ala con venación reducida de *Quasi fisheri* Gillung and Winterton, 2011 Abreviaciones: ant, antena; br, celda basal radial; clip, cípeo; flg, flagelo; fr, frente; lpr, lóbulo postpronotal; mfi, margen facial inferior; spur, vena espolón de  $M_2$ .



**Figura 3.** Estructuras importantes para utilizar la clave de Acroceridae de México. A) Vista lateral de la cabeza de *Pterodontia* sp. B) Vista frontal de la cabeza de *Ogcodes* sp. C) Ala de *Turbopsebius diligens* Osten-Sacken, 1877 D) Ala de *Acrocera* sp. Abreviaciones: al, alula; flg, flagelo.

# V CONGRESO

Asociación Mexicana de Sistemática de Artrópodos

9-12 de febrero 2027

UNAM, Campus Juriquilla, Querétaro



## Addendum and corrections to the annotated checklist of the ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Mexico

### Adenda y correcciones a la lista taxonómica anotada de escarabajos carábidos (Coleoptera: Carabidae) de México

Danny Shpeley

Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta, T6G 2E9, Canada  
email: dannyshpeley@gmail.com

#### ABSTRACT

Nineteen more carabid species of the subfamily Cicindelinae from Mexico are added to the previously published checklist. With the additional species, a total of 1,653 described carabid species in 45 tribes and 179 genera are recorded from Mexico, and the potential species richness increases to 2,093 species of carabidae.

**Key words:** checklist, Carabidae, Mexico

#### RESUMEN

Diecinueve especies más de carábidos de la subfamilia Cicindelinae de México se suman a una lista previamente publicada. Con estas especies adicionales, se registran en México un total de 1,653 especies de escarabajos carábidos, pertenecientes a 45 tribus y 179 géneros, y la riqueza potencial de especies aumenta a 2,093 especies de carábidos.

**Palabra Clave:** lista taxonómica, Carabidae, México.

#### CHECKLIST ADDITIONS

The species listed below follow the same style as in the previous publication (Shpeley 2026). The species are inserted by using an alphabetic character at the appropriate number in the previous checklist. Of particular note, bold font for the checklist numbers below represents species described from specimens collected only in Mexico. Abbreviations used for states below are as follows: BCN (Baja California Norte), CDMX (Ciudad de México), CHIH (Chihuahua), GRO (Guerrero), JAL (Jalisco), MICH (Michoacán), NAY (Nayarit), NL (Nuevo León), SIN (Sinaloa), SON (Sonora), TAMPS (Tamaulipas), VER (Veracruz), and YUC (Yucatán). As in the previous publication (Shpeley, 2026), the superscript 1, i.e. <sup>1</sup>, refers to Erwin and Pearson (2008) and the superscript 56, i.e. <sup>56</sup>, refers to Wiesner (2020).

**0090a.** *Tetracha brzoskai* Naviaux 2007

JAL<sup>1,56</sup>, NAY<sup>1,56</sup>

**0092a.** *Tetracha carolina moraveci* Naviaux 2007

CDMX<sup>1,56</sup>

**0093a.** *Tetracha impressa* (Chevrolat, 1841)

TAMPS<sup>1,56</sup>, VER<sup>1,56</sup>

**0093b.** *Tetracha rawlinsi* Davidson & Naviaux 2006

NAY<sup>1,56</sup>

**0093c.** *Tetracha sericea* Naviaux 2007

JAL<sup>1,56</sup>, SIN<sup>1,56</sup>, SON<sup>1,56</sup>

**0093d.** *Tetracha sinaloa* Huber and Shetterly, 2019

SIN<sup>56</sup>

**0095a.** *Tetracha vandenberghai* Naviaux 2007

JAL<sup>1,56</sup>

**0100a.** *Brasiella hemichrysea cyanosparsa* (Chaudoir, 1852)

YUC<sup>56</sup>

**0100b.** *Brasiella hemichrysea fuscostrigata* Mandl, 1963

CHIH<sup>1,56</sup>

**0101a.** *Brasiella janeelisae* Huber and Stamatov, 2020  
GRO<sup>56</sup>

**0101b.** *Brasiella kistleri* Huber and Stamatov, 2015

JAL<sup>56</sup>

**0101b.** *Brasiella lassalei* Dheurle 2012

JAL<sup>56</sup>

**0119a.** *Cicindela pulchra* Say, 1923

NL<sup>1,56</sup>

**0132a.** *Cicindelidia cyanipleura* Duran and Roman, 2020

JAL<sup>56</sup>

**0133a.** *Cicindelidia dugesi* (Bates, 1884)

GRO<sup>56</sup>, MICH<sup>56</sup>

**0139a.** *Cicindelidia hemorrhagica woodgatei* (Casey, 1913)

BCN<sup>56</sup>

**0158a.** *Cicindelidia obsoleta neojuvencilis* (Vogt, 1949)

?TAMPS<sup>56</sup>

**0201a.** *Dromochorus chaparralensis* Duran, Herman, Roman and Egan, 2018

TAMPS<sup>56</sup>

**0201b.** *Dromochorus velutinigrens* Johnson, 1991

TAMPS<sup>56</sup>

#### CONCLUDING REMARKS

With the addition of 19 species to the checklist, the following states in Table 4 (Shpeley 2026) will have new numbers of species: Baja California Norte (160), Ciudad de México (135), Chihuahua (254), Guerrero (284), Jalisco (305), Michoacán (223), Nayarit (212), Nuevo León (178), Sinaloa (239), Sonora (341), Tamaulipas (256), Veracruz (610) and Yucatán (86). Shpeley (2026) stated the total number of described species of Carabidae in Mexico was 1,634 species, and the potential species richness was a total of 2,074 species when morphospecies were included. The addition of 19 more species presented here to the Mexico

carabid fauna increases the total number of described species to 1,653. The potential species richness for Carabidae in Mexico would also increase by 19 from 2,074 to a total of 2,093 species.

**CORRECTIONS** to Shpeley (2026)

P. 56, Fig. 1B: *Cicindelidia obsoleta santaclarae* (Bates) (Sonora; 17 mm; UASM372601).

P. 56, Fig. 1C: *Cicindelidia nebuligera* (Bates) (Durango; 10.0 mm; UASM347606).

Recibido: 27 de mayo 2026

Aceptado: 17 de junio 2026

**LITERATURE CITED**

Erwin, T.L. and D.L. Pearson. 2008. *A Treatise on the Western Hemisphere Caraboidea (Coleoptera): Their classification, distributions, and ways of life. Volume II. Carabidae – Nebriiformes 2 – Cicindelitae*. Pensoft, Sofia-Moscow.

Shpeley, D. 2026. An annotated checklist of the ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Mexico, including some nomenclatural changes. *Dugesiana* 33(1): 3-59.

Wiesner, J. 2020. *Checklist of the Tiger Beetles of the World*. 2nd Edition. Edition Winterwork, Borsdorf.

**HOMENAJE A  
BIÓLOGA MARÍA EUGENIA DÍAZ BATRES**



## Editorial

Como ya es una tradición en *Dugesiana*, este número está dedicado a la Bióloga María Eugenia Díaz Batres, reconocida entomóloga mexicana quien ha dedicado casi 60 años al trabajo curatorial de la Colección Entomológica del Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental de la Ciudad de México “Dr. Alfredo Barrera Marín” (MHNCM). Durante este tiempo, Maru, como es conocida por muchas de sus amistades y colegas, ha resguardado con un cuidado excepcional el patrimonio de la colección, particularmente rica en especímenes de los órdenes Coleoptera y Lepidoptera.

Para los interesados en esos grupos, Maru siempre ha tenido las puertas abiertas para la consulta de la colección en la que se encuentran colecciones históricas importantes, como lo es la Colección Müller o parte de la Colección Halffter, además de ejemplares tipo de varias especies de México.

Sin lugar a dudas su trabajo ha sido excepcional y es gracias a ella que la colección se ha mantenido en perfecto estado desde su creación y hasta la fecha.

Pero además de su trabajo curatorial, también es destacable su labor como especialista de mariposas, grupo en el cual realizó algunas publicaciones. Sumado a esto, en sus inicios como bióloga fue también docente de biología a nivel secundaria y nivel medio superior.

Siendo el trabajo curatorial una de sus principales actividades, el futuro de las colecciones siempre ha sido su principal preocupación. Con esto en mente y con apoyo de la administración en turno del museo, fue parte del comité organizador de las reuniones sobre colecciones entomológicas, dentro del propio museo o en los congresos de la Sociedad Mexicana de Entomología. Desafortunadamente, estas reuniones dejaron de realizarse a pesar de los logros que se habían obtenido en las pocas ediciones que se realizaron. El más importante, sin lugar a dudas, la creación de un directorio de colecciones, que por su tiraje restringido, actualmente no es fácil de conseguir.

Gracias a los autores que se sumaron a este homenaje y contribuyeron con un manuscrito en honor a Maru. Gracias también a los revisores por su tiempo y dedicación. Finalmente, gracias a la Universidad de Guadalajara por todo el apoyo recibido para el trabajo editorial de la revista.

Maru, con mucho cariño te dedicamos este homenaje. Gracias por tu dedicación y tu labor en la colección.

A los lectores y autores, los invitamos a que sigan enviando sus trabajos a *Dugesiana*, nuestra revista de entomología.

José L. Navarrete-Heredia

## Editorial

As has become a tradition in *Dugesiana*, this issue is dedicated to Biologist María Eugenia Díaz Batres, a distinguished Mexican entomologist who has devoted nearly six decades to the curation of the Entomological Collection of the Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental de la Ciudad de México “Dr. Alfredo Barrera Marín” (MHNCM). Throughout these years, María Eugenia—affectionately known as Maru by her friends and colleagues—has safeguarded this invaluable scientific collection with exceptional care, particularly its rich holdings of Coleoptera and Lepidoptera.

For researchers interested in these groups, Maru has always kept open doors for researcher interested in studying the collection, which houses historically significant holdings, including the Müller Collection, part of the Halffter Collection, and type specimens representing numerous species from Mexico. Her willingness to support visiting researchers has made the MHNCM collection an important resource for the entomological community.

Her contribution has been extraordinary. Thanks to her dedication, the collection has remained in excellent condition since its establishment and continues to serve as an important entomological repositories.

Beyond her curatorial work, Maru has also made important contributions as a specialist in butterflies, publishing some scientific papers on the group. Earlier in her career, she also devoted herself to teaching biology at both the secondary and high school levels, reflecting her longstanding commitment to biological education.

Because curatorial work has been one of her principal professional responsibilities, the future of biological collections has always been among her greatest concerns. With this vision, and with the support of the museum administration at the time, she served on the organizing committee of several meetings devoted to entomological collections, held both at the museum and during the congresses of the Sociedad Mexicana de Entomología. Although these meetings were unfortunately discontinued despite their achievements, they produced significant outcomes. Among the most important was the publication of a directory of entomological collections, which, due to its limited distribution, has become difficult to obtain today.

We sincerely thank all the authors who joined us in this tribute by contributing manuscripts in honor of Maru. We are equally grateful to the reviewers for their time, dedication, and valuable contributions. Finally, we acknowledge the Universidad de Guadalajara for its continued support to the editorial work of *Dugesiana*.

Maru, it is with great affection and deep appreciation that we dedicate this tribute to you.

To our readers and authors, we invite you to continue submitting your contributions to *Dugesiana*, our journal dedicated to the study of entomology.

José L. Navarrete-Heredia

## **María Eugenia Díaz Batres curadora de la Colección Nacional de Insectos del Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental de la Ciudad de México**

### **María Eugenia Díaz Batres curator of the Colección Nacional de Insectos del Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental of the Ciudad de México**

#### **Alma S. Rivas-Amante**

Centro de Estudios en Zoología, Departamento de Botánica y Zoología, CUCBA, Universidad de Guadalajara, alma.rivas4626@alumnos.udg.mx

María Eugenia Elsa Díaz Batres nació en la Ciudad de México el 18 de julio de 1944. Estudió la Licenciatura en Biología en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, en donde desarrolló su tesis titulada “Lepidoptera Papilionoidea de la Reserva de la Biósfera de la Michilía, Durango, México”.

Desde 1967 ha sido la investigadora y curadora responsable de la Colección Nacional de Insectos del Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental de la Ciudad de México “Dr. Alfredo Barrera Marín” (MHNCM), la cual tiene en la actualidad más de 50 mil ejemplares. En este espacio ha destacado su trabajo en la restauración de vitrinas y exposiciones temporales del MHNCM, y en especial la restauración de la Colección Müller de mariposas, que consta de 12,000 ejemplares de mariposas colectadas a fines del siglo XIX y principios del siglo XX. A la par de su trabajo en el museo, fue profesora de asignatura en el Colegio de Ciencias y Humanidades plantel Oriente, durante 5 años, y Coordinadora de Biología en la Escuela Secundaria 115 durante 10 años.

Fue la encargada de la Sección Educativa del MHNCM de 1967 a 1980. Posterior a ese periodo, sigue colaborando en la sección educativa del museo, atendiendo a grupos escolares, maestros y público en general, durante la visita al museo y a la colección. También colaboró en la planeación, el diseño, la organización y la impartición de cursos de verano para alumnos de primaria y secundaria con diferentes temáticas de insectos, tanto en el MHNCM como en otras instituciones.

A lo largo de su trayectoria profesional, ha buscado formarse profesionalmente y actualizarse en temas como Colecciones de Insectos y Ácaros de Importancia Agrícola y Forestal, Almacenaje de Colecciones de Museos, así como Restauración y Conservación de Obras Museográficas. Además, ha asistido a numerosos congresos de entomología.

Tuvo la oportunidad de coordinar las reuniones del Grupo de Colecciones Entomológicas y Acarológicas desde 1993 hasta 1996; también, el tercer y cuarto Taller de Colecciones de Insectos y Ácaros de Importancia Agrícola y Forestal entre 1994 y 1996. Ha sido miembro de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología y de la Sociedad Mexicana de Entomología, de la que fungió como Vocal Secretario entre 1995 y 1997. A su vez, fue fundadora del Grupo de Colecciones Entomológicas y Acarológicas, y fundadora y miembro del Comité Editorial de la Revista “Acta de Chapultepec” y del Boletín “Curador Entomológico y Acarológico”.

Participa activamente en la organización y montaje de exposiciones entomológicas, y ha impartido conferencias y pláticas acerca de la colección de insectos del MHNCM, sobre mariposas, y otros insectos, en diversos foros.

Realiza investigación y colaboración en distintas instituciones con proyectos para la identificación de lepidópteros y asesoría de tesis sobre el mismo taxón. Sus publicaciones, editadas en revistas y libros, se han enfocado en la ecología, distribución, y las colecciones de Lepidoptera y otros insectos, principalmente de México, y en particular de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, en Durango, y del Bosque de Chapultepec, en la Ciudad de México.

Durante casi 60 años de trabajo, con su labor y dedicación ha impactado de forma positiva a muchas personas de todas las edades, de modo que del 2012 al 2023 hubo una sala del MHNCM que se nombró “Sala Entomológica: Ma. Eugenia Elsa Díaz Batres”. Es una mujer orgullosa de su trabajo, que ha tenido clara su misión en el MHNCM y la ha cumplido con amor y devoción. Podemos resaltar que su trabajo ha estado siempre comprometido con la formación, conservación, actualización y consulta de la Colección de Insectos que el Museo de Historia Natural alberga desde hace 60 años. En palabras de ella misma, *la colección es la tarjeta de presentación más grande que puede existir*, pues ha sido su principal compromiso profesional, y tenerla en buen estado tras tantos años de estar a cargo, es su mayor logro y satisfacción.



María Eugenia Díaz Batres. Cortesía de María Eugenia Díaz Batres y José G. Palacios-Vargas.



## Parsimony and consilience: monophyly from a logical-epistemological approach, exemplified with exochorionic morphogeny of Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea)

## Parsimonia y consiliencia: monofilia desde un enfoque lógico-epistemológico, ejemplificado con morfogenia exocoriónica de Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea)

Adrián Flores-Gallardo<sup>1,2</sup>, Omar Ávalos-Hernández<sup>1,3</sup>, Sandra Nieves-Uribe<sup>1,4</sup> and Jorge Llorente-Bousquets<sup>1,5\*</sup>

<sup>1</sup>Museo de Zoología (Entomología), Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 04510, CDMX, México. <sup>2</sup>emileusher@hotmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3144-163X>. <sup>3</sup>omaravalosh@ciencias.unam.mx, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5476-9400>. <sup>4</sup>s.nieves.uribe@outlook.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6497-9639>. <sup>5</sup>Smithsonian Institution, PO Box 37012, Washington, DC. 20013–7012 USA.

\*Corresponding author: [llorentebousquets@gmail.com](mailto:llorentebousquets@gmail.com), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0876-0533>

### ABSTRACT

A logical-epistemological analysis and a defense of the Principle of Parsimony, based on inductive consilience, are presented to re-evaluate monophyly as the theoretical foundation of phylogenetic systematics; the results are exemplified through a case study of exochorionic morphogeny of Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). The central epistemology and abductive logic of phylogenetic systematics *sensu* Hennig are expounded, following Fitzhugh's proposal. Sober's philosophical research on parsimony and its use in phylogenetic systematics, reformulated as the 'Extended Parsimony Model,' is reviewed. In conclusion, the 'Principle of Triple Consilience with Intergrades' is proposed as an independent justification for the Principle of Parsimony. In the case study, the model is used to review the contributions of exochorionic morphogeny in the discussion of the 'Klots hypothesis' on the genus *Leptophobia* Butler, 1870. It is shown that: i) exochorionic characters allowed for an improved version of the hypothesis, insofar as being more consilient; ii) morphogeny, reinterpreted through Goethe's 'genetic method', serves as a 'bridge' theory between morphology and phylogeny in explaining synapomorphies through monophyly.

**Key words:** egg, morphology, abduction, *Leptophobia*, consilience, Goethe, auxiliary principle.

### RESUMEN

Se presenta un análisis lógico-epistemológico y una defensa del Principio de Parsimonia, basada en consiliencia inductiva, para reevaluar la monofilia como fundamento teórico de la sistemática filogenética; los resultados se ejemplifican mediante un estudio de caso sobre morfogenia exocoriónica de Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). Se exponen la epistemología central y la lógica abductiva de la sistemática filogenética *sensu* Hennig, siguiendo la propuesta de Fitzhugh. Se revisa la investigación filosófica de Sober sobre la parsimonia y su uso en la sistemática filogenética, reformulada como 'Modelo de Parsimonia Extendida'; en conclusión, se propone al 'Principio de Triple Consiliencia con Intergrados' como justificación independiente del Principio de Parsimonia. En el estudio de caso, el modelo se utiliza para revisar las contribuciones de la morfogenia exocoriónica en la discusión de la 'hipótesis de Klots' sobre el género *Leptophobia* Butler, 1870. Se muestra que: i) los caracteres exocoriónicos permitieron obtener una versión mejorada de la hipótesis, en tanto más consiliente; ii) la morfogenia, reinterpretada a través del 'método genético' de Goethe, sirve como teoría 'puente' entre la morfología y la filogenia en la explicación de sinapomorfías mediante monofilia.

**Palabras clave:** huevo, morfología, abducción, *Leptophobia*, consiliencia, Goethe, principio auxiliar.

Probably one of the most pressing philosophical problems in phylogenetic systematics, situated at its theoretical core, is providing justification for Hennig's (1966: 121) so-called 'auxiliary principle', which assigns evidential value to synapomorphies for monophyly hypotheses. Correctly understood, addressing this problem ultimately amounts to provide an independent justification for the Principle of Parsimony (PAR). In this paper, we approach the issue through a logical and epistemological analysis of the concept of parsimony, and its application in phylogenetic systematics, and propose that its best available independent justification is through a stronger version of inductive consilience, based

on gradualist 'triple parallelisms' between form, time, and space. We exemplify these results through a case study of oocytic —exochorionic— morphology, applied to butterfly phylogenetic systematics.

Since Plato's *Theaetetus* ([c.a. 369 B.C.E] 1988: 210a–b), justification (*logos*) is considered a necessary —though, following Gettier (1963), not sufficient— component of knowledge. In a broad sense, *reliabilism* encompasses theories of justification that emphasize the role of reliable, 'truth-conductive' processes in belief formation (García-Campos & Vázquez-Gutiérrez 2012: 4,5). In this paper, we adopt two core premises: i) logical analysis is a

necessary —not sufficient— component of epistemological research; and ii) the justification of an epistemic tool or content is an argument for its reliability, where its degree of logical strength and the empirical adequacy of its premises serve as gradual truth-conducive properties. We sought to justify PAR, operational in phylogenetic systematics through the auxiliary principle, by proposing an alternative principle X that imposes stricter demands for empirical adequacy and logically entails it ( $X \rightarrow \text{PAR}$ ). Given the inherent complexity of scientific research, we propose a gradualist criterion: the use of PAR is justified to the degree that it meets the requirements for the application of X.

The paper is divided into three major sections. In the first section, the core epistemology of phylogenetic systematics *sensu* Hennig (1965, 1966) is outlined, with emphasis on its logical abductive structure following Fitzhugh's (2006a) proposal. In the second section, Sober's (1988, 1989, 1994, 2000, 2008, 2015) line of philosophical research on PAR in general, plus its meaning and particular usage in phylogenetic analysis, is revised and reframed as 'Extended Parsimony Model' (PAR+). The 'Principle of Triple Consilience with Intergrades' (3PCI) is proposed as an independent (non-circular) justification for PAR, insofar as 3PCI imposes stricter demands for empirical adequacy than PAR and logically entails it ( $3\text{PCI} \rightarrow \text{PAR}$ ). In the third section, an ongoing research program of exochorionic morphology and morphogeny applied to phylogenetic systematics of Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) is presented as a case study, in which PAR+ is used to review the contributions of the exochorionic morphogeny to the discussion of the 'Klots hypothesis' (Hernández-Mejía *et al.* 2015). It is shown that: i) exochorionic characters allowed for a better-justified version of Klots hypothesis, by making it more consilient *sensu* 3PCI; ii) exochorionic morphogeny, reframed through Goethe's (Goethe [ca. 1790] 2009) 'Genetic Method', served as a 'bridge' theory between morphology and phylogeny in the explanation of synapomorphies by monophyly.

#### PHYLOGENETICS' EPYSTEMOLOGY AND LOGIC: AN OUTLINE

**Phylogeny as a foundation for systematics.** One of the core epistemological questions in systematics is how systems of characters allow for the delineation of species and other biological groups. Arguably, the answer lies in the concept of *homology* and its historical transformation into the concepts of *homogeny* and *homoplasy*. Owen (1843: 379) defined *homologues* as the same organ in two or more organisms, regardless of their variations in form and function. This concept dominated idealist morphology from its disciplinary demarcation by Gegenbaur (1878) to its post-Darwinian conceptual transformation influenced by Haeckel (Laubichler 2014, Rieppel 2016). Homologues retain their original meaning of 'sameness' as they occupy the same places within a given 'structure'. But, after Darwin, the sort of hypothetical explanation for the occurrence

of homologues could be either homogeny (same origin) or homoplasy (different origin, plasticity) *sensu* Lankester (1870). Homogenetic homology, understood as an explanation for the occurrence of homologues due to a common cause, acquired two meanings: 1) *ontogenetic*, when organs or structures originate from the same part or primordium of the embryo; 2) *phylogenetic*, when inherited from a common ancestor.

Haeckel (1866: 22–30) introduced the term *morphogeny* to refer to the post-Darwinian use of the term *evolution*, derivative from the German *Entwicklungsgeschichte*, 'history of development'. He clarified this term by introducing two other neologisms: i) *Ontogeny*, *i.e.*, individual or organismal development, studied by *Embryology*, and; 2) *Phylogeny*, *i.e.*, collective development or descent with modification, studied by *Paleontology*. According to Rieppel (2014, 2016: xvi, xvii, 50), the 'Hennigian revolution' can be considered the culmination of a history that began with Haeckel's coining of the term and concept of phylogeny, driven by two main goals: i) the search for a scientific foundation for systematics; ii) a system to explore the multidimensionality of biology (Rieppel 2014: 299).

Based on Zimmerman (1931, see also Hamilton 2014: 100), Hennig (1965: 97) defined 'phylogenetic relationship' as follows: "species, B, is more nearly related to species, C, than to another species, A, when B has at least one ancestral species source in common with species C which is not the ancestral source of species A." With this relational concept established, the degree of phylogenetic relationship between 'sister species' is the relative age of their exclusive 'mother' ancestral species. The core ideas (Schmitt 2014: 53) of phylogenetic systematics are: i) the natural system is based strictly on phylogenetic relationships; ii) monophyly is the only correct foundation in the formation of natural groups; iii) the degree of phylogenetic relationship between species and monophyletic groups is the relative age of their exclusive common ancestor; iv) monophyletic groups are diagnosable by the presence of synapomorphies. The following sections outline the most relevant epistemological and logical aspects of phylogenetic systematics *sensu* Hennig (1965, 1966) to inform the paper's later discussion.

**Semaphoront as empirical unit of phylogenetic analysis.** The central task of phylogenetic systematics is the search for sister groups, *i.e.*, unveiling the natural system of species according to their relations of exclusive common ancestry. However, the empirical unit of study in phylogenetic systematics is not the species or even the individual organism, but rather the 'character bearer' or *semaphoront* (Hennig 1950: 9; 1966: 6, 65; *Merkmalsträger sensu* Hennig 1947: 276; see also Havstad *et al.* 2015: 580). The semaphoront is defined as a stable phase during an organism's 'ontogeny' (development), without internal changes among its parts or in its relations with other organisms. The classic Hennigian example is each of the stages in the life cycle of a holometabolous insect, but it can be shorter and

applies to all organisms with any type of development.

According to Rieppel (2016: 312), a semaphoront is: “The same yet changing individual through time [...] a material (substantial) body extending in the three spatial dimensions and with a variable duration in time, in short, an individual.” This point of view aligns with the ‘semaphorontic view’ of homology (Havstad *et al.* 2015), in which characters, just as the semaphoronts they partake of, are conceived as causally connected temporal parts of ontogenetic, phylogenetic, or in general, morphogenetic processes. It also supports Hennig’s conception of apomorphic characters as homologous to their plesiomorphic counterparts, within a ‘transformationist paradigm’ (Havstad *et al.* 2015: 578, 579).

Despite its original importance, the concept of *semaphoront* is now almost entirely ignored in the phylogenetics literature. This may be due to the ontological neutrality of much contemporary phylogenetics, with its tendency to move away from theoretical–conceptual foundations, toward the instrumentalization using computational algorithms in character analysis (Rieppel 2007, 2014). It can also be so due to the belief that semaphoronts are irrelevant in phylogenetics based on sequence data, as particularly evident in phylogenomic systematics, where: “morphology of butterflies and their life stages (including caterpillar foodplant preferences) are encoded in these genomic sequences. [...] As a result, genome-scale phylogenetic trees [...] represent the entire organism and therefore enable us to judge more accurately about its evolution” (Zhang *et al.* 2020: 2–4, 2021: 3). However, semaphoronts and the semaphorontic view of homology are still relevant in systematic phylogenetics, particularly for morphogeny, as will be stated in this paper.

**Monophyly as naturalness and the ‘auxiliary principle’.** Hennig (1965: 102, 103) referred to groups as polyphyletic, paraphyletic, or monophyletic, depending on whether they are outlined by convergence, symplesiomorphy, or synapomorphy. Synapomorphies *sensu lato*, *i.e.*, apomorphies shared by at least two species, are considered the only homogens *sensu* Lankester (1870), *i.e.*, possible evidence of monophyly. Hennig’s (1966: 73) ‘monophyletic group’ coincides with Haeckel’s ‘tribe’ (*Stamm*) (Willmann 2003: 458, 459), as comprising all descendant species of an exclusive common ancestor. ‘Naturalness’ and ‘monophyly’ are synonymous *salva veritate* in phylogenetic systematics: all and only monophyletic groups are natural, *i.e.*, objectively existing in nature regardless of human detection or interests.

We assume that synapomorphy arose as an autapomorphy in the ancestral species and was inherited by all and only its descendant species. Thus, hypotheses of groups of species’ monophyly and apomorphic characters’ homogeneity occur simultaneously in the production of phylogenetic hypotheses, by means of the same causal theory (Fitzhugh 2006a: 58, 59; see *Theory of Descent with Modification*

(**TDM**) section in this paper). The default hypothetical explanation of a synapomorphy by monophyly is the guiding theoretical ‘auxiliary principle’ of the Hennigian method: “I have therefore called it an “auxiliary principle” that the presence of apomorphic characters in different species “is always reason for suspecting kinship [*i.e.*, that the species belong to a monophyletic group], and that their origin by convergence should not be assumed a priori” (Hennig 1966: 121).

Hennig (1966: 121; see also Mooi & Gill 2016: 259, 264) insisted on this point through an argument that can be called of ‘indispensability’, on the side of the homogenetic explanation, and of ‘burden of proof’, on the homoplastic alternative; meaning that without this principle: “phylogenetic systematics would lose all the ground on which it stands.” Indeed, Hennig’s definition of phylogenetic relationship necessitates the proposal of at least one hypothesis of monophyly. In light of the seemingly ubiquitous nature of homoplasy, the auxiliary principle remains perhaps the most contentious aspect of Hennigian theory; as such, it serves as the focal point of the logical and epistemological analysis in this paper.

**Heterobathmy and the ‘outgroup’ polarization method.** ‘Heterobathmy’ (*chevauchement des spécialisations* in Dollo 1895, *Spezialisationskreuzugen* in Abel 1909, *Heterobathmie der Merkmale* in Takhtajan 1959, adopted by Hennig 1965: 106, 107; see also Takhtajan 2009, Rieppel 2016: 75–77, 320–322) refers to the combination of primitive and derived character states in organisms of one or more species. This phenomenon arises from different rates of character transformation, *i.e.*, *heterochrony sensu lato*. The original Haeckelian neologism referred to different rates of character transformation at the ontogenetic level, *i.e.*, during the life cycle of organisms (McKinney & McNamara 1991: 6, 7, 12). As the main cause of heterobathmy, heterochrony refers to different rates of transformational homology among plesiomorphies, autapomorphies, and synapomorphies at the phylogenetic level. Heterobathmy underpins the Hennigian shift in phylogenetics, by replacing the Haeckelian search for ancestor-descendant species with a search for common ancestry (Rieppel 2016: 75), leading to the search for sister groups diagnosed by shared synapomorphies.

Every synapomorphy of a monophyletic group is homologous to some autapomorphy of its ancestral species, which must have exhibited the plesiomorphic state of that same character before it became autapomorphic. Thus, Hennig (1965: 107) asserts that the group most closely related to the diagnosed monophyletic group should exhibit the plesiomorphic and conserved state of that same character. This reasoning underlies the ‘outgroup’ method for character polarization, *i.e.*, the outgroup to the studied group provides the relatively plesiomorphic characters or character states.

**Logic of producing and testing phylogenetic hypotheses.** A crucial —yet often overlooked— aspect of phylogenetics’ epistemology, is the types of logical inferences involved along with their respective degrees of strength and reliability. Fitzhugh (2006a) presented a resume of the roles of logical inferences in general scientific methodology *sensu* Peirce (1878: 472; Fitzhugh 2006a; see also Deely 1994: CP 2.776, 2.777), followed by a semi-formal analysis of abduction in phylogenetic systematics. The author also has researched a quasi-nominalistic proposal of definition of ‘species’ as ontologically neutral explanatory hypotheses (Fitzhugh 2005), character coding (Fitzhugh 2006b) and the impossibility of character data or alternative phylogenetic hypotheses to serve as test evidence (Fitzhugh 2012). For the purposes of this paper, we focus on his account of the logic and epistemology of scientific research, with emphasis on the abduction of phylogenetic hypotheses.

Together with Fitzhugh’s own references, especially the works of Cleland (2011, 2013) on common cause explanation, the reader can consult the works of Aliseda (1997, 2003, 2004a,b, 2005, 2006, 2007, 2014) for a broad and in-depth overview of abduction and its creative or inferential functions in both experimental and historical sciences, mathematics, pure logic and artificial intelligence. Although some criticisms of Fitzhugh focus on the application of computerized algorithms to molecular data, his logical-epistemological points of discussion addressed herein apply to any character system, in any semaphoront, and for any recognizable species through an operational concept akin to Hennigian phylogenetic systematics. Reference can be made to the work of Suárez-Díaz & Anaya-Muñoz (2007) for a historical and contemporary overview of the methodological problems inherent in the use of molecular characters in computerized phylogenetic systematics, the common thread of which is a long-standing search for ‘mechanical objectivity’ *sensu* Daston & Galison (1992, 2007; see also Flores-Gallardo *et al.* 2022). Regarding the ‘species problem’ and its impact —or oversight— in contemporary phylogenetic practice, the historical and philosophical works of Kitcher (1987), Mayden (1997), Stamos (2003), Wilkins (2009), Richards (2010), and Zachos (2016) can be consulted.

According to Peirce’s Aristotelian model (1878), there are three basic types of inference: *deduction*, *induction*, and *abduction*, which are variations of the same basic type of argument, the syllogism, through the permutation of its parts:

Major premise	( <i>Rule</i> )
<u>Minor premise</u>	( <i>Case</i> )
Conclusion	( <i>Result</i> )

The third, abduction (*Rule* and *Result*, therefore *Case*), occurs in the production of explanatory hypotheses (*Case*) for particular events (*Result*) using a general law (*Rule*), as in hypotheses of phylogenetic relationships. The basic idea

is that to ‘explain’ something means to subsume it under a general ‘rule’, understood as a theory of cause-and-effect relations. Hempel (1965: 249, 250) states that explanatory causes (*explanans*) and explained effect (*explanandum*) must be subject to logical strict implication (*explanans* → *explanandum*), and scientific explanation must contain general laws. In Peirce’s conception of abduction, sometimes called ‘inference to the best explanation’, the production of explanatory hypotheses for surprising facts generally does not have deductive validity, *i.e.*, assuming all premises are true does not guarantee the truth of the conclusion. It is only an ‘explanation sketch’ *sensu* Hempel (1965: 424, Fitzhugh 2006a: 45) insofar: “as presenting the general outlines of what might well be developed by gradual elaboration and supplementation.” Phylogenetic hypotheses, in particular, require appeal to mechanisms of speciation and character replacement to obtain a complete —and testable— explanatory hypothesis. The operational relations between types of inference in scientific inquiry are: i) a hypothesis is generated by abduction; ii) potential test evidence is obtained by deduction, under the assumption that the causal conditions presented in the hypothesis occur; iii) a test is performed by induction, leading to the hypothesis’ confirmation, refutation, or revision.

Fitzhugh (2006a: 18) mentions that abduction, a.k.a. ‘inverse deduction’, ‘inverse *modus ponens*’ or ‘retroduction’ —not to be confused with Cleland’s (2011) ‘retrodiction’, *i.e.*, a deductive contrastive test for a historical hypothesis obtained by abduction—, is often understood as ‘reasoning backwards’, from consequent (*Result*) to antecedent (*Case*) conditions subject to causality through strict implication (*Rule*). Beyond the syllogistic account of Peirce and Fitzhugh, abduction of an explanatory hypothesis H given some evidence E is usually formalized as follows in standard propositional logic:

H → E	( <i>Rule</i> )
<u>E</u>	( <i>Result</i> )
H	( <i>Case</i> )

As such, abduction is indistinguishable from the ‘Affirming the consequent’ fallacy. This should not be of concern, since the ‘fallacious’ attribution only means that abduction isn’t a valid (*i.e.*, deductive) inference, which was not expected to be the case. However, in the context of hypothetical scientific explanation, abduction says something slightly different: that given an implication taken as necessary (□), *i.e.*, with the strength of a theoretical principle (*Necessary Rule*), together with evidence of its consequent (*Result*), we can infer the possibility (◇) of the antecedent (*Possible Case*). In modal logic, this would be formalized as follows:

□(H → E)	( <i>Necessary Rule</i> )
<u>E</u>	( <i>Result</i> )
◇H	( <i>Possible Case</i> )

In the following discussion, we frame hypothesis testing primarily as *empirical demodalization*: an operation by which a modal possibility ( $\Diamond A$ ) is compared against empirical data to yield its assertion ( $A$ ) or negation ( $\neg A$ ), thereby fixing its truth value within a provisional factual framework. This notion of testing is coherent with Fitzhugh (2006a: 14, 95), drawing on Peirce (Deely 1994: CP 5.168) and Hilpinen (2000: 93). Demodalization is a necessary condition for testability in scientific inquiry; accordingly, we will address the alleged testability of phylogenetic hypotheses through the addition of characters or comparison with alternative phylogenies.

**Theory of Descent with Modification (TDM).** Fitzhugh (2006a: 51–52) proposed a semi-formal theoretical statement as the core foundation of phylogenetic systematics, to which, in consistency with its original conception by Darwin (1859: 565), he refers to as the *Theory of Descent with Modification* (TDM) and states the following:

**TDM:** *If character  $\alpha$  existed among members of an ancestral species  $h$ , which was an effect of an earlier speciation event, and this character was subsequently replaced during tokogeny by character  $\beta$  among members of  $h$ , and  $h$  later underwent speciation, then members of the descendant species would exhibit character  $\beta$ .*

That is, the explanation for the presence of character  $\beta$  is being a synapomorphy originating as an autapomorphy in the ancestral species  $h$  from the plesiomorphy  $\alpha$ . This theoretical-axiomatic statement underpins Hennig's 'auxiliary principle', *i.e.*, the inference of monophyly from the presence of synapomorphies. TDM states, *grosso modo*, that if X group of at least two species is monophyletic (Mono-X), then X will exhibit at least one synapomorphy (Syn-X). The abduction of hypothetical monophyly by means of TDM and the presence of synapomorphy would be as follows:

$$\frac{\square(\text{Mono-X} \rightarrow \text{Syn-X}) \quad (\text{Necessary Rule / TDM})}{\text{Syn-X} \quad (\text{Result / Evidence})} \\ \Diamond \text{Mono-X} \quad (\text{Possible Case / Hypothesis})$$

Thus TDM, taken as theoretical principle, allows for the explanation of synapomorphies as the effect of hypothetical monophyly, *e.g.*, if X = species of Lepidoptera, we hypothesize their monophyly ( $\Diamond \text{Mono-X}$ ) from TDM and the presence of wings with scales as a synapomorphy (Syn-X). However, this inferential scheme is epistemologically problematic and controversial. In its broadest sense, this controversy revolves around the concept of parsimony and the application of its associated principle in phylogenetic systematics.

## PARSIMONY IN PHYLOGENETIC SYSTEMATICS

**The problem of synapomorphy as evidence of monophyly.** Since the first English-language publications of Hennig's work (1965, 1966), phylogenetic systematics has

generated polarized reactions. Given that monophyly is the central concept of phylogenetic systematics, one crucial question informing some of these controversies is: what justifies the interpretation of synapomorphy as evidence of monophyly? The discussion of this problem has involved concepts that do not belong to Hennig's original conception but to his later developments by adherents of the so-called 'pattern cladism' (Nelson & Platnick 1981, Patterson 1982, see also Rieppel 2014; Williams & Ebach 2014). One of the most persistent controversies concerns the methodological dispute between parsimony and likelihood as guiding principles for phylogenetic hypotheses production (Suárez-Díaz & Anaya-Muñoz 2007). Elliot R. Sober (1988, 1989, 1994, 2000, 2008, 2015) has dedicated much of his philosophical work to studying the inferential and evidential roles of parsimony and likelihood, both in science in general and in biology and phylogenetic systematics in particular.

Sober (1989: 265–26) emphasizes that the fundamental postulate of phylogenetic systematics is that only synapomorphies constitute evidence of (possible) phylogenetic relations, *i.e.*, of monophyly. Crucially, he attributes the correctness of this reasoning to an issue of parsimony: the homogenetic hypothesis is, in principle, more acceptable than the homoplastic one, because it is the 'most parsimonious' explanation of the observed correlations between homologous characters. For Sober, however, an indispensability argument like the Hennigian one is not sufficient to justify the application of this principle.

### Parsimony *sensu lato* (Pa) and its principle (PAR).

The concept of parsimony, or 'simplicity,' as economy of expressive or inferential resources with descriptive or explanatory roles, has a philosophical tradition that can be traced back to Aristotle (Sober 2015: 2, 5–9). It is often associated with the so-called 'Ockham's razor' (*novaculam istam Occami*), as formulated by Froidmont (1649: CAP. V, ART. III): *Non sunt multiplicanda entia sine necessitate*, *i.e.*, entities or processes—whether descriptive or explanatory—should not be multiplied unnecessarily. What Ockham said *ca.* 1323, in *Summa Totius Logicae* (Ockham 1675: XII), was that *frustra fit per plura quod potest fieri per pauciora* (Ockham 1675: XII), *i.e.*, 'it is futile to do with more what can be done with fewer'.

In contemporary philosophy of science and influenced by the seminal paper of Kuhn (1977) on the subject, simplicity is often considered an epistemic virtue, understood as an auxiliary tool in the choice between rival scientific theories or hypotheses subject to empirical underdetermination, *i.e.*, when the same body of observations equally serves as evidence. This is usually understood as, *ceteris paribus* ("all else being equal"), the simpler theory or hypothesis should be preferred, *i.e.*, the one that requires the fewest entities or processes to fulfill an explanatory function. Refer to this broad notion of explanatory simplicity as *parsimony sensu lato* (Pa) and its associated principle as the *Principle of Parsimony* (PAR):

**Pa:** *The most parsimonious theory or hypothesis is the one that minimizes the number of entities or processes required to fulfill its explanatory function.*

**PAR:** *ceteris paribus, the more parsimonious theory or hypothesis is preferred.*

Parsimony (Pa) is a gradual, extrinsic, and relational property of hypotheses or theories, when comparing them with rival hypotheses or theories. Pa is conceptually distinct from the additional epistemological principle (PAR) stating that, *ceteris paribus*, the more parsimonious hypothesis should be chosen. Below, definitions of parsimony are reviewed along with their respective logical relations; with Pa being the most general and weakest in a logical sense, PAR serves as the basis for all subsequent definitions, contextualized to each of them.

