



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA TRIBU HELOPINI EN AMÉRICA**  
**(COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) Y LA REVISIÓN TAXONÓMICA DE NAUTES**  
**PASCOE, 1886**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**CIFUENTES RUIZ PAULINA**

**TUTOR DE TESIS: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**  
**DR. MIGUEL ÁNGEL MORÓN RÍOS, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.**

**MÉXICO, D.F.**

**ENERO, 2016.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de octubre de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **CIFUENTES RUIZ PAULINA** con número de cuenta **98542819** con la tesis titulada: "**Análisis filogenético de la tribu Helopini en América (Coleoptera: Tenebrionidae) y la revisión taxonómica de *Nautes Pascoe, 1866***"; realizada bajo la dirección del **DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**:

Presidente:	DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
Vocal:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Secretario:	DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Suplente:	DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
Suplente	DR. MIGUEL ÁNGEL MORÓN RÍOS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 23 de noviembre de 2015.

*M. del Coro Arizmendi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México

Al CONACYT por la beca otorgada (202666)

Al Programa de Apoyo a Estudios del Posgrado (UNAM)

A los miembros del Comité Tutorial:

Dr. Santiago Zaragoza Caballero

Dra. Helga Ochoterena Booth

Dr. Miguel Ángel Morón Ríos

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero por haberme apoyado, una vez más, en el desarrollo de un proyecto. Gracias por la oportunidad y por su valioso ejemplo y sus consejos en estos años de formación académica.

A la Dra. Helga Ochoterena Booth por su disponibilidad, sus conocimientos y su apoyo en momentos clave del desarrollo y término de este trabajo.

A los miembros del jurado: Dr. Alfonso Neri García Aldrete, Dr. Juan José Morrone Lupi y Dr. José Guadalupe Palacios Vargas por sus comentarios y sus útiles observaciones para mejorar el trabajo.

Al Dr. Alejandro Zaldívar Riverón, curador de la Colección Nacional de Insectos (IBUNAM), por el apoyo brindado para la obtención de los caracteres moleculares. En este sentido, también agradezco a la M. en C. Laura M. Márquez Valdelamar, responsable del Laboratorio de Biología Molecular y de la Salud, quien amablemente me introdujo en las técnicas de extracción, amplificación y secuenciación de DNA. Asimismo, a la M. en C. Andrea R. Jiménez Marín, encargada del Laboratorio de Biología Molecular del Departamento de Zoología por las asesorías brindadas en estos métodos.

A la M. en C. M. Berenit Mendoza Garfias, responsable del Laboratorio de Microscopía Electrónica por la obtención de las imágenes que me permitieron incluir y codificar caracteres morfológicos importantes. Asimismo, a la Biól. Susana Guzmán Gómez responsable del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) por su asesoría en la obtención de las fotografías para las publicaciones.

Gracias a mis colegas-amigos del cubículo por sus consejos, su ayuda y porque amenizan la vida dentro y fuera del Instituto, he aprendido mucho de ustedes: Sara, Geovanni, Viridiana, Cisteil, Ishwari, Nayeli, Erick, Edwin.

Enya, agradezco de corazón tu confianza.

Dr. Martín Zurita, gracias por tus atinadas opiniones y tu ayuda y guía en todos estos años, no en vano eres el “Padrino de padrinos”.

Dedico este trabajo, con cariño y gratitud, a mis padres Guadalupe y Víctor por su apoyo incondicional.

Gracias Carlos Madrid por tu apoyo, tu lucidez, tu fortaleza y tu singular sentido del humor.

## Índice general

Resumen	1
Abstract	2
Introducción general:	
Relaciones filogenéticas y clasificación de Tenebrionidae en distintos niveles taxonómicos	3
Historia taxonómica de Helopini Latreille, 1802, con énfasis en el Nuevo Mundo	6
Capítulo I:	
A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) indicates the need for profound rearrangements of the classification (publicado)	10
Capítulo II:	
Revisión taxonómica de <i>Nautes</i> Pascoe, 1866 (en preparación)	37
Discusión general y conclusiones	70
Bibliografía	72
Apéndice:	
Biodiversidad de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en México (publicado)	



## Resumen

Helopini es una tribu de la subfamilia Tenebrioninae de distribución mundial y con un elevado número de especies descritas. Las especies de helopinos del Nuevo Mundo no se han revisado recientemente y surgen varias dudas con respecto a la asignación genérica, así como con respecto a la monofilia de la tribu y los taxones subordinados. Para evaluar estas preguntas, se condujo un análisis cladístico preliminar con énfasis en los géneros distribuidos en el Nuevo Mundo, pero incluyendo representantes de otras regiones. La construcción de la matriz resultó en el descubrimiento de estados de carácter morfológicos que no habían sido documentados para la tribu, particularmente de los genitales de las especies del Nuevo Mundo. Un consenso de 12 árboles más parsimoniosos apoya la monofilia de la tribu basada en una única combinación de caracteres, incluyendo una sinapomorfía. Ninguno de las subtribus o los géneros del Nuevo Mundo representados por más de una especie (*Helops* Fabricius, *Nautes* Pascoe y *Tarpela* Bates) se recuperó como monofilético. Se condujeron análisis adicionales incrementando la muestra de especies de *Nautes* y utilizando pesos iguales, pesos implicados y caracteres moleculares para el análisis simultáneo de un subconjunto de terminales. Estos análisis revelaron que *Nautes* es polifilético, por lo que su re-circunscripción excluye a *N. azurescens* Du Val 1857 y comprende varias especies neotropicales de *Helops* y *Tarpela* (incluyendo la especie tipo de este género). Consecuentemente, *Tarpela* se sinonimiza con *Nautes*. La composición total es de 58 especies. *Nautes* se redescrive. Finalmente, el análisis con pesos implicados recupera un linaje más tempranamente divergente. Dicho clado está apoyado por tres caracteres de los genitales de la hembra y correspondería a un género diferente.

## Abstract

Helopini are a large tribe in the subfamily Tenebrioninae, with a worldwide distribution. The New World helopine species have not been reviewed recently and several doubts emerge regarding their generic assignment as well as the naturalness of the tribe and subordinate taxa. To assess these questions, a preliminary cladistic analysis was conducted with emphasis on sampling the genera distributed in the New World, but including representatives from other regions. Construction of the matrix resulted in the discovery of morphological character states not previously reported for the tribe, particularly from the genitalia of New World species. A consensus of the 12 most parsimonious trees supports the monophyly of the tribe based on a unique combination of characters, including one synapomorphy. None of the subtribes or genera of the New World represented by more than one species (*Helops* Fabricius, *Nautes* Pascoe and *Tarpela* Bates) were recovered as monophyletic. Further analyses were conducted increasing the sampling of *Nautes* species, using equal weighting, implied weighting and molecular characters for a subsample of terminals. These analyses revealed that *Nautes* is polyphyletic, so its re-circumscription excludes *N. azurescens* Du Val 1857, and includes Neotropical species of *Helops* and *Tarpela* (with the type species of this genus). *Tarpela* is synonymized with *Nautes*. The total composition is now of 58 species. *Nautes* is redescribed. Finally, an earlier divergent lineage is recovered by the analysis with implied-weighting. This clade is supported by three characters from the female genitalia and it would correspond to a different genus.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### Relaciones filogenéticas y clasificación de Tenebrionidae en distintos niveles taxonómicos

Con casi 20,000 especies descritas (Matthews *et al.* 2010), la familia Tenebrionidae es la más grande dentro de la superfamilia Tenebrionoidea. A pesar de que la falta de caracteres diagnósticos absolutos sea intrínseca a la diversidad del grupo, la siguiente combinación aplica de manera general: adultos típicamente con cuerpo muy esclerosado, antenas generalmente de 11 artejos, insertadas debajo de la expansión lateral de la frente; cavidades procoxales cerradas; abdomen con los esternitos visibles I-III fuertemente fusionados y IV a V móviles; fórmula tarsal generalmente 5-5-4 (Aalbu *et al.* 2002); larva subcilíndrica, cabeza con sutura fronto-clipeal presente; ápice malar sin hendidura; estigmas anulares con más de tres aperturas, esternito IX simple, sin carena interna, prosteca mandibular, varillas hipostomales y propatas ventrales (Lawrence y Spilman 1991).

La circunscripción de la familia y las relaciones con otras familias han sido discutidas por varios autores (Crowson 1960, Lawrence y Newton 1982, Lawrence y Spilman 1991) y recientemente, exploradas con caracteres moleculares y métodos probabilísticos de reconstrucción filogenética (Hunt *et al.* 2007 y Levkaničová 2009). En este sentido, la monofilia de Tenebrionidae no ha quedado establecida del todo, pues las topologías resultantes no han concordado completamente (Levkaničová 2009). Sin embargo, al menos bajo los análisis de máxima parsimonia y bayesiano, los caracteres moleculares han apoyado la monofilia de la familia y han revelado cuatro grandes clados en la superfamilia, uno de los cuales está conformado precisamente por Tenebrionidae, junto con un género de Anthicidae, Ciidae y una subfamilia de Zopheridae. A reserva de incluir más taxones y de incorporar caracteres morfológicos, la clara delimitación de este clado corroboraría la idea de Watt (1974) de que la divergencia de la familia es muy antigua (Levkaničová 2009). Asimismo, se confirmaría el valor de los caracteres tradicionales utilizados para agruparlos y reubicar géneros como *Boros*, *Perimylops* y *Zopherus* en otras familias de Coleoptera (Watt 1967).

La clasificación de las Tenebrionidae en niveles taxonómicos inferiores, como subfamilia y tribu, ha sido una labor larga e inconclusa (Aalbu 2006). El número de subfamilias reconocidas ha aumentado, de dos (Koch 1955), a tres (LeConte y Horn 1833) o diez (Aalbu *et al.* 2002, Bouchard *et al.* 2005, Aalbu 2006).

Watt (1967, 1974) y Doyen (1972) hicieron revisiones de las propuestas de clasificación más relevantes. Entre las obras que citan, destacan los trabajos que abordan la fauna mundial de Tenebrionidae y que se remontan a Solier (1834) y Lacordaire (1859). Este último utilizó caracteres externos como la estructura de las mesocoxas, los trocántines y la vestidura de los tarsos para agrupar los taxones de las familias de Coleoptera en series, cohortes y tribus, muchas de las cuales son vigentes (Watt 1967). Un ejemplo es la tribu Helopini, recircunscrita por Allard (1876, 1877) a partir de los *Helopides vrais* de Lacordaire, la tribu XLI en su obra. Otro trabajo a escala mundial es el catálogo de la familia (Gebien 1937-1944).

Los trabajos basados en faunas regionales, en particular de las regiones Neártica y Paleártica, son más numerosos y han aportado arreglos y caracteres taxonómicamente muy valiosos (Doyen 1972). Por ejemplo, LeConte y Horn (1833) y Blaisdell (1939) notaron la ausencia de membranas intersegmentales en el abdomen y la rotación del edeago en numerosos taxones de la fauna norteamericana. Posteriormente, Doyen (1972) correlacionó estas características con la ausencia de glándulas de la defensa. En conjunto, estos caracteres revelaron una discontinuidad muy importante dentro de la familia, que sirvió para segregar casi a la mitad de las especies (~8000 [Doyen 1993]), en la subfamilia Pimeliinae. En la región Paleártica también hubo avances importantes en la clasificación de la familia, ya que se propusieron algunas subfamilias vigentes (Reitter 1917) y se exploraron caracteres larvales que derivaron en clasificaciones parcialmente artificiales, como la de Skopin (1964) por basar su agrupación en las preferencias de sustrato (Watt 1967).

Las clasificaciones modernas de la familia se desarrollaron después de la segunda mitad del siglo XX. Durante este periodo, especialistas como Watt (1974), Doyen

(1972, 1979, 1993) y Doyen y Tschinkel (1982) concentraron sus esfuerzos en la integración de caracteres larvales y en la exploración de caracteres morfológicos internos (del esqueleto, las glándulas de la defensa y el tracto genital de la hembra) con el fin de proponer una clasificación filogenética. De hecho, la clasificación actual (Bouchard *et al.* 2005) está basada en los análisis cladísticos de las subfamilias y de las tribus de Pimeliinae (Doyen y Tschinkel 1982, Doyen 1993). El análisis de caracteres morfológicos y moleculares ha comenzado a resolver el problema taxonómico y, simultáneamente, a revelar su complejidad. El análisis de caracteres morfológicos ha permitido detectar tres grandes linajes en la familia, aunque sin una relación clara entre ellos: el “lagrioide”, que engloba a Lagriinae y Phrenapatinae; el “pimelioide”, que corresponde a Pimeliinae y Zolodininae; y el “tenebrionoide”, que incluye a cinco subfamilias más. Recientemente, un análisis preliminar de máxima verosimilitud basado en caracteres moleculares de genes nucleares reveló que el linaje “lagrioide” se hermana con el “tenebrionoide” y ambos se hermanan con Zolodininae, quedando Pimeliinae como el clado más tempranamente divergente (Kanda 2011).

Los análisis de caracteres morfológicos de larvas y adultos (Watt 1974) y de caracteres moleculares (Xiao-Li 2004) también ha ayudado a circunscribir a la familia, al corroborar, por ejemplo, que Lagriinae y Alleculinae no constituyen familias separadas sólo por presentar pronotos constreñidos en el primer caso, y uñas tarsales pectinadas, en el segundo caso (Arnett 1963). A diferencia de otras familias diversas de Coleoptera, los estudios filogenéticos de Tenebrionidae que incorporan caracteres moleculares son escasos. Sólo se registran seis estudios por encima del nivel poblacional o sin un enfoque filogeográfico, esto es, a nivel de superfamilia (Levkaničová 2009), subfamilia (Xiao-Li 2004, Kanda 2011), tribu (Smith 2013) y género (Steckel *et al.* 2010, Lamb y Bond 2012) y sólo uno ha incorporado caracteres morfológicos (Smith 2013).

La mayoría de los estudios mencionados han combinado la información de marcadores mitocondriales y nucleares; lo que aunado a las estrategias adecuadas de partición de los datos, ha derivado en filogenias más robustas

(Angelini y Jockush 2008). La gama de marcadores nucleares que se han utilizado es más amplia que la de marcadores mitocondriales, y por tratarse de secuencias altamente conservadas, la mayoría se han aplicado por arriba del nivel de género (Kanda 2011), con excepción de 28s, *wingless* y H3. Recientemente, se han propuesto marcadores nucleares alternativos que podrían utilizarse para niveles taxonómicos inferiores en Coleoptera (Wild y Maddison 2008).

Sin embargo, el panorama sigue siendo muy incompleto y confuso dentro del tercer gran linaje, el “tenebrionoide”, pues con base en las características de las glándulas de la defensa, el mesendosternito y las cavidades procoxales, la subfamilia Stenochiinae se anida con tribus de la subfamilia Tenebrioninae, volviéndola parafilética (Doyen y Tschinkel 1982). Esta “subfamilia” es la segunda más grande después de Pimeliinae; un análisis filogenético de las 37 tribus que la conforman, similar en amplitud al que se hizo con Pimeliinae (Doyen 1993) clarificaría la relación entre la mayoría de las subfamilias reconocidas y posiblemente cambiaría su rango, y por lo tanto, el esquema actual de clasificación. Un muestreo más representativo o denso que el que emplearon Doyen y Tschinkel (1982) también ayudaría a corroborar la monofilia y a resolver la posición de grandes tribus como Blaptini, Tenebrionini o Helopini, hasta ahora en politomía o bien, no representadas en la filogenia disponible.

### **Historia taxonómica de Helopini Latreille, 1802 con énfasis en el Nuevo Mundo**

Latreille (1802) erigió la familia Hélopiens y la distinguió por sus antenas simples, terminadas en artejos casi globosos, los palpos maxilares simples, ensanchados en el extremo y el labio inferior bífido. El autor incluyó seis géneros, entre ellos, *Helops* Fabricius, 1775. Solier (1848) y Redtenbacher (1858) mantuvieron la clasificación de Latreille, añadiendo géneros y especies europeos. Lacordaire (1859) reconoció al taxón como la tribu Helopides y la dividió en cinco grupos: Apocryphides, Adeliides, Misolampides, Helopides vrais y Penthides. Caracterizó a los Helopides vrais por las antenas largas y delgadas, deprimidas en su extremo, con los dos o tres penúltimos artejos mucho más largos que anchos y más o

menos triangulares, los ojos transversos, el protórax raramente convexo, frecuentemente contiguo a los élitros y con una muesca hacia adelante; el pronoto distintivo de los flancos, el proceso intercoxal y el metasterno variables, el cuerpo áptero o alado. Allard (1878, 1877) llevó a cabo la revisión de los *Helopides vrais* de Lacordaire y amplió la caracterización morfológica al mentón, el epistoma y los tarsos.

El trabajo taxonómico de la tribu solo ha sido continuo en la región Paleártica (p. ej. Reitter, 1922, Ardoin 1958, Español 1961, Nabozhenko 2001, 2008). Actualmente comprende 45 géneros y 693 especies; está representada en todas las regiones biogeográficas con excepción de la Australiana (Gebien 1943; Doyen *et al.* 1989; Aalbu *et al.* 2002b; Nabozhenko 2008). En el análisis filogenético de Tenebrionidae de Doyen y Tschinkel (1982), Helopini forma un clado con Opatrini y Ulomini, apoyado por el tamaño de la célula recurrente y la forma no diferenciada del lóbulo I del coxito de la hembra.

Se reconocen cuatro géneros en América: *Helops* Fabricius, 1775, *Nautes* Pascoe, 1866, *Tarpela* Bates, 1870 y *Odocnemis* Allard, 1876 (Blackwelder 1946, Flores 1998, Nabozhenko 2001). Sin embargo, y como se explica a continuación, la circunscripción de *Helops*, *Nautes* y *Tarpela* ha cambiado notablemente a través del tiempo. En el siglo XIX llegaron a proponerse hasta 11 géneros en el continente, ocho de los cuales fueron sinonimizados posteriormente con *Helops*.

*Helops* está conformado por nueve especies paleárticas y 70 americanas (Blackwelder 1946, Nabozhenko 2008, Aalbu *et al.* 2002b). Fue descrito considerando solamente las estructuras cefálicas de *H. caeruleus* (Linnaeus, 1758), una especie europea (Fabricius 1775, 1777). Posteriormente, la mayor parte de las especies paleárticas reconocidas por Lacordaire (1859) y Allard (1876, 1877) fueron transferidas por Reitter (1922) y Nabozhenko (2008) a los géneros *Entomogonus*, *Probaticus* y *Pseudoprobaticus*. En lo que respecta a la fauna americana, Horn (1870), reconoció 23 especies norteamericanas. Más tarde, Allard (1876, 1877), en la revisión mundial de la tribu, reconoció a *H. opacus* y reubicó las otras 22 especies y otras más que se describieron en años

posteriores en seis géneros: *Coscinopter*, *Coscinoptilix* y *Diastixus*, exclusivamente americanos, y *Stenomax*, *Nesotes* y *Catomus* con distribución holártica. Champion (1887) sinonimizó *Coscinopter*, *Cosninoptilix*, *Diastixus* y *Stenomax* con *Helops*. En el mismo tenor, otros dos géneros descritos para la tribu en América, *Biomorphus* Motschulsky, 1872 y *Stenotichus* LeConte, 1862, fueron sinonimizados con *Helops* por Aalbu (1995) y Bouchard *et al.* (2005), respectivamente.

A diferencia de *Helops* y *Tarpela*, *Nautes* es un género endémico de América. Está conformado por 29 especies y se distribuye desde México hasta Colombia, incluyendo las Antillas. En la descripción original, Pascoe (1866) se refirió a lo retraído de la cabeza, la forma de las piezas bucales, las antenas, el protórax, los élitros y las patas. Mencionó como carácter diagnóstico el tercer artejo del tarso anterior bilobulado, con el cuarto pequeño, inserto entre los lóbulos. Más tarde, Bates (1870) enfatizó la presencia del mesosterno horizontal con una muesca triangular en su porción anterior, siendo éste un carácter útil para diferenciarlo de *Tarpela*. Finalmente, Champion (1887) resaltó los colores brillantes metálicos de *Nautes* y el proceso prosternal amplio y corto en especies convexas como *N. varians* y siempre protuberante, muy horizontal y acuminado en *N. fervidus*, designada por el autor como la especie tipo. Champion (1887) describió la mayoría de las especies hasta ahora conocidas dentro del género y señaló la alta probabilidad de que estuviera extensamente representado en Sudamérica tropical. La circunscripción de *Nautes*, sin embargo, no ha sido totalmente estable. Champion (1887), a diferencia de Allard (1877), ubicó a *Nautes farctus* en *Helops* y a *N. eximius* en *Tarpela*. Más recientemente, Doyen (1988) indicó que las dos especies mexicanas de Helopini descritas por él, *Helops noguerai* y *H. scintillatus*, presentaban caracteres que también se encuentran en *Nautes* (p. ej. *N. nitidissimus*).

Al igual que *Helops*, *Tarpela* presenta una distribución más amplia y una morfología más diversa que *Nautes*. Está conformado por 17 especies asiáticas y 57 americanas. En la descripción original, Bates (1870) propuso que *Tarpela* era



cercano a *Nautes* y se diferenciaba de éste por el mesosterno, que está en declive, y por el proceso prosternal, que es oblicuo. Allard (1876, 1877) propuso a *Lamperos* como un subgénero de *Tarpela*, mismo que fue sinonimizado por Champion (1887), quien también describió numerosas *Tarpela* neotropicales y advirtió que el grupo era heterogéneo. Descartó la forma del prosterno y del mesosteno como caracteres diagnósticos, pues al menos siete especies descritas por él exhibían la configuración de *Nautes*. Para Champion el carácter más común en *Tarpela* era la presencia de alas, aun cuando *T. durangoensis* y *T. corpulenta*, descritas por él, son ápteras. Estas especies fueron reubicadas por Blackwelder (1946) en *Helops*, al igual que *Tarpela inanis*.

Champion (1887, 1893) retuvo sólo tres géneros con el fin de simplificar su trabajo. Debido al conflicto en el reconocimiento y la circunscripción de los géneros de Helopini en el Nuevo Mundo, se evaluó la clasificación vigente a través de un análisis filogenético.

# A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) indicates the need for profound rearrangements of the classification

Paulina Cifuentes-Ruiz<sup>1</sup>, Santiago Zaragoza-Caballero<sup>1</sup>,  
Helga Ochoterena-Booth<sup>2</sup>, Miguel Ángel Morón<sup>3</sup>

**1** Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70-153, México, Distrito Federal. C. P. 04510 **2** Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70-153, México, Distrito Federal. C. P. 04510 **3** Instituto de Ecología, A. C., A. P. 63, Xalapa, Veracruz, 91000, México

Corresponding author: Paulina Cifuentes-Ruiz (paulinacifruz@yahoo.com.mx)

Academic editor: P. Bouchard | Received 20 December 2013 | Accepted 19 April 2014 | Published 12 June 2014

<http://zoobank.org/CCC9E426-368A-4C1C-BFB6-8C8517B41E1B>

**Citation:** Cifuentes-Ruiz P, Zaragoza-Caballero S, Ochoterena-Booth H, Morón MA (2014) A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) indicates the need for profound rearrangements of the classification. In: Bouchard P, Smith AD (Eds) Proceedings of the Third International Tenebrionioidea Symposium, Arizona, USA, 2013. ZooKeys 415: 191–216. doi: 10.3897/zookeys.415.6882

## Abstract

Helopini is a diverse tribe in the subfamily Tenebrioninae with a worldwide distribution. The New World helopine species have not been reviewed recently and several doubts emerge regarding their generic assignment as well as the naturalness of the tribe and subordinate taxa. To assess these questions, a preliminary cladistic analysis was conducted with emphasis on sampling the genera distributed in the New World, but including representatives from other regions. The parsimony analysis includes 30 ingroup species from America, Europe and Asia of the subtribes Helopina and Cyldrinitina, plus three outgroups, and 67 morphological characters. Construction of the matrix resulted in the discovery of morphological character states not previously reported for the tribe, particularly from the genitalia of New World species. A consensus of the 12 most parsimonious trees supports the monophyly of the tribe based on a unique combination of characters, including one synapomorphy. None of the subtribes or the genera of the New World represented by more than one species (*Helops* Fabricius, *Nautes* Pascoe and *Tarpela* Bates) were recovered as monophyletic. Helopina was recovered as paraphyletic in relation to Cyldrinitina. One Nearctic species of *Helops* and one Palearctic species of *Tarpela* (subtribe Helopina) were more closely

related to species of *Cylindrinotina*. A relatively derived clade, mainly composed by Neotropical species, was found; it includes seven species of *Tarpela*, seven species of *Nautes*, and three species of *Helops*, two Nearctic and one Neotropical. Our results reveal the need to deeply re-evaluate the current classification of the tribe and subordinated taxa, but a broader taxon sampling and further character exploration is needed in order to fully recognize monophyletic groups at different taxonomic levels (from subtribes to genera).

