



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**TAXONOMÍA Y ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA TRIBU CASSIDINI GYLLENHAL 1813 (CHRYSOMELIDAE:
CASSIDINAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

Sara López Pérez

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

**COMITÉ TUTOR: Dra. HELGA OCHOTERENA BOOTH, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
Dr. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

MÉXICO, Cd. Mx. Abril 2018



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.



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 Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de enero de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna LÓPEZ PÉREZ SARA con número de cuenta 300025787 con la tesis titulada: "Taxonomía y análisis filogenético de la tribu Cassidini Gyllenhal 1813 (Chrysomelidae: Cassidinae)", realizada bajo la dirección del DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO:

Presidente:	DR. ALFONSO NERI GARCIA ALDRETE
Vocal:	DR. FERNANDO ALVAREZ PADILLA
Secretario:	DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Suplente:	DR. JUAN BIBIANO MORALES MALACARA
Suplente	DR. JUAN JOSE MORRONE LUPI

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de marzo de 2018.

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, por impulsar a los jóvenes en la investigación.

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

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por los apoyos recibidos a través del Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP) con los que se realizaron diversas estancias que sirvieron para el desarrollo y culminación de este proyecto.

A mi Comité Tutorial el Dr. Juan J. Morrone Lupi y la Dra. Helga Ochoterena Booth, así como a mi director de tesis el Dr. Santiago Zaragoza Caballero.

Agradecimientos a título personal

A la UNAM por permitirme ser parte de su alumnado, y porque a pesar de todos sus malestares sigue siendo la máxima casa de estudios.

A los miembros del jurado por los comentarios hacia este trabajo, Dr. Alfonso García Aldrete, Dr. Fernando Álvarez Padilla, Dra. Helga Ochoterena Booth, Dr. Juan B. Morales Malacara y al Dr. Juan J. Morrone Lupi.

A Rocío González (IBUNAM) y al Dr. Armando Rodríguez por el apoyo constante durante todo este proceso.

A todos los curadores de los diferentes museos y colecciones nacionales e internacionales que facilitaron el material necesario para la realización de este proyecto. Especialmente a Cristina Mayorga por las facilidades otorgadas en la Colección Nacional de Insectos.

A la Dra. Caroline Chaboo por su apoyo e impulso constante.

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. Helga Ochoterena y al Dr. Juan J. Morrone por sus sabios comentarios durante cada revisión hacia el proyecto, y por su apoyo académico y personal durante el proceso de revisión del artículo de requisito.

Al Dr. Santiago Zaragoza, por apoyar cada una de mis ideas sugeridas, por fomentar una inquietud por las *rarezas* que puedes encontrar en los escarabajos, y por permitirme ser parte de su laboratorio, además de brindarme su amistad.

A mis colegas preferidos, la Dra. Paulina Cifuentes, el Dr. Martín Zurita y el cDr. Carlos Balboa por sus comentarios, siempre tan pertinentes, hacia cada uno de mis trabajos y proyectos.

A cada uno de los integrantes del clan “Lab. Zaragoza” por sus sugerencias y comentarios hacia este proyecto.

A Geovanni por cada uno de sus comentarios que hicieron de mis proyectos una idea mejor.

Dedicatoria

Al Dr. Santiago porqué es un ejemplo para mí y para muchos que han pasado por su oficina, aunque sea sólo unos minutos.

A mis *camaradas* del cubículo D-207 y a Carlos B. por brindarme su amistad incondicional en las buenas y en las malas, así como en las mudanzas *exprés*. Por ser personas que cada día me enseñan algo nuevo.

A mis demás amigos, colegas y compañeros que siempre me dieron palabras de aliento para seguir adelante.

A Magdalena Ordóñez, por su amistad y el gusto compartido por los crisomélidos.

A Caroline Chaboo, porque su trabajo ha sido mi inspiración.

A Fátima Sandoval, por hacerme saber que mi trabajo puede atraer a jóvenes que inician su camino en el estudio de los crisomélidos.

A la *justice league* por su entusiasmo y esperanza en un mundo académico mejor.

A todos los alumnos de doctorado, porque no es un camino fácil. La vida de un *doctorante* es un remolino de emociones y situaciones que se deben aprender a sobrellevar. No sólo se trata de madurar académicamente, sino también personalmente. No olvides que al final del día eres un ser humano que llora y ríe, que debe recordar que afuera del laboratorio hay un mundo que debes disfrutar.

A mi familia que es motivo de superación. A mi papá, aunque no le dio tiempo de contemplar este momento.

Por último, a Geovanni por todo el tiempo que has estado ahí (pronto será nuestra quinceañera), por todas las historias que hemos compartido y por todas las que faltan por vivir. Askó maite zaitut.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract	3
Introducción general	5
Objetivos	10
CAPÍTULO I	11
Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)	
CAPÍTULO II	24
A phylogenetic study of the worldwide tribe Cassidini Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) based on morphological data	
CAPÍTULO III	40
Los Cassidini s. l. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) de México	
Discusión general y conclusiones	150
Literatura citada	152
Apéndice 1.....	155
Descripción de estadios inmaduros de <i>Enagria ovata</i> (Coleoptera: Chrysomelidae) y notas sobre su biología	
Apéndice 2.....	163
Descripción de la genitalia de <i>Coptocyclus (Psalidonota) leprosa</i> (Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini)	

Resumen

La subfamilia Cassidinae es una de las más diversas de Chrysomelidae. Se han descrito más de 6000 especies que se encuentran distribuidas por todo el mundo a excepción de Nueva Zelanda, islas como Micronesia y el archipiélago hawaiano, y la Antártida. La mayor riqueza de casidinos se encuentra en la región Neotropical. De las 37 tribus que conforman a la subfamilia, Cassidini es la que cuenta con el mayor número de especies. Estudios previos propusieron la hipótesis de que Cassinidi no era un grupo monofilético, las especies de Aspidimorphini debían ser transferidas a Cassidini. Sin embargo, esta hipótesis no se corroboró con un análisis filogenético.

Con el objetivo de poner a prueba la monofilia de Cassidini, en el presente trabajo se hizo un análisis cladístico, incluyendo 93 especies. Cincuenta y seis corresponden al grupo interno y 37 al grupo externo. El análisis se realizó bajo pesos iguales y pesos implicados, los resultados no corroboraron a Cassinini como monofilético ya que las especies de Aspidimorphini e Ischyrosomychini se encuentran en el mismo clado, al cual se le denominó Cassidini *s.l.*

La mayoría de los géneros involucrados en el análisis no se recobraron como monofiléticos. Es necesario realizar estudios que permitan delimitar taxonómicamente a los géneros de Cassidini, para que se refleje en una clasificación natural.

En México para Cassidini *s. l.* se han registrado 123 especies dentro de 17 géneros. Para los 17 géneros se realizó una diagnosis, así como una clave dicotómica para su identificación. Las diagnosis de cada género se complementan con la lista de especies registradas en el país, la ubicación del material tipo, los nombres de las plantas huéspedes y asociadas, así como la distribución de cada especie.

El estudio detallado de la biología de los casidinos aporta información que puede ser utilizada en análisis filogenéticos y facilita el reconocimiento de las especies. Al comparar el primer y último estadios de *Enagria ovata* Boheman con los de *Asteriza flavicornis* (Olivier), *Cistudinella obducta* (Boheman) y *Physonota alutacea* Boheman, se encontraron diferencias morfológicas en el número de tubérculos laterales (escolos), de artejos en el palpo labial y dientes en la mandíbula. La pupa es distinta a la de *A. flavicornis*, por la ausencia de 2 proyecciones en el pronoto. *Enagria ovata* inicia actividades a finales de mayo y termina a principios de noviembre. Las hembras ovipositan entre 25 y 35 huevos, las larvas eclosionan en un periodo de 9-10 días y pasan por 6 estadios larvales en un periodo de 22 días. Las larvas y los adultos se alimentan de *Montanoa tomentosa* Cervant (Asteraceae).

El estudio morfológico de la genitelia en machos aporta nueva información que en ocasiones rompe patrones establecidos, tal es el caso de los genitales masculinos de *Coptocycla leprosa* (Boheman) la cual es diferente al esquema que se mantenía no sólo en Cassidinae, sino incluso en Chrysomelidae.

Abstract

The subfamily Cassidinae is one of the most diverse in Chrysomelidae. There are 6000 species described distributed worldwide, except in New Zealand, Micronesia island, Hawaiian islands, and the Antarctic. The highest richness of species of tortoise beetles is in the neotropical region. From the 37 tribes that are in the subfamily, Cassidini is the richest. Previous studies have proposed that Cassidini was not a monophyletic group, and that the species of Aspidimorphini should be transferred to Cassidini. However, this hypothesis had not been corroborated by a phylogenetic analysis.

Here the monophyly of Cassidini was tested by a cladistic analysis with 93 species. The ingroup included 56 species and the out group 37. The analysis was performed by equal weights and implied weights. The results shown that Cassidini is non-monophyletic because the species of Aspidimorphini e Ischyrosomychini resulted nested with the species of Cassidini; this clade was named Cassidini s. l.

Most of the genera represented in the analysis by more than one species were not recovered as monophyletic. A wide systematic study is needed to circumscribe as natural groups the genera of Cassidini.

In Mexico Cassidini s. l. have 123 species within 17 genera. Here is presented a synopsis of this tribe with a diagnosis for each genera. Moreover, a list of species recorded in Mexico, the location of type material, the host plant and associate plant, and the distribution of each species is given.

The biology data of tortoise beetles is useful for phylogenetic studies, and allow recognize species.

The first and the last instar of *Enagria ovata* Boheman is different from *Asteriza flavicornis*

(Olivier), *Cistudinella obducta* (Boheman) and *Physonota alutacea* Boheman because of the number of lateral scoli and teeth in the mandible. The pupa is different from that of *A. flavicornis* because the absence of 2 processes in the anterior border of pronotum. *Enagria ovata* is present in the field from end of May to early November. Females laid 25-35 eggs, larvae hatch after 9-10 days and have 6 stages in a period of 22 days. Larvae and adults were observed on *Montanoa tomentosa* Cervant (Asteraceae).

The morphological study of the genitalia in males provides new information that in some cases differs from patterns. This is the case of the male genitalia of *Coptocyclus leprosa* (Boheman), which is different from the pattern not only of Cassidinae but also from those of Chysomelidae.