**Phylogenetic or ‘cladistic’ parsimony (PaC).** The *ceteris paribus* clause is rarely fulfilled in phylogenetic systematics, since the choice of causal theories and additional assumptions determine the phylogenetic hypotheses that can be obtained as cladograms. For example, if a different evolutionary model is used to analyze the same molecular data, different premises are involved, and the “all else being equal” clause is not satisfied. However, if the meaning of the *ceteris paribus* clause is weakened to ‘empirical adequacy,’ in this case, preservation of distributive relations among characters in the cladogram with respect to a data matrix, then PAR can be applied in phylogenetic systematics. Sober (1988: x, 27, 31, 2000: 176, 179–181) proposed a precise definition of cladistic parsimony (PaC):

**PaC:** *The most parsimonious phylogenetic hypothesis is the one that minimizes the number of evolutionary changes required to explain the observed characters altogether.*

Then, he asserts the ‘equivalence’ of that definition with the following two (PaC1, PaC2):

**PaC1:** *The most parsimonious phylogenetic hypothesis is the one that minimizes the number of homoplasies required to explain the observed characters altogether.*

**PaC2:** *Only synapomorphies, not symplesiomorphies, are evidence of phylogenetic relations between groups (i.e., of monophyly).*

His statement of logical equivalence (strict biconditional:  $\alpha \leftrightarrow \beta$ ; one holds if, and only if the other holds, i.e.,  $\alpha$  is both sufficient and necessary for  $\beta$ : ( $\alpha \rightarrow \beta$ ) and ( $\beta \rightarrow \alpha$ )), warrants careful analysis.

Obtaining the ‘most parsimonious’ cladogram *sensu* PaC involves minimizing the number of homoplasies as much as possible, i.e., logically,  $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC1}$  (Fig. 1. A, B). The converse,  $\text{PaC1} \rightarrow \text{PaC}$ , is not evident: minimizing the number of homoplasy hypotheses might not be sufficient to obtain the cladogram with the fewest evolutionary changes necessary to explain the observed characters altogether. However, the cladistic principle stipulates that groups be formed exclusively based on synapomorphies, not on symplesiomorphies or the number of autapomorphies. In fact, Sober’s (1988: 24, 2000: 177, 178) examples illustrating

the lack of parsimony in a tree with convergence include evolutionary changes uncoupled from cladogenesis along the same branch, i.e., phyletic changes or anagenesis, which should not appear in a cladogram *sensu stricto* (Fig. 1. B). If the only way to add evolutionary changes to a cladogram is through homoplasy, and these have already been minimized, then parsimony *sensu* PaC1 is sufficient to guarantee it *sensu* PaC; i.e.,  $\text{PaC1} \rightarrow \text{PaC}$ . Thus, the biconditional ( $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC1}$  and  $\text{PaC1} \rightarrow \text{PaC}$ ) is satisfied, and the definitions are logically equivalent:  $\text{PaC} \leftrightarrow \text{PaC1}$ .

Sober’s claim that the previous definitions and PaC2 are equivalent is unsound. In a later text, Sober (2000: 179) proposes an example where two different hypotheses, both obtained through symplesiomorphy, each require only one evolutionary change, i.e., they are equally parsimonious *sensu* PaC (Fig. 1. C, D). Overall, Sober (1988: 27, 31; 2000: 179, 180) argues that symplesiomorphies lack discriminative power in obtaining the most parsimonious cladogram *sensu* PaC. According to this argument, a failure of PaC2 (by grouping based on symplesiomorphies) leads to a failure of PaC, since the second requires the uniqueness of the most parsimonious hypothesis. In logical terms, we would have:  $\neg \text{PaC2} \rightarrow \neg \text{PaC}$ ; thus, by logical contraposition (i.e., ( $\alpha \rightarrow \beta$ ) being logically equivalent to ( $\neg \beta \rightarrow \neg \alpha$ )), we conclude that  $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC2}$ . However, the converse ( $\text{PaC2} \rightarrow \text{PaC}$ ) does not seem to hold. Through analyses based solely on synapomorphies (not symplesiomorphies), different cladograms can emerge that explain all the character observations with equal parsimony *sensu* PaC. Thus, PaC2 is a necessary condition for PaC (i.e.,  $\text{PaC} \rightarrow \text{PaC2}$ ), but not sufficient: it is not the case that  $\text{PaC2} \rightarrow \text{PaC}$ . Thus, PaC2 is not equivalent to PaC.

The previous analysis shows the relative logical weakness of PaC2 compared to PaC. The cladistic requirement of inferring monophyly only from synapomorphies is too weak by itself to obtain parsimony *sensu* PaC. However, the amendment is immediate considering the proof of  $\text{PaC} \leftrightarrow \text{PaC1}$ : it must be prescribed to maximize the hypotheses of homogeneity in explaining synapomorphies, which is cladistically equivalent to minimize the number of hypotheses of homoplasy. This is merely a paraphrasing of PaC1, which can be stated as follows (PaC1’):

**PaC1’:** *The most parsimonious phylogenetic hypothesis is the one that maximizes the number of homogenies required to explain the observed characters altogether.*

To be more precise, the most parsimonious phylogenetic hypothesis is the one that maximizes the coverage of TDM over the causal questions about characters encoded in the data matrix (Fitzhugh 2006a: 71–74, 2006c: 338), when explaining the presence of interspecific apomorphies by homogeneity given by the species’ monophyly. As noted by Fitzhugh (2006c: 327): “homogeneity and homoplasy hypotheses are always relational – it is only possible to refer to homoplasy hypotheses relative to homology hypotheses that were produced from the same inference. This accounts for the *ad hoc* nature of homoplasy hypotheses since they are

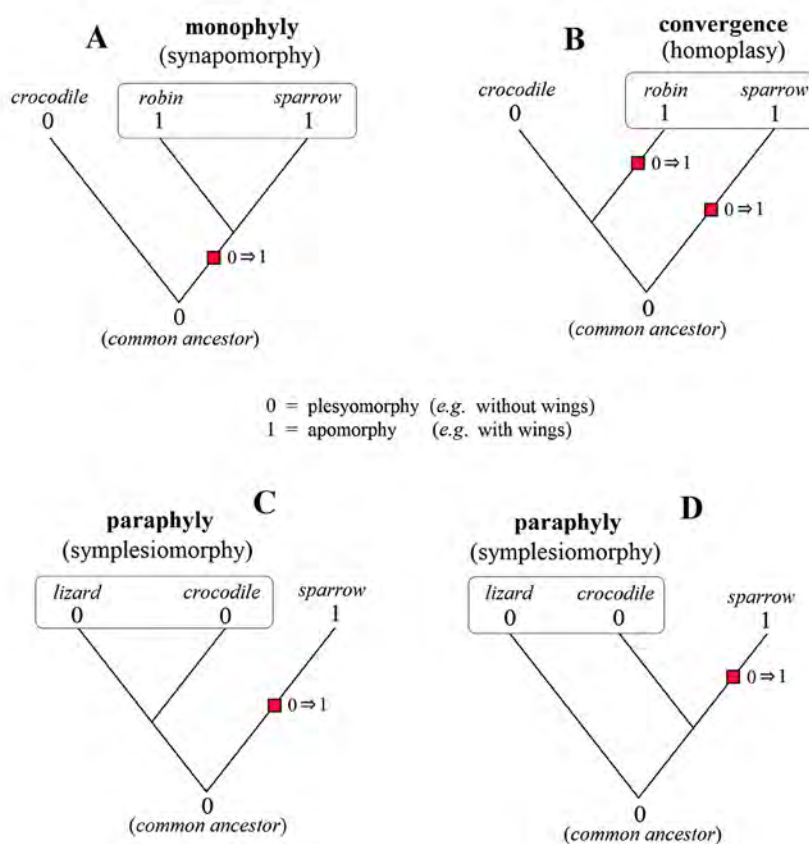


Figure 1. Reconstruction of the examples provided by Sober (2000: 178, 180) in his argument about the equivalence between definitions of cladistic parsimony. The most parsimonious phylogenetic hypothesis is the one that minimizes the number of evolutionary changes required (red boxes) to explain the observed characters altogether. This is achieved through the hypothesis that maximizes the number of homogenies (A), versus those that propose a higher number of homoplasies (B). Hypotheses based on symplesiomorphies (C, D) do not allow discrimination between equally parsimonious trees.

inferred beyond the causal theory applied to homologues.” In general, a hypothesis is considered *ad hoc* insofar as it isn’t inferred from the leading common-cause theory used in abduction; hypotheses of homoplasy are *ad hoc* insofar as obtained by—implicit or explicit—causal theories other than TDM.

Since PaC1 posits minimizing the number of homoplasies (*i.e.*, the number of entities, causes, or processes required for the hypothesis to fulfill its explanatory function), it is obvious that fulfilling PaC1 is sufficient to fulfill Pa (parsimony *sensu lato*), *i.e.*, PaC1 → Pa. The equivalence of PaC with PaC1 / PaC1’ guarantees that PaC → Pa as well. Therefore, a principle of parsimony (PAR) based on PaC will also be fulfilled for Pa.

**Principle of Uniformity of nature (PU) and Principle of Common Cause (PCC).** Achieving a satisfactory definition of phylogenetic parsimony constitutes only the necessary preliminary step in the search for justification of the corresponding principle of parsimony (PAR). Sober (2000: 178, 181–184) mentions earlier proposals to justify it through Popperian falsificationism; the basic idea is that the most parsimonious hypothesis is preferable because it

is the least falsifiable, as it requires the fewest homoplasies. However, Sober dismisses this proposal because, according to Popper’s strict deductivism, a single homoplasy would falsify any phylogenetic hypothesis. In phylogenetic practice, even the most parsimonious hypotheses typically require some homoplasies to explain the totality of character data; *i.e.*, the goal is to minimize them, not to eliminate them, in acknowledgment of their apparent facticity. Throughout his research on this topic, Sober (1988, 1994, 2000, 2008, 2015) has repeatedly explored two principles correlated with parsimony: The *Principle of Uniformity of Nature* and the *Principle of Common Cause*.

The Principle of Uniformity of Nature (PU) is part of Hume’s skeptical argument, proposed in *A Treatise of Human Nature* in 1739 (see Hume 1998), regarding the rational or empirical—and non-circular—indemonstrability of the Principle of Induction *sensu lato* (PI) upon which science is based:

**PU:** *Nature is uniform, i.e., homogeneous across space and time.*

**PI:** *What has not yet been observed will be like what has already been observed of the same kind.*

As interpreted by Sober (1988: 41, 43), Hume bases

induction—specifically enumerative induction, inferring from part to whole—on the presumption of the uniformity of nature (PU). Thus, the Principle of Induction (PI) presupposes PU, *i.e.*, it logically necessitates it:  $PI \rightarrow PU$ . The later, in turn, presupposes parsimony *sensu lato* (Pa) given that assuming the uniformity of nature is explanatorily simpler than assuming its heterogeneity, *i.e.*,  $PU \rightarrow Pa$ . By the *transitivity* of strict implication (*i.e.*, if  $(\alpha \rightarrow \beta)$  and  $(\beta \rightarrow \gamma)$ , then  $(\alpha \rightarrow \gamma)$ ), it follows that  $PI \rightarrow Pa$ . Sober extracts from Hume’s legacy the project of a “rational reconstruction of induction”, which aims to justify the use of the Principle of Parsimony (PAR) as a link between observations and explanatory hypotheses in science. In the case of phylogenetic hypotheses, Sober crucially notes that these are not enumerative inductions (induction *sensu stricto*) but rather another type of inductive inference *sensu lato* (*i.e.*, non-deductive): phylogenetic hypotheses are abductive *sensu Peirce*. Sober (1988: 50) thus proposes: “Parsimony in abduction says that one hypothesis is *ceteris paribus* preferable to another when it postulates fewer entities or processes.”—which is just a slightly less precise version of PAR based on Pa as defined here.

The Principle of Common Cause —attributed to Reichenbach (1956) and Salmon (1975, 1978, 1984)— (see also Sober 1988: 71, 2008: 230, 2015: 120; Fitzhugh 2006a: 70), according to Sober’s reconstruction (2008: 231, 234, 235), states that (PCC):

**PCC:** *If X and Y are correlated, then X is the cause of Y, Y is the cause of X, or both share a common cause.*

Sober emphasizes that this principle is either too strong or incomplete. Overall, maximizing parsimony *sensu lato* (Pa) requires inferring causality from correlation, *i.e.*, PAR is a subcase of PCC, logically entailing it:  $PAR \rightarrow PCC$ . In phylogenetic systematics, PCC does not stipulate that one correlated aspect is the cause of the other; instead, it suggests that both possibly share a common cause. For example, a correlation between genetic and morphological characters does not, by PCC, imply that one explains the other (*e.g.*, genetics explains morphology), but rather that both may be explained by common ancestry. Unrestricted application of TDM is the phylogenetic contextualization of PCC.

**Requirement of total evidence (RTE) and TDM (mod RTE).** The first implicit constraint in the application of PCC is what Sober (1988: 142, 2008: 136, 139, 2015: 120) calls Carnap’s *Total Evidence Principle* (1950). Fitzhugh (2006a: 26, 27, 2006c: 310, 311) takes up and revises this Carnapian principle, reformulating it as the *Requirement of Total Evidence* (RTE), which here can be stated as follows:

**RTE:** *All available relevant evidence must be considered in conjunction when producing an explanatory hypothesis.*

Some evidence is considered relevant if its inclusion or exclusion as a premise has an effect in the truth or falsity of the conclusion; RTE is trivially satisfied in deductive in-

ference, being contentious only in non-deductive inference, including abduction (Fitzhugh 2006a: 21, 26, 2006c: 309–313). As stated here: i) RTE refers to the initial evidence for the abductive production of a hypothesis, not to the resulting evidence —if available at all— during its deductive and inductive testing; ii) RTE is contingent only to the available relevant evidence, not to the unknown entirety of it. According to Fitzhugh (2006c: 337–339), there’s been a lasting confusion about PAR being a ‘justification’ for RTE, insofar as RTE must be satisfied to ensure maximum parsimony. Instead, he explains, RTE is operational when gathering premises, *i.e.*, prior to the abductive inference, whether the resulting hypothesis is maximally parsimonious to the extent a causal law in use covers the causal questions posited in the premises or it is not. Considering PAR as a subcase of PCC, and the unrestricted application of TDM as PCC’s phylogenetic contextualization, PCC and RTE are seemingly in conflict: one is maximized at the expense of the other and vice versa.

If PCC is strictly adhered to, *i.e.*, only hypotheses of homogeneity are produced, some available relevant character data typically remain unexplained, contrary to RTE. If RTE is strictly adhered to, *i.e.*, all available relevant character data are considered, some require *ad hoc* explanations of homoplasy in need of different causal theories and even separate abductions, against PCC. Following Fitzhugh (2006a: 69–71), in this paper we advocate strict adherence to RTE, by including all available relevant data as premises in the same abduction, then applying PCC through TDM to the largest subset of data that can be explained by it. Indeed, only strict adherence to RTE guarantees fulfillment of the *ceteris paribus* clause (empirical adequacy) of PAR in every application of TDM. Consequently, a maximal application of TDM subordinated to RTE, or *TDM module RTE* —TDM (mod RTE)— sufficiently describes the implementation of PAR in phylogenetic systematics, *i.e.*,  $TDM \text{ (mod RTE)} \rightarrow PAR$ .

**TDM (mod RTE):** *Maximal application of TDM subject to RTE.*

RTE and PAR are epistemological principles that operate within the abduction process to obtain ‘the best’ possible explanation; in this context, the one that maximizes the coverage of TDM (PAR) over all available relevant data (RTE). However, this is neither a defining feature nor a prerequisite for abductive inference. What does seem to be required to satisfy the abductive schema (*Rule and Result*, therefore *Case*), is to apply the *Rule* (TDM) to at least one *Result* (synapomorphy) in obtaining one *Case* (monophyly). PAR operates through Hennig’s ‘auxiliary principle’, by considering TDM the default causal rule in explaining synapomorphies *sensu lato*. But the production of phylogenetic hypotheses as conclusions of abductive inferences does not require maximization of TDM coverage; in fact, it is quite probable that diverse homologues are, in fact, due to homoplasies, and forcing a homogenic explanation —via

TDM and monophyly— would be an error. As Patterson (1988: 79; see also Williams & Ebach 2014: 170) noted: “Parsimony is a necessary property of methods of analysis, not of nature.” In this paper, we approach PAR as an epistemological principle rather than an ontological one.

The previous analysis describes more accurately and precisely the implementation of PAR in phylogenetic systematics. But it still does not justify it. As Sober insists, an independent justification is required for the use of PAR in science in general and in phylogenetic systematics in particular.

**Independent and severe tests of phylogenetic hypotheses.** Throughout “The myth of characters as tests of phylogenetic hypotheses,” Fitzhugh (2006a: 32, 92–95) discredits the inherited and commonly held notion of phylogenetic ‘robustness,’ understood as phylogenies that remain unchanged with the addition of new characters, deeming it unfounded. The accumulation of new character information does not provide ‘inductive support’ to a prior phylogenetic hypothesis with which it is ‘congruent’. Instead, in strict adherence to RTE, it requires the abduction of a new phylogenetic hypothesis as a possible explanation for this broader set of character data.

The ‘myth of characters as tests’ thesis directly hinders the design of independent and severe tests *sensu* Popper (1957, 1968, 1971; Fitzhugh 2006a: 80, 84, 85). Independence refers to the necessity of seeking results that are deducible from the hypothesis, if it is true, but which belong to a different class than the facts that led to the abduction of the hypothesis; otherwise, it constitutes circular reasoning with no contrastive value. The main problem is that what is commonly considered contrastive evidence cannot meet the Popperian requirement of independence. As a simple example, suppose that a phylogeny (hypothesis) is generated to explain the wing characters of a butterfly. To test the monophyly hypotheses of that phylogeny, other wing characters not used to generate the initial phylogeny cannot be employed, since they are not independent from those used to generate it. Likewise, characters from the head or thorax, or molecular characters, cannot be used either, because none of these are independent from the original wing characters. In this way, no amount of character data can test phylogenetic hypotheses, parsimonious or otherwise, but only generate them.

**Maximum likelihood and bayesianism.** The basic idea proposed by Sober (1988: 102–106, 109, 111; 1989, 1994: 129, 139, 152; 2000: 184; 2008: 33; 2015) is that parsimony must be subordinated to maximum likelihood: the preference for more parsimonious explanatory hypotheses (*i.e.*, maximally homogenetic) is justified only when they are also more likely compared to alternative hypotheses; namely, when the observed correlations are less probable as products of independent causes (*i.e.*, due to homoplasy). Refinements of his probabilistic approaches, developed

over decades of addressing the issue, arise from the complications in calculating, filtering, and comparing likelihood factors among phylogenetic hypotheses. Furthermore, the likelihood of a hypothesis must be weighed together with other relevant factors, *e.g.*, prior probabilities or ‘nuisance’ parameters. For this reason, Sober has developed and defended versions of Bayes’ Theorem as one of the best available—but not definitive—strategies for comparative evaluation of alternative hypotheses. The following subsections address the overarching ideas behind Sober’s proposal, followed by Fitzhugh’s arguments against them.

**Phylogenetic maximum likelihood.** The likelihood ( $l$ ) of a hypothesis (H), given certain evidence (E), is the probability ( $p$ ) that the evidence (E) occurs given the hypothesis (H):

$$l(H | E) = p(E | H)$$

*The likelihood of H given E is the probability of E given H.*

*i.e.*, the likelihood  $l(H | E)$  is the inverse of the conditional probability  $p(H | E)$ ; generally,  $p(E | H) \neq p(H | E)$ . When calculating  $p(H | E)$ , parameters (input) are known and the goal is to predict outcomes (output), *i.e.*, it is predictive. When calculating the likelihood  $l(H | E) = p(E | H)$ , outcomes (output) are known and the goal is to find their parameters (input), *i.e.*, it is explanatory. According to Fitzhugh’s Peircean model (2006a: 53, 65), phylogenetic hypotheses, as abductive arguments, have the following basic structure:

<i>Rule:</i>	<b>Causal theory</b>	TDM
<i>Result:</i>	<b>Homologues</b>	Data matrix
<i>Case:</i>	<b>Homogeny / Homoplasy</b>	Cladogram

As such, parsimony is reduced to the question of the degree of coverage of a causal theory, taken as a *Rule*, in explaining a set of observed phenomena, taken as *Results*, through a hypothesis, taken as *Case*. Since likelihood is the probability of a *Result* (Data matrix) given the *Case* (Cladogram), it does not involve TDM as a *Rule* or explicit causal theory but rather probabilistic criteria for fitting possible cladograms to the data matrix. This latter point is crucial to understand how the subsumption of PAR to maximum likelihood constitutes a proposal for independent justification, not a circular argument. Sober’s strategy relies on the ability to assign likelihood values to cladograms without resorting to TDM, to justify the choice of a parsimonious hypothesis, provided it is also the most likely one.

According to Fitzhugh (2006a: 72, 76, 77), phylogenetic parsimony refers to maximizing the coverage of the causal theory in explaining the data taken as a whole, *i.e.*, TDM (mod RTE) as defined here. Fitzhugh’s main point is that if TDM, as a *Rule*, is applied maximally by being parsimonious, it is because the relation between hypothesis (H) and evidence (E) is assumed to be causal, *i.e.*,  $H \rightarrow E$ . But if this happens, then the probability that E occurs

given H is certain, which maximizes its likelihood:  $l(H|E) = p(E|H) = 1$ . Thus: “parsimony and likelihood go hand in hand — a hypothesis that is most parsimonious will also be of greatest likelihood. The only form of optimization that is possible in phylogenetic inference is that of parsimony” (Fitzhugh 2006a: 78). Albeit Fitzhugh’s argument seems valid, it wouldn’t be sound if we, as Sober, seek an independent justification for the application of TDM, versus taking it as a *Rule*, axiom or ‘auxiliary principle’ and applying it based only on an indispensability argument like Hennig’s.

**Phylogenetic Bayesianism.** An important corollary of the Principle of Simple Conditionalization, *Bayes’ Theorem* is a formula that allows for dynamic adaptive measurement of probability. Bayesianism incorporates relevant contingent information as initial probabilities or *priors*, to calculate the posterior probability of a hypothesis when adding new data. In principle, it seems reasonable and promising to apply the theorem for the generation or testing of phylogenetic hypotheses. Based on Fitzhugh (2006a: 96), the application of Bayes’ Theorem in phylogenetic systematics, in its most schematic and general form, would be through the following formula:

$$p(H | E) = \frac{p(E | H) \cdot p(H)}{p(E)}$$

$E$  = evidence (data matrix)  
 $H$  = hypothesis (cladogram)  
 $p(E | H)$  = likelihood  
 $p(H)$  = *prior* probability of H  
 $p(E)$  = probability of E (*total probability*)

Versions of this formula are implemented in computational programs —*e.g.*, MrBayes— where cladograms H are constructed from random attempts or according to imposed evolutionary models, searching for the one that maximizes the likelihood  $p(E|H)$  given a data matrix E. Fitzhugh’s (2006a: 97, 100, 101) critique against this implementation is based on three main points: i) probabilistic and statistical methods, including maximum likelihood and Bayesianism, are inductive inferences *sensu stricto*, making them logically irrelevant in the abductive production of phylogenetic hypotheses; ii) consequently, there is a lack of justification —or even sense— in the assignment of probabilities  $p(H)$  and  $p(E)$  for the production of phylogenetic hypotheses; iii) when attempting to implement Bayes’ theorem in the testing of phylogenetic hypotheses, more character data is typically used as ‘new contrasting evidence’, overlooking its inability to fulfill that role. From this, Fitzhugh concludes, against Sober, the inadequacy of Bayes’ theorem in the generation or testing of phylogenetic hypotheses, understood as explanatory abductions *sensu* Peirce.

Despite Fitzhugh’s critique, parsimonious and Bayesian trees consistently remain highly compatible or even indistinguishable. So, the question arises: what is the reason for such agreement? It could be assumed that one reason for

the congruence is the truthfulness of the hypothesis. However, even though both methods aim to explain the same observations, *e.g.*, homologous characters, the parsimonious criterion of hypothesis selection requires TDM as a causal theory, while the probabilistic criterion applies as theory an —often *ad hoc* (Suárez-Díaz & Anaya-Muñoz: 469)— evolutionary model. So, unless the Bayesian tree is somehow restated in terms of TDM, it does not constitute a phylogenetic hypothesis *sensu stricto*, rendering the congruence or not between Bayesian and Parsimony trees irrelevant.

**Evidence of monophyly beyond similarity.** Thus far, PAR *sensu* TDM (mod RTE) does not appear to have a convincing independent epistemological justification, not only *a priori* but also *a posteriori*, through empirical evidence in its favor. Different lines of evidence are required, beyond the similarity of homologous characters, both to test phylogenetic hypotheses rigorously and to justify the monophyletic explanation of synapomorphies in their production.

**Gradualism, triple(s) parallelism(s), and character polarization.** Sober (2008: 314–332) has explored and discussed alternative pathways to homologous character similarity as potential evidence of monophyly; namely, convergent hypotheses, the fossil record, and biogeography.

The first pathway, concerning convergent hypotheses, can be dismissed for two reasons:

- i) This practice falls under the scope of the critique of the ‘myth of characters as tests’ and against ‘taxonomic congruence’ of ‘partitioned’ analysis, *e.g.*, in the production of consensus trees and supertrees. As argued by Fitzhugh (2006a: 68, 2006c: 340–342), no phylogenetic hypothesis can serve as evidence to ‘support’ or reject another: “Since these hypotheses are independent of one another, per the fact that they serve to causally account for distinct sets of effects.”
- ii) According to Sober (2008: 315), the question about choosing between parsimonious hypotheses differs from the question about preferring parsimonious hypotheses *simpliciter*, *i.e.*, justifying PAR.

The second pathway, the fossil record, is based on the idea that if we assume evolutionary change occurs gradually enough, and species X and Y share a common ancestor, then intermediate forms or ‘intergrades’ must have existed between them and can be searched for in the fossil record. Sober (2008: 319, 320, 323, 324) calls this the ‘assumption of gradualism’ and defends it through a quasi-Humean naturalized rethoric: “What more stunning evidence could there be that the extant species X and Y stem from a common ancestor? The human eye finds it irresistible to connect the dots” (Sober 2008: 24).

The assumption of gradualism extends to biogeography as a third evidential pathway: the fact that species X and Y live in the same region provides evidence for their com-

mon ancestry. More generally, if X and Y live in separate regions, the existence of phenotypic intergrades inhabiting an intermediate region is evidence for their common origin, *i.e.*, gradual geographic distribution is to space what fossils are to time. Sober (2008: 324, 326, 327), aware of the parallelism proposed by Darwin (1859), calls this the *Darwinian principle of space-time*, which he reformulates in terms of a phylogenetic relationship, irreducibly ternary, as follows (ST):

**ST:** *If X, Y, and Z are living or fossil organisms, and the true genealogical grouping is (XY)Z, then it is likely that X and Y will be geographically and temporally closer to each other than either is to Z.*

This principle of correlation between (tacit) form, space, and time is not exclusive to Darwin or an evolutionary framework, *e.g.*, it is akin to Agassiz's (1857) three-fold *parallelism*, which differs from the later sense of 'parallelism' as a kind of homoplasy (independent 'parallel' development of an identical character state from the same ancestral state). According to historical-philosophical studies on the subject (Gould 1977; Winsor 1979; Bryant 1995; Wilkins 2009; Richards 2010; Rieppel 2016), a brief chronology of theories about *parallelisms* as strong observational correlations, leading to Hennig's notion of *reciprocal illumination*, can be summarized as follows:

i) *Meckel-Serres Law* (Meckel 1821, Serres 1860; see also Gould 1977: 37, 46). Embryonic stages of complex organisms correspond to mature adults of less complex organisms. It is based on the medieval idea inherited from the *scala naturae* or 'Great Chain of Being', which sequentially orders all things from the simplest to the most complex (Lovejoy 1936; see also Wilkins 2009: 51). It forms a linear hierarchy (*i.e.*, a partial, trichotomic ordering relationship; see Amor-Montaña 2011: 21). It is a morphological and morphogenetic parallelism.

ii) *Agassiz's Three-fold Parallelism* (1857): The correlation between morphological distribution, morphogenetic development, and the fossil record of organisms reveals the creative plan of God and grounds taxonomy in objectivity and naturalness. The embryonic stages of complex living organisms correspond to the mature stages of simpler extinct organisms. It is based on Cuvier's theory (1829; see also Agassiz 1857: 26–28, 30, 141, 159, 160, 169) of four *embranchements* (branches) within the animal kingdom, typified by the structural distinction and topological irreducibility between their body plans. It forms several linear hierarchies between organisms of each type or embranchment. It is a morphological, morphogenetic, and paleontological parallelism.

iii) *Darwin's Space-Time Principle* (1859): Organisms that are closer in genealogical origin tend to be more similar in morphology and

embryonic development stages, as well as being closer in the fossil record (time) and geographic distribution (space). It is based on: i) Principle of Divergence (*i.e.*, the most divergent members or varieties of each group are preserved, as they face less competition in the natural economy of the region they inhabit, unlike intermediate forms, which go extinct); ii) Theory of Natural Selection of varieties as the main —though not exclusive—speciation mechanism, with an important factor of geographic isolation contributing to reproductive isolation. It forms a branching hierarchy or 'Tree of Life': a partial order among nested groups, more or less inclusive of one another based on their degree of common ancestry. It is a morphological, morphogenetic, paleontological, biogeographical, and phylogenetic parallelism.

iv) *Haeckel's Biogenetic Law* (1866): Ontogeny is a brief 'recapitulation' of phylogeny, *i.e.*, embryonic stages of living organisms correspond to embryonic stages of their extinct ancestor, whose mature adults might be found in the fossil record. It is based on: i) Principles of heterochrony (*i.e.*, different developmental rhythms) and heterotopy (*i.e.*, different morphological spatial positions) operating during embryonic development; ii) von Baer's (1828) differentiation theory (Rieppel 2016: 47, 51), *i.e.*, embryonic stages of less complex organisms correspond to those of more complex organisms, which then differentiate during the rest of their development, so less general characters develop from more general ones; iii) Darwin's principle of divergence and natural selection; iv) Principle of progression *sensu lato*, *i.e.*, natural selection leads to a morphological 'progression' from the simplest to the most complex; v) Agassiz's triple parallelism, but taken as *consilient* evidence of descent with modification. It forms linear ancestor-descendant hierarchies, as branches within the general hierarchy of the 'Tree of Life' (partial order). It is a morphological, morphogenetic, paleontological, and phylogenetic parallelism.

v) *Hennig's Reciprocal Illumination* (1966; see also Mooi & Gill 2016): Various morphological, ecological, physiological, geographical, and developmental (*i.e.*, ontogenetic) similarities, taken as parts, 'reflect' and serve to 'disclose' or 'check' the overall structure of the phylogenetic system, taken as a whole; whose hypotheses of common descent, in turn, throw light back onto finer-grained studies of said parts. It forms a cladogram, *i.e.*, a strictly dichotomically-branching 'Tree of life' (special partial order). It is a morphological, morphogenetic, biogeographical, ecological and —holistically— phylogenetic par-

allelism.

Bryant (1995) presents and discusses the existence of a metaparallelism between the ‘triple parallelisms’ (form, space, and time) of Agassiz, Haeckel, and the three admissible methods of character polarization in phylogenetic systematics according to de Queiroz (1985):

i) *External group method* (M-Ex): The morphology of the external group provides relative plesiomorphic characters.

ii) *Ontogenetic method* (M-Ont): The broadest distribution of characters, in comparative ontogenetic studies, provides relative plesiomorphic characters. It should not be confused with the *ontogenetic criterion of character precedence*, or ontogenetic ‘recapitulation’ (Hennig 1966: 95, 96), where characters that appear earlier in ontogeny are considered relatively plesiomorphic.

iii) *Paleontological method* (M-Pal): The morphology of fossils found lower in the stratigraphic record provides relative plesiomorphic characters.

M-Ont is simply an extension of M-Ex for immature semaphoronts. The successful application of M-Pal presupposes a strict linear order (*i.e.*, no reversals) and the absence of phylogenetic heterochrony, which heterobathmy often proves not to be the case. Hennig (1966: 95–101; see also Schmitt 2014: 47–62) proposed additional criteria to the three previous ones in the polarization of characters, such as the chorological criterion (*i.e.*, the geographically farthest species, or one with a different ecological niche, provides the relative apomorphic characters) and special criteria for correlation with already polarized characters.

The most important point to highlight here is that, although a theoretical framework is necessary and its choice changes the possible explanations of parallelisms (Bryant 1995: 197, 201, 214), these remain intertheoretically as observational data correlating form, space, and time. From an evolutionary perspective, it can be observed that the assumption of gradualism, or the existence of intergrades, is indispensable in applying these criteria and in searching for parallels between them. In Darwin’s seminal work (1859), the assumption of gradualism performs two conceptual tasks:

i) *Conceptual transformation of sequences into hypothetical trends*: Sufficient observational evidence of gradualism is required, whether in characters (form), the fossil record (time), or geographical distribution (space), so their ordered display in a series can be interpreted as phases of a process (Darwin 1859: 57). In particular, sufficient gradualism within an ordered sequence of forms suggests the hypothesis of a generative process or trend amongst them. This idea is crucial for the conceptual shift from characters to polarizable states of one same character (transformational homologues).

ii) *Ensuring the operability of the Principle of Divergence in speciation*: It is necessary to ensure the existence of sufficient intraspecific morphological gradualism to guarantee the production of new species as divergent and

selected limits within that variation, whose intermediates become extinct. The principle of divergence, then, operates through two mechanisms in natural selection: positive, in the preservation of varieties better adapted to divergent conditions; negative, in the elimination of varieties that are less divergent, among which competition in the natural economy is larger (Darwin 1859: 358–360).

The intertheoretical persistence of triple parallelisms — form, space, and time— framed by the assumption of gradualism, along with their key applications within a processual explanatory framework (*i.e.*, inference of common cause among parallelisms and inference of character states), warrants serious consideration as an independent justification for the application of PAR *sensu* TDM (mod RTE), in the monophyletic explanation of synapomorphies *sensu lato*.

**Goethe’s ‘Genetic Method’ and Character Polarization.** The idea that observing a gradual sequence leads to the inference of a process, even when restricted to the context of transformations between living forms, is not an unprecedented proposal of Darwin or his evolutionary conception. Johann W. von Goethe is less known for his scientific work than for his literary and artistic contributions; however, as a natural philosopher, he was a penetrating theorist and rigorous experimental researcher, who proposed a phenomenological theory of color that surpassed Newton’s in several aspects (Goethe 1840; see also Bortoft 1996). Crucially, he was the foundational reference for both German idealistic morphology and early phylogenetic theory; according to Rieppel (2016: xvii, 22): “Haeckel was a fervent devotee of the German culture icon Johann Wolfgang von Goethe (1749–1832), whom he considered to be a predecessor of Darwin [...] Haeckel introduced [his *Generelle Morphologie*] with a quote from Goethe that placated German Idealism [and] Goethe continues to accompany the reader throughout the text.”

Goethe introduced the term ‘morphology’ as the foundation of science in general, and as a theory of form (*Gestalt*), formation (*Bildung*), and transformation (*Unbildung*) of organic bodies particularly (Steigerwald 2002: 295). According to Miller (1988; see also Goethe 2009: 105–112), *ca.* 1790 Goethe applied in his studies on the ‘metamorphosis’ (*Metamorphose*) of plants what he called the ‘genetic method’ (Miller 1988: 75; *Genetische Behandlung* in Bednarczyk 2012: 28), or in its more descriptive version, the “method of the unfolding of development” (*entwickelnde entfaltende Methode* in Bednarczyk 2012: 33). This ‘genetic’ method consists of seeking the origin or ‘genesis’ and transformative laws of something, through careful observation of its varieties arranged in sequential ordered manner, *e.g.*, variation in leaves and other parts in search of the ‘elemental plant’ (*Urpflanze*) that allows for inferring the laws of possible transformations between plant forms.

The genetic method does not constitute a study of organismic development or *Ontogenie sensu* Haeckel (1866), *i.e.*, individual *Morphogenie* (also *ontogeny sensu* Hennig

1965, 1966); rather, it is morphogeny *sensu lato*, *i.e.*, a study of comparative morphology among concrete organisms, aimed at obtaining their laws of generation and transformation. Idealist morphology interpreted Goethe's 'elementary phenomena' (*Urphänomene*) as archetypes *sensu* Owen (1848). Haeckelian Phylogeny (collective *Morphogenie*) interpreted the archetype as an ancestral form; Hennigian phylogenetics associates morphogenetic processes with common ancestry, by linking the production of apomorphies with hypothetical speciation events through TDM. The study of morphological sequences, along with their conceptual transformation into morphogenetic trends, precedes their phylogenetic interpretation, both historically and inferentially, which requires them in advance. Thus, ordering and polarization of characters —through a morphogenetic theory or another auxiliary method— are prior and necessary conditions for inferring phylogenetic relationships *sensu* Hennig (1965, 1966).

Serial arrangement of characters is necessary but not sufficient for their polarization: on many occasions, the same transformative process can be coherently conceived in both directions. Regarding reversals, Mooi & Gill (2016: 276–277) explain that: “Hennig did not consider reversals to be synapomorphies, but instead, [...] they were neutral [...] Information about relationships comes instead from characters that could be considered synapomorphic *a priori*.” The polarization criteria suggested by Hennig and others can be understood as analogical arguments *sensu* Hesse (1966: 58–72): non-polarized sequences are compared with another class of objects that is already polarized or polarizable, so that their parallelisms allow the inference of a common order to the whole, explainable by TDM. Thus, important factors for good polarization, as part of the genetic method in general, are: i) analogical effectiveness through parallel correlation, by rephrasing the polarization problem in contexts where it is less problematic and inheriting its solutions; ii) the ability to explain parallelisms through a common cause, by subsuming groups of regularities under a more general rule, *i.e.*, performing a *consilience* of inductions.

**Principle of Inductive Consilience (PIC).** Consilience of Inductions (CI) refers to the subsumption of ideas under a more general one (Whewell 1984; Richards 2010: 124–131), *e.g.*, the idea of universal gravitation unifies planetary motion, free falling in the sublunar world, and the phenomenon of tides. By analogy with logical jargon concerning first, second or higher-order logics, it can be proposed that consilience of inductions *sensu lato* (CI) constitutes a higher-order induction.

**CI:** *Higher-order induction applied to lower-order inductions.*

CI is achieved through ‘colligation of facts’ and ‘explication of conceptions’. The former refers to first-order induction, which links observational facts about things through ideas. Second-order induction occurs in the later,

which coincides with ‘explication’ *sensu* Carnap (1950), *i.e.*, producing a clearer concept that can serve as a definition within a scientific theory. Whewell proposed CI as a test for the ‘truth’ of a scientific theory, *i.e.*, an epistemic virtue that justifies preferring it on alethic value.

The work of Whewell (1840), which preceded Darwin's (1859) by nearly 20 years, had a decisive influence on him and subsequent authors dealing with common descent and character polarization. During a resurgence of idealist morphology, Tschulok (1910; see also Rieppel 2016: 89–92) initially adopted a typological idea of unity in variety (*unité dans la vérité*) as a classificatory foundation. However, he changed his position considering the overwhelming evidence for common descent through CI. This shift occurred when it was conceived as the only ‘comprehensible’ explanation for: i) the observable morphological gradualism in typological classification; and ii) the triple parallelism among ontogeny, the fossil record, and biogeography. In this context, ‘comprehension’ refers to the consilience among these classes of phenomena, initially unrelated but linked and explained together by common descent. As a result of these reconsiderations, Tschulok proposed what later became known as the ‘principle of generality’ in character polarization, *i.e.*, the most broadly distributed form, in comparative morphology studies, provides the relatively plesiomorphic characters (Rieppel 2016: 89–92).

From the above, the epistemological value of CI emerges as an independent criterion for preferring unificationist scientific hypotheses or theories, as they provide a single explanation —and surprising predictions— for classes of initially disparate phenomena. The resulting unified hypothesis or theory must have at least the same degree of empirical adequacy as the respective theories or hypotheses of its linked classes of phenomena; moreover, it must preserve and explain intertheoretical parallels among phenomena from these classes. Therefore, the successful application of CI must include a *ceteris paribus* clause of overall empirical adequacy. This can be termed the *Principle of Inductive Consilience* (PIC):

**PIC:** *ceteris paribus, the most consilient theory or hypothesis is preferred.*

Thus, PIC is introduced as an intertheoretical criterion to justify the preference for scientific hypotheses or theories based on a maximal application of PCC, insofar as they can explicate parallelisms through a common cause. In this way, fulfilling PIC constitutes sufficient justification for applying the principle of parsimony, PAR *sensu* Pa; in logical terms: PIC → PAR. In fact, within the context of phylogenetic systematics, PIC is a more demanding requirement than the application of TDM (mod RTE). Applying TDM (mod RTE) requires only data from a single-character system. Applying PIC, however, demands the production of a more comprehensive parsimonious phylogenetic hypothesis, that jointly explains data from multiple character systems and other relevant evidence (*e.g.*, fossil record or biogeography). Thus, fulfilling PIC in the context of phylo-

genetic systematics is sufficient to fulfill TDM (mod RTE) (which, in turn, is necessary for it); in logical terms: PIC  $\rightarrow$  TDM (mod RTE).

In this way, an independent and sufficient —not necessary!— epistemological criterion for the application of TDM (mod RTE) is obtained, *i.e.*, fulfilling PIC justifies both logically and epistemologically the application of the principle of parsimony (PAR) in phylogenetic systematics. In the following section, an even stronger version of PIC is proposed.

**Principle of Triple Consilience with Intergrades (3PCI).** Throughout the preceding sections, the following points were outlined:

i) The historical and contemporary existence of intertheoretical parallelism between form, space, and time, which have been part of the justification for naturalness, objectivity or truth in pre- and post-evolutionary systematics.

ii) The importance of these parallels and their evolutionary interpretation in the application and discussion of character polarization strategies in phylogenetic systematics.

iii) The importance of the assumption of gradualism, or the existence of sufficient intergrades, in the inference of explanatory processes and polarization criteria.

iv) The central importance of consilience as an epistemic virtue, guiding the preferential choice of theories and hypotheses that maximize coverage of common-cause explanations.

v) The sufficiency of consilience as a justification for phylogenetic parsimony.

Based on this analysis, the concept of *Triple Consilience with Intergrades* (3CI) and the *Principle of Triple Consilience with Intergrades* (3PCI) are proposed as epistemic virtues in the selection of scientific hypotheses and theories in general, as well as in the production of phylogenetic hypotheses and character polarization particularly (whenever the phylogenetic hypothesis or polarization is derived from gradual correlations in form, time and space):

**3CI:** *If X and Y are such that:*

i) *They exhibit a high degree of correlation in form, space, and time.*

ii) *There are intergrades Z such that  $X < Z < Y$  in those three aspects.*

*Then it is highly probable that the correlated aspects of X and Y are due to a common cause.*

**3PCI:** *ceteris paribus, the theory or hypothesis most consilient sensu 3CI is preferred.*

In the antecedent of 3CI, (i) is the condition of triple parallelism and (ii) is the condition of gradualism; the consequent is the abductive inference of a common cause through consilience. The wording is ontologically agnostic *ex profeso*, aside from the requirement that X and Y be individual entities or processes *sensu* Ghiselin (1969, 1997). For this, they must possess concreteness (*i.e.*, finitude and spatiotemporal localization), internal continuity (*i.e.*, inte-

gration and cohesion between their inner parts), and the capacity to participate in causal processes.