### Keywords

External morphology, Holarctic genera, Neotropical clade, Neotropical genera, male and female genitalia, polyphyly, polytomy, paraphyletic Helopini

## Introduction

The tribe Helopini Latreille, 1802 currently contains two subtribes (*Cylindrinotina* and *Helopina*), 42 genera, and 686 species (Gebien 1943, Blackwelder 1946, Nabozhenko and Löbl 2008). A significant part of this richness is concentrated in the Palearctic Region, for which a recent catalogue is available (Nabozhenko and Löbl 2008) and where taxonomic work has been relatively constant. In contrast, only four genera are recognized for the New World, three of which are Holarctic: *Helops* Fabricius, 1775; *Tarpela* Bates, 1870; *Odocnemis* Allard, 1876, and one is exclusively Neotropical: *Nautes* Pascoe, 1876. *Odocnemis* is currently classified in the subtribe *Cylindrinotina*, *Helops* and *Tarpela* in the subtribe *Helopina*, and *Nautes* has not been classified in a subtribe because it is not included in the catalogue of Nabozhenko and Löbl (2008) as it is not present in the Palearctic region.

*Helops*, the type genus of the tribe, was described by Fabricius (1775) based on a few cephalic structures, such as the maxillary and labial palps, the labium, and the antennae of a European species, *H. caeruleus* (Linnaeus, 1758). In the following centuries more than two hundred Palearctic species were added to this genus, but subsequent regional taxonomic revisions transferred most of them to other genera, leaving *Helops* with nine species in the region (Reitter 1922, Nabozhenko and Löbl 2008). With one exception, no such revisions have taken place for the American component of the tribe, currently composed of 150 species. In the first synoptic work for the family in North America, Horn (1870) listed 23 species of *Helops* and *Stenotrichus rufipes* LeConte, 1851, which was placed in Amphidorini, but later synonymized with *Helops* (Bouchard et al. 2005). Allard (1876, 1877), author of the only world revision of the tribe, recognized *Helops opacus* LeConte, 1859 and reassigned the remaining species among the following genera: *Diastixus* Allard, 1876 and *Coscinoptilix* Allard, 1877 with exclusively American distribution, and *Stenomax* Allard, 1876, *Nesotes* Allard, 1876 and *Catomus* Allard, 1876, with Palearctic distributions. The *Stenomax* subgenus *Omaleis* Allard, 1877, which included three species from California, was recently synonymized with *Odocnemis* Allard, 1876 by Nabozhenko (2001a). Allard included three other genera for the continent: *Hegemona* Laporte de Castelnau, 1840, *Nautes*, and *Tarpela*, which were described from Neotropical species. *Hegemona* was later transferred to *Stenochiinae*

(Doyen 1987). Twenty-six species of *Nautes* are Neotropical (Blackwelder 1946, Papp 1961, Steiner 2006) while *Tarpela* currently contains three Nearctic species (Gebien 1943, Papp 1961), 51 Neotropical species (Blackwelder 1946) and 15 species from Asia, mainly from Japan (Nabozhenko and Löbl 2008).

In the monumental *Biologia Centrali-Americana*, Champion (1887, 1893) described approximately half of the current Helopini species known from North and Central America. Even though he was aware of the heterogeneity of the group, he synonymized Allard's five genera with *Helops*. In his opinion, retaining Allard's names for the species originally placed in *Helops* would have required him to propose generic names for the species in *Nautes* and *Tarpela*. Unlike *Helops*, the genera *Tarpela* and *Nautes* have more detailed taxonomic descriptions and were thought to be closely related (Bates 1870). The configuration of the prosternum and mesosternum were the main characters proposed to differentiate the two genera (Bates 1870). Champion (1887) considered these characters to be inconsistent, changing Allard's classification by transferring two species from *Nautes* to *Helops* and *Tarpela*: *N. farctus* (LeConte, 1858) and *N. eximia* (Bates, 1870), respectively. More recently, Doyen (1988) described two Mexican species of the tribe: *Helops scintillatus* and *H. noguerai*, but had problems assigning them to this genus because they shared characters with some species currently placed in *Nautes*.

In short, this diverse tribe includes two subtribes and multiple genera with worldwide distributions (Gebien 1943) and with different and conflicting circumscriptions, at least in the Holarctic and Neotropical components, considering from three (Champion 1887, 1893) to seven genera (Allard 1877). For the reasons detailed above, an evaluation of the recent classification seems necessary. A phylogenetic approach including all taxa is at this moment unrealistic, but a well design taxon sampling could shed light upon the naturalness of the genera and provide a basis for further research strategies aiming to translate phylogenetic hypotheses into natural classifications. The goals of this work are to explore and codify the morphological variation observed within the Neotropical helopines, for the first time test the monophyly of the subtribe Helopina and of three of the four genera present in the New World (two genera belonging in subtribe Helopina plus *Nautes* that is currently unassigned), and highlight issues in the current classification to provide guidance for future studies.

## Methods

### Phylogenetic data: taxon sampling (Table 1)

The subtribes *Cylindrinotina* and *Helopina* (Nabozhenko and Löbl 2008) were represented in the dataset by three and 20 species respectively. Taxa from three biogeographic regions were included in the sample: six Nearctic species of *Helops sensu* Champion (1887, 1893), one Nearctic species of *Odocnemis sensu* Nabozhenko (2001a), one Palearctic species from each of the following genera representing both subtribes: *Entomogonus* Solier, 1848; *Helops*, *Nalassus* Mulsant, 1854; *Probaticus* Seidlitz, 1896;

**Table 1.** Taxon sampling.

	Tribe	Subtribe	Species		Geographic distribution	
			Species	Author		
Ingroup	Helopini	Cylindrinotina	<i>Nalassus plebejus</i>	Küster, 1850	Europe, Asia	
			<i>Odocnemis californicus</i>	(Mannerheim, 1843)	Mexico, U.S.A.	
			<i>Stenomax aeneus</i>	Scopoli, 1763	Europe	
		Helopina		<i>Entomogonus peryronis</i>	Reiche, 1861	Asia
				<i>Helops aereus</i>	Germar, 1824	U.S.A.
				<i>H. cisteloides</i>	Germar, 1824	U.S.A.
				<i>H. färcetus</i>	LeConte, 1858	U.S.A.
				<i>H. inanis</i>	Allard, 1877	Mexico
				<i>H. insignis</i>	Lucas, 1846	North of Africa
				<i>H. perforatus</i>	Horn, 1880	Mexico, U.S.A.
				<i>H. punctipennis</i>	LeConte, 1870	U.S.A.
				<i>H. rossii</i>	Germar, 1817	Europe
	<i>H. rufipes</i>			(LeConte, 1851)	Mexico, U.S.A.	
	<i>Probaticus tentyrioides</i>			Küster, 1851	Asia, Europe	
	<i>Raiboscelis corvinus</i>			Küster, 1850	Asia, Europe	
	<i>Tarpela aerifera</i>			Allard, 1876	Mexico, Central America	
	<i>T. browni</i>			Bates, 1870	Nicaragua	
	<i>T. contigua</i>			Champion, 1887	Mexico	
	<i>T. cordicollis</i>	Marseul, 1876	Japan			
	<i>T. costata</i>	Champion, 1887	Mexico, Nicaragua			
	<i>T. depressa</i>	Champion, 1887	Mexico			
	<i>T. reticulata</i>	Champion, 1887	Honduras			
	<i>T. torrida</i>	Champion, 1887	Mexico			
unassigned		<i>Nautes belti</i>	Allard, 1877	Central America		
		<i>N. enoplopoides</i>	Champion, 1887	Guatemala		
		<i>N. fervidus</i>	Pascoe, 1866	Mexico, Central America		
		<i>N. magnificus</i>	Champion, 1887	Guatemala		
		<i>N. splendens</i>	Champion, 1887	Panama		
		<i>N. striatipennis</i>	Champion, 1887	Mexico		
Outgroup	Ulomini	<i>Uloma mexicana</i>	Champion, 1886	Mexico, Central America		
		<i>Hypogena biimpressa</i>	Champion, 1886	Mexico, Central America, South America		
	Tenebrionini		<i>Tenebrio molitor</i>	Linnaeus, 1758	global	

*Raiboscelis* Allard, 1876; *Stenomax* Allard, 1876; *Tarpela*, and seven Neotropical species of *Nautes* and *Tarpela* according to Champion (1887, 1893). This sampling also takes into account morphological variation and tries to include all genera recognized at some point for the Neotropics. *Helops occidentalis* (Allard, 1876), *H. sumptuosus* (Allard, 1877) and *H. seriatus* (Allard, 1877) are not included because of lack of material. Two species of the tribe Ulomini: *Uloma mexicana* Champion, 1886 and *Hypogena biimpressa* Champion, 1886, as well as *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 from the tribe Tenebrionini were incorporated as outgroups.

Specimens were kindly loaned by curators at the following national and international institutions:

<b>AMNH</b>	American Museum of Natural History, New York, NY, USA (Lee Herman)
<b>BNHM</b>	The Natural History Museum, London, U. K. (Max Barclay)
<b>CASC</b>	California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA (Dave Kavanaugh)
<b>CNIN</b>	Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, Mexico (Santiago Zaragoza Caballero)
<b>EMEC</b>	Essig Museum of Entomology, University of California, Berkeley, CA, USA (Peter T. Oboyski)
<b>FMNH</b>	Field Museum of Natural History, Chicago, IL, USA (James Boone)
<b>HNHM</b>	Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary (Otto Merkl)
<b>IEXA</b>	Colección entomológica, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, Mexico (Miguel Ángel Morón & Delfino Hernández)
<b>MNHN</b>	Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (Antoine Mantilleri)
<b>LACM</b>	Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA, USA (Weiping Xie)
<b>NMNH</b>	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, USA (Warren Steiner & David Furth)
<b>OSUC</b>	C. A. Triplehorn Insect Collection, Ohio State University, Columbus, OH, USA (Charles A. Triplehorn & Luciana Musetti)
<b>SBMNH</b>	Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, CA, USA (Michael Caterino)
<b>TAMU</b>	Texas A & M University Insect Collection, College Station, TX, USA (Edward Riley)
<b>UCDC</b>	Bohart Museum, University of California, Davis, CA, USA (Steve Heydon)
<b>ZMHB</b>	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin, Germany (Bernd Jaeger)

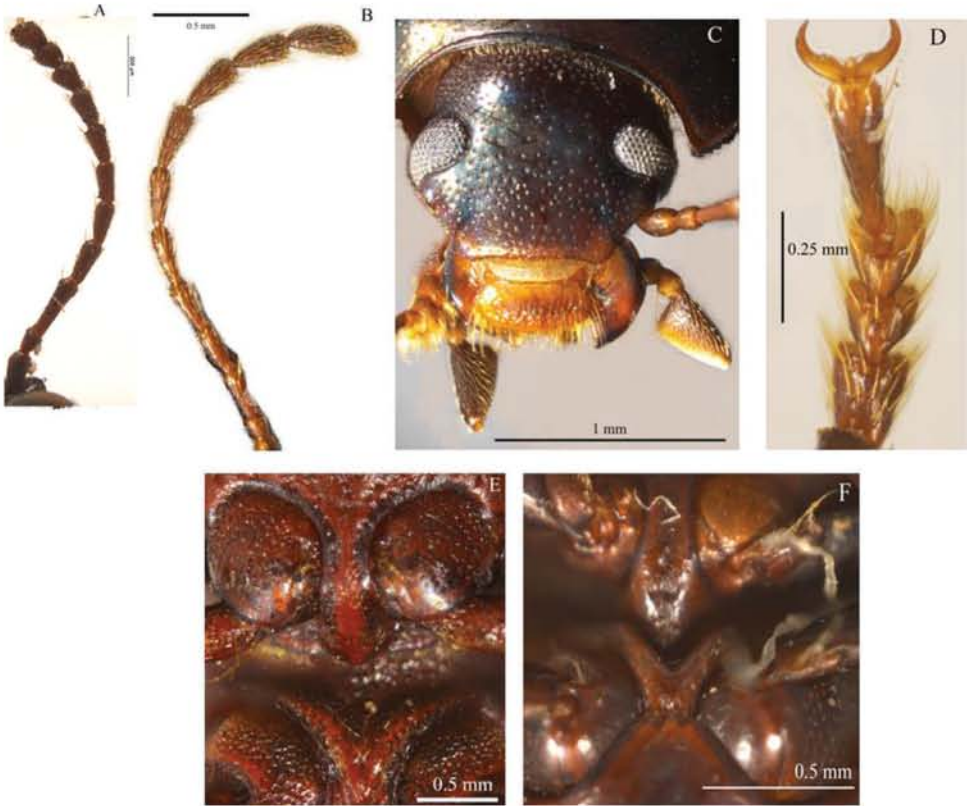
### **Phylogenetic data: characters**

Two hundred eighty-one specimens were examined with an Olympus SZH10 stereomicroscope (magnification: 17.5–350×) equipped with an ocular graticule for length measurements, and a drawing tube. Morphological characters were measured as follows: width of the head was measured across the vertex, length of the last antennomere in the female was measured along its longest edge; width was measured across its widest point; length of pronotum was measured along the midline from its anterior edge to its posterior edge; width was measured across its widest point. Puncture density follows modified conventions used by Paulsen (2005) and Smith et al. (2011): either confluent (separated by one or less than a puncture diameter), moderate (separated by 2–3 puncture diameters), or sparse (separated by 4 or more puncture diameters). Nomenclature and interpretation of female genital tract follows Tschinkel and Doyen (1980) and Doyen (1994).

Thirty-two characters correspond to external morphology; characters used in generic descriptions (Pascoe 1866, Bates 1870) or in previous phylogenetic studies (Doyen and Tschinkel 1982) were included (Figs 1, 2). The remaining 35 are based on male and female genitalia. Internal characters (Figs 3–6) were coded according to previous works (Antoine 1947, Doyen 1994, Flores 1996, Nabozhenko 2001a, Aalbu 2005, Rosas et al. 2011) independent of the fact that some were used to investigate other families as they are considered to be useful in Tenebrionidae as well (Rosas et al. 2011). Two characters (35, 43) plus two character states (67: 1, 2) were used for the first time. Female genitalia were dissected, cleared and stained following Tschinkel and Doyen (1980), replacing NaOH with KOH. Photographs were taken using a Leica microscope equipped with a camera Leica Z16 APO A. The imaging software used was Leica Application Suite 2.8.1.

In total, 44 binary and 23 multistate characters were coded and treated as non-additive. Individual consistency and retention indices (ci, ri) are provided for all characters from the consensus tree (synapomorphies have a value of 1 for both indices). Four additional characters (listed and explained at the end of the character list) were initially explored but removed from the final analysis due to their high homoplasy, assessed by a character removal methodology (see below).

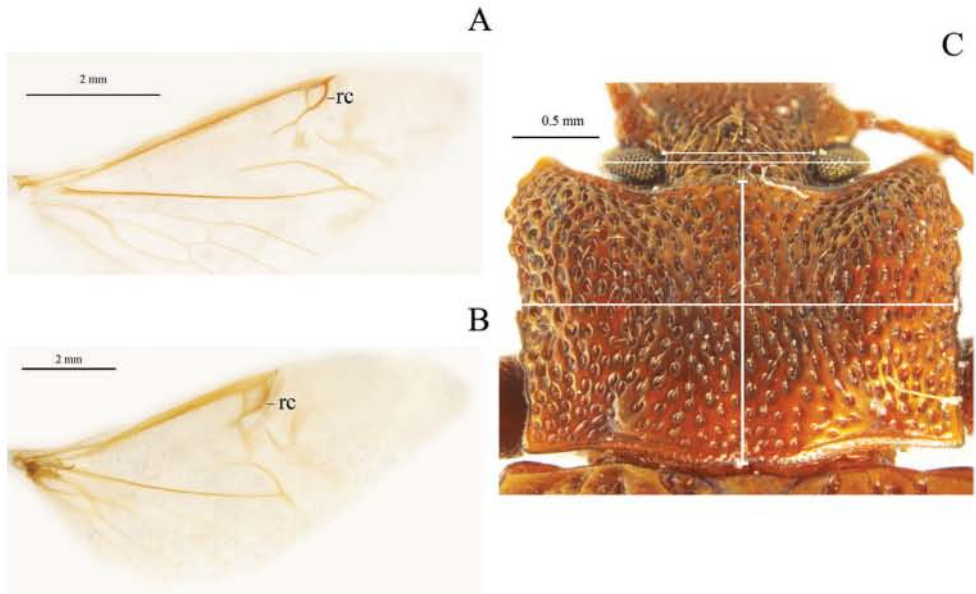
1. Shape of union between clypeus and frons: (0) clypeus slightly depressed, weak fronto-clypeal suture (Fig. 1C); (1) clypeus strongly depressed, evident fronto-clypeal suture (ci= 0.25; ri= 0.80).
2. Length of antennae (male): (0) short, slightly over posterior margin of pronotum; (1) long, clearly surpassing posterior margin of pronotum (ci= 0.33; ri= 0.50).
3. Shape of antennae: (0) filiform (Fig. 1B); (1) submoniliform (synapomorphy).
4. Length of third antennomere: (0) longer than apical antennomeres (Fig. 1A); (1) shorter than or as long as apical antennomeres (Fig. 1B) (ci= 0.14; ri= 0.57).
5. Size of last antennomere (female): (0) almost as long as wide or wider than long (Fig. 1A); (1) 2.5 or more times as long as wide; (2) 1.5-2 times as long as wide (Fig. 1B) (ci= 0.30; ri= 0.30).
6. Head width (Fig. 2C): (0) 1.5 times width of intraocular space; (1) less than 1.5 times width of intraocular space (ci= 0.25; ri= 0).
7. Length of inner edge of maxillary palp (male): (0) 1-1.5 times length of posterior edge; (1) 1.6-2.5 times length of posterior edge; (2) 2.6-2.9 times length of posterior edge (Fig. 1C) (ci= 0.18; ri= 0.25).
8. Pronotum disk surface: (0) gibbous (Fig. 2C); (1) not gibbous (ci= 0.33; ri= 0.50).
9. Density of pronotum punctures: (0) very dense or confluent; (1) moderately dense; (2) sparse (ci= 0.25; ri= 0.40).
10. Depth of pronotum punctation: (0) deep (more than 20  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 2C); (1) medium (10-20  $\mu\text{m}$ ); (2) shallow (less than 10  $\mu\text{m}$ ) (ci= 0.25; ri= 0.64).
11. Setae of head and pronotum (observed at a magnification up to 140X): (0) present; (1) not evident (ci= 0.50; ri= 0.60).



**Figure 1.** Examples of external characters (mainly diagnostic), traditionally used in *Helops*, *Tarpela* and *Nautes*, (number of character : character state): **A** broad apical antennomere (5:0), shorter than the third antennomere (4:0) illustrated from *Helops aereus* Germar **B** filiform apical antennomeres (5:2), as long as the third antennomere (4:1) illustrated from *Nautes fervidus* Pascoe **C** male maxillary palps with length of inner edge 2.6–2.9 times the length of posterior edge (7:2) illustrated from *Nautes chrysomeloides* Champion **D** third lobate segment of male tarsi (30:0) and short fourth tarsomere (31:0) illustrated from *N. fervidus* **E** not prominent prosternum (27:1) in *Helops cisteloides* Germar **F** prominent-acute prosternum (27:0) in *N. fervidus*.

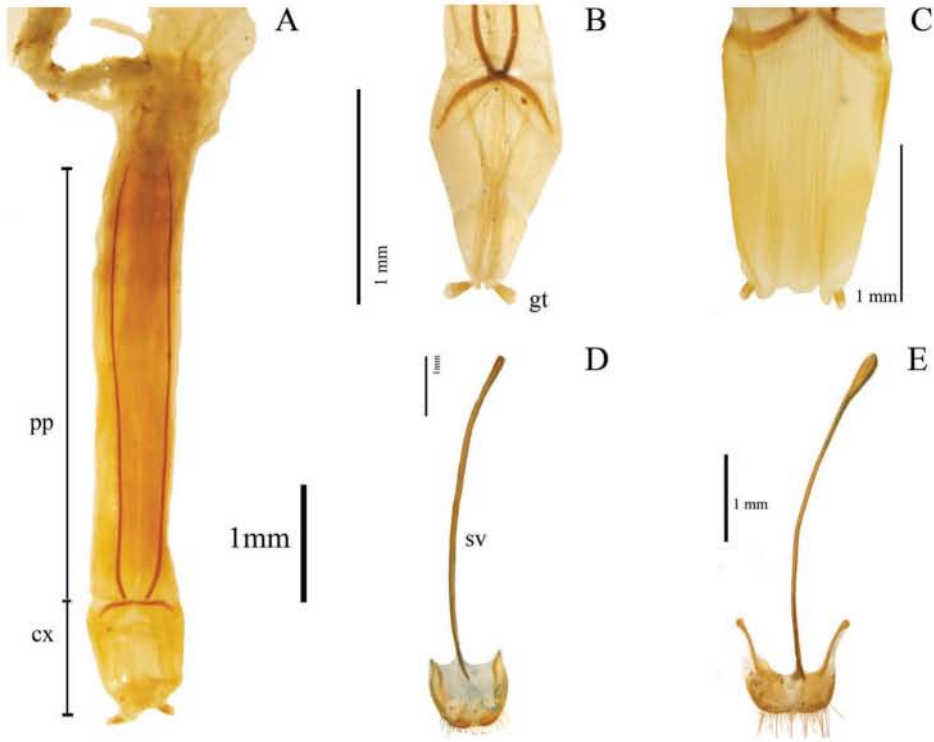
12. Width of lateral carinae of pronotum: (0) lateral carinae 2-5 times width of anterior carinae; (1) lateral carinae less than 2 times width of anterior carina (ci= 0.33; ri= 0.50).
13. Shape of anterior angles of pronotum: (0) acute; (1) blunt or slightly acute; (2) straight (ci= 0.25; ri= 0.40).
14. Lateral sides of pronotum: (0) with crenate carinae; (1) with smooth carinae; (2) without conspicuous carinae (ci= 0.40; ri= 0.40).
15. Shape of posterior angles of pronotum: (0) straight; (1) acute; (2) blunt; (3) obtuse (ci= 0.40; ri= 0.40).
16. Projection of posterior angles of pronotum: (0) strong; (1) weak (Fig. 2C) (ci= 0.50; ri= 0.50).





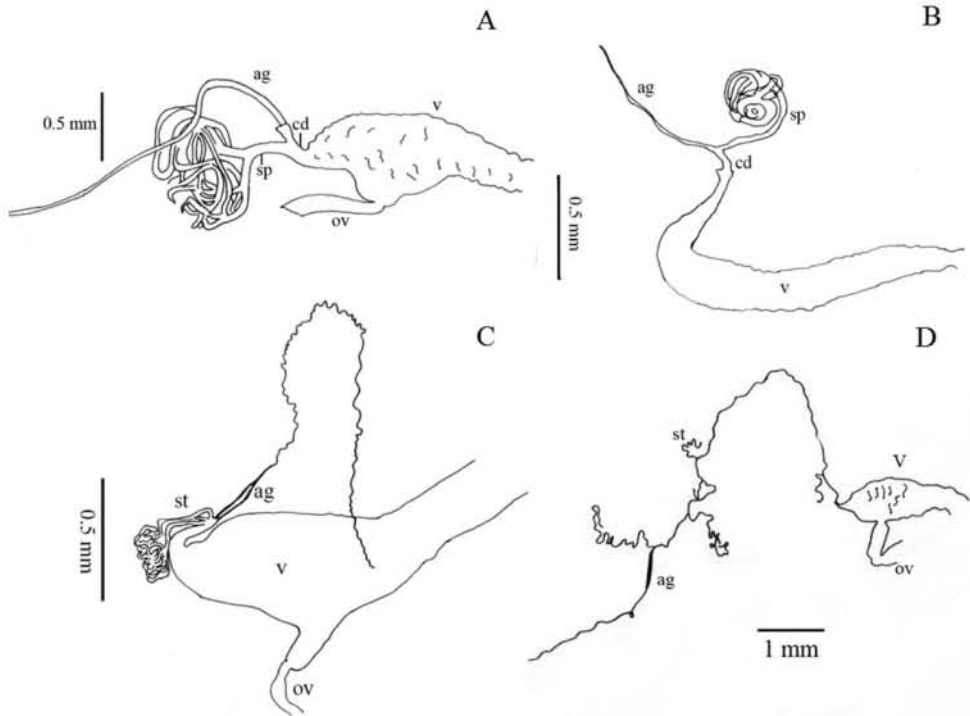
**Figure 2.** Examples of non-traditional external characters in Helopini: **A** reduced recurrent cell (rc) (26:0) in fully developed wing (25:1) of *Helops californicus* Mannerheim **B** wide recurrent cell (rc) (26:1) in fully developed wing (25:1) of *Tarpela aerifera* Allard **C** head width and interocular width (6:0) and pronotum width and length (18:0) in *Tarpela costata* Champion 1887, showing a gibbous pronotum disk surface (8:0), with very dense (9:0) and very deep (10:0) pronotum punctures.