Introducción general

Chrysomelidae es una de las familias fitófagas más extensas con distribución cosmopolita dentro del orden Coleoptera. De acuerdo con Seeno y Wilcox (1982), Chrysomelidae se clasifica en 19 subfamilias. Sin embargo, basado en análisis filogenéticos recientes, se sinonimizaron algunas subfamilias y otras se establecen como familias reduciendo el número a 11 (Reid 1995, 2000). El estatus de Synetinae continua sin esclarecerse, autores como Bouchard et al. (2011) y Reid (2014) la continúan reconociendo como subfamilia. En la tabla 1 se muestran diferentes clasificaciones que se han propuesto para Chrysomelidae. En la compilación más reciente se menciona un total de 39 555 especies registradas a nivel mundial (Reid 2014), las subfamilias con mayor número de especies son Galerucinae con 14 500, seguida de Eumolpinae y Cassidinae con 7 000 y 6 319 especies, respectivamente (Borowiec y Switajanska 2014, Konstantin y Bezdek 2014, Jolivet et al. 2014).

El origen de Chrysomelidae se ha situado en el Paleoceno tardío y a finales del Cretácico (73-55 millones de años) (Gómez-Zurita 2007). Hasta el momento se conocen fósiles de las subfamilias Bruchinae, Cassidinae, Chrysomelinae, Criocerinae, Cryptocephalinae, Donaciinae, Eumolpinae, Galerucinae y Lampromsomatinae. La mayoría de los fósiles de estas subfamilias se han encontrado en ámbar, principalmente del Eoceno (Arillo y Ortuño 1997; Bukejs y Konstantinov 2013; Biondi 2014; Bukejs 2014; Bukejs y Nadein 2013, 2014, 2015; Bukejs y Chamorro 2015; Moseyko et al. 2010).

Las relaciones filogenéticas de Chrysomelidae no se han esclarecido. De acuerdo con los diferentes análisis morfológicos y moleculares, Orsodacnidae ha resultado como grupo hermano de

los crisomélidos, en otros trabajos Cerambycidae o Megalopodidae han sido propuestos como grupo hermano (Bocak et al. 2014; Hunt et al. 2007; Lawrence et al. 2011; McKenna et al. 2015; Reid 2000). La mayoría de las subfamilias de crisomélidos se han corroborado como monofiléticas, sólo Chrysomelinae y Eumolpinae se han reportado como parafiléticas (Reid 1995, 2000; Gómez-Zurita et al. 2007, 2008). Las relaciones de parentesco entre las subfamilias no son claras, la posición de Cassidinae es incierta con respecto a las otras subfamilias (Reid 2014).

Tabla 1. Clasificaciones en Crysomelidae.

Seeno y Wilcox 1982	Reid 1995	Reid 2000	Bouchard et al. 2011 y Reid 2014
Alticinae	Bruchinae	Bruchinae	Bruchinae
Aulocoscelinae	Chrysomelinae	Chrysomelinae	Cassidinae (Hispiinae)
Cassidinae	Criocerinae	Criocerinae	Chrysomelinae
Chlamisinae	Cryptocephalinae (Chlamisinae + Clytrinae)	Cryptocephalinae (Chlamisinae + Clytrinae)	Criocerinae
Chrysomelinae	Donaciinae	Donaciinae	Cryptocephalinae (Chlamisinae + Clytrinae)
Clytrinae	Eumolpinae (Megascelinae + Synetinae)	Eumolpinae (Megascelinae + Synetinae)	Donaciinae
Criocerinae	Galerucinae (Alticinae)	Galerucinae (Alticinae)	Eumolpinae (Megascelinae)
Cryptocephalinae	Hispiinae (Cassidinae)	Hispiinae (Cassidinae)	Galerucinae (Alticinae)
Donaciinae	Lamprosomatinae	Lamprosomatinae	Lamprosomatinae
Eumolpinae	Sagrinae	Sagrinae	Sagrinae
Galerucinae		Spilopyrinae	Spilopyrinae
Hispiinae			Synetinae
Lamprosomatinae			
Megalopodinae			
Megascelinae			
Orsodacninae			
Sagrinae			
Synetinae			
Zeugophorinae			

Por qué diversificaron los Chrysomelidae ha sido una pregunta constante. Una de las hipótesis más aceptadas ha sido la co-evolución con las angiospermas. Sin embargo, de acuerdo con Gómez-Zurita (2007) la diversificación de las angiospermas y los crisomélidos no tuvo una historia en paralelo. La asociación de Donaciinae, Criocerinae y Sagrinae con las monocotiledóneas, de acuerdo con el mismo autor, surgió en múltiples eventos y no en uno sólo como se proponía. Gómez-Zurita (2007) propone que debido a que las angiospermas representaban una alta diversidad de nichos, los crisomélidos se expandieron hacia este recurso promoviendo la especialización y la especiación; por ejemplo, las tribus Delocraini y Hemisphaerotini de la subfamilia Cassidinae se asocian únicamente con monocotiledóneas (Borowiec y Switajanska 2014).

La especialización en los crisomélidos los ha llevado a desarrollar diferentes estrategias de vida. La subfamilia Cassidinae ha desarrollado diferentes estrategias, y a partir de ellas se pueden dividir en tres grupos. El primero son los adultos y larvas que pasan su ciclo de vida en la superficie o el envés de las hojas (exófagos). El segundo corresponde a las especies donde las larvas son minadoras (endófagos) y los adultos son exófagos. El tercer grupo presenta dos subgrupos, en el primero adultos y larvas viven en hojas jóvenes enrolladas a las cuales dañan “raspando” la superficie, o viven en hojas dobladas donde las larvas minan alrededor del tallo o de las hojas. Este comportamiento es común en especies asociadas con palmas y Zingiberales. El otro subgrupo representado por Cephaloleini y Arescini presenta adultos y larvas viviendo en hojas enrolladas o dobladas que acumulan agua (Borowiec y Switajanska 2014).

Cada estrategia de vida ha llevado a los casidinos a colonizar diferentes nichos. En algunos casos estas colonizaciones se han convertido en serios problemas económicos en diversos países. Tal es el caso de especies como *Brontispa longissima* Gestro, *Promecotheca cumingii* Baly y

algunas especies de *Callispa* Baly que dañan cultivos de palmas como *Cocos nucifera* Linneo en Asia y Oceanía (Shamemm et al 2013). *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman ataca a la palma aceitera *Elaeis guineensis* Jacquin y a la palma camedor *Chamaedorea elegans* Martius en Tabasco, México (Córdova-Ballona y Sánchez-Soto 2008). Otras más atacan plantas ornamentales como *Callispa keram* Shameem y Prathapan que daña a *Livistona chinensis* (Jacq.) Brown ex Martius y *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman introducidas en India (Shamemm et al 2013). Algunas de las especies del género *Cassida* Linneo, también se han reportado como plaga de *Cynara cardunculus* Linneo en España (Iglesias et al. 1999) y de *Beta vulgaris* Linneo en Egipto (El-Dessouki et al. 2014), entre otros cultivos en diferentes partes del mundo.

En contraste con las especies mencionadas anteriormente, otras especies de casidinos son utilizadas como controladores biológicos. Especies del género *Gratiana* Spaeth han sido las más comunes para controlar diferentes especies de plantas. Tal es el caso de *Gratiana boliviana* Spaeth, potencial candidata para el control de *Solanum viarum* Dunal en Estados Unidos de América (Gandolfo et al. 1999, Medal et al. 2002). En Australia *Charidotis pigmea* Klug ha sido utilizada para controlar a *Lantana cámara* Lineo y *L. montevidensis* (Sprengel) Briquet (Day et al. 1999). En Sudáfrica *C. auroguttata* (Boheman) se utiliza para combatir a *Macfadyena unguis-cati* (Linneo) Gentry, planta introducida para su uso ornamental y que ahora forma alfombras gruesas que sofocan los suelos y las copas de los bosques (Williams 2002).

La gran diversidad de especies de Cassidinae hace de su estudio una tarea de largo plazo. La historia taxonómica de esta subfamilia ha tenido cambios constantes, en el primer capítulo del presente trabajo se hace un breve resumen de la historia y se presentan algunos aspectos de la biología que los ha caracterizado del resto de los crisomélidos. Uno de los conflictos que presenta

esta subfamilia es el desconocimiento de las relaciones filogenéticas entre y dentro de las 37 tribus que la conforman. Existen previas hipótesis que señalan tribus no monofiléticas y la propuesta de nuevas hipótesis de parentesco ayudará a establecer una clasificación natural, por lo que uno de los objetivos de este trabajo fue poner a prueba la monofilia de la tribu Cassidini, en el segundo capítulo se presenta el análisis cladístico basado en caracteres morfológicos que dio como resultado la sinonimización de Cassidini con Aspidimorphini.

El estudio detallado de la morfología y biología de los casidinos, así como la recopilación de datos geográficos aportan información que puede ser utilizada en análisis filogenéticos, facilita el reconocimiento de las especies, y permite reconocer tendencias geográficas. En este sentido, en el tercer capítulo se presenta una sinopsis de las especies de Cassidini presentes en México y en el apéndice uno se presenta la descripción de estadios inmaduros de *Enagria ovata* y notas sobre su biología.

La ampliación de los estudios morfológicos aporta nueva información que en ocasiones rompe patrones establecidos, tal es el caso de los genitales masculinos de *Coptocyclus leprosa* (Boheman) que son diferentes al esquema propuesto no sólo para los casidinos, si no en general para los crisomélidos (Apéndice 2).

Objetivos

Objetivo general

Clarificar los límites diagnósticos entre las tribus Cassidini *sensu* Riley y Aspidomorphini

Objetivos particulares

Poner a prueba la monofilia de la tribu Cassidini *sensu* Riley

Proponer hipótesis de las relaciones de parentesco de las tribus Cassidini *sensu* Riley y Aspidomorphini.

Corroborar el estatus de los grupos “Charidotis” y “Cassida” propuestos por Riley.

CAPÍTULO I

Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

Publicado en la revista *Dugesiana*

López-Pérez, S. (2017) Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae). *Dugesiana*, 24(1), 35-46.

Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

Systematic and biological aspects of Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

Sara López-Pérez

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510, Cd. Mx., México. slopez.p@hotmail.com

RESUMEN

Se presenta una revisión bibliográfica sobre la sistemática, distribución y aspectos biológicos (coloración y evolución del comportamiento social) en Cassidinae. Se concluyó que el aumento de los estudios biológicos es prioritario para llenar los vacíos en la información de las especies y así poder proponer hipótesis sobre la evolución de su comportamiento. Igual de importante es la compilación de la información geográfica, la cual es necesaria para tener un mejor entendimiento sobre los procesos biogeográficos de Cassidinae.

Palabras clave: Cassidinae, biología, cuidado parental, subsocialidad, parasocialidad.

ABSTRACT

A bibliographic revision of systematic, distribution, and biological aspect like coloration and social behavior evolution of Cassidinae were made. I concluded that the increase in biological studies is a priority to fill gaps in the information of the species, and thus to propose hypotheses about the evolution of their behavior. The records of geographic information are necessary for a better understanding of the biogeographic process of Cassidinae.

Key words: Cassidinae, biology, maternal care, subsocial, parasocial.

Chrysomelidae es la familia de escarabajos fitófagos con mayor número de especies después de Curculionidae (Ślipiński *et al.* 2011). Tienen una distribución cosmopolita y actualmente se reconocen 32 500 especies (Ślipiński *et al.* 2011). Dependiendo de la clasificación que se considere, se reconocen 11 (Reid 2000), 13 (Bouchard *et al.* 2011) o 15 subfamilias (Seeno y Wilcox 1982).

Cassidinae es una de las subfamilias más diversas dentro de los crisomélidos y tiene una distribución amplia. Se reconocen 6, 319 especies en 341 géneros y 36 tribus (Borowiec y Świątojańska 2014). La mayoría de las especies tienen una distribución neotropical (Chaboo 2007). Las sinapomorfías que agrupan a los casidinos son las partes bucales en posición ventral, las inserciones antenales próximas y en posición anteroventral con respecto a la cabeza (Schmitt 1989) y la fusión del tarsómero IV con el V (Chaboo 2007, Riley *et al.* 2002).

Durante la historia taxonómica de Cassidinae se han creado una gran cantidad de inconsistencias, por lo que los estudios taxonómicos y sistemáticos actuales han buscado ser más elaborados y resolver la situación taxonómica de la subfamilia. No obstante, debido a la alta diversidad de especies en el grupo, existe un rezago en la información sobre los aspectos biológicos de estos insectos. La presente revisión sintetiza la información sobre la sistemática, distribución, patrones de coloración y la evolución del comportamiento social que se ha registrado en Cassidinae. De este modo se pretende enfatizar y dirigir esfuerzos para completar los vacíos existentes dentro de la información biológica y taxonómica disponible para Cassidinae.

Además, se plantean posibles escenarios que podrían subsanar esa falta de información, así como nuevas preguntas de investigación que futuros trabajos podrán abordar.

Sistemática de Cassidinae

La historia taxonómica de Cassidinae ha cambiado constantemente. Actualmente dentro de la subfamilia Cassidinae se reconocen a los hispinos, grupo de escarabajos que anteriormente fueron considerados por diferentes autores como una subfamilia (Hispininae). En el cuadro 1 se muestran los eventos taxonómicos más relevantes para Cassidinae. Ambas subfamilias fueron propuestas por Gyllenhal (1813) en un mismo documento y de acuerdo al principio de prioridad Cassidinae es el nombre correcto por preceder a Hispininae en la publicación (Staines 2002). Sin embargo, la mayoría de los autores continúan refiriéndose a cada grupo como Cassidinae *s. str.* e Hispininae *s. str.* En el presente trabajo se referirá como Cassidinae a la subfamilia en un sentido amplio y se utilizará *s. str.* para especificar a cada grupo.

Además de la apariencia distinta entre la mayoría de las especies de Cassidinae *s. str.* e Hispininae *s. str.* (Fig. 1), el modo de alimentación de las larvas junto con ciertas características morfológicas fueron las razones que separaron a estos dos grupos. Cassidinae *s. str.* se diferenciaba por presentar larvas exófagas con procesos laterales en el tórax y presencia de urogonfos (Fig. 2), en contraste con las larvas de Hispininae *s. str.* que son endófagas y no tienen procesos laterales ni urogonfos (Chaboo 2007;

Cuadro 1. Eventos taxonómicos más relevantes para Cassidinae.

BREVE HISTORIA TAXONÓMICA DE CASSIDINAE	
Gyllenhal, 1813	Propuesta de Cassideae e Hispoideae
Chapuis, 1875	Propuesta del grupo Criptostomados donde se agrupaban <i>Cassidinae s. str.</i> e <i>Hispiniae s. str.</i>
Donckier, 1899	Primer catálogo para <i>Hispiniae s. str.</i>
Spaeth, 1914	Publicación del primer catálogo para <i>Cassidinae s. str.</i>
Spaeth, 1942	Monografía para <i>Cassidinae s. str.</i> Documento no publicado y destruido en la segunda guerra mundial.
Hinks, 1952	Con base en una copia de Spaeth (1942) se proponen 19 tribus y 146 géneros para <i>Cassidinae s. str.</i> . Designación de la especie tipo para cada género.
Borowiec, 1995	Publicación del catálogo para <i>Cassidinae s. str.</i>
Staines, 2002	Publicación de la monografía para las tribus y géneros de <i>Hispiniae s. str.</i> de América.
Borowiec y Switajanska, 2016	Catálogo electrónico para <i>Cassidinae s. str.</i>
Staines, 2016	Catálogo electrónico para <i>Hispiniae s. str.</i>

Staines 2002). Sin embargo, Świętojańska y Kovac (2007) han descrito larvas de Oncocephalini (*Hispiniae s. str.*) también con procesos laterales (Fig. 3).

Por otra parte, se han realizado estudios filogenéticos con evidencia morfológica de larvas y adultos que sustentan la hipótesis de *Cassidinae* como grupo monofilético (Reid 1995; 2000). De igual manera Borowiec (1995) reconoció a *Cassidinae* como un grupo natural pero lo llamó *Hispiniae*. Hsiao y Windsor (1999) en un análisis con evidencia

molecular (12S mtDNA) concluyen que *Cassidinae s. str.* e *Hispiniae s. str.* son parafiléticos y los sinonimizan bajo el nombre de *Hispiniae s. l.*

Las relaciones de parentesco de *Cassidinae* con el resto de las subfamilias de Chrysomelidae no han sido establecidas. De acuerdo con Chaboo (2007), existen diversas hipótesis filogenéticas que ubican a Eumolpinae, Criocerinae, Lamprosomatinae, Donaciinae y Cryptocephalinae como grupos hermanos de *Cassidinae*.

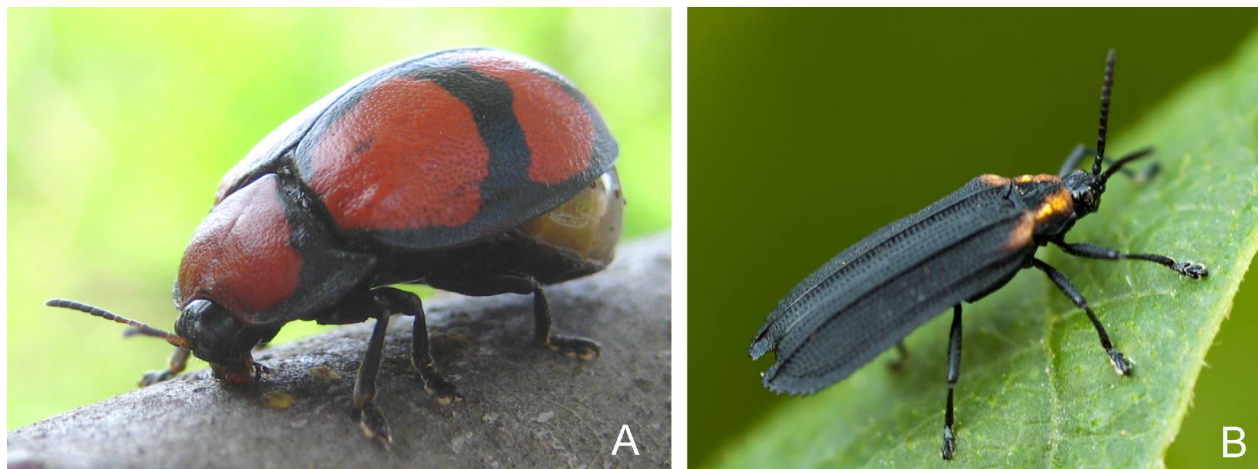


Figura 1. A) *Ogdoecosta biannularis* (Boheman) (*Cassidinae s. str.*), B) *Xenochalepus* sp. (*Hispiniae s. str.*).