Based on these results, the conclusion on the controversy explored is that 3PCI seems the most demanding affordable epistemological criterion for the maximal application of PCC, thus an independent and sufficient justification for the application of the principle of parsimony (PAR) in phylogenetic systematics, *i.e.*, 3PCI  $\rightarrow$  TDM (mod RTE). In a later work, Fitzhugh (2012: 55) criticizes appealing to Whewellian consilience to justify using topological congruence between ‘disjunct’ cladograms (*i.e.*, inferred from partitioned character data) as test evidence for an overall phylogeny. The usage of consilience advocated in this section falls out of the scope of that critique, since 3PCI is not proposed as a strategy to inductively test a phylogenetic hypothesis at all, but to independently justify its abductive inference as a parsimonious explanation.

As presented, 3PCI serves as an independent justification for Hennig’s auxiliary principle, which indeed is “just a restatement of [...] the parsimony principle” (Wiley & Lieberman 2011: 118), albeit restricted to apomorphous characters (Mooi & Gill 2016: 264). Also, 3PCI is operational in half of Hennig’s reciprocal illumination method, about considering consilient disparate empirical data as a good reason to infer monophyly. According to Rieppel (2016: 29, 30), in the context of the evolutionary turn in idealistic morphology: “homology is supposed to indicate phylogenetic relationship and not the other way around. What Gegenbaur really wanted to say is that homology and ancestry stand in a relation of reciprocal illumination, subject again to the consilience of evidence.” Consilience *sensu* 3PCI agrees with this; however, it is decoupled from testing purposes entirely, about taking consilient empirical data as positive contrastive evidence for a given hypothesis. Thus, 3PCI also falls out of reciprocal illumination’s charge of circularity in the context of hypothesis testing.

**Extended parsimony model (PAR+): summary and logical relations.** As a result of these explications, the definition of the *Extended Parsimony Model* (PAR+) is proposed, understood as the set of explicated definitions, principles and their mutual logical relations (Fig. 2):

**PAR+:** *Parsimony through gradualism, triple parallelism and consilience.*

In the following section, an example of the application of PAR+ will be shown, highlighting the importance of morphogeny in overall consilience and bridging morphology with phylogeny.

#### CASE STUDY: EXOCHORIONIC MORPHOGENY APPLIED TO PHYLOGENETIC SYSTEMATICS OF PIERIDAE

**Exochorion as a character system in Papilionoidea.**

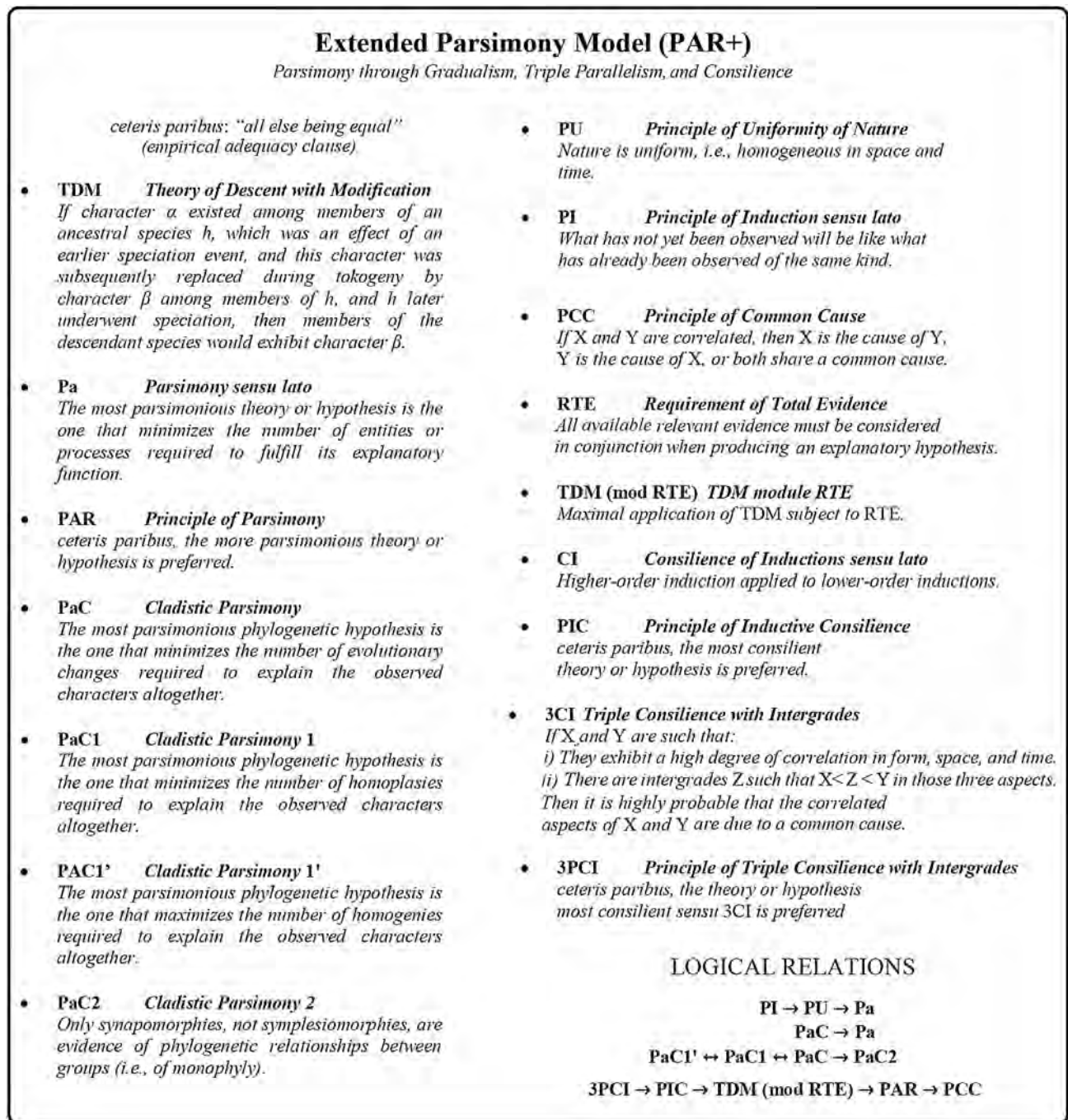


Figure 2. Extended Parsimony Model (PAR+) summary and logical relations.

Butterfly eggs consist of five basic components: chorion, serosa layer, vitelline membrane, cytoplasm, and nucleus (Hernández-Mejía *et al.* 2013). The surface of the egg, referred to as ‘shell’ or ‘chorion’ in insects, can be considered a composite structure formed by molecularly complex layers and sublayers (Rezende *et al.* 2016). These layers and their configurations provide protection during larval development, although some also perform other functions, *e.g.*, gas exchange (‘plastron’ *sensu* Hinton 1981). The chorion is divided into ‘endochorion’ and ‘exochorion’; both contain amino acids in a tripartite secondary structure com-

posed of more than 100 distinct polypeptides (Telfer 2009), precursors of a complex extracellular matrix composed of over 400 proteins in Lepidoptera (Giannopoulos *et al.* 2013). Endochorion and exochorion differ in that the latter includes carbohydrates intertwined within (Richards & Davies 1977, Trougakos & Margaritis 2008). The arrangements of proteins and carbohydrates in the exochorion form reticular microstructures of great variation, but with sufficient regularity at species and supra-specific levels.

Since the late 19th Century, the exochorion has been seriously considered as a character system (Flores-Gallardo

*et al.* 2023); however, only in recent years has its utility in phylogenetic systematics of Lepidoptera been reassessed. Llorente-Bousquets (1980, 1984) presented a comprehensive taxonomy of Mexican Dismorphiinae, examining wing characters, male genitalia, geographical distribution, and oocytic traits. The author and colleagues continued studying exochorionic characters in subsequent years, progressively refining staining and imaging techniques, as well as conceptualization and terminology proposals (Llorente-Bousquets & Castro-Gerardino 2007; Hernández-Mejía *et al.* 2013, 2014a,b, 2015; Nieves-Urbe *et al.* 2015, 2016a,b,c,d, 2017a,b, 2018a,b, 2019a,b, 2020a,b, 2021a,b, 2022; Llorente-Bousquets *et al.* 2018, 2019; Campos-González *et al.* 2020; Rivera-Galicia *et al.* 2020; Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022, 2023).

Exochorionic research is part of the holomorphological studies (*sensu* Hennig 1965, 1966) in phylogenetic systematics of Lepidoptera. The caterpillar, chrysalis, or adult butterfly (imago) can serve as semaphoronts, as can the egg. However, the ideas of Llorente-Bousquets and colleagues regarding the semaphoront under study have changed over time. Currently, the authors consider exochorionic characters to be part of the female imago, viewing the chorion as a complementary trait of her reproductive system, *i.e.*, not as part of the embryo it encloses but as a transitional character of the mature state or imago. This character is produced and regulated exclusively by female genes, not by those of the male or the embryo (Telfer 2009, Rezende *et al.* 2016). Nevertheless, this conceptualization of the chorion has yet to become standard practice in insect morphological systematics, where it is typically regarded as part of the egg and thus part of the study of immature stages (Flores-Gallardo *et al.* 2021).

**Example of application of PAR+: Klots hypothesis (hK).** Alexander B. Klots (1931–1933) provided a comprehensive pre-Hennigian study of the Pieridae family, based on detailed morphological descriptions of multiple characters present in both males and females (*e.g.*, wing shape, venation, and coloration; length and shape of antennae and palps). Klots complemented his study with descriptions and illustrations of male genitalia from species of various genera within the family. Through a comparative study of wing characters, Klots (1931–1933: 150, 214, 215) proposed the existence of two subgroups within the genus *Leptophobia*; however, as he did not find evidence of this division in genital characters, he did not consider them subgenera (Figs. 3, 4). In the following discussion, Klots hypothesis *sensu lato* (hK) refers to the existence of such subgenera as monophyletic subgroups:

**hK:** *Existence of two monophyletic subgroups in the genus Leptophobia, consistent with the division proposed by Klots (1931–1933).*

Hernández-Mejía *et al.* (2015: 363) revisited hK, introducing flight microhabitat as an additional criterion for subdivision within the genus, which can also be explained by

hK. Klots hypothesis *sensu stricto* (hKss), based on wing morphology, constitutes a parallelism between two types of forms: short ( $V_1$ ) vs. long ( $V_2$ ) discocellular venation, and glossy ( $T_1$ ) vs. matte ( $T_2$ ) ventral texture. The proposal of Hernández-Mejía *et al.* (2015) adds an ethological, ecological, and ultimately spatial criterion based on the relationship between organisms and their environment: flight microhabitat in open areas ( $H_1$ ) vs in the understory ( $H_2$ ). Thus, the authors showed a parallelism between two aspects of form and one spatial aspect, explainable together by hK. This allows hypothesizing the division of *Leptophobia* into two monophyletic subgroups based on wing venation and texture, alongside flight microhabitats ( $VTH_1$  |  $VTH_2$ ).

That result brought hK closer to fulfilling the highly demanding requirements of 3PCI, for abducting a monophyletic hypothesis as a parsimonious explanation for these parallelisms. However, the main result defended by Hernández-Mejía *et al.* (2015: 363) was the proposal of a third morphological criterion, also explainable by hK, based on two subsystems of exochorionic characters in Pieridae: types of axes, short vs. long, and types of periapical projections, bulbs vs. bulges (Fig. 5). The distinction between axes is strict: long axes connect to the apex and shorts do not, as they are interrupted by ribs between the adjacent long axes. The main distinction between bulbs and bulges at the top of long axes, is that the former rise above and ‘outward’ the apex, while the later do not.

Exochorionic characters allowed dividing *Leptophobia* into two subgroups: species with short axes and bulbs ( $E_1$ ) vs. without short axes and with bulges ( $E_2$ ). This additional parallelism allows reformulating hK’s abduction in terms of four evidential pathways, comprising three aspects of form and one spatial aspect, all consiliently explained by the monophyly of each subgroup ( $VTHE_1$  |  $VTHE_2$ ) (Fig. 6). If ‘X’ denotes a body of evidence explainable by hK, call ‘Klots hypothesis module X’ —hK (mod X)— to its corresponding version in the application of TDM (mod RTE):

**hK (mod X)** = Klots hypothesis (module X)

*e.g.*, **hK (mod VTHE)** = Klots hypothesis (module  $VTHE_1$  |  $VTHE_2$ )

In terms of 3CI and given the larger number of independent evidence routes considered in the abduction of hK (mod VTHE), this hypothesis is a better candidate for receiving a common cause explanation than the original Klots hypothesis, *i.e.*, hK (mod VT).

**Contributions of exochorionic characters to hK (mod VTHE).** Klots did not consider subgenera of *Leptophobia* the subgroups delimited by wing characters, as he did not find consistent evidence for that division among male genital characters, considered of greater relevance. The inclusion of exochorionic characters can be seen as an amendment in this regard, if the exochorion is considered a system of characters, not of the semaphoront ‘egg’, but of the semaphoront ‘female imago with mature eggs in her ovarioles’. This is an integral part of the proposal by



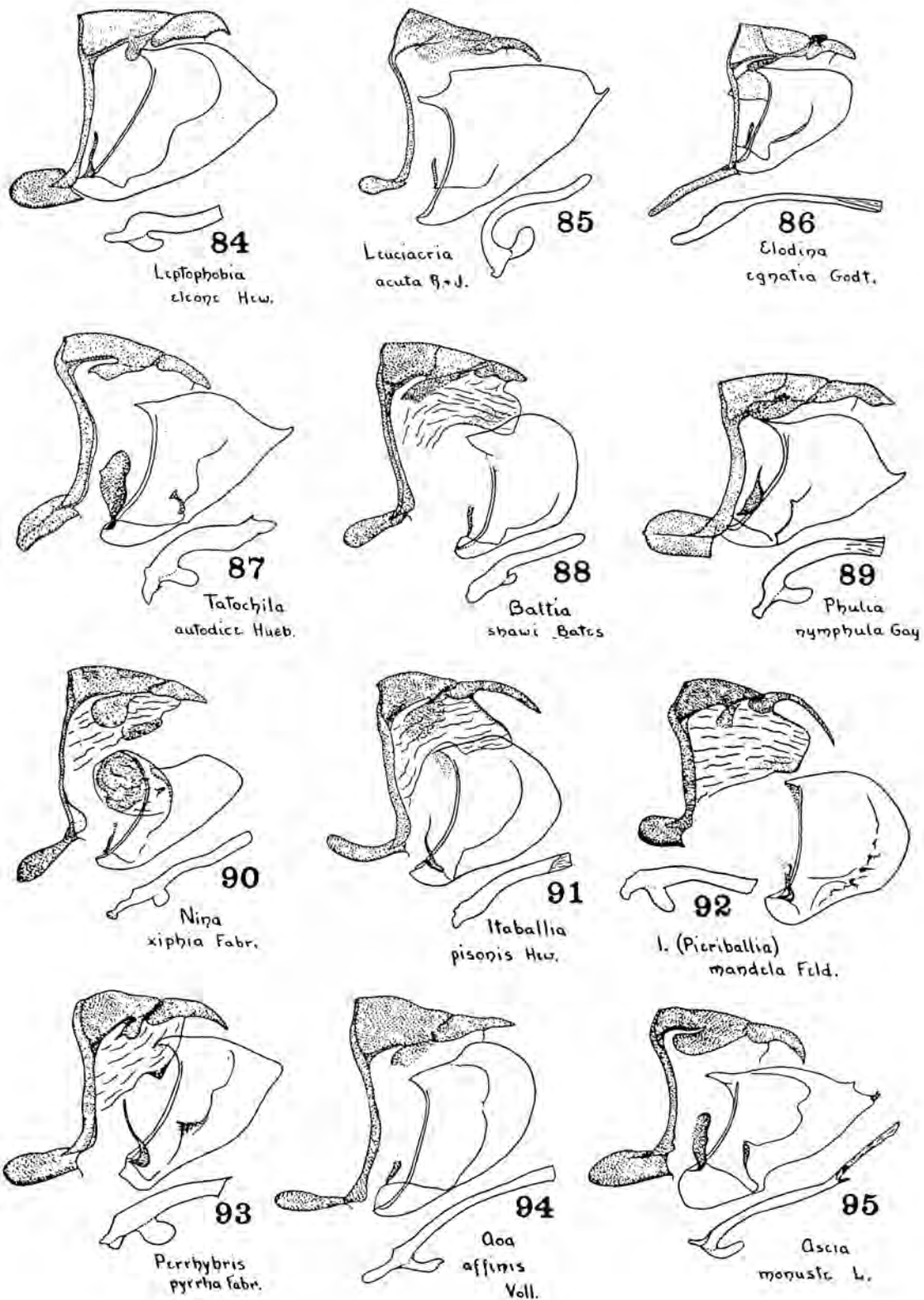


Figure 4. Diagrams of genital capsules and aedeagi of species belonging to various genera of the Pieridae family. The author proposed the existence of a subdivision of the genus *Leptophobia* based on wing characters; however, he could not corroborate it with genital characters, and therefore did not assign the resulting groups the rank of subgenera. Taken from Klots (1931–1933: Plate XII).

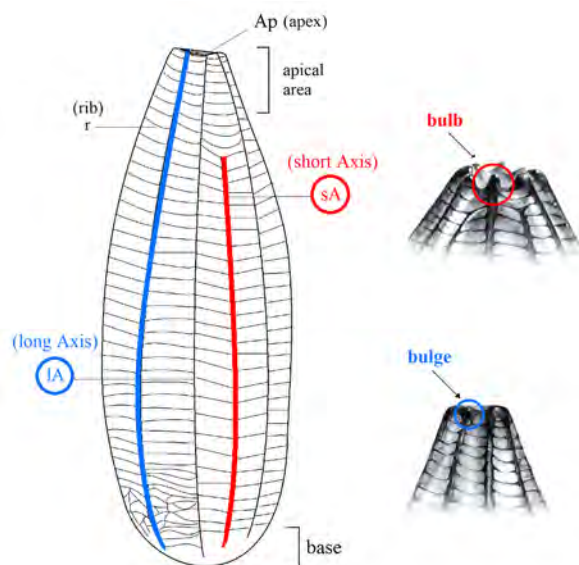


Figure 5. General diagrams of Pieridae eggs, with correlated characters (red and blue) used by the authors in the discussion of the Klots hypothesis. In *Leptophobia*, eggs with long axes ending in bulbs also have short axes, while eggs with only long axes ending in bulges do not. Modified from Hernández-Mejía *et al.* (2015: Figure 2).

Llorente-Bousquets and colleagues, within the framework of which the work by Hernández-Mejía *et al.* (2015) was conducted. Thus, insofar as (derived) female genital traits, exochorionic characters constitute a type of evidence closer to what Klots sought in the discussion and defense of hK.

An additional contribution emerges from the fact that the first formal-spatial parallelism, between wing characters and flight microhabitats, can be explained without recourse to a hypothesis of monophyly. This occurs because the presence of light and glossy wings in species that fly in open areas, versus the presence of dark and matte wings in species that fly in the understory ( $TH_1$  |  $TH_2$ ), can be explained in a ‘functional’ sense as per Diez & Moulines (1997: 261–264), which coincides with ‘teleonomic’ explanation *sensu* Mayr (1982: 11, 48, 88) and teleological explanation by ‘final cause’ according to Aristotle’s etiology in *Physics* II ([c.a. 350 B.C.E] 1995a: 3 194b16–195a10), *Metaphysics* V 2 ([c.a. 350 B.C.E] 1994: 1013a26–34), and *Posterior Analytics* ([c.a. 350 B.C.E] 1995b: 98a1–8, b6–16) (see also Richards 2010: 26). In historical hindsight, characters explainable by any teleological-functional theory have constituted weak evidence for monophyly, since the same adaptive mechanisms can emerge independently under similar ecological pressures —*e.g.*, carcination among decapods (Borradaile 1916, Keiler *et al.* 2017).

The functional explanation of the referred parallelism ( $TH_1$  |  $TH_2$ ) would be given by the same adaptive mechanism: butterflies’ mimicry of their surroundings, driven by the need to go unnoticed by predators. Thus, wing textures and flight microhabitats could be considered aspects of the

same (ecological) phenomenon, rather than two phenomena (morphological and ethological) linked and explained by consilience through a hypothesis of monophyly. On the other hand, the subdivision into two groups by exochorionic characters ( $E_1$  |  $E_2$ ) is not explained by mimicry; therefore, its correlation with the previous aspects ( $THE_1$  |  $THE_2$ ) and with wing venation types ( $VTHE_1$  |  $VTHE_2$ ) forms a clearer parallelism, which constitutes a stronger empirical basis in the abduction of monophyly for each group through hK (mod VTHE).

#### *Degree of adequacy of hK (mod VTHE) to 3PCI.*

Justifying the application of 3PCI in the abduction of an explanatory hypothesis by consilience involves showing the highest possible degree of adequacy with the antecedent of 3CI, *i.e.*, meeting the conditions of triple parallelism in form, space, and time, as well as the existence of intergrades in those three aspects. As shown, hK (mod VTHE) is based on four parallelisms: one spatial and three of form. For the sake of economy in the argument, exochorionic morphology was considered as a single additional aspect; however, the types of axes (short or long) and periapical projections (bulbs or bulges) can be considered separately, since they do not necessarily appear together among other Pieridae. This results in a total of five parallelisms: four of form and one of space.

In principle, hK (mod VTHE) does not include parallelisms in time or explicit gradualism of any aspect, *e.g.*, it does not consider intergrades between glossy ( $V_1$ ) and matte ( $V_2$ ) wings. The flight habits of some species in riparian vegetation (Hernández-Mejía *et al.* 2015: 363) could be considered an intergrade between flight habits in open sites ( $H_1$ ) and in the understory ( $H_2$ ). However, the most relevant intergrades were found among exochorionic characters, according to a later work by Nieves-Urbe *et al.* (2021b). Whereas distinction between long and short axes is strict, distinction between bulbs and bulges turned out to be gradual when reconceptualized, through a geometric model (Fig. 7), as stages in a continuous morphogenetic process of periapical differentiation in Pieridae.

Thus, *sensu stricto*, hK (mod VTHE) does not meet all the criteria required by the antecedent of 3CI to logically justify the inference of a consilient monophyletic hypothesis. However, 3PCI is a gradual criterion as it stipulates preference for the ‘most consilient’ theory or hypothesis according to 3CI. It is obvious that hK (mod VTHE) is more adequately aligned with 3CI than hK (mod VT); therefore, it is a better candidate for parsimonious explanation by monophyletic common cause according to 3PCI.

**Goethe’s ‘Genetic Method’ in exochorionic morphogeny.** The overarching goal of Morphogeny is that, as Darwin (1859: 52) stated: “differences blend into each other in an insensible series; and a series impresses the mind with the idea of an actual passage.” —Or as Goethe ([c.a. 1790] 2009, Miller 1988: 75) said about his ‘Genetic method’: “If

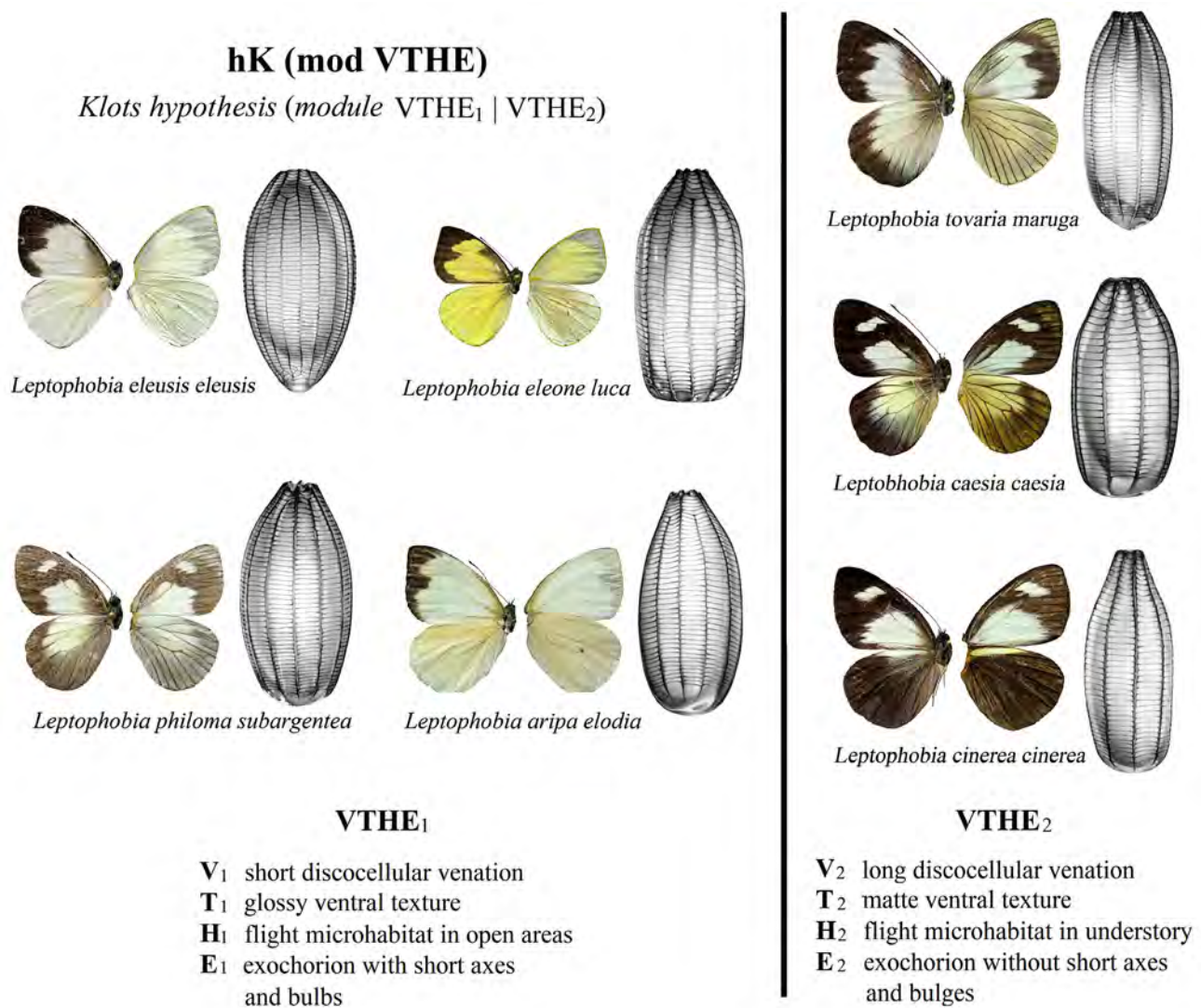


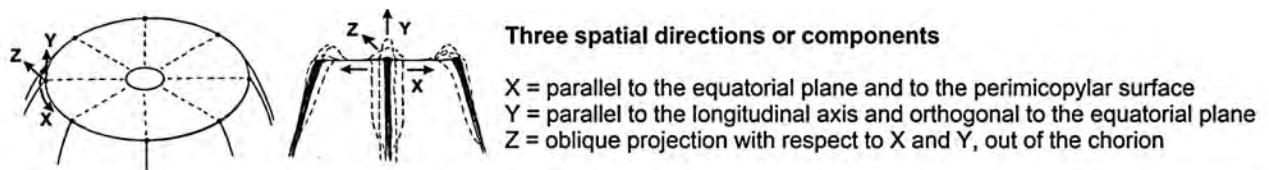
Figure 6. Representation of Klots hypothesis module VTHE —hK (mod VTHE)— obtained by consilience through parallelisms between three aspects of form and one spatial aspect: wing venation and texture, flight microhabitats and exochorionic characters (VTHE<sub>1</sub> | VTHE<sub>2</sub>). Modified from Hernández-Mejía *et al.* (2015: Figures 1, 3, 4).

I look at the created object, inquire into its creation, and follow this process back as far as I can, I will find a series of steps [...] but nature leaves no gaps, and thus, in the end, I will have to see this progression of uninterrupted activity as a whole.” One of Llorente-Bousquets and colleagues’ methodological contributions in exochorionic research, lies in visualizing —*i.e.*, making visible— morphological sequences and possible morphogenetic trends among sub-systems of characters, using their *sui generis* pictorial representation techniques (Flores-Gallardo *et al.* 2021, 2022, 2023, Flores-Gallardo 2024). The visualization of bulges and bulbs as phases of transformative morphogenetic processes, allowed for their reconceptualization as polarizable states of the same character, in this case, periapical projections within Pieridae.

Morphogenetic distinction between types of axes and projections became relevant because: i) the presence of short axes was considered apomorphic with respect to the

exclusive presence of long axes; ii) understood as the result of a larger projective trend along the Y and Z axes within the geometric model, bulbs were also considered apomorphic with respect to bulges. In *Leptophobia*, eggs with long axes ending in bulbs also have short axes, while eggs with only long axes ending in bulges do not. This does not always occur within the heterobathmic mosaic of exochorionic characters in Pieridae, so the correlation between axis types and periapical differentiation can be considered an additional parallelism among forms.

**VTHE as productive —not contrastive— evidence for hK.** It is crucial to understand that, even if their cladograms have the same topology, each version of hK constitutes, *de facto*, a different phylogenetic hypothesis. As shown by Fitzhugh (2006a: 62–63), no number of additional characters serves as contrastive evidence for the severe test of a phylogenetic hypothesis obtained through other means,



Structure	Illustration	Augmentation per spatial component	Inequality key	Examples
None (unmodified)		X minimal / null Y minimal / null Z minimal / null	$X \approx Y \approx Z \approx 0$	Dismorphiinae, Coliadinae
Thickening		X moderate Y minimal / null Z minimal / null	$X > 0$ $Y \approx 0$ $Z \approx 0$	<i>Leptophobia</i> Butler, 1870
<b>Bulge</b>		X moderate Y low Z minimal / null	$X \gg Y > 0$ $Z \approx 0$	<i>Anthocharis</i> Boisduval, Rambur, Duméril & Graslin, 1833, <i>Euchloe</i> Hübner, 1819
<b>Projections</b>			$X, Y, Z \neq 0$	
Small		X moderate Y low Z very low	$X > Y > Z > 0$	<i>Hesperocharis</i> Felder, 1862
Tubercular*		X low Y high Z moderate	$Y > Z > X > 0$	<i>Itaballia</i> Kaye, 1904, <i>Pieriballia</i> , <i>Perrhybris</i> Hübner, 1819
Laminar*		X very low Y moderate Z moderate	$Y, Z > 0$ $X \approx 0$	<i>Ascia</i> Scopoli, 1777, <i>Ganyra</i> Billberg, 1820, <i>Glutophrissa</i> Butler, 1887
<b>Bulbous (Bulb)</b>		X moderate, similar to Y Y moderate, similar to X Low z	$X \approx Y \approx Z > 0$	Aporiina

\* := presence of reminiscent ribs

Figure 7. Table showing a general geometric model of periapical differentiation in Pieridae. Projections were analyzed in three spatial components (X, Y, and Z) to facilitate their study, typification and recognition of possible morphogenetic trends. Understood as the result of a larger projective trend along the Y and Z axes, bulbs (red) were considered apomorphic with respect to bulges (blue). Modified from Nieves-Urbe *et al.* (2021b: 308).

since each one answers to a different set of causal questions ‘strengthen (the robustness of)’ hK (mod VT) at all; rather, represented as columns in their respective data matrices. it simply replaces it.  
 Thus, hK (mod VT) does not ‘support,’ ‘corroborate’ or Considering the provided framing of a hypothesis ‘test-

ing’ as its *empirical demodalization* (in section: **Logic of phylogenetic hypotheses production and testing**), the possible results of an independent and severe test *sensu* Popper (1957, 1971) are verification, refutation, or revision of the hypothesis. By adding characters or other relevant empirical data, a previous phylogenetic hypothesis is not verified or refuted, thereby not demodalized nor tested, but revised and replaced by another more encompassing one. This ‘replacementist’ conception of phylogenetic research aligns with Fitzhugh’s statement (2012: 52): “At best one can say that (*a-us (b-us (c-us, d-us))*) has been *replaced* by (*a-us (c-us (b-us, d-us))*) for the fact that the explanations of new observations 0101 and 0101 have relevance to the explanations of old observations 0011 and 0111.”

The argument proposed here is not about testing hK (mod VT) through hK (mod VT<sub>HE</sub>), taken as contrastive evidence, but a justification for replacing hK (mod VT) with hK (mod VT<sub>HE</sub>) as the latter constitutes a more consilient hypothesis in terms of 3CI. It is neither an argument about hK (mod VT<sub>HE</sub>) being more parsimonious than hK (mod VT): they are either equally parsimonious with respect to their respective data sets, or simply incomparable. Klots did not consider VT sufficient evidence to propose the monophyly of the two subgroups; however, his division does not require the addition of *ad hoc* hypotheses, *i.e.*, it is maximally parsimonious in explaining the existence of two subgroups according to VT, by a single common (morphological) cause. For its part, hK (mod VT<sub>HE</sub>) also constitutes an explanatory hypothesis by a common (monophyletic) cause based on all the relevant evidence, without additional homoplastic hypotheses, and thus could be said to be as parsimonious with respect to VT<sub>HE</sub> as hK (mod VT) is with respect to VT. However, it cannot be said that hK (mod VT<sub>HE</sub>) is more parsimonious *simpliciter* than hK (mod VT), since they refer to different sets of observations, rendering them incomparable as explanations. On the other hand, hK (mod VT<sub>HE</sub>) is more parsimonious than the alternative of an ecological hypothesis, which considers the same full set VT<sub>HE</sub> of evidence, but deals with TH through an *ad hoc* functional explanation of adaptive mimicry.

**Conclusions on hK (mod VT<sub>HE</sub>).** 3PCI constitutes an independent epistemological criterion for evaluating and justifying the (abductive) production of parsimonious hypotheses based on their degree of consilience, not for their (deductive and inductive) testing or even direct comparison when adding new evidence. There is no testing whatsoever in adding any kind of characters to a previous hypothesis, only the production of a new more encompassing—hopefully better—one. The analysis provided neither shows that hK (mod VT<sub>HE</sub>) is more ‘robust’ or parsimonious than hK (mod VT), as they are not even rival explanations of the same total body of evidence. Rather, it shows that hK (mod VT<sub>HE</sub>) is better justified as an application of PAR through TDM (mod RTE), on the independent basis of being more consilient *sensu* 3CI, *i.e.*, it exemplifies the proposed inde-

pendent justification for applying the Principle of Parsimony, based on a stronger version of the Principle of Consilience.

## CONCLUSIONS

In this paper, a logical-epistemological analysis of the Principle of Parsimony (PAR) was presented and advocated, based on a stronger version of inductive consilience, to reassess monophyly as the theoretical foundation of phylogenetic systematics; the results were exemplified through a case study of exochorionic morphogeny in Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea). The core epistemology and abductive logic of phylogenetic systematics *sensu* Hennig were outlined, following Fitzhugh’s analysis. Sober’s philosophical research on PAR and its usage in phylogenetic systematics was revised and reframed as ‘Extended Parsimony Model’ (PAR+), resulting in the ‘Principle of Triple Consilience with Intergrades’ (3PCI). As case study, PAR+ was used to review the contributions of the exochorionic morphogeny to the discussion of the ‘Klots hypothesis’ (Hernández-Mejía *et al.* 2015). It was shown that exochorionic characters allowed for a better version of hK, insofar as more consilient *sensu* 3PCI, with morphogeny—based on Goethe’s ‘genetic Method’—serving as ‘bridge’ theory between morphology and phylogeny.

At a metalevel, this paper was developed based on the following general assumption: The conceptualization and utility of a set of traits as a character system can be analyzed and reviewed according to its adequacy to the concepts and principles of morphology *sensu* Goethe ([ca. 1790] 2009), morphogeny *sensu* Haeckel (1866)—*i.e.*, ontogeny or phylogeny—, and phylogenetic systematics *sensu* Hennig (1965, 1966); whose intersection is a ‘bridge’ concept of morphogeny *sensu lato*, *i.e.*, laws of transformation among organic forms.

This paper began by affirming homology, explicated as homogeny or homoplasy, as the central concept in phylogenetic systematics. With references that include Fitzhugh (2006b) and Rieppel & Kearney (2002), Cracraft (2022) holds that the inherited concept of ‘homology’ (*i.e.*, homogeny) no longer plays a useful role in comparative biology, given that hypotheses of species’ common ancestry (*i.e.*, monophyly) cannot ever be tested by observation of characters’ patterns. Instead, he proposed considering synapomorphies as units of phenetic change, which in fact turns phylogenetic analysis into researching “the history of characters (*i.e.*, the phenotype *sensu lato*)” (Cracraft 2022: 4). This proposal aligns partially with the concept of morphogeny *sensu lato* proposed here, under the influence of Goethe’s genetic method; *i.e.*, laws of transformation between organic forms, or studies of comparative morphology to obtain laws of generation and transformation of instantiated forms. It also recalls Laubichler’s (2014: 70, 77) Wagnerian account of homologues as: “units of phenotypic evolution [in which] mechanistic explanation of the homology of morphological characters has to involve the systemic prop-

erties of developmental processes of both morphogenesis and morphostasis”.

We consider morphogeny *sensu lato* a worthy avenue of scientific research by itself. We also agree with Fitzhugh (2006a, 2012) and Cracraft (2022) that phylogenetic hypotheses are untestable by any amount of character data, which only serves to produce them. However, aligned with Havstad *et al.* (2015) ‘semaphorontic view’ of homology, we disagree with Cracraft’s rejection of the concept, as well as with his reduction of morphogeny to an ultimately phenetic approach. Instead, we advocate: i) conceiving morphogeny as a link between homologues and their possible homogenetic or homoplastic explanations, *i.e.*, as ‘bridge’ theory between morphology and phylogeny; ii) monophyly’s explanatory power of disparate empirical data, including synapomorphies, under a stronger version of inductive consilience, *i.e.*, TDM (mod RTE) based on 3PCI.

#### ACKNOWLEDGMENTS

This work was funded by DGAPA-UNAM-PAPIIT (IN212925) and CONACyT project 224347. We thank Mario Casanueva, Axel Barceló, Maximiliano Martínez, and especially Juan José Morrone, Mario de Pinna, Kirk Fitzhugh, Marcelo Domingo de Santis, and David Espinosa Organista for their careful revisions, critiques and suggestions during preparation of the manuscript. Finally, we acknowledge the Facultad de Ciencias of UNAM, Departamento de Biología Evolutiva that has supported us for many years with transportation facilities and academic time. We dedicate this work to the dean of butterfly studies in Mexico, the biologist María Eugenia Díaz Batres.

