



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

SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *PARAPHLEBIA*
SÉLYS *IN HAGEN*, 1861 (ODONATA: THAUMATONEURIDAE) EN
MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. HÉCTOR ORTEGA SALAS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. GERARDO RIVAS LECHUGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CD. MX. DICIEMBRE 2017



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.



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

SISTEMÁTICA Y DISTRIBUCIÓN DEL GÉNERO *PARAPHLEBIA*
SÉLYS *IN HAGEN*, 1861 (ODONATA: THAUMATONEURIDAE) EN
MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. HÉCTOR ORTEGA SALAS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. GERARDO RIVAS LECHUGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE 2017


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de noviembre de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **ORTEGA SALAS HÉCTOR** con número de cuenta **409027262** con la tesis titulada "**Sistemática y distribución del género *Paraphlebia* Selys in Hagen, 1861 (Odonata: Thaumatothuridae) en México y Centroamérica**", realizada bajo la dirección del **M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO**:

Presidente: DRA. ROXANA ACOSTA GUTIÉRREZ
Vocal: DR. ISMAEL ALEJANDRO HINOJOSA DÍAZ
Secretario: DR. ALEJANDRO FRANCISCO OCEGUERA FIGUEROA
Suplente: DRA. ROSARIO MATA LÓPEZ
Suplente: DR. GERARDO RIVAS LECHUGA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 24 de noviembre de 2017.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



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

Agradecimientos

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

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca 583129 otorgada durante la duración de mis estudios de maestría.

Al Programa de Apoyos de Estudios de posgrado (PAEP) de la Coordinación de Estudios de Posgrado de la UNAM por el apoyo otorgado para la realización de una estancia de investigación y la asistencia a un congreso.

Al M. en C. Enrique González Soriano por fungir como mi asesor principal.

A los Dres. Alejandro Ocegüera Figueroa y Gerardo Rivas Lechuga por los aportes a este proyecto como parte de mi Comité Tutorial.

Agradecimientos personales

A los miembros del jurado: Dra. Roxana acosta Gutiérrez, Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz, Dr. Alejandro Francisco Ocegüera Figueroa, Dra. Rosario Mata López y Dr. Gerardo Rivas Lechuga por sus valiosos aportes a este trabajo.

A Enrique por el todo el apoyo que me ha brindado durante los últimos cinco años.

A Susana Guzmán del laboratorio de Microscopia y Fotografía de la Biodiversidad por el apoyo en la captura de fotografías.

A los Drs. Andy Deans, Oliver Flint, Rodolfo Novelo-Gutiérrez y Jack Schuster por recibirme en sus colecciones y brindarme todas la facilidades.

A Dennis Paulson, Stephen Brooks, Jérôme Constant, Ulrike Aspöck, Victor Hellebuyck, Susanne Randolph, Merlijn Jocqué, Rosser Garrison y Emily Sandall quienes aportaron material o datos usados en este estudio.

A Ofelia Delgado por la enorme ayuda en el Laboratorio de Sistemática Molecular.

A Marysol Trujano, Uri García e Itzel Ángeles por el apoyo en el trabajo de campo.

A Beto, Oliver, Oscar y Pablo, pues las libélulas nunca serán mejores compañeras de fiesta ni entablaran mejores charlas.

A Pablo por los comentarios en la primer versión de la tesis (y por las tardes de Lagunilla).

A mi familia, sin su apoyo este trabajo no habría sido posible.

A Chiara por venir desde el otro lado del mundo para jugar a la casita conmigo.

Finalmente, a todas la Paraphlebias que dieron su vida por este estudio y en el proceso me llevaron a viajar por lugares increíbles.

A Leticia y Javier

Indice

Lista de figuras	III
Resumen	V
Abstract	VI
Introducción	1
<i>EL ORDEN ODONATA</i>	1
<i>SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA THAUMATONEURIDAE</i>	1
<i>GENERALIDADES DE PARAPHLEBIA</i>	3
<i>REPRODUCCIÓN Y DIMORFISMO</i>	4
<i>HISTORIA TAXONÓMICA DEL GÉNERO PARAPHLEBIA</i>	6
<i>SISTEMÁTICA MOLECULAR</i>	8
Justificación	11
Objetivos	12
Materiales y métodos	13
<i>REVISIÓN MORFOLÓGICA</i>	13
<i>SISTEMÁTICA MOLECULAR</i>	16
Resultados	20
TAXONOMÍA	20
<i>EL GÉNERO PARAPHLEBIA</i>	20
<i>CARACTERES DIAGNÓSTICOS</i>	21
<i>PARAPHLEBIA SÉLYS IN HAGEN, 1861</i>	23
<i>CLAVE PARA MACHOS DE PARAPHLEBIA</i>	24
DESCRIPCIÓN DE ESPECIES	29
<i>PARAPHLEBIA ZOE SÉLYS IN HAGEN, 1861</i>	29
<i>PARAPHLEBIA HYALINA BRAUER, 1871</i>	36
<i>PARAPHLEBIA QUINTA CALVERT, 1901</i>	42
<i>PARAPHLEBIA DUODECIMA CALVERT, 1901</i>	54
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 1</i>	56
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 2</i>	58
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 3</i>	62
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 4</i>	64
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 5</i>	66
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 6</i>	69
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 7</i>	72
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 8</i>	74
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 9</i>	77
<i>PARAPHLEBIA SP. NOV. 10</i>	79
FILOGENIA MOLECULAR	82
Discusión	98
Conclusiones	101

Referencias **102**

Apéndices **112**

Lista de figuras

- Figura 1 Sitios de recolecta de los ejemplares de los que se extrajo tejido para los análisis de sistemática molecular
- Figura 2 Hipótesis filogenética del género *Paraphlebia* resultado de un análisis de Inferencia Bayesiana de los genes 12S+16S+28S+CO1
- Figura 3 *Paraphlebia zoe*, cerco derecho del macho
- Figura 4 *Paraphlebia* sp. nov. 1, cerco derecho del macho
- Figura 5 *Paraphlebia* sp. nov. 10, cerco derecho del macho
- Figura 6 *Paraphlebia* sp. nov. 9, cerco derecho del macho
- Figura 7 *Paraphlebia* sp. nov. 4, cerco derecho del macho
- Figura 8 *Paraphlebia* sp. nov. 2, cerco derecho del macho
- Figura 9 *Paraphlebia hyalina*, cerco derecho del macho
- Figura 10 *Paraphlebia* sp. nov. 7, cerco derecho del macho
- Figura 11 *Paraphlebia duodecima*, cerco derecho del macho
- Figura 12 *Paraphlebia quinta*, cerco derecho del macho
- Figura 13 *Paraphlebia* sp. nov. 8, cerco derecho del macho
- Figura 14 *Paraphlebia* sp. nov. 5, cerco derecho del macho
- Figura 15 *Paraphlebia* sp. nov. 6, cerco derecho del macho
- Figura 16 *Paraphlebia* sp. nov. 3, cerco derecho del macho
- Figura 17 *Paraphlebia* sp. nov. 5, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 18 *Paraphlebia* sp. nov. 6, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 19 *Paraphlebia* sp. nov. 8, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 20 *Paraphlebia* sp. nov. 2, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 21 *Paraphlebia* sp. nov. 1, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 22 *Paraphlebia quinta*, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 23 *Paraphlebia zoe*, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 24 *Paraphlebia duodecima*, lóbulo posterior del protórax, vista lateral
- Figura 25 *Paraphlebia zoe*, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 26 *Paraphlebia quinta*, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 27 *Paraphlebia quinta*, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 28 *Paraphlebia* sp. nov. 1, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 29 *Paraphlebia* sp. nov. 3, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 30 *Paraphlebia* sp. nov. 4, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 31 *Paraphlebia* sp. nov. 7, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 32 *Paraphlebia duodecima*, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 33 *Paraphlebia* sp. nov. 8, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 34 *Paraphlebia* sp. nov. 2, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 35 *Paraphlebia* sp. nov. 5, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 36 *Paraphlebia* sp. nov. 6, lóbulo posterior del protórax, vista antero dorsal
- Figura 37 *Paraphlebia* sp. nov. 2, AA izquierda, detalle
- Figura 38 *Paraphlebia quinta*, AA izquierda, detalle

- Figura 39 *Paraphlebia zoe*, AA izquierda, detalle
- Figura 40 *Paraphlebia duodecima*, AA izquierda, detalle
- Figura 41 *Paraphlebia quinta*, AA izquierda, detalle
- Figura 42 *Paraphlebia* sp. nov. 1, AA izquierda, detalle
- Figura 43 *Paraphlebia* sp. nov. 3, AA izquierda, detalle
- Figura 44 *Paraphlebia* sp. nov. 5, AA izquierda, detalle
- Figura 45 *Paraphlebia zoe*, AA izquierda, detalle
- Figura 46 *Paraphlebia hyalina*, AA izquierda, detalle
- Figura 47 *Paraphlebia duodecima*, AA izquierda, detalle
- Figura 48 *Paraphlebia* sp. nov. 4, AA izquierda, detalle
- Figura 49 *Paraphlebia zoe*, AA y AP izquierdas
- Figura 50 *Paraphlebia quinta*, AA y AP izquierdas
- Figura 51 *Paraphlebia quinta*, AA y AP izquierdas
- Figura 52 *Paraphlebia quinta*, AA y AP izquierdas
- Figura 53 *Paraphlebia quinta*, AA y AP izquierdas
- Figura 54 *Paraphlebia duodecima*, AA y AP izquierdas
- Figura 55 *Paraphlebia duodecima*, AA y AP izquierdas
- Figura 56 *Paraphlebia* sp. nov. 1, AA y AP izquierdas
- Figura 57 *Paraphlebia* sp. nov. 3, AA y AP izquierdas
- Figura 58 *Paraphlebia hyalina*, pterotórax, vista lateral
- Figura 59 *Paraphlebia* sp. nov. 1, pterotórax, vista lateral
- Figura 60 *Paraphlebia* sp. nov. 3, pterotórax, vista lateral
- Figura 61 *Paraphlebia* sp. nov. 9, pterotórax, vista lateral
- Figura 62 *Paraphlebia* sp. nov. 5, pterotórax, vista lateral
- Figura 63 *Paraphlebia* sp. nov. 7, pterotórax, vista lateral
- Figura 64 *Paraphlebia* sp. nov. 2, pterotórax, vista lateral
- Figura 65 *Paraphlebia* sp. nov. 8, pterotórax, vista lateral
- Figura 66 *Paraphlebia zoe*, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 67 *Paraphlebia quinta*, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 68 *Paraphlebia* sp. nov. 2, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 69 *Paraphlebia* sp. nov. 6, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 70 *Paraphlebia duodecima*, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 71 *Paraphlebia* sp. nov. 5, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 72 *Paraphlebia* sp. nov. 7, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 73 *Paraphlebia* sp. nov. 10, apéndices caudales de machos, vista lateral
- Figura 74 *Paraphlebia zoe*, mapa de distribución
- Figura 75 *Paraphlebia hyalina* y sp. nov. 1, mapa de distribución
- Figura 76 *Paraphlebia quinta*, mapa de distribución
- Figura 77 *Paraphlebia* sp. nov. 2, sp. nov. 5 y sp. nov. 6, mapa de distribución
Paraphlebia duodecima, sp. nov. 7, sp. nov. 9 y sp. nov. 10, mapa de distribución
- Figura 78 distribución
- Figura 79 *Paraphlebia* sp. nov. 3, sp. nov. 4 y sp. nov. 8, mapa de distribución

Resumen

Durante más de un siglo el género *Paraphlebia* ha permanecido como uno de los menos conocidos en México y Centro América. El uso de la coloración alar y la posición relativa de la vena RP₃ han sido, hasta ahora, los únicos caracteres diagnósticos disponibles para separar las especies de este género. Este trabajo proporciona una revisión taxonómica del género incluyendo la redescipción de *P. zoe*, *P. hialina*, *P. quinta* y *P. duodecima*; la sinonimia formal de *P. abrogata* con *P. quinta*; así como la descripción de 10 especies nuevas distribuidas en México, Guatemala, Honduras y Nicaragua. Se proponen nuevos caracteres diagnósticos y una clave dicotómica para la identificación de los machos de las especies conocidas. Se presentan mapas con las distribuciones conocidas de todas las especies y finalmente, se presenta la primera hipótesis filogenética para el género a partir de los genes 12S, 16S, 28S y CO1, donde se diferencian dos clados, los cuales resultan ser congruentes con la morfología de los cercos.

Abstract

For over a century, the genus *Paraphlebia* has remained one of the least known in Mexico and Central America. The use of alar coloration and the relative position of the RP₃ vein, have so far been the only diagnostic characters available to separate the species of this genus. This work provides a taxonomic revision of the genus including the characterization of *P. zoe*, *P. hyalina*, *P. fifth* and *P. duodecima*; the formal synonymy of *P. abrogata* with *P. quinta*; as well as the description of 10 new species distributed in Mexico, Guatemala, Honduras and Nicaragua. New diagnostic characters and a dichotomous key are proposed for the identification of all males of the known species. We present maps with the known distributions of all species and finally, the first phylogenetic hypothesis for the genus derived from the 12S, 16S, 28S and CO1 genes is presented, where we differentiate two clades, which are found congruent with cerci morphology.

Introducción

El orden Odonata

Los odonatos son un orden de insectos paleópteros y hemimetábolos que desciende directamente del superorden Odonatoptera, que junto a Ephemeroptera, Paleodyctiopterida y Neoptera conforman los cuatro principales linajes de Pterygota, es decir, de los insectos alados (Grimaldi & Engel, 2005). Los verdaderos odonatos aparecen por primera vez en el registro fósil en los sedimentos del Pérmico tardío (ca. de 250 millones de años) como zigópteros pequeños, primitivos y protanisópteros. Desde entonces han cambiado poco en apariencia y estructura (Corbet, 1999).

Sistemática de la familia Thaumtoneuridae

El orden Odonata se divide en tres subórdenes (Anisoptera, Zygoptera y Anisozygoptera) el primero representado por 3012 especies descritas en 11 familias (Suhling et al., 2014); el segundo por 2942 especies descritas y agrupadas en 27 familias y el último por cuatro especies descritas en una familia. Actualmente la riqueza de todo el orden es mayor a 6000 especies, ya que en el periodo de 2010 a 2017 se describieron más de 80 nuevas especies (e. g. Orr et al., 2013; Villanueva & Dow, 2014; Dow et al., 2015; Garrison & von Ellenrieder, 2015; Machado & Bedê, 2015; Zhang & Cai, 2013) incluyendo las 60 que Dijkstra et al., describieron en 2015. Se estima que aún existen entre 1000 y 1500 especies sin describir, de las cuales, se cree que entre 400 y 500 se encuentran en la región Neotropical (Kalkman et al., 2008).

Existe un consenso general acerca de la monofilia de Zygoptera, sin embargo, la taxonomía de la superfamilia Calopterygoidea continúa siendo problemática (Dijkstra et al., 2014; Suhling et al., 2014). Este taxón ha sido usado para clasificar a un diverso ensamble de zigópteros, la mayoría con venación alar densa (Suhling et al., 2014). Es probable que Calopterygoidea sea un grupo polifilético que requerirá la creación de otras superfamilias (Suhling et al., 2014). Con casi un cuarto de las especies, Calopterygidae es la familia más grande y de más amplia distribución, aunque no se encuentra presente en Australia (Suhling et al., 2014). También se reconocen cuatro familias morfológicamente distintivas y claramente monofiléticas: Chlorocyphidae y Euphaeidae en el viejo mundo y Dicteriadidae y Polythoridae en el nuevo mundo; todas estas están confinadas a ríos y arroyos (Suhling et al., 2014). De los géneros restantes pertenecientes a Calopterygoidea, la mayoría han sido clasificados dentro de Amphipterygidae o Megapodagrionidae (*sensu lato*) (Kalkman et al., 2008). Las investigaciones con datos moleculares han resultado en la creación o readmisión de varias familias adicionales, pero las relaciones entre estas familias son poco comprendidas (Dijkstra et al., 2014).

La heterogeneidad de Megapodagrionidae (*s. l.*) ha sido reconocida durante mucho tiempo (Suhling et al., 2014). Con base en la forma de las branquias larvales Kalkman et al. (2010) sugirieron que esta familia en realidad se compone de cuatro grupos: Agriolestidae son largas y piramidales (hemisferio oriental); en Philosinidae son en forma de tubo (Asia), en Megapodagrionidae (*sensu stricto*) de Sudamérica son planas y horizontales, y un cuarto grupo que incluye los géneros que presentan branquias en forma alar. De acuerdo con la evidencia molecular, los miembros de Megapodagrionidae (*s.l.*) pertenecen al menos a seis linajes independientes, entre los que se encuentran las familias americanas tropicales:

Heteragrionidae Rácenis, 1959; Hypolestidae Tillyard & Fraser, 1938; Philogeniidae Rácenis, 1959 y Thaumtoneuridae Tillyard & Fraser, 1938, y que para una correcta clasificación de las especies incluidas en este grupo hace falta la descripción de al menos otras ocho familias (Dijkstra et al., 2013, 2014; Suhling et al., 2014).

La familia Thaumtoneuridae (*sensu* Dijkstra et al. 2014), contiene los géneros *Paraphlebia* Sélys in Hagen, 1861 y *Thaumtoneura* McLachlan, 1897. El género *Paraphlebia* se asume constituido por cinco especies válidas: *Paraphlebia zoe* Sélys in Hagen, 1861; *Paraphlebia hyalina* Brauer, 1871; *Paraphlebia quinta* Calvert, 1901; *Paraphlebia duodecima* Calvert, 1901 y *Paraphlebia abrogata* Calvert, 1907. Mientras que *Thaumtoneura* es un género monotípico que contiene a *Thaumtoneura inopinata* McLachlan, 1987.

Generalidades de Paraphlebia

Paraphlebia se ha registrado en localidades en México, Guatemala, Honduras y Nicaragua (González-Soriano, 1997; Abbott et al., 2002). De las cuatro especies válidas, *P. hyalina* y *P. zoe* son endémicas a México (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2007), *P. quinta* se distribuye en México y Guatemala y *P. duodecima* solo se conoce en localidades de Guatemala.

Las especies de este género se encuentran distribuidas como poblaciones discontinuas a lo largo de escurrideros de agua y riachuelos pequeños en sitios sombreados (González-Soriano, 1997). La mayoría se encuentran asociadas a bosques tropicales y bosques montanos, especialmente bosques mesófilos de montaña y selvas altas perennifolias (González-Soriano,

1997; Novelo-Gutiérrez, 2008), solo una especie ha sido colectada en arroyos a altitudes moderadas dentro de bosques de pino-encino.

Las larvas de este género, se encuentran regularmente debajo de piedras o de la vegetación presente en escurrideros; se les observa frecuentemente en paredes verticales cubiertas solo por una delgada película de agua. En condiciones experimentales son capaces de sobrevivir por varios días fuera del agua en hojarasca húmeda (González-Soriano, 1997).

Reproducción y dimorfismo

Una de las características más representativas del género y que comparte solo con especies de los géneros *Thaumatoneura* (Calvert 1914) y *Mnais* Sélys, 1853 (Nomakuchi et al., 1984) es la presencia de dimorfismo en los machos de algunas especies (González-Soriano, 1997; González-Soriano & Córdoba-Aguilar, 2003, 2005). Esta característica, junto con las peculiaridades etológicas de los machos en algunas especies de *Paraphlebia* pasó casi desapercibida durante 136 años. Aunque las primeras menciones de la existencia de este fenómeno fueron hechas por G. H. y A. F. Beatty dentro de un reporte de 1962 (“*Paraphlebia*: ... positive evidence of an unusual type of sexual dimorphism has been educed from the large series of specimens collected...”¹) y en un resumen sometido a la 65ª reunión anual de la American Society of Zoologists en 1968 (“*Evidence of male color dimorphism accompanied by marked differences in behavior[...]* has been found in two of the Mexican

¹ *Paraphlebia* ... evidencia positiva de un tipo inusual de dimorfismo sexual se ha inferido a partir de la gran serie de especímenes recolectados

species"²), estos datos nunca fueron publicados y no fue, sino 29 años después que se describió este carácter en *P. quinta* y *P. zoe* (González-Soriano, 1997; González-Soriano & Córdoba-Aguilar, 2003, 2005; Romo-Beltrán et al., 2009).

Las dos formas o “morfos” difieren tanto en su morfología y coloración como en su comportamiento. La forma oscura comprende individuos de tamaño mayor y al menos una banda negra transversal en el extremo apical del ala. Los machos hialinos comprenden individuos de menor tamaño y no presentan ninguna banda oscura en las alas (González-Soriano, 1997). Tanto en *P. zoe*, como en *P. quinta* se ha citado una diferencia en el tamaño de los dos morfos. Los machos del morfo oscuro son más grandes y exhiben un comportamiento más agresivo y de forma más frecuente son territoriales, mientras que los morfos hialinos son más pequeños, y aunque también pueden exhibir un comportamiento territorial, lo hacen con menor frecuencia. Adicionalmente, a primera vista en el campo, los hialinos tienen un gran parecido con las hembras, tanto en la coloración mas clara de la cara, como por la presencia de más pruinosidad en el dorso de S8-9 que en su contraparte del morfo oscuro. Por esto, no se descarta la situación en la que los machos de dicho morfo pudieran presentar algún tipo de mimetismo asemejando hembras y con ello evitar ser agredidos por los individuos mas grandes, como ocurre en algunos peces (E. González-Soriano, comunicación personal, 20 de noviembre de 2017). Finalmente, Romo-Beltrán et al. (2009) encontraron que en *P. zoe*. existe una relación entre el éxito de las cópulas y el estatus territorial (los machos territoriales alcanzan un mayor éxito de apareamiento) pero no con el morfo o el tamaño, además encontraron que las características del territorio también explican

² Se ha encontrado evidencia de dimorfismo del color masculino acompañado de marcadas diferencias de comportamiento [...] en dos de las especies mexicanas

el éxito de apareamiento al existir territorios donde se produce una mayor cantidad de apareamientos que en otros.

Historia taxonómica del género Paraphlebia

La primera mención del género *Paraphlebia* fue hecha por Hagen en 1860 dentro de la segunda parte de la *Synopsis des Agrionines* escrita por Sélys (1860), en esta, hace una mención al parecido que tiene *Palaemnema paulina* Drury con *Paraphlebia zoe*: “*Cette espèce imite la Paraphlebia zoe, Sélys, qui appartient aux Agrionines complètes*”³. Poco tiempo después, antes de que Sélys publicara la tercera parte de su *Synopsis*, Hagen (1861) publicó *A synopsis of the Neuroptera of North America*, donde incluye el género *Paraphlebia* Sélys, con una especie: *Paraphlebia zoe* Sélys. Es también en esta publicación donde aparece la primera referencia al trabajo (aún no publicado) de Sélys: “*Monog. Agrion*”. Dentro de la segunda parte de su sinopsis, Selys (1862) provee una descripción más detallada de *P. zoe* y una diagnosis para el género, además de reconocer el trabajo de Hagen (1861) como predecesor en las referencias.

Brauer (1871) describió *P. hyalina* a partir de material colectado en Jalapa y Cuernavaca, diferenciándola de *P. zoe* principalmente por la coloración de las alas “*Flügel vollkommen hyalin*”⁴. Posteriormente Selys (1886) realizó una revisión a sus *Synopsis des Agrionines* (1860, 1862) donde incluye a *P. zoe* y *P. hyalina* con adiciones a los caracteres diagnósticos

³ Esta especie imita a *Paraphlebia zoe* Sélys, que pertenece a los Agrioninos completos

⁴ Alas completamente hialinas

del género y una clave para separar ambas especies. En 1890, Kirby publicó un catálogo de sinonimias donde atribuye *P. zoe* a Hagen (1861).

Dentro de la *Biologia Centrali Americana* [BCA] (Calvert, 1901, 1907), Calvert describió las últimas tres especies hasta este momento: *Paraphlebia quinta* Calvert, 1901, *Paraphlebia duodecima* Calvert, 1901 y *Paraphlebia abrogata* Calvert 1907, todas con material proveniente de Guatemala. En este trabajo también se provee una clave para separar las cinco especies basada en la posición relativa del sector medio (RP₃), la coloración del “pectus” (esternón) y del ápice alar. Adicionalmente, Calvert atribuye *P. zoe* a Sélys in Hagen 1861.

Posteriormente *Paraphlebia* prácticamente desaparece de la bibliografía con excepción de algunas menciones menores (e. g. Munz 1919) y permanece sin cambios hasta que Davies & Tobin (1984) publicaron una lista sistemática de las especies de Odonata del mundo, donde atribuyen *Paraphlebia* a Hagen 1861. Siete años después, Garrison (1991) publica la primera versión de su lista sinonímica de los odonatos del nuevo mundo, donde discute acerca de la correcta autoría del nombre *Paraphlebia*, este autor argumenta que *Paraphlebia* Sélys in Hagen, 1861 es un *nomen nudum*, por lo que lo atribuye a Sélys, 1862, a partir de este punto la autoría del género se ha atribuido de diferentes formas en las principales publicaciones, e. g. *Paraphlebia* Hagen 1861 (Bridges, 1991, 1993, 1994); *Paraphlebia* Sélys in Hagen, 1861 (Garrison et al., 2010; Hämäläinen, 2016); *Paraphlebia* Sélys, 1861 (Dijkstra et al., 2014).

En la mayoría de los catálogos de especies posteriores a 1991, *P. abrogata* es considerada un sinónimo de *P. quinta* debido a una comunicación personal entre E. González-Soriano y R.W. Garrison, información que el último hizo pública en el manuscrito de 1991 “A synonymic list

of the new world Odonata” (R.W. Garrison, comunicación personal, 18 de noviembre de 2016). Sin embargo, en dicho manuscrito y en las ediciones subsecuentes, este autor siempre ha aclarado que no es una publicación y por lo tanto los cambios taxonómicos incluidos en él, no son válidos.

Sistemática molecular

Gracias a la invención de nuevas herramientas, la sistemática es uno de los campos dentro de la Biología que ha cambiado con mayor velocidad durante las últimas décadas (Andersen, 2001). Desde la tecnología usada en el laboratorio, hasta la sofisticación de los algoritmos empleados en los análisis filogenéticos, estos avances han permitido el estudio de la complejidad de los datos moleculares con relación a los modelos y procesos evolutivos (Moritz & Hillis, 1996).

Los análisis filogenéticos moleculares establecen las relaciones entre genes o fragmentos de genes al inferir su historia evolutiva (relaciones ancestro-descendiente). Para lograrlo, es esencial que los sitios homólogos sean comparados entre sí (homología de posición). Por esta razón las secuencias investigadas son alineadas de tal manera que los sitios homólogos formen columnas en el alineamiento. Es así que se pueden hacer inferencias filogenéticas las cuales pueden ser representadas en forma de cladogramas o árboles filogenéticos (Moritz & Hillis, 1996; Vandamme, 2009). Estas representaciones gráficas son las estructuras básicas necesarias para poder conocer las diferencias a nivel genético y poder diferenciar entre

especies (Felsenstein, 2003), de igual forma, son útiles para visualizar la historia evolutiva de los caracteres (Baum & Smith, 2012).

Los métodos de inferencia filogenética más difundidos son los de parsimonia, máxima verosimilitud y más recientemente, los bayesianos. Los métodos de parsimonia operan seleccionando los árboles que minimicen la longitud total del árbol, es decir, el número de pasos evolutivos (transformaciones de un estado de carácter a otro) requeridos para explicar un conjunto de datos.

Por otro lado, los métodos de Máxima Verosimilitud evalúan la probabilidad de que un conjunto de datos se ajuste dada una hipótesis filogenética. Se conjetura que una historia con una probabilidad alta de dar lugar al estado actual de las cosas es una hipótesis preferible sobre una con una menor probabilidad de alcanzar el estado observado (Moritz & Hillis, 1996).

Finalmente, la inferencia bayesiana se enfoca en un concepto conocido como probabilidad posterior, el cual es una estimación probabilística de que una hipótesis filogenética se ajuste a un conjunto de datos, basado en las probabilidades previas de las hipótesis y la verosimilitud de los datos (Alfaro & Holder, 2006).

Estudios filogenéticos previos con Paraphlebia

A pesar de existir diversos trabajos sobre la clasificación de Odonata (*e. g.* Rehn, 2003; Saux et al., 2003; Bybee et al., 2008) el género *Paraphlebia* solo ha sido incluido en el trabajo de Dijkstra et al. (2014). En dicho estudio se incluyeron dos especies (*P. zoe* y *P. quinta*) que

aparecieron como grupo hermano del género *Thaumatoneura* de forma consistente en todos los análisis.

Justificación

En niveles supraespecíficos, la venación alar ha sido la principal guía para la clasificación de Odonata, pero debido a que caracteres similares pueden ser de origen polifilético, resultan indicadores poco confiables de relaciones cercanas (Suhling et al., 2014). La única clave taxonómica para separar las especies de *Paraphlebia* es la proporcionada por Calvert en la revisión del género que hizo para la BCA (1901; 1907), sin embargo, esta clave está basada primordialmente en caracteres de coloración y venación alar. No obstante, y en virtud de que algunas especies presentan dimorfismo, lo cual no fue tomado en consideración en el trabajo de Calvert (aunque sospechaba que *P. zoe*, *P. quinta*, *P. duodecima* y *P. hyalina* podían ser la misma especie, como queda de manifiesto por una nota en dicha publicación: “*Are these four but local forms of one species?*”⁵), esta clave no es confiable para separar las especies del género y por este motivo es necesario buscar otros caracteres morfológicos que permitan separar de manera más confiable las especies. Por otro lado, desde 1997 se sabía de la existencia de al menos tres especies no descritas (González-Soriano, 1997; Garrison et al., 2010).

⁵ ¿No son estas sino formas locales de la misma especie?

Objetivos

Realizar una revisión taxonómica del género *Paraphlebia*.

Objetivos particulares

- i. Realizar la redescipción de las especies del género y buscar caracteres morfológicos informativos para la clasificación de especies del género.
- ii. Elaborar una clave dicotómica con base en caracteres morfológicos de los machos que permita identificar las especies del género.
- iii. Proponer una hipótesis filogenética del género basada en caracteres moleculares.

Materiales y métodos

Revisión morfológica

Se revisaron 1261 ejemplares pertenecientes a las cinco especies descritas y 10 spp. nov., incluyendo los holotipos (físicamente o a través de ilustraciones y fotografías) de *P. zoe*; *P. hyalina* y *P. abrogata* además de paratipos de *P. quinta* y *P. duodecima*. Con la información obtenida se creó una base de datos con datos de colecta e información morfológica, la cual se utilizó en el sistema DELTA v1.0.3 (Dallwitz, 1980). Las claves se generaron con la ayuda del sistema DELTA KEY (Dallwitz, 1974).