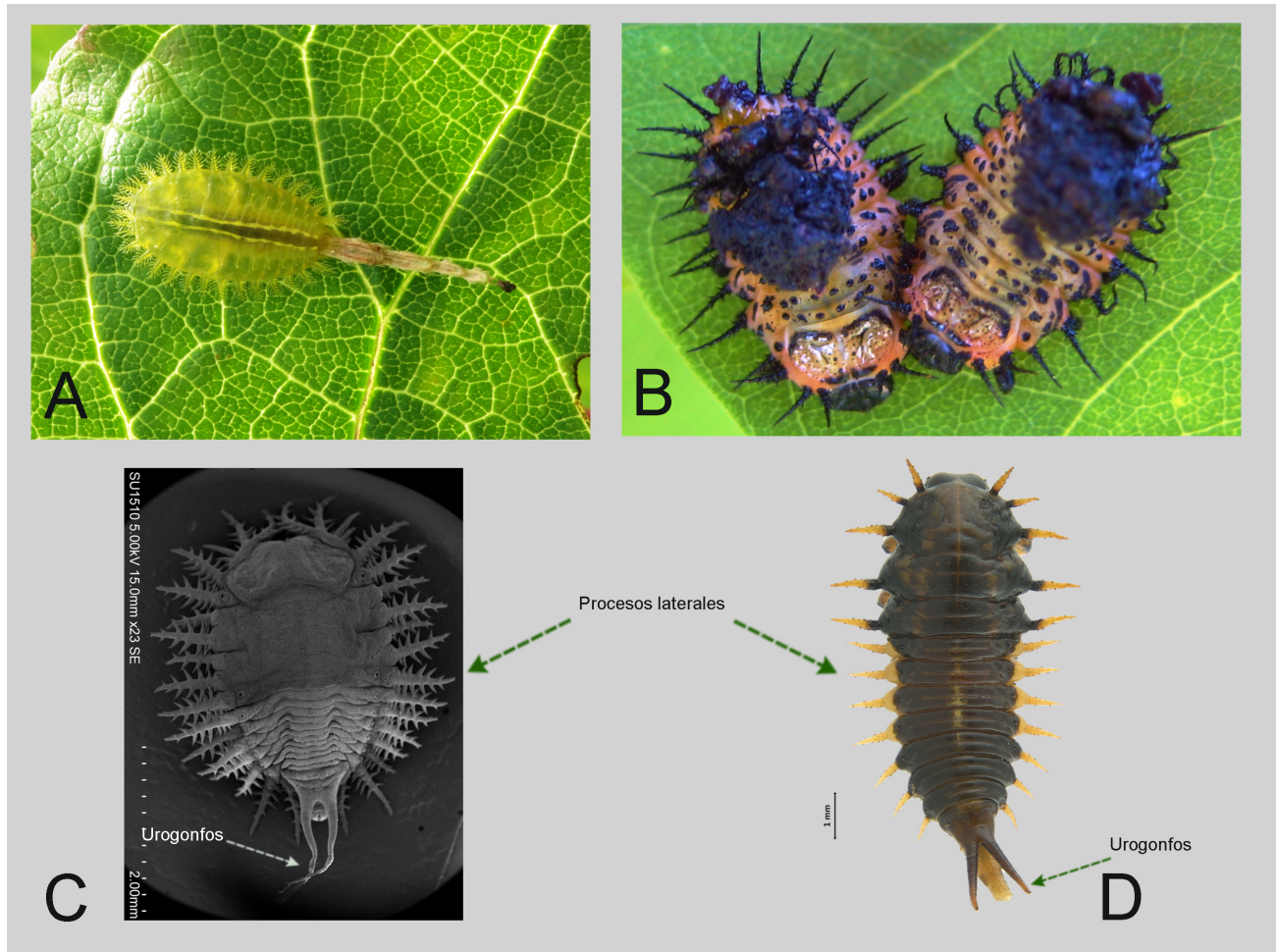


Figura 2. Larvas de Cassidinae s. str. A) Cassidini sp., B) *Chelymorpha* sp., C) *Charidotella* sp., D) *Enagria ovata* Boheman.

Otra hipótesis basada en caracteres morfológicos de larvas, sugiere que el grupo hermano es Galerucinae (Lee 1993). En análisis recientes basados en caracteres morfológicos (Chaboo 2007; Reid 1995; 2000), los grupos hermanos que han sido constantes en las diferentes topologías son Eumolpinae y Criocerinae; mientras que en análisis

moleculares se sugiere a Orsodacninae o a un gran clado formado por Galerucinae s. l., Chrysomelinae, Criocerinae, Synetinae, Megalopodinae y Orsodacninae como posibles grupos hermanos (Hsiao 1994 a,b).

Los trabajos que abordan las relaciones filogenéticas entre las tribus de Cassidinae son escasos (Borowiec



Figura 3. Larvas de Hispinae s. str.

1995; Chaboo 2007; Hsiao y Windsor 1999) y no se ha recobrado una topología en común. Hasta el momento el análisis morfológico de Chaboo (2007) ha sido el que ha incorporado el mayor número de taxones terminales. Hsiao y Winsor (1999) en su análisis molecular (12S mtDNA) consideraron 47 especies restringidas a Panamá. Borowiec (1995) utilizó caracteres morfológicos de adultos extraídos de claves taxonómicas, y no aportó ningún carácter nuevo. A partir de los estudios anteriores, la tendencia ha sido evaluar la monofilia en las tribus, tal es el caso de Omocerini (Rodríguez 2011) e Ischyrosonychini (Shin 2015).

Dado que sólo hay estudios para dos de las 36 tribus de Cassidinae, es evidente la necesidad de aumentar los estudios taxonómicos y filogenéticos que esclarezcan la historia evolutiva y proporcionen estabilidad a la clasificación de esta subfamilia. Así mismo, es necesario explorar a fondo la morfología tanto de los estados inmaduros como de adultos y recurrir a otras herramientas como las técnicas moleculares, métodos como la morfometría geométrica, la exploración de caracteres con la ayuda de la microscopía electrónica o la adición de caracteres ecológicos.

Coloración en Cassidinae

Una de las características de los escarabajos que ha llamado la atención de los investigadores es su coloración. Entre las familias más llamativas se encuentran Buprestidae, Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Melolonthidae y Scarabaeidae. En los crisomélidos los colores van desde los más opacos hasta los más brillantes. En Cassidinae se presentan tonalidades sin brillo, metálicas e iridiscuentes (Fig. 4) y algunas especies tienen la capacidad de cambiar de color en un instante (Barrows 1979; Vigneron *et al.* 2007).

Los colores de los casidinos pueden ser uniformes o aparecer en diferentes combinaciones en los adultos, por lo que no existe un patrón de coloración que defina a un grupo

de géneros o especies. En este sentido, existen especies que muestran un alto nivel de polimorfismo, como es el caso de algunas especies de *Aspidomorpha* Hope, 1840, *Cassida* Linneo, 1758 (Verma y Kalaichelvan 2004), *Chelymorpha* Chevrolat, 1836 (Hamity y Neder de Román 2008) y *Ogdoecosta* Spaeth, 1909 (Fig. 5). Otras especies como *Conchylotenía hybrida* (Boheman, 1854) van cambiando su coloración durante su etapa adulta (Ghebremariam *et al.* 2014).

La homocromía también es un fenómeno presente en Cassidinae. Por ejemplo, *Microctenochira difficilis* (Boheman, 1855) presenta un color púrpura brillante semejante a su planta hospedera (*Ipomoea* L.) y la coloración plateada de *Plagiometriona paleacea* (Boheman, 1855) es prácticamente igual al envés de las hojas de su hospedero (*Solanum swartzianum* Roem.) (Flinte *et al.* 2008).

En otras ocasiones los patrones de coloración de los casidinos se han relacionado con el mimetismo. Ciertas especies presentan un patrón de coloración en vista dorsal que asemejan un “ojo” (Balsbaugh 1988) (Fig. 6), *Calyptocephala discoidea* Champion, 1893, *Charidotella ambita* (Champion, 1894), *Tapinaspis atroannulus* (Champion, 1894), *T. wesmaeli* (Boheman, 1855) y *Microctenochira vivida* (Boheman, 1855) son especies con este patrón. Especies de *Chalepus* Thunberg, 1805 y *Oxychalepus* Uhmann, 1937 mimetizan a escarabajos de la familia Lycidae; los lícidos se caracterizan por presentar colores aposemáticos que combinan negro con rojo, naranja o amarillo, combinaciones que alejan a los depredadores (Bocak y Yagi 2010) (Fig. 7).

La iridiscencia es otro fenómeno presente en Cassidinae y ha sido poco estudiada (Shin y Davis 2015; McKenzie y Large 1998). En los casidinos, la iridiscencia se presenta por la refracción de la luz en los élitros (Seago *et al.* 2009). Algunos casidinos iridiscuentes tienen la capacidad de cambiar su color en pocos segundos. *Charidotella egregia*



Figura 4. Tonalidades en Cassidinae s. l. A) Tono mate en *Ogdoecosta epilachnoides* (Champion), B) Tono metálico e iridisciente en *Charidotella* sp. Fotografías cortesía de Geovanni Rodríguez Mirón.



Figura 5. Polimorfismo en *Ogdocoeca catenulata* (Boheman).

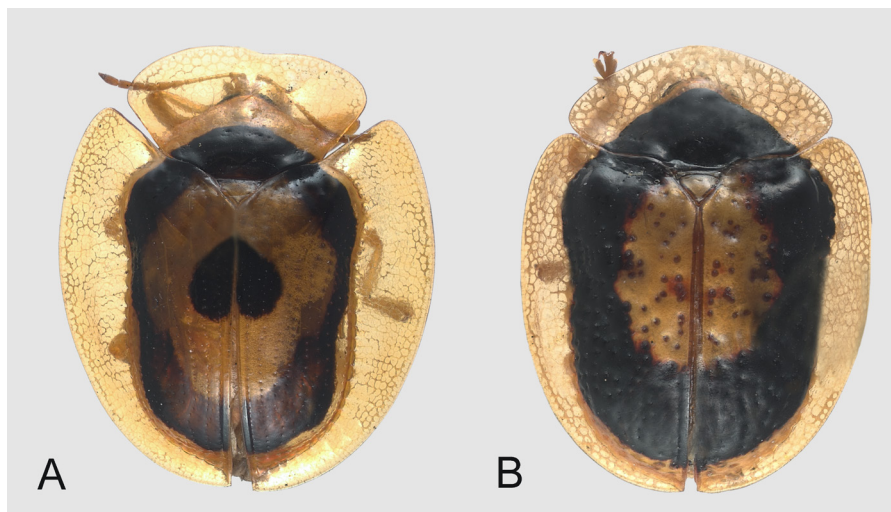


Figura 6. Especies en vista dorsal que asemejan un ojo. A) *Tapinaspis wesmaeli* (Boheman), B) *Microctenochira vivida* (Boheman).