#### LITERATURE CITED

- Abel, O. 1909. Was verstehen wir unter monophyletischer und polyphyletischer Abstammung? *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 59: 243–256.
- Agassiz, L. 1857. *An essay on classification*. Trübner & Co., United Kingdom, London.
- Aliseda, A. 1997. *Seeking explanations: abduction in logic, philosophy of science and artificial intelligence*. PhD Thesis, Stanford University, Stanford.
- Aliseda, A. 2003. Mathematical reasoning vs. abductive reasoning: a structural approach. *Synthese*, 134(1/2): 25–44. <https://doi.org/10.1023/A:1022127429205>
- Aliseda, A. 2004<sup>a</sup>. Sobre la lógica del descubrimiento científico de Popper. *Signos Filosóficos*, VI(11s): 115–130.
- Aliseda, A. 2004<sup>b</sup>. Logics in scientific discovery. *Foundation of Science*, 9(3): 339–363. <https://doi.org/10.1023/B:FODA.0000042847.62285.81>
- Aliseda, A. 2005. The logic of abduction in the light of Peirce’s pragmatism. *Semiotica*, 153(1/4): 363–374. <https://doi.org/10.1515/semi.2005.2005.153-1-4.363>
- Aliseda, A. 2006. *Abductive reasoning. Logical investigations into discovery and explanation*. Springer, Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/1-4020-3907-7>
- Aliseda, A. 2007. Abductive reasoning: challenges ahead. *Theoria*, 22(3): 261–270.
- Aliseda, A. 2014. *La lógica como herramienta de la razón. Razonamiento ampliativo en la creatividad, la cognición y la inferencia*. College Publications, United Kingdom, Milton Keynes.
- Amor-Montaño, J.A. 2011. *Teoría de conjuntos para estudiantes de ciencias*. Las Prensas de Ciencias, Mexico, DF.
- Aristotle. 1994. *Metafísica*. Gredos, Spain, Madrid.
- Aristotle. 1995a. *Física*. Gredos, Spain, Madrid.
- Aristotle. 1995b. *Tratados de lógica (Órganon) II. Sobre la interpretación - Analíticos primeros - Analíticos segundos*. Gredos, Spain, Madrid.
- Bednarczyk, A. 2012. Johann Wolfgang Goethe (1749–1832) metoda genetyczna i francuski aforyzm W 180. Rocznice śmierci poety-przyrodnika. *Kwartalnik Historii Nauki i Techniki*, 57(3–4): 7–66.
- Borradaile, L.A. 1916. Crustacea. Part II. Porcellanopagurus: an instance of carcinization. *British Antarctic (“Terra Nova”) Expedition, 1910–1913. Natural History Reports. Zoology. Vol. III*: 11–126.
- Bortoft, H. 1996. *The wholeness of nature. Goethe’s way toward a science of conscious participation in nature*. Lindisfarne Books, United States of America, New York.
- Bryant, H.N. 1995. The threefold parallelism of Agassiz and Haeckel, and polarity determination in phylogenetic systematics. *Biology & Philosophy*, 10(2): 197–217. <https://doi.org/10.1007/BF00852245>
- Campos-González, E., S. Nieves-Urbe y J. Llorente-Bousquets. 2020. Descripción del exocorion de tres especies de Coeini. *Southwestern Entomologist*, 45(4): 1091–1120. <https://doi.org/10.3958/059.045.0427>
- Carnap, R. 1950. *Logical foundations of probability*. The University of Chicago Press, United States of America, Illinois.
- Cleland, C.E. 2011. Prediction and explanation in historical natural science. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 62(3): 551–582.
- Cleland, C.E. 2013. Common cause explanation and the search for a smoking gun. (pp. 1–9). In: Baker, V.R. (Ed.). *Rethinking the fabric of Geology: The Geological Society of America Special Paper 502*. The Geological Society of America, Colorado. <https://doi.org/10.1130/9780813725024>
- Cracraft, J. 2022. It is time to move on from homology in comparative biology. *Journal of Morphology*, 284(1) e21530: 1–9. <https://doi.org/10.1002/jmor.21530>
- Cuvier, G. 1829. *Le règne animal distribué d’après son organisation, pour servir de base à l’histoire naturelle*

- des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée.* Fortin, Mason et Compagnie Libraires, France, Paris.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* D. Appleton and Company, United States of America, New York.
- Daston, L. and P. Galison. 1992. The image of objectivity. *Representations*, 40: 81–128. <https://doi.org/10.2307/2928741>
- Daston, L. and P. Galison. 2007. *Objectivity.* Zone books, United States of America, New York.
- Dollo, L. 1895. Sur la phylogénie des dipneustes. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie, et d'Hydrologie*, 9, 79–128.
- de Queiroz, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Biology*, 34(3): 280–299. <https://doi.org/10.1093/sysbio/34.3.280>
- Deely, J. 1994. The Collected papers of Charles Sanders Peirce, 8 vols. Available from: <https://colorysemitica.wordpress.com/wp-content/uploads/2014/08/peirce-collectedpapers.pdf>. Accessed: December, 2025.
- Diez, J. y C. Moulines. 1997. *Fundamentos de filosofía de la ciencia.* Ariel, España, Barcelona.
- Fitzhugh, K. 2005. The inferential basis of species hypotheses: the solution to defining the term 'species'. *Marine Ecology*, 26(3–4): 155–165. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2005.00058.x>
- Fitzhugh, K. 2006a. The abduction of phylogenetic hypotheses. *Zootaxa*, 1145(1): 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1145.1.1>
- Fitzhugh, K. 2006b. The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses. *Zoologica Scripta*, 35(3): 261–286. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2006.00229.x>
- Fitzhugh, K. 2006c. The 'requirement of total evidence' and its role in phylogenetic systematics. *Biology and Philosophy*: 21:309–351. <https://doi.org/10.1007/s10539-005-7325-2>
- Fitzhugh, K. 2012. The limits of understanding in biological systematics. *Zootaxa*, 3435(1): 40–67. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3435.1.2>
- Flores-Gallardo, A. 2024. *Estilos de representación y virtudes epistémicas: levantamiento de un sistema de caracteres en el exocorion de Papilionoidea (Insecta: Lepidoptera).* PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- 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. <http://doi.org/10.32870/dugesiana.v29i2.7265>
- Flores-Gallardo, A., J. Llorente-Bousquets y S. Nieves-Uribe. 2023. Representaciones del exocorion en morfología y sistemática de Lepidoptera: un estudio histórico-crítico sobre los estilos de imágenes científicas y virtudes epistémicas. *Dugesiana*, 30(2): 117–162. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v30i2.7312>
- Froidmont, L. 1649. *Philosophia Christiana de Anima. Libri Quatuor.* Typis Hieronymi Nempaei, Belgium, Louvain.
- García-Campos J. y R. Vázquez-Gutiérrez. 2012. Contextualismo, fiabilismo y el problema pirrónico. *Diánoia*, LVII(68): 3–28. <https://doi.org/10.21898/dia.v57i68.150>
- Gegenbaur, C. 1878. *Elements of comparative anatomy.* MacMillan & Company, United Kingdom, London.
- Gettier, E.L. 1963. Is Justified True Belief Knowledge? *Analysis*, 23(6), 121–123. <https://doi.org/10.1093/analys/23.6.121>
- Ghiselin, M.T. 1969. *The triumph of the Darwinian method.* Dover Publications, United States of America, New York.
- Ghiselin, M.T. 1997. *Metaphysics and the origin of species.* State University of New York Press, United States of America, Albany.
- Giannopoulos, N.G., I. Michalopoulos, N.C. Papandreou, A. Malatras, V.A. Iconomidou, and S.J. Hamodrakas. 2013. LepChorionDB, a database of Lepidopteran 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>
- Goethe, J.W. 1840. *Theory of colours.* John Murray, United Kingdom, London.
- Goethe, J.W. 2009. *The metamorphosis of plants.* Originally published around 1790. The MIT Press, United Kingdom, London.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny.* Harvard University Press, United Kingdom, Cambridge. <https://doi.org/10.1086/673893>
- Haeckel, E. 1866. *Generelle morphologie der organismen. Allgemeine grundzüge der organischen formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte descendenztheorie. Erster band: Allgemeine anatomie der organismen.* Reimer, Germany, Berlin. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3953>
- Havstad, J.C., L.C.S. Assis, and O. Rieppel. 2015. The semaphorontic view of homology. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(7): 578–587. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22634>
- Hempel, C.G. 1965. *La explicación científica. Estudios so-*

- bre la filosofía de la ciencia*. Paidós, Spain, Barcelona.
- Hennig W. 1947. Probleme der biologischen Systematik. *Forsch Fortschr*, 21/23: 276–279.
- Hennig W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher zentralverlag, Germany, Berlin.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, 10: 97–116. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.10.010165.000525>
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Board of Trustees of the University of Illinois, United States of America, Illinois.
- Hernández-Mejía, B.C., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2013. Comparación morfológica del corion de especies de los géneros *Pieriballia*, *Itaballia* y *Perhybris* (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae), y sus implicaciones filogenéticas. *Southwestern Entomologist*, 38(2): 275–292. <https://doi.org/10.3958/059.038.0211>
- Hernández-Mejía, B.C., A. Flores-Gallardo, y J. 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.C., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 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, C., 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>
- Hesse, M. 1966. *Models and analogy in science*. University of Notre Dame Press, United States of America, Milwaukee.
- Hilpinen, R. 2000. Hempel on the problem of induction. (pp. 91–107). In: Fetzer, J.H. (Ed.), *Science, Explanation, and Rationality*. Oxford University Press, New York. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195121377.003.0012>
- Hinton, H.E. 1981. *Biology of insect eggs. Vol. I–III*. Pergamon, United Kingdom, Oxford.
- Hume, D. 1998. *Tratado de la naturaleza humana*. Tecnos, Spain, Madrid.
- Keiler, J., C.S. Wirkner, S. Richter. 2017. One hundred years of carcinization – the evolution of the crab-like habitus in *Anomura* (Arthropoda: Crustacea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(1): 200–222. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw031>
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*, 51(2): 308–333. <https://doi.org/10.1086/289182>
- Klots, A.B. 1931–1933. A generic classification of the Pieridae (Lepidoptera) together with a study of the male genitalia. *Entomologica Americana*, 12(3): 139–242. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2010.11.034>
- Kuhn, T. 1977. Objectivity, value judgment, and theory choice. (pp. 320–339). In: Kuhn, T. (Ed.). *The essential tension. Selected studies in scientific tradition and changes*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lankester, E.R. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements. *The Annals and Magazine of Natural History, Botany, and Geology*, 6(4)31: 34–43.
- Laubichler, M.D. 2014. Homology as a bridge between evolutionary morphology, developmental evolution, and phylogenetic systematics. (pp. 63–85). In: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.
- Llorente-Bousquets, J. 1980. *Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género Enantia Huebner (Lepidoptera: Pieridae)*. Bachelor's Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- 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): 1–207.
- 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 Físicas y Exactas*, 31(118): 145–164.
- Llorente-Bousquets, J., S. Nieves-Urbe, A. Flores-Gallardo, B.C. Hernández-Mejía, and J. Castro-Gerardino. 2018. Chorionic sculpture in the Dismorphiinae subfamily (Lepidoptera: Pieridae). *Zootaxa*, 4429(2): 201–246. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4429.2.1>
- Llorente-Bousquets J., S. Nieves-Urbe, M. Trujano-Ortega, y A. Arellano-Covarrubias. 2019. Una comparación de técnicas de rehidratación abdominal y coriónica en especies de *Emesis* Fabricius y *Lasaia* H. Bates. *Southwestern Entomologist*, 44(2): 523–538. <https://doi.org/10.3958/059.044.0219>
- Lovejoy, A.O. 1936. *The great chain of being: A study of the history of an idea*. Harvard University Press, United Kingdom, Cambridge.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, United Kingdom, Cambridge.
- Mayden, R.L. 1997. A Hierarchy of Species Concepts: The Denouement in the Saga of the Species Problem. (pp. 381–424). In: Claridge M.F, H.A. Dawah and M.R Wilson (Eds.). *Species: The Units of Biodiversity*. Chapman and Hall, United Kingdom, London.
- McKinney M.L. and K.J. McNamara. 1991. *Heterochrony: the evolution of ontogeny*. Springer, United States of

- America, New York.
- Meckel, J.F. 1821. *System der vergleichenden Anatomie*. Rengerschen Buchhandlung, Germany, Halle.
- Miller, D. 1988. *Goethe's collected works, Volume 12: Scientific Studies*. Suhrkamp Publisher, United States of America, New York.
- Mooi, R.D. and A.C. Gill. 2016. Hennig's auxiliary principle and reciprocal illumination revisited (pp. 258–285). In: Williams, D., M. Schmitt, & Q. Wheeler (Eds.). *The future of phylogenetic systematics: The legacy of Willi Hennig*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781316338797.013>
- Nelson, G. and N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, United States of America, New York.
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, B.C. 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. <https://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* Rea-kirt: implicaciones taxonómicas y tendencias evolutivas. *Southwestern Entomologist*, 41(3): 716–733. <https://doi.org/10.3958/059.041.0314>
- Nieves-Uribe, S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2016c. Estudio del corion de tres especies del género *Colias* Fabricius, 1807 y *Zerene cesonia cesonia* (Stoll, 1790). *Southwestern Entomologist*, 41 (4): 1121–1141. <https://doi.org/10.3958/059.041.0411>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2016d. Morfología coriónica de once especies de Biblidinae de México y Colombia: un examen de predicciones. *Southwestern Entomologist*, 41(2): 505–532. <https://doi.org/10.3958/059.041.0219>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2017a. Corion de *Ectima thecla thecla* (Fabricius, 1796) y su comparación con el género *Hamadryas*. *Southwestern Entomologist*, 42(3): 851–864. <https://doi.org/10.3958/059.042.032>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2017b. Corion de *Orophila cardases campespe* (Hewitson, 1869) y caracterización coriónica de la subtribu Callicorina. *Southwestern Entomologist*, 42(3): 865–878. <https://doi.org/10.3958/059.042.0325>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2018a. Corion de *Leucidia brephos* (Hübner, [1809]), comparaciones con otros géneros de Coliadinae y tendencias reticulares. *Southwestern Entomologist*, 43 (1): 239–255. <https://doi.org/10.3958/059.043.0115>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2018b. Estructura exocoriónica en tres especies de *Colias* Fabricius, 1807. *Southwestern Entomologist*, 43(2): 485–503. <https://doi.org/10.3958/059.043.0220>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez, and C. Pozo. 2019a. 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., C. Pozo, M. Trujano-Ortega, y J. Llorente-Bousquets. 2019b. Descripción exocoriónica de *Detritivora barnesi* con algunas comparaciones. *Southwestern Entomologist*, 44(4): 919–934. <https://doi.org/10.3958/059.044.0412>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, y J. Llorente-Bousquets. 2020a. Estructura exocoriónica de dos especies de *Colias* Fabricius de México. *Southwestern Entomologist*, 45(3): 733–751. <https://doi.org/10.3958/059.045.0316>
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, and J. Llorente-Bousquets. 2020b. 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., A. Flores-Gallardo, and J. Llorente-Bousquets. 2021a. Micropylar and perimicropylar regions of the egg exochorion in six genera of Dismorphiinae (Lepidoptera: Pieridae). *Zootaxa*, 4966(3): 251–289. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4966.3.1>
- Nieves-Uribe, S., J. Llorente-Bousquets, and A. Flores-Gallardo. 2021b. 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>
- Nieves-Uribe, S., J. Llorente-Bousquets, y A. Flores-Gallardo. 2022. Morfología coriónica de dos subespecies de *Eurema elathea* y su comparación con *E. दौरा sidonia*. *Southwestern Entomologist*, 47(1): 215–232. <https://doi.org/10.3958/059.047.0121>
- Ockham, W. 1675. *Summa Totius Logicae*. Oxoniae, Typis L.L. Acad. typogr. Impensis J. Crosley. <https://doi.org/10.3958/059.047.0121>
- Owen, R. 1843. *Lectures on comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons, in 1843*. Longman, Brown, Green, and Longmans, United Kingdom, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11742>

- Owen, R. 1848. *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. Printed by the author, United Kingdom, London.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.118611>
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. (pp. 21–74). In: Joysey, K.A. and A.E. Friday (Eds.). *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London.
- Patterson, C. 1988. The Impact of Evolutionary Theories on Systematics. (pp. 59–91). In: Hawksworth D.L. (Ed.). *Prospects in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Platón. 1988. *Diálogos I. Apología; Critón; Eutifrón; Ion; Lisis; Cármides; Hipias menor; Hipias mayor; Laques; Protágoras*. Gredos, España, Madrid.
- Peirce, C.S. 1878. Illustrations of the logic of science. Sixth paper.- Deduction, induction, and hypothesis. *The Popular Science Monthly*, 13: 470–482.
- Popper, K. 1957. *The poverty of historicism*. Routledge, United States of America, New York.
- Popper, K. 1968. *Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge*. Harper & Row, United States of America, New York.
- Popper, K. 1971 *The open society and its enemies. Volume II: The high tide of prophecy: Hegel, Marx, and the aftermath*. Reprint, Princeton University Press, United States of America, New Jersey.
- Reichenbach, H. 1956. *The Direction of Time*. University of California Press, United States of America, Berkeley.
- 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, Switzerland.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-40740-1\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-319-40740-1_9)
- Richards, A.R. 2010. *The Species Problem: A Philosophical Analysis*. Cambridge University Press, United Kingdom, Cambridge.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511762222>
- Richards, O.W. and R.G. Davies. 1977. *Imms' general textbook of entomology. Vol.I. structure, physiology and development*. Chapman and Hall, United Kingdom, London.
- Rieppel, O. 2007. The nature of parsimony and instrumentalism in systematics. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(3): 177–183.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2007.00426.x>
- Rieppel, O. 2014. The early cladogenesis of cladistics. (pp. 117–138). In: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.  
<https://doi.org/10.1525/california/9780520276581.003.0006>
- Rieppel, O. 2016. *Phylogenetics Systematics. Haeckel to Hennig*. CRC Press, United States of America, Boca Raton.
- Rieppel, O. and M. Kearney. 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(1). 59–82.  
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00006.x>
- Rivera-Galicia, S., S. Nieves-Urbe, y J. Llorente-Bousquets. 2020. Estudio del exocorion en tres especies de Heliconiinae de México. *Southwestern Entomologist*, 45(3): 753–779.  
<https://doi.org/10.3958/059.045.0317>
- Salmon, W. 1975. Theoretical explanation. (pp. 118–145). In: Komer, S. (Ed.). *Explanation*. Blackwell, Oxford.
- Salmon, W. 1978. Why Ask, “Why?”? An Inquiry concerning Scientific Explanation. *Proceedings and Addresses of the American Philosophical Association*, 51: 683–705.
- Salmon, W. 1984. *Scientific Explanation and the Causal Structure of the World*. Princeton University Press, United States of America, Princeton.
- Schmitt, M. 2014. Willi Hennig’s Part in the History of Systematics. (pp. 2–62). In: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.  
<https://doi.org/10.1525/9780520956759-003>
- Serres, E.R.A. 1860. Principes d’embryogénie, de zoogénie et de teratogénie. *Mémoires de la Academie des Sciences de l’Institut Impérial*, XV: 1–943.
- Sober, E. 1988 *Reconstructing the past. Parsimony, evolution, and inference*. The MIT Press, United Kingdom, Cambridge.
- Sober, E. 1989. Systematics and circularity. (pp. 263–273). In: Ruse, M. (Ed.). *What the philosophy of biology is. Essays dedicated to David Hull*. Springer, London.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-009-1169-7\\_14](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1169-7_14)
- Sober, E. 1994. *From a biological point of view. Essays in evolutionary philosophy*. Cambridge University Press, United Kingdom, Cambridge.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511624940>
- Sober, E. 2000. *Philosophy of biology*. Westview Press, United States of America, Colorado.
- Sober, E. 2008. *Evidence and evolution. The logic behind the science*. Cambridge University Press, United States of America, New York.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511806285>
- Sober, E. 2015. *Ockham’s razors: a user’s manual*. Cambridge University Press, United Kingdom, Cambridge.
- Stamos, D. 2003. *The Species Problem, Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology*. Lexington Books, United States of America, Lanham.
- Steigerwald, J. 2002. Goethe’s morphology: *Urphänomene* and aesthetic appraisal. *Journal of the History of Biology*, 35(2): 291–328.  
<https://doi.org/10.1023/A:1016028812658>
- Suárez-Díaz, E. and V.H. Anaya-Muñoz. 2008. History, objectivity, and the construction of molecular phylogenies. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 39: 451–468.  
<https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2008.09.002>

- Takhtajan, A. 1959. *Die Evolution der Angiospermen*. VEB Gustav Fischer Verlag, Deutschland, Jena.
- Takhtajan, A. 2009. *Flowering Plants*. Springer, United States of America, New York.
- Telfer, W.H. 2009. Egg formation in Lepidoptera. *Journal of Insect Science*, 9(1): 1–21.  
<https://doi.org/10.1673/031.009.5001>
- 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.). *Chemoeology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell Publishing Company, Berlin.  
<https://doi.org/10.1002/9780470760253.ch1>
- Tschulok, S. 1910. *Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Eine historischkritische Studie*. Gustav Fischer, Germany, Jena.
- von Baer, C.E. 1828 *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion, Theil I*. Bei den Gebrüdern Bornträger, Prussia, Königsberg.
- Whewell, W. 1840. *The philosophy of the inductive sciences, founded upon their history*. Parker, United Kingdom, London.
- Whewell, W. 1984. *Selected Writings on the History of Science*. University of Chicago Press, United States of America, Chicago.
- Wiley, E.O. and B.S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley-Blackwell, United States of America, New Jersey.  
<https://doi.org/10.1002/9781118017883>
- Wilkins, J.S. 2009. *Species: a history of the idea*. University of California Press, United States of America, California.
- Williams, D.M. and M.C. Ebach. 2014. Patterson's curse, molecular homology, and the data matrix. (pp. 151–1187). In: Hamilton, A. (Ed.). *The evolution of phylogenetics systematics*. University of California Press, Berkeley.  
<https://doi.org/10.1525/california/9780520276581.003.0008>
- Willmann, R. 2003. From Haeckel to Hennig: the early development of phylogenetics in German-speaking Europe. *Cladistics*, 19: 449–479.  
<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00383.x>
- Winsor, M.P. 1979. Louis Agassiz and the species question. *Studies in History of Biology*: 3, 89–117.
- Zachos, F.E. 2016. *Species concepts in biology. Historical development, theoretical foundations and practical relevance*. Springer, Germany, Vienna.
- Zhang, J., Q. Cong, J. Shen, P.A. Opler, & N.V. Grishin. 2020. Genomic evidence suggests further changes of butterfly names. *The Taxonomic Report*, 8(3): 1–55.
- Zhang, J., Q. Cong, J. Shen, P.A. Opler, & N.V. Grishin. 2021. Genomics-guided refinement of butterfly taxonomy. *The Taxonomic Report*, 9(3): 1–55.
- Zimmermann, W. 1931. Arbeitsweise der Botanischen Phylogenetik. (pp. 941–1053). In: Abderhalden, E. (Ed.), *Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 3/II*. Urban and Swartzenburg, Berlin.

Recibido: 5 de febrero 2026

Aceptado: 21 de mayo 2026

## Lista comentada de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la zona urbana de Zacatecas, Zacatecas, México

### Annotated Checklist of Ants (Hymenoptera: Formicidae) from the Urban Area of Zacatecas, Zacatecas, Mexico

Carlos Emiliano Ramírez-Cepeda<sup>1</sup> y Miguel Vásquez-Bolaños<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias, Universidad de Bohemia del Sur de Ceske Budejovice. Branisovska 1645/31A, 370 05 Ceske Budejovice 2, Chequia. ramirc01@jcu.cz; <sup>2</sup>Entomología, Centro de Estudios en Zoología, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Ramón Padilla Sánchez # 2100, Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México, C.P. 45220. miguel.vasquez@academicos.udg.mx

#### RESUMEN

La urbanización desencadena una serie de efectos secundarios sobre la calidad del hábitat, los espacios verdes urbanos presentan menores niveles de estrés y menos perturbación que los espacios grises. Este entorno presenta pocas especies abundantes, que suelen ser las mismas en todo el espacio urbano. Las hormigas son insectos exitosos en ecosistemas terrestres y están presentes en las áreas urbanas. Para conocer la mirmecofauna de la zona urbana de Zacatecas, se colectó en 27 puntos distribuidos a lo largo de la ciudad, agrupados en cinco ambientes: casas habitacionales, terrenos baldíos, parques o zonas verdes, glorietas y escuelas. Mediante colecta directa y trampas cebo con atún y nuez. Se colectaron 1,620 individuos pertenecientes a 13 especies, once géneros y tres subfamilias. De estas, diez especies son nativas de la región y tres introducidas. La subfamilia Myrmicinae presentó la mayor riqueza, mientras que el género *Pheidole* exhibió la mayor abundancia. Los parques o zonas verdes fueron los lugares con mayor abundancia promedio y mayor riqueza, con 64.2 individuos y nueve especies. Las escuelas, con un promedio de siete individuos y una sola especie, fue el lugar de menor abundancia y riqueza. La especie *Pheidole obtusospinosa* fue la más frecuente, mientras que *Camponotus maculatus* presentó la menor abundancia, con sólo un individuo registrado. Ahora se tiene un inventario sobre la mirmecofauna de la zona urbana de la ciudad de Zacatecas.

**Palabras clave:** Mirmecofauna urbana, abundancia, riqueza, frecuencia.

#### ABSTRACT

Urbanization triggers a series of side effects on habitat quality; urban green spaces exhibit lower stress levels and less disturbance than gray spaces. This environment presents few abundant species, which tend to be the same throughout the urban space. Ants are successful insects in terrestrial ecosystems and are present in urban areas. To determine the myrmecofauna of the urban zone of Zacatecas, collections were made at 27 points distributed throughout the city, grouped into five environments: residential houses, vacant lots, parks or green areas, roundabouts, and schools, using direct collection and bait traps with tuna and nut. A total of 1,620 individuals belonging to 13 species, eleven genera, and three subfamilies were collected. Of these, ten species are native to the region and three are introduced. The subfamily Myrmicinae presented the highest richness, while the genus *Pheidole* exhibited the highest abundance. Parks or green areas were the places with the highest average abundance and richness, with 64.2 individuals and nine species. Schools, with an average of seven individuals and a single species, were the place with the lowest abundance and richness. The species *Pheidole obtusospinosa* was the most frequent, while *Camponotus maculatus* presented the lowest abundance, with only one individual recorded. An inventory of the myrmecofauna of the urban zone of Zacatecas city is now available.

**Keywords:** Urban myrmecofauna, abundance, richness, frequency.

El aumento de la población humana y el avance tecnológico han modificado la naturaleza, impactando el planeta y dejando pocos ecosistemas libres de nuestra influencia. La urbanización, en particular, degrada la calidad del hábitat a través de la fragmentación, el efecto de borde y la homogeneización del hábitat, además de favorecer la introducción de especies no nativas. Este fenómeno representa un problema significativo para la fauna de hormigas en las zonas urbanas, donde el entorno suele estar dominado por unas pocas especies (Baena *et al.* 2019; Mckinney 2002; Santos 2016).

Los humanos no solo modificamos ecosistemas, sino

que también creamos nuevos. Estos son los ecosistemas urbanos, espacios dominados por el hombre (Hobbs *et al.* 2006). Si bien comparten características con otros ecosistemas dominados por el hombre, los ecosistemas urbanos son tanto cualitativamente como cuantitativamente diferentes (MacGregor-Fors 2011). Su desarrollo, influencia e impactos potenciales los convierten en un caso único (Grimm *et al.* 2008). Para comprender estas diferencias, es importante distinguir entre lo urbano y lo dominado por el hombre. En el contexto urbano es posible determinar a la ciudad como un ecosistema único donde todos los elementos interactúan y se interconectan o definir a la ciudad como un conjunto

de ecosistemas individuales, donde se considera a la ciudad como una colección de estos ecosistemas, cada uno con sus propias características y dinámicas (Bolund y Hunhammar 1999; McIntyre *et al.* 2000).

Las hormigas son uno de los grupos de insectos más exitosos y dominantes en los ecosistemas terrestres, no solo por su inmensa biomasa y abundancia (Hölldobler y Wilson 1990), sino por sus interacciones en la dinámica de los ecosistemas (Fernández *et al.* 2019). Su éxito evolutivo se refleja en una diversidad de comportamiento y alimentación, lo que les permite establecer interacciones complejas con prácticamente todo tipo de organismos (Lach *et al.* 2010).

La importancia de su estudio va más allá de la biología básica y son esenciales para comprender múltiples aspectos de la vida humana y la salud de los ecosistemas. Actúan como verdaderos ingenieros del ecosistema, modificando el suelo y regulando comunidades; además actúan como plagas o control biológico lo que las convierte en un foco importante para la agricultura y la medicina (Fernández *et al.* 2019; Folgarait 1998). Por su sensibilidad a los cambios ambientales, son importantes para la ecología de la conser-

vación, sirviendo como bioindicadores precisos del estado de hábitats (Andersen 1997b; Ribas *et al.* 2012).

México es un país con un territorio de casi dos millones de kilómetros cuadrados, que tiene una conexión entre las regiones Neártica y Neotropical. Su compleja topografía y geología, junto a la riqueza de sus diez tipos de vegetación y la variedad de climas, lo hacen un lugar con una biodiversidad muy grande (CONABIO 2023). Estas cualidades posicionan al país como uno de los cinco países megadiversos del planeta, alojando el 12% de la diversidad biológica del mundo (Morrone 2019). La riqueza biológica que se caracteriza en México, se ve reflejada también en la diversidad de hormigas en el país, ya que presenta alrededor de 1200 especies (Vásquez-Bolaños *et al.* 2024). Estas especies pertenecen a 107 géneros y 10 subfamilias, que están distribuidas en todos los estados del país, esto incluyendo algunas islas (Antweb 2025; Ramírez-Cepeda y Vásquez-Bolaños 2025; Ríos-Casanova 2014; Vásquez-Bolaños *et al.* 2013).

Para el estado de Zacatecas se tienen registrados únicamente 27 géneros y 69 especies, lo que representa el 5.5% aproximadamente del total de las especies de hormigas

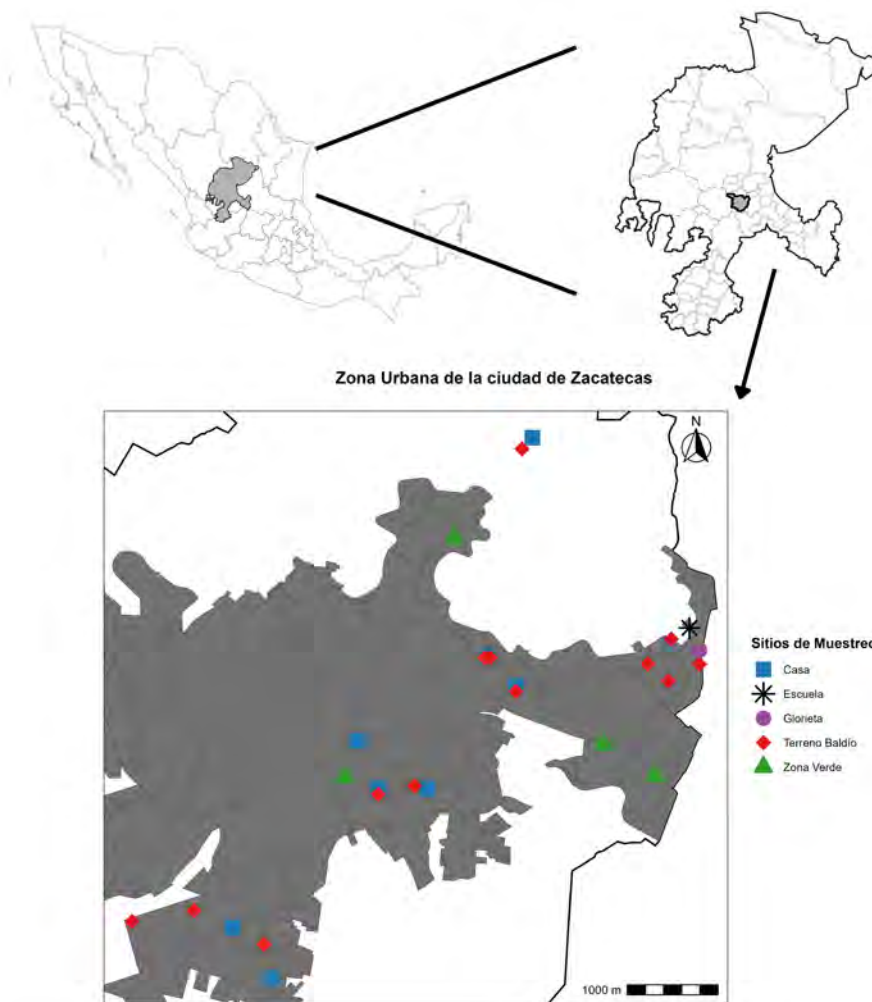


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio con su guía de sitios de muestreo dentro de la zona urbana de la ciudad de Zacatecas.

conocidas en el país. No se han descubierto especies endémicas para el estado, lo cual no excluye a Zacatecas de tenerlas, ya que existe una gran probabilidad de que sí las haya, especialmente en los municipios que forman parte de la Zona de Transición Mexicana (Antmaps 2025; Ríos-Casanova 2014; Vásquez-Bolaños 2015; Vásquez-Bolaños 2020). El objetivo de este trabajo fue conocer la mirmecofauna de la zona urbana de Zacatecas y elaborar una lista comentada.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio comprende la zona urbana del municipio de Zacatecas, ciudad capital del estado del mismo nombre. Este estado tiene una altitud promedio de 2,440 m s. n. m. siendo el punto más alto el cerro de La Bufa con 2,650 m, presenta un clima seco y semiseco en la ciudad de Zacatecas. La ciudad está situada en el centro sur del estado (Fig. 1) y se encuentra ubicada en la región montañosa de la Sierra Madre Occidental (INEGI 2020).

La colecta se llevó a cabo de septiembre a noviembre de 2023, de manera directa y con cebos de atún y nuez. Se recolectó en 27 sitios: ocho casas habitación, trece terrenos baldíos y cuatro parques o zonas verdes, además se colectó en una glorieta y una escuela únicamente de manera directa (Fig. 1). Para la recolección de manera directa se recorrió el lugar durante una hora y se buscó en troncos y piedras. Se recolectaron las hormigas que estuvieran explorando o en los nidos que se observaban a simple vista. Se colocó un cebo de forma aleatoria y se dejó expuesto para la llegada de las hormigas durante dos horas, después de las cuales se retiraron. En las casas habitacionales se colocó en la cocina y no se realizó colecta de manera directa. Todos los puntos de recolección se seleccionaron de manera aleatoria y fueron lugares donde se permitió el acceso para la colecta de hormigas.

Las hormigas recolectadas se conservaron en alcohol al 75%, se trasladaron al laboratorio para la limpieza, separación, determinación y etiquetado. La determinación se realizó a nivel especie con la ayuda de diferentes claves. A cada especie se le colocaron dos etiquetas, una con la información de colecta y otra etiqueta con la información taxonómica. La información de las etiquetas se capturó en una hoja de cálculo y el material se depositó en la Colección Entomológica de la Universidad de Guadalajara.

Para la lista comentada se incluyó una ficha para cada especie, la cual contiene: Especie, descriptor y año; hábitos alimentarios, distribución general; número de ejemplares colectados, castas; lugar y fecha de colecta y comentarios de la especie.

## RESULTADOS

Se colectaron 1,620 especímenes de hormigas, que pertenecen a 13 especies. Estas especies se clasifican en once géneros y tres subfamilias. De las 13 especies colectadas, 10 son nativas de la región donde se realizó el estudio, mientras que las tres restantes son especies introducidas.

De estas últimas, dos se consideran potenciales especies invasoras (Cuadro 1).

La subfamilia con mayor riqueza y abundancia fue Myrmicinae con un total de cinco géneros recolectados y seis especies recolectados, lo que representa el 45.45% de la riqueza total, y 989 individuos que corresponde al 61% de la abundancia. De la subfamilia Dolichoderinae se obtuvieron cuatro géneros y cuatro especies que representan el 36.36% de la riqueza total, mientras que los 595 individuos colectados representan el 36.7% de la abundancia. Finalmente, la subfamilia Formicinae tuvo únicamente dos géneros y tres especies que equivalen al 18.18% de la riqueza y únicamente 36 individuos que representan el 2.3%, *Camponotus* fue el género con dos de estas especies (Cuadro 1).

De los puntos donde se recolectó, la especie con mayor frecuencia fue *Pheidole obtusospinosa* (Pergande, 1896) registrada en 12 puntos que representan el 44.4%; le sigue *Dorymyrmex insanus* (Buckley, 1866) con 8 registros (29.6%). El tercer lugar en frecuencia, fue para *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804) que tuvo 5 registros (18.5%) (Cuadro 1).

En cuanto a la abundancia *P. obtusospinosa* fue la especie más abundante con 623 individuos lo que representa el 38.5%, esta especie es seguida de *Forelius mccooki* con 262 individuos (16.2%); *Dorymyrmex insanus* con 237 individuos (14.6%) (Cuadro 1).

### Lista comentada de hormigas en la zona urbana de la Ciudad de Zacatecas

Dolichoderinae Forel, 1878

*Dorymyrmex* Mayr, 1866

*Dorymyrmex insanus* (Buckley, 1866)

Su presencia es particularmente evidente en áreas alteradas por el humano, donde coloniza espacios abiertos y soleados, construye sus nidos en zonas abiertas del suelo, con un pequeño montículo que rodea la entrada (de unos pocos cm de diámetro). En ocasiones, un nido puede tener múltiples entradas. Son omnívoras, con una dieta que incluye tanto la depredación de otros insectos como el consumo de animales muertos y melaza. Esta especie es más común en altitudes elevadas, entre 1000 y 2050 msnm, en comunidades que abarcan desde pastizales y hábitats urbanos hasta bosques de piñoneros, enebros, robles y pinos ponderosa (Mackay y Mackay 2002). Se recolectaron 237 individuos de esta especie y con presencia en casas habitacionales, terrenos baldíos y en las zonas verdes, siendo muy común encontrarla en la ciudad cerca de nidos de *Pogonomyrmex barbatus*.

*Forelius* Emery, 1888

*Forelius mccooki* (McCook, 1879)

Es una especie poligínica y monomórfica. Anidan únicamente en el suelo, donde la entrada es una abertura circular en el suelo, marcada por un montículo de tierra que apenas sobresale unos pocos centímetros, sin embargo, también pueden anidar bajo piedras. Presentan una dieta

altamente variedad, ya que pueden capturar insectos vivos o muertos y recolectar néctar de una alta diversidad de plantas del desierto. Es altamente frecuente en hábitats áridos, sin embargo, también se puede encontrar habitando ambientes húmedos como pastizales y bosques de álamos. Únicamente se encuentra registrada en Estados Unidos y México (Mackay y Mackay 2002). Se colectaron 262 obreras de esta especie, de las cuales, 86 se recolectaron de manera directa donde se detectó una larga línea de forrajeo. Tuvo presencia únicamente en terrenos baldíos y a pesar de tener alta abundancia, no es muy frecuente en la ciudad de Zacatecas.

*Linepithema* Emery, 1888

*Linepithema humile* (Mayr, 1868)

Conocida como la hormiga argentina, originaria de la región subtropical de América del Sur es una plaga importante en muchos lugares, y probablemente la hormiga que presenta mayor peligro a la hora de desplazar otras especies una vez introducida. Se encuentra en diversos hábitats, tratándose de una especie que solo está exenta por el momento de Asia. Como la gran mayoría de las especies de hormigas que son invasoras, son generalistas. Prefiere anidar en el suelo, normalmente debajo de objetos como piedras o troncos. Las colonias son muy numerosas y con frecuencia polidómicas (Mackay y Mackay 2002; Wetterer *et al.* 2009). Se colectaron 68 individuos de estas hormigas, con presencia en una casa habitacional donde se encontró en el cebo con *Cardiocondyla obscurior*, en un terreno baldío y en el parque de la Encantada, donde se observaron forrajeando de manera pacífica a lado de *Nylanderia vividula* y *S. geminata*.

*Liometopum* Mayr, 1861

*Liometopum luctuosum* Wheeler, 1905

Estas hormigas construyen extensos senderos que son muy transitados para la búsqueda de alimento o la conexión entre diferentes secciones de su nido. Estos senderos pueden durar así durante años. Normalmente se encuentran en áreas rurales, sin embargo, en Zacatecas se encontró en área urbana. Esta especie presenta una fuerte asociación con ecosistemas caracterizados por la presencia de pinos. Su distribución abarca diversos hábitats forestales, incluyendo bosques de artemisas, robles, pinos, abetos de Douglas y zonas ribereñas de altitud mayor a los 2000m, sin embargo, en las zonas costeras puede llegar a presentarse en menor altitud. Anidan en troncos de árboles vivos o muertos, o en el suelo bajo piedras o troncos. Prefieren suelos franco-ricosos, pero también se encuentran en zonas arenosas (Del Toro *et al.* 2009; Mackay y Mackay 2002; Ramos-Elorduy de Conconi *et al.* 1988). Se colectaron 28 obreras de *L. luctuosum*, todas ellas en la única glorieta donde se colectó, dentro de la ciudad. No se encontraron en ninguna otra área. En la glorieta, se observó una gran cantidad de líneas de forrajeo de *L. luctuosum*. Un aspecto notable fue que esta especie se colectó en un nido de *P. barbatus*.

Formicinae Latreille, 1802

*Camponotus* Mayr, 1861

*Camponotus andrei* Forel, 1885

A pesar de que *C. andrei* se ha registrado en el sur de México, su distribución no se extiende hasta Centroamérica, como se ha sugerido previamente. Por lo tanto, no se considera una especie neotropical en el sentido estricto del término. Es fácilmente reconocible en el campo debido a sus abundantes pelos corporales blanquecinos que contrastan claramente con su coloración negra. Además, los reflejos azul metálico en el mesosoma y gaster son inusualmente fuertes en los especímenes vivos. Independientemente de la asociación vegetal, los nidos de *C. andrei* se ubican estratégicamente para evitar ser cubiertos por la vegetación. Estos nidos generalmente se encuentran bajo piedras y albergan un número reducido de obreras. La especie exhibe una marcada preferencia por sitios de anidación secos, abiertos, bien drenados y ubicados en laderas de colinas (Creighton 1969). Se colectaron siete individuos teniendo presencia únicamente en una escuela, la escuela se encuentra ubicada en las faldas de un cerro con urbanización media. Se encontraron forrajeando en uno de los jardines de la escuela.

*Camponotus maculatus* (Fabricius, 1782)

Es una especie de hormiga carpintera cuya distribución abarca principalmente regiones de África tropical y subtropical, extendiéndose a áreas adyacentes como el sur de la Península Arábiga y las Islas Canarias. Es una especie polimórfica que presenta tres diferentes castas (obreras menores, medianas y mayores). Las actividades de forrajeo se inician al final de la tarde y se prolongan durante la noche. Prefiere hábitats abiertos y soleados, incluyendo praderas con arbustos dispersos, lomas pedregosas con escasa vegetación arbórea, matorrales secos y bordes de caminos. Sin embargo, también se ha observado su presencia en pinares, olivares, valles de arroyos con bosques caducifolios o de pinos con buena iluminación. Anida en el suelo, bajo piedras o troncos. Suele buscar alimento en el suelo y algunas veces trepa a los árboles para cuidar a los homópteros (Borowiec y Salata 2022; Dejean 1988; Mazurkiewicz *et al.* 2016; Taylor *et al.* 2018; Wheeler 1911). Se colectó únicamente un individuo de *C. maculatus*, en una casa habitacional junto a *P. obtusospinosa*.

*Nylanderia* Emery, 1906

*Nylanderia vividula* (Nylander, 1846)

Distribuida por Norteamérica, se encuentra tanto en la región oriental como occidental, con coloración variada según la zona en la que habite, oscilando entre el amarillo parduzco y el marrón oscuro. Raramente se puede encontrar en bosques de coníferas, esta especie muestra una clara inclinación por hábitats abiertos y perturbados lo cual abarca desde áreas naturales como pastizales desérticos hasta ambientes altamente modificados por el humano, como zonas urbanas, invernaderos y jardines botánicos. Tienen una

gran capacidad para colonizar microhábitats muy diversos, desde el suelo hasta objetos como bellotas, lo que es un reflejo de su éxito evolutivo. Es relevante destacar que, a pesar de ser considerada una especie neártica, su distribución va más allá de la región, con registros en Europa, África y el Neotrópico (Borowiec y Salata 2022; Kallal y LaPolla 2012; Mackay y Mackay 2002). Se encontraron 28 obreras, en dos casas y dos parques. Es importante destacar que en los dos parques donde se colectó, se encontró forrajeando cerca de *S. geminata*, además, en los parques únicamente se encontraron individuos aislados contrariamente a las casas, donde se colectaron en líneas de forrajeo.

Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fageau, 1835

*Cardiocondyla* Emery, 1906

*Cardiocondyla obscurior* Wheeler, 1929

Es una especie de amplia distribución pantropical, con origen en la región paleotropical. Esta hormiga ha sido introducida en numerosas regiones del mundo a través de actividades humanas, colonizando exitosamente, en América, ecosistemas tropicales y subtropicales, incluyendo islas remotas y ambientes artificiales. A pesar de su éxito de adaptación, su impacto ecológico parece ser menos severo en comparación con otras especies exóticas como *L. humile* o *Paratrechina longicornis*. Construye sus nidos en cavidades temporales de árboles y arbustos. Estas cavidades pueden ser naturales, como grietas en la corteza, o simplemente creadas por otros organismos (Espadaler y Ortiz de Zugasti 2019; Heinze 2017; Heinze y Delabie 2005; Schmidt *et al.* 2016; Seifert 2003; Seifert 2023). Se encontraron 21 obreras. Esta especie tuvo mayor abundancia en una casa (13 individuos) que en el único parque (8 individuos) en el que se colectó. En la casa se encontró con 1 individuo de *L. humile* en cebo de atún con interacción pacífica mientras que en el parque se recolectó de manera directa, cerca de *Monomorium minimum*, *P. barbatus* y *P. obtusospinosa* con las que interactuaba de forma pacífica.