Las redescriptiones y descripciones se realizaron a partir de estudios sobre la morfología externa de los individuos. Las observaciones se hicieron utilizando un microscopio estereoscópico Zeiss Discovery.V8, las imágenes se adquirieron con la ayuda de una cámara Leica DFC490 acoplada a un microscopio Leica Z16 APO A y procesadas con los softwares Photoshop e InDesign.

Para los caracteres del cuerpo se siguió la terminología usada por Garrison *et al.* (2010) y para los caracteres alares la propuesta por Riek & Kukalová-Peck (1984).

Abreviaturas utilizadas:

lp Lóbulo posterior del protórax

trx	Tórax
AA	Ala anterior
AP	Ala posterior
al	Alas anterior y posterior
Vx	Vena transversal
VxPn	Venas transversales post nodales
S1-S10	Segmentos 1-10 del abdomen
apc	Apendices caudales
mp	Mapa
♂, ♂ 0	En los casos en que se conoce la existencia de machos dimórficos, ♂ denota un macho con alas oscuras y ♂ 0 se refiere a un macho con alas hialinas.

Colecciones donde se encuentra depositado el material revisado:

IRSN	Institute Royale des Sciences Naturelles, Bruselas, Belgica.
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria.
USNM	National Entomological Museum, National Museum of Natural History, Washington D.C., E.U.A.
BMNH	British Museum of Natural History, Londres, Inglaterra.
CNIN	Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
IEXA	Colección Entomológica, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.

UVGC Universidad del Valle de Guatemala, Ciudad de Guatemala, Guatemala.

FEM Frost Entomological Museum, Pennsylvania State University, State College
PA, E.U.A.

Sistemática molecular

Se obtuvo tejido muscular torácico de 44 muestras frescas de 10 especies, que incluyen a *P. zoe*, *P. quinta*, *P. hyalina*, *P. duodecima* y seis sin describir (apéndice 1). Siempre que fue posible, se recolectó un mínimo de tres ejemplares por especie por localidad procurando tomar ambos sexos y en ciertos casos, los machos de ambos morfos. Las recolectas se realizaron en los estados de San Luis Potosí, Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas en México; departamento de Alta Verapaz en Guatemala; y departamento San Pedro Sula en Honduras (Figura 1).

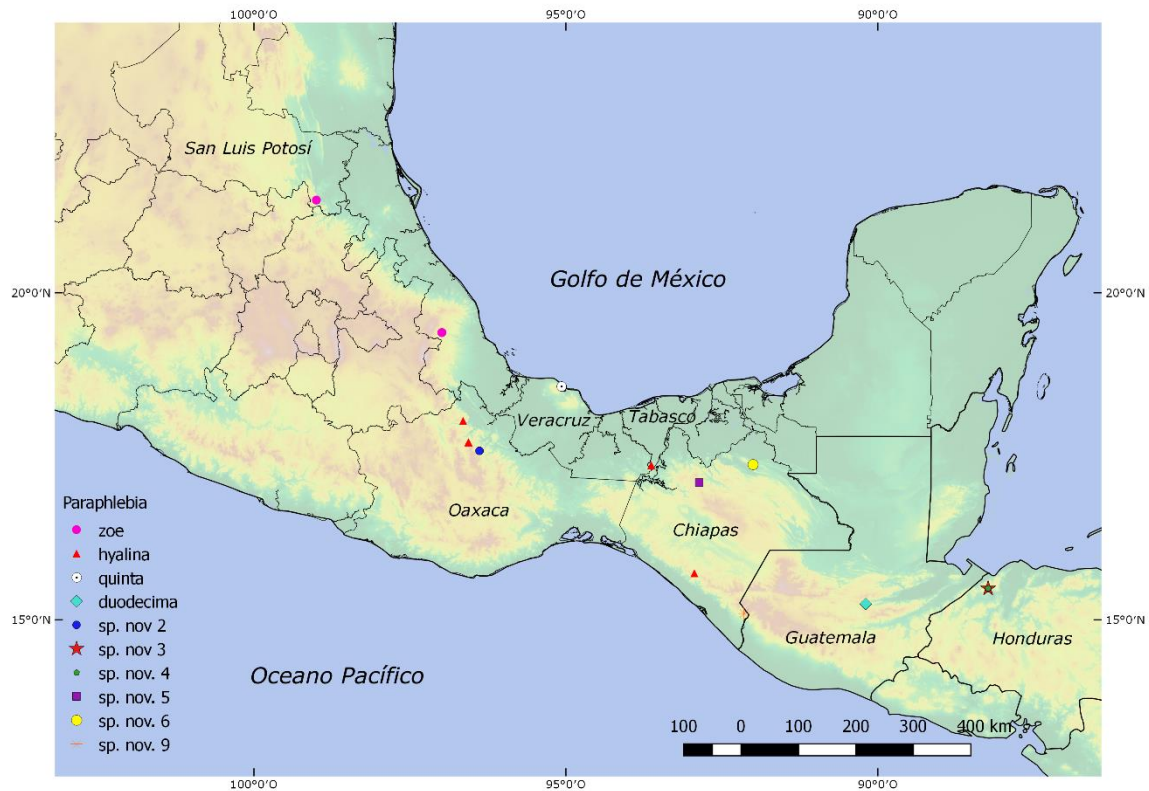


Figura 1. Sitios de recolección de los ejemplares de los que se extrajo tejido para los análisis de sistemática molecular.

Extracción y secuenciación de ADN

El DNA se extrajo mediante el uso del kit comercial DNeasy® blood & tissue kits (Qiagen N. V.) siguiendo el protocolo del fabricante. Las extracciones se eluyeron en un volumen final de 200 µl de agua destilada y se almacenaron a -20°C, finalmente se evaluó la calidad y concentración del ADN con el NanoDrop 2000.

Todos los individuos se caracterizaron por la amplificación de cuatro fragmentos de genes (Citocromo C Oxidasa 1 [CO1] de ±620 pb, 12S rDNA de ± 370 pb, 16S rDNA de ±530 pb y 28S rDNA de ±560 pb), los oligonucleótidos y las referencias se muestran en el cuadro 1. La mezcla de reacción consistió de 0.61 µl (10 mM) de cada oligo, 12.9 µl de agua, 2 µl de 10x Buffer, 1.2 µl de MgCl₂, 1 µl de DNTP's, 0.5 µl de BSA, 0.2 µl de Taq polimerasa (Bioline) y 1 µl de DNA para un formar volumen final de reacción de 20 µl. En todas las reacciones se incluyó un control negativo. Las muestras fueron secuenciadas en el Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología, UNAM.

Cuadro 1. Secuencias de oligonucleótidos y condiciones de ciclos.

Oligonucleótido	Secuencia	Referencia	Desnaturalización	Hibridación	Extensión
12Sai	AAACTAGGATTAGATACCCTATTAT	(Kocher et al., 1989)	94° (5 min) 94° (30 seg)	52-48-46° (30 seg.)	72° (30 seg)
12Sbi	AAGAGCGACGGGCGATGTGT	(Kocher et al., 1989)			(72° 5 min.)
16Sa	CGCCTGTTTATCAAAAACAT	(Simon et al., 1994)			
16Sb	CTCCGTTTGAAGCTCAGATCA	(Simon et al., 1994)			
28Sa	GACCCGTCTTGAAGCACG	(Nunn et al., 1996)			
28Sbout	CCCACAGCGCCAGTTCTGCTTACC	(Giribet et al., 2001)			
LCO (1490)	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	(Folmer et al., 1994)	95° 5 min 95° 30 seg	52-48-46° 30 seg	72° 30 seg 72° 7 min
HCO (2198)	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA	(Folmer et al., 1994)			

Las Secuencias fueron ensambladas y editadas en el software Geneious 5.17 (Kearse et al., 2012).

Análisis filogenético

Las secuencias de los cuatro genes obtenidas se alinearon independientemente con el algoritmo de MUSCLE (Multiple Sequence Comparison by Log-Expectation) (Edgar, 2004) y posteriormente se concatenaron dentro de la suite Mesquite 3.1 (Maddison & Maddison, 2016). Como grupo externo se usaron las secuencias: 16S, número de Genbank: KF369933.1; 28S, número de Genbank: KF370332.1; y CO1, número de Genbank: KF369572.1 de *Thaumatoneura inopinata*.

Las secuencias concatenadas de los cuatro genes fueron analizadas con tres algoritmos (Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e inferencia Bayesiana) para obtener las inferencias filogenéticas.

- Máxima Parsimonia (MP): se usó el software TNT (Goloboff et al., 2008) empleando las opciones de Ratchet con 1000 iteraciones para obtener la topología y Bootstrap de 1000 para obtener los valores de soporte mediante las siguientes líneas de comandos:


```

log Paraphlebia;
nstates nogaps;
nstates dna;
[Matriz de genes concatenados]
hold 1000 ;
randtrees 1000;
ratchet = iter 1000;
bbreak=tbr ;
proc stats.run ;
nelsen * ;
taxname= ;
ttags= ;
export - Paraphlebia.nex ;
resample replications 1000 ;
export - Paraphlebia_bs1000.nex ;
ttags/ ;
log/ ;
proc/ ;
;

```

- Máxima Verosimilitud (ML): se empleó el software IQ-TREE (Nguyen et al., 2015) en su versión en línea (<http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>) con la opción de ultrafast Bootstrap (UFBoot) (Minh et al., 2013) con 1000 iteraciones y activando la opción de selección de modelo de sustitución automática.
- Inferencia Bayesiana (IB): se utilizó el programa Mr. Bayes 3.2 (Ronquist et al., 2012) con el modelo de sustitución GTR+I+G (nst = 6; rates = invgamma). El análisis se realizó bajo dos corridas de cuatro cadenas (dos frías y dos calientes) y 20 millones de generaciones, con un muestreo cada 1000 generaciones y un burn-in inicial de 5 millones de generaciones.

Los árboles fueron visualizados y editados en FigTree v1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

Resultados

Taxonomía

El género *Paraphlebia*

Sobre la autoría de Paraphlebia

En el momento que Hagen (1860) menciona por primera vez *Paraphlebia zoe* Sélys, este último autor aún no había completado la tercera parte de su sinopsis (Sélys, 1862) en la que se incluiría la descripción original. Debido a esto, y según el *International Code of Zoological Nomenclature* (ICZN, 2012), *Paraphlebia zoe* Sélys, 1860 es un *nomen nudum* al no cumplir con lo establecido en el Art. 12.

En 1861 Hagen (1861) publicó su *Synopsis of Neuroptera of North America*, es en este documento donde el nombre *Paraphlebia zoe* es ligado por primera vez a un ejemplar proveniente de México y que se encuentra depositado en una colección (“*Collection of Sélys Longchamps*”⁶), en dicho trabajo también proveyó una (muy sucinta) descripción, por lo que este nombre se vuelve disponible en el sentido del ICZN, siendo la autoría correcta: *Paraphlebia zoe* Sélys in Hagen, 1861 y por ende, *Paraphlebia* Sélys in Hagen, 1861 por monotipia.

⁶ Colección de Sélys Longchamps, Bruselas, Bélgica.

Caracteres diagnósticos

En las claves elaborada por Sélys (1886) y posteriormente en la elaborada por Calvert (1907), el principal carácter diagnóstico utilizado para separar *P. hyalina* del resto de las especies es la posición relativa del nacimiento de la vena RP₃, sin embargo, he encontrado que este carácter es altamente variable tanto intra como inter-específicamente (Figuras 49-57), por lo que es inútil como carácter diagnóstico. En la clave que Calvert proporcionó en la BCA, utiliza la presencia de bandas negras y sus tamaños relativos para separar *P. zoe*, *P. quinta* y *P. duodecima*. Desafortunadamente Calvert no estaba al tanto de la presencia del dimorfismo que precisamente ocurre en estas tres especies (Figuras 50-55), ni de la existencia de otras como *Paraphlebia* sp. nov. 1 y *Paraphlebia* sp. nov. 3 en las que también se presenta una banda negra en las alas (Figuras 56-57). Finalmente, ninguno de estos autores tuvo acceso a series de ejemplares lo suficientemente grandes para reconocer la gran variación intraespecífica que se presenta en la mayoría de las especies, especialmente *P. quinta* (Figuras 50-53).

A partir del análisis de las series, se puede observar que los caracteres más informativos en los machos, corresponden a la forma de los apéndices caudales (Figuras 3-16, 68-73) y al lóbulo posterior del protórax (Figuras 17-36). La mayoría de las especies son fácilmente reconocibles por la forma de los cercos, la forma del lóbulo posterior o una combinación de ambas.

Tórax: El tórax de los machos es predominantemente negro con áreas pálidas que en vida son azules (Figuras 59-61, 63-65), amarillas (Figura 58) o crema (Figura 62). Una de las

aportaciones novedosas de este trabajo fue la de encontrar que la forma del protórax, es un carácter diagnóstico muy informativo.

Protórax: El margen del lóbulo posterior del protórax de la mayoría de las especies es curvo y puede encontrarse extendido lateralmente formando lóbulos dirigidos lateral o lateroposteriormente como en *P. sp. nov. 1* (Figura 28), *P. sp. nov. 2* (Figura 34), *P. sp. nov. 3* (Figura 29), *P. sp. nov. 4*, *P. sp. nov. 7*, *P. sp. nov. 8*, *P. sp. nov. 9*, *P. quinta* y *P. zoe* o presentar una curva suave y continua sin lóbulos laterales como en *P. duodecima* (Figura 32). También puede tener dos proyecciones dorsolaterales digitiformes como en *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 6*. La dirección en la que se encuentra proyectada el margen dorsal es especialmente útil para separar a algunas especies como *P. sp. nov. 5*, *P. sp. nov. 6* y *P. sp. nov. 8*, pues en vista lateral son las únicas en la que se encuentra erecto, es decir, dirigido dorsalmente y no posteriormente.

Pterotórax: Aunque no se encontró una gran variación en la coloración de todas las especies examinadas, esta es evidente cuando se contó con series más extensas y no se descarta el encontrar dicha variación una vez se disponga de una mayor cantidad de material. Por esta razón la coloración es excluida de la lista de caracteres morfológicamente informativos.

Alas: Las alas de la mayoría de las especies son hialinas y a menudo con un tinte ligeramente ahumadas. Dos especies, *P. sp. nov. 1*, *P. sp. nov. 3*, además de los morfos ♂ de *P. zoe*, *P. quinta* y *P. duodecima* presentan una banda negra apical. *P. zoe*, además de la banda negra tiene un parche blanquecino en el área proximal inmediata. Respecto a la venación, se encontraron dos caracteres que pueden ayudar a discernir tres especies. En primer lugar, en *P. sp. nov. 2* siempre hay dos o más celdas postcuadrangulares en AA, mientras que en el resto hay menos de 1.5, con la vena que baja del subnodo generalmente terminando en el

espacio de la primera celda postcuadrangular. En segundo lugar, en *P. quinta*, *P. sp. nov. 4* y *P. sp. nov. 6* la vena CuA de AA se encuentra bifurcada, es decir, de esta nace un sector extra (con excepción de una población de *P. quinta* en Chiapas en la que solo uno de los individuos examinados presenta este estado), mientras que en el resto de las especies esta vena es continua.

Apéndices abdominales: Los cercos se pueden dividir en tres secciones, de la base al ápice: la base del cerco propiamente dicha; las crestas mesiales, cuya forma y tamaño relativo caracterizan a la mayoría de las especies; y el lóbulo distal. Las crestas mesiales son una de las estructuras más variables en *Paraphlebia*. La cresta superior separa fácilmente dos grupos de especies: en *P. quinta*, *P. sp. nov. 6*, *P. sp. nov. 4*, *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 8* dicha cresta se encuentra poco desarrollada o está casi completamente ausente de forma que su ancho máximo nunca es mayor a dos veces el ancho de la sección más angosta del cerco, en el resto de las especies la cresta es conspicua, es decir, su ancho es de al menos dos veces el ancho de la sección más angosta del cerco y presenta diversas formas. Los paraproctos pueden tener un largo de al menos el 0.5 del largo de S10 y estar bifurcados con ramas superior e inferior bien definidas como en *P. sp. nov. 2* y *P. sp. nov. 5* o estar completamente reducidos como en *Paraphlebia sp. nov. 10*. En el resto de las especies solo se desarrolla la rama inferior y es visible en forma de un diente dirigido caudal o mesialmente.

Paraphlebia Sélys in Hagen, 1861

Paraphlebia Sélys (1860: 435; *Nomen nudum*); Hagen (1861: 72; Especie tipo *Paraphlebia zoe* [Sélys in Hagen], por monotipia); Sélys (1862: 9; descripción del género); Sélys (1886: 33; clave); Kirby (1890: 122; catálogo de sinónimos); Calvert (1901: 59; adición de

caracteres genéricos); Calvert (1902: 31; Comparación con *Thaumatoneura*); Bridges (1994: III.38; Catalogo); Novelo-Gutiérrez (2008: 29; descripción de larva); Kalkman et al. (2010: 123; Discusión de caracteres larvales y comparación con otros megapodagriónidos); Hämäläinen (2016: 38; Catálogo); Cuevas-Yañez et al. (2015: 517; evaluación de estado de conservación de especies mexicanas)

Paraphleobia Hagen 1861, Davies and Tobin (1984: 42; Error de impresión en catálogo de sinónimos)

Diagnosis: Garrison *et al.* (2010) provee una diagnosis del género a la que se hacen las siguientes enmiendas; desde ninguna hasta dos celdas postcuadrangulares de AP; RP₃ ligeramente anterior al subnodo, en el subnodo o ligeramente posterior al subnodo.

Clave para machos de *Paraphleobia*

1. En vista lateral, el lóbulo posterior del protórax erecto, claramente dirigido dorsalmente (Figuras 20-24)..... **2**
- 1' En vista lateral, el lóbulo posterior del protórax dirigido posteriormente (Figuras 17-19)..... **4**
- 2(1). En vista dorsal, el margen dorsal del lóbulo posterior del protórax con dos proyecciones corniformes laterodorsales (Figuras 35-36); Distribución: Sureste de México..... **3**

- 2' En vista dorsal, el margen dorsal del lóbulo posterior del protórax trifoliado, constreñido a los 0.2 laterales de su longitud (Figura 8); Distribución: Nicaragua.
.....*Paraphlebia* sp. nov. 8
- 3(2). Proyecciones laterodorsales del lóbulo posterior del protórax dirigidas dorsalmente, más altas que la parte medial del lóbulo posterior (Figura 35); espacio entre el diente y la base del lóbulo distal de la cresta superior del cerco poco profundo, igual o más largo que ancho (Figura 14b); en vista dorsal, el margen distal de la cresta superior y el lóbulo distal uniéndose en un ángulo de aproximadamente 90° (Figura 14a); paraproctos en vista lateral claramente bifurcados en el ápice (Figura 71), con ramas superior e inferior bien definidas..... *Paraphlebia* sp. nov. 5
- 3' Proyecciones laterodorsales del lóbulo posterior del protórax dirigidas lateralmente (Figura 36), más bajas que la parte medial del lóbulo posterior; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal de la cresta superior del cerco profundo, más largo que ancho (Figura 15b); en vista dorsal, el margen distal de la cresta superior y el lóbulo distal uniéndose en una curva suave en forma de "U" (Figura 15a); paraproctos en vista lateral rudimentarios, angulados en la parte superior y nunca con una proyección aguda (Figura 69). *Paraphlebia* sp. nov. 6
- 4(1'). En vista dorsal, la cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble de la base del lóbulo distal (Figuras 1a-11a); CuA en AA usualmente no bifurcada (Figuras 45-48). 5

- 4' En vista dorsal, la cresta superior de los cercos poco desarrollada, su anchura es menor al doble de la base del lóbulo distal (Figuras 11a-16a); CuA en AA usualmente bifurcada (Figuras 41-44)..... **13**
- 5(4). Cresta superior de los cercos de tamaño regular, en vista dorsal, no más ancha que la base del cerco (Figuras 1a-8a, 10a-16a)..... **6**
- 5' Cresta superior de los cercos muy grande, en vista dorsal, claramente más ancha que la base del cerco (Figura 11a)..... ***Paraphlebia hyalina***
- 6(5). Base del lóbulo distal de los cercos regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal como en Figs. 1a-9a, 11a-16a..... **7**
- 6' Base del lóbulo distal de los cercos angosta, con una sección de <0.5 del máximo grosor del lóbulo distal (Figura 10)..... ***Paraphlebia sp. nov.*** **7**
- 7(6). En vista dorsal, los márgenes laterales del lóbulo posterior del protórax expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales como en Figs. 25-31, 33-34. **8**
- 7' En vista dorsal, los márgenes laterales del lóbulo posterior del protórax no expandidos lateramente (Figura 32). ***Paraphlebia duodecima***
- 8(7). AA usualmente con una o menos celdas postcuadrangulares, cuando hay más de una, la vena que baja del nodo se encuentra más cerca de la primer Vx postcuadrangular como en Figs. 38-40; los lóbulos laterales del lóbulo posterior del protórax continuos con el margen dorsal formando una curva continua que puede estar angulada hacia los extremos laterales (Figuras 25-31). **9**

- 8' AA usualmente con dos celdas postcuadrangulares, si hay menos de 2, la vena que baja del subnodo se encuentra más cerca de la segunda Vx postcuadrangular (Figura 37); los lóbulos laterales del lóbulo posterior del protórax digitiformes, constreñidos a los 0.1 laterales de su longitud y dirigidos posteroventralmente (Figuras 20, 34). ***Paraphlebia* sp. nov. 2**
- 9(8). Borde distal de la cresta superior armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente o terminando en una punta esclerotizada (Figuras 3-4, 6-7, 12, 16); paraproctos en vista lateral rudimentarios y con una proyección aguda, el punto más distal se encuentra en el 0.5 superior de su altura..... **10**
- 9' Borde distal de la cresta superior redondeado, nunca terminando en una punta aguda o un diente esclerotizado (Figura 10); paraproctos en vista lateral rudimentarios con el borde redondeado, el punto más distal de encuentra en el 0.4 inferior de su altura (Figura 73) ***Paraphlebia* sp. nov. 10**
- 10(9). Borde distal de la cresta superior de los cercos armado con un diente esclerotizado (Figs. 3 y 6) **11**
- 10' Borde distal de la cresta superior terminando en una punta ancha y esclerotizada (Figuras 4, 7, 12, 16) **12**
- 11(10). Espacio entre diente de la cresta superior del cerco y base del lóbulo distal, poco profundo, igual o más largo que ancho (Figura 3). Espacio entre CuA y borde posterior de AP usualmente con un sector extra (Figuras 45 y 49).....
..... ***Paraphlebia zoe***

- 11' Espacio entre diente de la cresta superior del cerco y base del lóbulo distal, profundo, más largo que ancho (Figura 6); Espacio entre CuA y borde posterior de AP usualmente sin sectores extra (Figura 48). ***Paraphlebia* sp. nov. 9**
- 12(10'). En vista dorsal, el margen distal de la cresta superior del cerco y el lóbulo distal uniéndose en una curva suave en forma de "U" (Figura 7); alas hialinas, sin una banda negra apical como en Figs. 50 y 55; espacio entre CuA y borde posterior de AP usualmente sin sectores extra (Figura 48); distribución: Honduras (Figura 79). ***Paraphlebia* sp. nov. 4**
- 12' En vista dorsal, el margen distal de la cresta superior y el lóbulo distal uniéndose en un ángulo de aproximadamente 90° (Figura 4); alas con una banda negra en el ápice (Figura 55); espacio entre CuA y borde posterior de AP usualmente con un sector extra.; distribución: sureste de México (Figura 75). ***Paraphlebia* sp. nov. 1**
- 13(4'). El margen mesial de la cresta superior de los cercos recto o con una curva suave, en vista dorsal su sección más ancha siempre se encuentra posterior al 0.5 de su longitud y nunca es convexo al 0.6 posterior de su longitud (Figura 12b); paraproctos en vista lateral rudimentarios y con una proyección aguda (Figura 67). ***Paraphlebia quinta***
- 13' El margen mesial de la cresta superior de los cercos convexo al 0.6 de su longitud, en vista dorsal su sección más ancha es anterior al 0.5 de su longitud (Figura 16); paraproctos en vista lateral rudimentarios con el borde redondeado, algunas veces con un surco transversal o angulados en la parte superior pero nunca con una proyección aguda. ***Paraphlebia* sp. nov. 3**

Descripción de especies

Paraphlebia zoe Sélys in Hagen, 1861

Figs. 3 (apc), 23, 25 (lp), 39, 45, 49 (al), 66 (apc), 74 (mp), Lámina 1 (*habitus*)

Paraphlebia zoe Sélys, 1860: 435 (Comparación con *Palaemnema paulina*); Hagen (1861: 72; información del holotipo); Sélys (1862: 9-10; descripción y datos del holotipo); Sélys (1886: 33; clave para separar de *P. hyalina*); Kirby (1890: 122; catálogo de sinónimos); Calvert (1901: 60; características y material adicionales, descripción de hembra; Misantla y Xico, Veracruz); Bridges (1994: VIII.54; Catálogo); Novelo-Gutiérrez (2008: 29; descripción de larva); Romo-Beltrán et al. (2009; dimorfismo territorialidad y éxito de copulación); Munguía-Steyer et al. (2010; estimaciones de sobrevivencia); Escoto-Moreno & Márquez (2011: 416; registros y mapa de distribución); Anderson et al. (2012; caracterización de 12 microsatelites); Ruiz-Guzmán et al. (2013; respuesta inmune); Wong-Muñoz et al. (2013; duración de copulación); Bello-Bedoy et al. (2015; alometría de caracteres sexuales); Cuevas-Yañez et al. (2015; conservación).

Material tipo: Holotipo: 1 ♂ **MÉXICO**, Sallè *leg.* [IRSN]

Otro material revisado (218 ♂; 41 ♂0, 46 ♀): 1 ♂ **MÉXICO: Hidalgo:** Chapulhuacán: Waterfall, 1.1 mi. NE Chapulhuacán (-98.90089 O, 21.174977 N), 27-VI-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [USNM]; 1 ♂ Lolotla: Ixtlahuaco (-98.702 O, 20.884 N), 7-VII-1994, Morris Hopkins *leg.* [INECOL]; 2 ♂ Molango: Arroyo de la laguna Azteca [Laguna de Atezca] (-98.745 O, 20.805 N), 24-VII-1994, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 4 ♂ Molango de Escamilla: 5 km. Al NO de Pemuxtita, al O de Tetzintla (mina) (-98.782 O, 20.882 N), 21-V-1984, J. Peña *leg.* [CNIN]; 6 ♂ Tepehuacán de Guerrero: Otongo (Colonia de la Minera

Autlán). Escurridero (-98.754669 O, 20.959839 N), 26-VI-1993, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♂; 1 ♂ Tepetzintla: Sierra de Otontepec; por brecha, ca, de 10 km al N de Tepetzintla (-97.8586 O, 21.244 N), 30-VII-2010, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Tlanchinol: 1 km al N de Chapulhuacán (-98.899006 O, 21.167558 N), 11-V-1989, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 16-V-1989, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 6 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 2.5 km NE de Chapulhuacán, ctra. 85, escurridero. (-98.90089 O, 21.174977 N), 22-VI-1990, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂ mismos datos excepto: 7 Km al NE de Tlanchinol, Km. 170 carretera federal Mex105 Tlanchinol-Huejutla (-98.636919 O, 21.023233 N), 20-VI-1981, Oscar Canu *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 22-VII-1994, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: 26-VI-1993, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 10 ♂; 1 ♂; 1 ♂ mismos datos excepto: 28-V-1992, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: Tlanchinol [Tlanchinol] (-98.66 O, 20.99 N), 6-VI-1981, G. Cartas *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 2.2 km al S del Centro de Tlanchinol, Km 161 carretera federal Mex105 (-98.671099 O, 20.978973 N), 16-VI-2016, U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ **Puebla**: Cuetzalan: 1 km al SE de Atepatahua (-97.484 O, 20.013 N), 13-VII-2007, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂; 1 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: El Cuichat (arroyo) (-97.511 O, 20 N), 29-VIII-2007, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 3 ♂; 5 ♂ Cuetzalan del Progreso: 1 km SE de Atepatualca (-97.484 O, 20.013 N), nd, nd *leg.* [CNIN]; 8 ♂ mismos datos excepto: Km 11 después de Villa Ávila Camacho, carretera Puebla 104 Tlaxcaltongo - La Ceiba (-97.864 O, 20.317 N), 2-VII-1994, G. Ortega, E. Barrera *leg.* [CNIN]; 1 ♀ Jopala: Barranca de Patla (-97.855 O, 20.242 N), 27-VII-1981, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: H. Patla, El Pozo (-97.853 O, 20.24888 N), 8-IX-2002, K. Cuevas-Yañez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ Zihuateutla: Km. 3 de la carretera Los Caminos-La Unión (escurridero) (-7.87

O, 20.26 N), 21-V-1987, R. Novelo-Gutiérrez y A. Gómez-Anaya *leg.* [CNIN]; 3 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: La Unión (escurridero) (-97.87 O, 20.26 N), 23-VII-1987, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [CNIN]; 22 ♂ mismos datos excepto: 21-V-1987, R. Novelo-Gutiérrez y A. Gómez-Anaya *leg.* [CNIN]; 2 ♀: **San Luis Potosí:** Tamazunchale: Rancho Quemado, Route 85, km. 353, near Tamazunchale (-98.835599 O, 21.256164 N), 5-VIII-1966, Flint, Oliver S., Jr. *leg.* [USNM]; 3 ♂ mismos datos excepto: Waterfall near (WSW) Tamazunchale (-98.835599 O, 21.256164 N), 27-VI-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 2 ♂ Xilitla: Finca Santa Mónica (-98.998265 O, 21.392931 N), 13-VI-2016, U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: La Conchita, 3 km al N.E. de Xilitla (-98.9894 O, 21.3941 N), 8-V-1950, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: Las Pozas de Xilitla (-98.995 O, 21.3901 N), 15-VI-2001, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 10 ♂ mismos datos excepto: Las Pozas, Xilitla (-98.98527 O, 21.39472 N), 28-VI-1990, E. González-Soriano y A. Maya *leg.* [CNIN]; 3 ♀ mismos datos excepto: 23-VIII-1999, nd *leg.* [CNIN]; 6 ♂: **Veracruz:** Atotonilco: Río Jamapa ([nd] O, [nd] N), 7-VII-2000, J. A. Gómez-Anaya *leg.* [INECOL]; 1 ♂ 2 ♀ Atzalan: El Ahuacate (Ixtatahuia), km 14 ctra. Atzalan-Tlapacoyan (-97.22 O, 19.86 N), 30-VII-2014, V. García y R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 8 ♂ 7 ♂ mismos datos excepto: El Muro, km 14-16 carretera 131, Tlapacoyan-Altotonga (-97.22794444 O, 19.87805555 N), 17-VIII-1996, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♂ 1 ♀ mismos datos excepto: 18-VIII-1996, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♂ 1 ♀ mismos datos excepto: Ixtatahuia, ctra. 131 Tlapacoyan-Altotonga (-97.219 O, 19.86 N), 14-VII-2002, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♀ mismos datos excepto: 15-VII-2000, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 5 ♂; 3 ♂ 0; 2 ♀ mismos datos excepto: Reserva el Pezma (-97.224 O, 19.914 N), 31-VII-2014, (en blanco) *leg.* [INECOL]; 2 ♂ 1 ♂ Calchualco: Barranca Cuapa (Río Jamapa) (-97.0801 O, 19.1289 N), 21-V-1993, L.