(Boheman, 1855), *C. sexpunctata* (Fabricius, 1781), *Deloyala guttata* (Olivier, 1790) y *Eurypepla calochroma* (Blake, 1965) son especies en las que se ha reportado esta capacidad (Verma y Kalaichelvan 2004; Obs. Pers.). El

cambio de color en *C. egregia* va del dorado brillante al rojo y en *C. sexpunctata* aparte de la tonalidad roja se dejan ver dos motas en los élitros. Este fenómeno ocurre cuando los insectos son perturbados y se atribuye a la hidratación

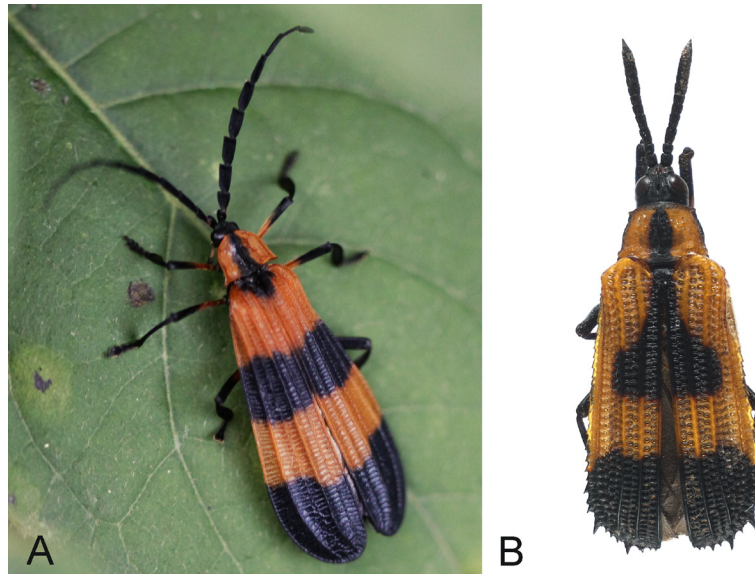


Figura 7. Especie de *Oxychalepus* Uhmann mimetizando a un lícido. A) *Calopteron* sp., B) *Oxychalepus balyanus* (Weise).

de las capas de la cutícula de los élitros por la hemolinfa, así cuando los élitros son hidratados se presenta la tonalidad dorada y el rojo aparece cuando las capas se secan (Seago *et al.* 2009; Shin y Davis 2015; McKenzie y Large 1998). El color rojo se origina por pigmentos que se encuentran en las células epidérmicas en una de las capas de la cutícula (Shin y Davis 2015).

En un estudio reciente, Shin y Davis (2015) realizaron un experimento para comprobar la hipótesis de la coloración a partir de la cantidad de hemolinfa. *Euryepepla calochroma* fue la especie modelo por cambiar sus tonalidades de verde a azul. En este experimento se comprobó que el cambio de coloración, al menos en esta especie, sí es debido al flujo de la hemolinfa en los élitros y pronoto. Además de que la tonalidad que se presenta va de acuerdo a la cantidad de hemolinfa.

Los fenómenos de coloración presentes en Cassidinae no se han estudiado desde un aspecto evolutivo. La coloración producida por la hidratación de los élitros sólo se ha registrado para especies de Ischyrosomychini y Cassidini, y la refracción de la luz sólo se ha observado en Cassidini. Es necesario recopilar más información sobre otras especies que presenten algún fenómeno cromático para conducir estudios desde un marco filogenético y proponer hipótesis sobre el origen de la coloración en Cassidinae. La primera pregunta a contestar sería si existe homología entre los fenómenos de coloración presentes. Así mismo, sería interesante conocer que otros casidinos son miméticos y cuál ha sido la historia evolutiva de este fenómeno. Hasta el momento sólo se conoce el mimetismo mülleriano en especies de la tribu Chalepini.

La policromía intraespecífica (*e.g.* *Ogdoecosta catenulata* Boheman, 1854) es otro tema a desarrollar en futuros estudios. Debido a la variedad de formas en una misma especie, se han creado una gran cantidad de

sinónimos y por tal motivo se ha evitado el uso del color como carácter diagnóstico o en análisis filogenéticos. En este sentido, las técnicas moleculares podrían ser una herramienta útil al momento de establecer dudas sobre si formas diferentes pertenecen a una o a distintas especies. Otro aspecto a desarrollar son las implicaciones que tiene la variación de color en el comportamiento sexual, ya que se ha encontrado que puede ser importante en la selección sexual de especies como *Plateumaris sericea* (Linnaeus, 1761) (Kurachi *et al.* 2002).

Evolución del comportamiento social en Cassidinae

Uno de los temas con mayor atención en el estudio de los insectos es el comportamiento social. Además es foco de debates en torno a los diferentes términos que se utilizan para nombrar a los diferentes niveles de organización social y los criterios para determinar cuáles insectos son sociales y por qué. Dentro de los niveles de organización, la eusocialidad es el comportamiento más complejo y el mejor estudiado (Costa 1997; Wilson y Hölldobler 2005). Especies del orden Hymenoptera (abejas y hormigas) y Blattodea (termitas) son los taxones que se consideran eusociales. Las características de los insectos eusociales son el solapamiento de dos o más generaciones, el cuidado de la progenie por parte de los adultos y la presencia de castas, con una hembra reproductiva (Wilson 1971).

Sin embargo, existen otros niveles de organización social en los insectos que definen a aquellos que no cumplen con las tres características de la eusocialidad. Entre estos se encuentra la subsocialidad, que son aquellos insectos que presentan un cuidado parental o maternal (Lin y Michener 1972; Wilson 1971). Otro nivel es la parasocialidad, que agrupa a los insectos comunales donde los miembros de una misma generación viven juntos, sin ningún cuidado por parte de los adultos y sin división de labores (Lin y

Michener 1972; Wilson 1971).

En Coleoptera la parasocialidad se ha registrado en familias como Carabidae, Chrysomelidae, Erotylidae y Curculionidae (Bonacci *et al.* 2008; Costa *et al.* 2007; Deneubourg *et al.* 1990; Nahrung *et al.* 2001; Robertson *et al.* 2004), mientras que la subsocialidad se ha observado en estas mismas familias más Scarabaeidae y Silphidae (Chaboo *et al.* 2014; Halffter *et al.* 1996; Lövei y Sunderland 1996; Macedo *et al.* 2015; Meierhofer *et al.* 1999; Robertson *et al.* 2004; Windsor *et al.* 2013). Estos comportamientos sociales son usados como estrategias de defensa ante los depredadores de cada familia y además implica la optimización de recursos (Chaboo 2007).

Dentro de Cassidinae, algunas especies tienen comportamiento subsocial, pero la parasocialidad es el comportamiento más común. Las larvas de algunas especies de *Physonota* Boheman, 1854, *Enagria* Spaeth, 1913 y *Ogdoecosta* Spaeth, 1909 forman agregaciones y además se ha observado que presentan cicloalexia, comportamiento que consiste en acomodarse en círculo y mover en conjunto los urogonfos que están cubiertos por sus desechos, para ahuyentar a sus depredadores (Dury *et al.* 2014) (Fig. 8).

El comportamiento subsocial en casidinos sólo se ha registrado en 26 especies de cinco géneros de Mesomphaliini y Eugenysini (Macedo *et al.* 2015). De las 35 especies registradas para Eugenysini sólo *Eugenysa coscaroni* Viana, 1968, *E. colombiana* (Boheman, 1850) y *Agenysa peruviana* Spaeth, 1915 presentan comportamiento subsocial (Chaboo 2002; Chaboo *et al.* 2014; Windsor *et al.* 1992). Mesomphaliini es la segunda tribu más diversa de Cassidinae, y de las 550 especies descritas seis especies de *Acromis* Chevrolat, 1836, 11 de *Omaspides* Chevrolat, 1836 y seis de *Paraselenis* Spaeth, 1913 son subsociales (Chaboo *et al.* 2014).



Figura 8. Cicloalexia en larvas de *Enagria ovata* Boheman.

Se ha observado que las hembras comienzan con el cuidado desde el momento que depositan los huevos hasta que emergen los imagos. El cuidado puede durar desde un par de semanas hasta tres meses (Chaboo 2007; Chaboo *et al.* 2014). Las hembras son capaces de ahuyentar a hormigas o redúvidos, principales depredadores de los huevos y larvas (Chaboo 2007).

La evolución del comportamiento social en Cassidinae no se ha evaluado en un contexto filogenético riguroso. Chaboo *et al.* (2014) analizaron la subsocialidad en Cassidinae apoyándose en el análisis filogenético morfológico de Chaboo (2007). En dicho estudio, se muestran los clados que presentan un comportamiento parasocial (o gregario como ellos lo refieren) de las larvas, cicloalexia y cuidado maternal (Fig. 9). Dada la topología del árbol con cinco (tres especies de Mesomphaliini y dos de Eugenysini) de las 26 especies que presentan cuidado maternal, concluyeron que la subsocialidad en Cassidinae se habría originado una vez con una pérdida posterior en *Echoma* Chevrolat o en dos ocasiones de manera independiente. La agregación de las larvas se encuentra en la mayoría de las tribus del clado Cassidinae *s. str.*: y pareciera que son el primer intento de un comportamiento social (Chaboo 2007).

En Chrysomelinae también se ha registrado el cuidado maternal. A partir de un análisis filogenético con evidencia molecular Chaboo *et al.* (2014) encontraron que existen cuatro orígenes independientes para el cuidado maternal en esta subfamilia. En Erotylidae, otra familia de Coleoptera que presenta comportamiento comunal y cuidado parental, también se ha encontrado que estos fenómenos se han originado al menos tres veces de manera independiente en la familia (Robertson *et al.* 2004).

La subsocialidad y el comportamiento comunal parecen ser fenómenos que se originaron varias veces de manera independiente dentro de un grupo. En los casidinos se puede observar que los comportamientos sociales sólo se presentan en los clados que han divergido más temprano (Chaboo *et al.* 2014).

La combinación de la subsocialidad con otras estrategias como el almacenamiento de desechos (heces y exuvias) en los urogonfos y/o la cicloalexia conceden a las especies más beneficios que las especies que son solitarias o que sólo presentan urogonfos cubiertos o cicloalexia (Vencl *et al.* 2011). Dado que los casidinos son escarabajos con un vuelo lento y movilidad reducida, probablemente la suma de estrategias de defensa los hace menos vulnerables a depredadores o parasitoides.

El estudio de la biología de otras especies es necesario para llenar los espacios en blanco que hay en este campo. La diversidad de especies de casidinos hace de ésta una tarea compleja. El trabajo continuo permitirá contestar con menos ambigüedad preguntas sobre la evolución de estos insectos.