*Monomorium* Mayr, 1855

*Monomorium minimum* (Buckley, 1867)

Endémica de América del Norte, representa una de las doce especies del género presentes en el continente, de un total de 326 a nivel mundial. Tiene una amplia tolerancia a diversas condiciones ambientales y altitudinales, además de una gran capacidad para formar colonias poligínicas con múltiples reinas funcionales. Cohabita frecuentemente con otras hormigas, y tiene una alta capacidad de adaptación a diferentes ecosistemas, desde pastizales secos hasta bosques y zonas ribereñas. Muestra una particular afinidad por áreas abiertas y zonas urbanas. Sus nidos suelen ser poco profundos, no mayores a cinco centímetros y construidos en diversos microhábitats, incluyendo debajo de piedras, troncos caídos, suelo, estructuras construidas por el hombre y árboles vivos. Su dieta es omnívora, lo que puede incluir néctar, insectos muertos e incluso melaza de pulgones (Bhatkar 1992; DuBois 1986; Mackay y Mackay 2002). Se

colectaron 81 individuos, con presencia únicamente en un parque, donde se colectó con cebo de atún y de manera directa, cerca de *P. barbatus*, *C. obscurior* y *D. insanus*.

*Pheidole* Westwood, 1839

*Pheidole obtusospinosa* Pergande, 1896

Presenta un trimorfismo en las castas (obreras menores, medias y mayores) y una variabilidad considerable en el tamaño de la cabeza dentro de la casta principal de obreras la cual es una característica inusual para este género. Si bien los soldados mayores exhiben un tamaño de cabeza mayor que los soldados menores, la relación alométrica entre el tamaño de la cabeza y el cuerpo es similar en ambas castas. El tamaño de la cabeza es lo que define directamente las castas de esta especie. Las obreras de esta especie son tanto diurnas como nocturnas además de que se han documentado casos en los que los soldados mayores han empleado la fragmosis para repeler ataques de hormigas legionarias en diferentes nidos. Habita principalmente en matorrales de gobernadora (*Larrea tridentata*), pastizales, bosques de roble, piñón y pino, comunidades de piñón y enebro, y bosques de pino Chihuahua, alcanzando altitudes de hasta 2100 metros sobre el nivel del mar. Es endémica de Estados Unidos y México. Esta especie construye sus nidos debajo de piedras, preferentemente las de mayor tamaño, o excava en el suelo creando múltiples entradas. Se adapta a diversos tipos de suelo, desde arenas, incluyendo dunas, hasta zonas rocosas (Huang 2010; Mackay y Mackay 2002). Se colectaron 37 soldados y 596 obreras. Estuvo presente en parques, casas habitacionales y terrenos baldíos, siendo este último el más frecuente en donde se colectó, pero con una abundancia promedio mayor en las casas habitacionales con 53 individuos promedio por casa habitación y 48.8 en los terrenos baldíos.

*Pheidole tepicana* Pergande, 1896

Al igual que *P. obtusospinosa*, también se distingue por ser trimórfica y tener escotadura profunda semicircular en el borde anterior del clipeo de los soldados, lo que la diferencia de otras especies del género. Suele habitar en zonas montañosas, colonizando áreas abiertas con vegetación característica como nopaleras, matorrales de acacia enana y rodeadas de robles azules. También son comunes en pastizales abiertos, logrando adaptarse muy bien a los ambientes urbanos de México. Su distribución se restringe a México y Estados Unidos. Tiene una gran variabilidad al seleccionar sitios de anidación, se le ha observado anidando bajo múltiples piedras, en el suelo expuesto, bajo troncos, fragmentos de metal, matas de hierba y, de manera peculiar, se le observó anidando debajo de boñigas semisecas de vaca en Cuernavaca, México. (Mackay y Mackay 2002; Wilson 2003). Se colectaron 95 individuos, de los cuales uno solo era soldado, se encontraron en dos lugares diferentes, en un terreno baldío y una obrera en un parque.

*Pogonomyrmex* Mayr, 1868

*Pogonomyrmex barbatus* (Smith, 1858)

Es una especie que se distingue fácilmente por gran tamaño, color rojizo y su agresividad con otros insectos y humanos y además de que su picadura es muy dolorosa, sin embargo, con otras especies de hormigas suele ser pacífica, si no compiten por los mismos recursos. Se encuentra en una variedad de hábitats, desde ecosistemas áridos hasta bosques de coníferas. Se la encuentra con mayor frecuencia en áreas abiertas y secas en comparación con *Pogonomyrmex rugosus*, con una distribución simpátrica limitada a unas pocas regiones. Se alimentan principalmente de semillas, sin embargo, en ocasiones pueden alimentarse de insectos vivos o muertos, o cualquier otro tipo de proteína. Construyen sus nidos compuestos por un sistema de 12 a 15 galerías extensas que se encuentran conectados desde un túnel principal. Estos nidos suelen estar marcados por montículos prominentes en forma de cráter, con un diámetro promedio de 1 metro. Estos montículos están frecuentemente recubiertos de una capa de pequeñas piedras y carecen de vegetación (Friedman *et al.* 2019; Mackay y Mackay 2002; Whitford *et al.* 1975). Se colectaron únicamente 130 individuos en cuatro lugares, una casa habitación, un parque, un terreno baldío y una glorieta.

*Solenopsis* Westwood, 1840

*Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804)

Esta hormiga es conocida como la hormiga de fuego tropical y es temida por su comportamiento agresivo y una poderosa picadura que no duda en utilizar como defensa. Presenta una gran variedad de tamaños entre sus individuos, desde obreras pequeñas (0.2 mm) hasta soldados con cabezas más grandes (0.5 mm). Su coloración presenta una alta variación, desde amarillo claro hasta naranja oscuro. Estas variaciones están relacionadas con su alimentación, que se basa en gran medida en semillas. Es nativa del Nuevo Mundo, distribuyéndose naturalmente desde el sureste de Estados Unidos hasta Sudamérica, abarcando amplias regiones de Centroamérica. Es una especie invasora en muchos otros países, tanto en Asia tropical como en África. Muestra una dieta extremadamente flexible, alimentándose tanto de presas vivas como de sustancias azucaradas obtenidas de insectos como los homópteros. Además, esta especie presenta un comportamiento de recolección y almacenamiento de semillas en su nido, un comportamiento que es raro en el género. Es una especie con una alta capacidad de adaptación que logra colonizar una amplia variedad de hábitats. Aunque presenta inclinación por lugares húmedos, como humedales y áreas cercanas al agua, también se encuentra en zonas más secas y abiertas. Sus nidos suelen construirse en suelos sueltos y expuestos al sol (Creighton 1930; Trager 1991; Wetterer 2011). Se colectaron 39 individuos con un soldado, encontrándose principalmente en parques y terrenos baldíos, acumulando un total de cinco registros. Fue observada en cebo de atún forrajeando junto con *P. obtusospinosa* y *D. insanus*. En ambos parques se

encontró forrajeando cerca de *N. vividula* y en un parque sorprendentemente cerca de *L. humile*.

## DISCUSIÓN

De acuerdo con Ríos-Casanova (2014), Vásquez-Bolaños (2015), AntMaps (2025) y Ramírez-Cepeda y Vásquez-Bolaños (2025), en Zacatecas se han registrado 69 especies y 27 géneros. En este trabajo se registraron 11 géneros y 13 especies únicamente para la zona urbana, lo que representa el 16% de la diversidad estatal. Es importante destacar que dos de las tres especies introducidas poseen potencial invasor, lo que representa una amenaza latente para la biodiversidad local, ya que podrían desplazar a las especies nativas y alterar el equilibrio ecológico.

A pesar de ser una de las hormigas invasoras más dominantes del mundo, *L. humile* no se ha encontrado en gran abundancia ni con alta frecuencia, restringiéndose a una sola zona de la ciudad. Dado que su registro para el estado es reciente (Ramírez-Cepeda y Vásquez-Bolaños 2025), es posible que su llegada se encuentre en una etapa temprana (Wetterer *et al.* 2009). Esto explicaría su baja densidad poblacional y la falta de dominancia ecológica observada en comparación con otras regiones.

Por otro lado, aunque *Pheidole obtusospinosa* es considerada una especie principalmente granívora, su éxito en la zona urbana de Zacatecas sugiere una notable capacidad de adaptación (Varela-Hernández *et al.* 2020). Esta especie demuestra una amplia plasticidad ecológica, permitiéndole explotar eficientemente los recursos y microhábitats disponibles en esta zona (Andersen 1997a). Dicha dominancia puede atribuirse a sus características generalistas, su tolerancia a los cambios ambientales y su probable resistencia a las perturbaciones constantes derivadas de la actividad humana (Lessard y Buddle 2005). La prevalencia de *P. obtusospinosa* en este tipo de hábitat demuestra su potencial como bioindicador de disturbio, reflejando cómo ciertas especies nativas pueden colonizar exitosamente los nichos generados por la urbanización (Huang 2010; Mackay y Mackay 2002).

Al analizar la distribución por ambientes, los terrenos baldíos presentaron el mayor número de registros, seguidos de las casas habitación y los parques. La heterogeneidad en los baldíos, que a menudo incluyen una mezcla de vegetación, sustratos y acumulación de desechos, proporciona una diversidad de microhábitats y recursos (Baena *et al.* 2019; Santos 2016). Esta variabilidad ofrece múltiples sitios de anidación y forrajeo que son menos accesibles en áreas con mayor grado de mantenimiento (Mackay y Mackay 2002; Ottonetti *et al.* 2010). Además, la menor frecuencia de perturbaciones como fumigación o compactación de suelo beneficia a una mayor cantidad de especies generalistas (Buczowski y Richmond 2012).

En contraste, aunque tuvieron menos registros totales, los parques y zonas verdes presentaron la mayor riqueza de especies. Al contar con una estructura vegetal más compleja (árboles, arbustos, césped) y mayor disponibilidad

de humedad, ofrecen una amplia variedad de nichos (Uno *et al.* 2010). La diversidad de flora puede sustentar poblaciones de áfidos y otras fuentes de néctar, mientras que la presencia de materia orgánica favorece la anidación (Perfecto y Philpott 2023). En el caso de las casas habitación, la coexistencia de especies nativas y hormigas urbanas es común, beneficiándose de los recursos y refugios de la infraestructura doméstica (Buczowski y Richmond 2012). Finalmente, las glorietas y áreas escolares mostraron la menor riqueza; condiciones de estrés ambiental como el tráfico vehicular, la contaminación y la compactación actúan como filtros ecológicos severos que favorecen únicamente a especies con alta tolerancia a la perturbación (Park y Moon 2020; Santos 2016).

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Alejandra Ramírez Cepeda, Alejandro Ramírez López y Perla del Sagrario Cepeda Bernal por su fundamental apoyo económico para la realización de esta investigación. Asimismo, agradecemos a María Alexa Juárez Sánchez y Jesús Zúñiga Loera por su asistencia durante el trabajo de campo y la recolección de ejemplares. Finalmente, extendemos un agradecimiento especial a los ciudadanos que amablemente permitieron el acceso a sus hogares para realizar los muestreos.

Este trabajo es dedicado la Bióloga María Eugenia Díaz Bratres, en su merecido homenaje.

#### LITERATURA CITADA

- Andersen, A. N. 1997a. Functional Groups and Patterns of Organization in North American Ant Communities: A Comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24(4): 433-460.
- Andersen, A. N. 1997b. Using Ants as bioindicators: Multiscale Issues in Ant Community Ecology. *Conservation Ecology*, 1(1): 8.
- AntMaps. 2025. Zacatecas. Disponible en: <https://antmaps.org/?mode=region&regionName=Zacatecas&regionKey=BEN20516>. Fecha de consulta: 17 de diciembre de 2025.
- AntWeb. 2025. Zacatecas. <https://www.antweb.org/adm1.do?name=Zacatecas&country=Mexico>. Fecha de consulta: 17 de diciembre de 2025.
- Baena, M. L., F. Escobar and J. E. Valenzuela. 2019. Diversity snapshot of green-gray space ants in two Mexican cities. *International Journal of Tropical Insect Science*, 40: 239-250.
- Bhatkar, A. P. 1992. Mating success in *Monomorium minimum* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 65(3): 244-250.
- Bolund, P. and S. Hunhammar. 1999. Ecosystem Services in Urban Areas. *Ecological Economics* 29(2): 293-301.
- Borowiec, M. L. and S. Salata. 2022. *A Monographic Review of Ants of Greece (Hymenoptera: Formicidae)*. Department of Natural History Upper Silesian Museum, Bytom, Polonia.
- Buczowski, G. and D. S. Richmond. 2012. The Effect of Urbanization on Ant Abundance and Diversity: A Temporal Examination of Factors Affecting Biodiversity. *PLoS ONE*, 7(8): e41729.
- CONABIO. 2023. México megadiverso. Disponible en: <https://www.biodiversidad.gob.mx/pais/quees.html>. Fecha de consulta: 30 de junio de 2025.
- Creighton, W. S. 1930. The New World Species of the Genus *Solenopsis* (Hymenop. Formicidae). *American Academy of Arts & Sciences*, 66 (2): 39-152.
- Creighton, W. S. 1969. Studies on *Camponotus (Myrmaphaenus) andrei* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *American Museum Novitates*, 2393: 1-6.
- Dejean, A. 1988. Prey Capture by *Camponotus maculatus* (Formicidae-Formicinae). *Biology of Behaviour*, 13: 97-115.
- Del Toro, I., J. A. Pacheco and W. P. Mackay. 2009. Revision of the Ant Genus *Liometopum* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 53 (2): 299-370.
- DuBois, M. B. 1986. A revision of the Native New World Species of the Ant Genus *Monomorium (minimum group)* (Hymenoptera: Formicidae). *The University of Kansas Science Buletin*, 53(2): 65-119.
- Espadaler, X. and N. Ortiz de Zugasti. 2019. *Cardiocondyla obscurior* Wheeler, 1929 (Hymenoptera: Formicidae) in Catalonia (NE Spain), with Comments on Exotic Ant Species. *Bulletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 83: 153-156.
- Fernández, F., R. J. Guerrero and T. Delsinne. 2019. *Hormigas de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1221-1244
- Friedman, D. A., M. J. Greene and D. M. Gordon. 2019. The Physiology of Forager Hydration and Variation Among Harvester Ant (*Pogonomyrmex barbatus*) Colonies in Collective Foraging Behavior. *Scientific Reports*, 9: 5126.
- Grimm, N. B., S. H. Faeth, N. E. Golubiewski, C. L. Redman, J. Wu, X. Bai and J. M. Briggs. 2008. Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, 319: 756-760.
- Heinze, J. 2017. Life-history Evolution in Ants: The Case of *Cardiocondyla*. *Proceedings of the Royal Society B*, 284: 1-8.
- Heinze, J. and J. Delabie. 2005. Population Structure of the Male-Polymorphic Ant *Cardiocondyla obscurior*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40 (3): 187-190.
- Hobbs, R. J., S. Arico, Aronson, J., J. S. Baron, P. Bridgewater, V. A. Cramer, P. R. Epstein, J. J. Ewel, C. A. Klink, A. E. Lugo, D. Norton, D. Ojima, D. M. Richardson, E. W. Sanderson, F. Valladares, M. Vilá, R. Zamora and M. Zobel. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order.

- Global Ecology and Biogeography*, 15: 1-7.
- Hölldobler, B. and E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Huang, M.H. 2010. Multi-phase Defense by the Big-headed Ant, *Pheidole obtusospinosa*, Against Raiding Army Ants. *Journal of Insect Science*, 10(1): 1-10.
- INEGI. 2020. Información por entidad. Disponible en: <https://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/zac/default.aspx?tema=me&e=32>. Fecha de consulta: 25 de noviembre de 2024.
- Kallal, R.J. and J.S. LaPolla. 2012. Monograph of *Nylanderia* (Hymenoptera: Formicidae) of the World, Part II: *Nylanderia* in the Nearctic. *Zootaxa*, 3508 (1): 1-64.
- Lach, L., C. L. Parr and K. L. Abbott. 2010. *Ant ecology*. Oxford University Press, Cambridge.
- Macgregor-Fors, I. 2011. Misconceptions or misunderstandings? On the standardization of basic terms and definitions in urban ecology. *Landscape and Urban Planning*, 100: 347-349.
- Lessard, J. P. and C. M. Buddle. 2005. The effects of urbanization on ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) associated with the Molson Nature Reserve, Quebec. *The Canadian Entomologist*, 137(2): 215-225.
- Mackay, W. P. and E. E. Mackay. 2002. *The Ants of New Mexico (Hymenoptera: Formicidae)*. The Edwin Mellen Press, Lewiston, Nueva York.
- McIntyre, N. E., K. Knowles-Yáñez and K. Hope. 2000. Urban Ecology as an Interdisciplinary Field: Differences in the use of “Urban Between the Social Natural Sciences. *Urban Ecosystems*, 4: 5-24.
- Mazurkiewicz, P. J., A. Wagner-Ziemka, A. Mirecka and E. J. Godziriska. 2016. Behavior of Intranidal and Extranidal Major Workers of the African Carpenter Ant *Campotonotus maculatus* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae) During Dyadic Nestmate Reunion Tests. *African Entomology*, 24 (2): 307-320.
- McKinney, M. M. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, 52 (10): 883-890.
- Morrone, J. J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902980.
- Ottonetti, L., L. Tucci, F. Frizzi, G. Chelazzi and G. Santini. 2010. Changes in ground-foraging ant assemblages along a disturbance gradient in a tropical agricultural landscape. *Ethology Ecology & Evolution*, 22(1): 73-86.
- Park, S.-H. and Moon, T.-Y. 2020. Structure of ant assemblages on street trees in urban Busan, Korea. *Entomological Research*, 50: 131-137.
- Perfecto, I. and S. M. Philpott. 2023. Ants (Hymenoptera: Formicidae) and ecosystem functions and services in urban areas: a reflection on a diverse literature. *Myrmecological News*, 33: 103-122.
- Ramírez-Cepeda, C. E. y M. Vásquez-Bolaños. 2025. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Zacatecas, México. *Visupra, visión científica*, 17 (1): 27-35.
- Ramos-Elorduy de Conoconi, J., B. Delage-Darchen, N. F. Galindo Miranda y J. M. Pino Moreno. 1988. Observaciones Biotecnológicas de *Liometopum apiculatum* M. y *Liometopum occidentale* var. *Luctuosum* W. (Hymenoptera-Formicidae). *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica*, 58 (1): 341-354.
- Ríos-Casanova, L. 2014. Biodiversidad de hormigas en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (1): 392-398.
- Ribas, C. R., R. B. F. Campos, F. A. Schmidt and R. R. C. Solar. 2012. Ants as Indicators in Brazil: A Review with Suggestions to Improve the Use of Ants in Environmental Monitoring Programs. *Psyche*, 2012: 636749.
- Santos, M. N. 2016. Research on Urban Ants: Approaches and Gaps. *Insectes Sociaux*, 63 (3): 359-371.
- Schmidt, C. V., A. Schrempf, A. Trindl and J. Heinze. 2016. Microsatellite Markers for the Tramp Ant, *Cardiocondyla obscurior* (Formicidae: Myrmicinae). *Journal of Genetics*, 95 (1): 1-4.
- Seifert, B. 2003. The Ant Genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) A Taxonomic Revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi*, and *C. minutior* Species Groups. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. B, Botanik, Zoologie*, 104: 203-338.
- Seifert, B. 2023. The Ant Genus *Cardiocondyla* (Hymenoptera: Formicidae): The Species Groups with Oriental and Australasian Origin. *Diversity, Systematics and Evolution of Hymenoptera*, 15 (1): 1-60.
- Taylor, B., N. Agoïnon, A. Sinzogan, A. Adandonon, Y. N'da Kouagou, S. Bello, R. Wargui, F. Anato, I. Ouagoussounon, H. Hougbo, S. Tchibozo, R. Todjhounde, and J. F. Vayssières. 2018. Records of Ants (Hymenoptera: Formicidae) from the Republic of Benin, with Particular Reference to the Mango Farm Ecosystem. *Journal of Insect Biodiversity*, 8 (1): 6-29.
- Trager, J. C. 1991. A Revision of the Fire Ants, *Solenopsis geminata* Group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 99 (2): 141-198.
- Varela-Hernández, F., B. Medel-Zosayas, E. O. Martínez-Luque, R. W. Jones and A. De la Mora. 2020. Biodiversity in Central Mexico: Assessment of Ants in a Convergent Region. *Southwestern Entomologist*, 45(3): 673-686.
- Vásquez-Bolaños, M., G. Castaño-Meneses, A. Cisneros-Caballero, G. A. Quiroz-Rocha y J. L. Navarrete-Heredia. 2013. *Formicidae de México*, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Vásquez-Bolaños, M. 2015. Taxonomía de Formicidae (Hymenoptera) para México. *Métodos de Ecología y Sistemática*, 10(1): 1-53.
- Vásquez-Bolaños, M. 2020. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae). (pp. 191-193). In: Cruz Angón, A., D. López Higareda, K. C. Nájera Cordero, E. Daniela Melgarejo

- y D. Hernández Ramírez (Coords.). *La biodiversidad en Zacatecas*. Estudio de Estado. CONABIO, México.
- Vásquez-Bolaños, M., X. Vásquez-Alcalá and M. A. Soto-Cárdenas 2024. La desconocida diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae): el caso del Parque Nacional Sierra de Órganos, Zacatecas, México. *Boletín de la Asociación Mexicana de Sistemática de Artrópodos*, 8(2): 32-37.
- Wetterer, J. K., A. L. Wild, A. V. Suarez, N. Roura-Pascual and X. Espalder. 2009. Worldwide Spread of the Argentine Ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 12: 187-194.
- Wetterer, J. K. 2011. Worldwide Spread of the Tropical Fire Ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 14: 31-35.
- Wheeler, W. M. 1911. The North American Ants of the Genus *Camponotus* Mayr. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 20 (1): 295-354.
- Whitford, W. G., P. Johnson and J. Ramirez. 1975. Comparative Ecology of the Harvester Ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *US/IBP Desert Biome Research Memorandum*, 3: 29-37.
- Uno, S., J. Cotton and S. M. Philpott. 2010. Diversity, abundance, and species composition of ants in urban green spaces. *Urban Ecosystems*, 13: 425-441.
- Wilson, E. O. 2003. *Pheidole in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. Harvard University Press, Massachusetts, Estados Unidos.

Recibido: 5 de febrero 2026

Aceptado: 21 de mayo 2026

Cuadro 1. Especies de hormigas, abundancia, abundancia relativa, frecuencia, frecuencia relativa y hábitats donde se encontraron C = casa, E = escuela, G = glorieta, T= terreno baldío y Z = zona verde.

Especie	Estatus	Abundancia	A. Relativa (%)	Frecuencia	F. Relativa (%)	C	E	G	T	Z
Dolichoderinae										
<i>Dorymyrmex insanus</i>	Nativa	237	14.63%	8	29.63%	*			*	*
<i>Forelius mccooki</i>	Nativa	262	16.17%	3	11.11%				*	
<i>Linepithema humile</i>	Introducida	68	4.20%	3	11.11%	*			*	*
<i>Liometopum luctuosum</i>	Nativa	28	1.73%	1	3.70%			*		
Formicinae										
<i>Camponotus andrei</i>	Nativa	7	0.43%	1	3.70%		*			
<i>Camponotus maculatus</i>	Introducida	1	0.06%	1	3.70%	*				
<i>Nylanderia vividula</i>	Nativa	28	1.73%	4	14.81%	*				*
Myrmicinae										
<i>Cardiocondyla obscurior</i>	Introducida	21	1.30%	2	7.41%	*				*
<i>Monomorium minimum</i>	Nativa	81	5.00%	1	3.70%					*
<i>Pheidole obtusospinosa</i>	Nativa	623	38.46%	12	44.44%	*			*	*
<i>Pheidole tepicana</i>	Nativa	95	5.86%	2	7.41%				*	*
<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	Nativa	130	8.02%	4	14.81%	*		*	*	*
<i>Solenopsis geminata</i>	Nativa	39	2.41%	5	18.52%				*	*
Total		1620								

## The marine littoral genus *Pseudanurida* (Collembola: Neanuridae) with redescription of *P. sawavai* and new records from Mexico

### El género del litoral marino *Pseudanurida* (Collembola: Neanuridae): redescrpción de *P. sawavai* y nuevos registros para México

Angela Arango Galván<sup>1\*</sup> Christian S. Martínez<sup>2</sup> and José G. Palacios-Vargas<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Cdmx, México.

\*arango@ciencias.unam.mx. <sup>2</sup> Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, México.

#### RESUMEN

Se redescrbe *Pseudanurida sawavai* Schuster, 1965 con ejemplares procedentes de la costa litoral de los estados de Jalisco y Nayarit, México. Además, se proporciona una clave de identificación para las especies del género y un mapa de su distribución actual incluyendo nuevos registros.

**Palabras clave:** Collembola marinos, redescrpción, nuevos registros, Puerto Vallarta.

#### ABSTRACT

*Pseudanurida sawavai* Schuster, 1965 is redescrbed with specimens from the littoral cost of Jalisco and Nayarit state, México. A key for the species of the genus is provided and a map with distribution of all the species including new records.

**Keywords:** Marine Collembola, redescription, new records, Puerto Vallarta

In the review by Deharveng *et al.* (2008) about world's aquatic marine springtails, they indicate that there are 109 marine species. Among them, the Neanuridae has members of genera *Anurida* Laboulbène, 1865, *Anuridella* Willem, 1906, *Pseudanurida* Schött, 1901, *Oudemansia*, Schött, 1893 and *Halachorutes* Arlé, 1967. An important contribution was done by Christiansen and Bellinger (1988) on the springtails of the North American sea coast including several records and descriptions of various Mexican species. Palacios-Vargas (2023) compiled all the information on Mexican aquatic Collembola and distribution, but there are not citations of *Pseudanurida* in this country.

The genus *Pseudanurida* only contains six valid species. The genus is grouped with other marine littoral members of the Neanuridae by Deharveng *et al.* (2008) after a cladistic study. It is an important component of the littoral fauna, and some of them are sapro-carnivores (Murphy, 1971; Aslam, *et al.* 2018) and have been found feeding on oyster and fish tissues. Therefore, they are important in decomposition and some species seem to be distributed worldwide, but some descriptions are brief and need redescription as *Pseudanurida sawavai* Schuster, 1965. Recently this species was found in Mexican Pacific Ocean, and a complete redescription is presented here.

Abbreviations used in this contribution are: Abd. —abdominal segment; Ant.—antennal segment; Di —dorso-internal seta or area; De — dorso-external setae or area; Dl —dorsolateral seta or area; Oc — ocular seta; p —seta of posterior row; ss —body sensorial seta; Th. —thoracic seg-

ment; Sgd —dorsal guard sensillum.

#### MATERIAL AND METHODS

Most specimens were collected in a small river close to the beach at Puerto Vallarta (Fig. 1A, 1B), by epineustic traps (Palacios-Vargas, 1990) and fixed 96% alcohol (Fig. 1B, C). They were cleared on cold KOH 10% and warm lactic acid, rinsed and mounted in Hoyer's solution in microscopic slides.

New records: Bahía Banderas. Jalisco: Puerto Vallarta: beach Boca de Tomates. 20° 67' 16" N; 105° 27' 66", on water between the mangrove of *L. racemosa* and inundation area. Hot sand. 02-09-2024, one female and two juveniles. C. Martínez Pérez col. Idem on 20-10-2024, one juvenile. Nayarit, beach CRIP (Centro Regional de Investigaciones Pesqueras) 20° 44' 42.30" N, 105° 22' 58.96" W, washing sand, trunk and algae, one male. C. Martínez Pérez col.

#### *Pseudanurida sawavai* Schuster, 1965

Rejected synonym: *Pseudanurida* cf. *bogoyawlensky* Murphy 1965: 400-02, Fig. 61-72. Type material. Holotype (SMF A 1675) and paratype (SMF A 1676) in Senckenberg-Museum, Frankfurt-am-Main, West Germany.

Type locality: Brazil, Recife, Barra das Jangadas (creek connecting the Rio Pirapama and the Rio Jaboatao, a few km S of Piedade Marine Biol. Station), in mangroves. Other localities: Bahrain, Persian Gulf, edge of an inland freshwater stream; Brazil, Recife, Boa Viagem Beach, under wood; Gambia, West Africa, in mangroves and on rocky shores;

North Borneo (Sabah), on weed-covered rocks in a small inlet inside Labuan Town at low tide; Singapore, Pasir Ris, sparse mangroves by a small stream.

**Redescription:** Length about 1.2 to 1.5 mm. (juvenile 1.2 mm). The body color very dark blue, almost black (Figs. 2A-C). Cuticle with very strong granulation (Figs. 3B, C), stronger on antennae, legs and dens. There are three kinds of body smooth setae, short (10  $\mu$ m), long (25-30  $\mu$ m) and sensorial setae between 65 and 75  $\mu$ m, setae in posterior part of abdomen are the longest. Antennae as long as head or a little shorter (Fig. 3A) head 250  $\mu$ m; antenna, 240; Ant. I = 45  $\mu$ m, II = 65; Ant. III + Ant. IV, 240  $\mu$ m. Unguis III, 60  $\mu$ m. Ant. III and IV no fused. Ant. IV with a clear subapical trilobed bulb, 4 dorsal sensilla and several setae (Figs. 6C, D). No sensorial file on ventral surface (Fig. 6D). Ant. III con 16 (16-19) setae, sensorial organ with three free similar sensilla non under cuticular fold (Fig. 3C), and one tiny microsensillum difficult to observe, the Sgd. Ant. II with 11 (12) setae, Ant. I with six (7) setae. Mouthparts: Clypeus vertical and convex and labrum very short so that the buccal cone is more posterior than in other species (Fig. 7E). Mandibles (Fig. 5D) with 3-4 distal teeth and two bigger basal teeth, the basal one somewhat displaced. Maxilla styliform (Fig. 5D).

Head with 8+8 eyes (Fig. 5A). 3 ocular setae, Oc 3 a little smaller than others (Fig. 5B). 5 dorsal cephalic setae, 3 subdorsal, 3 setae in Di-De cephalic area, setae p2 small than others (5A). Labium with setae A, B, C, D, E, F and G. Only one row with four postlabial setae (Fig. 7E).

Th. I with 2+2 (3+3) dorsal setae. Th. II with microsensillum (m') lateral. Di area formula from Th. II to Abd. IV = 3,3/3,3,3,3. De area from Th. II to Abd. V: 2+ss, 2+ss/2+ss, 2+ss, 2+ss, 2+ss, 1+ss; DI area from Th. II to Abd. IV: 1+ss, 1+ss/1,1,1,1. Abd. V with only one row of setae on tergite (Figs. 4B, C). Abd. VI with only 3 pairs of setae (a, a2, m1) (Fig. 6B). Setation of legs from I to III, coxae 4,6,6; trochanters 6,6,6, femora 10,10,10, Tita 18, 18, 17. Pretarsi with 2 pretarsal setae. Ungues long and slender (60  $\mu$ m) usually no internal teeth (Fig. 4A, 7C) (sometimes one small tooth in basal third part), no empodial appendage. Leg III, femur 70  $\mu$ m, Tita 65  $\mu$ m, unguis III 45  $\mu$ m.

Ventral tube with 1+1 setae (Fig. 7B), tenacular rami with 3 teeth each (Fig. 7D). Abd. II without ventral setae. Abd. III and IV with one ventral setae on each side, Abd. IV with 3+3 lateral setae and no ventral (Fig. 6C). Furcula long, reaching ventral tube. Manubrium with six pairs of setae. Dens very long (250-300  $\mu$ m), with very strong granulation and six short posterior setae (20  $\mu$ m) (Fig. 7A). Mucro short, (25-28  $\mu$ m) rounded and up directed lamella not strongly developed (Fig. 7A). Female plate with 2 + 2 pregenital setae, 4 pairs of circumgenital setae and one pair of eugenital. Male genital plate with 2 + 2 pregenital setae, 13 circumgenital setae and 4 + 4 eugenital setae. Each lateral anal valve with 15 (17) setae and 2 hr setae, median valve without setae.

**Variation:** the mandible has small variations due to the shape and position of the teeth, sometimes the big basal teeth are bent. Some chaetotaxy asymmetries were observed in dorsal part of the body. The number of setae (15-17) of lateral anal valves also have some variation depending on the developmental stage. The cuticular granulation is so strong that microsensillum of Ant. III is impossible to observe very often. Mucrodens varies in length but can reach 300  $\mu$ m. The tooth of the unguis can be present or absent. The number of dorsal setae on Th. I can be 2+2 or 3+3.

**Remarks:** the correct name of the species is *P. sawavai*, as the author indicates: "Die neue Art ist Herrn Prof. Dr. Paulo Sawava, São Paulo, gewidmet. In ciner fri heren Publikation (Schuster, 1962: 40) wurde sie unter der Bezeichnung «Podura n. sp» erwähnt". In one former contribution (Schuster 1962: 40), used "Podura n. sp." The new species is dedicated to Prof. Dr. Paulo Sawava, São Paulo. p. 40), it was mentioned under the name "Podura n. sp."

This species is characterized by the strong reduction of body chaetotaxy. It is the only species in the genus and in the Pseudachorutinae which lacks additional rows of postlabial setae, presenting only four setae on ventral row "v1". It also is the only with only one row of setae dorsally on Abd. V. Another important characteristic is that dorsal Abd. VI has only three pairs of setae. Th. I, has only two pairs of setae (some authors mention 3 + 3) and no lateral setae. A strong reduction of ventral chaetotaxy is also characteristic of this species. Ant. III sensorial organ is like some *Oudemansia*, where the microsensilla are not concealed on a groove, and are of similar size to the ventral guard sensillum, the ventral microsensillum is very tiny and difficult to observe, which has made some authors describe species as lacking it. Ant. IV has a strong reduction of the sensilla, with the presence of only four.

It seems that there are no pseudocelli (reflex bleeding sites) on head or body, but other studies should be done to be sure. Prothorax with 3 + 3 setae (2 + 2). Setae ventrally, none on Abd. I and 2 (1 + 1) on Abd. III and IV. Abd. V with a single row of setae dorsally and ventrally. Abd. VI with dorsal valve rounded, not extending beyond ventral valves, with 3 + 3 dorsal and no ventral setae (Fig. 5C). Lateral anal valves with 15-17 setae and 2 hr. median anal valve without setae hr) Claw with a closely appressed inner tooth (often absent).

**Distribution:** This species is of extremely wide distribution. It has been recorded both from mangroves and from exposed shore conditions. Even so, in Gambia it occurs in mangroves more than 80 km (50 mi) from the coast where for much of the year the water is virtually fresh. In southeast Asia, both localities were estuarine with direct, running fresh-water influence. In Bahrain it was found only by running fresh water and one of the Ceylon records was from exclusively fresh water, 64 km (40 mi) from the coast. Specimens recorded from Florida by Christiansen & Bellinger (1988), are assigned to this species, because the

presence of a clear inner tooth on the unguis is just one intraspecific variation.

New Localities: Puerto Rico: Colón, Aguadilla Parque, mangrove litter, April 27, 1985 (F. Soto). Florida: Monroe Co., Long Key State Park, under and on rocks 3-6 feet below high tide mark, 5 January 1985 (K. Christiansen).

Palacios-Vargas & Bu (2020) recorded this species from the China at Hainan Island (western coast) in flotation of sand samples on the beach. Its distribution covers marine littoral environments from Brazil, Cuba, Gambia, Bahrain, Malaysia (Sabah), Singapore, and Sri Lanka (Murphy, 1971). Its distribution, together with other species known in the genus are presented in Fig. 8. *P. sawavai* lives in areas of immediate freshwater influence and it is the widest distributed in the seashores of America, but it has also been cited from other continents.

#### Key to the species of *Pseudanurida*.

1. Dens with 12 setae; Abd. VI with three rows of dorsal setae and several on ventral side; tergites with many setae in rows; Abd. V with many ventral setae before genital plate; Ant. III organ in distal part; unguis with a strong basal inner tooth; mandible with many teeth; maxilla with two rudimentary lamellae; pseudocelli on head, Th. I and Abd. I.....  
..... *P. billitonensis* Schott, 1901  
Indonesia (Biliton), Singapore, Japan (Okinawa).
- Dens with only 6 setae; Abd. VI without setae on ventral side; tergites with few, rows of setae (only one row on Th. I (3+3); as well as Abd. V (dorsal and ventral). Ant. III organ in proximal part; unguis teeth in distal position or with teeth; mandible with two big proximal teeth; and several small distal teeth; maxilla without lame ..... **2**
- 2 Head with macrosetae strongly differentiated; Abd. VI with many setae dorsally; ventral tube without setae. Ant. III + IV short and short. Pseudocelli no differentiated..... *P. bogoyawlensky* (Becker, 1905)  
Persic golf, Pakistan.
- Head without macrosetae differentiated; Abd. VI with 3 + 3 dorsal setae. Ventral tube with 1+1 seta on anterior part of valves ..... **3**
- 3 Abd. VI cylindrical and elongated, anal valves, dorsal and lateral no isolated; pseudocelli on head and Abd. III and IV; tenaculum with strong and long corpus; mucro with lamella with structure similar to one tooth; Ant. III + IV short; no sexual dimorphism..... *P. yini* Murphy, 1971  
Malaya (Perak).
- Abd. VI no cylindrical and no elongated, anal valves, dorsal and lateral isolated; pseudocelli no differentiated; tenaculum with normal corpus; mucro without lamellar structure-like tooth; Ant. II + IV long; no sexual dimorphism ..... **4**
- 4 Body with long setae, mucro about half the size of dens ..  
..... *P. longisetosa* Lee & Kim, 1994  
Korea.
- Body with short setae, mucro very short, much smaller than dens ..... **5**

- 5 Ant. III + IV relatively short, long sensorial setae on p3 row on Abd. I-III and on p2 on Abd. V; no sexual dimorphism ..... *P. sawavai* Schuster, 1965  
Brazil (Recife), Ceylon, China, Cuba, Gambia, Mexico, North Borneo, Puerto Rico, Singapur, USA.
- Ant. III + IV elongated; no long sensorial setae on p3 row on Abd. I-III and on p2 on Abd. V; males with sexual dimorphism, Abd. VI very elongated .....  
..... *P. glauerti* (Womersley, 1933)  
Australia

#### ACKNOWLEDGMENTS

Dr. Blanca Mejía prepared the microscopic slides for the study. Jair Páez inked the drawings and elaborated the figures plates. Dr. Jhibran Ferral Piña and Biol. Carlos Caddillo assisted in field work. Dr. Douglas Zeppelini gave important suggestions and criticism to this contribution. This contribution is dedicated to Biologist María Eugenia Díaz Batres, curator of the entomological collection of the Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental, México City.

#### LITERATURE CITED

- Aslam, S. J. I. Arbea & G. Siddiqui. 2018. First record of *Pseudanurida* Schött (Collembola: Pseudachorutinae) from the Hab River Delta, Balochistan, Pakistan, an area with a high potential for conservation of oyster diversity. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)* (62): 167-170.
- Christiansen and Bellinger. 1988. Marine littoral Collembola of North and Central America. *Bulletin of Marine Science* 42(2): 215-245.
- Deharveng, L., C. d'Haese & A. Bedos. 2008. Global diversity of springtails (Collembola; Hexapoda) in freshwater *Hydrobiologia*, 595:329-338.
- Gruia, M. M. 1983. Collemboles arthropléones de Cuba récoltés par les expéditions cubano-roumانيes en 1969-1973 II. En : *Résultats des Expéditions Biospéologiques cubano-romaines à Cuba*. Eds. T. Orghidan, A. Nuñez Jiménez, V. Decou, St. Negrea, N. Viña Bayés, *Acad. Rep. Soc. Romania* 4: 191-205.
- Murphy, D. H. 1971. Revision of the tropical marine littoral genus *Pseudanurida* Schött (Collembola: Pseudachorutinae). *Pacific Insects*, 13(1): 49-63
- Palacios-Vargas, J.G. 1990. El uso de trampas epineústicas para la colecta de microartrópodos. *Folia Entomol. Mex.*, 78:275-277.
- Palacios-Vargas, J. G. 2023. Los colémbolos (Hexapoda) acuáticos de México, nuevos datos de Baja California Sur y sus adaptaciones morfofisiológicas. *Memorias del XXV Simposio de Zoología*. CUCBA, Universidad de Guadalajara: 17-22.
- Palacios-Vargas, J. G. & Y. Bu. 2020. New records of Collembola from marine littoral sand of Hainan Island, China, with description of a new *Oudemansia* species (Neanuridae: Pseudachorutinae). *Zootaxa*, 4810 (1): 117-130.

Schuster, R. 1962. Das marine Litoral als Lebensraum terrestrischer Kleinarthropoden. *Inst. Rev. Ges. Hydrobiol.* 47, 339-412.

Recibido: 4 de mayo 2026

Aceptado: 23 de junio 2026

Schuster, R. 1965. Über die Ökologie und Artengliederung der thalassobionten Collembolenfauna Brasiliens., *Beitr. Neotropischen Fauna*, 4 (3): 191-208.



Figure 1. Locality of *Pseudanurida sawavai*. A, vegetation and river with crocodiles; B, epineustic traps; C, among roots of mangroves.