Delgado *leg.* [INECOL]; 2 ♂ Chontla: Ejido San Nicolasillo, Rancho de Don Enrique (-97.910317 O, 21.248326 N), 13-VIII-2016, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 14-VIII-2016, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 4 ♂ mismos datos excepto: Ejido San Nicolasillo, Rancho de Don Ramón (-97.910317 O, 21.248326 N), 14-VIII-2016, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ Coatepec: Río Ahuacatlán, cascada Los Tecajetes (escurridero) (-96.981111 O, 19.472222 N), 25-VI-2002, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂0 mismos datos excepto: 2-VIII-2001, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂ mismos datos excepto: 30-VIII-2001, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♂ mismos datos excepto: Río Huehueyapan (-96.9955 O, 19.423319 N), 3-VI-1996, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂ Coscomatepec: 4.8 mi. north of Coscomatepec (-97.026 O, 19.093 N), 22-23-VII-1966, Flint, Oliver S., Jr. & Ortiz B., M. A. *leg.* [USNM]; 1 ♀ mismos datos excepto: Km 30 ctra. Fortín-Huatusco (-97.033379 O, 19.099935 N), nd, J. A. Gómez-Anaya *leg.* [INECOL]; 3 ♂ 1 ♂0 3 ♀ Huatusco: 4.7 km. north Huatusco, Puente Ruiz Cortines (-96.959 O, 19.184 N), 23-24-VII-1966, Flint, Oliver S., Jr. & Ortiz B., M. A. *leg.* [USNM]; 10 ♂ 10 ♂0 2 ♀ mismos datos excepto: Hotel "Las Cañadas", Huatusco (-96.971 O, 19.178 N), nd, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 6 ♂ mismos datos excepto: 22-23-VIII-2003, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 2 ♂0 Las Minas: Río las minas (al fondo de la barranca) (-97.147 O, 19.6947 N), 3-V-2000, J. Bueno y R. Barba *leg.* [CNIN]; 1 ♀ Teocelo: Teocelo, Puente Texolo (-96.986 O, 19.402 N), 15-VIII-2015, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 8 ♂ 1 ♂0 1 ♀ mismos datos excepto: 17-VI-2009, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 4 ♂ mismos datos excepto: 18-VI-2002, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 20-VI-1982, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 2 ♂ 1 ♀ mismos datos excepto: 10-VII-1987, E. González-Soriano y V. García *leg.* [CNIN]; 14 ♂ 1 ♀ mismos datos excepto: M. J. Westfall *leg.*

[CNIN]; 8 ♂ mismos datos excepto: 11-13-IX-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 23-VII-1983, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 24-VII-1983, nd *leg.* [CNIN]; 6 ♂; 4 ♀ mismos datos excepto: 25-VII-1983, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♂ 1 ♀ mismos datos excepto: 26-IX-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 26-IX-1982, L. Rivera *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 26-VII-1983, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 26-VIII-1988, E. González-Soriano y V. García *leg.* [CNIN]; 5 ♂; 1 ♀ Tlapacoyan: Arroyo Colorado, km 14 ctra. 131 Tlapacoyan-Altotonga (-97.2317 O, 19.8822 N), 9-VII-2007, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 15 ♂ 5 ♀0 mismos datos excepto: Arroyo Colorado, km 18 ctra. 131 Tlapacoyan-Altotonga (-97.235495 O, 19.900138 N), 12-VII-2002, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 2 ♂0 1 ♂ Tlapacoyan: Cascada de Tomata (-97.2203 O, 19.9244 N), 6-V-2010, E. González-Soriano *leg.* [CNIN].

Descripción: Esta especie es la mejor conocida del género, con ejemplares depositados en diversas colecciones de E.U.A. y Europa. Individuos principalmente negros y de gran tamaño, se distribuye en las laderas este de la Sierra Madre Oriental desde el sureste de San Luis Potosí hasta el centro de Veracruz y la Sierra de Otontepec. Se reconocen dos morfos en los machos; el morfo oscuro se caracteriza por la presencia de una mancha negra apical en las alas seguida por un parche blanquecino proximal y el morfo hialino por tener alas hialinas.

Cabeza: Mandíbulas y labro verde oscuro a negro pulido; antefrente negra, puede o no estar atravesada por una línea pálida azul o crema, esta puede ser completa o estar restringida a los extremos laterales en el área bajo las antenas; clípeo usualmente negro, en algunos ejemplares azul claro o crema; epicráneo mayormente negro, usualmente con dos

manchas claras laterales a los ocelos laterales y barra occipital clara. Generalmente los machos hialinos tienen una mayor extensión de coloración pálida en la cara.

Protórax: Coloración variable; lóbulos generalmente negros (en algunos ejemplares de San Luis Potosí e Hidalgo son mayormente pálidos), excepto por: marcas claras en el área que cubre el borde anterior del lóbulo anterior, lóbulo medial sobre la sutura notopleural y las proyecciones laterales del lóbulo posterior del protórax; banda dorso medial y coxas. El borde del lóbulo posterior del protórax, en vista lateral se encuentra ligeramente recurvado dorsalmente. El lóbulo posterior del protórax, en vista dorsal con los extremos laterales expandidos lateralmente, de manera que se forma un espacio en forma de “V” entre este y el lóbulo medio.

Pterotórax: Mesepisternón con una línea antehumeral pálida que puede ser completa o discontinua a lo largo del 0.7 anterior; mesepimerón con una línea humeral en el 0.3 posterior; metepisternón con línea lateral pálida en el 0.3 dorsal que puede ser completa o estar reducida a puntos sobre el segundo espiráculo y la sutura interpleural; metepimerón pálido, con una línea pálida en el contorno que rodea la totalidad del área negra y que usualmente tiene una forma triangular, el área negra puede estar reducida a una marca longitudinal a la mitad de esta estructura; patas principalmente claras con marcas negras en las superficies extensoras de los fémures, articulaciones y tibias; garras rojizas. AA usualmente con una o menos celdas postcuadrangulares, cuando hay más de una, la vena que baja del nodo termina más cerca de la primer Vx que de la segunda Vx distal al cuadrángulo. Espacio entre CuA y borde posterior de AA usualmente con un sector extra. CuA en AA usualmente no bifurcada.

VxPn: AA: 39-54; AP: 36-51

Abdomen: Negro con manchas claras laterales en S1, líneas ventrolaterales en S2 y manchas latero basales en S3-S7 que no se tocan dorsalmente; en individuos maduros S9-S10 con pruinescencia dorsal.

Apéndices caudales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista dorsal, no más grande que la base del cerco; margen mesial de la cresta superior de los cercos semirecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior; margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en una curva suave en forma de "U"; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho; base del lóbulo distal regular, con un sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal; paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda.

AA: 35.5-49 mm; AP: 33.5-47.5 mm; abdomen: 38.5-51 mm

Hembra: La coloración de la cabeza es similar a los machos con las marcas claras más extensas, excepto que la banda clara que atraviesa el postclípeo y la frente siempre es color crema, nunca azul.

Protórax: coloración y forma igual al macho; interesternito lineal; borde dorsal del interesternito bilobulado.

Pterotórax: similar al macho excepto: en algunos individuos el mesepimerón con marcas claras más extensas, la línea antehumeral puede estar engrosada hasta cubrir 0.5 del ancho del metepimerón; metepimerón completamente claro o con una línea negra apenas visible similar a la del macho; en algunos individuos, las alas con una banda oscura en el ápice, esta coloración puede alcanzar el margen proximal del pterostigma.

VxPn: AA: 35-55; AP: 34-50

Abdomen: coloración similar al macho excepto: dorso de segmento 9 con marca clara engrosada hacia el ápice del segmento; ovipositor sobrepasando la punta de los cercos, su margen ventral serrado; cercos agudos más largos que S10.

Medidas: AA: 37.5-42 mm; AP: 36.5-40 mm; abdomen: 40-43 mm

Diagnosis: El morfo oscuro de esta especie es único al poseer un parche blanquecino proximal a la banda negra apical de las alas. La morfología del borde distal de la cresta superior de los cercos es similar a la de *P. sp. nov. 9*, de la que se diferencia por la forma del espacio entre el diente de la cresta superior del cerco y base del lóbulo distal, mientras que en *P. zoe* este espacio es más ancho que profundo, en *P. sp. nov. 9* es más profundo que ancho. Esta especie es la única conocida del género con una distribución alopatrica, siendo sustituida al sur de Xalapa en Veracruz por *P. quinta* y *P. hyalina*.

El espacio entre el diente de la cresta superior del cerco y base del lóbulo distal, profundo, más largo que ancho

Comentarios: Sélys describió esta especie con un macho de Misantla, Veracruz incompleto. A este ejemplar le faltan los segmentos S7-S10, y aunque los principales caracteres diagnósticos se encuentran en los apéndices abdominales y por lo tanto no pueden ser corroborados, las bandas negras junto con el parche blanquecino proximal en las alas no dejan lugar a dudas sobre su identidad.

Distribución: México: San Luis Potosí, Hidalgo, Veracruz, Puebla, Querétaro.

Paraphlebia hyalina Brauer, 1871

Figs. 11 (apc), 46 (AA), 58 (trx), 75 (mp), Lámina 1 (*habitus*), Lámina 2 (hábitat)

Paraphlebia hyalina, Brauer, 1871: 175 (descripción de macho y hembra, Jalapa, Cuernavaca, México; Sélys, 1886: 34 (clave para separar de *P. zoe* y traducción al francés de la descripción original de Brauer); Kirby (1890: 122; catálogo de sinónimos); Calvert (1901: 61; clave para separar *P. zoe*, *P. quinta*, *P. duodecima* y *P. hyalina*); St. Quentin (1970: 258; designación injustificada de lectotipo); Cuevas-Yañez et al. (2015; conservación).

Material tipo: Holotipo: 1 ♂ **MÉXICO: Veracruz:** Xalapa: Jalapa [NHMW]; paratipos: 1 ♂, 1 ♀ **MÉXICO: Veracruz:** Xalapa: Jalapa [NHMW]

Otro material revisado (138 ♂, 46 ♀): 1 ♀ **MÉXICO: Chiapas:** Ángel Albino Corzo: Reserva de la Biósfera El Triunfo. Polígono III, El Quetzal. Campamento (-92.939 O, 15.721 N), 21-X-2013, H. Ortega-Salas *leg.* [CNIN]; 2 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: (-92.9339 O, 15.717 N), 19-X-2013, H. Ortega-Salas *leg.* [CNIN]; 1 ♂ **Oaxaca:** San Bartolomé Ayautla: Sendero a la cascada Ayautla (-96.64634334 O, 18.05909584 N), 9-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 10 ♂ San Felipe Usila: Arroyo 1 km al S de Santa Cruz Tepetotutla sobre la carretera (-96.5600457 O, 17.73159615 N), 14-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 2 ♀ mismos datos excepto: 16-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 4 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: Arroyo 3.4 km al S de Santa Cruz Tepetotutla sobre la carretera (-96.55214653 O, 17.72134578 N), 16-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 1 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: Arroyo 5.8 km al S de Santa Cruz Tepetotutla sobre la carretera (-96.55185331 O, 17.71107312 N), 16-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 2 ♂; 1 ♂ San Juan Bautista Valle Nacional: 2 small streams crossing road 5.9 mi. S. of Valle Nacional [local station No. 10] (-96.32756 O, 17.725586 N), 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂ mismos datos excepto: Km. 60 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.312 O, 17.719 N), 28-VII-1982, E. González-Soriano y V. García *leg.*

[CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: Km. 78.5 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.34 O, 17.63 N), 24-IX-1989, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 3 ♀ mismos datos excepto: Mountain road from Tuxtepec to Cd. Oaxaca, waterfall streams crossing road, 13.4 mi. S of Valle Nacional (-96.33 O, 17.686 N), 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [CNIN]; 3 ♂; 2 ♂ mismos datos excepto: Small waterfall streams crossing road 8.1 mi. S of Valle Nacional [local station 16] (-96.30995 O, 17.718568 N), 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 4 ♀ mismos datos excepto: Waterfall streams crossing road 6.8 mi. S of Valle Nacional [local station No. 12] (-96.32069 O, 17.723301 N), 12-17-VIII-1968, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 21 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 12-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 4 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂ mismos datos excepto: 24-VII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂ mismos datos excepto: 25-VII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂ mismos datos excepto: 26-VII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: 27-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 4 ♀ Santiago Comaltepec: La Esperanza. Bosque mesófilo de montaña (-96.369 O, 17.627 N), 2-VII-1995, J. Blackaller y A. Pérez *leg.* [CNIN]; 13 ♂; 1 ♂ mismos datos excepto: (-96.368 O, 17.628 N), 5-IV-1982, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 2 ♂ mismos datos excepto: nd, R. Mendoza *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: Waterfall stream crossing road 14.2 mi. S. of Valle Nacional [local station No. 20] (-96.327713 O, 17.667888 N), 17-VIII-1968, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 8 ♂; 3 ♀ mismos datos excepto: 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 6 ♂; 3 ♂ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♀ mismos datos excepto: Waterfall stream crossing road 8.5 mi. S of Valle Nacional [local station No. 15] (-96.305424 O, 17.716261 N), 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM];

5 ♂; 3 ♀ mismos datos excepto: 25-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂; 2 ♂ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: Waterfall streams crossing road 13.4 mi. S. of Valle Nacional [local station 17] (-96.32732 O, 17.674318 N), 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂; 2 ♂ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂ **Tabasco:** Huimanguillo: 5.5 km al O de Chimalapa 1a sección, camino hacia Francisco J. Mújica (-93.63 O, 17.38 N), 27-VIII-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 4-IX-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♂: **Veracruz:** Ixtaczoquitlán: 2 mi. W. on AP. 150, in Barranca de Metlac (-97.0106 O, 18.9114 N), 26-VII-1958, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♀ mismos datos excepto: Barranca de Metlac (-97.0106 O, 18.9114 N), 26-VIII-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 3 ♀ mismos datos excepto: 1-VIII-2011, E. González-Soriano y R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [CNIN]; 9 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 28-VI-1989, E. González-Soriano y V. García *leg.* [CNIN]; 10 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: 8-VII-2000, E. González y L. E. González *leg.* [CNIN]; 4 ♂; 2 ♂ mismos datos excepto: 1-VIII-2011, E. González-Soriano y R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂ mismos datos excepto: Stream above Río Metlac, 1.9 mi. SW & 0.5 mi. N Fortín (-97.0106 O, 18.9114 N), 10-VIII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN].

Descripción: Durante mucho tiempo, esta especie ha sido mal interpretada, por lo que es común encontrar ejemplares de *P. quinta* hialinos y de algunas de las especies no descritas etiquetados como *P. hyalina*. Individuos de talla mediana y coloración principalmente clara, alas hialinas con un tinte ligeramente ambarino. Se distribuye desde el centro occidente de México en la región de Córdoba-Orizaba en Veracruz hasta la Sierra Madre de Chiapas

Cabeza: Principalmente negra, mandíbulas, región genal y labro negros, anticlípeo pardo, postclípeo y frente azul pálido, en algunos individuos la coloración clara del postclípeo y frente está restringida a los extremos laterales de la frente y tercios laterales del postclípeo, ocelos rojo brillante, vértice negro, los ocelos laterales presentan un par de manchas pardo claro medio laterales, occipucio negro, antenas principalmente pardas con el segmento basal ligeramente pálido, ojos negros.

Protórax: Principalmente pálido, propleurón pálido, lóbulo medio pardo, lóbulo posterior del protórax principalmente negro con el margen entero; primer par de patas pálidas en el fémur y pardo en el resto de la pata.

Pterotórax: Mesepisternón negro, carina dorsal pálida, sutura interpleural con una banda pálida; mesepimerón negro, banda humeral delgada como una línea pálida, sutura interpleural con una banda pálida; metepisternón, negro; metepimerón principalmente pálido con una banda negra longitudinal; esternón amarillo pálido. Alas hialinas con la costa parda oscura, el resto de la venación negra. AA usualmente con una o menos celdas postcuadrangulares, cuando hay más de una, la vena que baja del nodo se encuentra más cerca de la primer Vx postcuadrangular. Espacio entre CuA y borde posterior de AP usualmente con un sector extra. CuA en AA usualmente no bifurcada

VxPn: AA: 33-41; AP: 28-35

Abdomen: Principalmente pardo con la base de S3-7 negros con un anillo amarillo pálido aproximadamente 0.25 de la longitud total de cada segmento, S8-10 totalmente negros, el dorso de S9-10 pruinoso.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; muy grande, en vista dorsal, claramente más ancha que la base del cerco; margen mesial de la cresta superior de los cercos

semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior; margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo de aproximadamente 90°; terminando en una punta esclerotizada igual o más ancha que larga; sin una muesca de igual profundidad y ancho adyacente al ángulo que forma con el lóbulo distal; base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal; paraproctos rudimentarios con el borde redondeado.

AA: 34-40 mm; AP: 33-38 mm; abdomen: 40-48.3 mm

Hembra: cabeza similar al macho.

Protórax: similar al macho, con áreas pálidas más extensas.

Pterotórax: similar al macho, excepto: línea clara muy delgada sobre la sutura dorsal; interesternito linear, terminando en un margen redondeado; en algunos individuos las alas ahumadas en el ápice, esta coloración nunca alcanza el margen proximal del pterostigma.

VxPn: AA: 33-43; AP: 29-38

Abdomen: coloración similar al macho excepto: dorso de segmento 9 con marca clara engrosada hacia el ápice del segmento; ovopositor sobrepasando la punta de los cercos, su margen ventral serrado; cercos agudos más largos que S10.

Medidas: AA: 37.5-42 mm; AP: 36.5-40 mm; abdomen: 35-43 mm

Diagnosis: La coloración de esta especie es similar a la de los morfos hialinos de *P. quinta*, *P. zoe*, y *P. duodecima*, sin embargo, es fácilmente distinguible por la morfología única de sus apéndices caudales (la cresta superior es más ancha que la base del cerco).

Comentarios: En el catálogo de tipos del Museo de Historia Natural de Viena que St. Quentin (1970) publicó, se designó un nuevo Lectotipo, un alotipoide y un paratipoide:

“Von der ursprünglichen Serie liegen noch 2 ♂♂ und ein ♀ vor, von denen

ein ♂ als Lectotypus, das ♀ als Allotypoid und das zweite ♂ als Paratypoid betrachtet werden. Inv.-Nr. 605.”⁷

Dichas designaciones son injustificadas, pues los tres ejemplares de la serie tipo se encuentran etiquetados con las designaciones originales de Brauer como: Holotypus, Allotypus y Cotype (Mag. Susanne Randolph, comunicación personal, 11 de diciembre de 2016).

De las cuatro especies válidas descritas, *P. hyalina* es la única sin machos de morfo oscuro conocidos, esta especie ha sido abundantemente colectada y en la serie (182 individuos) no se encontraron ejemplares con bandas negras en las alas. Brauer describió esta especie de un macho y una hembra de Xalapa y Cuernavaca, sin embargo, debido al tipo de hábitat donde esta especie es usualmente encontrada, para el presente estudio se considera que la localidad “Cuernavaca” es un error y por lo tanto no es incluida dentro de la distribución de la especie.

Distribución: México: Centro de Veracruz en la región de Córdoba, Sierra Juárez y Región de la Chinantla en Oaxaca, sur de Tabasco y Sierra Madre de Chiapas.

Paraphlebia quinta Calvert, 1901

Figs. 12 (apc), 22, 26–27 (lp), 38, 41 (AA), 50–53 (al), 67 (apc), 76 (mp), Lámina 1 (*habitus*),

Lámina 2 (*habitat*)

Syn. *Paraphlebia abrogata* Calvert, 1907

⁷ "De la serie original todavía hay 2♂♂ y una ♀, de las cuales un ♂ se considera como lectotipo, la ♀ es un alotipoide y el segundo ♂ se considera un paratipoide. Inv 605. "

Paraphlebia quinta Calvert, 1901: 60, Cuadro 5 figura 1 (descripción de macho y hembra); Kirby (1890: 122; catálogo de sinónimos); Kimmins (1970: 198; catálogo de tipos); González-Soriano (1997: 333 historia natural y primera mención de dimorfismo en machos); González-Soriano & Córdoba-Aguilar (2003, 2005; Comportamiento sexual y dimorfismo); Cuevas-Yañez et al. (2015; conservación).

Paraphlebia abrogata Calvert (1907: 355 descripción de macho); Flint Jr. (1991: 57; catalogo de tipos) .

Material tipo. Tipos de *P. quinta*: holotipo: 1 ♂ **GUATEMALA: Baja Verapaz:** Panimá, 1879-1880, C. G. Champión *leg.* [BMNH]; paratipos: 7 ♂ mismos datos que el holotipo; tipos de *P. abrogata*: holotipo: 1 ♂ **GUATEMALA: Alta Verapaz:** Senahú: Cacao (-89.783 O, 15.416 N), 12-IV-nd, Barber *leg.* [USNM]; paratipo 1 ♂ mismos datos que el holotipo.

Otro material revisado (386 ♂; 125 ♂, 109 ♀): 3 ♂ **GUATEMALA: Alta Verapaz:** Cahabon: Minas de Oxec, 10 km E of Cahabon (-89.72 O, 15.58 N), 12-14-VI-1977, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 3-VI-1978, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 1 ♂; 1 ♂ mismos datos excepto: 5-VI-1978, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 2 ♀ San Miguel Tucuru: Los Alpes, nr. Pancajché A.V., Polochic R. Valley (-90.11 O, 15.29 N), 2-IX-1964, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 1 ♂: Izabal: El Estor: Trib. Río Sauce, 5 km N of Las Dantas (-89.351 O, 15.546 N), 1-VI-1978, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 1 ♂ **MÉXICO: Chiapas:** Ixhuatán: Arroyo en camino a Emiliano Zapata, 1.2 km al NE del camino hacia Chapayal Grande (-92.94588675 O, 17.30470731 N), 27-VII-2016, H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Ixtacomitán: Arroyo cruzando la carretera en el km 95.5 de la carretera Mex-195, 3.6 km al NE de Ixtacomitán (-93.076129 O, 17.4491 N), 27-VII-2016, H. Ortega-Salas,

C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]; 2 ♀ mismos datos excepto: Highway between Ixtacomitán & Solosuchiapa, waterfall 20' high 200' from highway (-93.0675 O, 17.4425 N), 12-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 4 ♂0; 7 ♀ mismos datos excepto: 13-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 12 ♂; 13 ♂0; 4 ♂ Ixtapa: Km 47-48 The 500' of stream above road descend 80'-90' (después de El chorreadero, río Escopetazo y El zapotal) (-92.853406 O, 16.70972 N), 21-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 5 ♂0; 3 ♂ nd: nd ([nd] O, [nd] N), nd, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♀ Ocozocoautla de Espinosa: Stream 21.4 mi. N Ocozocoautla (-93.44 O, 16.91 N), 20-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 1 ♂, 2 ♂ mismos datos excepto: Stream 24.4 mi. N Ocozocoautla (-93.44 O, 16.91 N), 20-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Pichucalco: Stream 4.4 mi. W Pichucalco (-93.148 O, 17.531 N), 4-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Salto de Agua: Cascada Misol-Ha (-91.998 O, 17.391 N), 17-V-1981, H. Velasco *leg.* [CNIN]; 7 ♂ Tapalapa: Río 500 m arriba del puente en el Km 12.5 de la carretera estatal 102 Rayón-Tapalapa (-93.079481 O, 17.196521 N), 28-VII-2016, H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]; 4 ♀ Tapilula: Several miles (prob 15) past Solosuchiapa on road toward Las Casas (-93.025799 O, 17.268071 N), 14-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 17 ♂, 7 ♂0, Tepatán: Presa Malpaso, 18 km N of end of road at Malpaso according to Km markers on road. 100' up the road back toward Malpaso (-93.561988 O, 17.292965 N), 9-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: Presa Malpaso, 18 km N of end of road at Malpaso according to Km markers on road. 50' back from road, 5' waterfall (-93.561988 O, 17.292965 N), 9-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂, 2 ♂0, 1 ♀ **Oaxaca**: San Juan Bautista Valle Nacional: {INCIERTO} Waterfall streams crossing road 6.8 mi. S of Valle Nacional [local station No. 12] ([nd] O, [nd] N), 15-VIII-1968, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 3 ♂0; 1 ♀ mismos datos excepto: 2 small streams

crossing road 5.8 mi. S. of Valle Nacional [local station No. 9] (-96.32612536 O, 17.72586919 N), 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 6 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 2 small streams crossing road 5.9 mi. S. of Valle Nacional [local station No. 10] (-96.32756 O, 17.725586 N), 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 5 ♂; 1 ♂0; 1 ♀ mismos datos excepto: 6.1 mi S of Valle Nacional. Small stream with slight flow & some pools, above & below road to Oaxaca [local station 11] (-96.326881 O, 17.726231 N), 28-V-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 9 ♂; 1 ♂ mismos datos excepto: 6.8 mi S of Valle Nacional. Dried-up bed of small stream near waterfall-stream now practically destroyed. Crossing road to Oaxaca [local station 12] (-96.32069 O, 17.723301 N), 27-V-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: 28-V-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: Km. 83.5carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.36 O, 17.61 N), 26-V-1990, A. Cadena y E. Barrera *leg.* [CNIN]; 6 ♂; 1 ♂ mismos datos excepto: Mountain road from Tuxtepec to Cd. Oaxaca. Small stream crossing road, 5.4 mi S. of Valle Nacional (-96.327 O, 17.743 N), 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: San Mateo Yetla (-96.314 O, 17.756 N), 27-V-1990, A. Cadena *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: A. Cadena y E. Barrera *leg.* [CNIN]; 3 ♂ mismos datos excepto: Small stream crossing road 4.7 mi. S. of Valle Nacional [local station 7] (-96.327306 O, 17.737371 N), 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♀ mismos datos excepto: Small stream crossing road 5.4 mi S. of Valle Nacional [local station No. 8] (-96.330353 O, 17.728764 N), 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂; 5 ♂0; 3 ♀ mismos datos excepto: 27-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂; 6 ♂0; 1 ♂ mismos datos excepto: Valle Nacional (-96.3 O, 17.776 N), 28-VI-1966, Alfredo B. Lau *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 31-VII-1966, Alfredo B. Lau *leg.* [CNIN]; 2 ♀ mismos datos excepto: Waterfall stream crossing road 6.1 mi. S. of Valle Nacional [local station No.