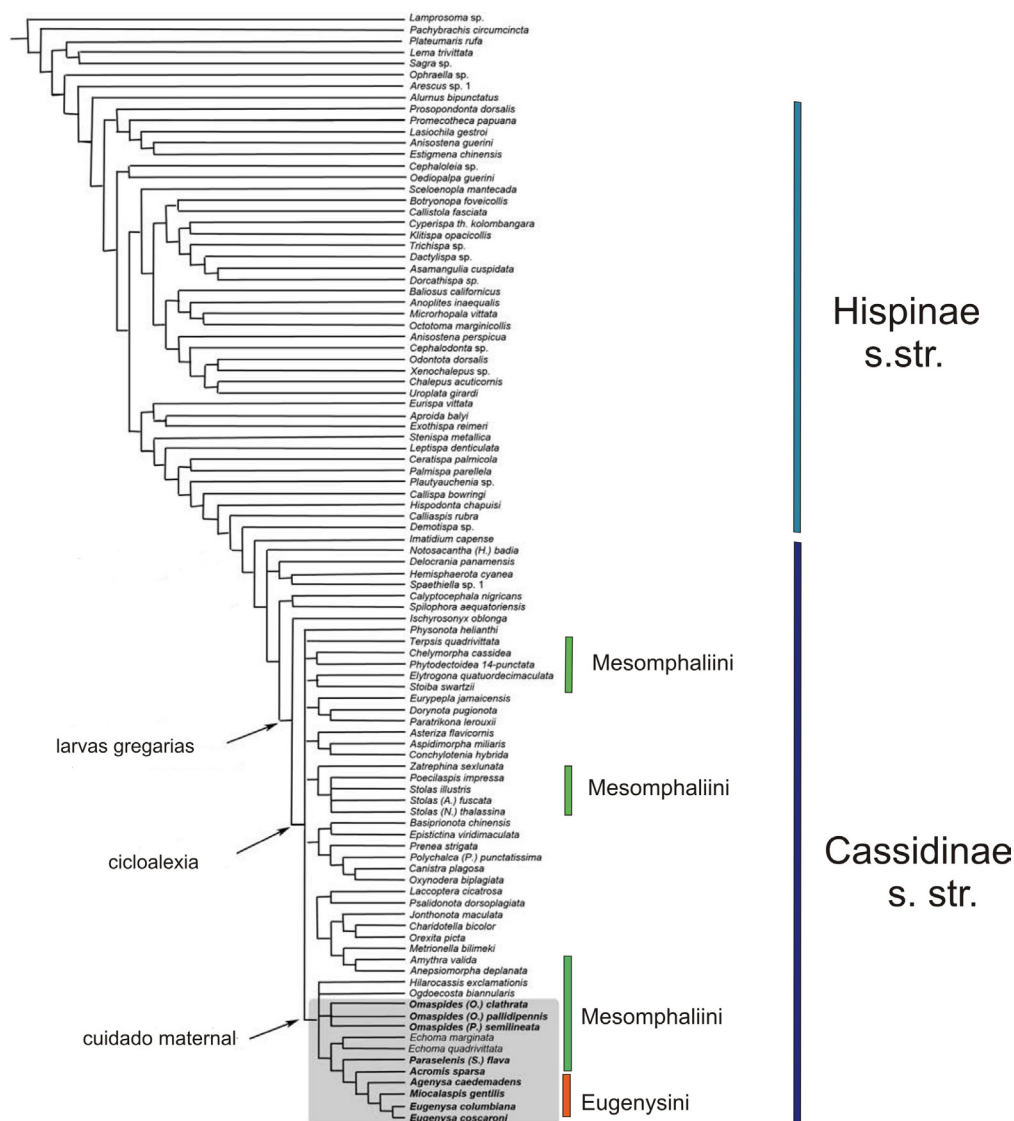


Figura 9. Hipótesis filogenética de Cassidinae con base en evidencia morfológica, donde se muestra el clado con parasocialidad, cicloalexia y subsocialidad. Modificado de Chaboo *et al.* 2014.

Distribución

En Cassidinae se han descrito 6, 319 especies dentro de 341 géneros y 36 tribus que se encuentran distribuidas en todo el mundo, a excepción de Nueva Zelanda, islas como Micronesia y el archipiélago hawaiano y la Antártida (Borowiec y Świętojańska 2011; 2014; Chaboo 2007). La mayor riqueza de especies se encuentra en los trópicos del planeta, patrón espacial más común de la distribución de la riqueza de las especies (Gaston *et al.* 2007). En la región Neotropical se concentra la mayor diversidad (más del 30%). En el cuadro 2 se detalla la distribución para cada tribu.

De las 36 tribus, Cassidini es la más diversa y se conforma por más de 1000 especies que se encuentra ampliamente distribuidas en todo el mundo. En la región Neotropical se distribuyen 18 tribus, de las cuales 14 son endémicas de esta región y de acuerdo a Chaboo (2007)

se encuentran estrechamente relacionadas. Las tribus Chalepini, Ischyrosomyxini, Mesomphaliini y Cassidini también se distribuyen en la región Neártica. En la región Paleártica se distribuyen ocho tribus, en la Oriental diez, en la Etiópica 12 y en la región Austral nueve. La distribución de la mayoría de las tribus es amplia ya que se distribuyen en más de dos regiones (Borowiec y Świętojańska 2014; Chaboo 2007). Otras tribus como Aproidini formada por un género y tres especies, sólo se encuentra en Australia. Callohispani y Exothispini, tribus mono-específicas, son endémicas de la región Etiópica. Callohispani se encuentra restringida a Madagascar (Borowiec y Świętojańska 2014, Staines 2016).

La biogeografía del grupo ha sido discutida escasamente, no existen estudios que reporten algún patrón, ni hipótesis que describan el origen de su distribución (Chaboo 2007). Sin embargo, se pueden encontrar trabajos que compilan

Cuadro 2. Número de especies, géneros y distribución de Cassidinae. Modificado de Chaboo (2007).

Tribu	No. géneros	No. especies	Distribución
Alumini	6	29	Neotropical
Anisoderini	3	75	Oriental, Paleártica
Aproidini	1	3	Austral
Arescini	4	17	Neotropical
Aspidimorphini	7	281	Etiópica, Oriental
Basioprionotini	5	81	Etiópica, Oriental, Paleártica
Botryonopini	2	40	Etiópica, Oriental
Callispini	6	173	Etiópica, Oriental
Callohispani	1	1	Etiópica
Cassidini	9	1281	Cosmopolita
Chalepini	57	738	Neártica, Neotropical
Coelaenomenoderini	8	73	Austral, Oriental
Cryptonychini	24	138	Austral, Etiópica, Oriental
Delocraniini	1	3	Neotropical
Dorynotini	6	47	Neotropical
Eugenysini	3	35	Neotropical
Eurispini	3	14	Austral, Oriental
Exothispini	1	1	Etiópica
Goniocheniini	5	30	Neotropical
Gonophorini	10	290	Austral, Oriental
Hemisphaerotini	2	42	Neotropical
Hipoleptini	1	4	Neotropical
Hispani	20	611	Austral, Etiópica, Paleártica
Hybosispini	1	5	Neotropical
Imatidiini	9	956	Neotropical
Ischyrosonychini	9	66	Neártica, Neotropical
Leptispini	1	67	Austral, Etiópica, Paleártica
Mesomphaliini	16	528	Neártica, Neotropical
Notosacanthini	2	254	Etiópica, Oriental, Paleártica
Omocerini	7	139	Neotropical
Oncocephalini	3	72	Austral, Etiópica, Paleártica
Promecothecini	2	34	Austral, Etiópica, Paleártica
Prospodontini	1	26	Neotropical
Sceloenoplina	5	219	Neotropical
Spilophorini	3	67	Neotropical

los datos de distribución de faunas específicas (Borowiec 1990; 1992; Borowiec y Świętojańska 2001; 2011).

Los estudios filogenéticos son fundamentales para entender la estructura geográfica de los taxones, por lo que los resultados de estudios filogenéticos sobre las

tribus Omocerini, Ischyrosonychini y Cassidini ayudaran a comprender mejor la distribución de estos grupos. Sin embargo, es necesario continuar con la síntesis de la información geográfica para poder realizar estudios más detallados sobre la distribución de esta subfamilia.

DISCUSIÓN

Los estudios en donde se incluya a casidinos e hispinos son indispensables para no seguir generando inconsistencias en la clasificación de estos insectos. Los resultados de los análisis filogenéticos que hasta ahora se han realizado han propuesto hipótesis que cambian la clasificación de Cassidinae. Estos cambios son el principio de un esfuerzo de estabilizar la clasificación del grupo. Además sólo con una base filogenética sólida se podrán contestar sin ambigüedad preguntas acerca de la evolución de este grupo.

Hasta el momento los datos biológicos se han recabado de manera paulatina y dado que los casidinos cuentan con una larga lista de especies, la tarea parece ser interminable. Sin embargo, futuros estudios permitirán conocer más a fondo aspectos de su biología, como lo es el comportamiento social.

Otro aspecto que se debe abordar es que, debido a su carácter fitófago, algunas especies son de importancia económica. De los cultivos más comunes atacados por los casidinos se encuentran los de palma aceitera, de papa y de bambú. En México se ha reportado como plaga potencial del chile silvestre en Baja California y de la palma aceitera en Tabasco. Por lo que el conocimiento del comportamiento biológico de las especies potencialmente plagas, ayudará a planificar soluciones que combatan las pérdidas monetarias.

CONCLUSIONES

La estabilidad de la sistemática de Cassidinae aún se ve distante, a pesar de que recientemente la subfamilia ha cobrado interés y ganado especialistas, en comparación con otras subfamilias de Chrysomelidae. La práctica taxonómica constante es un ejercicio que ayudará a dilucidar los conflictos taxonómicos que se han generado en el pasado, así como también facilitará el reconocimiento de las especies involucradas, ya que algunas de estas especies presentan un alto polimorfismo. Además, con la propuesta de nuevas hipótesis de parentesco se podrá establecer una clasificación de manera natural.

Las observaciones y estudios detallados sobre la biología de los casidinos aportarán información que esclarezcan preguntas como si existe alguna comunicación entre ellos, por ejemplo. De igual manera la recopilación de información geográfica es necesaria para después ser evaluadas conjuntamente con hipótesis filogenéticas que ayuden a reconocer tendencias geográficas de los diferentes grupos de Cassidinae.