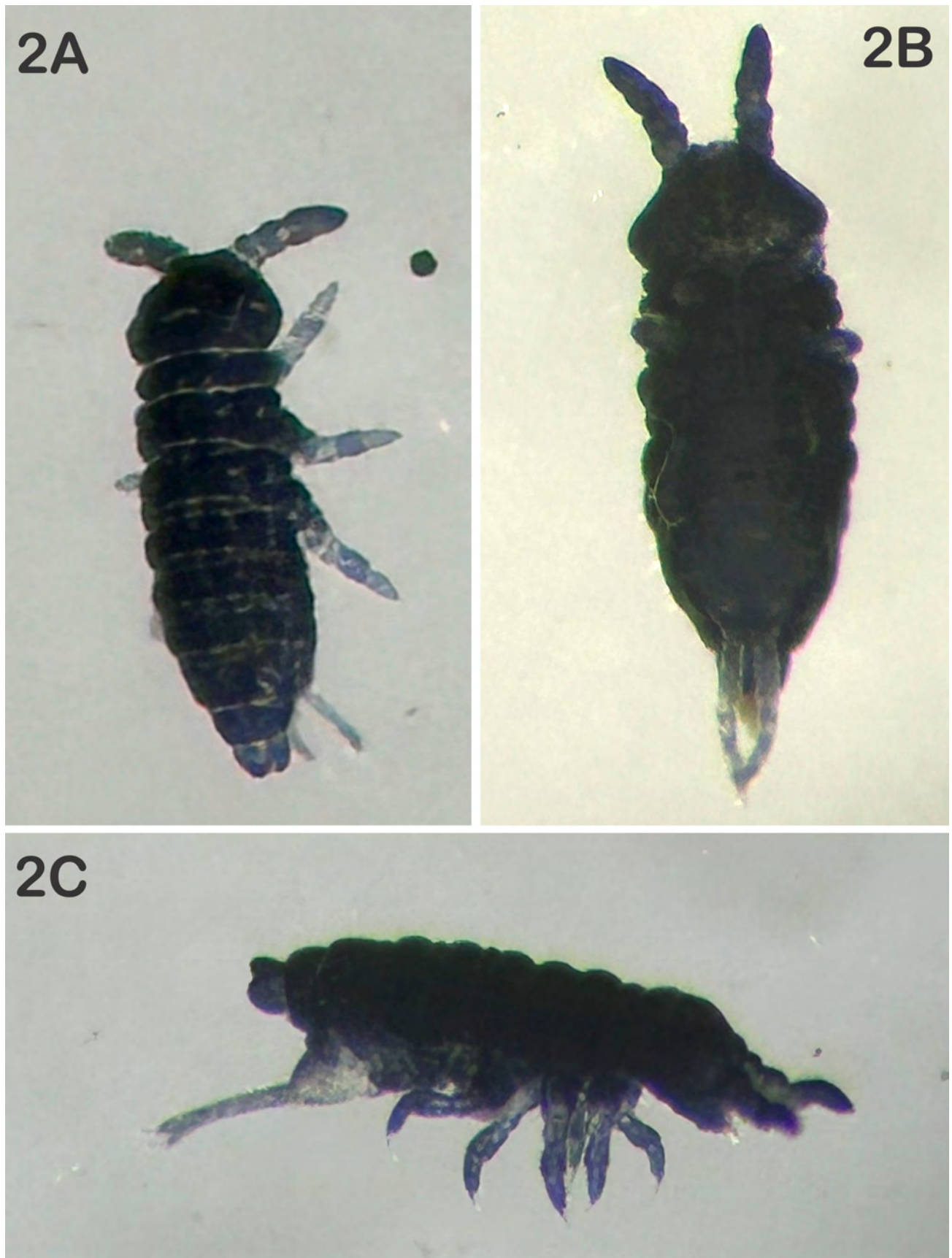


Figure 2. *Pseudanurida sawavai*. A, habitus in dorsal view; B, habitus in ventral view; C, habitus in lateral view.



Figure 3. *Pseudanurida sawavai*. A, head and body; B, ventral Abd. I-IV, showing areas without granulation; C, Ant. III ventral view with three sensilla.

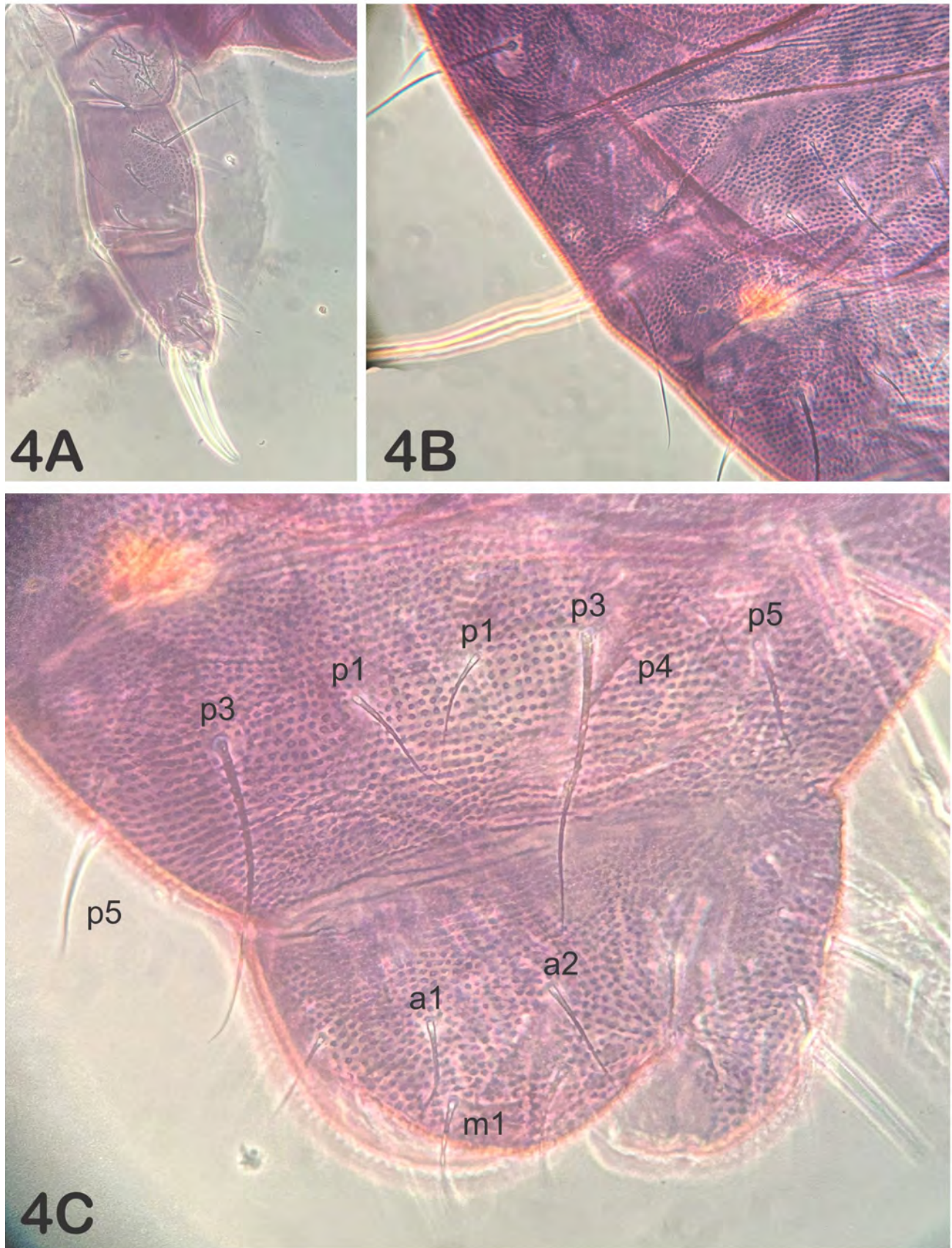


Figure 4. *Pseudanurida sawavai*, microphotographies under microscope; A, leg III; B, dorsal Abd. II-V; C, Abd. V and VI in dorsal view.

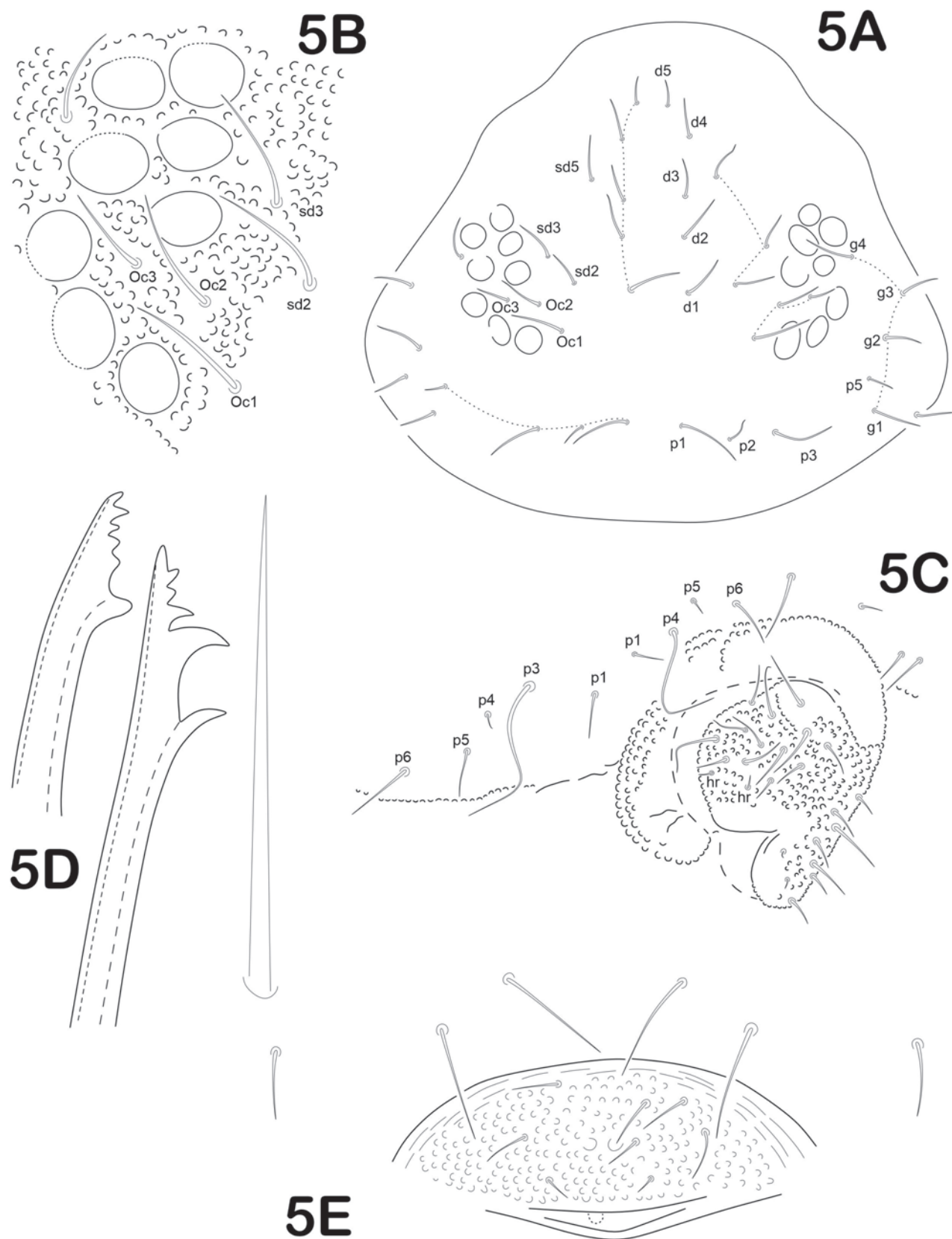


Figure 5. *Pseudanurida sawavai*. A, dorsal chaetotaxy of head; B, magnification of ocular area; C, Abd. V and VI in dorsal view; D, mandible and maxilla; E, genital plate of female.

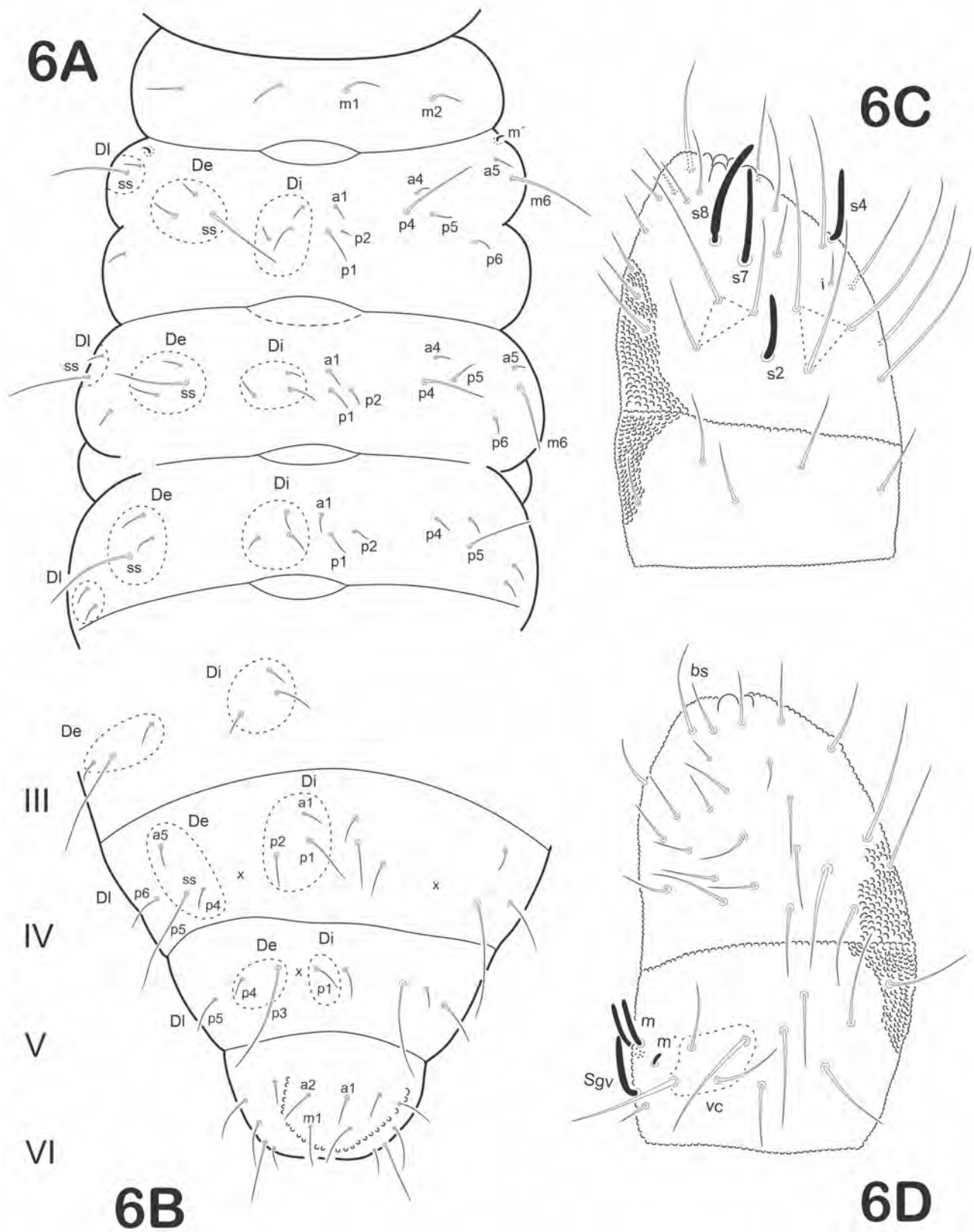


Figure 6. *Pseudanurida sawavai*. A, chaetotaxy from Th. I- Abd. I; B, Abd. III-VI; C, Ant. III-IV dorsal view; D, Ant. III-IV ventral view.

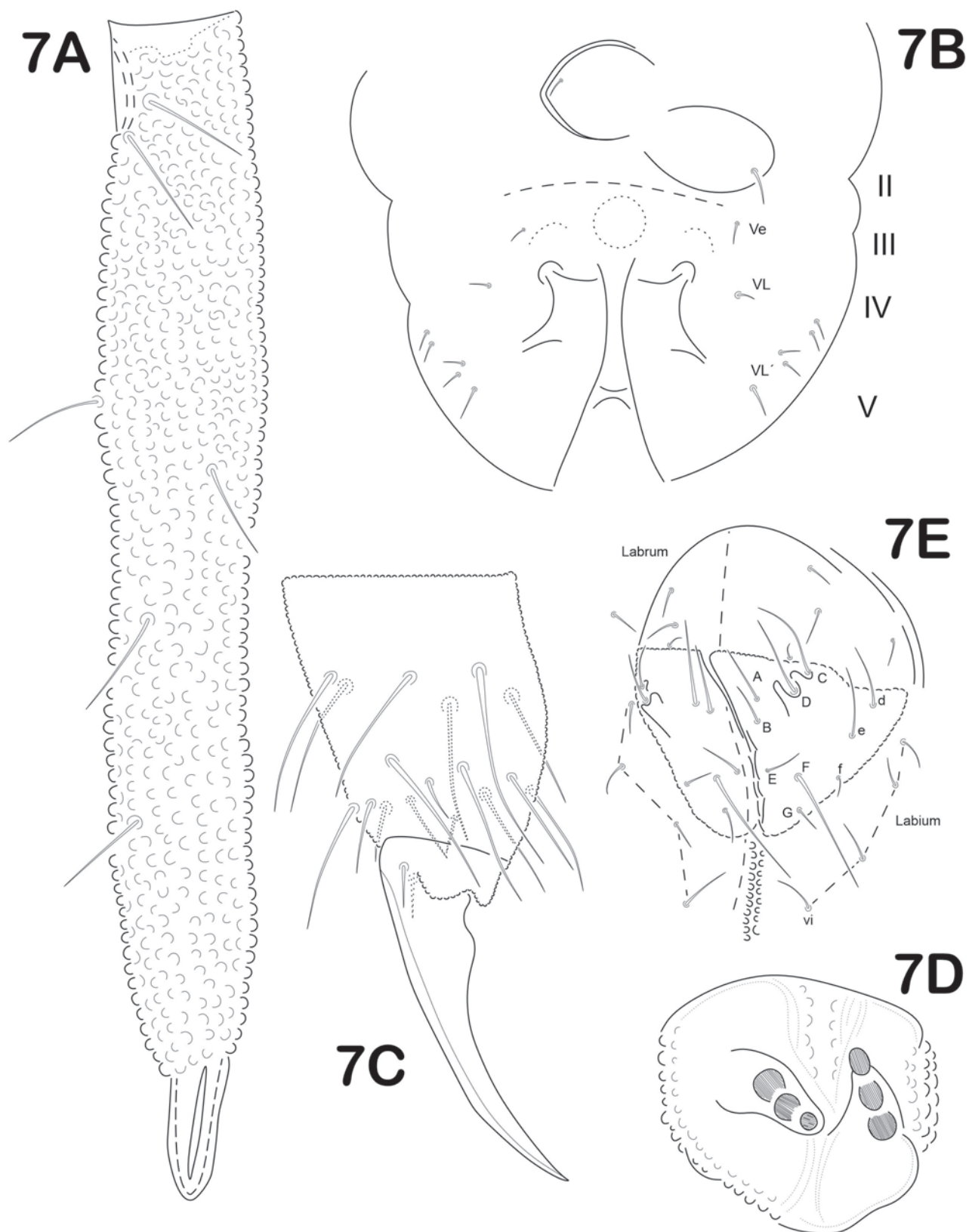


Figure 7. *Pseudanurida sawavai*. A, furcula; B, ventral chaetotaxy from Abd. II to Abd. V; C, tibiotarsus III and foot complex; D, telson; E, labrum and labium.

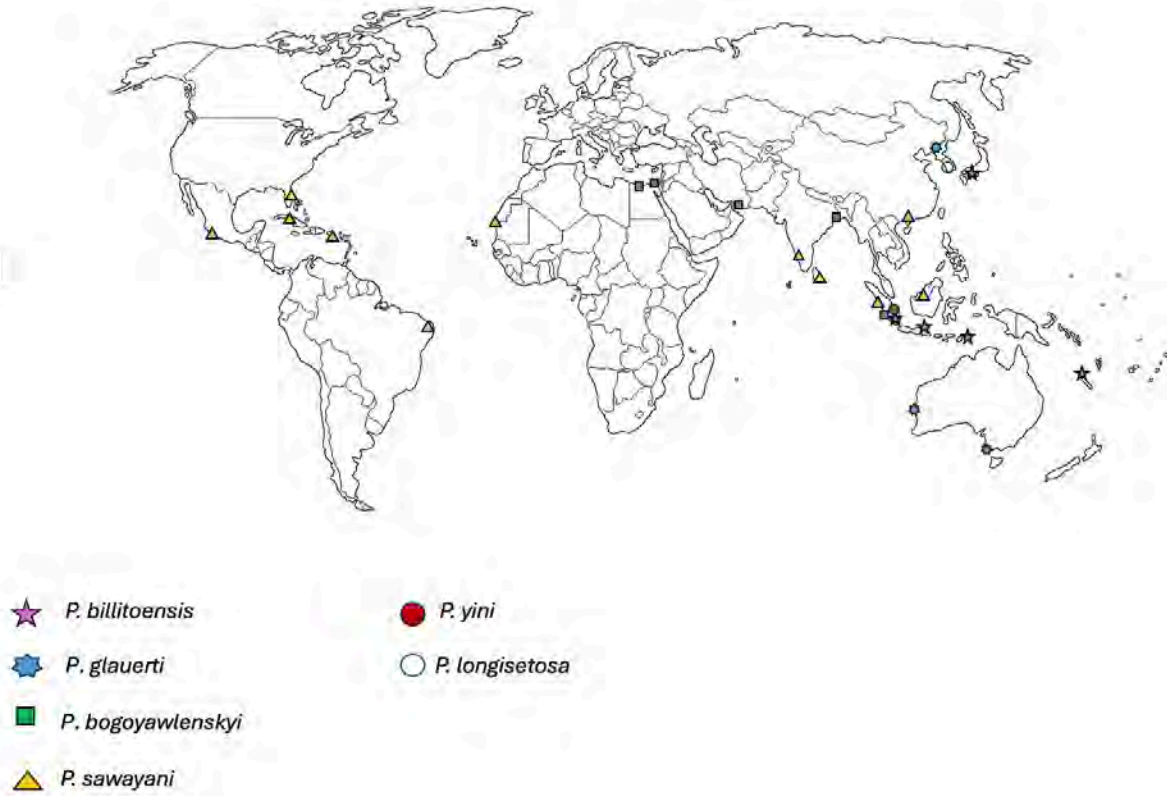


Figure 8. Global distribution of species of the genus *Pseudanurida*, based on records reported in scientific literature. Symbols on different colors represent known occurrence of localities across different continents.



## First record of ereynetid mites (Acariformes: Ereynetidae) associated to the hermit crab *Coenobita compressus* (Crustacea: Paguridae) from Mexico

## Primer registro de ácaros ereynetidos (Acariformes: Ereynetidae) asociados al cangrejo ermitaño *Coenobita compressus* (Crustacea: Paguridae) de México

Margarita Ojeda y José G. Palacios-Vargas

<sup>1</sup> Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 04510 CDMX, México. margojeda@gmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6430-3455>; troglolaphysa@hotmail.com; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9097-6813>. \* Corresponding Author: margojeda@gmail.com

### ABSTRACT

Mites of the family Ereynetidae include species that inhabit terrestrial hermit crabs, such as *Ereynetes* (*Anereynetes*) *papuanus* Fain & Van Goethem, 1978 and *Ereynetes* (*Anereynetes*) *coenobitus* Hunter & Poe, 1971, associated with *Coenobita rugosus* H. Milne-Edwards, 1837 and *Coenobita clypeatus* (Fabricius, 1787), respectively. As part of a project to characterize the symbionts of hermit crabs in Mexico, field-collected specimens and those from biological collections were examined. In this work, we record for the first time to *Ereynetes* (*Anereynetes*) *ca. coenobitus* in *Coenobita compressus* H. Milne-Edwards, 1836 along the Mexican Pacific coast. This finding extends the known distribution of these mites both in Mexico and globally, and documents *C. compressus* as a new host species.

**Keywords:** Land crabs, symbiont mites, Pacific Ocean, specificity, distribution.

### RESUMEN

Los ácaros de la familia Ereynetidae incluyen especies que habitan en cangrejos ermitaños terrestres, tales como, *Ereynetes* (*Anereynetes*) *papuanus* Fain & Van Goethem, 1978 y *Ereynetes* (*Anereynetes*) *coenobitus* Hunter & Poe, 1971, asociados con *Coenobita rugosus* H. Milne-Edwards, 1837 y *Coenobita clypeatus* (Fabricius, 1787), respectivamente. Como parte de un proyecto para caracterizar a los simbiosntes de los cangrejos ermitaños en México, se examinaron especímenes recolectados en el campo y de colecciones biológicas. En este trabajo, registramos por primera vez a *Ereynetes* (*Anereynetes*) *ca. coenobitus* encontrado en *Coenobita compressus* H. Milne-Edwards, 1836, en ejemplares a lo largo de la costa del Pacífico mexicano. Este hallazgo amplía la distribución conocida de estos ácaros tanto en México como a nivel mundial, y documenta a *C. compressus* como un nuevo hospedero.

**Palabras clave:** Cangrejos terrestres, ácaros simbiosntes, Océano Pacífico, especificidad, distribución.

The Ereynetidae Oudemans, 1931 (Acariformes) are trombidiform mites characterized by the presence of two pairs of long sensory hairs (bothridia), one pair on the anterior part of the idiosoma and the other on the posterior end of the body. These mites possess a special sensory organ on the foreleg tibia I, known as “the ereynetal organ” (Fain 1962). According to Beron (2022), the family has 35 genera and 180 species. They are free-living, saprophagous, and predatory mites associated with the upper soil layers and substrates rich in animal and plant detritus; however, a large number are symbionts (endoparasites or commensals) dwelling in the body cavities of mollusks, arthropods, and vertebrates (amphibians, birds, and mammals) (Çobanoğlu *et al.* 2020).

The family Ereynetidae has four subfamilies: Ereynetinae, Speleognathinae, Riccardoelinae and Lawrencarinae. Some species of the Ereynetinae are associated with terrestrial arthropods and gastropods; for instance, the genus *Riccardoella* Berlese, 1923 lives on the surface and within the mantle cavity of its gastropod hosts. Two species of *Ereynetes* Berlese, 1883 are associated with hermit crabs of the family Paguridae. The subgenus *Ereynetes* (*Anereynetes*) Fain, 1964 currently includes 12 known species from different habitats and hosts, ranging from humus, bark, and soil to a variety of insects (such as beetles and bees) and hermit crabs (Fain and Camerik 1994). Little is known about the habits of these mites; however, some species have been observed feeding on hemolymph, which is why they are con-

sidered hematophagous. *Ereynetes (Anereynetes) coenobitus* Hunter and Poe, 1971 was described from *Coenobita clypeatus* (Fabricius, 1787) in Puerto Rico, and *E. (Anereynetes) papuanus* Fain and Van Goethem, 1978 is associated with *Coenobita rugosus* H. Milne-Edwards, 1837 in New Guinea.

Terrestrial hermit crabs represent a complex biocenosis where various symbiont species occupy specific sites and niches that provide them with the conditions for their survival. Crabs act as hosts, establishing a variety of symbiotic relationships due to their typical behavior of inhabiting empty gastropod shells, which they use as shelter or settlement space (Conover 1979; Williams and McDermott 2004; Wright and Jones 2006). A wide variety of symbionts have been documented attaching to, boring into, or living freely in the lumen of the shells that house these crabs, as well as on some body parts, gills, and body setae. Approximately 130 of the 850 known species of hermit crabs have been associated with about 1,500 symbiont species across nine phyla (Williams y McDermott 2004; McDermott *et al.* 2010). Among the least studied groups of invertebrates are mites and springtails (Palacios-Vargas *et al.* 2026), with little known about the biology of these commensal species on hermit crabs. The first contributions to the knowledge of symbiont mites on hermit crabs were made by André (1937), who reported three species of Mesostigmata mites: *Androgamasus conchylidae* (André, 1937), *Aspidilaelaps pagurophilus* (André, 1937), and *Physalozercos paguroxemus* (André, 1937) Mesostigmata mites associated with *Coenobita* sp. from an island in Oceania. Vitzthum (1937) mentioned an astigmatine, *Caloglyphus birgophilus* Vitzthum, 1937, and the tryginaspid (Mesostigmata) *Vitzthumegistus latronis* (Vitzthum, 1937) from the crab *Birgus latro* (Linnaeus, 1767). Among the most recognized mites, due to their association and specialized morphology for this environment, are the astigmatines *Ewingia coenobitae* Pearse, 1929, *Askinasia aethiopicus* Junker, 1970, and *Hoogstralacharus tiwensis* Junker, 1970 (McDermott *et al.* 2010; Palacios-Vargas 2007).

*Coenobita compressus* H. Milne-Edwards, 1836 possesses eyes that are more oval-shaped and thicker when compared to the round, dot-shaped eyes of the Caribbean hermit crab, *C. clypeatus*. Its major cheliped features four or five small ridges on the upper part, and the tips of the second pair of walking legs are darker than the proximal segments. The abdomen of this species is notably short and robust. *C. compressus* exhibits a wide range of colorations, typically appearing in tan tones, though bright yellow, dark grey, or orange individuals occur, sometimes with blue or green tints on the body or the inner surface of the legs (Ball and Haig 1974). When selecting a shell, they show a preference for those with wide, round apertures (Abrams 1978; Guillén 1993; Osorno *et al.* 2005). Native to the Americas, these hermit crabs inhabit the Pacific seashore from Mexico to Chile, gathering primarily around tidal pools and high-tide zones. This species has adapted to coastal environments,

requiring access to seawater in captivity to facilitate salt metabolism and maintain gill moisture; failure to provide access to seawater (natural or artificial) results in mortality. As scavengers, they consume seaweed, carrion, and other detritus found along the shoreline (Thacker 1996; Thacker 1998).

As part of a project aimed at understanding symbionts, such as mites and springtails, associated with hermit crabs in Mexico, both live specimens from the field and preserved specimens from collections were examined. The material included Collembola and Acari; among the latter, several adult and nymphs' specimens belonging to the family Ereynetidae were mounted, identified, and conferred to *Ereynetes (Anereynetes) ca. coenobitus*.

## MATERIALS AND METHODS

The study of hermit crabs was conducted using both live and preserved material. Fresh specimens were obtained from the offshore area on the coast of Jalisco State, Mexico (20° 31 '38.51"N 105° 17' 22"W). Locations for the preserved material included sites near the southern border of Oaxaca State (Bahía Puerto Escondido, 15°51'43"N 97°04'18"W) (Fig. 1). During field sampling, symbiotic animals were washed from the hermit crabs (*Coenobita compressus*). Washes were conducted through a fine gauze using a 5% ethanol solution. To study the associated fauna from the Crustacean Collection of the Institute of Biology (CNCR, IBUNAM), which were preserved in 75% ethanol, each organism was carefully examined under a microscope to extract its symbionts.

All material will be deposited in Colección de ácaros y colémbolos del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos (LESM).

## RESULTS

### Trombidiformes: Prostigmata

#### Superfamily: Tydeoidea

#### Family: Ereynetidae Oudemans, 1931

**Diagnosis:** Idiosoma with 7-11 setae in dorsal, lateral, and caudal positions. Includes a pair of posterodorsal bothridial sensilla.

***Ereynetes* Berlese, 1883** One or two mid-dorsal plates presenting a striated pattern of evenly spaced lines. One pair of eyes and two pairs of genital sensory organs present. Tibia I with ereynetal organ present.

***Ereynetes (Anereynetes)*. Fain, 1964** With one or two mid-dorsal plates showing a striated pattern of evenly spaced lines. Eyes absent. Two pairs of genital sensory organs (genital acetabula). Ereynetal organ of type B present. The famulus is clearly located outside the vestibule and is attached to a common seta (seta 1), which emerges from the same alveolus, making the seta almost imperceptible. This type B is found only in certain Ereynetinae, specifically within the genera *Riccardoella* and *Ereynetes (Anereynetes)* (Fain and Camerik, 1994).

*Ereynetes (Anereynetes) ca. coenobitus*

Hunter and Poe, 1971

(Figs. 2–4)

**Material.** One female, two males. México: Guerrero; Copala, Playa Casa de la Piedra. ex *Coenobita compressus* CNCR 4421. 28-V-1985, unknown col. One male, México: Michoacán; Lázaro Cárdenas, Caleta de Campos. ex *Coenobita compressus* CNCR 3461. 31-XII-1983, unknown col. One Protonymph, México: Oaxaca; Bahía Puerto Escondido. CNCR 3029. 10-IX-1983, unknown col. Three males, one female. Jalisco; Puerto Vallarta, Playa Los Arcos de Mismaloya. ex *Coenobita compressus*, Martínez-Pérez, C. col. 4-IV-2024. All materials are deposited in the mite collection of LESM.

**Diagnosis.** One or two mid-dorsal plates at the anterior part of the idiosoma, presenting a striated pattern of evenly spaced lines. Eyes absent; two pairs of genital sensory organs present. Ereynetal organ type B present (Fig. 2). **Gnathosoma.** Pedipalps are relatively short with three segments. Palptarsus with three short, barbed setae and a solenidium. Chelicerae long basal segment is strongly enlarged. **Idiosoma dorsum.** Eyes absent. The cuticle is very finely striated and punctuated. Propodosomal shield well-sclerotized with a pattern of sclerotized subcuticular lines forming an H-shaped figure and a fine striated cuticle. The shield is always more distinct in mature, more well-sclerotized adult specimens than in young specimens, where it is generally hard to recognize. Anterior sensilla (*sci*) with fine, short barbs. Dorsal setae with strong barbules. Sensilla is more sparsely barbed than body setae (Fig. 3). **Venter.** Coxae and other leg segments with irregular lines. Epimeres strong with setae on each. Three pairs of intercoxal setae. Genital opening is surrounded by ten pairs of strong barbed setae (Fig. 4); the two posterior pairs are situated on the border of the genital shield and are nearly three times longer than the rest. Two pairs of genital sensory organs. **Male:** Venter as in female except for the genital area; three pairs of very small setae of similar size arising from within the genital opening; genital structure curved, forming a T-shaped structure; genital suckers more distinct than in female. **Legs:** With some subcutaneous sclerotization; tarsus I with a sensory pit-like structure on the dorsal surface; tibia I with an ereynetal organ, bulbous portion asymmetrical in shape (Fig. 2).

#### DISCUSSION

*Ereynetes (Anereynetes) coenobitus* was originally described from *C. clypeatus* in Puerto Rico. In Mexico, this species has been found associated with the land hermit crab *Coenobita clypeatus*, distributed along the country's east coast, Gulf of Mexico and the Caribbean Sea (Palacios-Vargas 2007).

The morphological analysis of our specimens shows a close similarity to the species described in association with *C. clypeatus*; however, some morphological features especially the number, arrangement, shape, and size of the male genital setae differ from what is mentioned in the original

description, which was only briefly described and illustrated. We found some differences mainly concerning the male described by Hunter and Poe. Some of the setae in the genital area are longer. The presence of two pairs of internal (vestibular) genital cusps in all our specimens compared to three pairs in *E. (A.) coenobitus*. Shorter cheliceral digits; shorter palps and longer femur I.

There is a degree of specificity between these two taxa. The findings on various *Coenobita compressus* specimens on the western coast of Mexico (Pacific Ocean) and the presence of the ereynetid *E. (A.) coenobitus* represents a new record that extends the known distribution of the mite to another host and another region of the world.

The results of this study provide information that can be used to highlight the specificity between crab species and ereynetid mites. This will be confirmed once we determine whether it is a new mite species. Known species of this genus are reported specifically with one crab species, suggesting a high probability that the record found in *C. compressus* represents a new species.

#### ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Christian Martínez-Pérez who collected the material from Jalisco. Also are grateful to Dr. José Luis Villalobos CNC-IBUNAM for allowing us to review the material deposited in the collection. This work is dedicated to Biologist María Eugenia Díaz Batres, curator of the entomological collection of the Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental, México City, México, for her tireless work over more than four decades. We also thank the three reviewers for their insightful comments for improving this work.

#### LITERATURE CITED

- Abrams, P. (1978). Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards). *Oecologia*, 34(2): 239-243.
- André, M. (1937). Description de trois espèces d'Acariens (Gamasoidea) pagurophiles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 62: 45–68.
- Ball, E. E., and Haig, J. (1974). Hermit crabs from the tropical eastern Pacific. I. Distribution, color, and natural history of some common shallow-water species. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 73(2): 95-104.
- Beron, P. (2022). Acarorum Catalogus X. Superfamilia Labidostommatoidea. Superfamilia Eupodoidea. Superfamilia Tydeoidea. Superfamily Paratydeoidea. Superfamilia Anystoidea. Superfamilia Caeculoidea. Superfamilia Adamystoidea. Superfamilia Pomerantzioidea. *Pensoft & National Museum of Natural History*, Sofia, 424 pp.
- Çobanoğlu, S., Cilbircioğlu, C., & Zabludovskaya, S. A. (2020). New record of predatory mite (Prostigmata: Ereynetidae) with some cheyletid mites (Acari: Cheyletidae) from garlic agrosystems in Turkey. *International*

- Journal of Acarology*, 46(2): 111-116.
- Conover, M. R. (1979). Effect of gastropod shell characteristics and hermit crabs on shell epifauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 40(1): 81-94.
- Fain, A. (1962). Un organe sensoriel spécial propre aux Ereyneidae: "l'organe ereynetel". Remarques sur l'évolution de la chaetotaxie dans ce groupe d'acarions (Trombidiformes). *Acarologia*, 4: 297-306.
- Fain, A., and Camerik, A. M. (1994). Notes on the mites of the genus *Ereynetes* Berlese (Acari: Ereyneidae), with description of five new species from South Africa. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie*, 64: 145-164.
- Fain, A., and Van Goethem, J. (1978). *Ereynetes (Anerey-netes) papuanus* sp.n. (Acari: Ereyneidae) associated with the Hermit Crab *Coenobita rugosus* Milne Edwards from Papua New Guinea. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 107: 125-128.
- Guillén, F. C., and Osorno, J. L. (1993). Elección de concha en *Coenobita compressus* (Decapoda: Coenobitidae). *Revista de biología tropical*, 41(1): 65-72.
- Hunter, P. E., and Poe, S. L. (1971). Description of *Erey-netes (Anerey-netes) coenobitus* n. sp. (Acarina: Erey-netidae) associated with the Hermit Crab. *The Florida Entomologist*, 54(2): 135-138.
- McDermott, J. J., Williams, J. D., and Boyko, C. B. (2010). The unwanted guests of hermits: A global review of the diversity and natural history of hermit crab parasites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 394: 2-44.
- Osorno, J. L., Contreras-Garduno, J., and Macías-García, C. (2005). Long-term costs of using heavy shells in terrestrial hermit crabs (*Coenobita compressus*) and the limits of shell preference: an experimental study. *Journal of Zoology*, 266(4): 377-383.
- Palacios-Vargas, J. G. (2007). Los ácaros y los colémbolos asociados a cangrejos ermitaños y su similitud con las pulgas y piojos humanos. *Dugesiana*, 14(1): 23-26.
- Palacios-Vargas, J. G., Arango, A., Ojeda, M., and Castañero-Meneses, G. (2026). Collembola associate with hermit crabs *Coenobita clypeatus* (Crustacea: Paguroidea: Coenobitidae). *Soil Organisms*, 98(SI): 31-42.
- Thacker, R. W. (1996). Food choices of land hermit crabs *Coenobita compressus* H. Milne Edwards on Panama's Pacific coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 195(2): 203-214.
- Thacker, R. W. (1998). Avoidance of recently eaten foods by land hermit crabs, *Coenobita compressus*. *Animal Behaviour*, 55(2): 485-496.
- Vitzthum, H. G. (1937). Acari in der Kiemenhöhle von *Bir-gus latro* (Crustacea, Macrura). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 9(5): 638-647.
- Williams, J. D., and McDermott, J. J. (2004). Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 305: 1-128.
- Wright, J.P., and Jones, C.G. (2006). The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *BioScience*, 56: 203-209.

Recibido: 4 de mayo 2026  
Aceptado: 23 de junio 2026



Figure 1. Collection sites for crabs and their associated ereynetid mites.

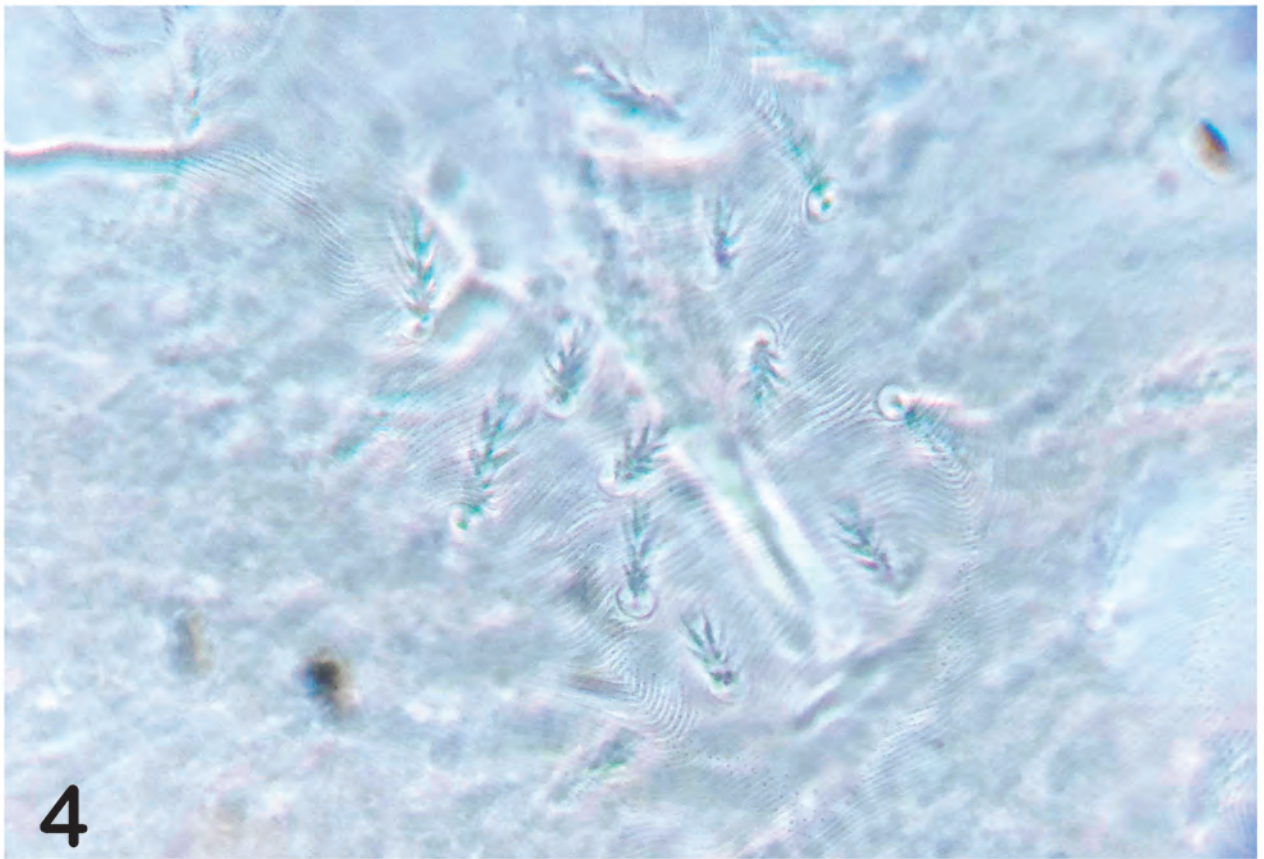
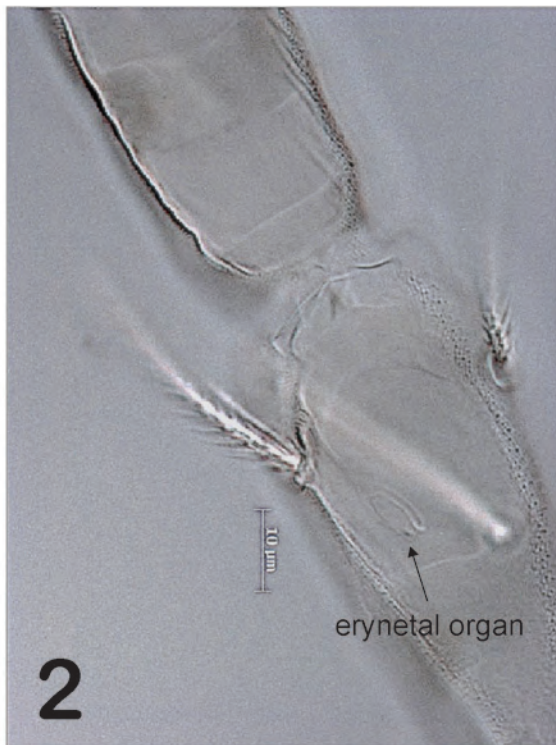


Figure 2. Photograph showing the ereynetal organ type B of *Ereynetes (Anereynetes) ca. coenobitus* Figura 3. Detail of Propodosomal plate of *Ereynetes (Anereynetes) ca. coenobitus*. Figure 4. *Ereynetes (Anereynetes) ca. coenobitus* female genital region .