11] (-96.326881 O, 17.726231 N), 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 5 ♂; 2 ♂0; 1 ♀ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: 27-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂; 2 ♂0; 2 ♀ mismos datos excepto: Waterfall streams crossing road 6.8 mi. S of Valle Nacional [local station No. 12] (-96.32069 O, 17.723301 N), 12-17-VIII-1968, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 8 ♂; 4 ♂0; 2 ♀ mismos datos excepto: 12-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 5 ♂; 2 ♂0; 1 ♂ mismos datos excepto: 18-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 3 ♂0; 1 ♀ mismos datos excepto: 24-VII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: 25-VII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 5 ♂0; 1 ♀ mismos datos excepto: 26-VII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 1 ♂0; 2 ♀ mismos datos excepto: 26-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 3 ♂ mismos datos excepto: 27-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂0; 10 ♂ Santiago Comaltepec: Km. 56.9 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.32612536 O, 17.72586919 N), 10-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 25-V-1981, Flint, C. M.; Flint, Oliver S., Jr. *leg.* [USNM]; 9 ♂; 2 ♂ mismos datos excepto: H. Velasco *leg.* [CNIN]; 4 ♀ mismos datos excepto: 29-VII-1990, E. González-Soriano y V. García *leg.* [CNIN]; 8 ♂, 1 ♂ **Tabasco:** Huimanguillo: 5 km al O de Chimalapa 1a sección, camino hacia Francisco J. Mújica (-93.62805424 O, 17.37865155 N), 2-VIII-2016, H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]; 2 ♂0; 6 ♀ mismos datos excepto: 5.5 km al O de Chimalapa 1a sección, camino hacia Francisco J. Mújica (-93.63 O, 17.38 N), 27-VIII-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 5 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: 4-IX-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 5 ♂, 2 ♂ **Veracruz:** Ángel R. Cabada: Arroyo Frio near Río Tecolapan, 10.1 mi. N.W. of Santiago Tuxtla (-95.329361 O, 18.570543 N), 26-VII-1959, G.H. & A.F. Beatty

leg. [FEM]; 1 ♂0 mismos datos excepto: Arroyo Frio/Tecolapa (at springs in deep shade) (-95.329361 O, 18.570543 N), 30-VII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: Rio Tacolapan [Tecolapan], Route 180, km 551 (-95.331 O, 18.571 N), 25-26-VII-1966, Flint, Oliver S., Jr. & Ortiz B., M. A. *leg.* [USNM]; 7 ♂; 1 ♂0; 9 ♀ Catemaco: Arroyo Huasalapa [Río Cuetzalapan], Catemaco (-95.015057 O, 18.374541 N), 3-VIII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 24 ♂; 22 ♂0; 1 ♂ mismos datos excepto: Arroyo Rancho de Moreno, Los Tuxtlas (-94.976 O, 18.449 N), 28-VIII-1982, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 3-VII-1986, R. Mendoza *leg.* [CNIN]; 1 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: Río Cuetzalapan (-95.015057 O, 18.374541 N), 2-VIII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 4 ♂ mismos datos excepto: Stream 6.7 mi. N Los Mangos (-95.099 O, 18.324 N), 2-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: Stream at Coyame (-95.022 O, 18.438 N), 1-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 1 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: [USNM]; 1 ♂; 1 ♀ Ixtaczoquitlán: Barranca de Metlac (-97.0106 O, 18.9114 N), 26-VIII-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 2 ♂; 1 ♂ mismos datos excepto: Barranca de Metlac (-97.0106 O, 18.9114 N), 28-VI-1989, E. González-Soriano y V. García *leg.* [USNM]; 3 ♀ nd: nd (nd O, nd N), nd, nd *leg.* [CNIN]; 1 ♂; 1 ♂ San Andrés Tuxtla: Arroyo cerca Laguna Escondida (-95.089 O, 18.588 N), 11-15-V-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 19-V-1977, P. Villeda *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 20-24-VI-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂; 2 ♂ mismos datos excepto: 21-IV-1979, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂0 mismos datos excepto: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (-95.0666 O, 18.5833 N), 10-VII-1985, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 10-VIII-2003, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 11-15-V-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 4 ♂ mismos datos excepto: 20-IX-1987, E. González-

Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 20-IX-2015, M. Madora *leg.* [CNIN]; 17 ♂ mismos datos excepto: 21-IX-1986, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 23-IV-1985, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 24-25-V-1984, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 6 ♂; mismos datos excepto: 26-V-1978, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 28-VIII-1985, R. Mendoza *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 2-IX-1978, P. Villeda *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 2-V-1985, E. Ramírez *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: P. Sinaca *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 2-VI-1978, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 2-VII-1985, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: E. Ramírez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 30-IV-1985, P. Sinaca *leg.* [CNIN]; 4 ♂ mismos datos excepto: 3-X-2015, M. Madora *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 4-VIII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: 4-VIII-1985, S. Sinaca *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 5-VIII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂ mismos datos excepto: 7-V-1985, E. Ramírez *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: P. Sinaca *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 28-VII-1982, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: 14-18-VII-1984, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 19 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 4-15-V-1981, Flint, C. M.; Flint, Oliver S., Jr. *leg.* [USNM]; 14 ♂ mismos datos excepto: Limite S de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, próximo a Lázaro Cárdenas (-95.093256 O, 18.576466 N), 7-VII-1986, R. Mendoza y E. Ramírez *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: Los Tuxtlas, Arroyo cerca de Laguna Emilia (-95.0666 O, 18.5833 N), 11-15-V-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 5 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 20-24-VI-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 2 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: 29-VII-1981, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 4 ♂; 1 ♀ mismos datos excepto: Los Tuxtlas, Arroyo cerca de Playa Escondida (-95.064 O, 18.618 N), 11-15-V-1981, E. González-

Soriano *leg.* [CNIN]; 2 ♂; mismos datos excepto: 13-IX-1980, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: Volcán San Martín, S. slope (-95.19 O, 18.53 N), 20-VI-1961, J. A. Harshaw *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Santiago Tuxtla: Arroyo Frio, for more than 0.5 mi above confluence with Río Tecolapan, 10.1 mi NW of Santiago Tuxtla (-95.304704 O, 18.529259 N), 1-VI-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: 2-VI-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂; 2 ♀ mismos datos excepto: Arroyo Tatocapan, near highway #180, 1.3 mi. N.W. of Santiago Tuxtla (-95.297428 O, 18.482125 N), 20-VIII-1958, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 12 ♂; 5 ♂0; 4 ♀ mismos datos excepto: 22-VII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 11 ♂; 4 ♂0; 1 ♀ mismos datos excepto: 23-VII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂; 4 ♂0; 3 ♀ mismos datos excepto: 24-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 6 ♂, 8 ♂0, 2 ♂ mismos datos excepto: 26-VII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂0; 11 ♂ mismos datos excepto: 2-VI-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♀ mismos datos excepto: 30-VII-1969, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 4 ♂, 5 ♂0, 3 ♀ mismos datos excepto: 3-VI-1962, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 11 ♂; 3 ♂0; 3 ♂ mismos datos excepto: 6-VIII-1971, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 1 ♂ mismos datos excepto: Río Frio near Río Tecolapan, 10.1 mi. N.W. of Santiago Tuxtla (-95.304704 O, 18.529259 N), 8-VIII-1959, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♀ Soteapan: Santa Marta, cañada Bastonal, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (-94.943 O, 18.332 N), 28-VIII-1988, E. González-Soriano *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 2-VII-1985, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: nd, nd *leg.* [CNIN]; 9 ♂; 1 ♂ Tuxpan: Tuxpan (REGISTRO INCIERTO) (-97.41 O, 20.95 N), 27-VII-1978, J. Pérez Higareda *leg.* [CNIN].

Descripción: Individuos oscuros de talla pequeña a mediana. Probablemente es la especie con la distribución más amplia y con la mayor variación morfológica, encontrándose

desde la región de Córdoba en Veracruz hasta Guatemala. Machos dimórficos: uno de los morfos con alas hialinas, el morfo oscuro con una banda negra en el ápice que puede cubrir entre el 0.2 y 0.5 de la longitud del ala.

Cabeza: negra (en algunos individuos), en individuos del morfo hialino normalmente el postclípeo y antefrente son azules, esta área pálida puede estar reducida a los extremos laterales del antefrente); labro con superficie verde oscuro a negro bruñida, puntos café claro antero laterales a los ocelos laterales, barra occipital café claro, negra o área pálida reducida a los extremos laterales.

Protórax: Negro con maculaciones claras variables; lóbulo posterior dirigido posteriormente en vista lateral; lóbulo posterior redondeado y con borde entero, en algunos casos con una muesca medial; márgenes laterales expandidos formando lóbulos laterales.

Pterotórax: Cuando hay líneas claras presentes, mesepisternón normalmente con una línea antehumeral en el 0.6-0.7 anterior; mesepimerón con línea humeral en el 0.3-0.4 posterior (esta línea usualmente está reducida a un punto a la altura de la fosa medio pleural o totalmente ausente); metepisternón con línea lateral muy variable, usualmente de 0.2 del ancho del metepisternón en el 0.9 anterior de su longitud y ensanchándose al 0.5 en el extremo posterior, (en ejemplares de Chiapas puede ocupar hasta el 0.5 del ancho del metepisternón en el extremo anterior y el 0.8 en el posterior); esternón usualmente con marcas negras laterales, justo debajo de las carinas metapleurales; alas ahumadas en el ápice en algunos individuos ♂, esta coloración nunca alcanza el margen proximal del pterostigma; alas con banda negra cubriendo entre el 0.2 y 0.5 distal del ala en individuos ♂; Espacio entre CuA y borde posterior de AA usualmente con un sector extra. CuA en AA siempre bifurcada (excepto en una población del municipio de Rayón, Chiapas, en la cual solo uno de los ejemplares examinados tiene la vena CuA bifurcada); AA usualmente con una o menos

celdas postcuadrangulares, cuando hay más de una, la vena que baja del nodo termina más cerca de la primer Vx que de la segunda Vx distal al cuadrángulo.

VxPn: AA: 28-41; AP: 26-34

Abdomen: Mayor mente negro; S1 con puntos pálidos lateroventrales; S2 con una línea latero ventral; S3-S7 con manchas latero basales que en algunos individuos parecen anillos pero que no cierran dorsalmente; S9-S10 normalmente con pruinescencia en individuos maduros

Apéndices abdominales: cresta superior de los cercos poco desarrollada, su anchura es menor al doble del ancho de la base del lóbulo distal; margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior; margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo obtuso, normalmente formando una línea recta o semi recta; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho; base del lóbulo distal regular, con un sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal; paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda.

AA: 29-38 mm; AP: 28-37 mm; abdomen: 35-43 mm

Hembra: cabeza similar al macho.

Protórax: coloración similar al macho. Lámina posterior semicuadrada, los márgenes laterales aproximadamente paralelos; angosta, su anchura es menor que la distancia entre los lóbulos laterales del lóbulo medial del protórax; interesternito linear; dorso de interesternito con una fosa poco profunda.

Pterotórax: similar al macho

VxPn: AA: 31-38; AP: 27-32

Abdomen: similar al macho, excepto: marca clara cubriendo el 0.9 apical del dorso de S8, esta marca continua con los puntos latero ventrales de S8 cuando están presentes; ovopositor sobrepasando la punta de los cercos, su margen ventral serrado; cercos agudos más largos que S10.

Medidas: AA: 30-35 mm; AP: 29-34 mm; abdomen: 34-40 mm

Diagnosis: La morfología de los cercos es similar a la de *P. sp. nov. 5*, *P. sp. nov. 3*, *P. sp. nov. 6* y *P. sp. nov. 8* al tener la cresta superior poco desarrollado. Se distingue de *P. sp. nov. 5*, *P. sp. nov. 6* y *P. sp. nov. 8* por tener el lóbulo posterior del protórax dirigido caudalmente, y de *P. sp. nov. 3* por la posición del mayor ensanchamiento de la cresta superior del cerco, en *P. quinta* esta se encuentra posterior al 0.5 de la longitud de la cresta, en *P. sp. nov. 3* está ubicada anterior al 0.5 de la longitud de la cresta.

Distribución: México: Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas; Guatemala: Alta Verapaz e Izabal.

Comentarios: Calvert describió esta especie a partir de siete machos y una hembra de Mojón Panimá, Baja Verapaz [Sic. Panima, Vera Paz]. Todos los machos de la serie tipo tienen la banda negra en las alas, por lo que, cuando Calvert (1907) reviso material hialino de Cacao, Alta Verapaz lo nombró *Paraphlebia abrogata*, aunque reconoció que los cercos son similares: “Abdominal appendages as described for *P. zoe* and as figured for *P. quinta*”. Posteriormente, González-Soriano y Verdugo-García revisaron un paratipo de *P. quinta* y el holotipo de *P. abrogata* con lo que confirmaron la identidad de *P. abrogata* como sinónimo de *P. quinta*, estos datos nunca fueron formalmente publicados. González-Soriano y Córdoba-Aguilar (2003) publicaron la siguiente nota al final de un estudio sobre el comportamiento sexual de *P. quinta*:

“A TAXONOMIC NOTE

The discovery of male dimorphism in the genus *Paraphlebia* raises some questions about its current taxonomic status. The only key to separate *Paraphlebia* species is based mainly on the male wing tip coloration (CALVERT, 1901). *P. abrogata* males show a hyaline wing membrane whilst *P. quinta* males have a dark band on the wing tips. However, a recent revision of the types of both species shows that *P. abrogata* males are in fact the hyaline morph of the dark-tipped *P. quinta* males and hence, *P. abrogata* should be synonymized with *P. quinta* (E. Gonzalez & V. Garcia, unpublished data).”⁸

Biología: Esta especie habita escurrideros, riachuelos y cascadas pequeñas en selvas altas perennifolias y bosques mesófilos de montaña. Los dos morfos de esta especie exhiben claras diferencias etológicas, las cuales probablemente se relacionan a diferentes tácticas en la búsqueda de pareja. El morfo ♂ es más agresivo (lo cual se ve reflejado en el número de vuelos agresivos que realizan y al hecho de que sostienen persecuciones sobre los machos ♀, pero no son perseguidos por ellos) y más apegados a su territorio que el morfo ♀ (González-Soriano & Córdoba-Aguilar, 2005). También se ha documentado que el morfo ♀ copula con menor frecuencia que el morfo ♂, que estas copulas son interrumpidas con mayor frecuencia y, que durante dichas interrupciones es probable que se presente un mayor número de eventos de expulsión seminal por parte de la hembra (González-Soriano & Córdoba-Aguilar, 2003).

⁸UNA NOTA TAXONÓMICA

El descubrimiento del dimorfismo masculino en el género *Paraphlebia* plantea algunas preguntas sobre su estado taxonómico actual. La única clave para separar las especies de *Paraphlebia* se basa principalmente en la coloración de la punta del ala masculina (CALVERT, 1901). Los machos de *P. abrogata* muestran una membrana de ala hialina, mientras que los machos de *P. quinta* tienen una banda oscura en las puntas de las alas. Sin embargo, una revisión reciente de los tipos de ambas especies muestra que los machos de *P. abrogata* son de hecho la morfología hialina de los machos de *P. quinta* con punta oscura y, por lo tanto, *P. abrogata* debe ser sinonimizada con *P. quinta* (E. Gonzalez & V. Garcia, datos no publicados)

Paraphlebia duodecima Calvert, 1901

Figs. 9 (apc), 24, 32 (lp), 40, 47 (AA), 54–55 (al), 70 (apc), 78 (mp), Lamina 1 (*habitus*),
Lamina 2 (*habitat*)

Paraphlebia duodecima Calvert, 1901: 60, Cuadro V figura 2 (descripción de macho y hembra de Purulhá y Sabó, Alta Verapaz, Guatemala); Kimmins (1970: 198; catálogo de tipos).

Material tipo: Holotipo: 1 ♂ **GUATEMALA: Baja Verapaz** Purulhá (-90.1915 O, 15.2451 N), G. C. Champion *leg.* [BMNH]; paratipos: 2 ♂, 2 ♀ mismos datos que holotipo; 7 ♂: mismos datos excepto: Sabob (Sabo) (-90.12 O, 15.247 N), [BMNH]; 1 ♂: mismos datos excepto: **Senahú:** Sepacuite (-89.751 O, 15.435 N), 20-III-1902, Griggs, R. F. *leg.* [USNM].

Otro material revisado (11 ♂; 1 ♂0): 1 ♂ **GUATEMALA: Alta Verapaz:** San Pedro Carchá: Tomtem, Rancho Lourdes Pino Paraiso (-90.2 O, 15.52 N), 30-III-2002, R. González *leg.* [UVGC]; 5 ♂ **Baja Verapaz:** Purulhá: Escurridero 200 m al N del camino. A 3.8 km al E de la garita municipal de Purulhá. (-90.1915 O, 15.2451 N), 21-VII-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 1 ♂0; 5 ♂ mismos datos excepto: Riachuela Colorada, 4 km S.E. of Purulhá (-90.21 O, 15.226 N), 4-VI-1973, T. Donnelly *leg.* [CNIN].

Descripción: Individuos de talla pequeña (AA menor de 35mm) o mediana (AA entre 35 y 40mm) o grande (AA mayor de 40mm). Distribución: Guatemala. Alas hialinas o con

una banda negra en el ápice, en algunos individuos de color ámbar, la banda negra nunca cubriendo más del 0.15 de la longitud del ala.

Cabeza: negra, postclípeo y antefrente azul en individuos ♂**0**, antefrente con área azul limitada a los extremos laterales anterior o completamente ausente en individuos con bandas negras en la alas; postclípeo con área azul limitada al borde anterior o completamente ausente en individuos ♂; barra occipital pálida completa o reducida a dos manchas laterales y una medial; dos manchas claras antero laterales a los ocelos anteriores.

Protórax: negro lóbulo medio con líneas claras laterales; lóbulo anterior con manchas dorso mediales; lóbulo posterior con manchas laterales; el lóbulo posterior en vista lateral, dirigido posteriormente; lóbulo posterior semicircular y sin los extremos expandidos lateramente.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con una línea pálida antehumeral en el 0.7 anterior; mesepimerón con línea humeral en el 0.4 posterior; mesepimerón con línea pálida lateral completa con un ensanchamiento al 0.2 anterior; metepimerón, con una línea pálida en el contorno que rodea la totalidad del área negra y que usualmente tiene una forma triangular; esternón pálido sin marcas negras laterales; AA usualmente con una o menos celdas postcuadrangulares, cuando hay más de una, la vena que baja del nodo termina más cerca de la primer Vx que de la segunda Vx distal al cuadrángulo; espacio entre CuA y borde posterior de AA usualmente con un sector extra; CuA en AA usualmente no bifurcada.

VxPn: AA: 36/43; AP: 31/37

Abdomen: negro con marcas claras laterales difuminadas en S1; S2 con una línea latero ventral; S3-S7 con puntos laterobasales; S9-S10 con pruinosis dorsal.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista

dorsal, no más grande que la base del cerco. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo agudo en forma de "V"; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios con el borde redondeado.

Medidas: AA: 33-42 mm; AP: 32-40 mm; abdomen: 38-49 mm

Diagnosis: Los morfos oscuros de esta especie son fácilmente distinguibles porque la banda negra del ala nunca alcanza el extremo proximal del pterostigma. La morfología del lóbulo posterior del protórax (sin lóbulos laterales) y de los paraproctos (redondeados y sin proyecciones) distinguen a esta especie del resto.

Distribución: Guatemala: Alta Verapaz y Baja Verapaz.

Paraphlebia sp. nov. 1

Figs. 4 (apc), 21, 28 (lp), 42 (AA), 56 (al), 59 (trx), 75 (mp)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **MÉXICO: Chiapas:** Arriaga: Stream 9.5 mi. NE Arriaga (-93.88 O, 16.33 N), 24-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN].

Descripción del holotipo

Cabeza: negra excepto por dos puntos pálidos en los extremos laterales del antefrente, manchas claras anterolaterales a los ocelos laterales y barra occipital; labio verde oscuro lustroso.

Protórax: negro, excepto por el lóbulo anterior; lóbulo posterior del protórax, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales; lóbulos laterales continuos con el margen dorsal formando una curva continua.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con una línea pálida antehumeral en el 0.7 anterior, terminando a la altura de la fosa mediopleural; metepimerón oscuro, con una línea pálida fina bajo la sutura metapleural y sobre el borde ventral; esternón sin marcas negras; AA usualmente con una celda postcuadrangular. Espacio entre CuA y borde posterior de AA con un sector extra; CuA en AA no bifurcada.

VxPn: AA: 44/45; AP: 36/36

Abdomen: negro con marcas claras laterobasales en S2-S7.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, de tamaño regular, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; en vista dorsal, no más grande que la base del cerco. Margen mesial semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo de aproximadamente 90°; terminando en una punta esclerotizada igual o más ancha que larga; con una muesca de igual profundidad y ancho adyacente al ángulo que forma con el lóbulo distal. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda en el margen mesial.

Medidas: AA: 38 mm; AP: 36.3 mm; Abdomen: 44.6 mm

Diagnosis: La morfología de los cercos es similar a la de *P. sp. nov. 4* y *P. sp. nov. 10*. *P. sp. nov. 1* se distingue de *P. sp. nov. 4* por la forma de la unión entre el margen distal de la cresta superior y la base del lóbulo distal, en *P. sp. nov. 1* forman un ángulo de aproximadamente 90° mientras que en *P. sp. nov. 4* se unen en una curva suave en forma de "U" ; de *P. sp. nov. 10* se diferencia por la distancia de la punta esclerotizada (el punto más distal de la cresta superior) al lóbulo distal, en *P. sp. nov. 1* está separado aproximadamente 0.25 del ancho la base del lóbulo distal y en *P. sp. nov. 10* está separado aproximadamente 0.5.

Distribución: México: Chiapas. Solo se conoce de la localidad tipo en el extremo occidental de la Sierra Madre de Chiapas.

Biología: Esta especie habita arroyos (información de la etiqueta).

Paraphlebia sp. nov. 2

Figs. 8 (apc), 20, 34 (lp), 37 (AA), 64 (trx), 68 (apc), 77 (mp), Lámina 1 (habitus)

Material examinado: Holotipo 1 ♂: **México: Oaxaca:** Santiago Comaltepec: Km. 85 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.38310498 O, 17.60169909 N), 10-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN].

Paratipos (19 ♂; 16 ♀): 10 ♂ **MÉXICO: Oaxaca:** San Juan Bautista Valle Nacional: Km. 83.5 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.36 O, 17.61 N), 26-V-1990, A. Cadena y E. Barrera *leg.* [CNIN]; 1 ♂ San Juan Tepeuxila: Tlacolula (-96.79 O, 17.7 N), VII-1976, Carl Cook *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Santiago Comaltepec: La Esperanza. Bosque mesófilo de

montaña (-96.368 O, 17.628 N), 20-VIII-1984, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 20-VIII-1985, A. Ibarra *leg.* [CNIN]; 3 ♂ mismos datos excepto: nd, R. Mendoza *leg.* [CNIN]; 5 ♂ mismos datos excepto: Km. 85 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.38310498 O, 17.60169909 N), 10-V-2016, H. Ortega-Salas y C. Raieli *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: Km. 86 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.385592 O, 17.596114 N), 12-VI-1992, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 1 ♂ **Chiapas**: Ángel Albino Corzo: Reserva de la Biósfera El Triunfo. Polígono I, El Triunfo. (-92.808 O, 15.656 N), 14-V-2005, R. Novelo-Gutiérrez *leg.* [INECOL]; 13 ♂, 20 ♀ Ángel Albino Corzo: Reserva de la Biósfera El Triunfo. Polígono I, El Triunfo. (-92.808 O, 15.656 N), 9-VII-1993, E. González-Soriano *leg.* [CNIN];

Descripción del holotipo

Cabeza: negra con postclípeo y antefrente azul claro; labio verde oscuro lustroso; manchas claras anterolaterales a los ocelos laterales; barra occipital ausente.

Protórax: negro con manchas claras en borde anterior y sutura notopleural; Lóbulo posterior del protórax, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales.; lóbulos laterales digitiformes, con constricciones a los 0.1 laterales y dirigidos posteroventralmente.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con una línea antehumeral intermitente: de 0.25 de largo en el extremo anterior y de 0.2 de largo en el espacio inmediato anterior a la fosa mediopleural; mesepimerón con línea lateral de 0.8 de largo; metepimerón con una línea pálida en el contorno que rodea la totalidad del área negra que tiene una forma

triangular; pruinosis sobre el mesepimerón, metepimerón, mesepisternón, y metepisternón a la altura de la fosa mediopleural. Alas con un tinte ligeramente ambarino; AA con dos celdas postcuadrangulares. Espacio entre CuA y borde posterior de AA usualmente con un sector extra. CuA en AA. usualmente no bifurcada. Esternón sin marcas negras.

Abdomen: negro con marcas claras laterales en S1; una línea pálida lateroventral en S2; pruinosis en la base de S3 y dorso de S1-S2.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista dorsal, no más ancha que la base del cerco. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en una curva suave en forma de "U"; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda en el margen mesial.

AA: 43.3 mm; AP: 42.3 mm; abdomen: 50 mm

Paratipo hembra: Cabeza similar al macho, excepto: áreas claras color crema.

Protórax: similar al macho, excepto: lóbulos laterales del lóbulo posterior angostos, más largos que anchos; interesternito con un hombro, márgenes dorsal y ventral rectos y paralelos.

VxPn: AA: 42/43; AP: 38/36

Pterotórax: similar al macho pero con áreas claras más extensas.

Abdomen: similar al macho excepto: dorso de S9 con marca clara ensanchándose apicalmente; ovopositor sobrepasando la punta de los cercos, su margen ventral serrado; cercos agudos más largos que S10.

Medidas: AA: 42.5mm; AP: 40.2 mm; abdomen: 46 mm

Variación en paratipos machos: Los individuos revisados son variables en la extensión de la línea lateral del pterotórax y la pruinescencia. Un individuo de la misma localidad del holotipo tiene esta línea reducida a un 0.33 anterior y un punto al 0.66 de la longitud del mesepimerón. En individuos jóvenes no nota la presencia de pruinescencia o está muy reducida. En algunos individuos hay menos de dos celdas postcuadrangulares en un ala pero la vena que baja del subnodo siempre termina más cerca de la segunda Vx distal al cuadrángulo.

Medidas: (n= 23) AA: 40-44.3 mm; AP: 39-42.5 mm; abdomen: 46-51 mm VxPn: AA: 35-48; AP: 29-41

Diagnosis: Esta especie es fácilmente diferenciable del resto por los siguientes caracteres: AA usualmente con dos celdas postcuadrangulares, en algunos casos con menos de dos en un ala, pero siempre más cerca de la segunda Vx distal al cuadrángulo; en vista dorsal, la cresta inferior de los cercos expandiéndose distal o a la misma altura que la cresta superior; los extremos laterales del lóbulo posterior del protórax con una proyección digitiforme dirigida posteroventralmente. La morfología de los paraproctos es puede asemejar a la de *P. sp. nov. 5*, pero la forma del lóbulo posterior del protórax separa estas dos especies fácilmente.

Distribución: Se conoce de la región de La Chinantla Alta en la Sierra Juárez de Oaxaca y de la reserva de la Biósfera El Triunfo en la Sierra Madre de Chiapas, México. Las localidades de recolecta se encuentran entre los 1500 y los 2000 msnm.

Biología: esta especie habita escurrideros en bosque mesófilo de montaña.

Paraphlebia sp. nov. 3

Figs. 16 (apc), 29 (lp), 43 (AA), 57 (al), 60 (trx), 79 (mp)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **HONDURAS: Cortés:** San Pedro Sula: Parque Nacional Cusuco (-88.2294 O, 15.4844 N), 29-VI-2012, Merlijn Jocque *leg.* [CNIN].

Paratipos (4 ♂; 1 ♀): 1 ♂ 1 ♀ **HONDURAS: Cortés:** San Pedro Sula: Parque Nacional Cusuco (-88.2294 O, 15.4844 N), 29-VI-2012, Merlijn Jocque *leg.* [CNIN]; 2 ♂ mismos datos excepto: Parque Nacional Cusuco, Río Guanales (-88.2294 O, 15.4844 N), 29-VI-2012, F.A. *leg.* [CNIN]; 1 ♂: **Atlántida:** Tela: Jardín Botánico de Lancetilla (-87.44 O, 15.73 N), V-1988, V. Hellebuyck *leg.* [CNIN].

Descripción del holotipo

Cabeza: negra excepto por anticlípeo café oscuro; labio verde oscuro lustroso; barra occipital clara; puntos pálidos laterales en el postclípeo; puntos laterales en antefrente en el espacio entre el ojo y la base de las antenas; puntos pálidos antero laterales a los ocelos laterales.

Protórax: negro excepto por márgenes laterales pálidos de los lóbulos medio y posterior. Lóbulo posterior del protórax, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos, formando lóbulos laterales.

Pterotórax: negro, excepto por: un punto pálido en la fosa mediopleural; mesepimerón con línea lateral pálida de 0.2 de longitud a la altura del 2do espiráculo; metepimerón con una línea pálida en la mayor parte del contorno, esta línea es muy fina en la parte anterior y se interrumpe en la parte posterior (*i.e.* el área negra toca la carina antealar); esternón completamente negro; alas con una banda negra apical de 0.25 de la longitud de las alas; AA con 0.8/1 celdas postcuadrangulares; espacio entre CuA y borde posterior de AA con un sector extra; CuA en AA bifurcada.

VxPn: AA: 44/39; AP: 37/36

Abdomen: negro excepto por línea lateroventral en S2; puntos pequeños y difusos laterobasales en S3-S7; pruinescencia dorsal en S9-S10.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos poco desarrollada, su anchura es menor al doble del ancho de la base del lóbulo distal. Margen mesial de la cresta superior de los cercos convexo al 0.6 de su longitud, en vista dorsal su sección más ancha es anterior al 0.5 de su longitud. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo obtuso, normalmente formando una línea recta o semi recta; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios con el borde redondeado, algunas veces con un surco transversal o angulados en la parte superior.

Medidas: AA: 38.2 mm; AP: 37 mm; abdomen: 43 mm

Variación: La variación encontrada está en la extensión de la coloración negra en el pterotórax. Un macho de Lancetilla tiene el esternón mayormente pálido con marcas negras

restringidas al área junto a la carina ventral y una insinuación de línea pálida en la sutura mediopleural.

Medidas: (n= 4) AA: 35-38.2 mm; AP: 33.5-36.6 mm; abdomen: 40-43.6 mm VxPn: AA: 38-46; AP: 34-40

Diagnosis: La morfología de los cercos separa fácilmente esta especie del resto, la diferencias con *P. quinta* se discuten en esta última.

Distribución: Honduras: Atlántida y Cortes. Se conoce de dos localidades en el parque nacional Cusuco y el jardín botánico de Lancetilla.

Paraphlebia sp. nov. 4

Figs. 7 (apc), 30 (lp), 48 (AA), 79 (mp)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **HONDURAS: Cortés:** San Pedro Sula: Parque Nacional Cusuco (-88.2294 O, 15.4844 N), 29-VI-2012, Merlijn Jocque *leg.* [CNIN]

Paratipos (2 ♂): 1 ♂ **HONDURAS: Cortés:** San Pedro Sula: Parque Nacional Cusuco (3) (-88.2294 O, 15.4844 N), 29-VI-2012, Merlijn Jocque *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 23-VI-2012, [CNIN]

Descripción del holotipo

Cabeza: negra excepto por postclípeo pálido con una línea oscura media vertical; labio verde oscuro lustroso; antefrente pálido con una marca circular media de 0.30 de su ancho que no alcanza el borde posterior.

Protórax: mayormente negro excepto por: lóbulo anterior, bordes laterales del lóbulo medio, extremos laterales del lóbulo posterior del protórax y borde posterior pálidos; en vista lateral, el lóbulo posterior del protórax dirigido posteriormente; en vista dorsal, el lóbulo posterior del protórax semicircular. Lóbulo posterior, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales; lóbulos laterales muy grandes (extendiéndose lateralmente más que el ancho del lóbulo medio).

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con línea antehumeral pálida en el 0.75 anterior; mesepimerón con línea humeral en el 0.4 posterior de la longitud; metepisternón con línea media completa comenzando con 0.6 del grueso y reduciéndose al 0.1 después del 2° espiráculo, esta línea continua por el borde posterior del metepisternón hasta la sutura metapleural de forma que parece continua con el área pálida del metepimerón; metepimerón con una línea pálida en el contorno que rodea la totalidad del área negra y que usualmente tiene una forma triangular; esternón pálido; alas de un tinte ligeramente ambarino; AA con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA sin sectores extra; CuA en AA no bifurcada.

VxPn: AA: 35/42; AP: 33/41

Abdomen: de café oscuro a negro con manchas claras latero basales en S1, S3-S7; línea latero ventral en S2; pruinescencia dorsal en S9-S10.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista dorsal, no más grande que la base del cerco. Margen mesial de la cresta superior de los cercos

semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en una curva suave en forma de "U"; terminando en una punta esclerotizada igual o más ancha que larga. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda en el margen mesial.

Medidas: AA: 35.4 mm; AP: 34 mm; abdomen: 42.6 mm

Variación: No se encontró variación evidente en la serie de ejemplares revisada.

Medidas: (n= 2) AA: 38-39 mm; AP: 37-38 mm; abdomen: 42-46 mm VxPn: AA: 35-44; AP: 33-41

Diagnosis: Las diferencias en la morfología de los cercos es discutida en *P. sp. nov.* 1, adicionalmente, la morfología del lóbulo posterior del protórax separa esta especie del resto (lóbulos laterales expandidos más que el lóbulo medio del protórax).

Distribución: Honduras: Cortés. Solo se conoce de la localidad tipo en el Parque Nacional Cusuco.