17. Posterior margin of pronotum: (0) convex; (1) straight; (2) bisinuate (Fig. 2C) (ci= 0.40; ri= 0.66).
18. Pronotum shape: (0) rectangular (its width 1.5 times or more its length) (Fig. 2C); (1) almost square (its width less than 1.5 its length) (ci= 0.50; ri= 0.92).
19. Propleura texture: (0) strongly rugose or punctated; (1) smooth or slightly rugose or punctated (ci= 0.20; ri= 0.33).
20. Elytra shape in lateral view: (0) strongly arcuate; (1) slightly arcuate; (2) more evident towards the middle and posteriorly (ci= 0.33; ri= 0.42).
21. Pronotum tegument: (0) smooth; (1) chagrined (ci= 0.16; ri= 0.28).
22. Elytra punctures: (0) in grooves; (1) in rows (ci= 0.12; ri= 0.50).
23. Shape of elytral interstriae: (0) convex; (1) flat; (2) acute (ci= 0.16; ri= 0.09).
24. Elytral tegument: (0) lustrous; (1) dull (ci= 0.14; ri= 0.33).
25. Metathoracic wings: (0) brachypterous or not evident; (1) fully developed (Figs 2A–B) (ci= 0.11; ri= 0.38).
26. Size of recurrent cell: (0) reduced (due to the approximation of the radial cross-vein to the recurrent radius) (Fig. 2A); (1) wide (due to the separation of the radial cross-vein to the recurrent radius) (Fig. 2B) (ci= 0.50; ri= 0.75).
27. Shape of prosternal process apex in ventral view: (0) strongly projected (Fig. 1F); (1) weakly, or not projected (Fig. 1E) (ci= 0.25; ri= 0.40).



**Figure 3.** Internal morphological characters (female genitalia) in Helopini: **A** length of paraproct (pp) three or more times length of coxite (cx) (39:0) illustrated from the ovipositor of *Helops cisteloides* Germar **B** long gonostyles (gt) (37:1) with wide apex (38:1), represented by the ovipositor of *Odocnemis exaratus* Germar, not included in the analysis **C** reduced gonostyles (37:0), with base as wide as apex (38:0) represented by the ovipositor of *Tarpela micans* (Fabricius), not included in the analysis **D** blunt, narrow apex of eighth sternite (33:0), not evident arms (34:1) and not dilated distal end of the spiculum ventrale (sv) (35:1) illustrated from *H. cisteloides* **E** trapeziform apex of eighth sternite (33:1), evident arms (34:0) and dilated distal end of spiculum ventrale (35:0), represented by sclerite of *O. exaratus*.

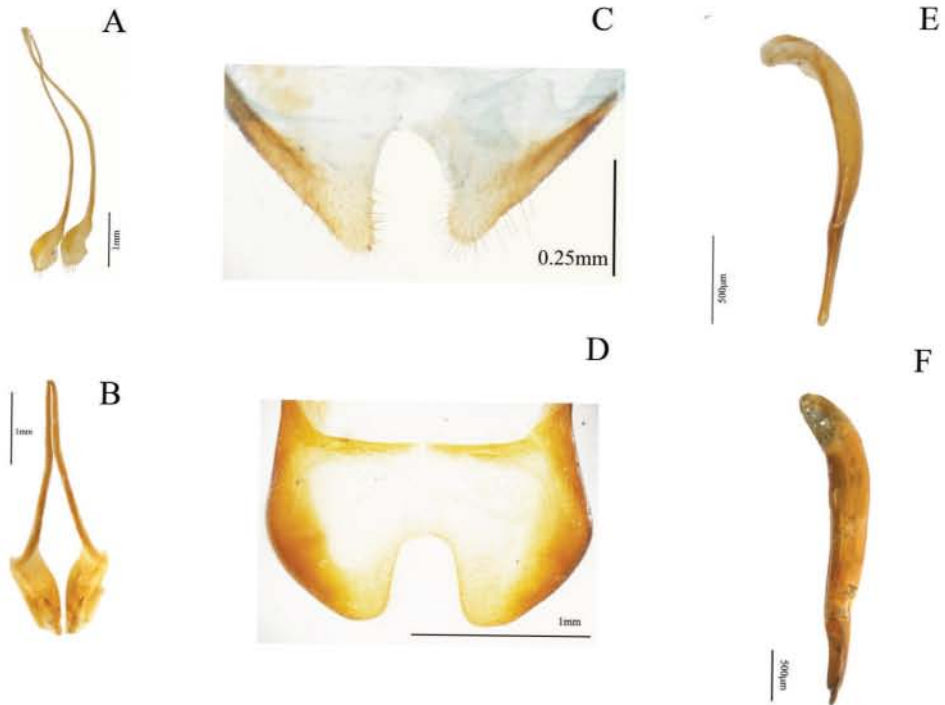
28. Shape of prosternal process apex in lateral view: (0) straight; (1) declivous (ci= 0.14; ri= 0.25).
29. Density of leg punctures: (0) femur punctures sparser than tibia punctures; (1) density of femur and tibia punctures similar (ci= 0.14; ri= 0.53).
30. Shape of third tarsomere: (0) lobate (Fig. 1D); (1) not lobate (ci= 0.16; ri= 0.54).
31. Size of fourth tarsomere: (0) shorter than third tarsomere (Fig. 1D); (1) as long as third tarsomere (ci= 0.20; ri= 0.66).
32. Density of punctures and pubescence of abdominal ventrites (male): (0) high towards middle of ventrites 1-3; (1) homogeneous on ventrites 1-5; (2) high towards middle of ventrites 1-5 (ci= 0.15; ri= 0.42).
33. Shape of inner sternite VIII (female): (0) blunt and narrow (Fig. 3D); (1) trapeziform or blunt and wide (Fig. 3E) (ci= 0.33; ri= 0).



**Figure 4.** Internal morphological characters (female genitalia) representing the different morphological types found in our sample of Helopini ag= accessory gland, sp= spermatheca, st= spermathecal tube(s), cd= common duct of accessory gland and spermatheca, v= vagina, ov= oviduct: **A** infundibular vagina (40:0), single spermatheca branched near its base (41:0, 42:0) and accessory gland in the common duct (49:1) illustrated from *Helops insignis* Germar representing the helopid type (Nabozhenko 2001b, 2002a, 2002b, 2005) **B** vagina strongly curved and narrowed before the apex (40:1), single spermatheca not branched near the base (41:0, 42:1) illustrated from *Nalassus plebejus* Küster representing the nalassoid type (Nabozhenko 2001b, 2002a, 2002b) **C** female genital tract with three serial spermathecal tubes (41:1) close to each other (43:0) and terminal accessory gland (49:2) in *Helops farctus* LeConte, illustrating the pattern previously reported for some Pimeliinae species (Doyen 1994), here reported for the first time in Tenebrioninae **D** distant spermathecal tubes (43:1) in *Helops perforatus* Horn with terminal accessory gland (49:2), illustrating a pattern described here for the first time. Total length of the accessory gland is not represented in **A** and **B**.

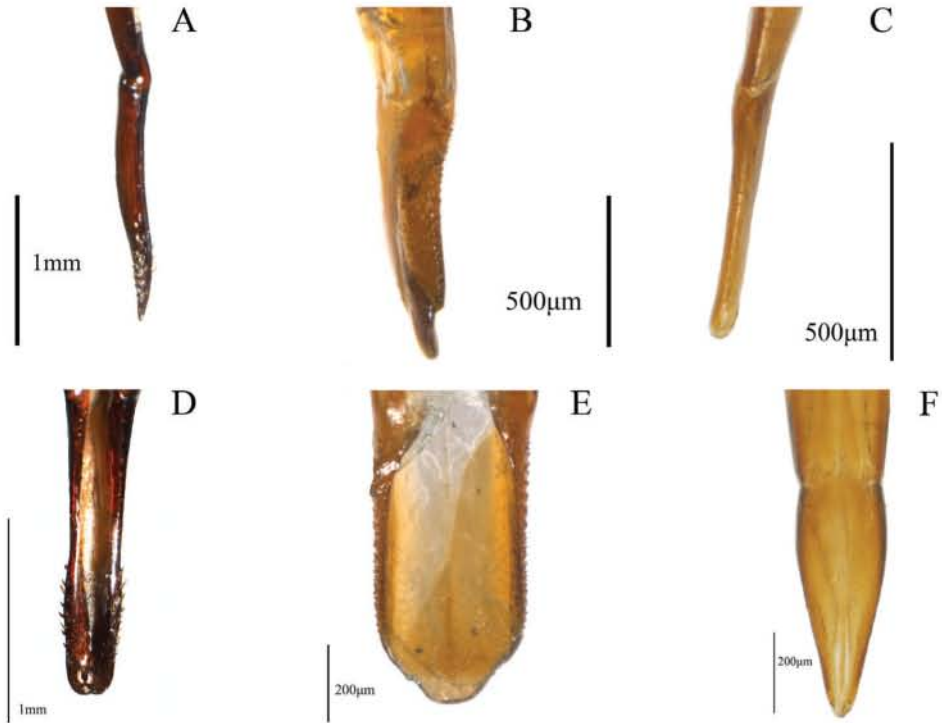
34. Arms of spiculum ventrale (female): (0) evident (Fig. 3E); (1) not evident (Fig. 3D) (ci= 0.20; ri= 0.33).
35. Shape of distal end of stalk of spiculum ventrale (female): (0) round or oval and dilated (Fig. 3E); (1) round but not dilated (Fig. 3D) (ci= 0.50; ri= 0.80).
36. Length/width ratio of gonostyles (female): (0) length twice or more its width; (1) length less than twice its width (ci= 0.25; ri= 0.25).
37. Relative length of coxites (female): (0) 8 or more times gonostyle length (Fig. 3C); (1) less than 8 times gonostyle length (Fig. 3B) (ci= 0.33; ri= 0.33).

38. Shape of gonostyles (female): (0) apex as wide as base (Fig. 3C); (1) with apex wider than base (Fig. 3B) (ci= 0.25; ri= 0.62).
39. Relative length of paraproct (female): (0) three or more times coxite length (Fig. 3A); (1) two times coxite length; (2) as long as coxites; (3) less than coxite length (ci= 0.37; ri= 0.50).
40. Shape of vagina (female): (0) infundibular or sacciform, curved or not at the apex (i.e., at the connection with the spermatheca or common duct) (Fig. 4A–C); (1) sacciform and strongly narrowed and curved before the apex (Fig. 4B) (synapomorphy).
41. Number of spermathecal tubes: (0) one (Fig. 4A–B); (1) more than one (Fig. 4C–D) (synapomorphy).
42. Spermathecal tubes structure: (0) branched near the base (Fig. 4A); (1) not branched, branched at the base (looking like a fasciculus of tubes), or branched far from the base (Fig. 4B–D) (ci= 0.33; ri= 0.77).
43. Spermathecal tubes arrangement: (0) near to each other (Fig. 4C); (1) distant from each other (Fig. 4D) (ci= 0.50; ri= 0.50).
44. Common duct: (0) present; (1) absent (ci= 0.16; ri= 0).
45. Length of common duct of spermatheca and accessory gland: (0) long (Fig. 4D); (1) short (Fig. 4C); (2) intermediate (Fig. 4B) (ci= 0.20; ri= 0.27).
46. Position of common duct (female): (0) apical to vagina (Fig. 4A–D); (1) anterior to vagina apex (ci= 0.33; ri= 0).
47. Width of spermathecal tube(s) (female): (0) increases distally; (1) homogeneous width or gradually decreasing (ci= 0.50; ri= 0.66).
48. Texture of spermathecal tubes: (0) smooth; (1) annulate (synapomorphy).
49. Position of accessory gland: (0) emerging directly from the vagina, far from the spermatheca; (1) in the common duct (Fig. 4A–B); (2) terminal to the spermathecal tubes and common duct (Fig. 4C–D) (synapomorphy).
50. Arrangement of pleural rods of gastral spicula (male): (0) close towards the middle of their length (Fig. 5B); (1) close towards the proximal third; (2) close only at the end (Fig. 5A) (ci= 0.50; ri= 0.66).
51. Shape of pleural rods of gastral spicula (male): (0) straight or slightly curved (Fig. 5B); (1) strongly curved (Fig. 5A) (ci= 0.33; ri= 0.33).
52. Depth of notch of eighth sternite (male) measured as the ratio of sternite length (SL) and notch length (NL): (0) deep (SL/NL < 3) (Fig. 5C); (1) shallow (SL/NL > 3) (Fig. 5D); (2) without notch (ci= 0.50; ri= 0.81).
53. Width of notch of eighth sternite (male): (0) wide; (1) narrow (ci= 0.33; ri= 0).
54. Shape of lobes of eighth sternite (male): (0) notably and anteriorly wide (Fig. 5D); (1) narrow and acute or slightly blunt (Fig. 5C) (ci= 0.20; ri= 0.66).
55. Relative length of basal piece (male): (0) three or more times the length of parameres; (1) less than three times the length of parameres (Fig. 5E–F) (ci= 0.16; ri= 0).
56. Shape of parameres in lateral view (male): (0) sinuate (Fig. 6A); (1) straight or slightly curved (Fig. 6B–C) (ci= 0.25; ri= 0.57).
57. Setae on parameres (male): (0) present (Fig. 6D–E); (1) not evident (observed at a magnification up to 140X) (Fig. 6F) (ci= 0.25; ri= 0.66).



**Figure 5.** Internal morphological characters (male genitalia) representing the different morphological types found in our sample of Helopini: **A** pleural rods of gastral spicula close only at the end (50:2), representing the nalassoid type (Nabozhenko 2001b, 2002a), illustrated from *Stenomax aeneus* (Scopoli) **B** pleural rods of gastral spicula close towards the middle of their length (50:0), representing the helopiod type (Nabozhenko 2001b, 2002a, 2005), illustrated from *Tarpela micans* (Fabricius), not included in the analysis **C** narrow and acute lobes of eighth sternite (54:1) and deep notch (52:1) in *Helops farctus* LeConte **D** broad lobes of eighth sternite (54:0) and shallow notch (52:1) in *S. aeneus* **E** projected anterior part of basal piece (basal piece “J” shaped) in *Odocnemis californicus* Mannerheim (67:0) **F** anterior part of basal piece not projected in *Nautes fervidus* Pascoe (67:1), character state used for the first time in this study.

58. Distribution of evident setae on parameres (male): (0) covering apical half of parameres (Fig. 6D); (1) covering more than two thirds of parameres (Fig. 6E) (synapomorphy).
59. Sides of parameres in ventral view (male): (0) convergent to the apex, with a fusiform space in between (Fig. 6F); (1) not convergent (Fig. 6D–E) (ci= 0.50; ri= 0.92).
60. Constriction of the apex of parameres (male): (0) present (Fig. 6E); (1) absent (ci= 0.25; ri= 0.70).
61. Constriction of the apex of parameres (male): (0) strong; (1) weak (Fig. 6E) (ci= 0.33; ri= 0).
62. Shape of the apex of parameres (male): (0) blunt or straight (Fig. 6D); (1) acute (Fig. 6F); (2) fan shaped (ci= 0.50; ri= 0.80).



**Figure 6.** Aedeagal characters (male genitalia) representing the different morphological types found in or sample of Helopini: **A** evident setae (57: 0) representing the helopiod type (Nabozhenko 2001b, 2002a, 2005), distributed over half of the parameres (58: 0), illustrated from *Helops caeruleus* (Linnaeus), not included in the analysis (lateral view) **B** evident setae (57:0); representing the catomoid type (Nabozhenko 2006), distributed over two thirds of parameres (58:1) in *Nautes fervidus* Pascoe **C** not evident setae over parameres (57:1) representing the nalassoid type (Nabozhenko 2001b, 2002a, 2002b), illustrated from *Odocnemis californicus* Mannerheim **D** parameres not convergent (59:1), with blunt apex (62:0) in *H. caeruleus* (ventral view) **E** parameres not convergent (59:1) with weakly constricted apex (61:1) in *N. fervidus* **F** parameres convergent (59:0), with acute (60:1) not constricted apex (62:1) in *O. californicus*.

63. Apical projection of parameres in ventral direction (lateral and ventral view): (0) present; (1) absent (ci= 0.33; ri= 0.33).
64. Apical compression of parameres view laterally as a dorsal or dorso-ventral projection or keel: (0) present; (1) not evident (observed at a magnification up to 140X) (synapomorphy).
65. Width of parameres (male) at the middle: (0) narrower than basal piece (Fig. 6D); (1) as wide as basal piece (Fig. 6E–F) (ci= 0.25; ri= 0.57).
66. Shape of apex of median lobe (male): (0) blunt or with an inconspicuous notch; (1) lobate; (2) constricted (ci= 0.33; ri= 0.73).
67. Shape of anterior part of basal piece (male): (0) projected, basal piece “J” shaped (Fig. 5E); (1) not projected (Fig. 5F); (2) projected, basal piece “C” shaped (ci= 0.66; ri= 0.92).

**Removed characters:**

1. Width of pronotum: (0) widest towards the middle; (1) widest before middle; (2) widest at posterior margin or from middle to posterior margin.
2. Length of pronotum setae: (0) long (more than 100  $\mu\text{m}$ ); (1) short (less than 50  $\mu\text{m}$ ).
3. Projection of anterior angles of pronotum: (0) strong; (1) weak or absent.
4. Diameter of elytra punctures: (0) reduced (less than 200  $\mu\text{m}$ ); (1) large (more than 200  $\mu\text{m}$ ).

**Phylogenetic analysis**

The matrix was compiled using WinClada (Nixon 2002). Heuristic searches were conducted through NONA (Goloboff 1999) with multiple Tree Bisection and Reconnection (TBR) using 1,000 initial Wagner trees (mult\*1000), holding 20 trees per replication (hold/20) and expanding the memory for a final TBR to completion with up to 10,000 trees (max\*10000). The cladograms were rooted with *Uloma mexicana*. All most parsimonious trees (MPTs) found were collected, and ambiguously supported branches were collapsed in WinClada. Identical trees were then removed and a consensus was calculated using the option “Strict” in WinClada.

A simple sequential character removal analysis (modified after Davis et al. 1993) was carried out as implemented in WinClada (Nixon 2002), using the same search parameters as explained. The length of the resulting 71 consensus trees (one for each matrix resulting from the progressive removal of the 71 characters) was compared to determine the influence of each character in the topology of the consensus of the MPTs. In this way, four characters (listed above) were detected to particularly introduce conflict in the analysis due to high homoplasy values and were removed from the matrix. When removing each of these characters, the length of the consensus decreased by more than 30 steps and the resolution of the topology greatly improved. The final 67-character matrix (character listed and explained above) was then analyzed with the parameters described in the previous paragraph. These characters are mapped onto the consensus only if their optimization was not ambiguous and if they were present among all the MPTs. This was assessed using the option “Map Common synapomorphies” on the sub-menu “Synapomorphies” menu “Optimize” of TNT (Goloboff et al. 2003). The consensus was used to map homoplasy at the level of characters in WinClada; a metafile was created and the tree was edited using Corel Draw X6 (Corel Corporation 2012).

To evaluate statistical branch support, a bootstrap analysis was conducted with NONA (Goloboff 1999) through WinClada (Nixon 2002). For this analysis 1,000 replicates were conducted for each using 100 initial trees holding 20 trees and expanding the memory up to 1,000 trees (mult\*100 hold/20 max\*1000). Frequencies were calculated on the consensus of the 67-character matrix and only values above 50% are shown.

## Results

The 67-character matrix (Table 2) yielded 12 most parsimonious trees with 301 steps (length = L), a consistency index (ci) of 0.29, and a retention index (ri) of 0.59. The strict consensus (L=314; ci=0.28; ri=0.56) is presented in Figure 7. Six out of seven characters retrieved as synapomorphies are from internal morphology. Four synapomorphies correspond to the female genitalia: vagina strongly curved in the apex (character 40: state 1), more than one spermathecal tube (41:1), smooth texture of spermathecal tube (48:0), and terminal position of the accessory gland (49:2). Two synapomorphies correspond to the male genitalia: distribution of evident setae on the parameres (58:1), and presence of a dorsal projection or keel on the parameres (64:0). One synapomorphy corresponds to external morphology: the filiform shape of the antennae: (3:0). Although only six clades had bootstrap values over 50%, most clades are supported by a unique combination of at least two characters.

The consensus shows that the monophyly of the tribe Helopini is supported by one synapomorphy: the filiform antennae (3:0). In contrast, none of the subordinated taxa within Helopini is supported as monophyletic: neither the subtribes (Cylindrinotina and Helopina) nor the genera represented by more than one species: *Helops*, *Nautes*, or *Tarpela*. Cylindrinotina is nested within Helopina and *Tarpela cordicollis* (Marseul, 1824) plus *Helops aereus* Germar, 1824 (Helopina) are in turn nested within Cylindrinotina. *Helops* and *Tarpela* are polyphyletic, while *Nautes* is paraphyletic (*Helops farctus* LeConte, 1858, at some point transferred to *Nautes*, and *Tarpela aerifera* Allard, 1876 share a common ancestor with it).

From the sampled Palearctic Helopina, only *Helops rossii* Germar, 1817 and *H. insignis* Lucas, 1846 constitute a clade that is sister to the rest of the tribe, and is supported by the pubescent ventrites with homogeneous punctures (32:1).

An heterogeneous clade formed by three genera of Cylindrinotina, *Stenomax aeneus*, Scopoli, 1763, *Odocnemis californicus* (Mannerheim, 1843) and *Nalassus plebejus* Küster, 1850 plus two species of Helopina: *Tarpela cordicollis* and *Helops aereus* is supported by the following internal characters: evident arms of the spiculum ventrale (34:0), dilated distal end of stalk of the spiculum ventrale (35:0), parameres without evident setae (57:1), and parameres with a keel (64:0), the last recovered as a synapomorphy. *Helops aeneus* was placed in *Stenomax* by Allard (1876) before Champion's synonymization.

A large clade of mostly Neotropical species from the genera *Helops*, *Nautes* and *Tarpela*, plus two Nearctic species of *Helops*, was recovered with support from three characters: clypeus slightly depressed (1:0), more than one spermathecal tube (41:1) (retrieved as synapomorphy), and an accessory gland terminal to the spermathecal tubes (49:2) (retrieved as synapomorphy). *Helops punctipennis* LeConte, 1870 and *H. rufipes* (LeConte, 1851), both Nearctic, are supported as sister to this mostly Neotropical clade by two internal characters: the deep notch of the eighth sternite (52:0) and the lobate shape of the median lobe (66:1). The earlier divergent lineage within this mostly Neotropical species is a clade formed by *Tarpela contigua* Champion, 1887 and



**Table 2.** Matrix for the cladistics analysis of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrioninae, Tenebrionini); “-” represents inapplicable character states, “?” represents not observed data.

Taxon/character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Uloma mexicana</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1
<i>Helops punctipennis</i>	1	1	0	1	3	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1
<i>Entomogonus peyronis</i>	1	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	1
<i>Raiboscelis corvinus</i>	0	1	0	0	3	0	1	1	0	0	0	1	1	1	3	1	0	1	0	1
<i>Probaticus tentyrioides</i>	1	1	0	0	2	0	2	1	0	1	0	1	1	1	3	1	0	1	0	0
<i>Helops rossii</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1
<i>Helops insignis</i>	1	1	0	0	3	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	1
<i>Helops cisteloides</i>	1	1	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Nautes enoplopoides</i>	0	1	0	1	?	0	1	1	2	-	0	1	2	1	0	1	2	0	1	0
<i>Helops perforatus</i>	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Nautes striatipennis</i>	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1
<i>Helops farctus</i>	0	1	0	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0
<i>Nautes splendens</i>	0	1	0	1	2	0	2	1	2	2	1	0	0	1	0	1	2	0	1	0
<i>Tarpela browni</i>	1	1	0	1	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	1
<i>Tarpela torrida</i>	0	1	0	1	2	0	2	1	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	1	1
<i>Nautes magnificus</i>	0	1	0	1	2	0	1	0	1	2	1	0	1	1	1	1	2	0	1	0
<i>Tarpela depressa</i>	0	1	0	0	?	0	1	1	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1
<i>Nautes varians</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0
<i>Tarpela contigua</i>	0	0	0	1	2	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Nautes belti</i>	0	1	0	1	2	0	2	1	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1
<i>Nautes fervidus</i>	0	1	0	1	2	0	?	1	2	2	1	0	0	1	0	1	2	0	1	0
<i>Tarpela aerifera</i>	0	1	0	0	2	0	2	1	1	2	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1
<i>Tarpela reticulata</i>	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Helops rufipes</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	2	3	1	0	1	0	1
<i>Helops inanis</i>	0	1	0	0	2	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Tarpela costata</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	0
<i>Nalassus plebejus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1
<i>Helops aereus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>Odocnemis californicus</i>	1	1	0	0	2	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Stenomax aeneus</i>	1	1	0	0	2	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	2
<i>Tarpela cordicollis</i>	1	1	0	0	2	0	2	0	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Hypogena biimpressa</i>	1	0	1	0	2	1	2	1	1	0	2	0	0	1	0	1	2	1	0	1
<i>Tenebrio molitor</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	1	2	0	1	2	1	1	1

*Helops perforatus* Horn, 1880, supported by two internal characters: paraprot three or more times longer than the coxite (39:0) and the presence of a ventral projection at the parameres apex (63:0). *Helops inanis* Allard, 1877 and *Tarpela depressa* Champion, 1887 form a grade with respect to the remaining mostly Neotropical species. There is then a polytomy that includes *Tarpela torrida* Champion 1887, a clade with three *Tarpela* species including the type (*T. browni* Bates, 1870), and another clade that is mostly composed of *Nautes* species and includes all the sampled species of this genus,

**Table 2.** Continue.

Taxon/character					25				30				35				40				
<i>Uloma mexicana</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	?	1	0	0	3	0
<i>Helops punctipennis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0
<i>Entomogonus peyronis</i>	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Raiboscelis corvinus</i>	1	1	1	1	0	-	1	1	1	0	0	2	?	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Probaticus tentyrioides</i>	1	-	-	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Helops rossii</i>	1	0	1	0	0	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Helops insignis</i>	1	0	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Helops cisteloides</i>	1	1	1	0	0	-	1	1	0	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Nautes enoplopoides</i>	?	0	1	1	0	-	1	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Helops perforatus</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Nautes striatipennis</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Helops farctus</i>	1	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Nautes splendens</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	?	?	?	1	0
<i>Tarpela browni</i>	?	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Tarpela torrida</i>	?	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Nautes magnificus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Tarpela depressa</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Nautes varians</i>	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Tarpela contigua</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	?	0	0
<i>Nautes belti</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Nautes fervidus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Tarpela aerifera</i>	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Tarpela reticulata</i>	?	1	2	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Helops rufipes</i>	0	1	2	1	0	-	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Helops inanis</i>	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Tarpela costata</i>	0	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Nalassus plebejus</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Helops aereus</i>	1	1	0	0	0	-	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Odocnemis californicus</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Stenomax aeneus</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Tarpela cordicollis</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	0
<i>Hypogena biimpressa</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	2	0
<i>Tenebrio molitor</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	1	3	0	0

even the type (*N. fervidus* Pascoe, 1866). The internal clade containing the type species of *Tarpela* also includes *T. reticulata* Champion 1887 and *T. costata* Champion 1887, and is supported by three characters of the pronotum: the gibbous surface of the disk (8:0), the crenate carinae of the lateral sides (14:0), and the acute anterior angles (15:1), plus one internal female character: the relative length of the paraprot (39:0). The mostly *Nautes* clade also includes *Tarpela aerifera* and *Helops farctus*. This group is supported by the short size of the fourth tarsomere (31:0) and the constriction of the apex of the parameres (60:0).