AGRADECIMIENTOS

A Santiago Zaragoza Caballero, Gabriela Castaño Meneses, Carlos Balboa, Martín Zurita, Paulina Cifuentes, Geovanni Rodríguez y dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios al escrito. A Susana Guzmán por la asistencia técnica en la toma de fotografías con el microscopio ZEISS AxioZoom V16 y a Berenit Mendoza por la toma de micrografías de microscopía electrónica en

el Instituto de Biología, UNAM. Al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

La autora extiende su reconocimiento a la larga trayectoria de la Dra. Imelda Martínez Morales en el estudio de los escarabajos, enfocado principalmente a la reproducción.

LITERATURA CITADA

- Balsbaugh Jr, E.U. 1988. Mimicry and the Chrysomelidae. (pp. 261-284). In: Jolivet, P. and T.H. Hsiao (Eds.). *Biology of Chrysomelidae*. Springer, Netherlands.
- Barrows, E.M. 1979. Life cycles, mating, and color change in tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *The Coleopterists' Bulletin*, 33(1): 9-16.
- Bocak, L. and T. Yagi. 2010. Evolution of mimicry patterns in *Metriorrhynchus* (Coleoptera: Lycidae): the history of dispersal and speciation in Southeast Asia. *Evolution*, 64(1), 39-52.
- Bonacci, T., P. Brandmayr, R. Dalpozzo, A. De Nino, A. Massolo, A. Tagarelli, and T. Z. Brandmayr. 2008. Odour and colour similarity in two species of gregarious Carabid beetles (Coleoptera) from the Crati valley, southern Italy: a case of Müllerian mimicry? *Entomological news*, 119(4), 325-337.
- Borowiec, L. 1990. A review of the genus *Cassida* L. of the Australian region and Papuan subregion (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus. International Journal of Invertebrate Taxonomy*, (01): 1-51.
- Borowiec, L. 1992. A review of the tribe Aspidomorphini of the Australian Region and Papuan Subregion [Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae]. *Genus. International Journal of Invertebrate Taxonomy*, 3(3): 121-184.
- Borowiec, L. 1995. Tribal classification of the cassidoid Hispinae (Coleoptera: Chrysomelidae). (pp. 451-558). In: Pakaluk, J. and S.A. Slipinski (Eds.). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera*. Warszawa, Muzeum I Instytut Zoologii.
- Borowiec, L., and J. Świętojańska. 2011. The Tortoise beetles of Madagascar (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), Part 1: Basiprionotini, Aspidomorphini and Cassidini (except the genus *Cassida*). *Polish Taxonomical Monographs*, 18: 1-246.
- Borowiec, L. and J. Świętojańska. 2014. Cassidinae Gyllenhal, 1813. (pp. 198-217). In: Leschen R.A.B. & R.G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)*. De Gruyter, Berlin/Boston.
- Borowiec, L. and J. Świętojańska. 2016. *Cassidinae of the world. An interactive manual (Coleoptera: Chrysomelidae)*. <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm>. Fecha de consulta: 17 de octubre de 2016.
- Chaboo, C.S. 2002. First report of immatures, genitalia and maternal care in *Eugenysa Columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugenyisini).

- Coleopterists Bulletin*, 56 (1): 50–67.
- Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (Tortoise and leaf-mining beetle) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 305: 1-250.
- Chaboo, C.S., F.A. Frieiro-Costa, J. Gómez-Zurita, and R. Westerduijn. 2014. Origins and diversification of subsociality in leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Chrysomelinae). *Journal of Natural History*, 48(37-38): 2325-2367.
- Chapuis, F. (1875) Famille des phytophages. (pp. 1–420). In: Laccordaire, J.T. (Ed.). *Histoire naturelle des insectes, Genera des Coleopteres*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
- Costa, J.F., W. Cosio, and E. Gianoli. 2007. Group size in a gregarious tortoise beetle: patterns of oviposition vs. larval behaviour. *Entomologia experimentalis et applicata*, 125(2): 165-169.
- Costa, J.T. 1997. Caterpillars as social insects: largely unrecognized, the gregarious behavior of caterpillars is changing the way entomologists think about social insects. *American scientist*, 85(2): 150-159.
- Deneubourg, J.L., J.C. Grégoire, and E. Le Fort. 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetle *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Insect Behavior*, 3(2): 169-182.
- Donckier, H.D. 1899. Catalogue systematique des Hispidés. *Annales de la Société entomologique de France*, (68): 540-615.
- Dury, G.J., J.C. Bede, and D.M. Windsor. 2014. Preemptive Circular Defence of Immature Insects: Definition and occurrence of Cycloalexy Revisited. *Psyche: A Journal of Entomology*, (2014): 1-13.
- Flinte, V., M.V. Macedo, R.F. Monteiro, P. Jolivet, J. Santiago-Blay, and M. Schmitt. 2008. Tortoise beetles (Chrysomelidae: Cassidinae) of a tropical rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. (pp. 195-209). In: Jolivet, P. (Ed.). *Research on Chrysomelidae volume 1*. Brill, Leiden-Boston.
- Gaston, K.J.S., I.J. Spicer, y A. Echegaray. 2007. *Biodiversidad: introducción*. Acirbia, Zaragoza, España
- Ghebremariam, T.T., K. Krüger, and C.F. Reinhardt. 2014. Biology of *Conchyloctenia hybrida* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) on *Solanum campylacanthum* subsp. *panduriforme*. *Annals of the Entomological Society of America*, 107(4): 818-825.
- Gyllenhal, L. 1813. *Insecta Suecica. Classis I. Coleoptera sive Eleuthera*, Tomus I, pars. III, Scaris, 730.
- Halfpeter, G., C. Huerta and J. Lopez-portillo. 1996. Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a sub-social beetle. *Animal Behaviour*, 52(1): 133-139.
- Hamity, V.C. and L.E. Nader de Román. 2008. Bioecological aspects of *Chelymorpha varians* Blanchard (Coleoptera: Chrysomelidae, Cassidinae), a Convolvulaceae defoliator. *Idesia (Arica)*, 26(2): 69-73.
- Hincks, W.D. 1952. The genera of the Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Transaction of the Royal Entomological Society of London*, 103(10): 327-358.
- Hsiao, T.H. 1994a. Molecular phylogeny of chrysomelid beetles inferred from mitochondrial DNA sequence data (Coleoptera: Chrysomelidae). (pp. 9-17). In: Furth D.G. (Ed.). *Proceedings of the Third International Symposium on the Chrysomelidae, Beijing*. Backhuys, Leiden.
- Hsiao, T.H. 1994b. Molecular phylogeny of chrysomelid beetles inferred from mitochondrial DNA sequence data (Coleoptera: Chrysomelidae). (pp. 237-248). In: Jolivet P.H., M.L. Cox and E. Petitpierre (Eds.). *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic:Dordrecht.
- Hsiao, T.H. and D.M. Windsor. 1999. Historical and biological relationships among Hispinae inferred from 12S MTDNA sequence data. (pp. 39-50). In: Cox M.L. (Ed.). *Advances in Chrysomelidae Biology*. Leiden, Backhuys.
- Kurachi, M., Y. Takaku, Y. Komiya and T. Hariyama. Deneubourg. The origin of extensive colour polymorphism in *Plateumaris sericea* (Chrysomelidae, Coleoptera). *Naturwissenschaften*, 89(7), 295-298.
- Lee, J.E. 1993. Phylogenetic studies on the larvae of the Chrysomelidae (Coleoptera) from Japan. *Japanese Journal of Entomology*, 61(3), 409-424.
- Lin, N. and C.D. Michener. 1972. Evolution of sociality in insects. *Quarterly Review of Biology*, 131-159.
- Lövei, G.L. and K.D. Sunderland. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41(1): 231-256.
- Macedo, M.V., V. Flinte, A. Abejanella, and C.S. Chaboo. 2015. Three New Reports of Subsocial Tortoise Beetles from South America (Chrysomelidae: Cassidinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 108(6): 1088-1092.
- Meierhofer, I., H.H. Schwarz, and J.K. Müller. 1999. Seasonal variation in parental care, offspring development, and reproductive success in the burying beetle, *Nicrophorus vespillo*. *Ecological Entomology*, 24(1): 73-79.
- Mckenzie, D. and M. Large. 1998. Multilayer reflectors in animals using green and gold beetles as contrasting examples. *The Journal of experimental biology*, 201(9): 1307-1313.
- Nahrung, H.F., P.K. Dunstan and G.R. Allen. 2001. Larval gregariousness and neonate establishment of the eucalypt-feeding beetle *Chrysophtharta agricola* (Coleoptera: Chrysomelidae: Paropsini). *Oikos*, 94(2): 358-364.
- Reid, C.A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships of the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). (pp. 559–631). In: Pakaluk, J. and S.A. Slipinski (Eds.). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the*