## Estafilínidos de Tlaxcala, México (Coleoptera: Staphylinidae)

### Staphylinids from Tlaxcala, Mexico (Coleoptera: Staphylinidae)

Juan Márquez\* y Julieta Asiain

Laboratorio de Sistemática Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. \*marquezorum@gmail.com, asiainae@gmail.com

#### RESUMEN

Se estudian los estafilínidos del estado de Tlaxcala, México, con base en la revisión de ejemplares colectados en ese estado durante los últimos 20 años y mediante la búsqueda de registros publicados. Se identificaron taxonómicamente 25 especies, mientras que otros 67 taxones se determinaron a distintos niveles supraespecíficos. De acuerdo con la información disponible en la literatura, previamente se habían registrado 15 especies para Tlaxcala; en el presente trabajo se incorporan diez nuevos registros para la entidad. Se aportan registros complementarios para algunas especies y se presenta una lista taxonómica para el total de taxones del estado (92). Aunque la riqueza de especies de Staphylinidae de Tlaxcala aumentó y ubica al estado en una mejor posición respecto a otros estados del país, aún faltan más estudios y también avances en la identificación a nivel de especie de muchos grupos de estafilínidos.

**Palabras clave:** Escarabajos vagabundos, primeros registros, bosques de coníferas, riqueza de especies.

#### ABSTRACT

Staphylinids from the state of Tlaxcala, Mexico, were studied based on the review of specimens collected in the state over the past 20 years and the search of published records. Twenty-five species were taxonomically identified, while another 67 taxa were determined at different supraspecific levels. According to the information available in the literature, 15 species had previously been recorded for Tlaxcala; in the present work, ten new records for the entity are incorporated. Additional records are provided for some species and a taxonomic list is presented for all taxa of the state (92). Although the species richness of Staphylinidae in Tlaxcala has increased, placing the state in a better position compared to other states in the country, further studies and advances in the identification at the species level of many groups of staphylinids are still needed.

**Key words:** Rove beetles, first records, coniferous forests, species richness.

Los coleópteros de la familia Staphylinidae son conocidos comúnmente como “escarabajos errantes”, “escarabajos vagabundos” o “estafilínidos”. Para la mayoría de las personas, estos coleópteros pasan desapercibidos, a pesar de ser comunes en la naturaleza. Son de distribución amplia en los ambientes terrestres, con algunas especies habitando a orillas de cuerpos de agua (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Los estafilínidos son muy variables en cuanto a formas, colores y tamaños de sus cuerpos. Sus hábitos alimenticios también son diversos, con múltiples especies depredadoras, mientras que otras se alimentan de materia orgánica en descomposición y hongos (Navarrete-Heredia y Newton 2013).

La familia Staphylinidae constituye uno de los grupos con gran número de especies descritas entre todas las familias de coleópteros e insectos, con más de 68,000 especies agrupadas en 35 subfamilias y 176 tribus (Newton 2026). Esta gran diversidad se alcanzó a inicios del siglo XXI gracias, en parte, a los estudios filogenéticos que proponen a Scydmaenidae y Silphidae como subfamilias de Staphylinidae (Scydmaeninae y Silphinae) (Grebennikov y Newton 2009; Sikes *et al.* 2024).

En México se registran 23 subfamilias de estafilínidos (Newton 2026). Sin embargo, Navarrete-Heredia y New-

ton (2013) reportan 19, ya que para Leptothyphlinae y Trichophyinae no se conoce ninguna especie formalmente descrita, aunque sí organismos que pertenecen a ellas; mientras que Silphinae aún no se proponía como subfamilia de Staphylinidae y en el año 2021 la tribu Mycetoporini, previamente ubicada en Tachyporinae, se propuso elevarla a nivel de subfamilia: Mycetoporinae (Yamamoto 2021). De acuerdo con Newton (com. pers.), quien es autor de una base de datos especializada en Staphylinidae a nivel mundial (Newton 2026), en México se conocen 1,822 especies, de las cuales 914 son endémicas al país.

En relación con el conocimiento de los estafilínidos de Tlaxcala, no se han realizado estudios al respecto; sin embargo, se han registrado algunas especies colectadas ocasionalmente. Aunque los estafilínidos son de distribución amplia, suelen ser más diversos en sitios de baja altitud, donde la temperatura es propicia para que realicen sus funciones vitales, ya que no controlan su temperatura corporal. No obstante, también se pueden encontrar en lugares a mayor altitud, bajo condiciones de temperaturas frescas a frías, como ocurre en varias localidades de Tlaxcala y sus bosques de coníferas característicos de sitios como el Parque Nacional La Malinche y municipios como Nanacamilpa y Tlaxco (Figs. 1a-b, 3).

Considerando lo comentado sobre la diversidad, distribución, hábitos de vida y de alimentación de los estafilínidos, se puede esperar que exista un mayor número de especies que las conocidas hasta ahora. Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue estudiar los estafilínidos del estado de Tlaxcala, México, con base en la revisión de ejemplares colectados en ese estado durante los últimos 20 años y mediante la búsqueda de registros publicados.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Este trabajo se sustenta en el análisis de los ejemplares de Staphylinidae colectados en Tlaxcala y depositados en la Colección de Coleoptera de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CC-UAEH), México. Algunos ejemplares estudiados fueron donados recientemente por A. Ramírez-Ponce (Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A.C.), quien realizó colectas en Nanacamilpa, Tlaxcala, entre los años 2016 a 2018.

La propuesta de clasificación que se sigue hasta nivel de subfamilia es la de Newton (2026), en ésta ya se incluyen las subfamilias Mycetoporinae, Scydmaeninae y Silphinae. Para la subfamilia Staphylininae, la cual ha tenido cambios taxonómicos recientes derivados de varios análisis filogenéticos, se adopta la propuesta de clasificación de tribus y subtribus de Reyes-Hernández *et al.* (2025). Para las tribus de Tachyporinae se sigue la sugerida por Yamamoto (2021).

La lista taxonómica está ordenada alfabéticamente, incluye los ejemplares que se lograron identificar a nivel de especie y organismos que no pudieron ser identificados a ese nivel, pero sí a nivel de género u otras categorías supragenéricas. Todos los taxones identificados por arriba del nivel de especie, se consideran como morfoespecies. Para los organismos identificados a nivel de especies se aporta información sobre su distribución geográfica ordenada alfabéticamente, con datos de localidades solo para Tlaxcala y se resaltan los primeros registros para este estado.

La identificación de los organismos se realizó utilizando literatura sobre taxonomía de Staphylinidae (Campbell 1973, 1979, 1982; Chani-Posse 2006; Cuccodoro 2011; Márquez y Asiain 2010; Navarrete-Heredia 2009; Navarrete-Heredia *et al.* 2002; Reyes-Hernández *et al.* 2025; Rodríguez *et al.* 2020; Smetana 1980, 1991; Thayer 2003) y por comparación con ejemplares previamente identificados de la CC-UAEH.

## RESULTADOS

Derivado de la búsqueda bibliográfica, se destaca que hasta finales del siglo XX no existían registros de estafilínidos para Tlaxcala; únicamente se había citado a *Nicrophorus mexicanus* Matthews, 1888, aunque entonces fue tratado dentro de Silphidae (Peck y Anderson 1985). Las restantes 14 especies, de las 15 que se conocen hasta el momento para Tlaxcala, se registran a partir del año 2000: una ese año (Puthz 2000), ocho en el 2002 (Navarrete-Heredia *et al.* 2002), tres en el 2006 (Márquez 2006), una en 2010 (Márquez y Asiain 2010) y la última en el 2021 (Márquez

y Asiain 2021).

Siete de las 15 especies de estafilínidos reportadas en la literatura para Tlaxcala cuentan con registros de localidades de colecta, las ocho especies restantes son documentadas solo a nivel estatal (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Con base en los ejemplares revisados, se aumenta de 15 a 25 especies de Tlaxcala, de las cuales diez se registran por primera vez para el estado (ver la lista taxonómica y los datos de distribución de las especies).

El cuadro 1 y la figura 3 sintetizan la información sobre los sitios de colecta de los estafilínidos de Tlaxcala derivada de la literatura y de las etiquetas de los ejemplares analizados. Incluye localidades, municipios, coordenadas geográficas, altitud y tipo de vegetación.

### Lista taxonómica de especies y morfoespecies de Staphylinidae de Tlaxcala (ordenadas alfabéticamente)

La letra o letras mayúsculas entre paréntesis después del nombre se relaciona con la localidad o localidades de colecta en Tlaxcala, cuyos datos se presentan en el cuadro 1. El asterisco en algunas especies indica que son primeros registros para Tlaxcala. Para las especies con registro a nivel estatal se indica entre paréntesis (estatal). Los signos de interrogación indican una identificación dudosa.

Aleocharinae, Aleocharini

*Aleochara* sp. 1 (F, G)

*Aleochara* sp. 2 (H)

*Ocyota* sp. 1 (G, H)

*Ocyota* sp. 2 (G, H)

*Ocyota* sp. 3 (H)

Hoplandriini

*Hoplandria* sp. 1 (K)

*Hoplandria* sp. 2 (K)

Falagriini

Falagriini sp. 1 (F, G)

Falagriini sp. 2 (F)

Aleocharinae sp. 1 (G, H, K)

Aleocharinae sp. 2 (F, G, H, I)

Aleocharinae sp. 3 (F, G, H, K)

Aleocharinae sp. 4 (J)

Aleocharinae sp. 5 (G, H, J)

Aleocharinae sp. 6 (G, K)

Aleocharinae sp. 7 (E, G)

Aleocharinae sp. 8 (F, G)

Aleocharinae sp. 9 (I, J)

Aleocharinae sp. 10 (G, H)

Aleocharinae sp. 11 (H, J)

Aleocharinae sp. 12 (F, H, I, J, K)

Aleocharinae sp. 13 (G)

Aleocharinae sp. 14 (E)

Aleocharinae sp. 15 (E)

Aleocharinae sp. 16 (E)

Mycetoporinae

*Bolitobius* sp. (M)

*Bryoporus* sp. (F, G)

\**Lordithon (Lordithon) ashei* Campbell, 1982 (G)

- \**Lordithon (Lordithon) hidalgoensis* Campbell, 1982 (M)
- \**Lordithon (Lordithon) newtoni* Campbell, 1982 (G)
- Lordithon (Lordithon) nubicola* Campbell, 1982 (B, C, D, F, G, K, M)
- Lordithon* sp. aff. *obliquus* (C, L, O)
- Omaliinae, Anthophagini
- \**Anthobium amicorum* Thayer, 2003 (B)
- Omaliini
- ¿*Dropephylla?* sp. (D, H, L)
- Omaliium meximontanum* Thayer, 2003 (B, C, D, G, L, M)
- Phloeonomus* sp. (B, C, D, F, H, I, J, K)
- Osoriinae, Eleusinini
- Renardia* sp. (B)
- Oxytelinae, Oxytelini
- Anotylus* sp. (I)
- ¿*Apocellus?* sp. (F)
- Paederinae, Paederini, Medonina
- Achenomorphus* sp. (J)
- Complejo genérico “*Medon*” sp. (I)
- Neomedon* sp. (C)
- Stilocharis* sp. (G)
- Proteininae, Proteinini
- \**Megarthritis altivagans* Bernhauer, 1929 (B, C, D, L, M)
- Megarthritis* sp. (F, I, J)
- Pselaphinae
- Pselaphinae sp. 1 (F)
- Pselaphinae sp. 2 (K)
- Pselaphinae sp. 3 (F)
- Pselaphinae sp. 4 (F)
- Pselaphinae sp. 5 (F)
- Pselaphinae sp. 6 (G)
- Pseudopsinae
- Pseudopsis* sp. (H, L)
- Scaphidiinae, Scaphisomatini
- Toxidium* sp. (F)
- Scydmaeninae
- Scydmaeninae sp. (E, F, K)
- Silphinae, Nicrophorini
- Nicrophorus mexicanus* Matthews, 1888 (A, D, O)
- Staphylininae, Staphylinini, Philonthina
- Belonuchus oxyporimimus* Márquez y Asiain, 2022 (G)
- Bisnius* sp. (K)
- Chroaptomus mexicanus* Chani-Posse & Navarrete-Heredia, 2006 (E, F, G, J, K)
- Gabrius* sp. 1 (M)
- Gabrius* sp. 2 (C)
- \**Philonthus flohri* Sharp, 1876 (O)
- Philonthus hoegei* Sharp, 1885 (C, D, M)
- \**Philonthus nigerrimus* Erichson, 1840 (B, I, M, O)
- \**Philonthus sallaei* Sharp, 1885 (G, M, O)
- Philonthus testaceipennis* Erichson, 1840 (B, M, O)
- Philonthus* sp. 1 (E)
- Philonthus* sp. 2 (C, E)
- Philonthus* sp. 3 (C, K, M)
- Philonthus* sp. 4 (G)
- Philonthus* sp. 5 (C, M)
- Philonthus* sp. 6 (M)
- Staphylinina
- Platydracus caliginosus* (Erichson, 1839) (estatal)
- Platydracus phoenicurus* (Normann, 1837) (K)
- Tanygnathinini: Amblyopinina
- Heterothops* sp. (F)
- Staphylinini (subtribu no identificada)
- Staphylinini sp. 1 (B, E, K, L, M)
- Staphylinini sp. 2 (C)
- Staphylinini sp. 3 (I)
- Xantholinini
- Neohypnus* sp. 1 (K)
- Neohypnus* sp. 2 (K)
- Neohypnus* sp. 3 (F)
- Neoxantholinus* sp. 1 (B, C, D, J, M)
- Neoxantholinus* sp. 2 (F)
- \**Nudobius celatus* Sharp, 1885 (B, C)
- Steninae
- Stenus (Hypostenus) dampfi* Benick, 1938 (estatal)
- Stenus (Nestus) idoneus* Sharp, 1887 (estatal)
- Stenus (Hemistenus) moctezuma* Puthz, 2000 (N)
- Stenus (Hypostenus) papagonis* (Casey, 1884) (estatal)
- Tachyporinae, Tachinusini
- Tachinus mexicanus* Campbell, 1973 (D, F, H, M)
- Tachyporus mexicanus* Sharp, 1883 (estatal)
- Tachyporus sharpi* Campbell, 1979 (F, J, K)
- Tachyporini
- Sepedophilus* sp. 1 (F)
- Sepedophilus* sp. 2 (F)

**Distribución geográfica y primeros registros de los organismos identificados a especie:**

1. *Lordithon (Lordithon) ashei* Campbell, 1982 (Fig. 1c)  
Distribución geográfica: Estado de México (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). **Primer registro para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus*, 3020 m, 19°27’20.7” N, 98°36’01.1” W, T1 pitfall, 29-VII-2016, O. Mendoza col.” (1 ejemplar).
2. *Lordithon (Lordithon) hidalgoensis* Campbell, 1982 (Fig. 1d)  
Distribución geográfica: México: Hidalgo (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). **Primer registro para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38’15.5” N, 98°5’53.3” W, en hojarasca cernida, 5-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (1 ejemplar).
3. *Lordithon (Lordithon) newtoni* Campbell, 1982 (Fig. 1e)  
Distribución geográfica: México: Oaxaca (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). **Primer registro para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque

de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T1 a 1 metro, 22-X-2018, 2832 m, 19°27'20.7" N, 98°36'01.1" W, O. Mendoza col." (1 ejemplar).

4. *Lordithon (Lordithon) nubicola* Campbell, 1982

Distribución geográfica: Estado de México, Jalisco, Hidalgo, Oaxaca y Tlaxcala (Márquez 2006; Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Márquez (2006) documenta por primera vez esta especie de Tlaxcala: "P. N. La Malinche, camino a San Pedro del Monte" y "desviación hacia Huemalpa".

Registros adicionales: "México: Tlaxcala, Huamantla, P. N. La Malinche, Cañada Grande, bosque de *Pinus-Abies*, 3001 m, 19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W, en hongos, 11-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (2 ejemplares). "México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en hongos, 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (4 ejemplares). "México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, camino a San Pedro del Monte, bosque de pino, 2962 m, en hongos, 22-XI-2003, J. Asiain y J. Márquez cols." (1 ejemplar). "México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T1 a 1 metro, 22-X-2018, 2832 m, 19°27'23" N, 98°36'2.6" W, O. Mendoza col." (1 ejemplar). "México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T2, pitfall, 25-XI-2017, 2926 m, 19°27'37.2" N, 98°36'19.8" W, O. Mendoza col. (1 ejemplar). "México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Comunidad San Felipe Hidalgo, Ejido Los Búfalos, bosque de pino-encino, 19°28'07.7" N, 98°35'47.2" W, 2878 m, trampa Malaise, 30-VI a 1-VIII-2016, Y. Márquez-López col." (2 ejemplares).

5. *Anthobium amicorum* Thayer, 2003 (Fig. 2a)

Distribución geográfica: Estado de México y Veracruz (Navarrete-Heredia *et al.* 2002; Thayer 2003). **Primer registro para Tlaxcala:** "México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, Cañada Grande, bosque de *Pinus-Abies*, 3001 m, 19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W, en hongos, 11-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (1 ejemplar).

6. *Omalium meximontanum* Thayer, 2003

Distribución geográfica: Chiapas, Durango, Estado de México, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Guatemala, Honduras, El Salvador y USA (Márquez 2006; Navarrete-Heredia *et al.* 2002; Thayer 2003). Márquez (2006) la reportan del Parque Nacional La Malinche, desviación hacia Huemalpa y camino a San Pedro del Monte.

Registros adicionales: "México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Pinus-Quercus*, 2832 m, 19°27'20.7" N, 98°36'01.1" W, T1 pitfall, 29-VII-2016, O. Mendoza col." (1 ejemplar). "México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, Cañada Grande, bosque de *Pinus-Abies*, 3001 m, 19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W, en hongos, 11-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (1 ejemplar). "México: Tlax-

cala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en coprotrampa, 5 a 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (10 ejemplares). "México: Tlaxcala, Tlaxco, Las Vigas, bosque de *Abies-Pinus*, 2930 m, 19°43'00.4" N, 98°15'21.1" W, trampa de intercepción de vuelo, del 11 al 22-IX-2018, J. Márquez, J. Silva y A. Lora cols." (3 ejemplares).

7. *Megarthritis altivagans* Bernhauer, 1929 (Fig. 2b)

Distribución geográfica: Ciudad de México, Estado de México y Jalisco (Cuccodoro 2011). **Primeros registros para Tlaxcala:** "México: Tlaxcala, Tlaxco, Las Vigas, bosque de *Abies-Pinus*, 2930 m, 19°43'00.4" N, 98°15'21.1" W, trampa de intercepción de vuelo, del 11 al 22-IX-2018, J. Márquez, J. Silva y A. Lora cols." (19 ejemplares). "México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, camino a San Pedro del Monte, bosque de pino, 2962 m, NTP-80 calamar, 22 a 30-XI-2003, J. Asiain y J. Márquez cols." (2 ejemplares). "México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, desviación hacia Huemalpa, bosque de pino, 2918 m, NTP-80 calamar, 22 a 30-XI-2003, J. Asiain y J. Márquez cols." (1 ejemplar). "México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, Cañada Grande, bosque de *Pinus-Abies*, 3001 m, 19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W, en hongos, 11-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (6 ejemplares). "México: Tlaxcala, Tlaxco, 5.5 km NE de Tlaxco, bosque de *Pinus-Abies*, 2775 m, 19°39'19.6" N, 98°4'4.9" W, en hongos, 10-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (7 ejemplares). "México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en hongos podridos, 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols." (1 ejemplar). Mismos datos que los anteriores, excepto: "en carpotrampa, 5 a 9-VII-2006" (3 ejemplares).

8. *Nicrophorus mexicanus* Matthews, 1888

Distribución geográfica: Aguascalientes, Chiapas, Ciudad de México, Coahuila, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Querétaro, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala y Veracruz. El Salvador, Guatemala y USA (Peck y Anderson 1985; Navarrete-Heredia 2009; Márquez *et al.* 2015). Peck y Anderson (1985) citan esta especie de "Tlaxcala: 3 km S Apizaco, pine forest, VI". Márquez *et al.* (2015) la reportan de "Tlaxco" y "P. N. La Malinche, desviación hacia Huemalpa".

9. *Belonuchus oxyporimimus* Márquez y Asiain, 2022

Distribución geográfica: Ciudad de México, Guanajuato, Hidalgo, Morelos, Oaxaca y Veracruz (Márquez y Asiain 2022). **Primeros registros para Tlaxcala:** "México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, 19°27'20.7" N 98°36'01.1" W, 2832 m, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus*, trampa de intercepción de vuelo, 30-IV a 6-V-2026, W.D. Rodríguez, J. Márquez y J. Asiain cols." (2 ejemplares). Mismos datos que los anteriores, excepto:

“NTP-80 (calamar), 30-IV a 6-V-2026” (2 ejemplares). Mismos datos que los anteriores, excepto: “6 a 15-V-2026, J. Márquez y J. Asiain cols.” (1 ejemplar).

10. *Chroaptomus mexicanus* Chani-Posse & Navarrete-Heredia, 2006

Distribución geográfica: Chiapas, Colima, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz (Chani-Posse 2006; Márquez y Asiain 2021). Márquez y Asiain (2021) la registran de “Volcán La Malinche, carretera Perimetral Guadalupe-Estación científica”.

Registros adicionales: “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T1 a 1 metro, 22-X-2018, 2832 m, 19°27'20.7" N, 98°36'01.1" W, O. Mendoza col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T2 a 1 metro, 25-XI-2017, 2926 m, 19°27'37.2" N, 98°36'19.8" W, O. Mendoza col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T5 a 1 metro, 22-X-2018, 3232 m, 19°27'47.2" N, 98°37'30.8" W, O. Mendoza col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Comunidad San Felipe Hidalgo, Ejido Los Búfalos, bosque de pino-encino, 19°28'07.7" N, 98°35'47.2" W, 2878 m, trampa Malaise, 30-VI a 1-VIII-2016, Y. Márquez-López col.” (1 ejemplar).

11. *Philonthus flohri* Sharp, 1876 (Fig. 2c)

Distribución geográfica: Chiapas, Ciudad de México, Guerrero, Oaxaca, Puebla, El Salvador, Guatemala y Nicaragua (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). **Primer registro para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, Tlaxco, 2822 m, bosque de *Abies-Pinus*, 19°39'14.9" N, 98°4'48.9" W, bajo roca de riachuelo, 7-VI-2005, J. Asiain, F. Ramírez y J. Márquez cols.” (1 ejemplar).

12. *Philonthus hoegei* Sharp, 1885

Distribución geográfica: Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz (Márquez 2004, 2006; Márquez y Asiain 2010; Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Navarrete-Heredia *et al.* (2002) registran a la especie por primera vez para Tlaxcala a nivel estatal. Márquez (2006) la documenta de las siguientes localidades: “P. N. La Malinche, desviación hacia Huemalpa” y “camino a San Pedro del Monte”. Márquez y Asiain (2010) adicionan la siguiente localidad: “Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco”.

Registro adicional: “Tlaxcala, Tlaxco, 5 km NE de Tlaxco, 2715 m, bosque de *Pinus-Abies*, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en excremento y hojarasca, 10-X-2006, J. Asiain y J. Márquez cols.” (1 ejemplar).

13. *Philonthus nigerrimus* Erichson, 1840 (Fig. 2d)

Distribución geográfica: Estado de México, Guanajuato, Oaxaca, Puebla y Veracruz (Navarrete-Heredia *et al.* 2002).

**Primeros registros para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, Huamantla, P. N. La Malinche, Cañada Grande, bosque de *Pinus-Abies*, 3001 m, 19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W, en troncos, 11-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (42 ejemplares). “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en hojarasca cernida, 5-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, Tlaxco, 2822 m, bosque de *Abies-Pinus*, 19°39'14.9" N, 98°4'48.9" W, bajo roca de riachuelo, 7-VI-2005, J. Asiain, F. Ramírez y J. Márquez cols.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en excremento, 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T-4, pitfall, 25-XI-2017, 3103 m, 19°27'50" N, 98°37'11" W, O. Mendoza col.” (2 ejemplares).

14. *Philonthus sallaei* Sharp, 1885 (Fig. 2e)

Distribución geográfica: Estado de México, Jalisco y Oaxaca (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). **Primeros registros para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en hojarasca cernida, 5-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, Tlaxco, 2822 m, bosque de *Abies-Pinus*, 19°39'14.9" N, 98°4'48.9" W, bajo roca de riachuelo, 7-VI-2005, J. Asiain, F. Ramírez y J. Márquez cols.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en hongos podridos, 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en coprotampa, 5 a 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (2 ejemplares). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T1, pitfall, 22-X-2018, 2832 m, 19°27'20.7" N, 98°36'01.1" W, O. Mendoza col.” (1 ejemplar).

15. *Philonthus testaceipennis* Sharp, 1885

Distribución geográfica: Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, Tamaulipas, Tlaxcala y Veracruz (Márquez 2004, 2006; Márquez y Asiain 2010; Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Márquez y Asiain (2010) la reportan por primera ocasión para Tlaxcala de Tlaxco (19°39'14.9" N, 98°4'48.9" W), carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco (19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W) y Huamantla, P. N. La Malinche, Cañada Grande (19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W).

16. *Platydracus caliginosus* (Erichson, 1839)

Distribución geográfica: Aguascalientes, Chiapas, Chihuahua, Ciudad de México, Estado de México, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tlaxcala y Veracruz. Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Islas Hawaii (introducida) y USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Navarrete-Heredia *et al.* (2002) documentan esta especie por primera ocasión para Tlaxcala a nivel estatal.

17. *Platydracus phoenicurus* (Nordmann, 1837)

Distribución geográfica: Chiapas, Chihuahua, Ciudad de México, Coahuila, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Puebla, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas. USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Navarrete-Heredia *et al.* (2002) enlistan esta especie por primera vez para Tlaxcala a nivel estatal.

Registro adicional: “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T2 a 12 m, 15-IV-2016, 2926 m, 19°27'37.2" N, 98°36'19.8" W, O Mendoza col.” (1 ejemplar).

18. *Nudobius celatus* Sharp, 1885 (Fig. 2f)

Distribución geográfica: Chiapas, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca y Veracruz. Costa Rica, Guatemala y Honduras (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). **Primeros registros para Tlaxcala:** “México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, Cañada Grande, bosque de *Pinus-Abies*, 3001 m, 19°14'38.4" N, 97°59'28.4" W, en troncos, 11-X-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (4 ejemplares). “México: Tlaxcala, P. N. La Malinche, camino a San Pedro del Monte, bosque de pino, 2962 m, en tronco, 30-XI-2003. J. Asiain y J. Márquez cols.” (1 ejemplar).

19. *Stenus (Hypostenus) dampfi* Benick, 1938

Distribución geográfica: Chiapas, Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Puebla y Tlaxcala. USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Navarrete-Heredia *et al.* (2002) documentan esta especie por primera vez para Tlaxcala a nivel estatal.

20. *Stenus (Nestus) idoneus* Sharp, 1887

Distribución geográfica: Chiapas, Ciudad de México, Estado de México, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Sonora y Tlaxcala. USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Navarrete-Heredia *et al.* (2002) reportan esta especie por primera vez para Tlaxcala a nivel estatal.

21. *Stenus (Hemistenus) moctezuma* Puthz, 2000

Distribución geográfica: México: Hidalgo y Tlaxcala (Navarrete-Heredia *et al.* 2002; Puthz 2000). Puthz (2000) la documenta de: “Tlaxcala: 6.8 km N Tlaxco, Hwy 119”.

22. *Stenus (Hypostenus) papagonis* (Casey, 1884)

Distribución geográfica: Chiapas, Ciudad de México, Durango, Hidalgo, Estado de México, Morelos, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz. USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Navarrete-Heredia *et al.* (2002) documentan esta especie por primera vez para Tlaxcala a nivel estatal.

23. *Tachinus mexicanus* Campbell, 1973

Distribución geográfica: Ciudad de México, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Tlaxcala y Veracruz. Guatemala y USA (Márquez 2006; Márquez y Asiain 2012; Navarrete-Heredia *et al.* 2002). Márquez (2006) reporta esta especie por primera vez para Tlaxcala: “P. N. La Malinche, desviación hacia Huemalpa”.

Registros adicionales: “México: Tlaxcala, Tlaxco, carretera Tlaxco-Chignahuapan, 5 km NE de Tlaxco, bosque de encino-pino, 2715 m, 19°38'15.5" N, 98°5'53.3" W, en excremento caballar, 9-VII-2006, J. Márquez y J. Asiain cols.” (19 ejemplares). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, bosque templado, Piedra Canteada, Malaise, 19°27'22.42" N, 98°35'39.8" W, 01-VII a 26-VIII-2016, Márquez col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, bosque templado, Piedra Canteada, Malaise 6, 19°27'35.2" N, 98°35'46.9" W, 30-VI a 01-VII-2016, Y. Márquez col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Pinus-Quercus*, 3020 m, 19°27'20.7" N, 98°36'01.1" W, T3 a 1 m, 11-IX-2016, O. Mendoza col.” (1 ejemplar).

24. *Tachyporus mexicanus* Sharp, 1883

Distribución geográfica: Chihuahua, Ciudad de México, Coahuila, Durango, Oaxaca y Tlaxcala (a nivel estatal). Canadá y USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002).

25. *Tachyporus sharpi* Campbell, 1979

Distribución geográfica: Durango, Estado de México, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí y Tlaxcala (a nivel estatal). USA (Navarrete-Heredia *et al.* 2002).

Registros adicionales: “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, bosque templado, Piedra Canteada, Malaise 6, 19°27'37.2" N, 98°36'19.8" W, 30-VII a 1-VIII-2016, Márquez col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Comunidad San Felipe Hidalgo, Ejido Los Búfalos, bosque de pino-encino, 19°28'07.7" N, 98°35'47.2" W, 2878 m, trampa Malaise, 30-VI a 1-VIII-2016, Y. Márquez-López col.” (1 ejemplar). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, bosque de *Abies religiosa*, *Pinus* y *Quercus* / T5 pitfall, 16-V-2018, 3232 m, 19°27'47.2" N, 98°37'30.8" W, O. Mendoza col.” (2 ejemplares). “México: Tlaxcala, Nanacamilpa, Piedra Canteada, 3103 m, bosque templado, N 19°27'50", W 98°37'11", trampa Malaise, 30-VI a 1-VIII-2016, Márquez col.” (1 ejemplar).

## DISCUSIÓN

El número de subfamilias de Staphylinidae registradas para Tlaxcala aumentó de cinco a siete; el de géneros, de nueve a 11; y el de especies, de 15 a 25. Los géneros mejor representados son *Philonthus* (Staphylininae) con cinco especies y *Stenus* (Steninae) y *Lordithon* (Mycetoponinae), con cuatro especies cada uno. Ninguna de las especies registradas es endémica de Tlaxcala.

De acuerdo con Navarrete-Heredia y Newton (2013), quienes aportan el análisis más reciente sobre a la riqueza de especies por estados del país, Tlaxcala y Coahuila ocupaban el cuarto lugar de los estados con el menor número de especies de estafilínidos, con 13 cada uno. Solo en tres estados se han registrado menos especies que en Tlaxcala y Coahuila: Zacatecas con siete, Aguascalientes con ocho y Quintana Roo con diez. Gracias al incremento en el número de especies, Tlaxcala supera a Coahuila y se aproxima a estados como Colima (31 especies), Campeche (32 especies) y Yucatán (37 especies). Las 25 especies registradas para Tlaxcala representan el 1.37 % del total de especies Staphylinidae conocidas para México.

Cabe acotar que, en las cifras previas se excluyen los estafilínidos que no pudieron identificarse a nivel de especie, que son la mayoría. La identificación de estafilínidos de México a nivel de especie representa un gran desafío debido a su alta diversidad taxonómica, el número reducido de publicaciones que faciliten su identificación, las pocas colecciones con ejemplares identificados por especialistas, la insuficiencia de especialistas en el país, entre otras dificultades, que impiden obtener una mayor proporción de organismos identificados a especie (Márquez *et al.* 2004; Reyes-Hernández y Navarrete-Heredia, 2021).

La determinación taxonómica de los ejemplares de Staphylinidae de Tlaxcala depositados en la CC-UAEH permitió reconocer 67 morfoespecies adicionales a las 25 especies previamente identificadas. Los 92 taxones registrados (25 especies más 67 morfoespecies) pertenecen a 15 subfamilias, lo que representan un incremento notable respecto a las siete subfamilias mencionadas previamente. Las 25 especies representan el 27.17 % de los 92 taxones de Staphylinidae de Tlaxcala, lo que refleja el reducido nivel de conocimiento taxonómico de estos insectos. Al mismo tiempo, estos resultados sugieren que Tlaxcala tiene un alto potencial para contar con una riqueza de especies casi tres veces mayor que la documentada sólo con ejemplares identificados a nivel de especie.

El nivel de identificación de los 92 taxones incluye 25 a especie, uno afín (cercano) a especie conocida, 37 a género, uno a nivel de complejo genérico, cinco a tribu y 23 a subfamilia. Las tres subfamilias con el mayor número de especies y/o morfoespecies son Staphylininae (28), Aleocharinae (25) y Mycetoponinae (7). *Philonthus* (Staphylininae) es el género mejor representado (cinco especies y seis morfoespecies), seguido por *Lordithon* (Mycetoponinae; cuatro especies y una morfoespecie) y *Stenus* (Steninae; cuatro especies). El resto de los taxones tienen tres o menos

especies o morfoespecies.

Los 92 taxones reconocidos para Tlaxcala representan el 65.2 % de las familias y el 5.05 % de las especies de estafilínidos de México, que es una proporción más factible tomando en cuenta la extensión territorial de Tlaxcala, siendo el estado más pequeño del país, excepto por la Ciudad de México. No obstante, queda pendiente la identificación de la mayoría de estos taxones a nivel de especie para formalizar su presencia en Tlaxcala.

La falta de estudios de los estafilínidos de Tlaxcala es evidente al analizar su distribución en el estado. Las 25 especies y 67 morfoespecies se registran en pocas localidades (15) (Cuadro 1, Fig. 3), varias de ellas muy cercanas entre sí, ubicadas en tan solo cuatro municipios de los 60 que conforman el estado (INEGI 2016).

Con base en la clasificación de tipos de vegetación propuesta por Rzedowski (2006), todas las localidades donde se registran estafilínidos en Tlaxcala tienen bosques de coníferas (Fig. 1b), con la posible excepción de una (3 km al sur de Apizaco) donde Peck y Anderson (1985) registran a *N. mexicanus*, y señalan que en este sitio había bosque de pino, pero es posible que en la actualidad ya no exista. Lo anterior indica que faltan registros en una amplia porción del territorio de Tlaxcala donde hay otros tipos de vegetación diferentes a bosques de coníferas, tal es el caso de los matorrales y pastizales.

Todos los datos disponibles de altitud de colecta están por arriba de los 2500 msnm, lo que apunta a que las colectas de estafilínidos se han efectuado casi exclusivamente en los bosques de coníferas más destacados por su extensión y grado de conservación de la entidad, que se ubican en el Parque Nacional La Malinche, en el municipio de Tlaxco (Figs. 1a, b) y en Nanacamilpa (Pérez-Carretero *et al.* 2024). Esto es otra evidencia de la necesidad de realizar más estudios de los estafilínidos de Tlaxcala en localidades a menores altitudes y con otros tipos de vegetación de la entidad, incluyendo zonas agrícolas y urbanas.

Morrone *et al.* (2017) ubican a Tlaxcala como parte de la provincia biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana. Esta provincia se considera importante debido a los endemismos que posee y la presencia de especies características de altas montañas. Sin embargo, aún no se reporta ninguna especie de estafilínido endémico de Tlaxcala o de alguna de sus serranías compartidas con los estados vecinos, pero no se descarta esta posibilidad porque no se ha logrado determinar hasta especie todos los individuos y aún falta mayor trabajo de campo en otras localidades del estado.

De acuerdo con Pérez-Carretero *et al.* (2024: 29), los bosques templados de Tlaxcala “ocuparon en algún momento entre el 82 y 77 % del territorio, mientras que los matorrales xerófilos y pastizales entre un 18 y 22 %”. Sin embargo, “han sufrido un proceso sostenido de degradación y pérdida de vegetación nativa, que se ha ido eliminado en favor de campos de cultivo que ahora ocupan el 72 % del total del territorio, pastizales ganaderos (4 %) y asentamientos

humanos (4 %)". Lo anterior apunta a que la pérdida de los hábitats naturales de los estafilínidos (y de otros seres vivos) de Tlaxcala podría ser la amenaza principal a su supervivencia.

Por su parte, Márquez y colaboradores (2024) alertan sobre la pérdida de la diversidad de insectos a nivel mundial y nacional. Entre las causas principales de este problema, los autores destacan la agricultura intensiva, el uso de pesticidas y fertilizantes, la urbanización y la deforestación. Es probable que estos factores estén presentes en Tlaxcala.

A manera de conclusión, se resalta que la fauna de estafilínidos de Tlaxcala está poco conocida, por lo que solo se pueden nombrar 25 especies, además de otras 67 entidades taxonómicas, que no pudieron ser identificadas a especie. Estos taxones forman parte de una fauna característica de zonas elevadas (más de 2000 m snm) de la Faja Volcánica Transmexicana, donde predominan los bosques de coníferas. La diversidad potencial de estafilínidos es de tres veces o más el número de especies indicado (25). Lo anterior se deduce al considerar que faltan estudios en la mayoría del territorio Tlaxcalteca, que incluyan zonas agrícolas, urbanas y tipos de vegetación distintos a los bosques de coníferas. Es relevante que, si se toma en cuenta la pequeña fracción territorial que Tlaxcala representa del país, sería uno de los estados con alta riqueza de especies por unidad de superficie.

#### AGRADECIMIENTOS

Esta contribución la dedicamos afectuosamente a R. Novelo-Gutiérrez (Instituto de Ecología, A.C), y aunque no pudimos hacerlo el año pasado (2025) en el que se le homenajeó, lo hacemos ahora con entusiasmo. De la misma forma, nos sumamos al merecido homenaje dedicado a M. E. Díaz-Batres (Museo de Historia Natural, Ciudad de México), por lo mucho que ha aportado al desarrollo de la entomología en México. Además, agradecemos a A. Ramírez-Ponce (Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A.C.) por la donación de varios ejemplares de estafilínidos de Tlaxcala que fueron importantes para realizar este trabajo. Agradecemos los valiosos comentarios aportados a nuestro trabajo por J. L. Reyes-Hernández (Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A.C), J.J. Morrone (Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM) y un revisor anónimo.