**Table 2.** Continue.

Taxon/character				45			50			55			60							
<i>Uloma mexicana</i>	0	0	-	0	1	1	0	1	1	2	0	2	-	-	0	0	1	-	0	0
<i>Helops punctipennis</i>	0	0	-	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Entomogonus peyronis</i>	0	0	-	0	2	0	1	0	1	0	0	?	?	?	1	0	0	0	0	1
<i>Raiboscelis corvinus</i>	0	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Probaticus tentyrioides</i>	0	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Helops rossii</i>	0	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Helops insignis</i>	0	0	-	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Helops cisteloides</i>	0	0	-	0	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Nautes enoplopoides</i>	1	1	0	1	-	-	1	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>Helops perforatus</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Nautes striatipennis</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Helops farctus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Nautes splendens</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Tarpela browni</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Tarpela torrida</i>	1	1	0	1	2	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Nautes magnificus</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Tarpela depressa</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	2	0	-	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Nautes varians</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Tarpela contigua</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Nautes belti</i>	1	1	0	0	2	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Nautes fervidus</i>	1	1	0	1	-	-	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Tarpela aerifera</i>	1	1	0	1	-	0	1	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Tarpela reticulata</i>	1	1	0	0	-	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Helops rufipes</i>	0	0	-	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
<i>Helops inanis</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Tarpela costata</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Nalassus plebejus</i>	0	1	-	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	-	0	1
<i>Helops aereus</i>	0	1	-	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	-	0	1
<i>Odocnemis californicus</i>	0	1	-	0	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	-	0	1
<i>Stenomax aeneus</i>	0	1	-	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	-	0	1
<i>Tarpela cordicollis</i>	0	1	-	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	-	0	1
<i>Hypogena biimpressa</i>	0	1	-	1	-	-	1	1	-	2	1	1	0	0	1	0	1	-	0	1
<i>Tenebrio molitor</i>	0	0	-	1	-	-	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	-	0	1

## Discussion

### Taxonomic implications

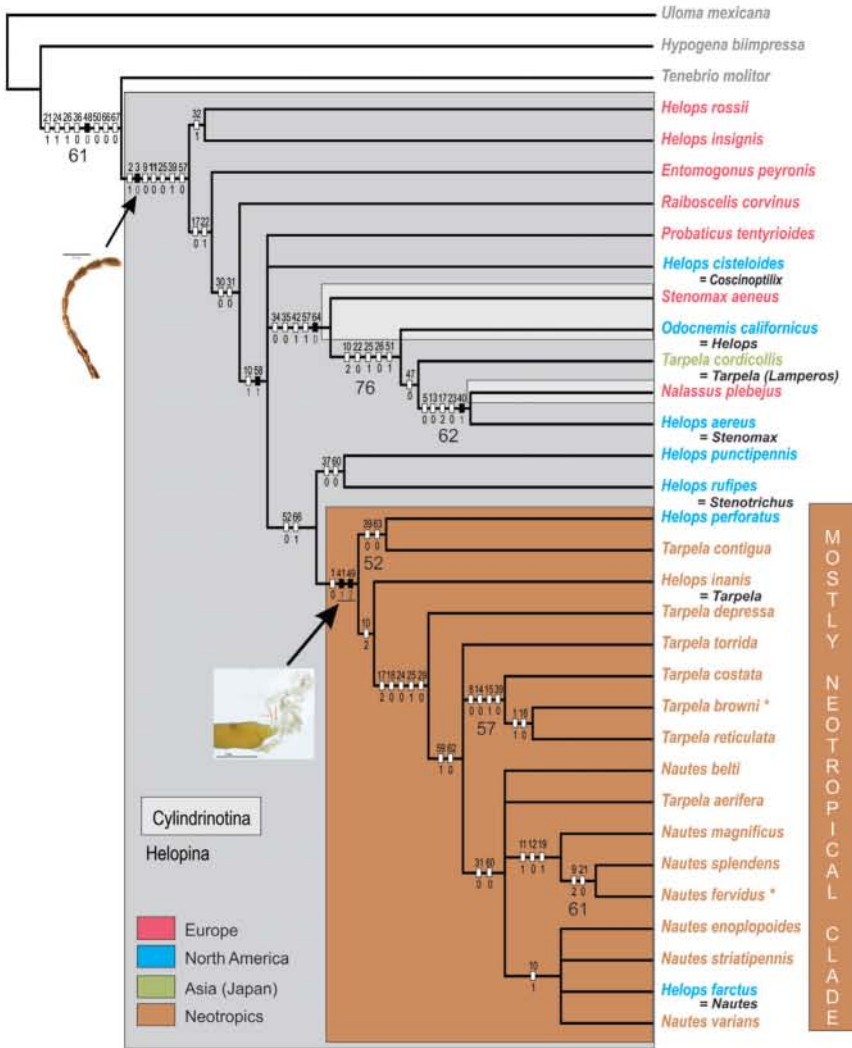
Although supported by our results, the monophyly of the tribe still requires a more rigorous test including a wider sample of species from more tribes including species from other closely related tribes (e.g. Triboliini, Blaptini). The only synapomorphy supporting the tribe, the filiform shape of the antennae, could be an artifact of our sampling, as the antenna have also been reported as moniliform or gradually clavate

**Table 2.** Continue.

Taxon/character	65						
<i>Uloma mexicana</i>	1	2	1	1	1	2	2
<i>Helops punctipennis</i>	0	1	0	1	1	1	1
<i>Entomogonus peyronis</i>	-	0	1	1	0	?	0
<i>Raiboscelis corvinus</i>	-	0	1	1	0	0	0
<i>Probaticus tentyrioides</i>	-	0	1	1	0	0	0
<i>Helops rossii</i>	-	0	1	1	0	0	0
<i>Helops insignis</i>	-	0	1	1	0	0	0
<i>Helops cisteloides</i>	-	0	1	1	0	0	0
<i>Nautes enoplopoides</i>	-	0	1	1	1	1	1
<i>Helops perforatus</i>	-	1	0	1	1	1	1
<i>Nautes striatipennis</i>	1	0	1	1	1	1	1
<i>Helops farctus</i>	0	0	1	1	1	1	1
<i>Nautes splendens</i>	1	0	1	1	1	1	1
<i>Tarpela browni</i>	-	0	1	1	1	0	1
<i>Tarpela torrida</i>	-	0	1	1	1	1	1
<i>Nautes magnificus</i>	1	0	1	1	1	1	1
<i>Tarpela depressa</i>	-	1	0	1	1	1	1
<i>Nautes varians</i>	1	0	1	1	1	0	1
<i>Tarpela contigua</i>	-	1	0	1	1	1	1
<i>Nautes belti</i>	1	0	1	1	1	1	1
<i>Nautes fervidus</i>	1	0	1	1	1	1	1
<i>Tarpela aerifera</i>	1	0	1	1	1	0	1
<i>Tarpela reticulata</i>	-	0	1	1	1	1	1
<i>Helops rufipes</i>	1	1	1	1	1	1	0
<i>Helops inanis</i>	-	1	1	1	1	1	1
<i>Tarpela costata</i>	-	0	1	1	1	0	1
<i>Nalassus plebejus</i>	-	1	1	0	1	0	0
<i>Helops aereus</i>	-	1	1	0	1	0	0
<i>Odocnemis californicus</i>	-	1	1	0	1	0	0
<i>Stenomax aeneus</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Tarpela cordicollis</i>	1	1	1	0	1	0	0
<i>Hypogena biimpressa</i>	-	0	1	1	0	2	2
<i>Tenebrio molitor</i>	-	0	1	1	1	0	0

within the tribe (Aalbu et al. 2002). Based on our examination of many additional species, we know of no Helopini with moniliform or submoniliform antennae, nevertheless gradually clavate antennae are present in some species, such as *Nautes antennatus* Champion, 1887, *N. varians* Champion, 1887, *Helops durangoensis* Champion, 1887, and *H. rufipes*.

The fact that *Cylindrinotina* is nested within *Helopina* implies that there is no justification for the recognition of two subtribes: either no subtribes should be recognized or more subtribes should be recognized. A denser sampling of Palearctic species



**Figure 7.** Strict consensus of 12 most parsimonious trees (L= 314; ci=0.28; ri=0.56). Characters are mapped onto the consensus only if their optimization is not ambiguous and if they are present among all the MPTs. The consensus is used to map homoplasy at the level of characters. Black rectangles represent single, non-homoplasious character state transformations, and white rectangles represent multiple, homoplasious character state transformations. The number depicted above each rectangle represents the character and the number below the rectangle represents the character state. The bigger number below the branches corresponds to Bootstrap values over 50%. The combination of characters for each terminal is not shown. Three important synapomorphies are illustrated in the cladogram: the filiform antennae (3:0), as the single synapomorphy of the tribe, and the number of spermathecal tubes (41:1) plus the terminal position of the accessory gland (49:2), as the synapomorphies supporting a mostly Neotropical clade. These character states are reported for the first time for the tribe. Two shades of gray in the cladogram indicate the subtribe to which the terminals belong (except *Nautes*). Colors in the terminals indicate their geographic distribution. Below seven terminals the former classification (genus or subgenus) is shown. An asterisk indicates the type species included in the analysis: *Tarpela browni* and *Nautes fervidus*.

could help reveal which of these alternatives is better supported. According to the current sampling, it is possible that the Palearctic *Helops* remain as an independent earlier divergent lineage within the tribe, including the type species (*H. caeruleus*), which is morphologically similar to the sampled Palearctic species. If this was the case, *Helops* would have to be re-circumscribed to include only the Palearctic species and new generic names would be necessary for the New World lineages.

Further earlier divergent lineages may be revealed as sampling of *Entomogonus*, *Raiboscelis* and *Probatiscus* is improved, as well as other genera not included in our sampling (e.g. *Catomus* Allard, 1876, *Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820, and *Nesotes* Allard, 1876). The unresolved position of *Helops cisteloides* Germar, 1824 indicates the possibility that other New World lineages could be identified as sampling is increased. If subtribes are to be recognized, Cylindrinotina would need to be expanded to include Asian species of *Tarpela* (as *T. cordicollis*) and Nearctic *Helops* (as *H. aereus*). This subtribe would also have to include several Holarctic genera (besides *Odocnemis*). The Holarctic region has an intricate history (Brown and Lomolino 1998), with dispersion of groups taking place in several moments of the Tertiary (Sanmartín et al. 2001). The geographic heterogeneity of the cylindrinotine clade shows the importance of using a phylogenetic approach in which the morphological diversity of the taxa is represented, regardless of their present geographic distribution.

The polyphyletic nature of *Helops* and *Tarpela* render Champion's classification (1887, 1893) and those of previous authors like Horn (1870) artificial. In contrast to Champion's conservative classification, Allard's classification (1876, 1877) was more natural in the sense that he recognized several lineages in the New World, some of them with Holarctic distribution. Allard's placement of *H. aereus* in cylindrinotine is supported by our results; nevertheless our results suggest that it should be classified in *Nalassus*, not in *Stenomax*. However, further analyses including more genera from the subtribe are necessary before taxonomic changes are made. This is also the case of the Asiatic *Tarpela cordicollis*, which was classified in a different subgenus (*Lamperos*) by Allard (1877). Allard (1876) proposed the genus *Lamperos* to comprise some *Tarpela* species from North America and Japan, but later reduced it to subgenus (Allard, 1877), including *T. cordicollis*. Aside from this species of *Tarpela*, all the others, including the type (*T. browni*) are placed in a different lineage formed mostly by Neotropical species. This lineage, nevertheless, also includes species of *Nautes*.

The paraphyletic nature of *Tarpela* with respect to *Nautes*, could imply different outcomes as a wider taxon sampling (including more Nearctic species of *Helops*, *Nautes* and mainly *Tarpela*) and character (e.g. from DNA or fine structures revealed using SEM) is considered. Either several lineages could be recognized as different genera or all the species could be lumped in a single larger genus (*Nautes* due to nomenclatural priority, or if applicable, a conserved name *Tarpela*). Even if *Nautes* was supported as a different genus, taxonomic rearrangements seem to be likely. According to the current sampling, *Helops farctus* and *Tarpela aerifera* would need to be reassigned to *Nautes*.

## Morphology

Female genitalia have been used as a source of characters to study the relationships among suprageneric taxa in Tenebrionidae (Tschinkel and Doyen 1980, Doyen and Tschinkel 1982, Doyen 1994). Nabozhenko (2006) recognized four morphological patterns for the female genitalia that he associated to lineages from Helopina and Cylindrinotina, two patterns within each subtribe. In our sampling we only observed two of these patterns (Fig. 4A, B), but we also observed two patterns not previously reported for the tribe (Fig. 4C, D). Nevertheless, one of these patterns (Fig. 4C) was previously described for species belonging to Pimeliinae (Doyen 1994). These two patterns newly reported for Tenebrioninae were only seen in the mostly Neotropical clade. Most of the members of this clade share the pattern previously reported for Pimeliinae (Fig. 4C) and the pattern that we report here for the first time (Fig. 4D) was present only in the earlier divergent group of this clade (*Helops perforatus*-*Tarpela contigua*) as well as in *T. depressa*.

Nabozhenko (2001b, 2002a, 2002b, 2005) describes the morphological patterns for the female genitalia tubes of the helopiod type as follows: basal spermathecal duct distinct; spermatheca consisting of two ducts of different length, without additional reservoirs and short processes; basal duct about as long as duct between place of running of gland and branching of spermatheca (Fig. 4A). The female genital tubes of the nalassoid type consist of a short and simple spermatheca, without lateral processes, reservoirs, and branching; gland short, about as long as spermatheca (Nabozhenko 2001b, 2002a, 2002b, Fig. 4B). The pattern shared with some Pimeliinae (Doyen 1994) consists of several spermathecal tubes close to each other or united at the base as a fascicle, always originating near or at the vagina apex, hence without a basal spermathecal duct (Fig. 4C). The newly documented pattern presents several spermathecal tubes distant from each other (Fig. 4D). In both cases, the accessory gland emerges from the common duct (if it is present), always in a terminal position with respect to the spermathecal tubes (Doyen 1994).

Due to its high variation, male genitalia have also been used to explore the relationships among species and higher taxonomic groups (e.g. Doyen and Tschinkel 1982, Aalbu 2005). As in the case of the female genitalia, Nabozhenko (2006) also recognized four morphological patterns for the male genitalia in lineages of the subtribes Helopina and Cylindrinotina. In contrast to the female genitalia, the morphological patterns found among the sampled species fit three of the previously described patterns by Nabozhenko (2006), only with what we consider a minor variation in the catomoid type. The patterns that we recognize correspond to Nabozhenko's helopiod, nalassoid and catomoid types. According to Nabozhenko (2001b, 2002a, 2005) the helopiod male genitalia type in the broad sense (Fig. 5B) has, among other characters: heavily sclerotized parameres, covered with elongate punctures; baculiform sclerites of spiculum gastrale approximate, not curved outwards in dorsal view. The nalassoid male genitalia type (Figs 5A, E, and 6C, F) is characterized by: an aedeagus weakly sclerotized, semitransparent; parameres elongate, produced apically into compressed keel (Nabozhenko 2001b, 2002a). The catomoid male genitalia type is only present in the mostly Neotropical clade and is characterized by: penis with two or three apices,

rounded in apical part; phallobase very long in comparison with short parameres; parameres with elongate aspirate punctuation and inconspicuous short hairs (Fig. 6B, E) (Nabozhenko 2006). The variation we found for all the species with respect to the catomoid aedeagus type is a lobate apical part of the penis and a shorter basal piece (relative to the length of the parameres) (Fig. 5F).

The recognition of the female and male genitalia types is translated into several homology hypotheses reflected in the matrix as characters 33 to 67 and their corresponding character states (see the list of phylogenetic data: characters above).

Although widely used as a taxonomic character, the keel on the parameres (64) has been reported as not always present through the subtribe (Nabozhenko 2001a). Nevertheless, this could be an artifact of the observation tools, as small keels can be detected when using a scanning electron microscope (SEM) (results not shown). For this reason we prefer to code this condition as “not evident” (see character 64) (in contrast to lacking). This is the same for the “absence” of setae on the parameres, here coded as “not evident” (see character 57).

Other diagnostic or traditionally used characters of the clypeus, antennae, prosternum, wings and tarsi were homoplastic but generally informative, contributing to the overall resolution of the tree. Only four characters from the original matrix introduced high levels of conflict, resulting in a lack of resolution in the consensus. These characters were all continuous and without a more refined codification, e.g., using statistical or morphometric tools, they only obscured the relationships posed by the remaining characters. On the other extreme, the shape of the antenna, generally considered to be a homoplastic character, was recovered as synapomorphic for the tribe. However, this synapomorphy needs to be tested with a broader taxon sampling.

## Conclusions

Although supported by our results, the monophyly of the tribe still requires a more rigorous test in terms of the taxon sampling from related tribes.

None of the subtribes or the analyzed subordinate genera of Helopini sampled by more than one species was corroborated as monophyletic. A wider taxon sampling is required to circumscribe them in a natural way.

*Helops* and *Tarpela* are polyphyletic, while *Nautes* is paraphyletic, and hence it is expected that further taxon and character sampling in a cladistic context will provide evidence for further splitting of *Helops* and *Tarpela* and a re-circumscription of *Nautes* including some *Helops* and *Tarpela*.

Our results show that in order to achieve a natural classification of Helopini, sampling of taxa should not be based on geographic distribution, although there might be some geographically correlated lineages. This approach has shown that there is a derived New World clade that is mainly composed by Neotropical species. Future efforts should also concentrate on increased sampling within this clade, to reveal other lineages or to corroborate the current ones, so that taxonomic changes can be concordantly proposed.



## Acknowledgments

The authors would like to thank the steering committee of the Third International Tenebrionoidea Symposium for the invitation to present our results, especially to Dr Aaron Smith, for his help and useful comments. We are also grateful to the curators of the collections mentioned in the materials and methods section for loaning the specimens used in this work. We greatly appreciate the revision and valuable comments by Dr E. Nearn and Dr M. Zurita-García, as well as those by two anonymous reviewers and most particularly to the associate editor, Dr Patrice Bouchard, who not only provided relevant comments, but was also very understanding and helpful during the publication procedure. We would like to thank S. Guzmán (IBUNAM) for her help with the use of the Leica equipment. The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, for its support and the fund of the “Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado” provided to visit the entomology collections at the Natural History Museum (BMNH) and the Muséum National d’Histoire Naturelle (MNHN). This study was funded with a doctoral fellowship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT 202666) to the first author.

## References

- Aalbu RL, Triplehorn CA, Campbell JM, Brown KW, Somerby RE, Thomas DB (2002) Tenebrionidae. In: Arnett RH Jr., Thomas MC (Eds) *American Beetles: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. Vol. 2. CRC Press, Boca Raton, 496.
- Aalbu RL (2005) The pimeliine tribe Cryptoglossini: classification, biology and inferred phylogeny (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales Zoologici* 55(4): 677–756. [http://www.miiz.waw.pl/periodicals/Annales-zoologici/abstracts/AZ\\_55-4abs.pdf](http://www.miiz.waw.pl/periodicals/Annales-zoologici/abstracts/AZ_55-4abs.pdf)
- Allard E (1876) Révision des hélopidés vrais de Lacordaire. *Abeille* 14: 1–80.
- Allard E (1877) Révision des hélopidés vrais. *Mittheilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 5: 13–268.
- Antoine M (1947) Notes d’entomologie Marocaine. XLIV. Matériaux pour l’étude des Helopiinae du Maroc (Col. Tenebrionides). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc* 27: 123–162.
- Bates F (1870) Description of new genera and species of Heteromera. *Entomologist’s Monthly Magazine* 6: 272.
- Blackwelder RE (1946) Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, Part 3. *Bulletin of the United States National Museum* 185: 343–550.
- Bouchard P, Lawrence JF, Davies AE, Newton AF (2005) Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Annales Zoologici* 55(4): 499–530. [http://www.miiz.waw.pl/periodicals/Annales-zoologici/abstracts/AZ\\_55-4abs.pdf](http://www.miiz.waw.pl/periodicals/Annales-zoologici/abstracts/AZ_55-4abs.pdf)

- Brown JH, Lomolino MV (1998) Biogeography. Sinauer, 691 pp.
- Champion GC (1887) Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera (Tenebrionidae). Vol. 4, Part 1, 276–320.
- Champion GC (1893) Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera (Tenebrionidae). Vol. 4, Part 2, 551–558.
- Corel Corporation (2012) CorelDRAW Graphics Suite X6 (v16).
- Davis JJ, Frohlich MW, Soreng RJ (1993) Cladistic characters and cladogram stability. Systematic Botany 18(2): 188–196. doi: 10.2307/2419396
- Doyen JT, Tschinkel WR (1982) Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera). Systematic Entomology 7: 127–183. doi: 10.1111/j.1365-3113.1982.tb00129.x
- Doyen JT (1988) Tenebrionidae and Zopheridae of the Chamela Biological Station and vicinity, Jalisco, Mexico (Coleoptera). Folia Entomologica Mexicana 77: 211–276.
- Doyen JT (1987) New and little known Tenebrionidae from Central America and Mexico, with remarks on their classification (Coleoptera). Pan-Pacific Entomologist 63(4): 301–318.
- Doyen JT (1994) Cladistic relationships among Pimeliinae Tenebrionidae (Coleoptera). Journal of the New York Entomological Society 101(4): 443–514.
- Fabricius JC (1775) Systema Entomologiae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. Officina Libraria Kortii, Flensburg and Leipzig, Germany, 832 pp. doi: 10.5962/bhl.title.36510
- Flores GE (1996) Estudio comparativo de las estructuras genitales en la tribu Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 55(1–4): 33–48.
- Gebien H (1943) Katalog der Tenebrioniden. Teil III (part). Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft 33: 404–430.
- Goloboff PA (1999) NONA, Version 2.0 (for Windows) <http://www.cladistics.com> [accessed on 21 October 2012]
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2003) T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors, and at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>
- Horn GH (1870) Revision of the Tenebrionidae of America, north of Mexico. Transactions of the American Philosophical Society 14: 64–404. doi: 10.2307/1005214
- Nabozhenko MV (2001a) On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. Entomological Review 81(8): 909–942. [http://www.maik.ru/abstract/enteng/1/enteng0909\\_abstract.pdf](http://www.maik.ru/abstract/enteng/1/enteng0909_abstract.pdf)
- Nabozhenko MV (2001b) Taxonomic notes on the genus *Zophobelops* Reitter, 1901 with description of new species from Tadzhikistan and new genus *Pseudoprobaticus* gen. n. (Coleoptera: Tenebrionidae). Annales Zoologici 51(4): 113–117. [http://www.miiz.waw.pl/periodicals/annales-zoologici/abstracts/51\\_4.pdf](http://www.miiz.waw.pl/periodicals/annales-zoologici/abstracts/51_4.pdf)
- Nabozhenko MV (2002a) Darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) of European part of CIS and the Caucasus. PhD dissertation, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg.