Paraphlebia sp. nov. 5

Figs. 14 (apc), 17, 35 (lp), 44 (AA), 62 (trx), 71 (apc), 77 (mp), Lámina 1 (*habitus*), Lámina 2 (*hábitat*)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **MÉXICO: Chiapas:** Jitotol: Rt. 195, km. 67, 2.9 mi. S of Jitotol (-92.84 O, 17.02 N), 11-VIII-1967, Flint, Oliver S., Jr. & Ortiz B., M. A. *leg.*
[CNIN]

Paratipos (2 ♂): 1 ♂ **MÉXICO: Chiapas:** Jitotol: Km 177.5 carretera federal Mex-195, 8 km al N de Jitotol (-92.86200846 O, 17.11530411 N), 1-VIII-2016, H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: [USNM]

Descripción del holotipo

Cabeza: negra con postclípeo y antefrente azul claro; labio verde oscuro lustroso; manchas claras anterolaterales a los ocelos laterales; barra occipital clara.

Protórax: negro con maracas claras en márgenes laterales del lóbulo anterior y medio; lóbulo medio y lóbulo anterior con línea pálida media. Lóbulo posterior del protórax, en vista lateral erecto, claramente dirigido dorsalmente; margen dorsal del lóbulo posterior con dos proyecciones corniformes laterodorsales; proyecciones laterodorsales dirigidas dorsalmente, estas son más altas que la parte medial del lóbulo posterior; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con una línea pálida antehumeral en el 0.7 anterior; mesepimerón con línea humeral en el 0.25 posterior de la longitud; metepisternón con línea lateral que se angosta posteriormente comenzando con 0.8 del grueso del metepisternón, después al 0.6 de la longitud se adelgaza al 0.5 del grueso del metepisternón y finalmente, al 0.1 posterior se vuelve a adelgazar a un 0.25 del ancho del metepisternón; metepimerón con un punto negro en la esquina antero dorsal y una línea longitudinal curva comenzando a la altura de la sutura con el metinfrapisternón y que termina al 0.9 posterior de la longitud, difuminándose hacia la unión de la carina metapleural y la carina antealar, el área pálida cubriendo el 0.9 del borde anterior y reduciéndose progresivamente a un 0.2 al 0.3 posterior de la longitud; metepisternón con una banda negra

longitudinal curva que termina en la unión de la carina metapleuraleal y la carina antealar y que comienza a la altura de la sutura con el metinfrapisternón; esternón pálido; alas sin banda negra apical y con un tinte ligeramente ambarino; AA con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA sin un sector extra. CuA en no AA bifurcada.

VxPn: AA: 34/34; AP: 31/31

Abdomen: negro con una línea dorsolateral en la base de S1 que no alcanza la carina ventral; S2 con una línea latero ventral; S3-S7 con manchas claras latero basales que se extienden difusamente el doble de su longitud sobre la carina ventral.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos poco desarrollada, su anchura es menor al doble del ancho de la base del lóbulo distal. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo de aproximadamente 90°; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho; sin una muesca de igual profundidad y ancho adyacente al ángulo que forma con el lóbulo distal. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos claramente bifurcados en el ápice, con ramas superior e inferior bien definidas

Medidas: AA: 37 mm; AP: 35 mm; abdomen: 38 mm

Variación: en uno de los individuos, la vena CuA se encuentra bifurcada en ambas AA y existe un sector extra entre CuA y el borde posterior del ala.

Medidas: (n= 2) AA: 36-37 mm; AP: 35-36 mm; abdomen: 41-42 mm VxPn: AA: 30-35; AP: 26-29

Diagnosis: *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 6* presentan una morfología similar del lóbulo posterior del protórax; erecto y con dos proyecciones laterodorsales, estas proyecciones están dirigidas dorsalmente y son más altas que el punto medio dorsal del borde del lóbulo posterior del protórax en *P. sp. nov. 5* (Figura 35), mientras que se encuentran recurvadas lateralmente y son más bajas que el punto medio dorsal del borde posterior en *P. sp. nov. 6* (Figura 36). Adicionalmente *P. sp. nov. 5* tiene paraproctos desarrollados con ramas superior e inferior bien definidas que la diferencian de las demás especies.

Distribución: México: Chiapas. Solo es conocido de dos localidades en el municipio de Jitotol.

Biología: Esta especie fue colectada en arroyos dentro de bosque de pino-encino.

Paraphlebia sp. nov. 6

Figs. 15 (apc), 18, 36 (lp), 69 (apc), 77 (mp), Lámina 2 (*habitus*, hábitat)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **MÉXICO: Chiapas:** Palenque: Salto de Agua: Cascada Misol-Ha (-91.998 O, 17.391 N), 26-VII-1990, E. González-Soriano y V. García *leg.* [CNIN].

Paratipos (20 ♂; 3 ♀): 1 ♀ **MÉXICO: Chiapas:** Palenque: Stream crossing highway about 1/3 mile below parking lot at Palenque ruins (-92.048548 O, 17.487226 N), nd, G.H. & A.F. Beatty *leg.* [FEM]; 2 ♂ Salto de Agua: Cascada Misol-Ha (-91.998 O, 17.391 N), 30-VIII-2015, H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez *leg.* [CNIN]; 1 ♂ mismos datos excepto: 17-18-V-1981, Flint, C. M.; Flint, Oliver S., Jr. *leg.* [CNIN]; 3 ♂ mismos

datos excepto: [USNM]; 6 ♂, 2 ♀ mismos datos excepto: 26-VII-1990, E. González-Soriano y V. García *leg.* [CNIN]; 1 ♂: **Oaxaca**: Santiago Comaltepec: Km. 56.9 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca (-96.32612536 O, 17.72586919 N), 25-V-1981, H. Velasco *leg.* [CNIN]; 3 ♂: **Veracruz**: San Andrés Tuxtla: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas [PROBABLEMENTE MAL ETIQUETADA; Probablemente Cascada Misol-Ha], 4-15-V-1981, Flint, C. M.; Flint, Oliver S., Jr. *leg.* [USNM].

Descripción del holotipo

Cabeza: negra con postclípeo y antefrente azul claro; labio verde oscuro lustroso; manchas claras anterolaterales a los ocelos laterales; barra occipital con marcas claras restringidas a los extremos.

Protórax: café claro con marcas difusas negras en el dorso del lóbulo medio; en vista lateral, el lóbulo posterior del protórax erecto, claramente dirigido dorsalmente; en vista dorsal, el lóbulo posterior del protórax con dos proyecciones digitiformes laterodorsales con las puntas curvadas lateralmente.

Pterotórax: negro excepto por: mesepimerón con una línea antehumeral pálida gruesa en el 0.66 anterior de su longitud, esta línea se adelgaza posteriormente; mesepimerón con línea humeral en el 0.33 posterior de la longitud; metepisternón con línea lateral completa ; la línea lateral comienza con un grueso de 0.6 del ancho del metepisternón, curvándose ventralmente en la mitad posterior; metepimerón con una línea longitudinal curva que termina en la unión de la carina metapleural y la carina antealar y que comienza a la altura de la sutura con el metinfrapisternón, el área pálida a la altura de la sutura metapleural subigual al de la línea negra; esternón pálido con marcas negras laterales; alas ámbar, sin

bandas negras; AA usualmente con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA con un sector extra; CuA en AA bifurcada.

VxPn: AA: 33/36; AP: 29/29

Abdomen: negro con marcas claras laterales en S1; S2 con líneas latero ventrales; S3-S7 con anillos basales; S9-S10 con pruinosis en el dorso.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos poco desarrollada, su anchura es menor al doble del ancho de la base del lóbulo distal. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en una curva suave en forma de "U"; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal profundo, más largo que ancho. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios con el margen dorsal recto y transversal al margen caudal de S10 este margen termina en una punta obtusa seguida por el margen posterior que tiene una forma curva.

Medidas: AA: 34 mm; AP: 33 mm; abdomen: 40 mm.

Variación: No se encontró variación significativa en la serie de individuos revisada. Medidas: (n= 16) AA: 29-35 mm; AP: 28.5-33.6 mm; abdomen: 36-43 mm VxPn: AA: 32-38; AP: 27-33

Diagnosis: Discusión en *P. sp. nov.* 5.

Comentarios: Tres machos recolectados por Flint, C. M. y Flint, Oliver S., Jr. depositados en USNM tienen como localidad de recolecta: **Veracruz:** San Andrés Tuxtla: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Sin embargo, el Dr. Flint Jr. y yo (O.S. Flint Jr., comunicación personal, 6 de octubre de 2016) estamos de acuerdo en considerar que dichos

especímenes posiblemente se encuentran mal etiquetados ya que durante el mismo viaje de recolecta pasaron algunos días tanto en Los Tuxtlas como en Misol-Ha. Además, durante 59 años de recolectas sistemáticas y esporádicas en la región de Los Tuxtlas estos son los únicos ejemplares de esta especie que supuestamente se han colectado.

Distribución: México: Oaxaca y Chiapas. Esta especie se conoce de tres localidades: Sierra Juárez, cascada de Misol-Ha y el sitio arqueológico Palenque.

Biología: Habita escurrideros y cascadas dentro de selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña.

Paraphlebia sp. nov. 7

Figs. 10 (apc), 31 (lp), 63 (trx), 72 (apc), 78 (mp)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **GUATEMALA: Suchitepéquez:** Santa Bárbara: Finca Mocá Grande, reservoir for finca (-91.25 O, 14.533 N), 9-VII-1977, M.J. Westfall Jr. *leg.* [CNIN]

Paratipos (10 ♂): 4 ♂ **GUATEMALA: Suchitepéquez:** Santa Bárbara: Finca Mocá Grande, reservoir for finca (-91.25 O, 14.533 N), 9-VII-1977, M.J. Westfall Jr. *leg.* [CNIN]; 3 ♂ mismos datos excepto: Finca Mocá Grande, reservoir stream near Laguna (-91.25 O, 14.533 N), 12-VII-1977, M.J. Westfall Jr. *leg.* [CNIN]; 3 ♂ mismos datos excepto: Finca Mocá Grande, stream in coffee nursery (-91.25 O, 14.533 N), 7-VII-1977, M.J. Westfall Jr. *leg.* [CNIN].

Descripción del holotipo

Cabeza: negra con postclípeo y antefrente azul claro; labio verde oscuro lustroso; manchas claras anterolaterales a los ocelos laterales; barra occipital con marcas claras restringidas a los extremos.

Protórax: negro con marcas claras en el borde anterior del lóbulo anterior y puntos laterales en el dorso del lóbulo medio; en vista lateral, Lóbulo posterior del protórax, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales. Margen del lóbulo posterior semicircular con una curva ligeramente cóncava hacia los extremos laterales.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con una línea antehumeral discontinua, primero un punto al 0.1 de la longitud del mesepisternón, luego una línea de 0.2 de longitud localizada a la mitad; metepisternón con línea lateral completa con una anchura de 0.5 del grueso del metepisternón, esta se constriñe a la altura del 2º espiráculo y se vuelve a ensanchar al 0.66 posterior de la longitud; metepisternón pálido con dos puntos negros a la altura del segundo espiráculo y la fosa metapleural; esternón pálido; alas con un tinte ligeramente ambarino, sin bandas negras; AA usualmente con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA sin sectores extra. CuA en AA no bifurcada.

VxPn: AA: 35/31; AP: 26/29

Abdomen: negro con marcas ventro basales en S2-S3; S4-S6 con líneas laterales.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista dorsal, no más grande que la base del cerco. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior.

Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo de aproximadamente 90°; redondeado, nunca terminando en una punta aguda o un diente esclerotizado; dirigido distalmente, en vista dorso lateral, el lóbulo mesodorsal plano; sin una muesca de igual profundidad y ancho adyacente al ángulo que forma con el lóbulo distal. Base del lóbulo distal angosta, con una sección angosta, con una sección de <0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Lóbulo distal inusualmente largo, casi 0.3 del largo total del cerco. Paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda; paraproctos en vista lateral prominentes, su longitud es de 0.5 la longitud de S10 con un surco longitudinal que da la impresión de bifurcación, sin embargo, no existen verdaderas ramas superior e inferior diferenciadas.

Medidas: AA: 31 mm; AP: 30 mm; abdomen: 37.3 mm

Variación: No encontré variación significativa en la serie de ejemplares revisados.

Medidas: (n= 10) AA: 29.5-32 mm; AP: 28.6-31 mm; abdomen: 35-39 mm VxPn: AA: 28-37; AP: 23-32

Diagnosis: Especie fácilmente diferenciable por la base del lóbulo distal angosta y el lóbulo distal muy largo.

Distribución: Guatemala: Suchitepequez. Solo es conocida de la localidad tipo en las laderas sur del volcán de Atitlán.

Paraphlebia sp. nov. 8

Figs. 13 (apc), 19, 33 (lp), 65 (trx), 79 (mp)

Paraphlebia undescribed species. Abbott *et al.* 2002: 126-127 (distribución y notas sobre el hábitat).

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **NICARAGUA: Jinotega:** Wiwilí: Cerro Kilambé (-85.7425 O, 13.5916 N), 29-VII-2001, E. González-Soriano *leg.* [CNIN].

Paratipos (6 ♂): 1 ♂ **NICARAGUA: Jinotega:** Wiwilí: Cerro Kilambé, below double falls upstream of trailcrossing, near camp site (-85.71 O, 13.5866 N), 30-VII-2001, González-Soriano, R. Beckemeyer *leg.* [CNIN]; 5 ♂: **Matagalpa:** Stream 10 km S.E. of San Ramón (-85.7 O, 12.8 N), 18-20-VI-1974, T. Donnelly *leg.* [CNIN].

Descripción del holotipo

Cabeza: negra con borde anterior del postclípeo azul claro; extremos laterales de antefrente, entre la base de las antenas y los ojos; puntos pálidos antero laterales a los ocelos laterales; barra occipital clara.

Protórax: negro con líneas claras en el borde ventral del propleuron; lóbulos negros con marcas claras difusas en el dorso; Lóbulo posterior del protórax, en vista lateral erecto, claramente dirigido dorsalmente; margen dorsal del lóbulo posterior trifoliado, con constricciones a los 0.2 laterales de su longitud; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con una línea antehumeral de 0.75 de la longitud del mesepisternón, esta línea es discontinua en el 0,15 anterior; mesepimerón con línea humeral en el 0.4 posterior; metepisternón con línea media completa comenzando con 0.6 del grueso del metepisternón y reduciéndose al 0.1 después del 2do espiráculo, esta línea

continua por el borde posterior del metepisternón hasta la sutura metapleural de forma que parece continua con el área pálida del metepimerón; metinfrapisternón pálido con una marca negra dorsal que parece continua a la línea negra del metepisternón; metepimerón con una línea pálida en la mayor parte del contorno, esta línea está interrumpida en la parte posterior (*i.e.* el área negra toca la carina antealar) y una mancha digitiforme dirigida anteroventralmente bajo el 0.2 posterior de la sutura metapleural; esternón pálido; alas con un tinte ligeramente ambarino; AA con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA con un sector extra; CuA en AA no bifurcada.

VxPn: AA: 39/39; AP: 36/34

Abdomen: negro con una línea latero ventral en S2; S3-S8 con puntos latero basales; pruinescencia en el dorso de S9-S10.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos poco desarrollada, su anchura es menor al doble del ancho de la base del lóbulo distal. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en una curva suave en forma de "U"; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal poco profundo, igual o más largo que ancho. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda.

Medidas: AA: 35.3 mm; AP: 34 mm; abdomen: 41.5 mm

Variación: en la extensión de la superficie negra del protórax, aparentemente en los individuos viejos el dorso del protórax se oscurece.

Medidas: (n= 6) AA: 36-38 mm; AP: 33.3-38 mm; abdomen: 42.3-47.3 mm VxPn: AA: 37-42; AP: 28-36.

Diagnosis: La morfología de los cercos es similar a la de *P. zoe* y *P. sp. nov. 9* de las que se distingue por presentar el lóbulo posterior del protórax erecto. Esta característica se comparte con *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 6*, de las que se separa por forma del margen de este lóbulo.

Distribución: Nicaragua: Jinotega y Matagalpa.

Biología: Esta especie se ha colectado en arroyos pequeños dentro de bosque mesófilo de montaña en elevaciones desde los 750 hasta los 1250 msnm.

Paraphlebia sp. nov. 9

Figs. 6 (apc), 61 (trx), 78 (mp), Lámina 2 (*habitus*, hábitat)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **MÉXICO: Chiapas:** Cacahoatán: Ecurrideros alrededor de cascada, 1.5 km al N del Ejido Benito Juárez El Plan (-92.14217929 O, 15.09885971 N), 30-VII-2016, H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]. Paratipos (16 ♂, 3 ♀): 1 ♀ **GUATEMALA: Sololá:** Santa Catarina Ixtahuacán: Río Nahulate, 3.6 km S. of Santa Catarina, forest (200 m above river) (-91.366 O, 14.8 N), 29-VI-1962, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 1 ♀ mismos datos excepto: Río Nahulate, 3.6 km S. of Santa Catarina, tiny barranca (-91.366 O, 14.8 N), 29-VI-1962, T. Donnelly *leg.* [CNIN]; 2 ♂, 2 ♀ **MÉXICO: Chiapas:** Cacahoatán: Ecurrideros alrededor de cascada, 1.5 km al N del Ejido Benito Juárez El Plan (-92.14217929 O, 15.09885971 N), 30-VII-2016, H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía *leg.* [CNIN]; 1 ♂ Unión Juárez: Stream 0.4 mi. SW of Union Juárez (-92.086 O, 15.052 N), 30-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN]; 4 ♂

mismos datos excepto: Stream 0.4 mi. SW of Unión Juárez (-92.086 O, 15.052 N), 30-VII-1965, D. R. & M. L. Paulson *leg.* [CNIN].

Descripción del holotipo

Cabeza: negra con postclípeo y antefrente azul claro; labio verde oscuro lustroso; manchas claras anterolaterales a los ocelos laterales; barra occipital con marcas claras restringidas a los extremos.

Protórax: negro con mancha pálida laterales en lóbulo anterior y en sutura entre lóbulo medio y lóbulo posterior del protórax; Lóbulo posterior, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales; el margen del lóbulo posterior semicircular con una curva cóncava medial.

Pterotórax: negro excepto por: metepisternón con una línea lateral completa del 0.2 del grueso del metepisternón, engrosándose a 0.5 después de la mitad de la longitud y reduciéndose de nuevo en el borde posterior; metepimerón pálido, con marcas negras reducidas a dos puntos a la altura del segundo espiráculo y la fosa metapleural; esternón pálido; alas con un tinte ligeramente ambarino sin bandas negras; AA con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA con un sector extra. CuA en AA no bifurcada.

VxPn: AA: 38/36; AP: 30/31.

Abdomen: marcas laterales en S1; S2 con líneas lateroventrales; S3-S7 con manchas latero basales.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista

dorsal, no más grande que la base del cerco. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en una curva suave en forma de "U"; armado con un diente esclerotizado dirigido ventral o posteroventralmente; espacio entre el diente y la base del lóbulo distal profundo, más largo que ancho. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios y con una proyección aguda.

Medidas: AA: 37 mm; AP: 35.7 mm; abdomen: 43.5 mm.

Variación: En algunos especímenes, el diente distal se encuentra casi dorsal, esto puede ser efecto de deformación *post mortem*. En un individuo de Chiapas las marcas negras del metepimerón se extienden a una banda en el 0.75 anterior y en los individuos de Guatemala a una banda en el 0.8 posterior.

Medidas: (n= 17) AA: 30-37.5 mm; AP:29-36 mm; abdomen: 33-44.2 mm VxPn: AA: 32-42; AP: 28-34.

Diagnosis: Discusión en *P. zoe*.

Distribución: México: Chiapas; Guatemala: Solola.

Biología: Los individuos de Chiapas habitan escurrideros en bosque mesófilo de montaña.

Paraphlebia sp. nov. 10

Figs. 5, 73 (apc), 78 (mp)

Material examinado: Holotipo: 1 ♂ **GUATEMALA: Zacapa:** Río Hondo: Trib. Río Cañas, above Jones (-89.53 O, 15.13 N), 22-VIII-1976, T. Donnelly *leg.* [CNIN].

Descripción del holotipo

Cabeza: principalmente negra; postclípeo azul amarillento y una línea negra en el borde posterior; antefrente con manchas claras laterales entre la base de las antenas y los ojos; barra occipital completa.

Protórax: pálido con manchas dorsolaterales en lóbulo medio y manchas laterales en lóbulo posterior del protórax. Lóbulo posterior, en vista lateral dirigido posteriormente; márgenes laterales expandidos lateralmente, formando lóbulos laterales; margen del lóbulo posterior del protórax semicircular.

Pterotórax: negro excepto por: mesepisternón con punto pálido en la cresta antealar justo sobre la sutura mediopleural y línea antehumeral hasta el 0.75 posterior; mesepimerón con línea humeral en el 0.4 posterior y línea sobre sutura metapleural que forma un continuo con el área pálida del metepimerón; metepimerón con línea lateral completa comenzando con un grueso de 0.4 del metepisternón y adelgazándose al 0.25 posteriormente; metepimerón con una línea pálida de 0.33 de ancho en el contorno que rodea la totalidad del área negra, el área negra es una línea curva de 0.33 del grueso del metepimerón; esternón pálido; alas con un tinte ligeramente ambarino; AA con una celda postcuadrangular; espacio entre CuA y borde posterior de AA sin sectores extra. CuA en AA no bifurcada.

VxPn: AA: 34/30; AP: 28/27.

Abdomen: negro con S1 café oscuro; s2 con una línea pálida lateroventral; S3-S6 con anillos basales; S7 con manchas latero basales que no se tocan dorsalmente; pruinescencia en el dorso de S9-S10.

Apéndices abdominales: Cresta superior de los cercos bien desarrollada, su anchura es de al menos el doble del ancho de la base del lóbulo distal; de tamaño regular, en vista dorsal, no más grande que la base del cerco. Margen mesial de la cresta superior de los cercos semirrecto, en vista dorsal su sección más ancha se encuentra después del 0.5 posterior. Margen distal de la cresta superior de los cercos uniéndose con el lóbulo distal en un ángulo agudo en forma de "V"; redondeado; con un plegamiento, dirigido ventralmente. Base del lóbulo distal regular, con una sección de >0.5 del máximo grosor del lóbulo distal. Paraproctos rudimentarios con el borde redondeado; el punto más distal de encuentra en el 0.4 inferior de su altura.

Medidas: AA: 34.1 mm; AP: 33.3 mm; abdomen: 41.5 mm.

Diagnosis: La morfología de los cercos es discutida en *P. sp. nov.* 1. Adicionalmente la forma de los paraproctos (con el punto más distal de encuentra en el 0.4 inferior de su altura) separa esta especie del resto.

Distribución: Guatemala: Zacapa. Solo se conoce de la localidad tipo.

Filogenia molecular

La matriz concatenada incluyó 45 secuencias con una longitud de 3084 pb alineadas de las cuales 273 fueron sitios informativos y 2681 sitios constantes.

La topología y las probabilidades posteriores de los nodos que se obtuvieron en el análisis de inferencia bayesiana de los genes concatenados (12S+16S+28S+CO1) se muestra en la figura 2. El análisis de ML encontró un árbol con una verosimilitud logarítmica (Log-likelihood) de -7926.724, la topología del árbol se ilustra en el apéndice 2. El análisis de MP de los genes concatenados (12S+16S+28S+CO1) encontró 29 árboles más parsimoniosos con una longitud de 714 pasos, un índice de consistencia de 0.69 y un índice de retención de 0.91. La topología del árbol de consenso estricto se muestra en el apéndice 3.

Los tres análisis encontraron una topología de árbol similar, donde el género *Paraphlebia* fue recuperado como un grupo monofilético compuesto por dos clados soportados con valores de Bootstrap y probabilidad posterior de 100. El primer clado (grupo *Quinta*) está compuesto por *P. quinta*, *P. sp. nov. 3*, *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 6*. Las relaciones entre las cuatro especies de este clado son iguales en MP e IB (Figura 2), mientras que en el árbol de ML las relaciones entre *P. quinta*, *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 6* varían respecto a las otras dos. El segundo clado (grupo *Zoe*) está compuesto por *P. zoe*, *P. hialina*, *P. duodecima*, *P. sp. nov. 2*, *P. sp. nov. 4* y *P. sp. nov. 9* (Figura 2). Las relaciones entre las seis especies de este clado son iguales en los tres análisis (Figura 2 y apéndice 2). Todas las especies (con

excepción de *P. sp. nov. 5* n=1 y *P. quinta* en el análisis de ML) fueron recuperadas como monofiléticas con valores de Bootstrap y probabilidad posterior igual o mayor a 97.

Dentro del grupo *Quinta*, *P. sp. nov. 3* fue encontrada consistentemente con soportes de 100 como taxón hermano de *P. sp. nov. 6*, *P. sp. nov. 5* y *P. quinta*. Las relaciones entre las últimas no son claras, pues estas no son constantes y sus soportes son bajos (<74).

En el grupo *Zoe* se encontró consistentemente un clado formado por *P. sp. nov. 9*, *P. sp. nov. 4* y *P. duodecima* (aunque las relaciones entre estas tres especies difieren entre el análisis de MP y los de MV e IB), como grupo hermano de un clado formado por *P. hyalina* y *P. sp. nov. 2* y finalmente a *P. zoe* como taxón hermano del resto (Figura 2 y apéndice 2).