#### LITERATURA CITADA

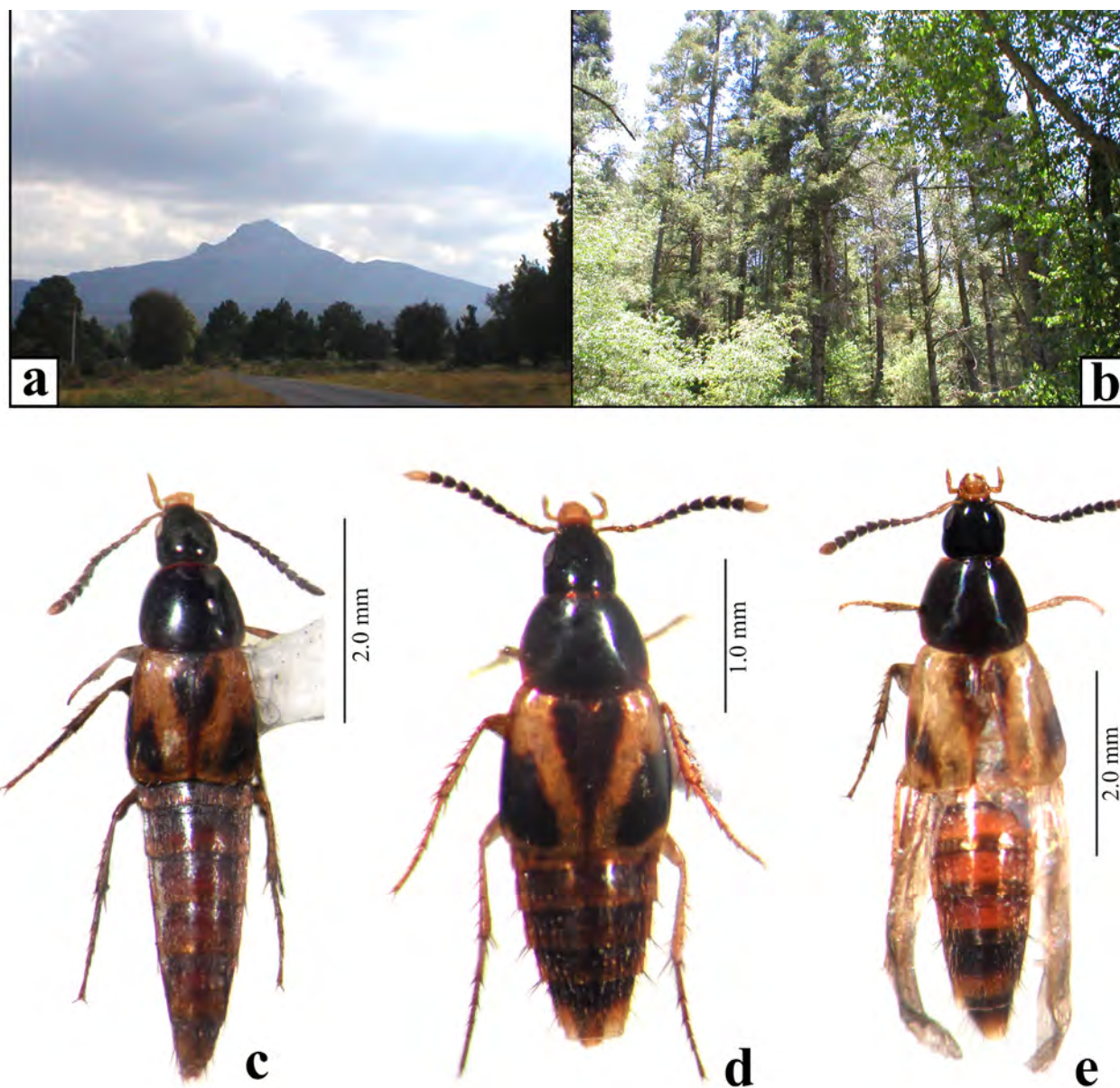
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A.E. Davies, M.A. Alonso-Zarazaga, J.F. Lawrence, C.H.C. Lyal, A.F. Newton, C.A.M. Reid, M. Schmitt, S.A. Ślipiński, and A.B.T Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88: 1-972.
- Campbell, J. M. 1973. A revision of the genus *Tachinus* (Coleoptera: Staphylinidae) of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 90: 1-137.
- Campbell, J. M. 1979. A revisión of the genus *Tachyporus* Gravenhorst (Coleoptera: Staphylinidae) of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 109: 1-95.
- Campbell, J. M. 1982. A revision of the genus *Lordithon* Thompson of North and Central America (Coleoptera: Staphylinidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 119: 1-116.
- Chani-Posse, M. 2006. Systematic revision and cladistic analysis of the Neotropical genus *Chroaptomus* Sharp (Coleoptera: Staphylinidae), with descriptions of two new species. *Insect Systematics & Evolution*, 37(4): 361-383.
- Cuccodoro, G. 2011. Revision of the Neotropical types of *Megarthus* Curtis, 1829 and description of two new species from Costa Rica and Peru (Coleoptera, Staphylinidae, Proteininae). *Revue Suisse de Zoologie*, 118(1): 107-147.
- Grebennikov, V.V. and A.F. Newton. 2009. Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae *sensu latissimo* (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 106: 275-301.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 2016. *Conociendo a Tlaxcala*. En: <[https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod\\_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/estudios/conociendo/702825217846.pdf](https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/estudios/conociendo/702825217846.pdf)>. Fecha de consulta: 20 de noviembre de 2025.
- Márquez, J. 2004. Primeros registros estatales de especies mexicanas de Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 20(1): 91-97.
- Márquez, J. 2006. Primeros registros estatales y datos de distribución geográfica de especies mexicanas de Staphylinidae (Coleoptera). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 38: 181-198.
- Márquez, J. and J. Asiain. 2010. Three new species of the *Philonthus furvus* species group (Coleoptera: Staphylinidae) from Guatemala and México, with taxonomic remarks and distributional records of relatives Mexican species. *Transactions of the American Entomological Society*, 136(3+4): 269-288.
- Márquez, J. y J. Asiain. 2012. Primeros registros estatales de especies mexicanas de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 28(1): 118-132.
- Márquez, J. and J. Asiain. 2021. New country and state records of uncommon species of staphylinids (Coleoptera: Staphylinidae) from Mexico and Guatemala. *The Coleopterists Bulletin*, 75(4): 871-881.
- Márquez, J., J. Asiain, y Q. Santiago-Jiménez. 2004. Especies de Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae) de "El Mirador", Veracruz, México. *Dugesiana*, 10(2): 21-46.
- Márquez, J., J. Asiain y M. Razo-González. 2024. La crisis de la diversidad de insectos en México. *Dugesiana*,

31(2): 235-245.

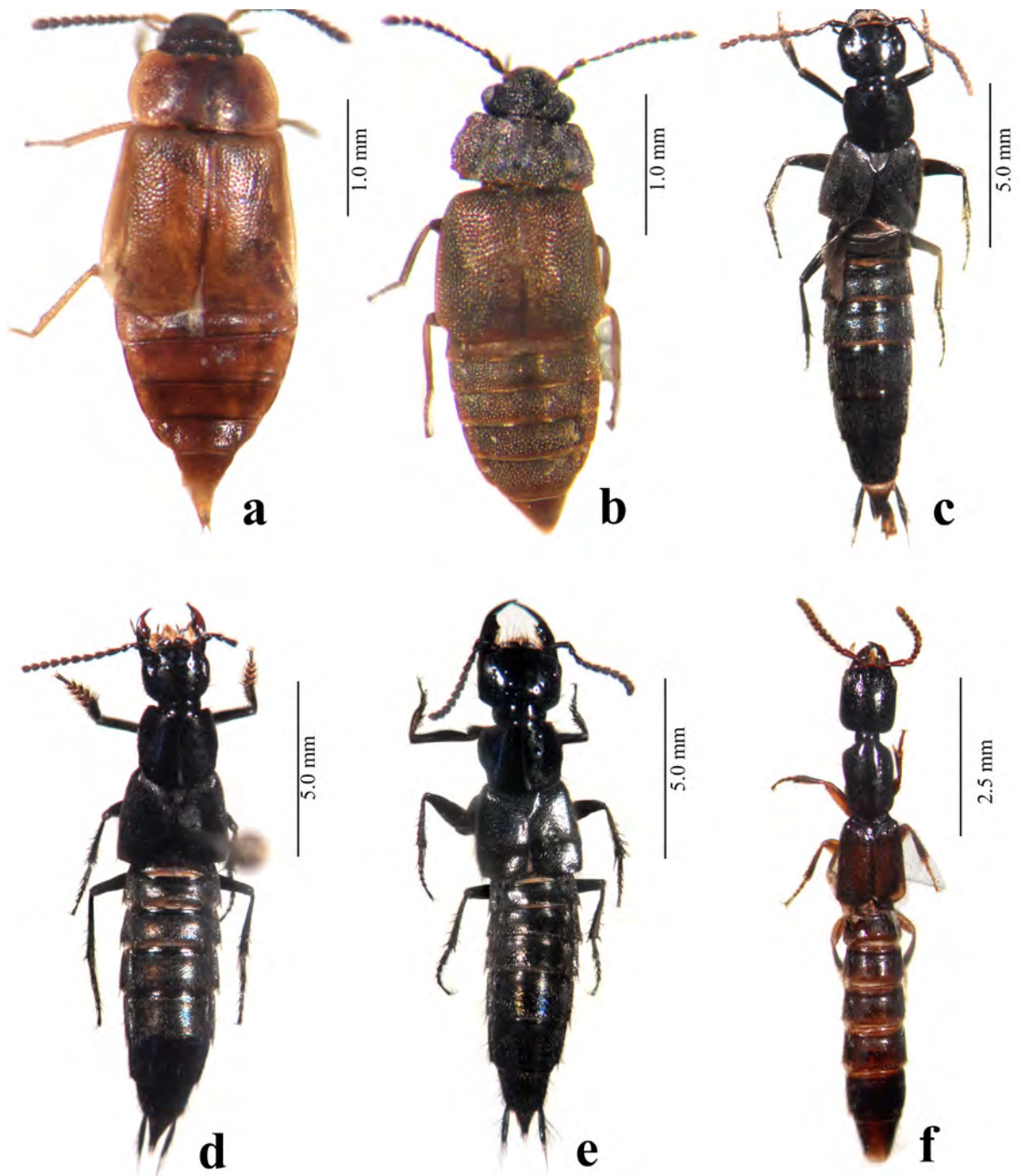
- Márquez, J., J. Escoto-Rocha, and I. Goyenechea. 2015. Distribution patterns of the Mexican species of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae). *The Coleopterists Bulletin*, 69(4): 813-823.
- Morrone, J.J., T. Escalante and G. Tapia-Rodríguez. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277(2): 277-279.
- Navarrete-Heredia, J.L. 2009. *Silphidae (Coleoptera) de México, diversidad y distribución*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Navarrete-Heredia, J.L. y A.F. Newton. 2013. Biodiversidad de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 1-7.
- 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*. Universidad de Guadalajara-CONABIO, México.
- Newton, A.F. 2026. *StaphBase. Offline database catalog*. En: <<https://www.catalogueoflife.org/data/taxon/8VR4S>>. Fecha de consulta: 22 de junio del 2026.
- Peck, S.B. and R.S. Anderson. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21(3): 247-317.
- Pérez-Carreto, Z.J., I. Arias-Del Razo y J.C. López-Domínguez. 2024. Vegetación nativa tlaxcalteca. ¿Qué persiste y cómo conservarla? *Ecosystema, Revista de Comunicación de la Ciencia del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UATx*, 1: 29-33.
- Puthz, V. 2000. Beiträge zur Kenntnis der Steninen. CCLXII. Neue und alte neotropische Arten der Gattung *Stenus* Latreille (Staphylinidae, Coleoptera). *Philippia*, 9: 165-213.
- Reyes-Hernández, J.L., A. Brunke, A.K. Hansen, Q. Zhao, J.J. Shaw, A.F. Newton, and A. Solodovnikov. 2025. Evolutionary systematics of the Staphylininae rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) resolved by integration of phylogenomics, comparative morphology and historical biogeography. *Systematic Entomology*, 2025: 1-30.
- Reyes-Hernández, J.L. and J.L. Navarrete-Heredia. 2021. Composition and seasonality of Staphylinidae (Coleoptera) collected with carrion traps in a cloud forest in Jalisco, Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 123(3): 596-614.
- Rodríguez, W.D., J.L. Navarrete-Heredia, E. Arriaga-Varela, and G. Cuccodoro. 2020. Two new species of *Megarthritis* (Coleoptera, Staphylinidae, Proteininae) from Mexican cloud forests. *Zootaxa*, 4778(3): 571-583.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México. 1ra Edición digital*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Sikes, D.S., M.K. Thayer and A.F. Newton. 2024. Large carrion and burying beetles evolved from Staphylinidae (Coleoptera, Staphylinidae, Silphinae): A review of the evidence. *ZooKeys*, 1200: 159-182.
- Smetana, A. 1980. Review of the Mexican species of the genus *Nudobius* C. G. Thomson (Col., Staphylinidae). *The Coleopterist Bulletin*, 34(2): 159-165.
- Smetana, A. 1991. *Philonthus furvus* Nordmann, 1837 and its allies in Mexico and Central America (Coleoptera: Staphylinidae). *Insecta Mundi*, 5: 227-246.
- Thayer, M.K. 2003. Omaliinae of México: New species, combinations, and records (Coleoptera: Staphylinidae). (pp. 311-358). In: Cuccodoro, J. and R.B. Leschen (eds.). *Systematics of Coleoptera: Papers celebrating the retirement of Ivan Löbl*. Memoirs on Entomology, International, Volume 17, Associated Publisher, Gainesville.
- Yamamoto, S. 2021. Tachyporinae revisited: Phylogeny, evolution, and higher classification based on morphology, with recognition of a new rove beetle subfamily (Coleoptera: Staphylinidae). *Biology*, 10(323): 1-156.

Recibido: 2 de marzo 2026

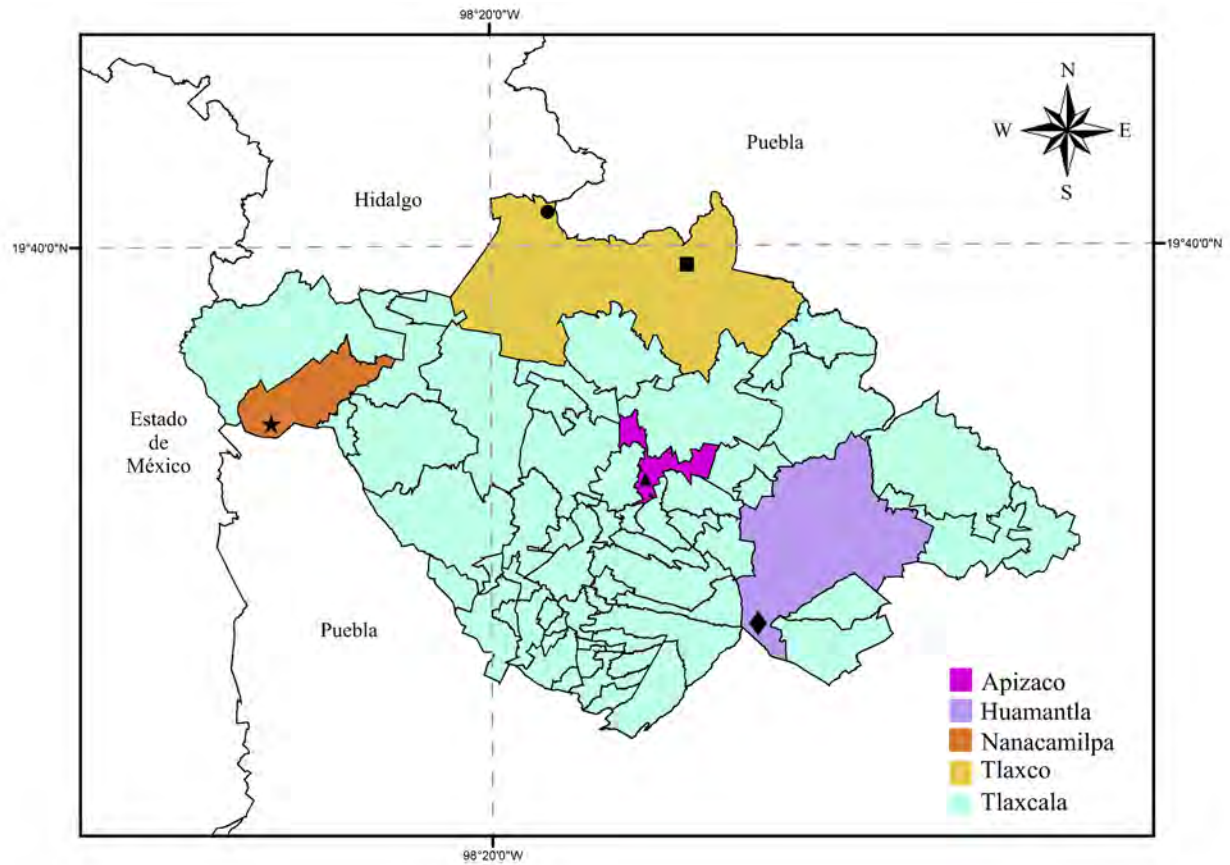
Aceptado: 29 de junio 2026



**Figura 1.** Vista panorámica de: a) volcán Malinche, b) bosque de coníferas en Tlaxco. Vista dorsal de especies de estafilínidos registradas por primera vez para Tlaxcala: c) *Lordithon (L.) ashei* Campbell, 1982; d) *L. (L.) hidalgoensis* Campbell, 1982; e) *L. (L.) newtoni* Campbell, 1982. (fotos: J. Asiain).



**Figura 2.** Vista dorsal de especies de estafilínidos registradas por primera vez para Tlaxcala: a) *Anthobium amicorum* Thayer, 2003; b) *Megarthus altivagans* Bernhauer, 1929; c) *Philonthus flohri* Sharp, 1876; d) *P. nigerrimus* Erichson, 1840; e) *P. sallaei* Sharp, 1885; f) *Nudobius celatus* Sharp, 1885 (fotos: J. Asiain).



**Figura 3.** Localidades de colecta de los estafilínidos de Tlaxcala. Apizaco: 3 km al sur de Apizaco (▲); Huamantla: localidades B-E del cuadro 1 (◆); Nanacamilpa: localidades F-K del cuadro 1 (★); Tlaxco: Las Vigas (●) y localidades M-O del cuadro 1 (■).

Cuadro 1. Localidades de colecta de los estafilínidos de Tlaxcala (datos tomados de las etiquetas de los ejemplares estudiados o de publicaciones).

Localidad (abreviatura)	Municipio	Coordenadas geográficas	Tipo de vegetación	Altitud (m)
(A) Apizaco: 3 km sur	Apizaco	Sin datos	Bosque de pino	Sin datos
(B) Parque Nacional La Malinche, Cañada Grande	Huamantla	19°14'38.4" N 97°59'28.4" W	Bosque de <i>Pinus-Abies</i>	3001
(C) Parque Nacional La Malinche, camino a San Pedro del Monte	Huamantla	Sin datos	Bosque de pino	2962
(D) Parque Nacional La Malinche, desviación hacia Hueamalpa	Huamantla	Sin datos	Bosque de pino	2918
(E) Volcán Malinche, carretera perimetral Guadalupe-Estación científica.	Huamantla	19°17'22.17" N 98°1'38.28" W	Bosque de pino	3020
(F) Comunidad San Felipe Hidalgo, Ejido Los Búfalos	Nanacamilpa	19°28'07.7" N 98°35'47.2" W	Bosque pino-encino	2878
(G) Piedra Canteada	Nanacamilpa	19°27'20.7" N 98°36'01.1" W	Bosque de <i>Abies religiosa</i> , <i>Pinus</i> y <i>Quercus</i>	2832
(H) Piedra Canteada	Nanacamilpa	19°27'20.7" N 98°36'01.1" W	Bosque de <i>Abies religiosa</i> , <i>Pinus</i> y <i>Quercus</i>	3020
(I) Piedra Canteada	Nanacamilpa	19°27'50" N 98°37'11" W	Bosque de <i>Abies religiosa</i> , <i>Pinus</i> y <i>Quercus</i>	3103
(J) Piedra Canteada	Nanacamilpa	19°27'47.2" N 98°37'30.8" W	Bosque de <i>Abies religiosa</i> , <i>Pinus</i> y <i>Quercus</i>	3232
(K) Piedra Canteada	Nanacamilpa	19°27'37.2" N 98°36'19.8" W	Bosque de <i>Abies religiosa</i> , <i>Pinus</i> y <i>Quercus</i>	2926
(L) Las Vigas	Tlaxco	19°43'00.4" N 98°15'21.1" W	Bosque de <i>Abies-Pinus</i>	2930
(M) 5 km NE de Tlaxco	Tlaxco	19°38'15.5" N 98°5'53.3" W	Bosque de encino-pino	2715
(N) 6.8 km N de Tlaxco, carretera 119	Tlaxco	Sin datos	Sin datos	2850
(O) Tlaxco	Tlaxco	19°39'14.9" N 98°4'48.9" W	Bosque de <i>Abies-Pinus</i>	2822



## *Aorphallus batresae* sp. nov. (Coleoptera: Lampyridae: Lampyrinae) de Nuevo León, México

### *Aorphallus batresae* sp. nov. (Coleoptera: Lampyridae: Lampyrinae) from Nuevo Leon, Mexico

Ishwari G. Gutiérrez-Carranza<sup>1,2,3,\*</sup> y Santiago Zaragoza-Caballero<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>Colección 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; <sup>2</sup>IUCN Species Survival Commission-Firefly Specialist Group, Gland, Switzerland; <sup>3</sup><https://orcid.org/0000-0002-9711-2951>; <sup>4</sup><https://orcid.org/0000-0002-0235-318X>; \*Autor de correspondencia: [ishwari-gc@gmail.com](mailto:ishwari-gc@gmail.com)

#### RESUMEN

Se describe una especie nueva de *Aorphallus* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018: *A. batresae* sp. nov. procedente del estado de Nuevo León y se compara con *A. cibriani* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018. Adicionalmente, se comentan algunas de las características que este género comparte con la tribu Lucidotini y la subtribu Phosphaenina.

**Palabras clave:** Elateroidea, especie nueva, Lucidotini, luciérnagas, taxonomía.

#### ABSTRACT

A new species of *Aorphallus* Zaragoza-Caballero and Gutiérrez-Carranza, 2018 is described: *A. batresae* sp. nov. from the state of Nuevo León and is compared with *A. cibriani* Zaragoza-Caballero and Gutiérrez-Carranza, 2018. In addition, some of the traits shared with the Lucidotini tribe and the Phosphaenina subtribe are discussed.

**Key words:** Elateroidea, fireflies, Lucidotini, new species, taxonomy.

*Aorphallus* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018 fue considerado un taxón monotípico hasta 2025, cuando Vega-Badillo y Veliz-Ojeda describieron a *A. noveloii*. Actualmente, las dos especies conocidas se encuentran restringidas al territorio mexicano, con registros en los estados de Hidalgo y Veracruz (Vega-Badillo y Veliz-Ojeda 2025). Este género se caracteriza por presentar la frente y el clipeo soldados, espiráculos abdominales en posición dorsolateral y el edeago largo y esbelto con los lóbulos laterales en forma de bayoneta (Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza 2018). Algunas de las características mencionadas apoyan su inclusión en la tribu Lucidotini (Herzog-Viana *et al.* 2025).

Hasta la fecha, no existen estudios sobre la biología del género. La única hembra descrita corresponde a *Aorphallus cibriani* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018, la cual presenta una morfología similar al macho y conserva alas completamente desarrolladas (Vega-Badillo y Veliz-Ojeda 2025; Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza 2018).

En el presente trabajo se registra por primera vez a *Aorphallus* para el estado de Nuevo León y se describe una especie nueva. Se presenta una diagnosis actualizada del género tomando en consideración el conjunto de caracteres compartidos por todas las especies conocidas.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

La especie nueva se reconoció a partir del estudio mor-

fológico de dos ejemplares previamente recolectados en Nuevo León, México. Ambos especímenes formaban parte del material misceláneo de Lampyridae depositado en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México (CNIN-IBUNAM).

**Trabajo de gabinete.** La rehidratación de los ejemplares, extracción de genitales, curación y montaje en seco se realizaron de acuerdo con el protocolo de Gutiérrez-Carranza (2023) con ayuda de un microscopio estereoscópico Carl Zeiss™ modelo SteREO Discovery V8. La nomenclatura de la morfología externa y del edeago sigue a Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza (2018). La nomenclatura de las alas posteriores sigue la adaptación de Gutiérrez-Carranza *et al.* (2025). Las abreviaturas utilizadas para la venación alar son: subcostal anterior (ScA), subcostal posterior (ScP), radial anterior (RA), radial transversal 3 (r3), radial transversal 4 (r4), radial posterior (RP), medial posterior ramificación 1 y 2 (MP<sub>1+2</sub>), medial posterior ramificación 3 y 4 (MP<sub>3+4</sub>), medial posterior ramificación 3 (MP<sub>3</sub>), medial posterior ramificación 4 (MP<sub>4</sub>), lazo radiomedial = vena transversal entre RP y MP<sub>1+2</sub> (RML), punta medial = continuación de MP<sub>1+2</sub> (MSP), mediomedial transversal entre MP<sub>1+2</sub> y MP<sub>3+4</sub> (mm), cubital (Cu), cubital anterior (CuA), cubital anterior ramificación 1 (CuA<sub>1</sub>), cubital anterior ramificación 2 (CuA<sub>2</sub>), cubital anterior ramificación 3 y 4 (CuA<sub>3+4</sub>), cubital posterior (CuP), anal anterior ramificación 3 y 4 (AA<sub>3+4</sub>), anal anterior ramificación 3 (AA<sub>3</sub>), anal ante-

rior ramificación 4 (AA<sub>4</sub>), puntal cubitoanal = Cu + CuP + AA<sub>3</sub> (CAS), anal posterior ramificación 3 y 4 (AP<sub>3+4</sub>) y jugal (J). Celdas: cuña (W) y radial (RC). Escleritos de soporte 3 y 4 (SS<sub>3</sub> y SS<sub>4</sub>). Las medidas se expresan en milímetros. Las siguientes estructuras se midieron en vista dorsal: largo y ancho total del cuerpo, largo y ancho del pronoto y élitros; vista frontal: ancho total de la cabeza, distancia interocular, interantenal, largo de la fosita antenal, ancho del ojo; vista lateral: largo y alto del ojo; vista ventral: longitud de las patas, metatarsómero I, II y III y ventritos. Alas posteriores: largo y ancho total y de la celda RC, longitud de r3, r4, MSP, MP<sub>3+4</sub>, MP<sub>4</sub>, AA<sub>3+4</sub> y AA<sub>4</sub>. Las antenas se midieron por separado. Para el edeago se consideró largo y ancho de la pieza basal, lóbulo medio y lóbulos laterales.

**Obtención de imágenes.** Las fotografías se tomaron en el Laboratorio Nacional de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad II (LaNaBio II) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM) con un microscopio estereoscópico Carl Zeiss™ modelo AXIO Zoom.V16 equipado con un objetivo PlanApo Z 0.5x/0.125 FWD 114 mm, una cámara Zeiss™ Axio-cam modelo 305 color de 5 megapíxeles y con el software ZEN™ (Zeiss Efficient Navigation) 3.5 blue edition.

## RESULTADOS

### Taxonomía

Lampyridae Rafinesque, 1815:110

Lampyrinae Rafinesque, 1815:110

Lucidotini Lacordaire, 1857:310

*Aorphallus* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018:160

**Especie tipo.** *Aorphallus cibriani* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018:160.

**Diagnosís.** Antenas de 11 artejos, muy largas, casi alcanzan el ventrito VI; antenómeros III-X aplanados y el XI lanceolado. Clípeo soldado a la frente; sutura frontoclipeal conspicua. Élitros subparalelos, con dos tipos de pilosidad: una larga, decumbente y otra corta e imbricada. Alas posteriores con la fila costal de sedas conspicua; vena MSP tan larga o más larga que r4; venas MP<sub>1+2</sub>, RML y MSP más esclerosadas que RP; MP<sub>3+4</sub> más corta que MP<sub>4</sub>; AA<sub>3+4</sub> de longitud similar a AA<sub>4</sub>. Patas sin espinas tibiales (fórmula 0-0-0) y con uñas simples. Abdomen con los espiráculos abdominales en posición dorsolateral; ventrito VII mucronado y lúteo o con dos manchas claras laterales; pigidio redondeado; sin aparato luminoso. Edeago largo y esbelto; lóbulo medio ornamentado; lóbulos laterales con forma de bayoneta.

### *Aorphallus batresae* sp. nov. Gutiérrez-Carranza y Zaragoza-Caballero

Figs. 1 y 2

<http://zoobank.org/A3DA7390-5677-4B59-BD62-22D309D6CAE4>

**HOLOTIPO.** Macho. Talla: largo 7.30 mm, ancho 3.20 mm; cuerpo casi paralelo; color marrón oscuro a excepción de: pronoto ambarino con una mancha ovoide negra en

el centro del disco y ventrito VIII lúteo. Sin órgano fotógeno (Fig. 1a-b).

**Cabeza.** Pequeña (1.10 mm de ancho total), menos de  $\frac{2}{3}$  de lo ancho del pronoto (2.20 mm); espacio interocular (0.56 mm) irregular: convexo posteriormente y cóncavo cercano a los ojos y a la frente, integumento chagrinado, espaciadamente piloso con sedas largas; frente vertical, con sedas largas decumbentes; distancia interantenal menor (0.09 mm) que la fosita antenal (0.14 mm); ojos pequeños, en vista frontal ocupan menos de  $\frac{2}{3}$  de lo ancho de la cabeza (0.23 mm de ancho cada uno), finamente facetados, esféricos, en vista lateral tan largos (0.33 mm) como altos (0.33 mm); antenas comprimidas y largas (4.67 mm), escapo (0.42 mm), fusiforme, ligeramente más corto que los 2 siguientes antenitos juntos (0.44 mm), el II corto (0.07 mm), III de 0.37 mm, IV de 0.42 mm, del V al X de 0.47 y el XI de 0.60 mm; clípeo soldado a la frente, sutura frontoclipeal cóncava; clípeo trapezoidal, superficie lisa, glabra, con escasas sedas largas distribuidas en el margen distal (Fig. 2a); mandíbulas falcadas; palpómero maxilar apical fusiforme, robusto; el labial triangular.

**Tórax.** Pronoto semicircular, más ancho (2.20 mm) que largo (1.50 mm), borde posterior cóncavo, ángulos posteriores agudos, disco convexo con un surco en su parte media, explanaciones laterales anchas y ligeramente acanaladas, superficie punteada, chagrinada y densamente pilosa con poros glandulares abundantes; escutelo triangular con el borde posterior redondeado, superficie punteada y chagrinada, con pilosidad abundante, decumbente; élitros paralelos, 3.6 veces más largos (5.80 mm) que anchos (1.60 mm), integumento chagrinado y rugosamente punteado, epipleura angosta que disminuye gradualmente hacia el ápice; alas posteriores bien desarrolladas (Fig. 2b) con el margen posterior sinuoso, 2.2 veces más largas (6.27 mm) que anchas (2.86 mm), fila costal de sedas conspicua, solo los escleritos de soporte SS<sub>3</sub> y SS<sub>4</sub> conspicuos, RC 3.1 veces más larga (1.10 mm) que ancha (0.35 mm) y alcanza el margen anterior, r4 1.7 veces más larga (0.67 mm) que r3 (0.39 mm), MSP más larga (0.98 mm) que r4 y casi alcanza el margen distal, vena mm curvada, MP<sub>3+4</sub> 2 veces más corta (1.10 mm) que MP<sub>4</sub> (2.16 mm), MP<sub>3</sub> ligeramente curva y MP<sub>4</sub> recta, intersección de CuA<sub>1</sub> con MP<sub>4</sub> debajo de la bifurcación que da origen a MP<sub>3</sub> y a MP<sub>4</sub>, intersección de CuA<sub>3+4</sub> con CuA arriba de la bifurcación que da origen a CuA<sub>1</sub> y a CuA<sub>2</sub>, AA<sub>3+4</sub> tan larga (1.06 mm) como AA<sub>4</sub> (1.02 mm), AP<sub>3+4</sub> recta, J difusa; espiráculos respiratorios mesotorácicos poco esclerosados, orbiculares y con su base proyectada transversalmente; patas cortas y esbeltas, sucesivamente más largas (propatas = 2.23 mm, mesopatas = 2.42 mm, metapatas = 3.07 mm), fémures fusiformes, lateralmente aplanados, tibias cuneiformes, rectas, aplanadas y acanaladas, con el borde externo crenulado y el margen apical ondulado, tarsómeros cilíndricos, primer metatarsómero más largo (0.33 mm) que los dos siguientes juntos (0.09 + 0.09 mm), el cuarto bífido, cubriendo  $\frac{2}{3}$  del quinto, uñas simples.

**Abdomen.** Ventritos I-VI de longitud semejante (0.42 mm), VII de 0.47 mm, mucronado con el ápice emarginado, el VIII de 0.60, ojival, uniformemente esclerosado. Edeago (Fig. 1c-e): pieza basal simétrica (0.42 mm x 0.42 mm), dorsalmente membranosa, más corta (0.42) que los lóbulos laterales (1.26 mm); lóbulo medio 3.3 veces más largo (0.93 mm) que ancho (0.28 mm), cilíndrico, poco esclerosado con excepción de dos quillas en vista dorsal en el último tercio distal (Fig. 1c), orificio medio dorsalmente abierto; lóbulos laterales 5.5 veces más largos (1.26 mm) que anchos (0.23 mm), foliados.

**Hembra desconocida.**

**Etimología.** Especie dedicada a la Biól. María Eugenia Elsa Díaz Batres, curadora de la Colección Nacional de Insectos “Dr. Alfredo Barrera Marín” del Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental de la Ciudad de México, en reconocimiento a su trayectoria enfocada al estudio de los lepidópteros. El epíteto específico corresponde al segundo apellido.

**Distribución.** México: Nuevo León.

**Material examinado.** HOLOTIPO. 1 ♂. MÉXICO: Nuevo León, Monterrey, Chipinque, 19-vi-1975, col. H. V. Weems Jr. PARATIPO. 1 ♂. Mismos datos que el holotipo. El holotipo y paratipo se encuentran depositados en la CNIN-IBUNAM.

**Estado de conservación.** Holotipo: Completo, cuerpo con ligera deformación en el pronoto debido al proceso de secado. Esternito VIII y edeago preservados en microvial con glicerina. Paratipo: Completo. Abdomen y alas posteriores preservadas en microvial con glicerina. Ventrito VII, esternito VIII y edeago montados en triángulo de opalina.

**Comentarios taxonómicos.** Especie cercana a *Aorphallus cibriani* Zaragoza-Caballero y Gutiérrez-Carranza, 2018, de la que puede segregarse por el tamaño del cuerpo, patrón de coloración y forma del edeago. *A. batresae* sp. nov. presenta una longitud mayor (7.30 mm de largo y 3.20 mm de ancho), la mancha del pronoto es ovoide y se sitúa en el centro del disco, el lóbulo medio del edeago es cilíndrico y presenta dos quillas dorsales (Fig. 1c). *A. cibriani* mide 4.62 mm de largo y 1.60 mm de ancho, la mancha del pronoto también es ovoide, pero se sitúa en la superficie anterior del disco y el lóbulo medio del edeago es más esbelto, lateralmente comprimido y no presenta quillas dorsales.

## DISCUSIÓN

La tribu Lucidotini comprende cuatro subtribus: Daphorina Olivier, 1907, Lucidotina Lacordaire 1857, Phosphaenina McDermott, 1964 y Photinina LeConte, 1881, aunque las relaciones de parentesco dentro de la tribu no han sido completamente esclarecidas e incluye varios géneros considerados “*incertae sedis*” (Herzog-Viana *et al.* 2025). En vista de lo anterior, Herzog-Viana *et al.* (2025) propusieron “linajes” cuya caracterización morfológica podría servir para definir Photinina y Phosphaenina en una revisión futura.

Con base en la terminalia, *Aorphallus* puede ser asig-

nado al “linaje *Phosphaenus*”, ya que presenta el esternito VIII uniformemente esclerosado, el edeago carece de excrecencias dorsobasales y presenta lóbulos laterales uniformemente esclerosados y connados en su base. Herzog-Viana *et al.* (2025) señalan que este linaje exhibe la placa dorsal del lóbulo medio dividida longitudinalmente, y bajo esta perspectiva la ornamentación del lóbulo medio en *Aorphallus* podría interpretarse como variaciones de dicha estructura: dos estiletos en *A. cibriani*, dos quillas en *A. batresae* y una hilera de sedas en *A. noveloi*. Sin embargo, es necesario realizar un análisis filogenético para establecer las relaciones de parentesco de *Aorphallus* con respecto a otros géneros incluidos en Lucidotini.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Francisco Armendáriz Toledano, curador de Coleoptera del IBUNAM por facilitar la consulta del material de Lampyridae resguardado en la CNIN y a la M. en C. Camila Alcantara Pereira da Silva por su asistencia técnica para la obtención de fotografías en el LaNaBio II del IBUNAM. Por último, agradecemos los comentarios de dos revisores anónimos que ayudaron al enriquecimiento del manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- Gutiérrez-Carranza, I.G. 2023. Protocolo para disección y montaje de luciérnagas (Coleoptera: Lampyridae). *Boletín de la Asociación Mexicana de Sistemática de Artrópodos*, 7(1): 2–6.
- Gutiérrez-Carranza, I.G., G.M. Rodríguez-Mirón, S. López-Pérez, D.E. Domínguez-León y S. Zaragoza-Caballero. 2025. Luciérnagas de la comunidad Matlatzinca de San Francisco Oxtotilpan, Estado de México y la descripción de *Photinus totiwi* sp. nov. y *P. ximutiwi* sp. nov. (Coleoptera: Lampyridae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 41(2025): 1–18. <https://doi.org/10.21829/azm.2025.4112751>
- Herzog-Viana, J., A. Silva-Roza, S. Vaz, G. Powell y L.F. Lima-daSilveira. 2025. A new firefly genus from South America, with seven new species, a new combination, and notes on the phylogeny of Lampyrinae: Lucidotini (Coleoptera: Lampyridae). *PeerJ*, 13(e18967): 1–34. <https://doi.org/10.7717/peerj.18967>
- Vega-Badillo, V. y A.N. Veliz-Ojeda. 2025. Dos especies nuevas de Lampyridae (Coleoptera) del Santuario de Niebla, Xalapa, Veracruz, México. *Dugesiana*, 32(2): 149–155. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v32i2.7383>
- Zaragoza-Caballero, S. y I.G. Gutiérrez-Carranza. 2018. *Aorphallus cibriani* gen. nov., sp. nov., y otros Photinini de México (Coleoptera: Lampyridae). *Dugesiana*, 25(2): 159–166. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v25i2.7047>

Recibido: 4 de mayo 2026

Aceptado: 17 de junio 2026

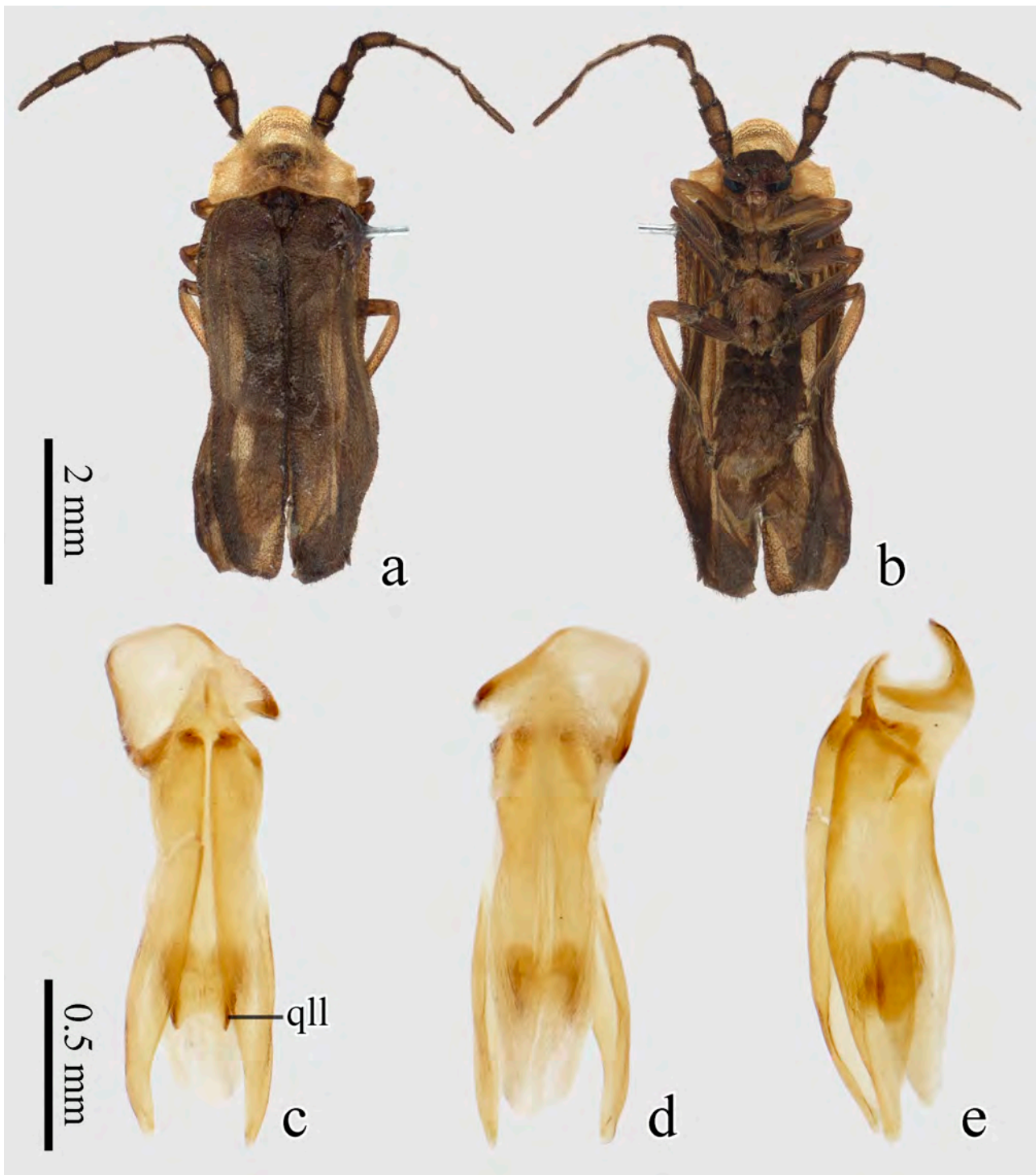
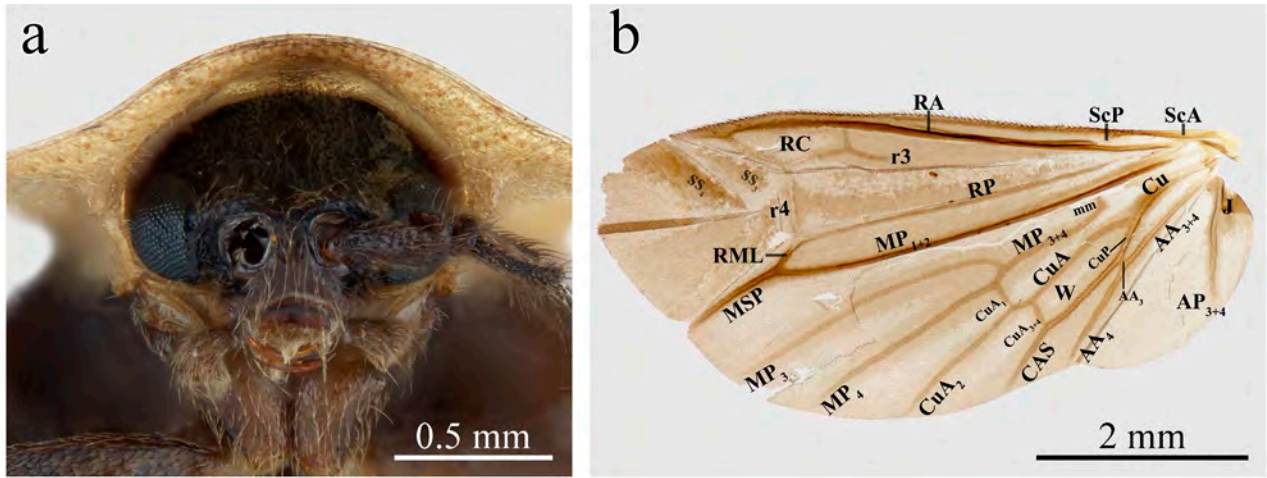


Figura 1. *Aorphallus batresae* sp. nov. a) hábito dorsal, b) hábito ventral. Edeago. c) vista dorsal, d) vista ventral, e) vista lateral. Abreviaturas: qll = quillas.



**Figura 2.** *Aorphallus batresae* sp. nov. a) cabeza, b) ala posterior.

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 manuscritos 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: Lamellicornia, 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 immature 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](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, diagnóstico, 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 redescritión 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](mailto:glenusmx@gmail.com)

o

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](mailto: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 used.
- 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 institutions,

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 several, 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 definition; as long as their colored publishing is really 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 presented in alphabetical, chronological order as well as by number of authors. In case there are two articles 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. Rattcliffe 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 as 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 immature 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](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, *Erynnopsis 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](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, thank-you 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](mailto: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](mailto:alaura.gonzalez@academicos.udg.mx)