- Nabozhenko MV (2002b) Taxonomic significance of the female genital tubes in the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). In: Proceedings of the XII Congress of the Russian Entomological Society, St. Petersburg (Russia), August 2002, 393 pp.
- Nabozhenko MV (2005) Interstructural correlations in the evolution of tenebrionid beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Caucasian Entomological Bulletin* 1(1): 37–48. [http://ssc-ras.ru/files/files/4\\_Nabozhenko.pdf](http://ssc-ras.ru/files/files/4_Nabozhenko.pdf)
- Nabozhenko MV (2006) A revision of the genus *Catomus* Allard, 1876 and the allied genera (Coleoptera, Tenebrionidae). *Entomological Review* 86(9): 1024–1072. [http://www.maik.ru/abstract/enteng/6/enteng1024\\_abstract.pdf](http://www.maik.ru/abstract/enteng/6/enteng1024_abstract.pdf), doi: 10.1134/S0013873806090065
- Nabozhenko MV, Löbl I (2008) Tribe Helopini. In: Löbl I, Smetana A (Eds) *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Volume 5. Tenebrionoidea. Apollo Books, Stenstrup, 241–257.
- Nixon KC (2002) WinClada ver. 1.00.08. <http://www.cladistics.com> [accessed 21 October 2012]
- Papp CS (1961) Checklist of Tenebrionidae of America north of the Panama Canal. *Opuscules Entomologiques* 26: 97–140.
- Pascoe FP (1866) Notices of new or little known genera and species of Coleoptera. *Journal of Entomology* 2: 475.
- Paulsen MJ (2005) A revision of the southern South American stag beetles of the genus *Schreosotomus* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeoidea: Lucanidae). *Zootaxa* 1060: 1–26. <http://www.mapress.com/zootaxa/2005f/zt01060p026.pdf>
- Reitter E (1922) Bestimmungstabelle der europäischen Coleopteren, Tenebrionidae, 17. Theil, Unterfamilie Helopinae: 2. *Wiener Entomologische Zeitung* 39: 113–171.
- Rosas MV, Morrone JJ, Del Río MG, Lanteri AA (2011) Phylogenetic analysis of the *Pantomorus-Naupactus* complex (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from North and Central America. *Zootaxa* 2780: 1–19. <http://www.mapress.com/zootaxa/2011/f/z02780p019f.pdf>
- Sanmartín I, Enghoff H, Ronquist F (2001) Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 345–390. doi: 10.1006/bjil.2001.0542
- Smith AD, Miller KB, Wheeler QD (2011) A new species of *Stenomorpha* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae: Pimeliinae: Asidini) from Cuatrociénegas, Mexico with a key to the *furcata* species group. *Zootaxa* 2909: 27–37. <http://www.mapress.com/zootaxa/2011/f/z02909p037f.pdf>
- Steiner WE (2006) New species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from San Salvador Island, Bahamas. *Zootaxa* 1158: 1–38. <http://www.mapress.com/zootaxa/2006/f/z01158p038f.pdf>
- Tschinkel WR, Doyen JT (1980) Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 9: 321–368. doi: 10.1016/0020-7322(80)90009-4

## Revisión taxonómica de *Nautes* Pascoe, 1866

### Resumen

*Nautes* fue descrito por Pascoe en 1866 con base en algunos caracteres externos de la especie mexicana *N. fervidus*. Un género similar, *Tarpela*, fue descrito en 1870 por Bates, a partir de *T. browni*, también de México. El carácter que propuso Bates para distinguirlos fue la configuración del prosterno y del mesosterno. Champion (1887, 1893), quien describió la mayoría de las especies neotropicales de *Nautes* y *Tarpela*, notó la inconsistencia de los caracteres diagnósticos y transfirió algunas especies a *Helops* Fabricius, 1745. A partir de un análisis filogenético basado en caracteres de la morfología externa e interna, y de un análisis simultáneo con caracteres moleculares para un grupo de terminales de los tres géneros involucrados, se corrobora la condición polifilética de *Helops* y *Tarpela*. Asimismo, *Nautes* resulta polifilético y se re-circunscribe para abarcar especies neotropicales de los tres géneros. Consecuentemente, *Tarpela* es sinonimizado. Finalmente, la topología obtenida utilizando pesos implicados recupera un linaje más tempranamente divergente conformado por especies neárticas y neotropicales que podría reconocerse como un solo género.

### Introducción

*Nautes* fue descrito por Pascoe (1866) con base en *N. fervidus*, una especie mexicana. Pascoe tomó en cuenta caracteres principalmente cefálicos, como la forma del mentón, los palpos maxilares, las antenas y los artejos antenales. Asimismo, consideró la forma general del cuerpo de la especie, que definió como oblonga, oval y convexa, y la forma de los tarsómeros del macho. Poco después, en 1870, Bates describió *Tarpela*, un género que consideró cercano a *Nautes* y que diferenció principalmente por la configuración del prosterno y del mesosterno, la forma general del cuerpo, en particular del pronoto. Según Bates (1870), el mesosterno en *Tarpela* se encuentra en declive y presenta una muesca amplia en el borde anterior (en lugar de ser horizontal con una muesca triangular y aguda

como en *Nautes*); el prosterno está en declive en su borde posterior, y se expande terminando en una punta amplia; la forma general del cuerpo es más estrecha, elongada y aplanada, y el pronoto es más cuadrado, con los ángulos anteriores fuertemente prolongados y los márgenes laterales fuertemente crenulados. Bates hizo esta diferenciación basándose en dos especies de *Tarpela*: *T. browni* Bates, 1870 y *T. oblongopunctata* Bates, 1870 y las cinco especies que constituían hasta ese momento al género *Nautes* (cuatro descritas por él mismo). Más tarde, en la única revisión mundial de Helopini, Allard (1876, 1877) retomó los caracteres diagnósticos propuestos por Bates y transfirió dos especies de *Helops* Fabricius 1775 a *Nautes*: *N. azurescens* (DuVal, 1857) y *N. farctus* (LeConte, 1858). Allard describió dos especies de *Nautes* (1876, 1894) y cinco de *Tarpela*, cuatro de ellas de distribución neotropical y una australiana. Como carácter adicional, Allard (1876, 1877) mencionó las hileras de puntuaciones grandes en los élitros de *Tarpela*. Años después, en la obra monumental *Biología Centrali Americana* Champion (1887, 1893) describió la mayor parte de la riqueza conocida para estos géneros.

Los cambios que llevó a cabo Champion (1887, 1893) en la clasificación de los Helopini neotropicales fueron notables. A pesar de que resaltó la diversidad morfológica del grupo, esto no se tradujo en el reconocimiento de taxones supraespecíficos, pues sinonimizó cinco géneros descritos por Allard con *Helops* y *Tarpela*. También reubicó especies de *Nautes* y *Tarpela* en *Helops* (*H. farctus* y *T. inanis*). Designó como especie tipo de *Nautes* a *N. fervidus* y destacó su condición de género endémico del Nuevo Mundo por distribuirse desde México hasta Colombia y las Antillas. Champion descalificó los caracteres del prosterno y del mesosterno propuestos por Bates para distinguir entre los géneros *Nautes* y *Tarpela* pues los consideró variables en este último. Como caracteres diagnósticos de *Nautes*, además del prosterno acuminado y el mesosterno con muesca en forma de “V”, tomó en cuenta el brillo metálico o lustroso del integumento, la forma transversa del pronoto, sus márgenes engrosados, los ángulos anteriores redondeados, la base fuertemente bisinuada en las especies más convexas y los

tarsómeros anteriores del macho: siendo los más basales dilatados, el tercero lobulado y el cuarto acortado y hundido en el tercero.

Consecuentemente, las especies que Champion agrupó en *Tarpela* exhibían mayor heterogeneidad morfológica. Distinguió cinco grupos basándose en la forma de los ángulos anteriores del pronoto y sus márgenes, el color del integumento, los tarsos anteriores del macho y la configuración del prosterno y mesosterno. A diferencia de *Nautes*, *Tarpela* no fue circunscrito como un género del Nuevo Mundo, pues aproximadamente 15 especies de distribución asiática se añadieron desde el siglo XIX (Nabozhenko y Löbl 2008).

Otro de los géneros de Helopini reconocidos por Champion para el Nuevo Mundo fue *Helops*, el género tipo de la tribu (Champion 1887, 1893). A diferencia de *Tarpela* y *Nautes*, *Helops* fue descrito con base en algunos caracteres cefálicos de una especie europea, *H. caeruleus* (Linneo, 1758). Champion describió 15 especies y sinonimizó cuatro en este género. Como en el caso de *Tarpela*, dada la diversidad morfológica de las especies agrupadas, el autor no propuso caracteres diagnósticos.

Debido a la simplificación en la clasificación genérica de los Helopini del Nuevo Mundo, recientemente se llevó a cabo un análisis filogenético preliminar en el que ninguno de los tres géneros se corroboró como monofilético. Sin embargo, se recuperó un clado principalmente neotropical que agrupa especies de los tres géneros y en el caso de *Helops*, a dos especies neárticas (Cifuentes-Ruiz *et al.* 2014). Con el propósito de explorar los límites del género *Nautes*, que presenta mayor uniformidad morfológica y que a diferencia de *Helops* y *Tarpela* resultó parafilético, se llevó a cabo un análisis filogenético que incluyó más terminales tanto de este género como de *Tarpela* y *Helops*.

## **Método**

### **Muestreo de taxones**

Para seleccionar los terminales (Tabla 1) se tomaron en cuenta los análisis filogenéticos previos de Tenebrionidae (Doyen y Tschinkel 1982) y de Helopini (Cifuentes-Ruiz *et al.* 2014). De esta manera, el grupo externo estuvo conformado por Diaperinae, tres tribus de Tenebrioninae (la misma subfamilia de Helopini), cuatro especies paleárticas de Helopinina, cuatro del clado heterogéneo *Cylindrinotina-Helopina* y dos de Helopini de la región Neártica. El grupo interno estuvo conformado por *Nautes*, *Tarpela* y *Helops*. Cabe señalar que para la re-circunscripción de *Nautes* hubo especies que fueron examinadas en su morfología interna y externa a pesar de no ser incluidas en el análisis filogenético.

### **Muestreo de caracteres morfológicos**

Los ejemplares fueron examinados con un microscopio estereoscópico Olympus SZH10 (magnificación: 17.5-350X) equipado con una reglilla y una cámara clara. Se obtuvieron 60 caracteres morfológicos, 31 corresponden a la morfología externa y 29 a la morfología interna (16 de la hembra y 13 del macho). Los genitales de la hembra se disecaron, se aclararon y se tiñeron utilizando los métodos de Tschinkel y Doyen (1980), reemplazando el NaOH con KOH. Las fotografías se tomaron utilizando un microscopio Leica equipado con una cámara Leica Z16APOA. El software utilizado fue Leica Application Suite 2.8.1. Para la codificación de los caracteres 57-58 del edeago se utilizaron las imágenes de la vista dorsal y ventral de los parámetros obtenidas con un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2460N. Para la medición del carácter 57 se utilizaron las aplicaciones tps Utility program v. 1.56 y tpsDig v. 2.17 (Rohlf 2013). Siete caracteres son inéditos con respecto al análisis previo (Cifuentes-Ruiz *et al.* 2014): 4, 40, 43, 55-58.

**Tabla 1.** Muestreo de taxones.

	<b>Subfamilia</b>	<b>Tribu</b>	<b>Subtribu</b>	<b>Especie</b>		<b>Distribución</b>
G. I.	Tenebrioninae	Helopini	Helopina	<i>Entomogonus peyronis</i>	Reice, 1861	Turquía
				<i>Helops caeruleus</i>	Linneo, 1758	Europa
				<i>H. farctus</i>	LeConte, 1858	E.U.A.
				<i>H. inanis</i>	Allard, 1877	México
				<i>H. perforatus</i>	Horn, 1880	México, E.U.A.
				<i>H. punctipennis</i>	LeConte, 1870	E.U.A.
				<i>H. rossii</i>	Germar, 1817	Europa
				<i>H. rufipes</i>	(LeConte, 1851)	E.U.A.
				<i>H. scintillatus</i>	Doyen, 1988	México
				<i>Probaticus tenebricosus</i>	Brullé, 1832	Europa, Asia (Turquía)
				<i>Tarpela aerifera</i>	Allard, 1876	México, Centroamérica
				<i>T. browni</i>	Bates, 1870	Nicaragua
				<i>T. contigua</i>	Champion, 1887	México
				<i>T. cordicollis</i>	Marseul, 1876	Japón
				<i>T. costata</i>	Champion, 1887	México, Centroamérica
				<i>T. depressa</i>	Champion, 1887	México
				<i>T. eximia</i>	Bates, 1870	Nicaragua
				<i>T. mutabilis</i>	Waterhouse, 1878	Jamaica
				<i>T. reticulata</i>	Champion, 1887	Honduras
				<i>T. socia</i>	Champion, 1887	México
			no asignado	<i>Nautes azurescens</i>	Du Val, 1857	Cuba
				<i>N. belti</i>	Allard, 1877	Centroamérica
				<i>N. enoplooides</i>	Champion, 1887	Guatemala



G. E.	Diaperinae	Ulomini Triboliini Tenebrionini Diaperini	Cylindrinotina                 Diaperina	<i>N. fervidus</i>	Pascoe, 1866	México, Centroamérica
				<i>N. magnificus</i>	Champion, 1887	Guatemala
				<i>N. nitidissimus</i>	Champion, 1887	México
				<i>N. nodulosus</i>	Champion, 1887	México
				<i>N. sp.</i>		México
				<i>N. splendens</i>	Champion, 1887	Panamá
				<i>N. striatipennis</i>	Champion, 1887	México
				<i>N. varians</i>	Champion, 1887	México
				<i>Nalassus plebejus</i>	Küster, 1850	Europa, Asia
				<i>Odocnemis californicus</i>	(Mannerheim, 1843)	Norteamérica
				<i>Stenomax aeneus</i>	Scopoli, 1763	Europa
				<i>Ulama mexicana</i>	Champion, 1886	Méx., Centroamérica
				<i>Hypogena biimpressa</i>	Champion, 1886	México, Centroamérica
				<i>Tenebrio molitor</i>	Linneo, 1758	Mundial
<i>Platydesma excavatum</i>	(Say, 1823)	México, E.U.A.				

En total se codificaron 39 caracteres binarios y 21 multiestado, de éstos, cuatro se consideraron como aditivos y 17 como no aditivos. Los índices de consistencia y retención (ic, ir) se proporcionan para todos los caracteres a partir del árbol de consenso (las sinapomorfías tienen valor de uno para ambos índices).

1. FORMA DEL CLÍPEO (IC=0.16; IR=0.60)
  - (0) clípeo levemente deprimido, sutura fronto-clipeal débil
  - (1) clípeo fuertemente deprimido, sutura fronto-clipeal notable
2. LONGITUD DE LAS ANTENAS (MACHO) (IC=0.20; IR=0.42)
  - (0) cortas, apenas rebasando el pronoto o sin rebasar el pronoto
  - (1) largas, rebasando considerablemente el pronoto
3. FORMA DE LAS ANTENAS (MACHO) (IC=1.0; IR=1.0)
  - (0) filiformes
  - (1) submoniliformes
4. TIPOS DE SENSORIA DE LAS ANTENAS (IC=1.0; IR=1.0)
  - (0) simples o setiformes
  - (1) simples y compuestas o estrelladas
  - (2) simples, compuestas y placoides
5. LONGITUD DEL TERCER ANTENITO ( IC=0.16; IR=0.70)
  - (0) más largo que los antenitos apicales
  - (1) más corto o de igual longitud que los antenitos apicales
6. FORMA DEL ÚLTIMO ANTENITO (HEMBRA) (IC=0.22; IR=0.36)
  - (0) más largo que ancho
  - (1) casi tan largo como ancho
  - (2) más ancho que largo
7. ANCHO DE LA CABEZA (IC=0.20; IR=0 )
  - (0) 1.5 veces o más el espacio interocular
  - (1) menos de 1.5 veces el espacio interocular
8. LONGITUD DEL BORDE INTERNO DE LOS PALPOS MAXILARES (MACHO) (IC=0.16; IR=0.09)
  - (0) longitud del borde interno 1-1.5 veces la del borde posterior
  - (1) longitud del borde interno 1.6-2.5 veces la del borde posterior
  - (2) longitud del borde interno 2.6-2.9 veces la del borde posterior

9. SUPERFICIE DEL DISCO DEL PRONOTO (IC=1.0; IR=1.0)  
(0) giboso lateralmente  
(1) no giboso lateralmente
10. DENSIDAD DE LA PUNTUACIÓN DEL PRONOTO (IC=0.16; IR=0.54)  
(0) muy densa  
(1) medianamente densa  
(2) esparcida
11. TAMAÑO DE LAS SEDAS DEL PRONOTO (IC=0.50; IR=0)  
(0) cortas  
(1) largas  
(2) muy largas
12. GROSOR DE LA CARENA DE LOS BORDES DEL PRONOTO (IC=0.20; IR=0.20)  
(0) carenas laterales 2-5 veces el grosor de la anterior  
(1) carenas laterales menos de 2 veces el grosor de la anterior
13. FORMA DE LOS ÁNGULOS ANTERIORES DEL PRONOTO (IC=0.10; IR=0.10)  
(0) agudos  
(1) romos o ligeramente agudos
14. BORDES LATERALES DEL PRONOTO (IC=0.28; IR=0.28)  
(0) carena crenada  
(1) carena lisa  
(2) carena poco evidente
15. FORMA DE LOS ÁNGULOS POSTERIORES DEL PRONOTO (IC=0.33; IR=0.33)  
(0) rectos  
(1) agudos o débilmente proyectados  
(2) romos, débilmente proyectados  
(3) obtusos
16. PROYECCIÓN DE LOS ÁNGULOS POSTERIORES DEL PRONOTO (IC=0.33; IR=0.33)  
(0) fuerte  
(1) débil

17. BORDE POSTERIOR DEL PRONOTO (IC=0.40; IR=0.72)  
(0) convexo  
(1) ondulado o bisinuado  
(2) recto
18. FORMA DEL PRONOTO (IC=0.25; IR=0.80)  
(0) rectangular  
(1) casi cuadrangular
19. TEXTURA DE LA PROPLEURA (IC=0.12; IR=0.22)  
(0) fuertemente rugosa  
(1) lisa o ligeramente rugosa
20. FORMA DE LOS ÉLITROS EN VISTA LATERAL (IC=0.25; IR=0.53)  
(0) fuertemente arqueados  
(1) más evidente de la mitad hacia atrás  
(2) débilmente arqueados
21. TEGUMENTO DEL PRONOTO (IC=0.14; IR=0.40)  
(0) liso  
(1) chagrinado
22. PUNTOS SOBRE LOS ÉLITROS (IC=0.14; IR=0.53)  
(0) en surcos  
(1) en hileras
23. BRILLO DEL TEGUMENTO DEL ÉLITRO (IC=0.16; IR=0.28)  
(0) lustroso  
(1) opaco
24. TAMAÑO DE LAS ALAS METATORÁNICAS (IC=0.09; IR=0.28)  
(0) braquípteras o no evidentes  
(1) completamente desarrolladas
25. FORMA DE LA CÉLULA RECURRENTE (IC=0.50; IR=0.80)  
(0) reducida  
(1) amplia

26. FORMA DEL ÁPICE DEL PROCESO PROSTERNAL (IC=0.10; IR=0.25)  
(0) con el ápice proyectado  
(1) con el ápice no proyectado o débilmente proyectado
27. FORMA DEL ÁPICE DEL PROCESO PROSTERNAL EN VISTA LATERAL (IC=0.11; IR=0.55)  
(0) con el ápice no en declive  
(1) con el ápice en declive
28. DENSIDAD DE LA PUNTUACIÓN DE LAS PATAS (IC=0.11; IR=0.50)  
(0) puntuación del fémur más separada que la de la tibia  
(1) puntuación del fémur y de la tibia con separación similar
29. FORMA DEL TERCER TARSÓMERO (IC=0.16; IR=0.64)  
(0) bilobulado  
(1) no bilobulado
30. TAMAÑO DEL CUARTO TARSÓMERO (IC=0.16; IR=0.64)  
(0) mucho más corto que el tercero  
(1) aproximadamente de la misma longitud que el tercero
31. Densidad de puntuación y sedas en el abdomen (IC=0.16; IR=0.50)  
(0) homogénea en los segmentos 1-5  
(1) alta hacia la mitad de los segmentos 1-3  
(2) alta hacia la mitad de los segmentos 1-5
32. BRAZOS DEL SPICULUM VENTRALE (IC=0.20; IR=0.20)  
(0) evidentes  
(1) no evidentes
33. FORMA DEL EXTREMO PROXIMAL DEL TALLO DEL SPICULUM VENTRALE (IC=1.0; IR=1.0)  
(0) redondo u oval y dilatado  
(1) redondo no dilatado
34. PROPORCIÓN LARGO/ANCHO DE LOS GONOSTILOS (HEMBRA) (IC=0.33; IR=0.33)  
(0) su largo es dos veces o más su ancho  
(1) su largo es menos de dos veces su ancho

35. LONGITUD RELATIVA DE LOS GONOSTILOS (HEMBRA) (IC=0.20; IR=0)  
(0) longitud de los coxitos 8 o más veces la de los gonostilos  
(1) longitud de los coxitos menos de 8 veces la de los gonostilos
36. FORMA DE LOS GONOSTILOS (HEMBRA) (IC=0.33; IR=0.75)  
(0) casi igual de anchos de la base que del ápice, cilíndricos  
(1) más anchos en el ápice que en la base
37. LARGO DEL PARAPROCTO (HEMBRA) (IC=1.0; IR=1.0)  
(0) largo del báculo del paraprocto dos-tres o más veces el de los coxitos  
(1) largo del báculo del paraprocto casi igual al de los coxitos  
(2) largo del báculo del paraprocto menor al de los coxitos
38. FORMA DEL ÁPICE DE LA VAGINA O DUCTO COMÚN (IC=0.18; IR=0.63)  
(0) estrechándose gradualmente, no plegado dorsalmente  
(1) estrechándose en un ducto común, plegado dorsalmente  
(2) estrechándose preapicalmente, ápice sacciforme  
(3) estrechándose abruptamente en el ápice
39. DUCTO COMÚN (IC=0.33; IR=0)  
(0) presente  
(1) ausente
40. TAMAÑO DEL DUCTO COMÚN (IC=0.50; IR=0.75)  
(0) corto  
(1) largo
41. NÚMERO DE ESPERMATECAS TUBULARES (IC=0.50; IR=0.90)  
(0) una  
(1) más de una
42. ESTRUCTURA DE LAS ESPERMATECA(S) TUBULAR(ES) (IC=0.20; IR=0.42)  
(0) ramificadas cerca de la base  
(1) no ramificadas, fasciculadas o ramificadas lejos de la base

43. LOCALIZACIÓN DE LA(S) ESPERMATECA(S) TUBULAR(ES) (IC=1.0; IR=1.0)  
(0) ventral a la vagina  
(1) terminales al ápice de la vagina o en un ducto común  
(2) laterales y terminales al ápice de la vagina o ducto común
44. POSICIÓN DE LA(S) ESPERMATECA(S) LATERALES AL ÁPICE DE LA VAGINA (IC=0.50; IR=0.75)  
(0) próximas o fasciculadas (cerca de la vagina y de la glándula accesoria)  
(1) segregadas o distantes entre la vagina y la glándula accesoria.
45. GROSOR DE LA ESPERMATECA (HEMBRA) (IC=0.50; IR=0.50)  
(0) aumenta distalmente  
(1) tiene el mismo grosor en su trayecto o disminuye gradualmente
46. TEXTURA DE LA CUTÍCULA DE LA GLÁNDULA ACCESORIA Y LA ESPERMATECA\* (IC=1.0; IR=1.0)  
(0) lisa  
(1) anillada
47. EMERGENCIA DE LA GLÁNDULA ACCESORIA RESPECTO A LA VAGINA (IC=1.0; IR=1.0)  
(0) ventral  
(1) apical  
(2) dorsal
48. FORMA DE LOS LÓBULOS DEL VIII ESTERNITO (MACHO) (IC=0.33; IR=0.73)  
(0) notablemente amplios y ensanchados anteriormente  
(1) triangulares  
(2) estrechos y agudos o ligeramente romos
49. ARREGLO DE LAS VARILLAS PLEURALES DEL URITO IX (MACHO) (IC=0.40; IR=0.66)  
(0) aproximándose hacia la mitad de su longitud  
(1) aproximándose hacia el tercio proximal  
(2) aproximándose sólo en el extremo

50. FORMA DE LA PORCIÓN ANTERIOR DE LA PIEZA BASAL (MACHO)  
(IC=0.40; IR=0.72)  
(0) acortada  
(1) prolongada, pieza basal con forma de "J"  
(2) prolongada, pieza basal con forma de "C"
51. LARGO DE LA PIEZA BASAL (MACHO) (IC=0.33; IR=0.50)  
(0) largo de la pieza basal tres o más veces la de los parámetros  
(1) largo de la pieza basal menos de tres veces la de los parámetros
52. FORMA DEL BORDE POSTERIOR DE LOS PARÁMEROS EN VISTA LATERAL (MACHO) (IC=0.20; IR=0.33)  
(0) sinuados  
(1) rectos o ligeramente curvos
53. SEDAS EVIDENTES EN LOS PARÁMEROS (MACHO) (IC=0.50; IR=0)  
(0) presentes  
(1) ausentes
54. ANCHO DE LOS PARÁMEROS (IC=0.25; IR=0.25)  
(0) parámetros más estrechos que la pieza basal  
(1) parámetros tan anchos como la pieza basal
55. ESCLEROTIZACIÓN DE LOS PARÁMEROS EN VISTA VENTRAL  
(IC=0.33; IR=0.60)  
(0) con una región esclerosada angosta y una no esclerosada amplia  
(1) sólo con una región esclerosada angosta o amplia
56. ÁPICE DE LOS PARÁMEROS EN VISTA VENTRAL (IC=0.50; IR=0.66)  
(0) fusionados en el ápice, ápice espatulado prolongado  
(1) fusionados en el ápice, ápice no espatulado con reborde  
(2) fusionados en el ápice, ápice no espatulado sin reborde  
(3) no fusionados en el ápice
57. FORMA APICAL DE LOS PARÁMEROS FUSIONADOS CON REBORDE  
(IC=0.66; IR=0.80)  
(0) parámetros amplios, ápice amplio o trunco o débilmente estrangulado  
(1) parámetros amplios, ápice fuertemente estrangulado  
(2) parámetros estrechos, ápice acuminado o redondeado



58. GROSOR DE LAS SEDAS DE LOS PARÁMEROS (IC=0.50; IR=0.80)

- (0) menos de 1  $\mu$
- (1) más de 1  $\mu$  menos de 10  $\mu$
- (2) más de 10  $\mu$

59. PROYECCIÓN DE LOS PARÁMEROS DORSAL O DORSO-VENTRAL POR COMPRESIÓN (IC=1.0; IR=1.0)

- (0) presente
- (1) ausente

60. FORMA DEL ÁPICE DEL LÓBULO MEDIO (MACHO) (IC=0.50; IR=0.77)

- (0) romo o con una muesca inconspicua
- (1) bilobulado
- (2) espatulado

### **Muestreo de caracteres moleculares**

Se obtuvieron 112 caracteres moleculares informativos del gen CO-I para 14 terminales. La extracción de ADN se hizo siguiendo el protocolo de purificación de ADN total de tejidos animales de Qiagen<sup>®</sup> y Bio Basic<sup>®</sup> utilizando una o dos patas de ejemplares de museo cuyas edades oscilaron entre uno y 13 años. Para la amplificación de la región del gen CO-I se utilizaron dos cebadores externos LepF1 y LepR1 y dos internos, MLepR1 y MLepF1; éstos recuperan la región en dos fragmentos y son ideales para muestras mayores de 10 años (Hajibabaei *et al.* 2006). Se logró amplificar el fragmento correspondiente a los cebadores LepR1 y MLepF1 y su tamaño fue de 335 pb aproximadamente.