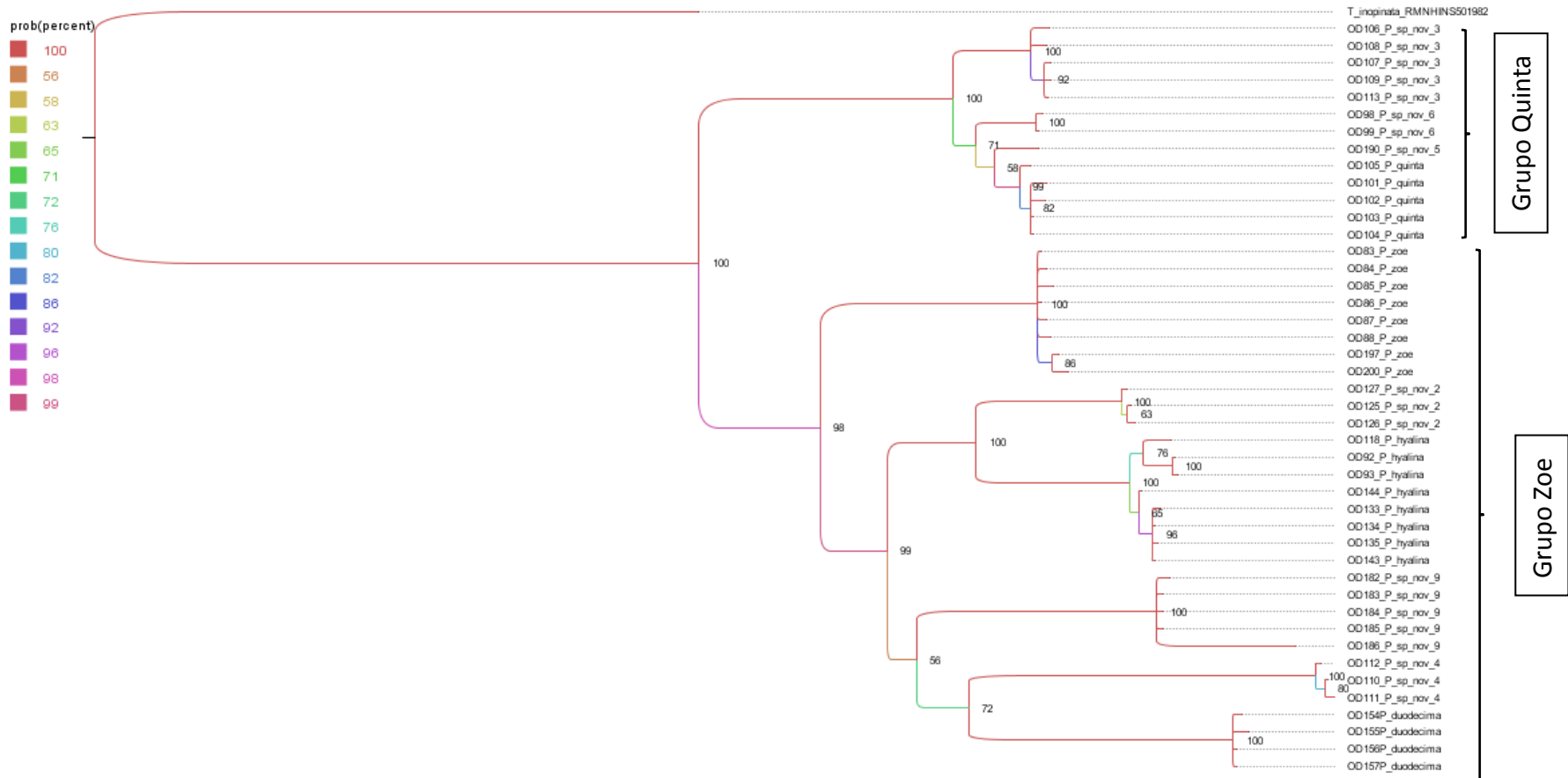
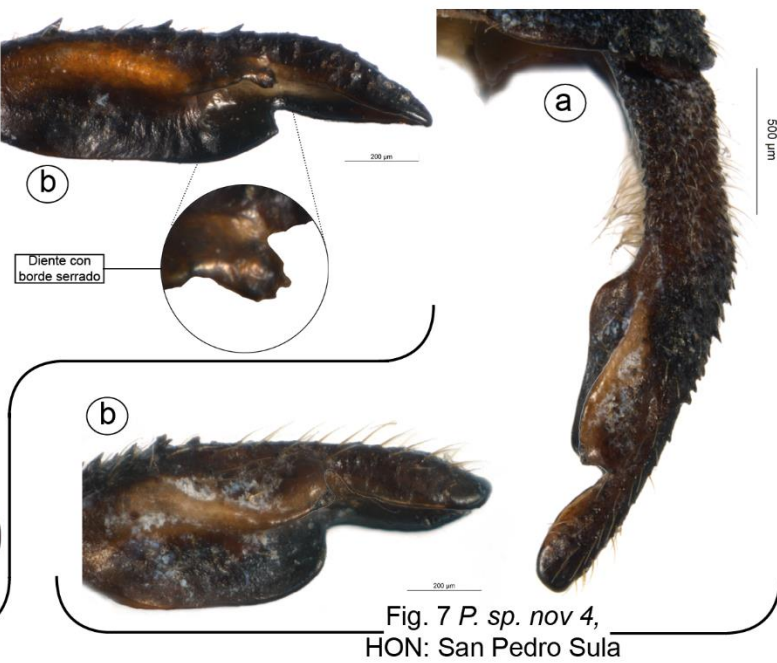
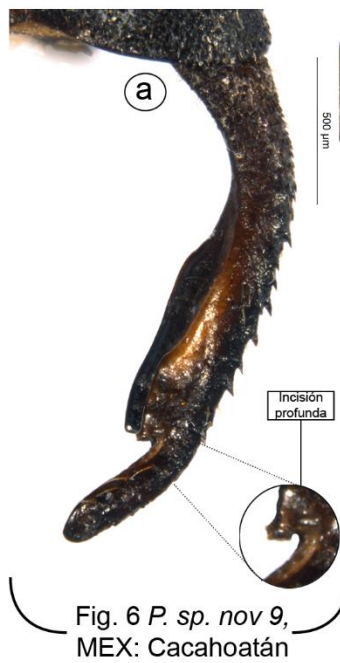
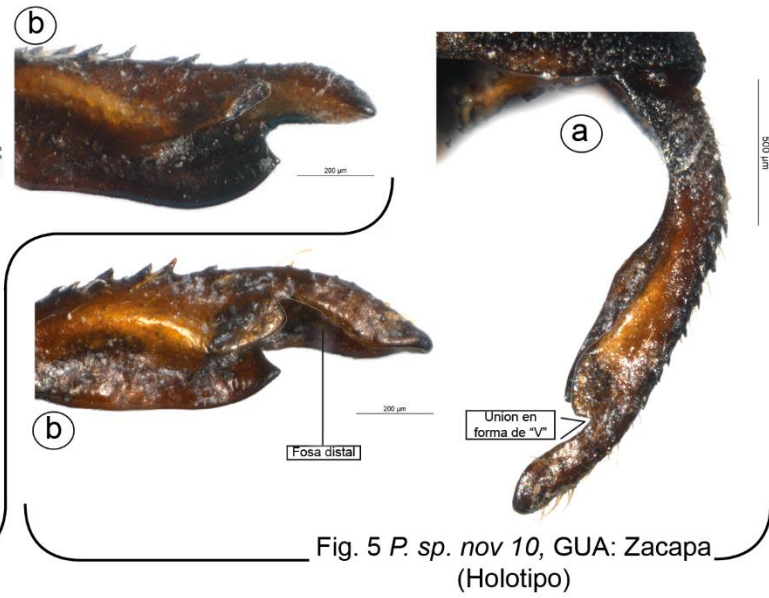
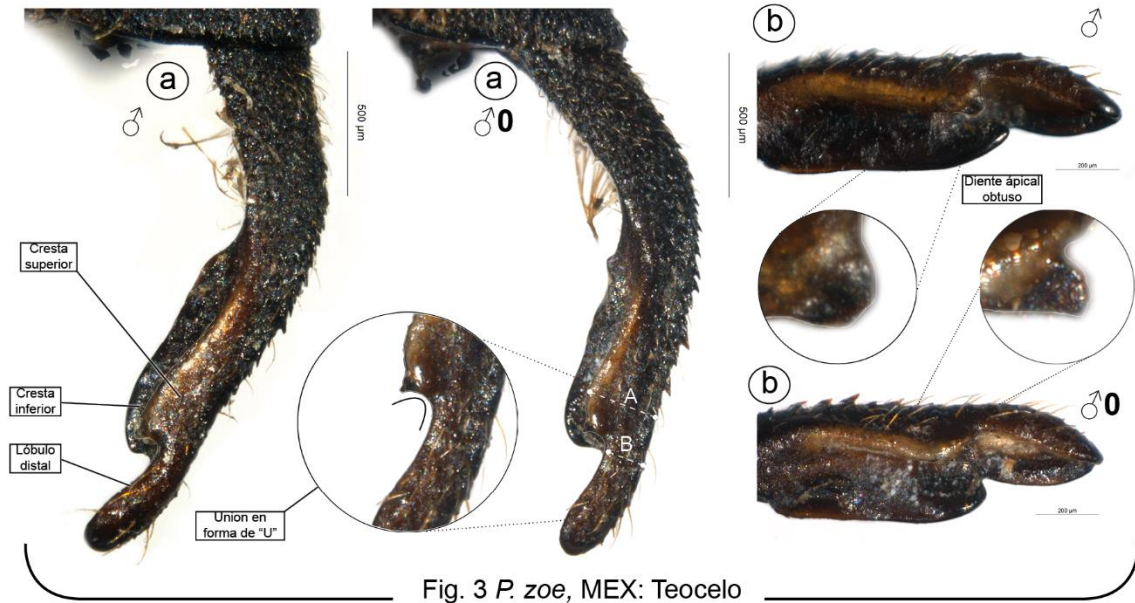
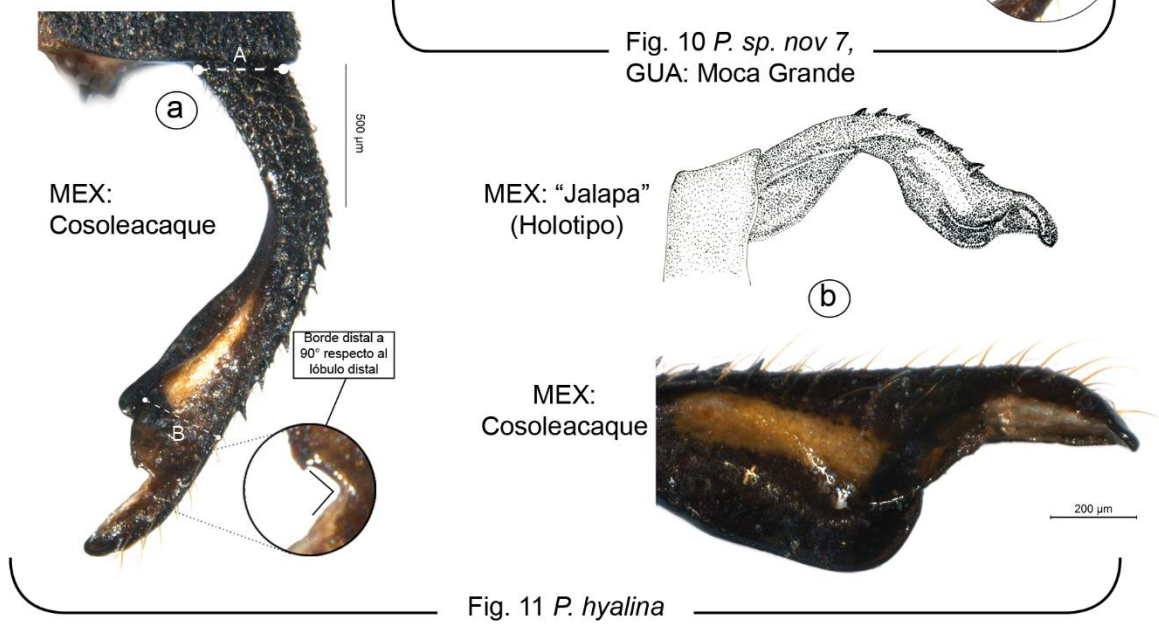
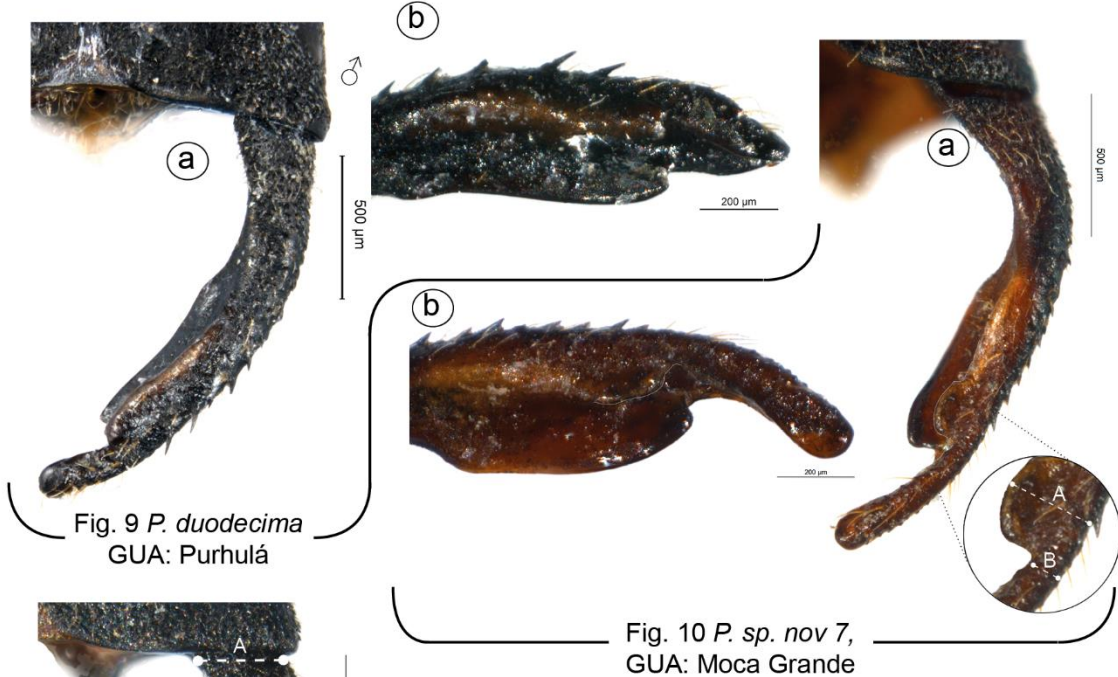
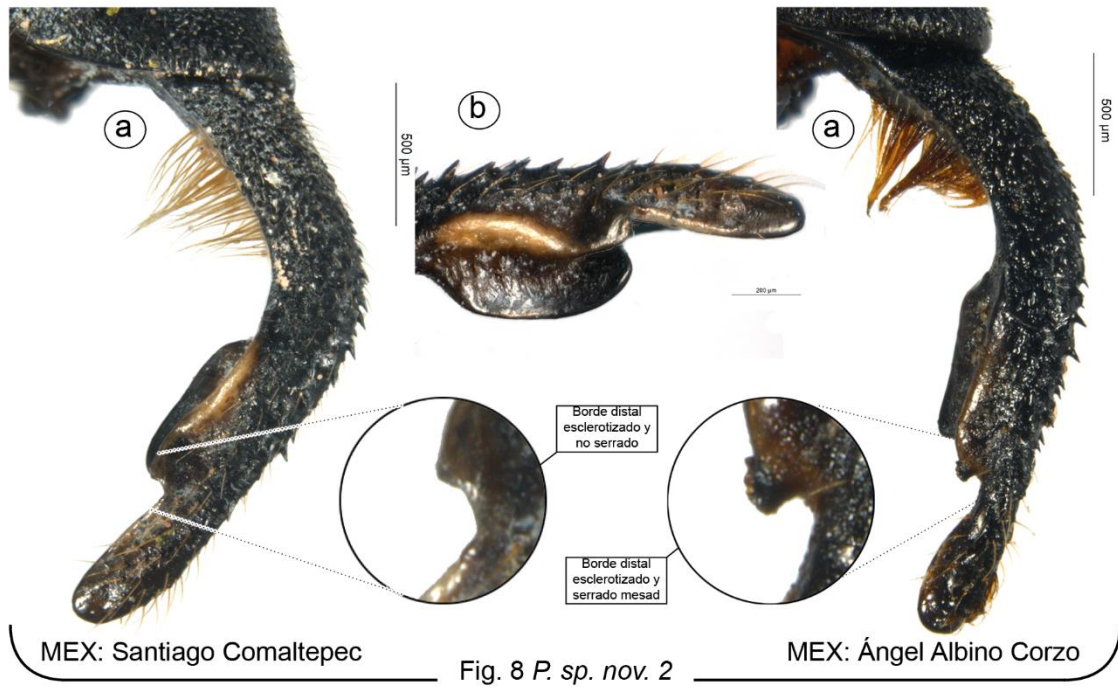


Figura 2. Hipótesis filogenética del género *Paraphlebia* resultado de un análisis de Inferencia Bayesiana de los genes 12S+16S+28S+CO1. Se muestran las probabilidades posteriores (porcentaje).



Figuras 3-7. *Paraphebia spp.*, cerco derecho del macho: **a** dorsal; **b** mediodorsal



Figuras 8-11. *Paraphlebia spp.*, cerco derecho del macho: **a** dorsal; **b** mediodorsal

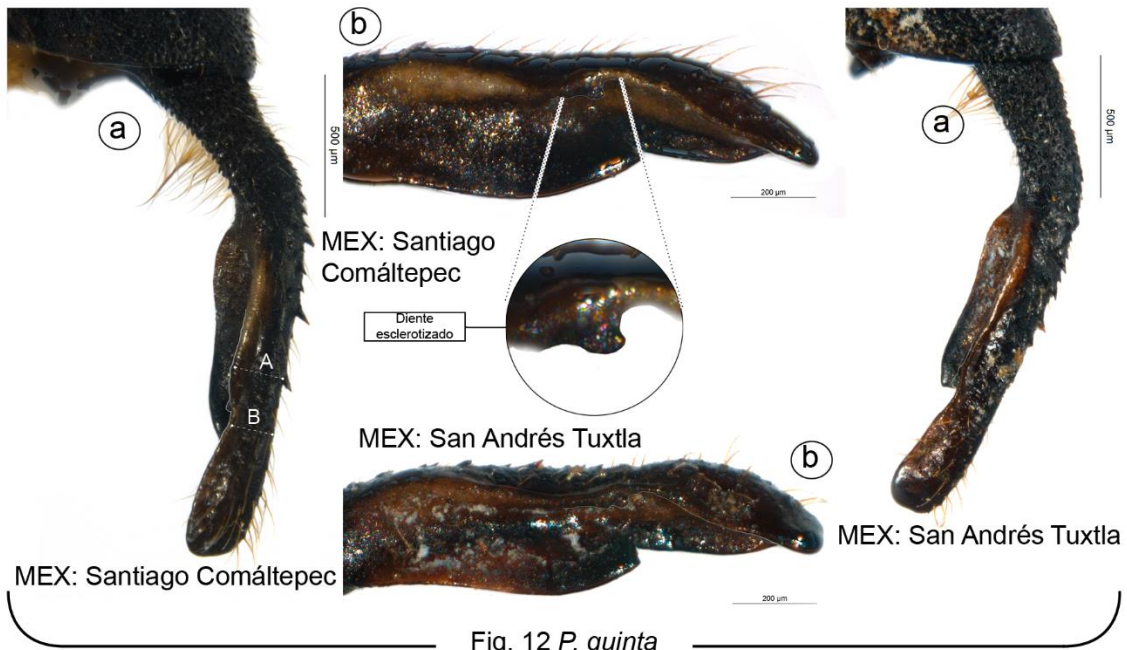
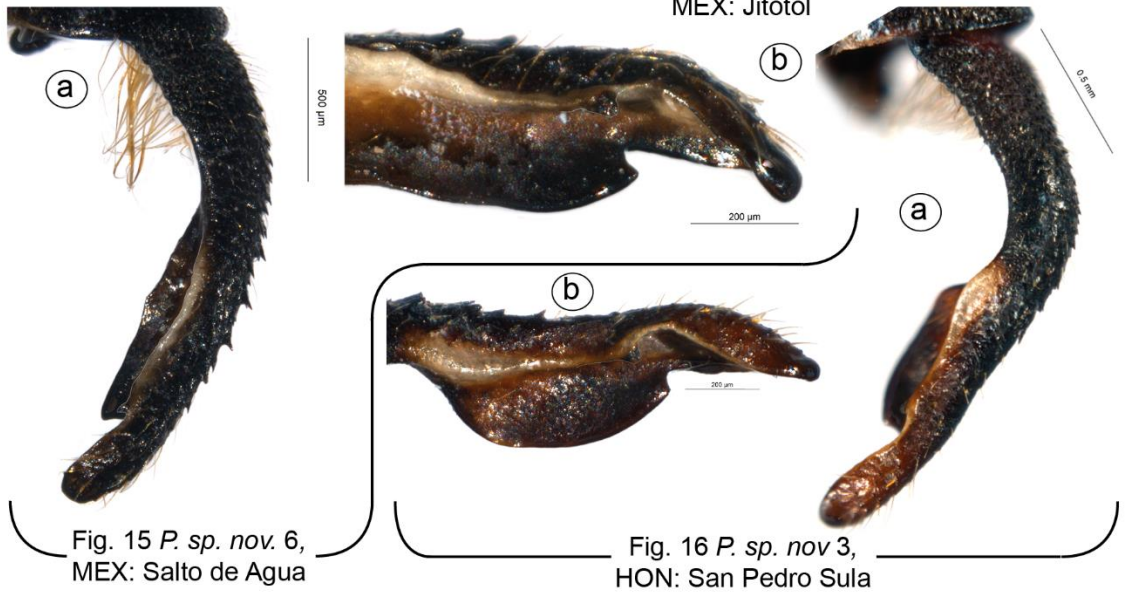
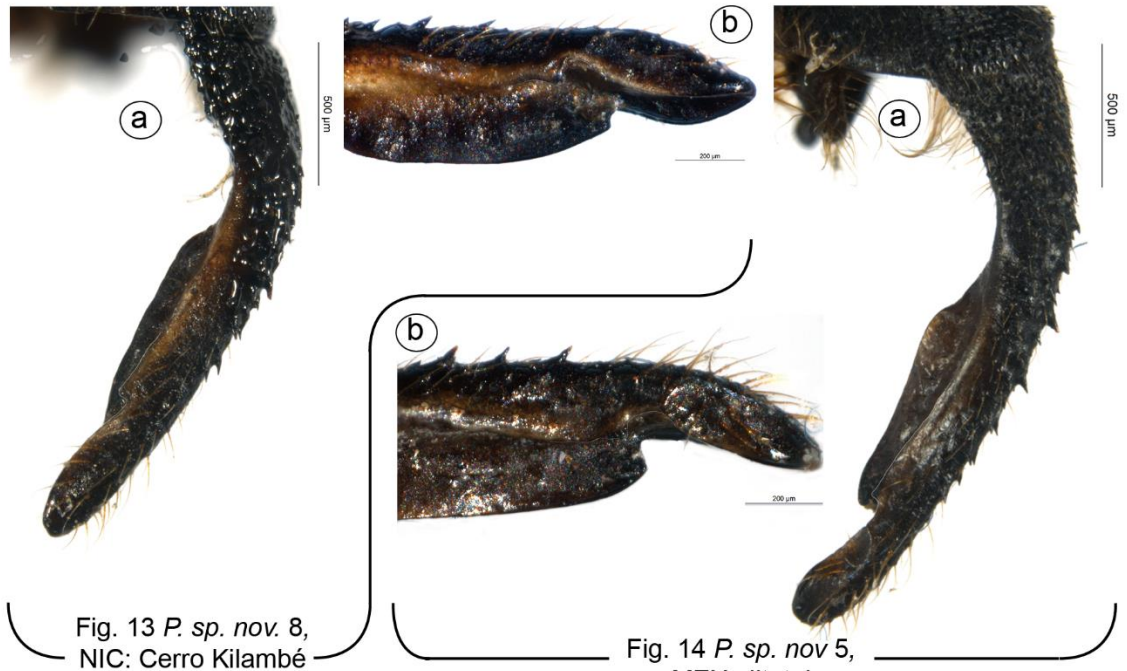


Fig. 12 *P. quinta*



♂



Fig. 17 *P. sp. nov. 5*,
MEX: Jitotol

♂



Fig. 18 *P. sp. nov. 6*,
MEX: Salto de Agua

♂



Fig. 19 *P. sp. nov. 8*,
NIC: Cerro Kilambé

♂



Fig. 20 *P. sp. nov. 2*,
MEX: Ángel Albino
Corzo

♂



Fig. 21 *P. sp. nov. 1*,
MEX: Arriaga
(Holotipo)

♂



Fig. 22 *P. quinta*,
GUA: Cahabón

♂

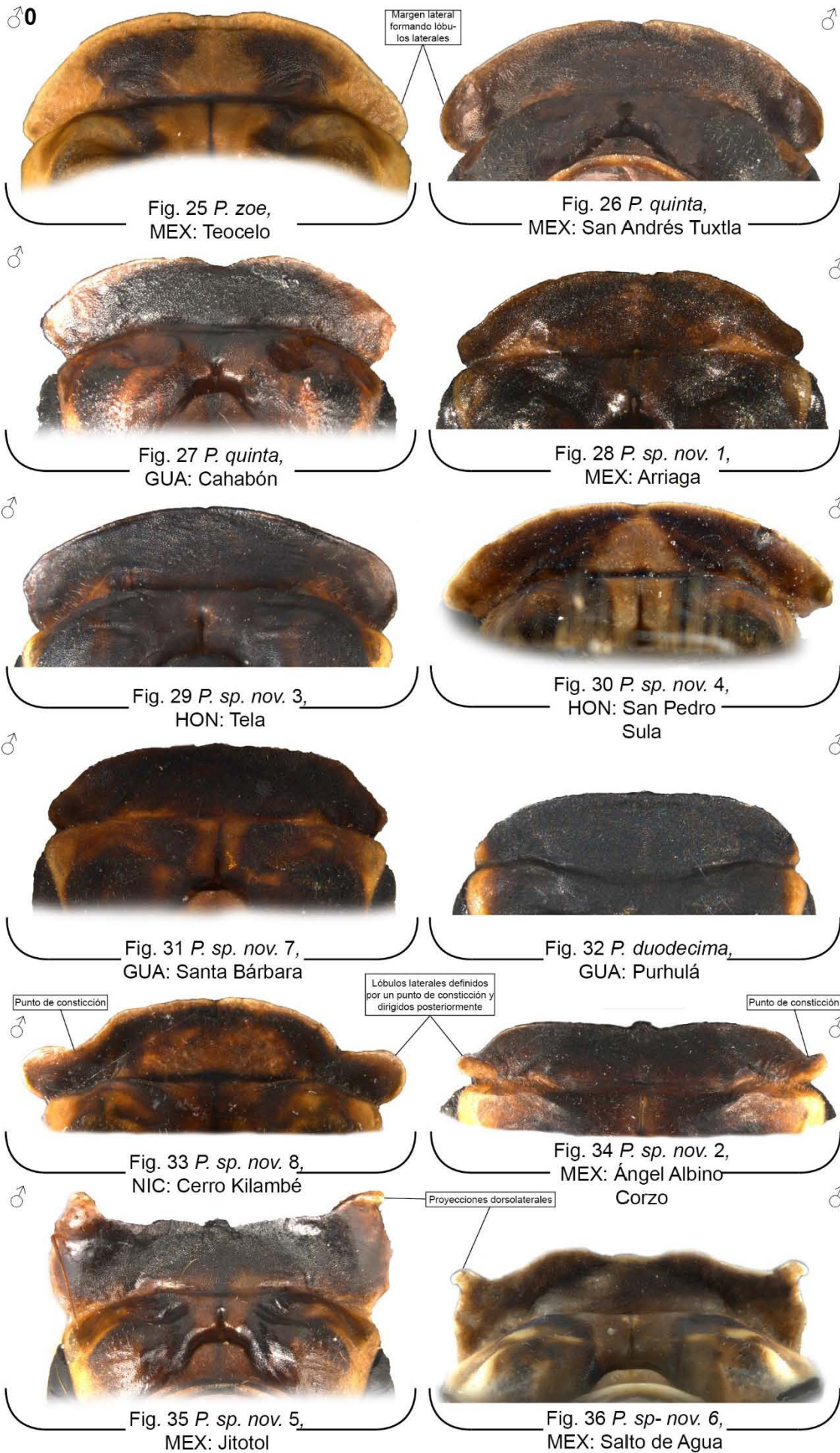


Fig. 23 *P. zoe*,
MEX: Teocelo

♂



Fig. 24 *P. duodecima*,
GUA: Purhulá
(Holotipo)



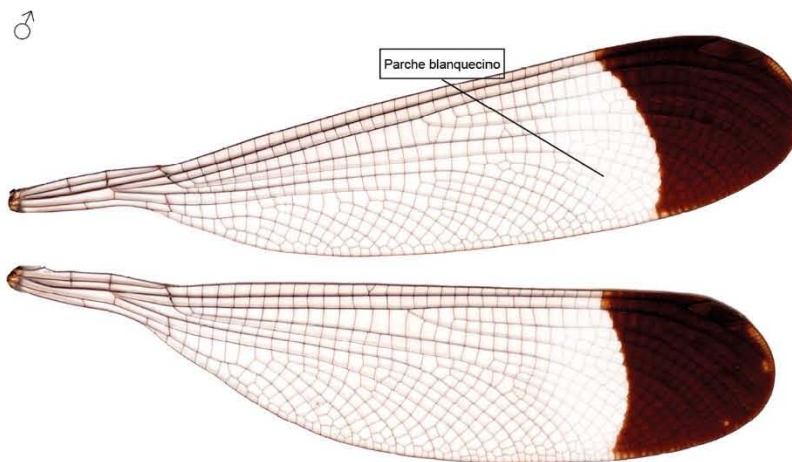
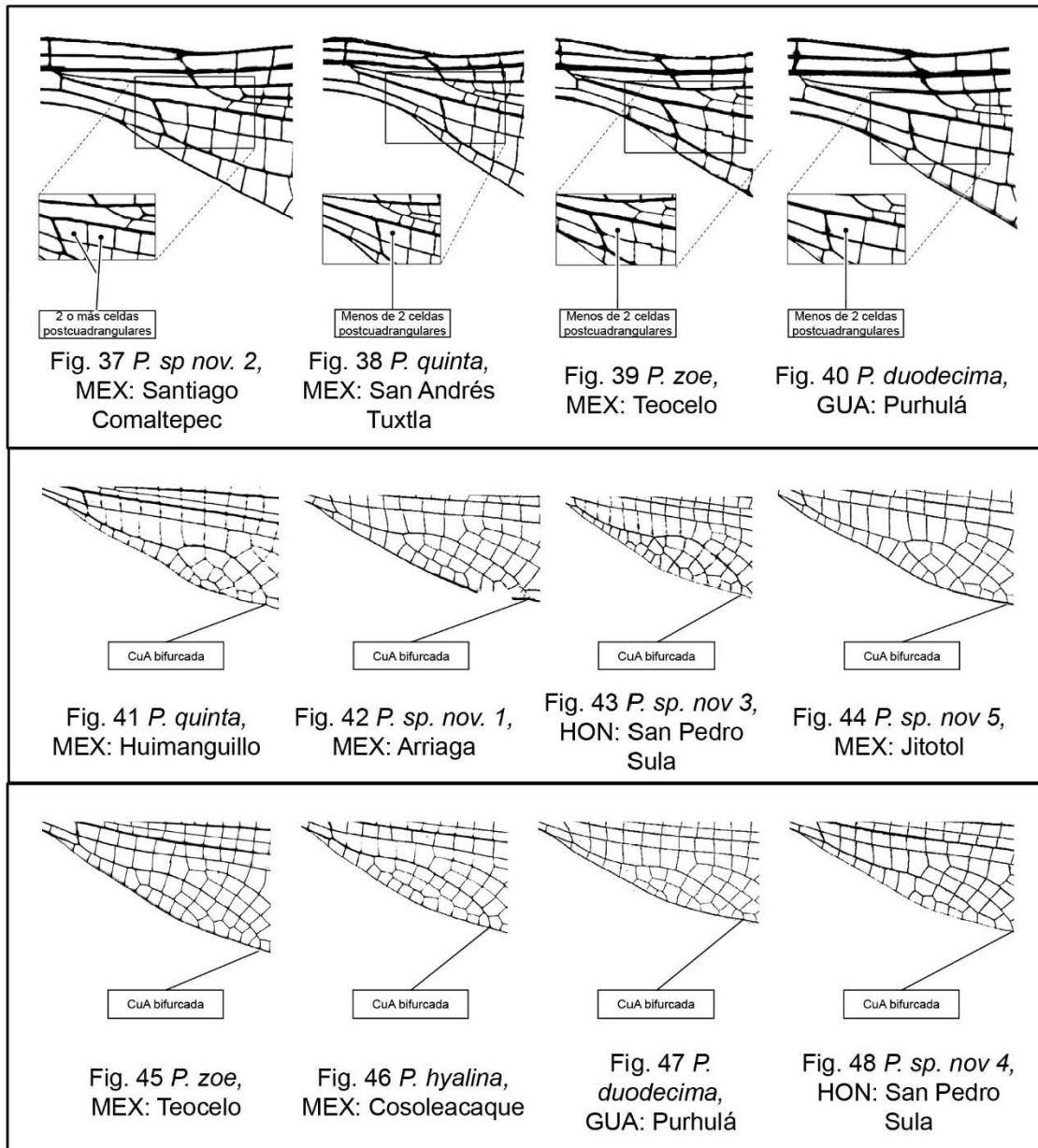