Cada reacción de PCR se preparó en un volumen de 15 $\mu$ l, con 1.5  $\mu$ l de Buffer PCR 10x, 1.5  $\mu$ l de MgCl<sub>2</sub>, 1.5  $\mu$ l dNTPs, 0.6  $\mu$ l de cada cebador, 0.1  $\mu$ l de la polimerasa Taq platinum (Invitrogen<sup>®</sup>), 5 $\mu$ l de ADN y 4.2  $\mu$ l de agua bidestilada. Las condiciones de los ciclos de PCR fueron las siguientes: una etapa inicial de un minuto a 94°C, seguida por seis ciclos de 94°C por un minuto, 45°C por un minuto y medio, 72°C por un minuto 15 segundos, 36 ciclos de 94°C por un minuto, 51°C por un minuto, 72°C por un minuto y una etapa final de 72°C por 10 segundos. Los productos de PCR no purificados se enviaron para su secuenciación a la *High*

*Throughput Sequencing Unit* de la Universidad de Washington (<http://www.htseq.org/index.html>). Una secuencia se obtuvo del Genbank: *Tenebrio molitor* (HQ891145.1). Todas las secuencias se editaron y se alinearon manualmente en BioEdit 7.1.3.0 (Hall 1999).

### **Análisis filogenético basado en morfología**

Se condujo un análisis en TNT (Goloboff *et al.* 2003) utilizando pesos iguales y pesos implicados (Goloboff 1993), explorando las topologías obtenidas con distintos valores de K, la constante de concavidad. Cuando los valores de K son cercanos a cero, prácticamente se descartan los caracteres más homoplásicos y con ello, la información o señal filogenética que pudieran tener. Por otro lado, los valores altos de K, disminuyen el pesaje diferencial, esto es, los caracteres tienen prácticamente el mismo peso y por lo tanto el método converge en un análisis estándar de parsimonia, ignorando el hecho de que hay caracteres más confiables que otros (Goloboff 1993, De Laet 1997). Para este conjunto de datos, los valores de K a partir de 14 equivalen a los pesos iguales, por lo que se hizo un consenso con los valores entre 3 y 13.

Se condujeron búsquedas heurísticas tradicionales utilizando árboles iniciales de Wagner, 1000 secuencias de adición aleatoria, seguidas por el algoritmo TBR reteniendo 100 árboles por réplica y expandiendo la memoria a 20,000 árboles. El soporte de ramas para las topologías con pesos iguales se evaluó a través de un análisis de Bootstrap, con 1000 réplicas. El soporte de ramas de Bremer se utilizó para el análisis con pesos implicados, pues esta medida no se distorsiona por el peso (Roig-Juñent *et al.* 2011).

Los cladogramas se enraizaron con *Platydemus excavatum* de la subfamilia Diaperinae. Se calcularon consensos estrictos. Los caracteres se mapearon en el consenso sólo si su optimización no era ambigua y si estaban presentes en todos los árboles más parsimoniosos (AMPs). Esto se evaluó utilizando la opción “Map Common synapomorphies” en el submenú “Synapomorphies”, menú “Optimize” de

TNT (Goloboff *et al.* 2003). El consenso fue utilizado para mapear la homoplasia a nivel de carácter en WinClada (Nixon 2002). Se generó un meta-archivo y el árbol se editó utilizando Corel Draw X6 (Corel Corporation 2012).

### **Análisis filogenético simultáneo**

Los caracteres moleculares se analizaron de manera combinada con los caracteres morfológicos (Nixon y Carpenter 1996) para trece terminales utilizando TNT (Goloboff *et al.* 2003). Se utilizaron pesos iguales y pesos implicados. Para el análisis con pesos implicados se exploraron las topologías obtenidas con valores de K de 3-200. Para este conjunto de datos, la topología no cambia a partir de un valor de 3. El árbol se enraizó con *Tenebrio molitor*, de la tribu Tenebrionini. Se condujeron búsquedas heurísticas con los parámetros utilizados en el análisis de caracteres morfológicos.

## **Resultados**

### **Análisis filogenético**

El análisis de la matriz de 61 caracteres con pesos iguales arrojó 528 árboles más parsimoniosos de 271 pasos (longitud= L), un índice de consistencia (ic) de 0.30 y un índice de retención (ir) de 0.62. El consenso estricto (L=309, ic=0.26, ir=0.55) se presenta en la figura 1. Aunque sólo dos clados tienen valores de soporte por arriba del 50%, la mayoría están apoyados por una combinación de al menos dos caracteres. El árbol de consenso estricto que resultó del análisis de pesos implicados con valores de K de 3 a 13 tiene una longitud de 274 pasos, un índice de consistencia de 0.29 y un índice de retención de 0.62 (figura 2). El árbol que resultó del análisis simultáneo con pesos iguales (fig. 3) tiene valores muy similares al de pesos implicados (fig. 4): L=563 y 564 pasos respectivamente, ic= 0.42, ir= 0.34.

Cuatro de siete caracteres recuperados como sinapomorfías en ambas topologías corresponden a la morfología interna. Tres sinapomorfías son caracteres de los

genitales de la hembra: el extremo proximal del tallo del *spiculum ventrale* dilatado (33:0), las espermatecas tubulares en posición lateral al ápice de la vagina o al ducto común (43:2), y la emergencia apical de la glándula accesoria con respecto a la vagina (47:1). Una sinapomorfía corresponde a los genitales del macho: la proyección dorsal o dorso-ventral de los parámetros (59:0). Tres sinapomorfías corresponden a la morfología externa: las antenas filiformes (3:0), con sedas sensoriales simples (4:0) y el disco del pronoto lateralmente giboso (9:0).

El consenso estricto con pesos iguales, recupera una sinapomorfía de los genitales de la hembra: el largo del báculo del paraprocto de 2-3 veces el largo de los coxitos (37:0). El consenso estricto con pesos implicados recupera dos sinapomorfías: el ducto común largo (39:1) y las espermatecas laterales segregadas y distantes (43:1).

Tanto la topología del análisis morfológico con pesos iguales (fig. 1), como la de pesos implicados (fig. 2) recuperan la monofilia de la tribu Helopini, que queda apoyada por las antenas filiformes (3:0) y la emergencia apical de la glándula accesoria (47:1). *H. punctipennis*, de distribución neártica, es el taxón más tempranamente divergente de la tribu en las topologías que resultaron del análisis con pesos iguales (figs. 1 y 3). *H. rufipes*, también de distribución neártica, se ubica en la misma posición en el análisis simultáneo con pesos iguales (fig. 3). Sin embargo, en la topología con pesos implicados del análisis simultáneo (fig. 4) estos taxones sólo son tempranamente divergentes con respecto a las terminales de la subtribu Helopinina, pero no Cylindrinotina. En la topología con pesos implicados del análisis morfológico (fig. 2) estos taxones quedan en politomía con otros terminales paleárticos y con los dos clados principales.

El análisis morfológico recuperó dos clados principales: uno heterogéneo, conformado por especies de la subtribu Cylindrinotina y Helopina y un clado mayoritariamente tropical (figs. 1 y 2). Estos clados se corroboran en el análisis simultáneo (figs. 3 y 4) pero están representados por menos terminales (2 y 5 respectivamente). El clado heterogéneo está apoyado por dos sinapomorfías: la forma dilatada del extremo proximal del tallo del *spiculum ventrale* (33:0) y la

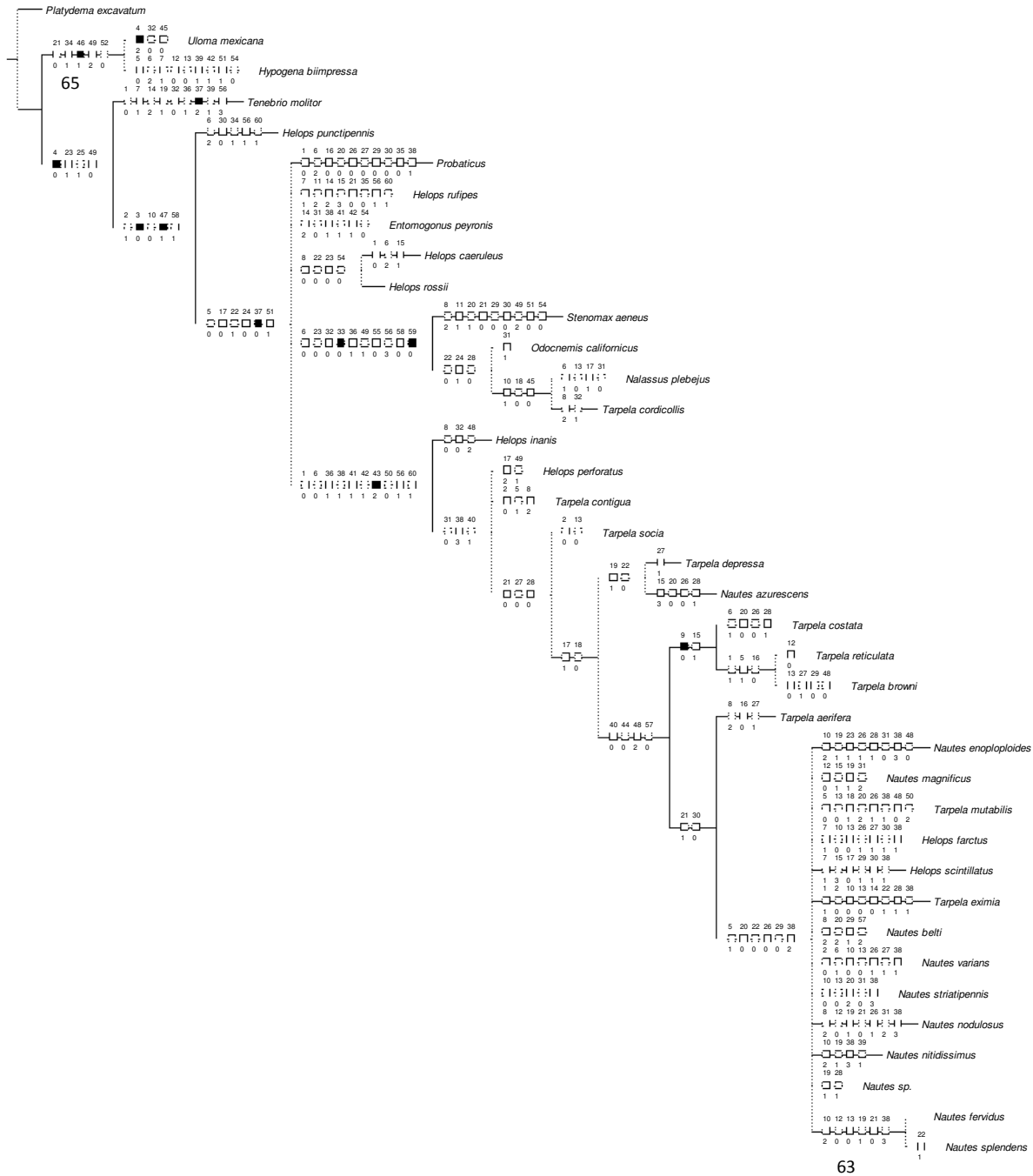
proyección de los parámetros por compresión apical-lateral (59:0). El clado mayoritariamente neotropical queda apoyado por una sinapomorfía: la localización lateral y terminal de las espermatecas tubulares con respecto al ápice de la vagina o ducto común (43:2).

Ninguno de los géneros abordados se corrobora como monofilético, más aún, los tres géneros, *Helops*, *Tarpela* y *Nautes*, resultan polifiléticos. La especie tipo de *Helops*, *H. caeruleus* Linneo, 1758 se hermana con otra especie paleártica del género: *H. rossii* Germar, 1817 pero queda en politomía con otras especies paleárticas y neárticas (figs, 1 y 2). Las especies americanas del género también quedan anidadas en el clado mayoritariamente neotropical con especies de *Tarpela* y *Nautes* (figs, 1-4). El análisis simultáneo corrobora la condición polifilética de *Helops*, pues la especie paleártica no se hermana con las neárticas ni con las neotropicales (figs. 3 y 4). Una especie neotropical, *Helops inanis* Allard, 1877, resulta tempranamente divergente en el análisis morfológico (figs. 1 y 2) pero más derivada en el análisis simultáneo (figs. 3 y 4).

El clado donde se anida la especie tipo de *Tarpela*, *T. browni* Bates, 1870 sólo incluye especies neotropicales de *Tarpela* (figs, 1 y 2) y queda apoyado por dos caracteres: la superficie del pronoto lateralmente gibosa (9:0), recuperado como sinapomorfía, y los ángulos posteriores agudos y débilmente proyectados (15:1). *Tarpela cordicollis*, una especie asiática, queda ubicada en otro clado, hermanada con especies de la subtribu *Cylindrinotina*. *Tarpela eximia* queda hermanada con especies de *Nautes* (figs. 1 y 2). En los análisis simultáneos el género sólo está representado por una especie neotropical, *Tarpela costata*, que se hermana con una especie de *Nautes* (figs, 3 y 4).

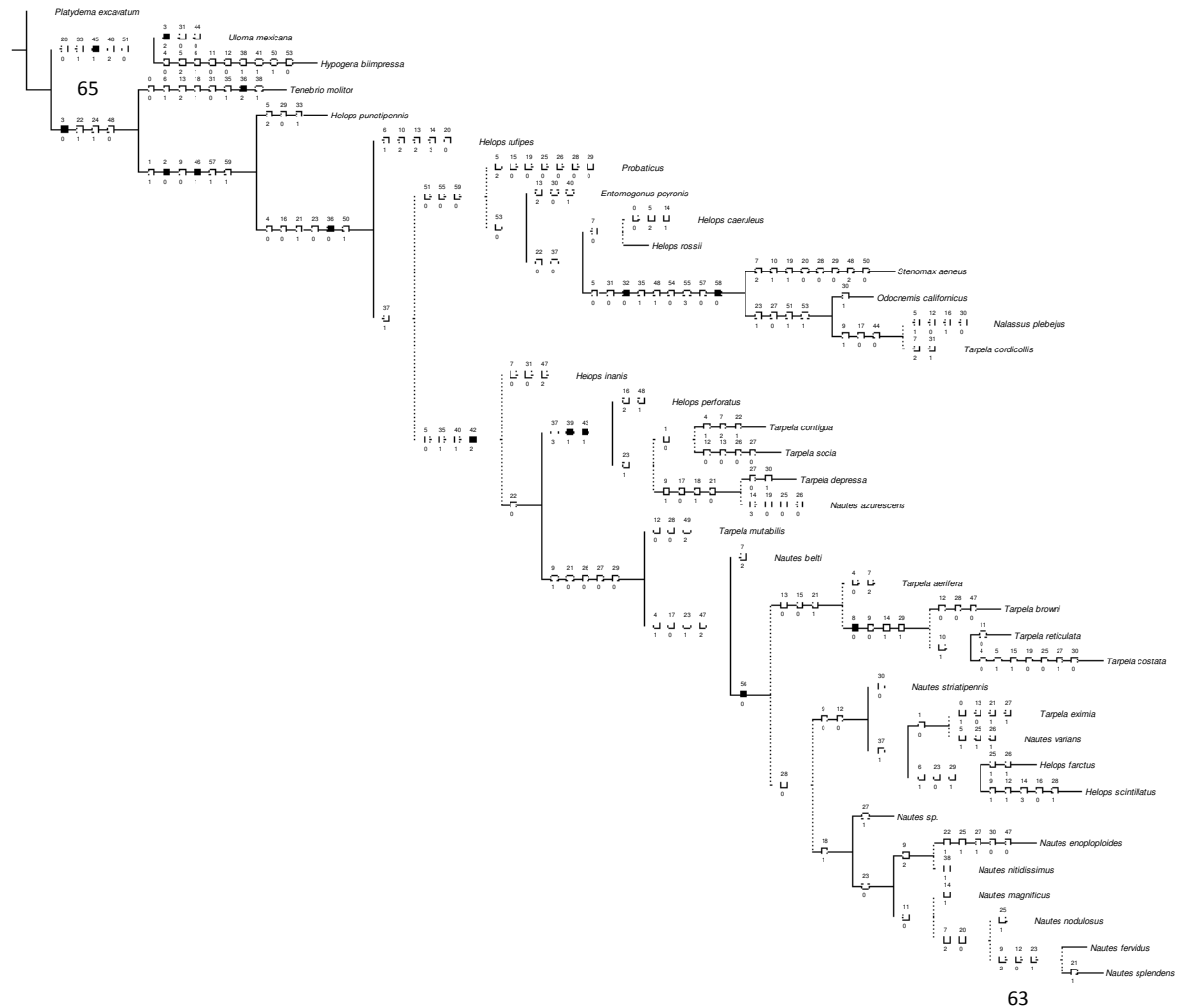
La especie tipo de *Nautes*, *N. fervidus* Pascoe, 1866, se hermana con *N. splendens* Champion, 1887 y se relaciona con otras especies neotropicales de *Helops* y *Tarpela* (figs. 1-2) con base en los lóbulos estrechos y agudos del VIII esternito (47:2). Asimismo, *Nautes azurescens* Du Val, 1857 queda fuera del clado que contiene al resto de las especies de *Nautes* (figs. 1 y 2). En la topología basada en morfología con pesos implicados, las especies de *Nautes* quedan

agrupadas en varios clados, pero la especie tipo queda anidada sólo con especies de *Nautes* (fig. 2). El análisis simultáneo corrobora la relación cercana de *Nautes* con especies neotropicales de *Helops* y *Tarpela* (figs. 3 y 4).



**Figura 1.** Consenso estricto de 528 árboles más parsimoniosos ( $L=309$ ,  $ic=0.26$ ,  $ir=0.55$ ) Los caracteres se mapearon en el consenso sólo si su optimización no era ambigua y si estaban presentes en todos los AMPs. El consenso se utilizó para mapear las homoplasias a nivel de carácter. Los cuadrados negros representan transformaciones de estado de carácter no homoplásicas y los cuadrados blancos

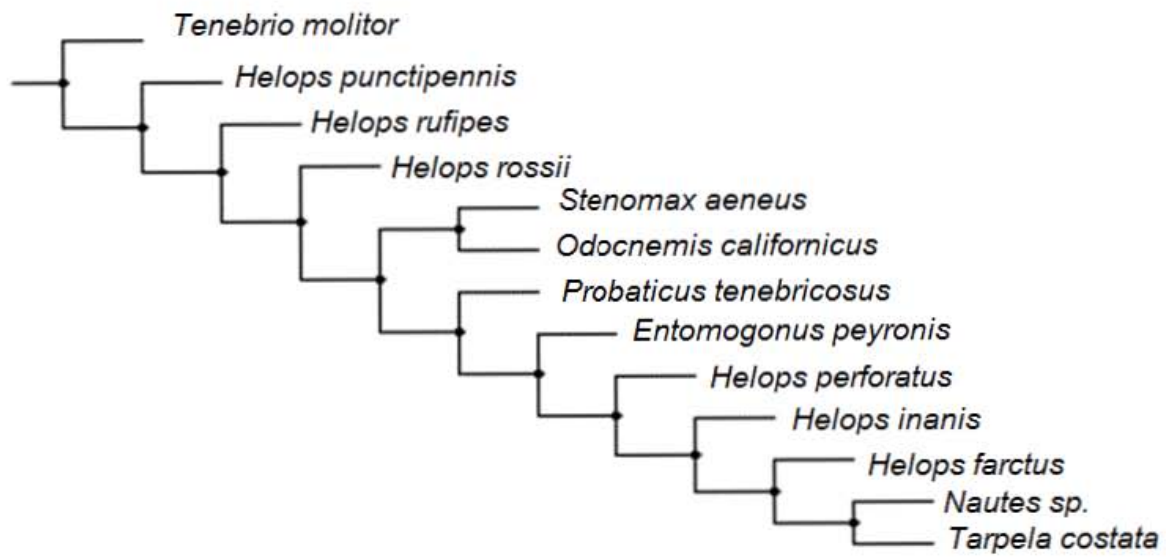
representan transformaciones múltiples de estado de carácter. El número que se muestra por encima de cada cuadrado representa el carácter y el número debajo de cada cuadrado, el estado de carácter. El número más grande debajo de las ramas corresponde a los valores de Bootstrap por encima de 50%.



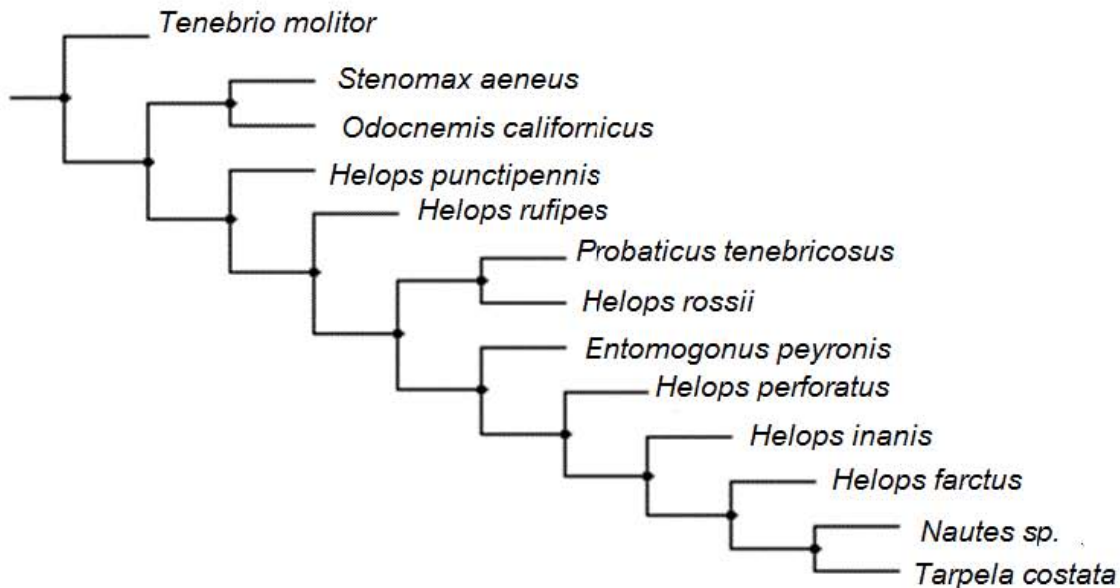
**Figura 2.** Árbol de consenso estricto del análisis con pesos implicados utilizando valores de K de 3 a 13 (L=274, ic=0.29, ir=0.62). Los caracteres se mapearon en el consenso sólo si su optimización no era ambigua y si estaban presentes en todos los AMPs. El consenso se utilizó para mapear las homoplasias a nivel de carácter. Los cuadrados negros representan transformaciones de estado de



carácter no homoplásicas y los cuadrados blancos representan transformaciones múltiples de estado de carácter. El número que se muestra por encima de cada cuadrado representa el carácter y el número debajo de cada cuadrado, el estado de carácter. El número más grande debajo de las ramas corresponde a los valores de Bootstrap por encima de 50%.



**Figura 3.** Árbol de consenso estricto del análisis simultáneo con pesos iguales (L=579, ic=0.43, ir=0.34).



**Figura 4.** Árbol del análisis simultáneo con pesos implicados utilizando un valor de K de 3 (L=580, ic=0.43, ir=0.34).

## Taxonomía

*Nautes* Pascoe, 1866: 2, 475

*Tarpela* Bates, 1870 **syn. nov.**

Especie tipo. *Nautes fervidus* Pascoe, 1866: 2, 475, por designación posterior de Champion (1887).

**Diagnosis:** Se distingue de otros géneros de Helopini por las siguientes características de los genitales masculinos y femeninos: los lóbulos estrechos y agudos del VIII esternito del macho, los parámetros amplios y el ápice de los parámetros amplio, trunco o débilmente estrangulado. En los genitales de la hembra el ducto común es corto y las espermatecas laterales son próximas o fasciculadas.

**Redescripción (macho):** Largo: 4.09-10.18 mm Ancho: 2.27-5.9 mm. CABEZA. Ojos reniformes, emarginados, generalmente prominentes o convexos; sutura fronto-clipeal débil, clípeo corto, borde anterior trunco o ligeramente convexo,

membrana cíleo-labral visible. Antenas filiformes, con sensorias simples o setiformes, los antenitos 7-11 rebasan el borde posterior del pronoto; tercer antenito generalmente más corto o de igual longitud que los antenitos apicales; antenitos 8-11 ensanchados ocasionalmente con respecto a los antenitos 3-7. Palpos maxilares securiformes, la longitud del borde interno es de 1-2.9 veces la longitud del borde posterior. Mentón trapezoidal. TÓRAX. Pronoto trapezoidal o rectangular, carenas presentes, grosor de las carenas laterales de 1.5-5 veces el grosor de la carena anterior; bordes laterales lisos o crenados. Superficie del disco del pronoto plana, convexa o lateralmente gibosa; generalmente glabra; si hay sedas, estas son claras, decumbentes y largas, excediendo el diámetro de la puntuación. Forma, diámetro, profundidad y densidad de la puntuación del pronoto variable; ángulos anteriores romos o agudos, en general no fuertemente proyectados; ángulos posteriores variables; borde posterior convexo o bisinuado. Ápice del proceso prosternal generalmente agudo, fosa mesosternal profunda, en forma de "v"; si el ápice no está proyectado, la fosa es somera. Tercer tarsómero bilobulado o no, cuarto tarsómero mucho más corto que el tercero o aproximadamente de la misma longitud. Élitros débil o fuertemente arqueados en vista lateral. Puntuación de los élitros de diámetro y profundidad variable, dispuestos en surcos o en hileras, generalmente glabros, si hay sedas, éstas son cortas y erectas; tegumento generalmente con brillo lustroso. Alas metatorácicas braquípteras o completamente desarrolladas, en alas completas, la célula recurrente es amplia. ABDOMEN. Superficie de los ventritos pubescente, sedas cortas, de densidad variable. Genitales: lóbulos del esternito VIII estrechos, ápice agudo o ligeramente romo; varillas pleurales aproximándose hacia la parte media; porción anterior de la pieza basal del edeago generalmente no prominente; largo de la pieza basal menos de tres veces el largo de los parámetros. Parámetros tan anchos como la pieza basal, uniformemente esclerosados, fusionados en el ápice, ápice generalmente amplio no espatulado, con reborde; con sedas evidentes, de  $>1 < 10 \mu$  de grosor; rectos o ligeramente curvos en vista lateral, lóbulo medio con ápice bilobulado.

**hembra:** antenas y borde interno de los palpos maxilares de menor longitud que el macho. Genitales: brazos del *spiculum ventrale* no prominentes, extremo proximal redondo, no dilatado. Gonostilos sub-cilíndricos, largo dos veces o más su ancho. Largo de los coxitos 8 o más veces el largo de los gonostilos. Largo del báculo del paraprocto 2-3 veces el largo de los coxitos. Vagina sacciforme, estrechándose preapicalmente o apicalmente en un ducto común, de forma gradual o abrupta. Ducto común corto. Más de una espermoteca tubular, lisas, no ramificadas, en ocasiones dispuestas en fascículos, siempre laterales, próximas entre sí y terminales al ápice de la vagina o ducto común; con el mismo grosor en su trayecto o disminuyendo gradualmente. Glándula accesoria emergiendo apicalmente con respecto a la vagina.

**Composición:** Como aquí se circunscribe, *Nautes* se compone de 59 especies:

1. *N. aerifer* (Allard, 1876) **comb. nov.**
2. *N. allardi* (Champion, 1887) **comb. nov.**
3. *N. alternans* Champion, 1893
4. *N. antennatus* Champion, 1887
5. *N. asperipennis* Allard, 1874
6. *N. bahamani* Steiner, 2006
7. *N. belti* Allard, 1887
8. *N. breviceps* Champion, 1887
9. *N. browni* (Bates, 1870) **comb. nov.**
10. *N. catenulatus* (Champion, 1895) **comb. nov.**
11. *N. chrysomeloides* Champion, 1887
12. *N. cisteliformis* (Allard, 1877) **comb. nov.**

13. *N. corpulentus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
14. *N. costatus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
15. *N. cupreoviridis* (Allard, 1877) **comb. nov.**
16. *N. durangoensis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
17. *N. enoplooides* Champion, 1887
18. *N. eximius* (Bates, 1870) **comb. nov.**
19. *N. farctus* (LeConte, 1858) **comb. nov.**
20. *N. fervidus* Pascoe, 1866
21. *N. foveipennis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
22. *N. fragilicornis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
23. *N. glabratus* Champion, 1887
24. *N. hilaris* Champion, 1887
25. *N. inaequalis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
26. *N. laeviventris* Champion, 1887
27. *N. magnificus* Champion, 1887
28. *N. marginicollis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
29. *N. mutabilis* (Waterhouse, 1878) **comb. nov.**
30. *N. nitidissimus* Champion, 1887
31. *N. nodulosus* Champion, 1887
32. *N. noguerai* (Doyen, 1988) **comb. nov.**
33. *N. oblopunctatus* (Bates, 1870) **comb. nov.**

34. *N. ovatus*, Bates, 1870
35. *N. pinguis* (Horn, 1894) **comb. nov.**
36. *N. propinquus* (Waterhouse, 1878) **comb. nov.**
37. *N. pulchrus* (Champion, 1893) **comb. nov.**
38. *N. puncticeps* (Champion, 1887) **comb. nov.**
39. *N. reticulatus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
40. *N. rufipes* Allard, 1887
41. *N. scintillatus* (Doyen, 1988) **comb. nov.**
42. *N. sculptilis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
43. *N. silvicolus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
44. *N. splendens* Champion, 1887
45. *N. stabilis* Champion, 1887
46. *N. striatipennis* Champion, 1887
47. *N. suavis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
48. *N. subparallelus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
49. *N. subvittatus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
50. *N. teapensis* (Champion, 1893) **comb. nov.**
51. *N. tenuicornis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
52. *N. thoracicus* (Champion, 1887) **comb. nov.**
53. *N. tinctus* Champion, 1887
54. *N. torridus* (Champion, 1887) **comb. nov.**

- 55. *N. tricolor* Champion, 1893
- 56. *N. varians* Champion, 1887
- 57. *N. veraepacis* (Champion, 1887) **comb. nov.**
- 58. *N. versicolor* Champion, 1887
- 59. *N. viridimicans* Horn, 1878

**Distribución geográfica:** Estados Unidos (Florida), México, Centroamérica, Cuba, Las Bahamas, Jamaica, Colombia.

## **Discusión**

Al incrementar el muestreo de terminales con respecto a un análisis filogenético previo (Cifuentes-Ruiz *et al.* 2014) se pudo abarcar con más amplitud la variación morfológica de *Nautes*. A la luz de la nueva evidencia, el género resulta polifilético y la aproximación filogenética utilizada permite circunscribirlo. Tanto el análisis morfológico con pesos iguales, como el de pesos implicados muestran un gran clado de especies de *Nautes* y *Tarpela* apoyado por dos a cuatro caracteres. El carácter en el que coinciden es interno (los lóbulos estrechos y agudos del esternito VIII [48:2]). Según la topología con pesos iguales, otro carácter interno del macho (el ápice amplio de los parámetros [57:0]), y dos caracteres internos de la hembra: el ducto común corto [40:1] y las espermatecas laterales próximas o fasciculadas [44:0], apoyan el clado.

Debido a la consistencia entre ambos análisis y a que este clado está apoyado por una combinación única de varios caracteres, se considera que *Tarpela* Bates 1870 es sinónimo de *Nautes* Pascoe, 1866, quedando éste como el nombre válido del género. Se redefine morfológicamente *Nautes* y se circunscribe, proponiéndose nuevas combinaciones para las especies de *Tarpela* y *Helops* que corresponden a este clado.

Por otro lado, el análisis morfológico con pesos implicados (fig. 2) proporciona más información sobre la relación entre las terminales del clado mayoritariamente

tropical. El uso de pesos implicados resuelve el conflicto de caracteres en favor de los caracteres confiables, es decir, los que tienen menos homoplasia (Goloboff 1993). En este caso, utilizando dicha aproximación, se recuperan tres linajes dentro del gran clado de *Nautes* (fig. 2): uno de ellos contiene a la especie tipo de *Tarpela*, *T. browni* Bates, 1870. Este clado también se muestra en la topología con pesos iguales, pero sin *T. aerifera* Allard 1876 y está apoyado por la superficie lateral gibosa del pronoto (9:0) y los ángulos posteriores del pronoto agudos (15:1). Otro clado incluye especies de *Helops*, *Tarpela* y *Nautes* y se apoya en la forma estrecha del ápice de la vagina, plegado dorsalmente (38:1). Un último clado se conforma sólo por especies de *Nautes*, incluyendo a la especie tipo *N. fervidus* Pascoe, 1866 y se apoya por la propleura rugosa (19:0).

En un futuro estos linajes deben de corroborarse con más caracteres (p. ej. moleculares) pues así como queda circunscrito, *Nautes* abarca un gran número de especies que forman a su vez clados menos inclusivos que podrían nombrarse como subgéneros.

Por otro lado, el análisis con pesos implicados también recupera un linaje más tempranamente divergente, formado por especies de *Tarpela* y *Helops* y una especie de *Nautes*. El linaje está apoyado por tres caracteres internos de la hembra: el ápice de la vagina abruptamente estrecho (38:3), el ducto común largo (40:1) y las espermatecas distantes o segregadas (44:1). En el análisis simultáneo este linaje está representado por *Helops perforatus* Horn, 1880 y resulta más tempranamente divergente que *Helops inanis* Allard, 1887. Un muestreo más denso de terminales y de caracteres moleculares podrían poner a prueba este linaje. Si se corrobora, se propondría como género y se compondría de especies neárticas actualmente ubicadas en *Helops*, de especies neotropicales actualmente ubicadas en *Tarpela*, y de *Nautes azurescens* Du Val, 1857.

Finalmente, otra consecuencia de la redefinición de *Nautes* y del análisis filogenético es la necesidad de transferir las especies neárticas y asiáticas de *Tarpela*.



## Conclusiones

Con base en un análisis filogenético morfológico y simultáneo se corrobora la polifilia de tres de los cuatro géneros de la tribu Helopini que también tienen distribución en el Nuevo Mundo: *Helops* Fabricius 1775, *Tarpela* Bates, 1870 y *Nautes* Pascoe, 1866. Con base en el análisis filogenético se redefine *Nautes*, que ahora abarca especies neotropicales de *Helops* y de *Tarpela*, incluyendo la especie tipo de este género, *T. browni*. El análisis morfológico con pesos implicados indica que las especies de *Nautes* forman clados que si en un futuro se corroboran con más caracteres, podrían reconocerse nomenclaturalmente como subgéneros. El mismo tipo de análisis recupera un linaje más tempranamente divergente que podría reconocerse como un género distinto. Este linaje incluye especies de los tres géneros abordados. Finalmente, al sinonimizarse *Tarpela* con *Nautes* las especies asiáticas y neárticas actualmente asignadas a *Tarpela* tendrían que transferirse.

## Literatura citada

Allard, E. 1876. Revision des helopides vrais de Lacordaire. *Abeille*, 14: 1–80.

Allard, E. 1877. Revision des helopides vrais. *Mittheilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 5: 13–268.

Allard, E. 1894. Diagnoses des coléoptères américains. *Naturaliste*, 16: 259.

Bates, F. 1870. Description of new genera and species of Heteromera. *Entomologist's Monthly Magazine*, 6: 272.

Champion, G.C. 1887. *Biologia Centrali-Americana*. Insecta. Coleoptera (Tenebrionidae). 4(1): 276–320.

Champion, G.C. 1893. *Biologia Centrali-Americana*. Insecta. Coleoptera (Tenebrionidae). 4(2): 551–558.

Cifuentes-Ruiz, P., Zaragoza-Caballero, S., Ochoterena-Booth, H. y Morón, M. A. 2014. A preliminary phylogenetic analysis of the New World Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae). *Zookeys*, 415: 191-216.

Corel Corporation (2012) CorelDRAW Graphics Suite X6 (v16).

De Laet, J. 1997. A reconsideration of three-item analysis, the use of implied weights in cladistics, and a practical application in Gentianaceae. Tesis de doctorado. K. U. Leuven Faculteit der Wetenschappen. Holanda. 232pp.

Doyen, J.T. y Tschinkel, W.R. 1982. Phenetic and cladistic relationships among tenebrionid beetles (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 7: 127–183. doi: 10.1111/j.1365-3113.1982.tb00129.x

Flores, G.E. 1996. Estudio comparativo de las estructuras genitales en la tribu Nycteliini (Coleoptera:Tenebrionidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 55 (1–4): 33–48.

Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.

Goloboff, P.A. 1999. NONA, Version 2.0 (for Windows) <http://www.cladistics.com> (acceso: 21 de octubre 2012).

Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2003. T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors, and at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>

Hajibabaei, M., Janzen, D.H., Burns, J.M., Hallwachs, W. y Hebert, P.D.N. 2006. DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 968-971.

Nabozhenko, M.V. 2001. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. *Entomological Review*, 81 (8): 909–942.

[http://www.maik.ru/abstract/enteng/1/enteng0909\\_abstract.pdf](http://www.maik.ru/abstract/enteng/1/enteng0909_abstract.pdf)

Nabozhenko, M.V. 2002a. Darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) of European part of CIS and the Caucasus. PhD dissertation, St. Petersburg: Zoological Institute of Russian Academy of Sciences.

Nabozhenko, M.V. 2002b. Taxonomic significance of the female genital tubes in the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). In: *Proceedings of the XII Congress of the Russian Entomological Society, St. Petersburg (Russia), August 2002*. 393 p.

Nabozhenko, M.V. 2004. New synonyms in the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Euroasian Entomological Journal*, 3(3): 185-186.

Nabozhenko, M.V. 2005. Interstructural correlations in the evolution of tenebrionid beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Caucasian Entomological Bulletin* 1(1): 37–48. [http://ssc-ras.ru/files/files/4\\_Nabozhenko.pdf](http://ssc-ras.ru/files/files/4_Nabozhenko.pdf)

Nixon, K. C. 2002. WinClada. Version 1.00.08. <http://www.cladistics.com> (acceso: 21 de octubre 2012).

Nabozhenko, M.V., Lobl, I. 2008. Tribe Helopini. *En: Lobl, I., Smetana, A. (Eds.) Catalogue of Palearctic Coleoptera. Volume 5. Tenebrionoidea*. Apollo Books: Stenstrup, 241–257.

Nabozhenko, M.V. y Keskin, B. 2009. Two new species of the genus *Gunarus* Des Gozis, 1886 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Southern Turkey. *Zootaxa*, 2170: 53-60.

Pascoe, F. P. 1866. Notices of new or little known genera and species of Coleoptera. *Journal of Entomology*, 2: 475.

Rohlf, J.F. 2013. tpsDig. Version 2.17. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

Rohlf, J.F. 2013. tps Utility program. Version 1.56. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

Roig-Juñent, S., Sallenave, S. y Agrain, F.A. 2011. New Morphological Aspects and Phylogenetic Considerations of *Cicindis* Bruch Coleoptera: Carabidae: Cicindini). *Neotropical Entomology*, 40 (3): 331-344.

Tschinkel, W.R. y Doyen, J.T. 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 9: 321–368. doi: 10.1016/0020-7322(80)90009-4

## Discusión general y conclusiones

En el análisis filogenético de la familia Tenebrionidae de Doyen y Tschinkel (1982) el consenso estricto muestra a Helopini en una politomía con Tenebrionini y con terminales de las tribus Pedinini y Alphitobiini. Los autores concluyen que la mayoría de las tribus del linaje “tenebrionoide”, al que pertenece la subfamilia Tenebrioninae, forman un complejo no resuelto y consecuentemente su definición es incierta. Si bien la monofilia de la tribu Helopini queda apoyada por los análisis realizados en este trabajo, aún es necesario ponerla a prueba de manera rigurosa en términos del muestreo de taxones de tribus relacionadas.

Las topologías obtenidas nos muestran dos problemas evidentes de la clasificación actual de la tribu (Champion 1887, 1893). Por un lado, se ha subestimado el número de linajes o de géneros reconocidos para la fauna del Nuevo Mundo. Por otro lado, persiste el problema en la delimitación de los taxones ya reconocidos.

Se detectó un problema de polifilia para *Helops*, *Tarpela* (Cifuentes-Ruiz *et al.* 2014) y *Nautes*. *Helops* tendría que restringirse para incluir sólo las especies registradas en la región Paleártica, donde se anida la especie tipo (Cifuentes-Ruiz *et al.* 2014; Nabozhenko y Löbl 2008). *Nautes* se redefine y abarca especies de *Tarpela* y *Helops* y el clado queda sustentado por caracteres de los genitales de la hembra y del macho. Puesto que *Tarpela browni* Bates, 1870 (la especie tipo de *Tarpela*) queda en este clado, *Tarpela* se sinonimizaría con *Nautes* por el principio de prioridad. El parentesco entre especies neotropicales de *Tarpela*, *Helops* y *Nautes* se corrobora con el análisis simultáneo que incluyó caracteres moleculares. El análisis con pesos implicados revela clados dentro de *Nautes*, uno de los cuales incluye las especies neotropicales de *Tarpela*. A reserva de corroborarse con más caracteres, estos grupos podrían reconocerse con la categoría taxonómica de subgénero.

Asimismo, el análisis con pesos implicados recupera un linaje más tempranamente divergente que *Nautes* y está apoyado por los genitales de la hembra. Tendría que

proponerse un nuevo nombre para este linaje, al cual se le podría asignar la categoría de género si se corrobora con más caracteres.

Por otro lado, todavía persiste una cantidad menor de especies neotropicales (5) y neárticas (3) de *Tarpela* que no fueron incluidas en el análisis filogenético y cuya morfología no coincide con los patrones encontrados en este trabajo. Finalmente, aún existe un número considerable de especies neárticas discutiblemente ubicadas en *Helops* cuyo futuro estudio podría revelar varios linajes y su probable relación con los linajes paleárticos de la tribu (Nabozhenko, 2001, 2002ab, 2005).

## Bibliografía

Aalbu, R. L., C. A. Triplehorn, J. M. Campbell, K. W. Brown, R. E. Somerby y D. B. Thomas. 2002. Family 106. Tenebrionidae. En: *American Beetles: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea*. R. H. Arnett Jr. y M.C. Thomas (Eds.). Volumen 2. CRC Press. Boca Raton. pp. 463-509.

Aalbu, R. L. 2006. Where are we at: assessing the current state of Tenebrionidae systematics in a global scale (Coleoptera: Tenebrionidae). Actes du Deuxième Symposium International sur les Tenebrionidae (Taxonomie, Biogéographie et Faunistique). *Les Cahiers Scientifiques*, 10.

Angelini, D. R. y E. L. Jockush. 2008. Relationships among pest flour beetles of the genus *Tribolium* (Tenebrionidae) inferred from multiple molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 127-141

Ardoin, P. 1958. Contribution a l'étude des Helopinae de France (Col., Tenebrionidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 127 : 9-49.

Arnett, R. H. Jr. 1963. *The beetles of the United States: A manual for identification*. Catholic University of America Press. Washington. 1112 pp.

Blaisdell, F. E. 1939. Studies in the relationships of the subfamilies and tribes of the Tenebrionidae based on the primary genital characters, also descriptions of new species (Coleoptera), *Transactions of the American Entomological Society*, 65: 43-60

Crowson, R. A. 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Annual Review of Entomology*, 5: 111-134.

Doyen, J. T. 1972. Familial and subfamilial classification of the Tenebrionoidea (Coleoptera) and a revised generic classification of the Coniontini (Tentyriidae). *Quaestiones Entomologicae*, 8: 357-376.

Doyen, J. T. y J. F. Lawrence. 1979. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 4: 333-377.

Español, P. 1961. Los Cylindrinotini de la Península Ibérica (Col., Tenebrionidae). *Eos*, 37(2): 135-160.

Gebien, H. 1937. Katalog der Tenebrioniden I Teil.. Publ. Mus. Ent. Pietro Rossi: 1-381

1938-42. Katalog der Tenebrioniden Teil II. *Mitteilungen der Munchener Entomologischen Gesellschaft*, 28-32: 370-744.

1942-1944. Katalog der Tenebrioniden Teil II. *Mitteilungen der Munchener I,IIEntomologischen Gesellschaft*, 32-34: 746-900.

Hunt, T., J. Bergsten, Z. Levkaničová, A. Papa, dopoulou, O. St. John, R. Wild, P. M. Hammond, D. Ahrens, M. Balke, M. S. Caterino, J. Gómez-Zurita, T. Barraclough, M. Bocakova, L. Bocak y A. P. Vogler. 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a Superradiation. *Science*, 318 (21): 1913-1916.

Kanda, K. 2011. The phylogeny of the Tenebrionidae (Coleoptera) inferred from molecular data. 24<sup>th</sup> Annual Oregon State University Biology Graduate Student Symposium. Oregon State University, Newport. 17 pp.

Koch, C. 1955. Monograph of the Tenebrionidae of Southern Africa. Volumen 1. Tentyriinae, Molurini.-Trachynotina, *Somaticus* Hope. *Transvaal Museum Memoires*, 7: 242 p.

Lamb, T. y J. E. Bond, en prensa. A multilocus perspective on phylogenetic relationships in the Namib darkling beetle genus *Onymacris* (Tenebrionidae).

*Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2012

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.026>.



Lacordaire, T. 1859. *Histoire naturelle des insectes. Généra des Coléoptères*, 5, Paris, 455 pp.

Latreille, P. A. 1802. *Histoire naturelle des crustacés et des insectes*. Paris, 3: 1-467.

Lawrence, J. F. y A. Newton. 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 261-290.

Lawrence, J. F. y T. J. Spilman. 1991. Tenebrionidae (Tenebrionoidea) (including Alleculidae, Cossyphodinae, Lagriidae, Nilionidae, Rhyssopausidae y Tentyridae En: *Immature Insects*. F. Stehr (Ed.). Volumen 2. Kendall /Hunt Pub. Co. pp. 520-524.

LeConte, J. L. y G. H. Horn. 1883. Classification of the Coleoptera of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 507: 1-567.

Levkaničová, Z. 2009. Molecular phylogeny of the superfamily Tenebrionoidea (Coleoptera: Cucujiformia). PhD dissertation. Palacký University in Olomouc, Faculty of Science, Department of Zoology and Anthropology. 105 pp.

Matthews, E. G., J. F. Lawrence, P. Bouchard, W. E. Steiner y A. Ślipiński. 2010. Tenebrionidae Latreille, 1802. En: *Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta*. Volumen 2: Coleoptera, Beetles. Morphology and Systematics (Elateroidea, Bosthichiformia, Cucujiformia partim), N. P. Kristensen y R. G. Beutel (Eds.). DeGruyter, Berlin. 786 pp.

Redtenbacher, L. 1858. *Fauna austriaca. Die Käfer*. C. Gerold Sohn, Viena. 1017 pp.

Reitter, E. 1917. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren 81. Tenebrionidae 12 Enthaltend einen Bestimmungsk-schüssel für die Unterfamilien und Tribus der palaearktischen Tenebrionidae, Wien. Ent. Zt, 36: 51-66.