Fig. 49. *P. zoe*, MEX: Teocelo

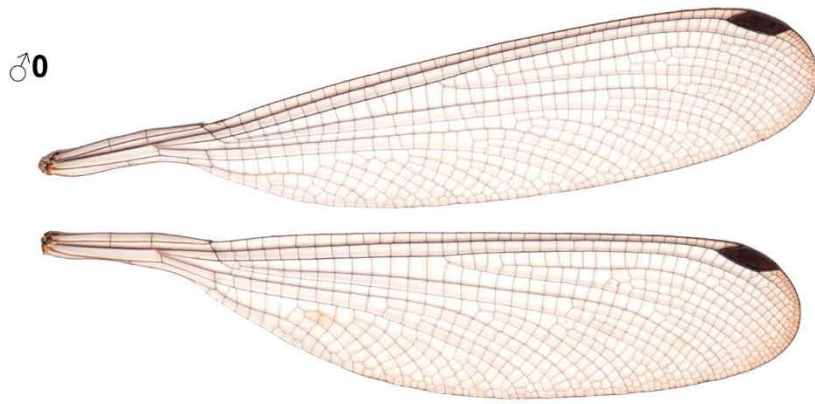


Fig. 50 *P. quinta*, MEX: San Andrés Tuxtla

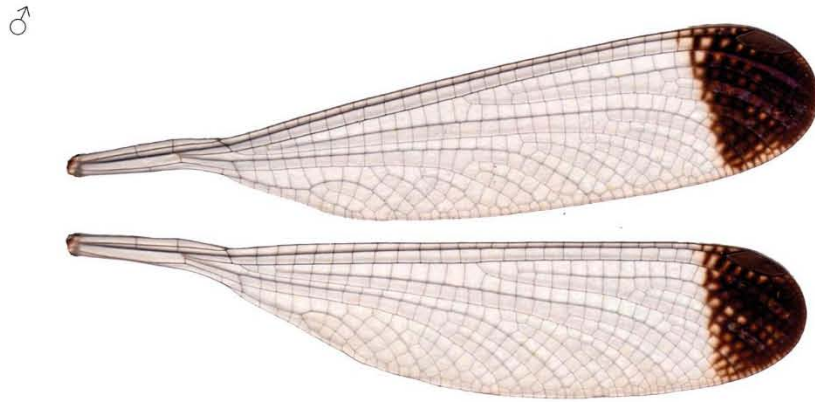


Fig. 51 *P. quinta*, MEX: Huimanguillo

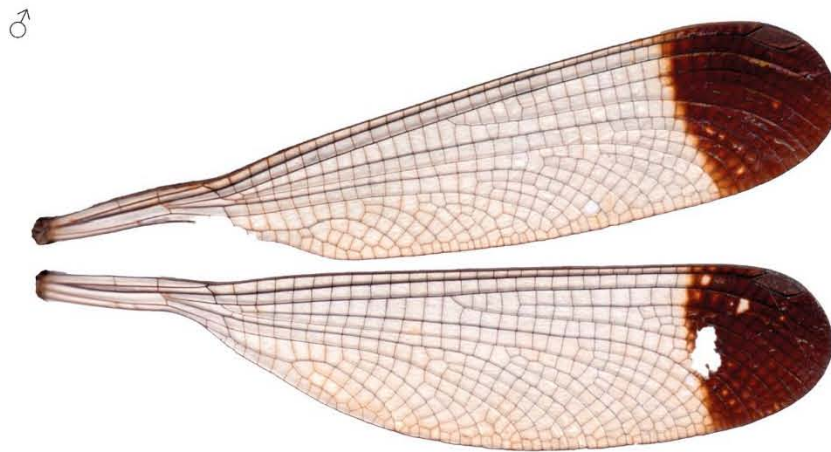


Fig. 52 *P. quinta*, MEX: San Juan Bautista Valle Nacional

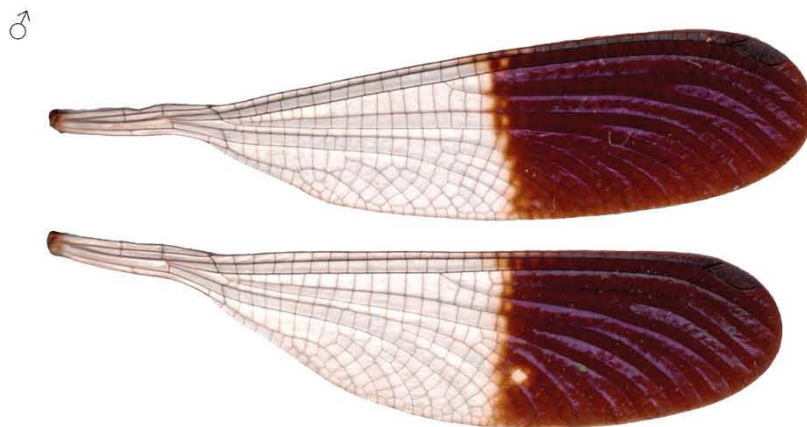


Fig. 53 *P. quinta*, MEX: San Andrés Tuxtla

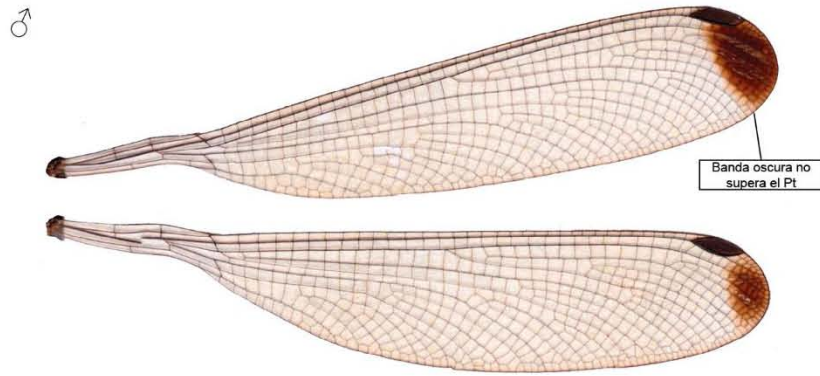


Fig. 54 *P. duodecima*, GUA: Purhulá

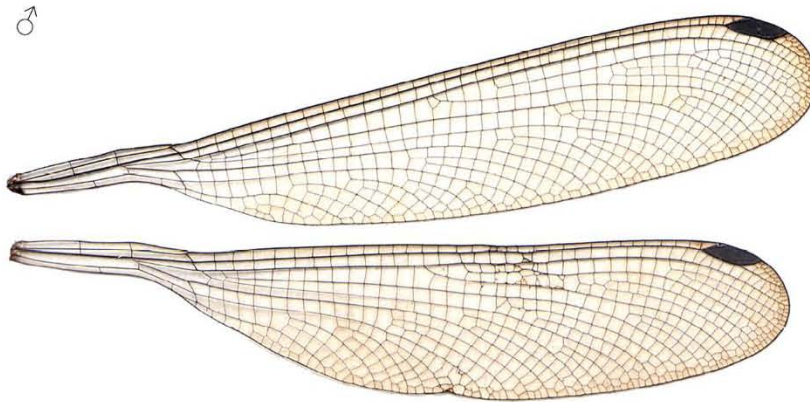


Fig. 55 *P. duodecima*, GUA: Purhulá

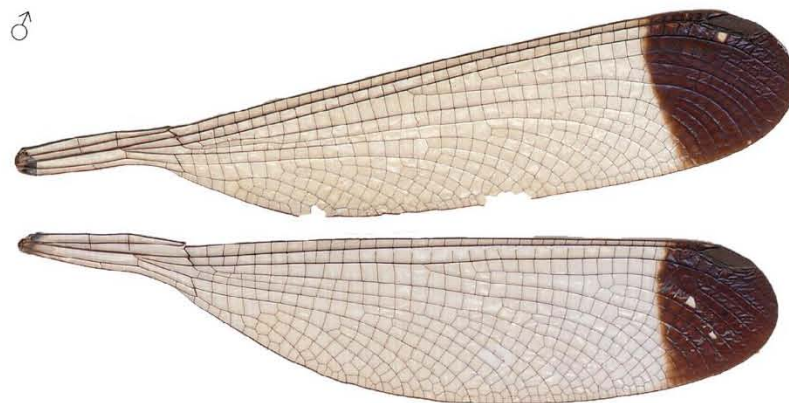


Fig. 56 *P. sp. nov. 1*, MEX: Arriaga

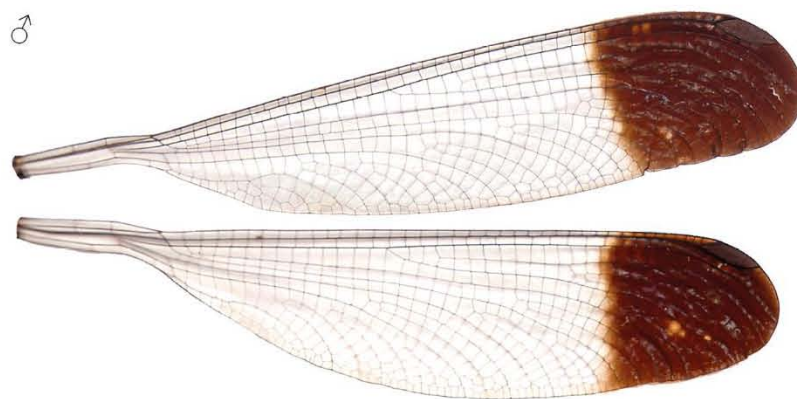


Fig. 57 *P. sp. nov. 3*, HON: San Pedro Sula



Fig. 58 *P. hyalina*, MEX: San Felipe Usila



Fig. 59 *P. sp. nov. 1*, MEX: Arriaga (Holotipo)



Fig. 60 *P. sp. nov. 3*, HON: San Pedro Sula (Holotipo)



Fig. 61 *P. sp. nov. 9*, MEX: Cacahoatán



Fig. 62 *P. sp. nov. 5*, MEX: Jitotol



Fig. 63 *P. sp. nov. 7*, GUA: Moca Grande

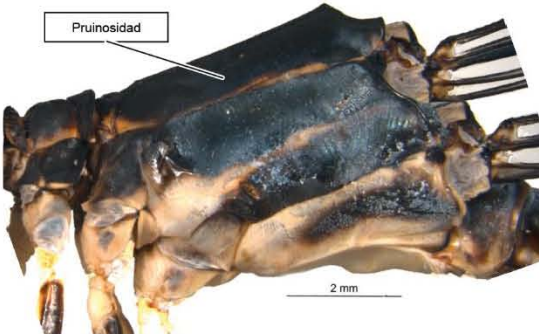


Fig. 64 *P. sp. nov. 2*, MEX: Santiago Comáltepec (Holotipo)



Fig. 65 *P. sp. nov. 8*, NIC: Cerro Kilambé (Holotipo)



Fig. 66. *P. zoe*, MEX: Teocelo



Fig. 67. *P. quinta*, GUA: Cahabon



Fig. 68. *P. sp. nov. 2*, MEX: Santiago Comaltepec



Fig. 69. *P. sp. nov. 6*, MEX: Salto de Agua



Fig. 70. *P. duodecima*, GUA: Purhulá



Fig. 71 *P. sp. nov. 5*, MEX: Jitotol



Fig. 72. *P. sp. nov. 7*, GUA: Moca Grande



Fig. 73 *P. sp. nov. 10*, GUA: Zacapa (Holotipo)

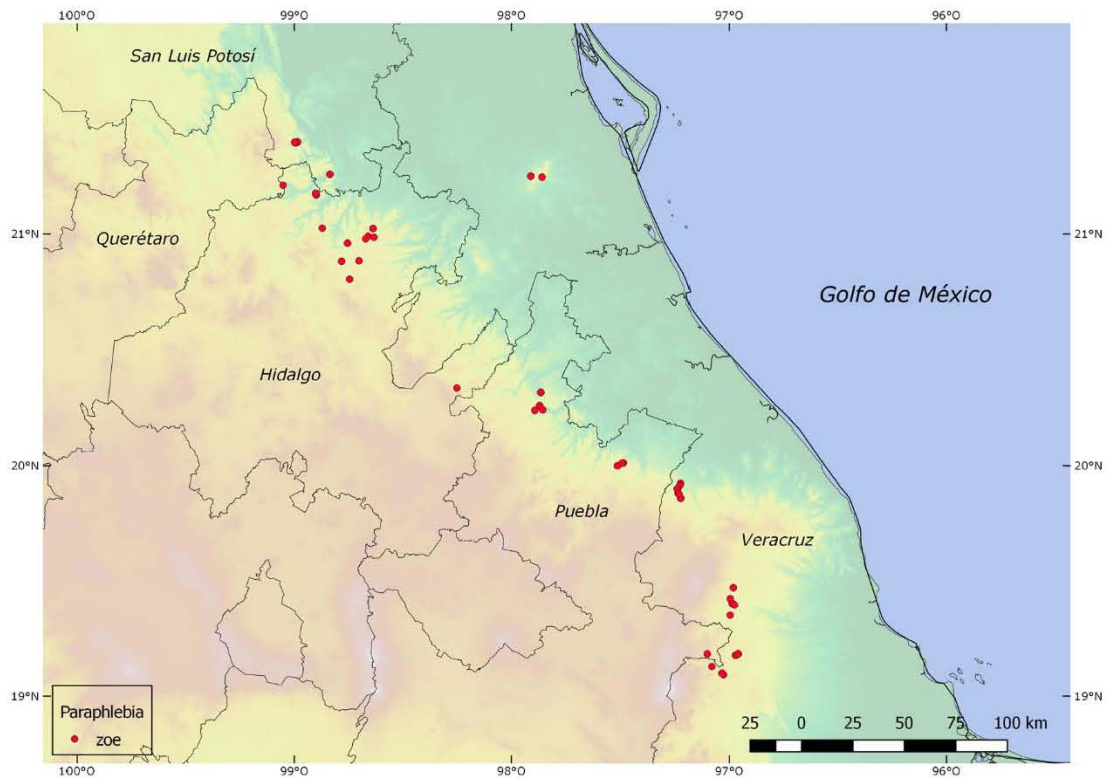


Figura 74. Distribución de *P. zoe*

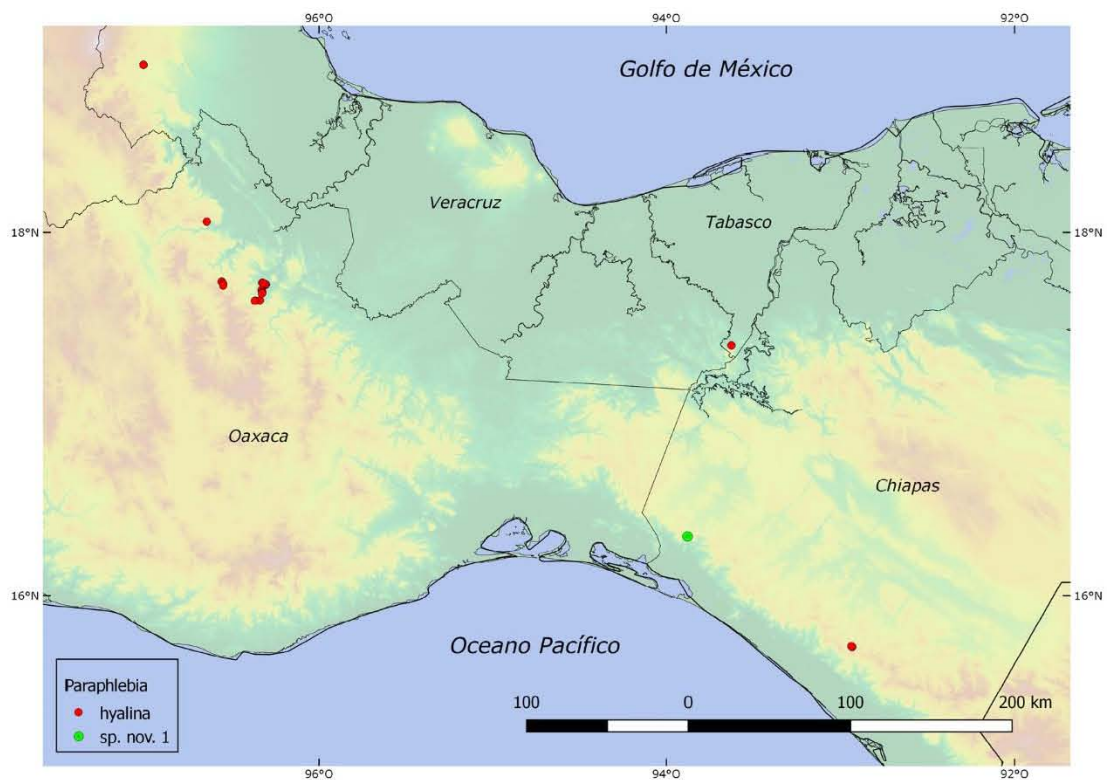


Figura 75. Distribución de *P. hyalina* y *P. sp. nov. 1*

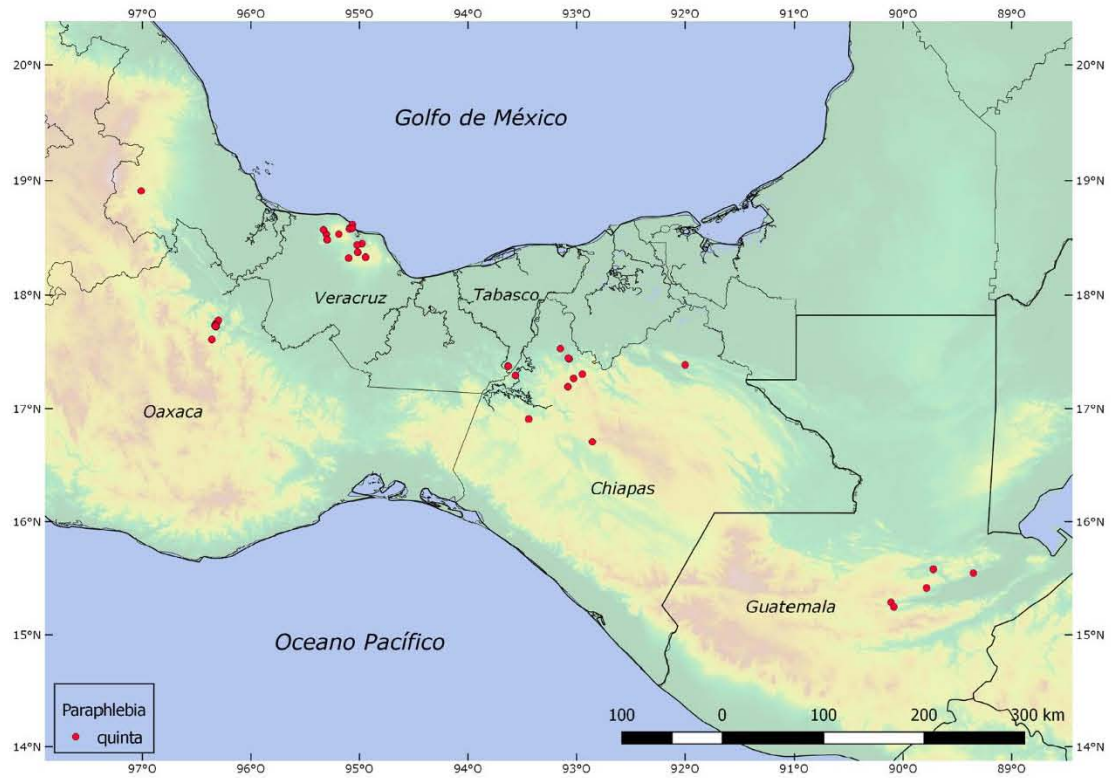


Figura 76. Distribución de *P. quinta*

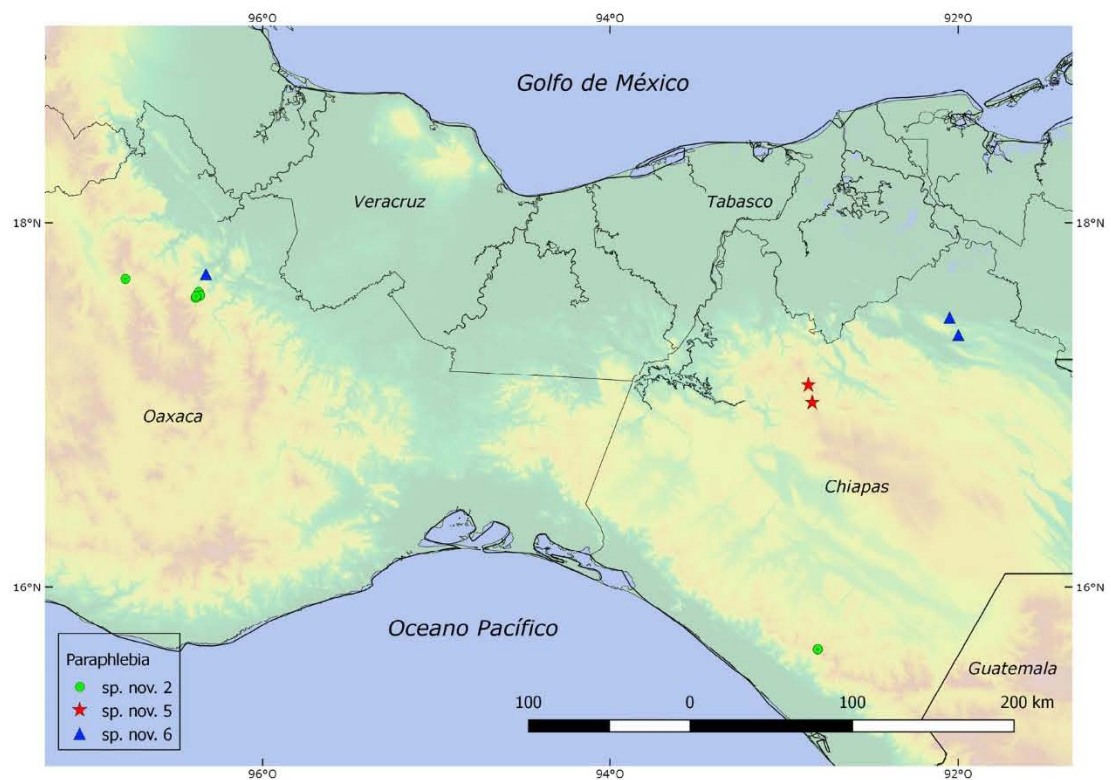


Figura 77. Distribución de *P. sp. nov. 2*, *P. sp. nov. 5* y *P. sp. nov. 6*

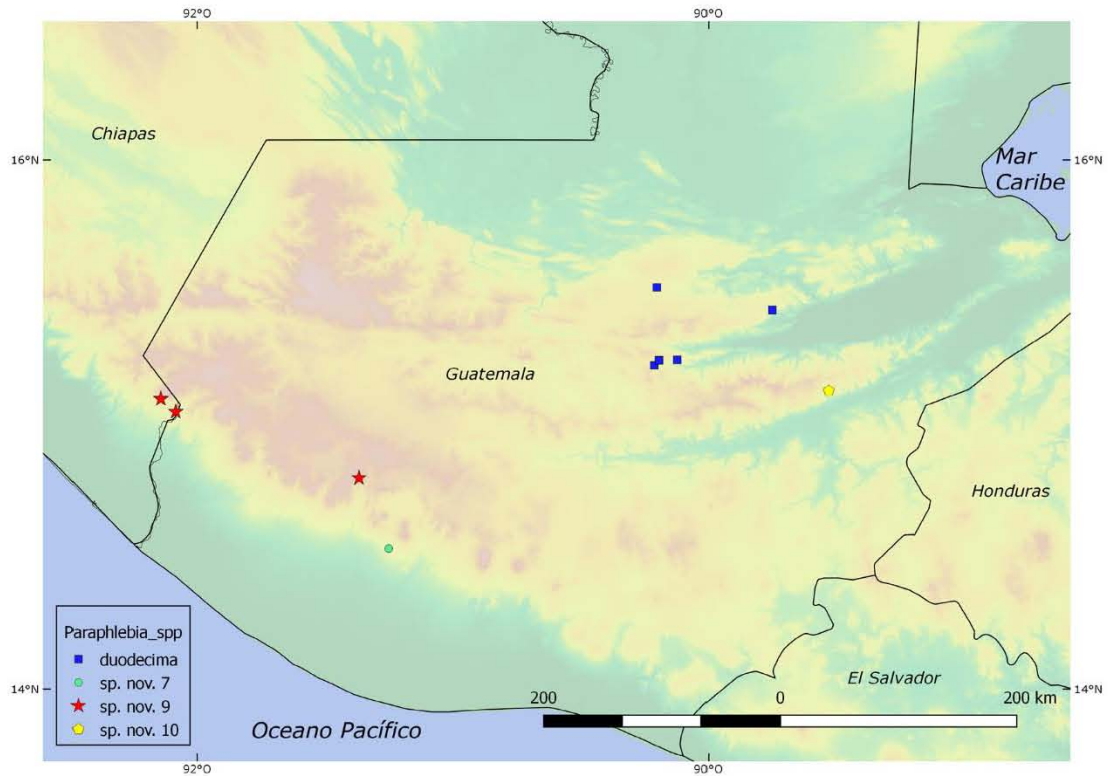


Figura 78. Distribución de *P. duodecima*, *P. sp. nov. 7*, *P. sp. nov. 9* y *P. sp. nov. 10*

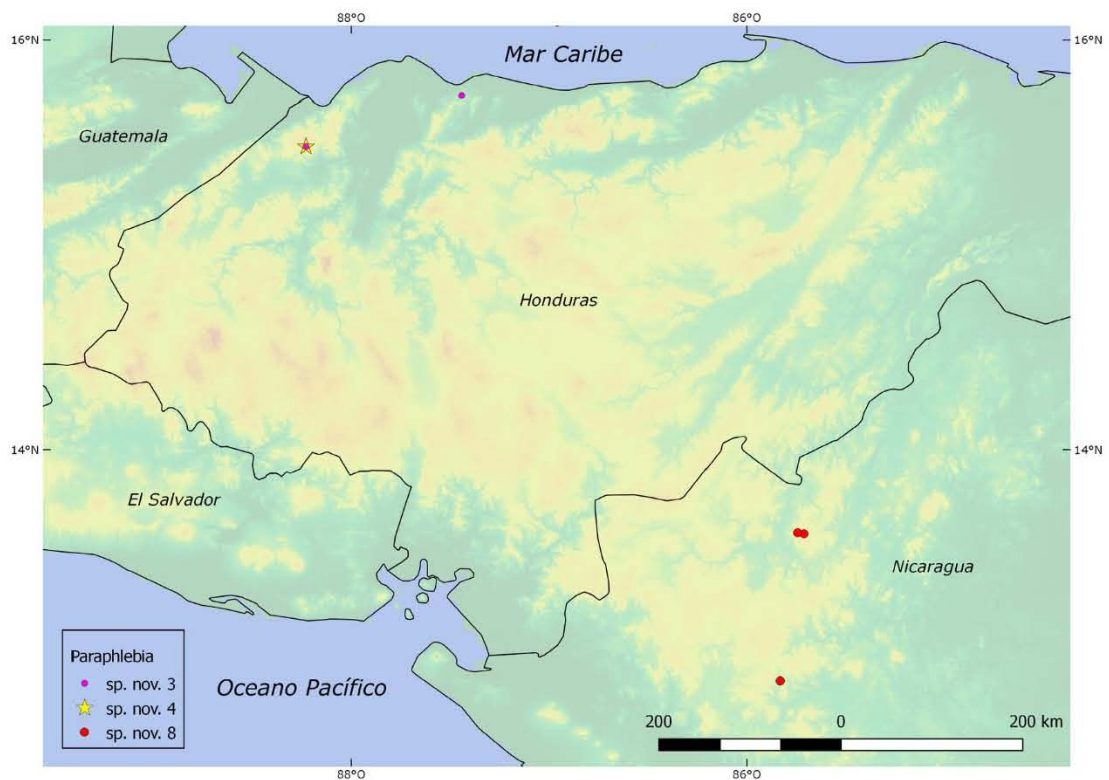


Figura 79. Distribución de *P. sp. nov. 3*, *P. sp. nov. 4* y *P. sp. nov. 8*

Discusión

Durante más de un siglo, el género *Paraphlebia* ha permanecido sin tener una revisión taxonómica adecuada, que a la luz del descubrimiento de especies nuevas y la falta de caracteres diagnósticos confiables, ha sido de gran necesidad en los últimos años (Garrison et al., 2010). La revisión del material tipo y de los ejemplares de las especies descritas permitió la identificación de 10 especies nuevas para la ciencia. En muchos insectos, las características morfológicas de los genitales y otras estructuras reproductivas definen la compatibilidad reproductiva y por lo tanto, es común definir especies a partir de estas estructuras (Eberhard, 1985). En este trabajo se usa por primera vez la forma de tres estructuras del cerco (cresta superior, margen distal de la cresta superior y lóbulo distal), la forma del lóbulo posterior del pterotórax y el número de celdas postcuadrangulares como caracteres diagnósticos de los machos del género *Paraphlebia* y se demuestra que los caracteres diagnósticos que Calvert (1901) y de Selys-Longchamps (1886) usaron para separar las especies del género (la coloración de los ápices alares y la posición relativa de la vena RP₃ respecto al nodo) presentan variación inter e intraespecífica y por lo tanto son obsoletos.

El aumento de más de 200% en el número de especies de este género hace evidente la falta de estudio del mismo. Esto se manifiesta en el número reducido de localidades (3 o menos) que se conoce para la mayoría de las especies (*P. duodecima* y las 10 *spp. nov.*), lo que está relacionado a las características de las mismas. Los sitios donde las especies de *Paraphlebia* ocurren son generalmente de difícil acceso y se encuentran en áreas remotas, esto, aunado al submuestreo general que existe en el sureste del país y Centroamérica aumenta la

probabilidad del descubrimiento de otras nuevas especies en el futuro. Las áreas menos muestreadas y donde, con base en los sitios registrados, puede haber una mayor probabilidad de encontrar especies nuevas o registros de alguna de las especies tratadas en este trabajo son: Huehuetenango y Quiché en Guatemala; y las zonas montañosas en el sur de Honduras. Los resultados de los análisis filogenéticos concuerdan con el trabajo de Dijkstra et al. (2014) en el que encontraron a *P. zoe* y *P. quinta* formando un grupo monofilético hermano de *Thaumatoneura*. Este trabajo es el primero en proponer una hipótesis filogenética en el que se incluyen las cuatro especies descritas y seis de las especies nuevas. Los resultados muestran que *Paraphlebia* está conformado por dos clados. El primer clado, (grupo *Quinta*) corresponde a las especies en las que la cresta superior de los cercos está expandida (Figura 2); el segundo clado (grupo *Zoe*), corresponde a las especies en las que la cresta superior de los cercos no está expandida (Figura 2). Además de este carácter, no se encontró ninguna sinapomorfía para los clados inferiores. Cinco de las especies nuevas representadas en el muestreo molecular aparecieron como monofiléticas con soportes altos (>97) en los tres análisis, lo que refuerza su designación como taxones independientes. No fue posible establecer la monofilia de *P. sp. nov. 5* mediante las hipótesis filogenéticas, pues solo se contó con un individuo para la extracción de DNA, sin embargo, su morfología la hace fácilmente discernible del resto de las especies.

De acuerdo a los resultados de los análisis realizados por Dijkstra et al. (2014), *Thaumatoneura* es el grupo hermano de *Paraphlebia*, lo que concuerda con lo manifestado por Calvert (1902). De esta forma la presencia de dimorfismo en los machos, así como las crestas superiores de los paraproctos expandidos son los estados plesiomórficos. Nuestros resultados muestran que ambos caracteres han cambiado dentro de *Paraphlebia*; la cresta superior expandida se redujo en el grupo *Quinta*; y el dimorfismo en los machos ha

desaparecido al menos una vez en *P. hialina*. Es posible que este carácter haya desaparecido en más ocasiones durante la historia evolutiva del género, pero es necesario revisar series mayores de individuos de las especies nuevas para poder asegurarlo.

Conclusiones

- Se redesciben *P. zoe*, *P. hialina*, *P. quinta* y *P. duodecima* con base en holotipos, paratipos y material adicional.
- Se confirma *P. abrogata* como sinónimo junior de *P. quinta*.
- Se describen 10 nuevas especies distribuidas en México, Guatemala, Honduras y Nicaragua.
- Las especies nuevas definidas con caracteres morfológicos son congruentes con las hipótesis filogenéticas de datos moleculares.
- Se reporta el género *Paraphlebia* por primera vez en el estado de Tabasco, México.
- Se proponen la forma de los cercos y el lóbulo posterior del protórax como caracteres principales para la descripción e identificación de las especies del género *Paraphlebia*.
- Se confirma la monofilia de *Paraphlebia* usando *Thaumatoneura* como grupo hermano lo cual concuerda con los resultados de Dijkstra et al. (2014).
- *Paraphlebia* se compone de dos grupos, *Quinta* y *Zoe* recuperados por caracteres moleculares y morfológicos.
- El dimorfismo en los machos ha desaparecido al menos una vez durante la historia evolutiva del género *Paraphlebia*.