- Skopin, N. G. 1964. Die Larven der Tenebrioniden des Tribus Pycnoceini (Coleoptera, Heteromera). *Annales Musée Royale de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*. Serie 8 (127): 1-35, 16pls.
- Smith, A. D. 2013. Phylogenetic revision of the North American Asidini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Systematic Entomology*, 38: 585-614.
- Solier, A. J. 1834. Essai d'une division des Coléoptères hétéromères et d'une monographie de la famille des Collapterides. *Annales de la Société Entomologique de France*, 3: 479-636.
- Solier, A. J. 1848. Essai sur les collaptérides. *Baudi et Truqui Studi Entomologici*, 2: 146-370.
- Steckel, J., M.L. Penrith, J.Henschel, R. Brandl y J. Meyer. 2010. A preliminary molecular phylogeny of the Namib Desert darkling beetles (Tenebrionidae). *African Zoology*, 45 (1): 107-114.
- Watt, J. C. 1967. A review of classifications of Tenebrionidae. *Entomologist's Monthly Magazine*, 102: 80-86.
- Watt, J. C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology*, 1(4): 381-452.
- Wild, A. L. y D. R. Maddison. 2008. Evaluating nuclear protein-coding genes for phylogenetic utility in beetles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 877-891.
- Xiao-Li, L. 2004. Molecular Systematic Study on Partial Darkling Beetles Based on Sequences of Mitochondrial 16S rDNA and 18S rDNA. Master's thesis. Hebei University., Hebei, China. 84 pp.



## Biodiversidad de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en México

### Biodiversity of Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) in Mexico

Paulina Cifuentes-Ruiz<sup>✉</sup> y Santiago Zaragoza-Caballero

*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*

✉ [paulina.cifuentes@ibunam2.ibiologia.unam.mx](mailto:paulina.cifuentes@ibunam2.ibiologia.unam.mx)

**Resumen.** A partir de la consulta de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM, de bases de datos y bibliografía, se actualiza la información sobre la diversidad de Tenebrionidae en México y su estudio. Asimismo, se aporta información sobre la distribución estatal de las especies. Con base en estos datos, se detecta que el trabajo taxonómico y el trabajo de campo son aún insuficientes y se ubican los estados que deberían muestrearse en un futuro, así como algunos taxones que deberían revisarse.

Palabras clave: escarabajos, riqueza, endemismo, distribución estatal.

**Abstract.** After consulting the National Insect Collection holdings of the Instituto de Biología, UNAM, databases and literature, information about Mexican Tenebrionidae diversity and its study in Mexico is updated. Information about the species state distribution is presented as well. Based on these data, we detected that taxonomic and exploratory field work is still insufficient, so states where future sampling should be done are proposed as well as several taxa that should be revised.

Key words: beetles, richness, endemism, state distribution.

#### Introducción

Tenebrionidae Latreille, 1802 es la sexta familia más grande de Coleoptera y la más diversa de Tenebrionoidea, con cerca de 20 000 especies descritas, distribuidas en zonas tropicales y subtropicales del planeta (Matthews et al., 2010). La clasificación más reciente los divide en 10 subfamilias, 96 tribus y 61 subtribus (Bouchard et al., 2005). A pesar de la heterogeneidad en formas y tamaños (Figs. 1-4), se reconocen las siguientes características morfológicas en el grupo (Aalbu et al., 2002b): talla desde poco más de 1 mm hasta 80 mm, alados o ápteros, ojos frecuentemente separados en 2 porciones por un canto epistomal. Antenas insertadas bajo expansiones laterales de la frente, generalmente con 11 segmentos, rara vez 10 ó 9 antenómeros. Antenómeros apicales frecuentemente con sensilas compuestas o algunas veces placoides. Epistoma con membrana clipeolabral expuesta o no. Labro subcuadrado, algunas veces elongado o transverso. Pronoto típicamente carenado o explanado lateralmente. Cavidades procoxales cerradas detrás externamente, con raras excepciones; en Pimeliinae abiertas o cerradas internamente. Cavidades mesocoxales con o sin trocantín

expuesto; cerradas lateralmente por el meso y metasternito o por el mesepimeron o rara vez por el trocantín (Phrenapatinae). Patas con el penúltimo tarsómero algunas veces lobulado (algunos Alleculinae y Lagriinae); trocánteres anteriores sobrelapados lateralmente por los fémures, con excepción de Scaphidemini; uñas tarsales a veces pectinadas (Alleculinae). Fórmula tarsal 5-5-4, rara vez 4-4-4 o 3-3-3. Élitros, si están estriados, con estriola escutelar; típicamente con 9 estriás. Abdomen con membrana intersternal expuesta, excepto en la mayoría de Pimeliinae y algunos Lagriinae y Bolitophagini. Glándulas defensivas abdominales presentes o ausentes en Zolodinae, Pimeliinae y algunos Lagriinae. Edéago típicamente no invertido, con tegmen dorsal, excepto en Zolodinae y Pimeliinae y algunos otros géneros.

Las larvas y los adultos de Tenebrionidae se asocian principalmente a 2 tipos de hábitat: el suelo y los árboles (Allsopp, 1980; Aalbu et al., 2002b). Los tenebriónidos asociados al suelo o geófilos han podido colonizar diversos ambientes, algunos de ellos muy particulares, tales como: nidos de hormigas, termitas y dunas (Chatzimanolis et al., 2010; Matthews et al., 2010; Lamb y Bond, en prensa). En las zonas áridas desempeñan un papel ecológico importante como detritívoros y como fuente de alimento para diversos vertebrados (Crawford, 1981; Parmenter y MacMahon, 1988; Pizarro-Araya y Flores, 2004). La sobrevivencia en



**Figura 1.** *Edrotus ventricosus* LeConte (subfamilia Pimeliinae).



**Figura 3.** *Eleodes curvidens* Triplehorn y Cifuentes-Ruiz (subfamilia Tenebrioninae).



**Figura 2.** *Adelina bifurcata* Champion (subfamilia Diaperinae).



**Figura 4.** *Strongylium cribripes* Mäklin (subfamilia Stenochiinae).

estos ambientes es posible debido a ciertas características morfológicas, fisiológicas y conductuales que les permiten reducir la pérdida de agua y evitar las temperaturas letales. Algunas de las adaptaciones más notables en este sentido son: la omnivoría, los hábitos fosoriales, los patrones de actividad en las horas de menor radiación solar y la cavidad subelital (Cloudsley-Thompson, 2001). Las funciones que se le han adjudicado a la estructura mencionada son, por un lado, cubrir los espiráculos y minimizar la pérdida de agua durante la respiración (Cloudsley-Thompson, 2001) y por otro, permitir la expansión del abdomen por el almacenamiento de agua, alimento y huevos (Fiori, 1977).

En lo que respecta a los tenebriónidos asociados a los árboles o xilófilos, la fase larval de muchos grupos es xilomicetófaga, es decir, aprovechan la madera en descomposición y las hifas mezcladas en ella (Watt, 1974; Mathews et al., 2010). De hecho, 4 linajes de la familia son exclusivamente micófagos: los Diaperini, Bolitophagini, Toxicini y Rhipidandrini (Leschen, 1990). Otras especies pacen sobre la superficie de las rocas y las cortezas, raspando líquenes, musgos y algas (Lawrence y Spilman, 1991) y algunas más, aprovechan el *cambium* en la zona subcortical (Allsopp, 1980).

El conocimiento de la tenebriofauna mexicana ha sido fruto del trabajo de autores extranjeros casi en su totalidad. Las expediciones norteamericanas de finales del siglo XIX y de la primera mitad del siglo XX documentaron la riqueza del norte del país, particularmente de Baja California y las islas del Golfo de California. Horn (1884) describió especies de casi todas las subfamilias en su obra "The Coleoptera of Baja California" (Aalbu et al., 2002a). Blaisdell (1923) enlistó 230 especies y por lo menos 22 endémicas en la península y las islas mencionadas. En 1947, la expedición David Rockefeller al norte de México comprendió 4 estados: Chihuahua, Durango, Zacatecas y Coahuila. Pallister (1954) incluyó 75 especies, 41 registradas sólo para México y considerando el componente norteamericano de especies de Tenebrionidae y las que podrían ser endémicas, el autor estimó 400 especies para el altiplano norte del país. Sin embargo, como en muchos otros grupos de artrópodos en México y Centroamérica, la fuente de información más importante sigue siendo Biología Centrali-Americana (Llorente et al., 1996). Para México y los países de Centroamérica, Champion (1884-1893), listó 870 especies pertenecientes a 145 géneros, de éstos, 594 especies y 49 géneros se describieron como nuevos.

Una aproximación más reciente a la diversidad de Tenebrionidae de México que integra y desarrolla aspectos como la historia de su conocimiento, diversidad, endemismo, biogeografía y ecología es el trabajo de Aalbu et al. (2002a). El registro cronológico de los estudios sistemáticos de la

familia que ahí se documenta, más 2 registros recientes, indican que durante los últimos 60 años, 62 de 237 géneros han recibido algún tratamiento de esta índole. Para la subfamilia Phrenapatinae, por ejemplo, ningún taxón se ha revisado recientemente. Asimismo hay géneros con numerosas especies que tendrían que abordarse en este sentido: *Allecula*, *Phedius*, *Pseudocistela* (subfamilia Alleculinae), *Phayllus*, *Platydema* (subfamilia Diaperinae), *Colparthrum*, *Anaedus*, *Paratenetus* (subfamilia Lagriinae), *Hylocrinus*, *Steriphanus*, *Melanastus*, *Telabis* (subfamilia Pimeliinae), *Strongylium* (subfamilia Stenochiinae) y *Blapstinus*, *Eleodes*, *Tarpela*, *Zophobas*, *Uloma* y *Acropteron* (subfamilia Tenebrioninae).

Los estudios ecológicos del grupo en el país son pocos. Existe un trabajo sobre fases de microsucesión en troncos con especies xilófagas de Tenebrionidae y Zopheridae en un bosque mesófilo de montaña (Cervantes, 1984). En otro trabajo biogeográfico-ecológico se aborda la familia en las islas del golfo de California (Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002) y en otro más, la fenología en una localidad de bosque tropical caducifolio (Cifuentes-Ruiz, 2009). Finalmente, varios estudios se han enfocado en el ciclo de vida y en ciertos aspectos ecofisiológicos de especies o géneros introducidos (*Alphitobius*, *Tenebrio*, *Tribolium*, *Zophobas*) que tienen importancia económica como plagas secundarias o como alimento potencial para animales (i.e. aves de corral y reptiles de criadero) o como vectores de enfermedades de animales de cría (Zendejas, 1983; Gamboa, 1997).

## Diversidad

Aalbu et al. (2002a) documentaron para México 11 subfamilias, 43 tribus, 237 géneros y 1 227 especies. En el presente trabajo se actualiza la lista mencionada y, siguiendo la clasificación de Bouchard et al. (2005), se registran 8 subfamilias, 44 tribus, 236 géneros y 1 248 especies descritas. México alberga, por lo tanto, el 6.24% de la riqueza mundial conocida de Tenebrionidae. Las subfamilias con mayor riqueza son Pimeliinae (412 especies) y Tenebrioninae (349 especies) (Cuadro 1).

*Endemismo.* Debido al muestreo diferencial, la riqueza y el endemismo en México están mejor documentados en el norte del país, particularmente en la península de Baja California. Sánchez-Piñero y Aalbu (2002) registraron una riqueza alta en esta región con respecto a países con mayor área: 45% de las 382 especies que contabilizaron resultaron endémicas. Asimismo, registraron 103 especies en las islas del mar de Cortés, con un endemismo del 23%.

Para todo el país y a partir de la lista de Aalbu et al. (2002) actualizada, 706 especies de 1 248 serían endémicas, es decir, el 56.6% (Cuadro 1). El 3.53% de la tenebriofauna

**Cuadro 1.** Riqueza conocida para cada subfamilia de Tenebrionidae en México basada en la lista actualizada de Aalbu et al. (2002a)

<i>Subfamilia</i>	<i>Tribus</i>	<i>Géneros</i>	<i>Especies</i>	<i>Especies endémicas</i>
Alleculinae	1	22	140	94
Diaperinae	5	24	123	49
Lagriinae	3	14	102	45
Nilioninae	1	1	1	0
Phrenapatinae	3	5	5	3
Pimeliinae	11	92	412	275
Stenochiinae	3	28	116	52
Tenebrioninae	17	50	349	188
Total	44	236	1 248	706

mundial es endémica de México. La subfamilia Pimeliinae exhibe, comparativamente, el mayor endemismo (Cuadro 1). *Distribución en México.* A partir de los registros de la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología, UNAM, de la base de datos de la colección entomológica de la Academia de Ciencias de California, de la base de datos en línea TenebrioniDBase (Smith, 2012) y de la bibliografía disponible (Champion, 1884-1893; Freude 1967, 1968; Doyen, 1984; Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002; entre otros) se recabaron 2 026 registros de 974 especies. Los estados con menos registros son Campeche (2) y Tlaxcala (2) (Cuadro 2). Los estados con más de 100 registros son: Veracruz (283), Baja California Sur (180), Baja California (170), Oaxaca (116), Sonora (115), Durango (110), Jalisco (106) y Puebla (102) (Cuadro 2).

*Perspectivas.* Son notables las diferencias en el esfuerzo de recolecta en el territorio del país. Los estados con mayor número de registros son los que históricamente han sido visitados en expediciones importantes. Las expediciones norteamericanas en el norte del país explicarían por qué estados como Baja California, Baja California Sur, Sonora y Durango tienen una riqueza alta. En el mismo tenor, el gran número de registros en Biología Centrali-Americana, explicaría por qué Veracruz, Oaxaca y Puebla, también tienen un número elevado de especies. Estos estados, junto con Jalisco, Guerrero e Hidalgo, han sido recurrentemente visitados hasta la actualidad, como lo demuestran los registros de la CNIN.

Debido a que la información sobre la distribución no se ha recabado completamente, sería necesario realizar trabajo de campo y tener acceso a otras colecciones nacionales y extranjeras. De momento sólo se puede inferir la necesidad de muestrear estados pobremente explorados como Campeche, Querétaro, Quintana Roo y Tlaxcala. Con

excepción de éste último, los estados mencionados poseen una diversidad importante en otros grupos (Flores-Villela y Gerez, 1994). Adicionalmente, hay estados en el norte como Nuevo León o Zacatecas que tienen pocos registros, pero por la condición árida o semiárida de su territorio, podrían albergar muchas especies más de Pimeliinae, que en su mayoría están altamente adaptadas a estas características físicas (Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002).

Finalmente, se puede inferir que aún tenemos un panorama incompleto de la tenebrionafuna mexicana pues la mayor parte de las especies conocidas se describieron en el siglo XIX (Fig. 5). Así, aunque la intensidad del trabajo taxonómico ha disminuido, las aportaciones de varios especialistas durante la segunda mitad del siglo XX y principios del siglo XXI han sido fundamentales, entre ellos cabe mencionar a Charles S. Papp, Theodore J. Spilman, John T. Doyen, Charles A. Triplehorn, Rolf L. Aalbu, Gustavo E. Flores y Aaron D. Smith.

### Agradecimientos

Al Dr. Fernando Álvarez por la invitación para participar en el número especial de la Revista Mexicana de Biodiversidad. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Programa de Apoyo a Estudios del Posgrado de la UNAM por financiar la estancia de la primera autora en la Academia de Ciencias de California en junio de 2007. A la Biól. Susana Guzmán Gómez del Instituto de Biología, UNAM por su asesoría en el uso del equipo Leica (modelo Z16 APO-A y programa Leica Application Suite) para fotografiar los ejemplares. Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. A dos revisores por sus valiosas observaciones.

**Cuadro 2.** Registros estatales de especies por subfamilia: Alleculinae, Diaperinae, Lagriinae, Nilioninae, Phrenapatinae, Pimeliinae, Stenochiinae, Tenebrioninae \*Incluye los registros de las islas aledañas del golfo de California

	<i>Allec.</i>	<i>Diap.</i>	<i>Lagr.</i>	<i>Nil.</i>	<i>Phren.</i>	<i>Pim.</i>	<i>Sten.</i>	<i>Teneb.</i>	<i>Total</i>
Aguascalientes	4	0	0	0	0	3	0	5	12
Baja California	4	16	6	0	0	81	4	59	170
Baja California Sur*	7	16	5	0	0	84	2	66	180
Campeche	0	0	0	0	0	1	1	0	2
Coahuila	1	0	0	0	0	22	0	19	42
Colima	3	12	1	0	0	5	0	6	27
Chiapas	8	9	12	0	0	8	23	13	73
Chihuahua	1	3	1	0	0	33	3	29	70
Distrito Federal	2	1	0	0	0	13	0	11	27
Durango	10	3	7	0	0	45	1	44	110
México	1	2	2	0	0	11	0	19	35
Guanajuato	8	1	3	0	0	18	0	16	46
Guerrero	19	8	9	0	0	26	3	19	84
Hidalgo	3	4	0	0	0	11	0	22	40
Jalisco	12	21	8	0	1	25	11	28	106
Michoacán	0	1	1	0	0	8	0	11	21
Morelos	7	14	7	0	0	17	1	22	68
Nayarit	0	15	2	0	0	13	1	18	49
Nuevo León	1	2	0	0	0	9	2	7	21
Oaxaca	10	9	12	0	1	39	11	34	116
Puebla	6	12	3	0	1	37	6	37	102
Querétaro	0	2	0	0	0	5	0	2	9
Quintana Roo	0	4	0	0	0	1	0	3	8
San Luis Potosí	1	9	1	0	0	11	2	13	37
Sinaloa	1	10	3	0	0	18	5	29	66
Sonora	6	11	4	0	0	52	2	40	115
Tabasco	2	3	5	0	0	1	3	5	19
Tamaulipas	1	5	0	0	0	7	3	12	28
Tlaxcala	0	1	0	0	0	0	0	1	2
Veracruz	36	50	39	1	2	26	67	62	283
Yucatán	9	8	2	0	0	3	10	11	43
Zacatecas	0	0	0	0	0	7	0	8	15
Total	163	252	133	1	5	640	161	671	2 026

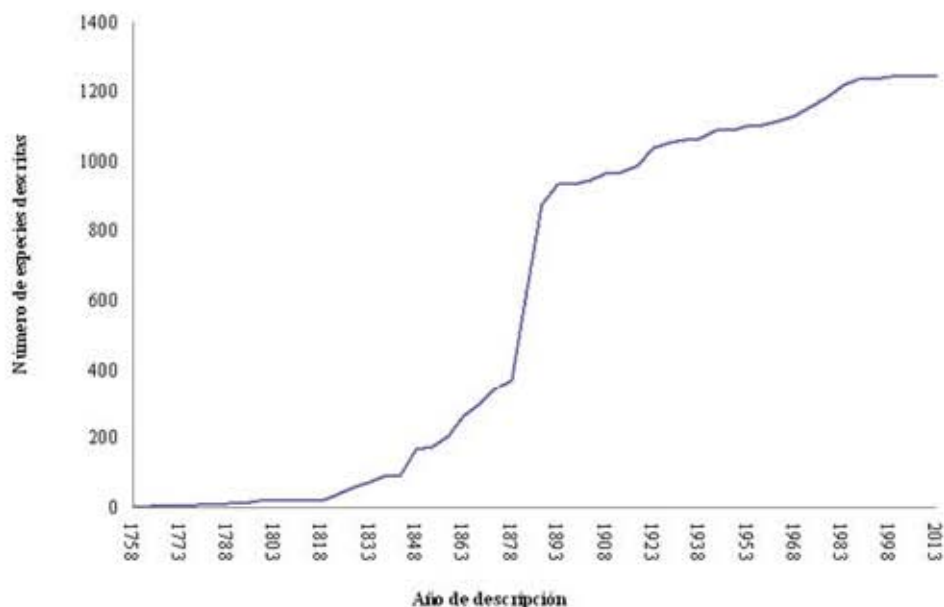


Figura 5. Curva de acumulación cronológica de especies de Tenebrionidae de México.

#### Literatura citada

- Aalbu, R. L., G. E. Flores y C. A. Triplehorn. 2002a. Tenebrionidae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. E. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Vol. 3. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México. p. 501-512.
- Aalbu, R. L., C. A. Triplehorn, J. M. Campbell, K. W. Brown, R. E. Somerby y D. B. Thomas. 2002b. Family 106. Tenebrionidae. *In* American beetles: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea, R. H. Arnett Jr. y M. C. Thomas (eds.). Vol. 2. CRC Press. Boca Raton. p. 463-509.
- Allsopp, P. G. 1980. The biology of false wireworms and their adults (soil-inhabiting Tenebrionidae) (Coleoptera): a review. *Bulletin of the Entomological Research* 70:343-379.
- Blaisdell, F. E. 1923. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The Tenebrionidae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, ser. 4, 12:201-288.
- Bouchard, P., J. F. Lawrence, A. E. Davies y A. F. Newton. 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Annales Zoologici* 55:499-530.
- Cervantes, J. F. 1984. Estudio de la coleopterofauna xilófila de Zacualtipan, Hidalgo, con especial énfasis en la familia Tenebrionidae (*sensu lato*). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 103 p.
- Champion, G. C. 1884-1887. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Tenebrionidae). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 1: p. 1-88 (1884); p. 89-136 (1885); p. 137-264 (1886); p. 265-353 (1887).
- Champion, G. C. 1888. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Tenebrionidae, Cistelidae, Othniidae, Nilionidae, Monnomidae). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 1:354-476.
- Champion, G. C. 1889. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Lagriidae, Melandryidae, Pythidae, Oedemeridae). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 2:1-120.
- Champion, G. C. 1893. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Supplement to Heteromera). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 1:477-572, pt. 2:451-494.
- Chatzimanolis, S., A. Trichas, S. Giokas y M. Mylonas. 2003. Phylogenetic analysis and biogeography of Aegean taxa of the genus *Dendarus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Insect Systematics and Evolution* 34:295-312.
- Cifuentes-Ruiz, P. 2009. Distribución temporal de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en una localidad de bosque tropical caducifolio en la reserva de la biosfera Sierra de Huautla, Morelos. Tesis maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 101 p.
- Crawford, S. C. 1981. *Biology of Desert Invertebrates*. Springer-Verlag, Nueva York. p. 121-133.
- Doyen, J. T. 1984. Systematics of *Eusattus* and *Conisattus* (Coleoptera: Tenebrionidae: Coniontini: Eusatti). *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 141:1-104.
- Doyen, J. T. 1988. Tenebrionidae and Zopheridae of the Chamela Biological Station and vicinity, Jalisco, Mexico (Coleoptera). *Folia Entomologica Mexicana* 77:211-276.
- Fiori, G. 1977. La cavità sottoliterale dei tenebrionidi apomorfi. *Redia* 60:1-152.



- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 439.
- Freude, H. 1967. Revision der Epitragini (Coleoptera, Tenebrionidae). Pt. 1 Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey 18:137-307.
- Freude, H. 1968. Revision der Epitragini (Coleoptera, Tenebrionidae). Pt. 1 Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey 19:32-143.
- Gamboa, B. P. 1997. Efecto de la adición de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) a una dieta de iniciación sobre el crecimiento de lechones. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 62 p.
- Horn, G. H. 1894. The Coleoptera of Baja California. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, ser. 2, 4:302-449.
- Lamb, T. y J. E. Bond. En prensa. A multilocus perspective on phylogenetic relationships in the Namib darkling beetle genus *Onymacris* (Tenebrionidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2012. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.026>.
- Leschen, R. A. B. 1990. Tenebrionoid-basidiomycete relationships with comments on feeding ecology and the evolution of fungal monophagy (Coleoptera/Hymenomycetes). *The University of Kansas Science Bulletin* 54:165-177.
- Llorente, J., E. González, A. García y C. Cordero. 1996. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México. In Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, A. García y E. González (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. p. 3-14.
- Matthews, E. G., J. F. Lawrence, P. Bouchard, W. E. Steiner y A. Ślipiński. 2010. Tenebrionidae Latreille, 1802. In *Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Volume 2: Coleoptera, Beetles. Morphology and Systematics (Elateroidea, Bosthichiformia, Cucujiformia partim)*, N. P. Kristensen y R. G. Beutel (eds.). DeGruyter, Berlin. 786 p.
- Pallister, J. C. 1954. The tenebrionid beetles of north central Mexico collected on the David Rockefeller Mexican expedition of 1947 (Coleoptera: Tenebrionidae). *American Museum Novitates* 1697:1-55.
- Parmenter, R. R. y J. A. MacMahon. 1988. Rodent predation on darkling beetles. *Environmental Entomology* 17:280-286.
- Pizarro-Araya, J. y G. E. Flores. 2004. Two new species of *Gyriosomus* Guérin-Méneville from Chilean coastal desert (Coleoptera: Tenebrionidae: Nycteliini). *Journal of the New York Entomological Society* 112:121-126.
- Sánchez-Piñero, F. y R. L. Aalbu. 2002. Tenebrionid Beetles. In *The new island biogeography of the Sea of Cortés*, T. Casey, M. L. Cody y E. Ezcurra (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 512-515.
- Smith, A. D. [tenebrionidbase.org](http://tenebrionidbase.org); última consulta: 27.IV.2012.
- Triplehorn, C. A. y P. Cifuentes-Ruiz. 2011. A new species of *Eleodes* (*Eleodes*) from Mexico, with ecological and phenological notes (Coleoptera: Tenebrionidae). *Zootaxa* 2937:66-68.
- Watt, J. C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology* 1:381-452.
- Zendejas, Y. L. 1983. Efecto de la luz proveniente de un láser de argón en *Tribolium castaneum* h. (Coleoptera, Tenebrionidae). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 39 p.