Referencias

- Abbott, J. C., Beckemeyer, R. J., Donnelly, T. W., González-Soriano, E., & Harp, G. L. (2002). Odonata collected in Nicaragua. *Notulae Odonatologica*, 5(10), 117–128.
- Alfaro, M. E., & Holder, M. T. (2006). The Posterior and the Prior in Bayesian Phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 19–42. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110021>
- Andersen, N. M. (2001). The impact of W. Hennig’s “phylogenetic systematics” on contemporary entomology. *European Journal of Entomology*, 98(2), 133–150.
- Anderson, C. N., Grether, G. F., & Cordoba-Aguilar, A. (2012). Characterization of 12 microsatellite loci in the waterfall damselfly (*Paraphlebia zoe*) for use in population genetic applications. *Conservation Genetics Resources*, 4(1), 175–177. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9502-8>
- Baum, D. A., & Smith, S. D. (2012). *Tree thinking : an introduction to phylogenetic biology*. Greenwich Village, Co.: Roberts and Company Publishers, Inc.
- Bello-Bedoy, R., González-Santoyo, I., Serrano-Meneses, M. A., Vrech, D., Rivas, M., Munguía-Steyer, R., & Córdoba-Aguilar, A. (2015). Is allometry of sexual traits adaptive? A field test with territorial damselflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114(2), 327–334. <https://doi.org/10.1111/bij.12429>
- Brauer, F. (1871). Ueber zwei neue von Prof. D. Bilimek in Mexico entdeckte Insekten. *Verhandlungen Der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 21, 103–106.
- Bridges, C. A. (1991). *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world* (1st ed.). Urbana, Illinois.
- Bridges, C. A. (1993). *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group*

names of the Odonata of the world (2nd ed.). Urbana, Illinois.

Bridges, C. A. (1994). *Catalogue of the family-group, genus-group and species-group*

names of the Odonata of the world (3rd ed.). Urbana, Illinois: C. A. Bridges.

<https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Bybee, S. M., Ogden, T. H., Branham, M. A., & Whiting, M. F. (2008). Molecules,

morphology and fossils: A comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics*, 24(4), 477–514.

<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00191.x>

Calvert, P. P. (1901). Insecta Neuroptera. In F. D. Godman & O. Salvin (Eds.), *Biologia*

Centrali Americana – Insecta Neuroptera (pp. 17–72). London: R.H. Porter & Dulau Co.

Calvert, P. P. (1902). On the systematic position of *Thaumatoneura inopinata*, McLachlan

(Order Odonata), with some remarks on the classification of the suborder Zygoptera.

The Entomologist's Monthly Magazine, 38, 29–32.

Calvert, P. P. (1907). Odonata. In F. D. Godman & O. Salvin (Eds.), *Biologia Centrali*

Americana – Insecta Neuroptera (pp. 309–404). R.H. Porter & Dulau Co.

Calvert, P. P. (1914). Studies on Costa Rican Odonata. V. The waterfall-dwellers:

Thaumatoneura imagos and possible male dimorphism. *Entomological News*, 25, 337–348. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.16947>

Corbet, P. S. (1999). Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. *Dragonflies: Behavior*

and Ecology of Odonata, 31(January), xxxiv+829p. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2001.00664.x>

Cuevas-Yañez, K., Rivas, M., Muñoz, J., & Córdoba-Aguilar, A. (2015). Conservation

status assessment of *Paraphlebia* damselflies in Mexico. *Insect Conservation and*

Diversity, 8(6), 517–524. <https://doi.org/10.1111/icad.12132>

Dallwitz, M. J. (1974). A flexible computer program for generating identification keys.

Systematic Biology, 23(1), 50–57. <https://doi.org/10.1093/sysbio/23.1.50>

Dallwitz, M. J. (1980). A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon*, 29(1), 41–46. <https://doi.org/10.2307/1219595>

Davies, D. A. L., & Tobin, P. (1984). The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 1. Zygoptera and Anisozygoptera. *Soc. Int. Odonatol. Rapid Comm. (Suppl.)*, 3(1), I-IX 1-127. Retrieved from [http://natuurtijdschriften.nl/search?identifier=593140;keyword=The dragonflies of the world](http://natuurtijdschriften.nl/search?identifier=593140;keyword=The%20dragonflies%20of%20the%20world): A systematic list of the extant species of Odonata.

Dijkstra, K. D. B., Bechly, G., Bybee, S. M., Dow, R. A., Dumont, H. J., Fleck, G., ...

Ware, J. (2013). The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa*, 3703(1), 36–45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.9>

Dijkstra, K. D. B., Kalkman, V. J., Dow, R. A., Stokvis, F. R., & Van Tol, J. (2014).

Redefining the damselfly families: A comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology*, 39(1), 68–96.

<https://doi.org/10.1111/syen.12035>

Dijkstra, K. D. B., Kipping, J., & Mézière, N. (2015). Sixty new dragonfly and damselfly species from Africa (Odonata). *Odonatologica*, 44(4), 447–678.

<https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Dow, R. A., Hämäläinen, M., & Stokvis, F. R. (2015). Revision of the genus *Devadatta*

Kirby, 1890 in Borneo based on molecular and morphological methods, with descriptions of four new species (Odonata: Zygoptera: Devadattidae). *Zootaxa*, 4033(3), 301–319. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4033.3.1>

Eberhard, W. G. (1985). *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press.

Retrieved from <http://www.hup.harvard.edu/catalog.php?isbn=9780674330702>

Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792–1797.

<https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>

Escoto-Moreno, J. A., & Márquez, J. (2011). Analysis of the Geographical Distribution of *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861 (Odonata: Megapodagrionidae). *Entomological News*, 122(5), 416–423. <https://doi.org/10.3157/021.122.0503>

Felsenstein, J. (2003). Inferring phylogenies. *Sunderland*, 8, 8.5. Retrieved from

<http://www.ulb.tu-darmstadt.de/tocs/103801863.pdf%5Cnpapers://838fcd4f-424d-4cac-ae85-bc4755cc911f/Paper/p391>

Flint Jr., O. S. (1991). The Odonata collection of the National Museum of Natural History, Washington, U.S.A. *Advances in Odonatology*, 5, 49–58.

Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5), 294–9. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7881515>

Garrison, R. W. (1991). A synonymic list of the new world odonata. *Argia*, 3, 1–30.

<https://doi.org/10.1111/syen.12035>

Garrison, R. W., & von Ellenrieder, N. (2015). *Damselflies of the genus Argia of the Guiana Shield (Odonata: Coenagrionidae)*. *Zootaxa* (Vol. 4042).

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4042.1.1>

Garrison, R. W., von Ellenrieder, N., & Louton, J. A. (2010). *Damselfly Genera of the New World: An Illustrated and Annotated Key to the Zygoptera*. Baltimore, E.U.A.: The

Johns Hopkins University Press.

- Giribet, G., Edgecombe, G. D., & Wheeler, W. C. (2001). Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, *413*(6852), 157–161.
<https://doi.org/10.1038/35093097>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, *24*(5), 774–786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- González-Soriano, E. (1997). Paraphlebia quinta. In E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 332–334). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- González-Soriano, E., & Córdoba-Aguilar, A. (2003). Sexual behaviour in Paraphlebia quinta calvert: Male dimorphism and a possible example of female control (zygoptera: Megapodagrionidae). *Odonatologica*, *32*(4), 345–353.
- González-Soriano, E., & Córdoba-Aguilar, A. (2005). Male behaviour in the male dimorphic damselfly Paraphlebia quinta Calvert (Zygoptera: Megapodagrionidae). *Odonatologica*, *34*(4), 379–385.
- González-Soriano, E., & Novelo-Gutiérrez, R. (2007). Odonata from Méxcio revisited. In B. K. Tyagi (Ed.), *Odonata Biology of Dragonflies* (pp. 105–136). Jodhpur: Scientific Publishers.
- Grimaldi, D., & Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge, New York, Melbourne, New York, Melbourne: Cambridge University Press.
- Hagen, H. A. (1861). Synopsis of the Neuroptera of North America with a list of the South American species. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 1–347.
- Hagen In Selys-Longchamps, H. A. (1860). Synopsis des Agrionines, dernière légion:

- Protonevra. *Bulletin De La Classe Des Science, Academie Royale De Belgique*, 2(10), 431–462. Retrieved from <http://direct.biostor.org/reference/235517>
- Hämäläinen, M. (2016). Calopterygoidea of the World: A synonymic list of extant damselfly species of the superfamily Calopterygoidea (sensu lato) (Odonata: Zygoptera), (January), 1–41. Retrieved from <http://caloptera.com/catalogue.html>
- Kalkman, V. J., Choong, C. Y., Orr, A. G., & Schütte, K. (2010). Remarks on the taxonomy of Megapodagrionidae with emphasis on the larval gills (Odonata). *International Journal of Odonatology*, 13(1), 119–135. <https://doi.org/10.1080/13887890.2010.9748366>
- Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K. D. B., Orr, A. G., Paulson, D. R., & Van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 351–363. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9029-x>
- Kimmins, D. E. (1970). A list of the type-specimens of Odonata in the British Museum (Natural History) Part III. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 24, 171–205. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.1521>
- Kirby, W. F. (1890). *A synonymic catalogue of Neuroptera Odonata, or dragon-flies. With an appendix of fossil species*. London: Gurney & Jackson.
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Paabo, S., Villablanca, F. X., & Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(16), 6196–6200. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.16.6196>
- Machado, A. B., & Bedê, L. C. (2015). Two new genera and nine new species of damselflies from a localized area in Minas Gerais, Brazil (Odonata: Zygoptera). *International Journal of Odonatology*, 18(4), 269–296.

<https://doi.org/10.1080/13887890.2015.1072113>

Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2016). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10. Retrieved from <http://mesquiteproject.org>

Minh, B. Q., Nguyen, M. A. T., & von Haeseler, A. (2013). Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap. *Molecular Biology and Evolution*, *30*(5), 1188–95.

<https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>

Moritz, C., & Hillis, D. M. (1996). Molecular Systematics: Context and Controversies. In D. M. Hillis, C. Moritz, & B. K. Mable (Eds.), *Molecular Systematics* (Second, pp. 1–17). Sinauer Associates, Inc.

Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., & Romo-Beltrán, A. (2010). Do individuals in better condition survive for longer? Field survival estimates according to male alternative reproductive tactics and sex. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(1), 175–184. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01894.x>

Munz, P. A. (1919). A venational study of the suborder Zygoptera (Odonata) with keys for the identification of genera. *Memoirs of the American Entomological Society*, *3*, 1–78, a-c, pl. 1-20.

Nguyen, L.-T., Schmidt, H. A., von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015). IQ-TREE: A Fast and Effective Stochastic Algorithm for Estimating Maximum-Likelihood Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, *32*(1), 268–274.

<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>

Nomakuchi, S., Higashi, K., Harada, M., & Maeda, M. (1984). An experimental study of the territoriality in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Zygoptera: Calopterygidae).

Odonatologica, *13*(2), 259–267. Retrieved from

<http://natuurtijdschriften.nl/search?identifier=591657>

- Novelo-Gutiérrez, R. (2008). Description of the larva of *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861. *Zootaxa*, 1876, 29–34.
- Nunn, G. B., Theisen, B. F., Christensen, B., & Arctander, P. (1996). Simplicity-correlated size growth of the nuclear 28S ribosomal RNA D3 expansion segment in the crustacean order Isopoda. *Journal of Molecular Evolution*, 42(2), 211–223.
<https://doi.org/10.1007/BF02198847>
- Orr, A. G., Kalkman, V. J., & Richards, S. J. (2013). Four new species of *Palaiargia* Förster, 1903 (Odonata: Platycnemididae) from New Guinea with revised distribution records for the genus. *International Journal of Odonatology*, 16(4), 309–325.
<https://doi.org/10.1080/13887890.2013.855949>
- Rehn, A. C. (2003). Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology*, 28(2), 181–239. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2003.00210.x>
- Riek, E. F., & Kukalová-Peck, J. (1984). A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology*, 62(6), 1150–1166. <https://doi.org/10.1139/z84-166>
- Romo-Beltrán, A., Macías-Ordóñez, R., & Córdoba-Aguilar, A. (2009). Male dimorphism, territoriality and mating success in the tropical damselfly, *Paraphlebia zoe selys* (Odonata: Megapodagrionidae). *Evolutionary Ecology*, 23(5), 699–709.
<https://doi.org/10.1007/s10682-008-9265-1>
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., ... Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–42.

<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

Ruiz-Guzmán, G., Canales-Lazcano, J., Jiménez-Cortés, J. G., & Contreras-Garduño, J. (2013). Sexual dimorphism in immune response: Testing the hypothesis in an insect species with two male morphs. *Insect Science*, *20*(5), 620–628.

<https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2012.01551.x>

Saux, C., Simon, C., & Spicer, G. S. (2003). Phylogeny of the Dragonfly and Damselfly Order Odonata as Inferred by Mitochondrial 12S Ribosomal RNA Sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, *96*(6), 693–699.

[https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2003\)096\[0693:POTDAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0693:POTDAD]2.0.CO;2)

Selys-Longchamps, E. (1860). Synopsis des Agrionines, dernière légion: Protonevra.

Bulletin De La Classe Des Science, Academie Royale De Belgique, *2*(10), 431–462.

Selys-Longchamps, E. (1862). Synopsis des Agrionines. 3e légion: Podagrion. *Bulletin de l'Academie Royale Des Sciences, Des Lettres et Des Beaux-Arts de Belgique Serie 2*, *14*(6), 5–44.

Selys-Longchamps, E. (1886). Révision du Synopsis des Agrionines. 1e partie (Légions Pseudostigma, Podagrion, Platycnemis et Protoneura). *Mémoires Couronnés et Autres Mémoires Publiés Par l'Académie Royale Des Sciences, Des Lettres et Des Beaux-Arts de Belgique.*, *34*(4), i-v 1-233.

Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., & Flook, P. (1994). Evolution, Weighting, and Phylogenetic Utility of Mitochondrial Gene Sequences and a Compilation of Conserved Polymerase Chain Reaction Primers. *Annals of the Entomological Society of America*, *87*(6), 651–701.

<https://doi.org/10.1093/aesa/87.6.651>

St. Quentin, D. (1970). Katalog der Odonaten-Typen im Naturhistorischen Museum Wien.

- Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien*, (668), 253–279. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/41781917>
- Suhling, F., Sahlén, G., Gorb, S., Kalkman, V. J., Dijkstra, K. D. B., & van Tol, J. (2014). Order Odonata. In *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology: Fourth Edition* (Vol. 1, pp. 893–932). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00035-8>
- Vandamme, A. M. (2009). Basic concepts of molecular evolution. In P. Lemey, M. Salemi, & A.-M. Vandamme (Eds.), *The Phylogenetic Handbook A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing* (2nd ed., pp. 3–30). New York: Cambridge University Press.
- Villanueva, R. J. T., & Dow, R. A. (2014). Review of the Philippine taxa formerly assigned to the genus *Amphicnemis* Selys, II. Genus *Sangabasis* with descriptions of eight new species (Odonata: Coenagrionidae). *Zootaxa*. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3815.1.1>
- Wong-Muñoz, J., Anderson, C. N., Munguía-Steyer, R., & Córdoba-Aguilar, A. (2013). Body Size and Morph as Drivers of Copulation Duration in a Male Dimorphic Damselfly. *Ethology*, *119*(5), 407–416. <https://doi.org/10.1111/eth.12077>
- Zhang, H. M., & Cai, Q. H. (2013). Discovery of four new species of the genus *Planaeschna* from southwestern China (Odonata: Anisoptera: Aeshnidae). *Zootaxa*, *3741*(2), 254–264. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3741.2.4>

Apéndices

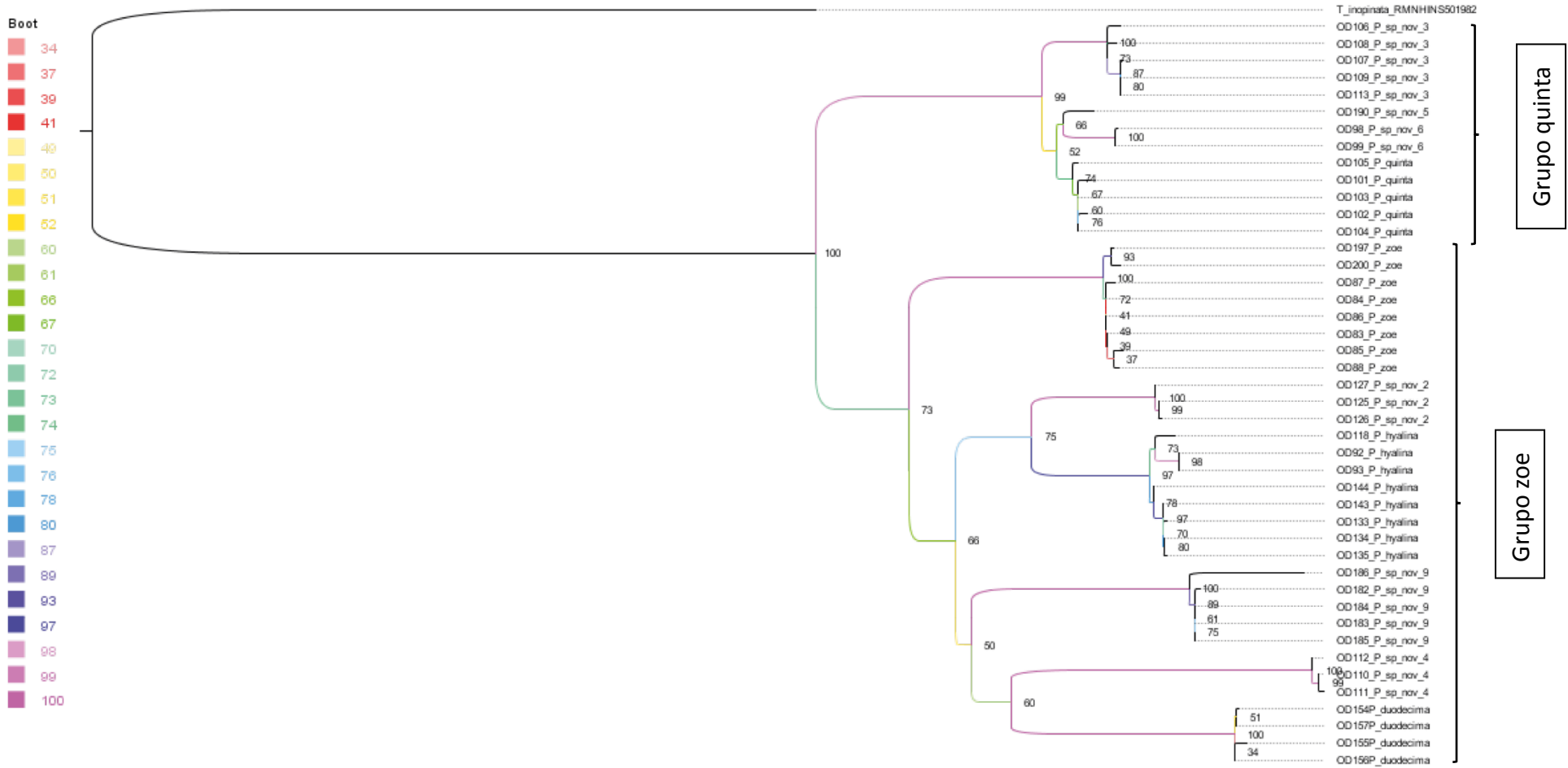
Apéndice 1. Datos de colecta de los ejemplares de *Paraphlebia* spp. utilizados para los análisis moleculares

	Especie	Sx	#	País	Estado/ Provincia	Municipio/ Distrito	Localidad
1	<i>Paraphlebia zoe</i>	H	1	México	Veracruz	Teocelo	Teocelo, Puente Texolo
2	<i>Paraphlebia zoe</i>	M	6	México	Veracruz	Teocelo	Teocelo, Puente Texolo
3	<i>Paraphlebia zoe</i>	M0	1	México	Veracruz	Teocelo	Teocelo, Puente Texolo
4	<i>Paraphlebia hyalina</i>	H	2	México	Tabasco	Huimanguillo	5.5 km al O de Chimalapa 1a sección, camino hacia Francisco J. Mújica
5	<i>Paraphlebia hyalina</i>	M	7	México	Tabasco	Huimanguillo	5.5 km al O de Chimalapa 1a sección, camino hacia Francisco J. Mújica
6	<i>Paraphlebia quinta</i>	M	5	México	Veracruz	San Andrés Tuxtla	Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas
7	<i>Paraphlebia duodecima</i>	M	3	Guatemala	Baja Verapaz	Purulhá	Escurredero 200 m al N del camino. A 3.8 km al E de la garita municipal de Purulhá.
8	<i>Paraphlebia duodecima</i>	M0	1	Guatemala	Baja Verapaz	Purulhá	Escurredero 200 m al N del camino. A 3.8 km al E de la garita municipal de Purulhá.
9	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 2	M	3	México	Oaxaca	Santiago Comaltepec	Km. 85 carretera federal 175 Tuxtepec-Oaxaca
10	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 3	H	1	Honduras	Cortés	San Pedro Sula	Parque Nacional Cusuco
11	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 3	M	4	Honduras	Cortés	San Pedro Sula	Parque Nacional Cusuco, Río Guanales (1)
12	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 4	M	3	Honduras	Cortés	San Pedro Sula	Parque Nacional Cusuco
13	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 5	M	1	México	Chiapas	Jitotol	Km 177.5 carretera federal Mex-195, 8 km al N de Jitotol
14	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 6	M	2	México	Chiapas	Salto de Agua	Cascada Misol-Ha
15	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 9	H	1	México	Chiapas	Cacahoatán	Escurrederos alrededor de cascada, 1.5 km al N del Ejido Benito Juárez El Plan
16	<i>Paraphlebia</i> sp. nov. 9	M	4	México	Chiapas	Cacahoatán	Escurrederos alrededor de cascada, 1.5 km al N del Ejido Benito Juárez El Plan

Apéndice 1 (cont.)

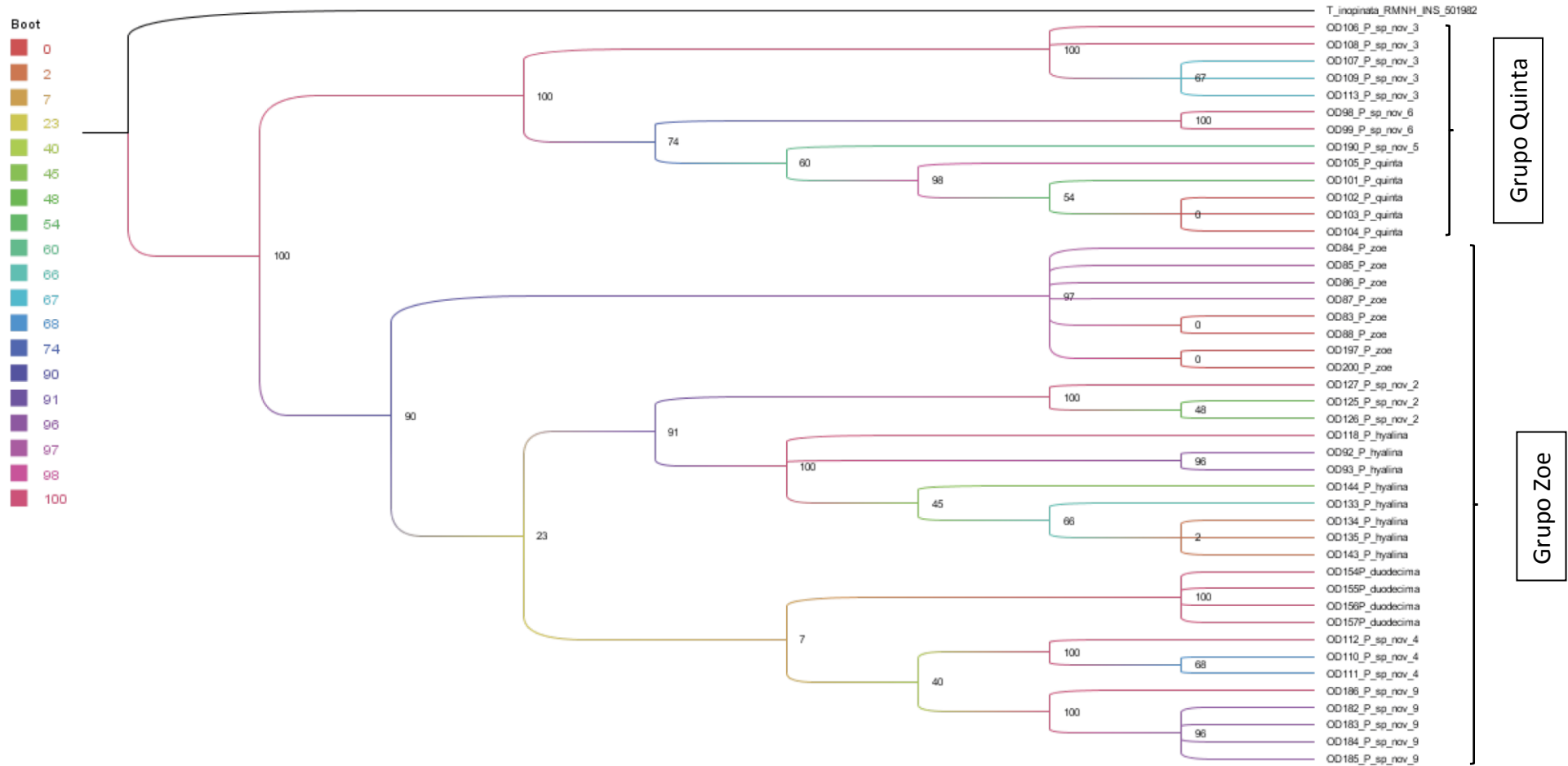
	<i>Latitud</i>	<i>Longitud</i>	<i>Elevación (msnm)</i>	<i>Colector(es)</i>	<i>Fecha de recolecta</i>
1	19.402	-96.986	1100	E. González-Soriano	15-VIII-2015
2	19.402	-96.986	1100	E. González-Soriano	15-VIII-2015
3	19.402	-96.986	1100	E. González-Soriano	15-VIII-2015
4	17.38	-93.63	375	H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez	4-IX-2015
5	17.38	-93.63	375	H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez	27-VIII-2015
6	18.5833	-95.0666	120	M. Madora-Astudillo	3-X-2015
7	15.2451	-90.1915	1700	H. Ortega-Salas y C. Raieli	21-VII-2016
8	15.2451	-90.1915	1700	H. Ortega-Salas y C. Raieli	21-VII-2016
9	17.6016991	-96.383105	1785	H. Ortega-Salas y C. Raieli	10-V-2016
10	15.4844	-88.2294	1300	Merlijn Jocque	29-VI-2012
11	15.4844	-88.2294	1250	Merlijn Jocque	29-VI-2012
12	15.4844	-88.2294	1250	Merlijn Jocque	29-VI-2012
13	17.1153041	-92.8620085	1630	H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía	1-VIII-2016
14	17.391	-91.998	270	H. Ortega-Salas, M. Trujano-Ortega y U. O. García-Vázquez	30-VIII-2015
15	15.0988597	-92.1421793	1615	H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía	30-VII-2016
16	15.0988597	-92.1421793	1615	H. Ortega-Salas, C. Raieli e I. Ángeles-Munguía	30-VII-2016

Apéndice 2



Árbol de mayoría de un análisis de Máxima Verosimilitud del género *Paraphlebia*. Analisis de secuencias concatenadas (CO1+12S+16S+28S). Valores de Bootstrap de 1000 replicas. Log-likelihood -7926.724

Apéndice 3



Árbol de consenso estricto de un análisis de Máxima Parsimonia de los 29 árboles más parsimoniosos del género *Paraphlebia*. Analisis de secuencias concatenadas (CO1+12S+16S+28S). Valores de Bootstrap de 1000 replicas. IC=0.69, IR=0.91.

Lámina 1



P. zoe, MEX (R.W. Garrison)



P. hyalina, MEX: San Felipe Usila



P. quinta, MEX: Huimanguillo



P. quinta, MEX: Huimanguillo



P. quinta, MEX: Santiago Comáltepec



P. duodecima, GUA: Purhulá



P. sp. nov. 2, MEX: Santiago Comáltepec



P. sp. nov. 5, MEX: Jitotol

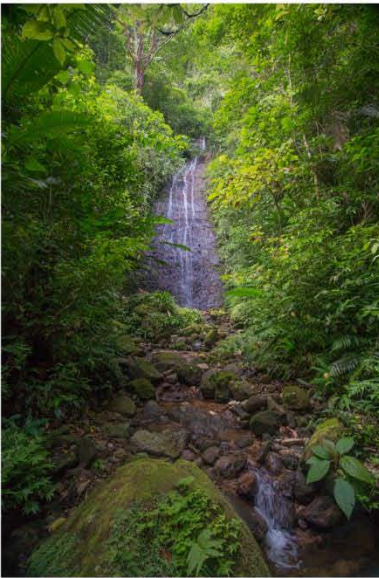
Lámina 2



P. sp. nov. 6, MEX: Salto de Agua



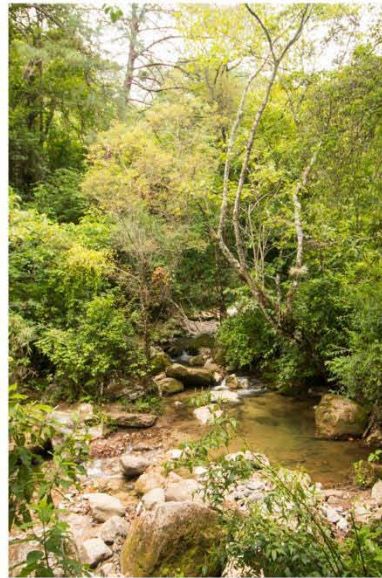
P. sp. nov. 9, MEX: Cacahoatán



Habitat de *P. quinta* y *P. hyalina*,
Huimanguillo, Mex.



Habitat de *P. duodecima*,
Purhulá, Gua.



Habitat de *P. sp. nov. 5*
Jitotol, Mex.



Habitat de *P. sp. nov. 9*, Cacahoatán, Mex.