- 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum I Instytut Zoologii PAN: Warszawa.
- Reid, C.A.M. 2000. Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). *Invertebrate Taxonomy*, 14(6): 837–862.
- Riley, E.G., S.M. Clark, R.W. Flowers, and A.J. Gilbert. 2002. Chrysomelidae Latreille 1802. (pp. 617–691). In: Arnett, R.H., M.C. Thomas, P.E. Skelley and J.H. Frank (Eds.). *American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press, Baton Rouge.
- Robertson, J.A., J.V. McHugh and M.F. Whiting. 2004. A molecular phylogenetic analysis of the pleasing fungus beetles (Coleoptera: Erotylidae): evolution of colour patterns, gregariousness and mycophagy. *Systematic Entomology*, 29(2): 173-187.
- Rodriguez, F.F. 2011. Filogenia da tribo Omocerini Hincks, 1952 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). Tesis doctoral, Universidad de Sao Paulo.
- Schmitt, M. 1989. On the phylogenetic position of the Bruchidae within the Chrysomeloidea. (pp. 531-737). In: Furth D.G. and T.N. Seeno (Eds.). *Second International Symposium of the Chrysomelidae*. Entomography.
- Seago, A.E., P. Brady, J.P. Vigneron and T.D. Schultz. 2009. Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanisms in beetles (Coleoptera). *Journal of the Royal Society Interface*, 6(Suppl 2), S165-S184.
- Seeno, T.N. and J.A. Wilcox. 1982. Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography* 1: 1-221.
- Shin, C. 2015. Phylogeny of the tortoise beetle tribe Ischyrosomychini based on morphological data (Coleoptera: Chrysomelidae). In: *Systematic and morphology of Ischyrosomychini, with an investigation of color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae)*. PhD. Thesis, Universidad de Kansas, Kansas City, USA.
- Shin, C. and Davis R. 2015. Observation and histological study on color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). In: *Systematic and morphology of Ischyrosomychini, with an investigation of color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae)*. PhD. Thesis, Universidad de Kansas, Kansas City, USA.
- Slipinski, S.A., R.A.B. Leschen and J.F. Lawrence. 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758. (pp. 203–208). In: Z-Q, Zhang (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Zootaxa, 3148.
- Spaeth, F. 1914. Chrysomelidae, 16. Cassidinae. (pp. 1-116). In: Schenkling S. (Ed.). *Coleopterum Catalogus auspiciis et auxilio*. Berlin.
- Staines C.L. 2016. Catalog of the hispines of the World (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). http://entomology.si.edu/Collections_Coleoptera-Hispines.html. Fecha de consulta: 17 de octubre de 2016.
- Staines, C.L. 2002. The New World tribes and genera of Hispines (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104(3): 721-784.
- Świętojańska, J. 2001. *A Revision of the Tribe Aspidimorphini of the Oriental Region: (Coleoptera-Chrysomelidae-Cassidinae)*. BS [“Biologica Silesiae”].
- Świętojańska, J. and D. Kovac. 2007. Description of immatures and the bionomy of the Oriental leaf beetle *Chaeridiona thailandica* Kimoto, 1998 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Oncocephalini), a leaf-mining hispine beetle. *Zootaxa*, (1637): 21-36.
- Vencl, F.V., P.A. Trillo and R. Geeta. 2011. Functional interactions among tortoise beetle larval defenses reveal trait suites and escalation. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(2): 227-239.
- Verma, K.K. and T. Kalaichelvan. 2004. Polymorphism and microtaxonomy in Chrysomelidae. (pp. 213-224). In: Jolivet, P., J.A., Santiago-Blay and M. Schmitt (Eds.). *New contributions in biology of the Chrysomelidae*. Kugler Publications, The Hague.
- Vigneron, J.P, J.M. Pasteels, D.M. Windsor, Z. Vártesy, M. Rassart, T. Seldrum, J. Dumont, O. Deparis, V. Lousse, L.P. Biró, D. Ertz and V. Welch. 2007. Switchable reflector in the Panamanian tortoise beetle *Charidotella egregia* (Chrysomelidae: Cassidinae). *Physical Review E*, 76(3): 1-10.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect Societies*. Cambridge, Harvard University Press.
- Wilson, E. O. and B. Hölldobler. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(28): 13367-13371.
- Windsor, D.M., E.G. Riley and H.P. Stockwell. 1992. An introduction to the biology and systematics of Panamanian tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Insects of Panama and Mesoamerica. Selected studies*. Oxford University Press, New York, (372):391.
- Windsor, D.M., G.J. Dury, F.A. Frieiro-Costa, S. Lanckowsky, S. and J.M. Pasteels. 2013. Subsocial Neotropical Doryphorini (Chrysomelidae, Chrysomelinae): new observations on behavior, host plants and systematics. *ZooKeys*, (332): 71-93.

Recibido: 20 de octubre de 2016

Aceptado: 5 de enero de 2017

CAPÍTULO II

A phylogenetic study of the worldwide tribe Cassidini Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) based on morphological data

Artículo de requisito, publicado en la revista *Systematic Entomology*.

López-Pérez, S., Zaragoza-Caballero, S., Ochoterena, H. y Morrone, J.J. (2018) A phylogenetic study of the worldwide tribe Cassidini Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) based on morphological data. *Systematic Entomology*. 43, 372-386. DOI: 10.1111/syen.12280

A phylogenetic study of the worldwide tribe Cassidini Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) based on morphological data

SARA LÓPEZ-PÉREZ¹, SANTIAGO ZARAGOZA-CABALLERO¹,
HELGA OCHOTERENA² and JUAN J. MORRONE³

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico,

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico and ³Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico

Abstract. Cassidini Gyllenhal is the most diverse tribe in Cassidinae and the only one with worldwide distribution. Aspidimorphini have shown a close relationship with Cassidini in different studies, but phylogenetic studies to date have not clarified the relationship between these tribes. A cladistic analysis based on morphological characters was conducted to test the monophyly of Cassidini. Genera distributed in the New and Old World were sampled. The parsimony analysis includes 56 ingroup species, 37 outgroup species and 97 morphological characters. The results show no support for the monophyly of Cassidini, and Aspidimorphini is synonymized with Cassidini **syn.n.** Moreover, Ischyrosonychini should be also included in Cassidini. Most of the genera represented in the analysis by more than one species were not recovered as monophyletic. Thus, the current internal classification of Cassidini s.l. needs a profound revision before taxonomy reflects natural groupings. The inclusion of evidence from immature stages, bionomics and molecular data should provide a better resolution of the relationships in Cassidini s.l.

Introduction

Currently the leaf beetle subfamily Cassidinae comprises the tortoise beetles or Cassidinae s.s. and the leaf-mining beetles or Hispinae s.s. (Borowiec, 1995; Hsiao & Windsor, 1999; Chaboo, 2007). Cassidinae are the second most speciose subfamily of leaf beetles, with 6319 described species in 341 genera (Borowiec & Świętojańska, 2014). Borowiec & Świętojańska (2014) listed 12 tribes of Cassidinae and 25 tribes of Hispinae. Bouchard *et al.* (2011) listed two more tribes, Imatidiini and Uroplatini. Imatidiini have previously been synonymized with Cephaloleiini (Monrós & Viana, 1947; Staines, 2002). Bouchard *et al.* (2011) found that the tribe Imatidiini had already been proposed by Hope in 1840, and thus Imatidiini are the oldest available name for Cephaloleiini. Uroplatini have previously

been synonymized with Chalepini (Staines, 2002). Borowiec & Świętojańska (2014) mentioned Cubispini as a tribe of Hispinae, but Bouchard *et al.* (2011) did not list it. Spilophorini and Oediopalpini were considered separate tribes in these studies, but Staines (2002) previously synonymized them. In Table 1 we provide a summary of the tribes according to Bouchard *et al.* (2011) and Borowiec & Świętojańska (2014), with their geographical distribution.

Cassidinae are phytophagous, with species tending to be restricted to their host plants (Chaboo, 2007). The species of this family are associated with the plant families Convolvulaceae and Asteraceae, but are also found feeding on Arecaceae, Boraginaceae, Caryophyllaceae, Chenopodioideae, Lamiaceae and Solanaceae (Borowiec & Świętojańska, 2014). The complete life cycle of Cassidinae species can take place on a single plant or even on a single leaf (Borowiec & Świętojańska, 2014). Some larvae of Aspidimorphini, Ischyrosonychini, Mesomphaliini and Cassidini are gregarious, and most of them are of the cycloaexy type (Jolivet *et al.*, 1990; Chaboo, 2007). Maternal care has been

Correspondence: Sara López-Pérez, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70–153, 04510 Mexico City, Mexico. E-mail: slopez.p@hotmail.com

Table 1. Summary of the tribes from Bouchard *et al.* (2011) and Borowiec & Świętojańska (2014). Geographic distribution is based on the regions proposed by Morrone (2015)

Tribe	Geographic distribution
Alurnini Chapuis, 1875	Neotropical
Anisoderini Chapuis, 1875	Oriental, Palearctic
Aproidini Weise, 1911	Australian
Arescini Chapuis, 1875	Neotropical
Aspidimorphini Chapuis, 1875	Ethiopian, Oriental
Basiprionotini Hincks, 1952	Ethiopian, Oriental, Palearctic
Botryonopini Chapuis, 1875	Ethiopian, Oriental
Callispini Chapuis, 1875	Ethiopian, Oriental
Callohispani Uhmman, 1960	Ethiopian
Cassidini Gyllenhal, 1813	Cosmopolitan
Chalepini Weise, 1910	Nearctic, Neotropical
Coelaenomenoderini Weise, 1911	Australian, Oriental
Cryptonychini Chapuis, 1875	Australian, Ethiopian, Oriental
Cubispini	Neotropical
Delocraniini Spaeth, 1929	Neotropical
Dorynotini Monrós and Viana, 1949	Neotropical
Eugenysini Hincks, 1952	Neotropical
Eurispini Chapuis, 1875	Australian, Oriental
Exothispini Weise, 1911	Ethiopian
Goniocheniini Spaeth, 1942	Neotropical
Gonophorini Chapuis, 1875	Australian, Oriental
Hemisphaerotini Monrós and Viana, 1951	Neotropical
Hispini Gyllenhal, 1813	Australian, Ethiopian, Palearctic
Hispoleptini Chapuis, 1875	Neotropical
Hybospini Weise, 1910	Neotropical
Imatidiini Hope, 1840	Neotropical
Ischyrosonychini Chapuis, 1875	Nearctic, Neotropical
Leptispini Fairmaire, 1868	Australian, Ethiopian, Palearctic
Mesomphaliini Hope, 1840	Nearctic, Neotropical
Nothosacanthini Hincks, 1952	Ethiopian, Oriental, Palearctic
Oediopalpini Monrós and Viana, 1947	Neotropical
Omocerini Hincks, 1952	Neotropical
Oncocephalini Chapuis, 1875	Australian, Ethiopian, Palearctic
Promecothecini Chapuis, 1875	Australian, Ethiopian, Palearctic
Prosopodontini Weise, 1910	Neotropical
Sceloenoplini Uhmman, 1930	Neotropical
Spilophorini Chapuis, 1875	Neotropical

observed in 26 species, most of which belong to Mesomphaliini (Macedo *et al.*, 2015).

Tribe Cassidini

Cassidini is the most diverse tribe among the tortoise beetles, with more than 1000 species in 87 genera; 41 genera are restricted to the Old World, 45 are restricted to the New World, and the genus *Cassida* Linnaeus is distributed worldwide

(Borowiec & Świętojańska, 2017). There are some species that are restricted to specific geographic areas; however, it is not possible to classify all species based on their geographic distribution, as is the case in some Cassidini.

Chaboo (2007) compiled a list of host plants for the tribe. Cassidini are associated with the following plant families: Amaranthaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Convulvolaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Meliaceae, Orquidaceae, Passifloraceae, Poaceae, Rhamaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Solanaceae and Verbenaceae.

Some adult Cassidini are iridescent. This phenomenon is caused by the interaction of elytral hydration and light diffraction, and in some species pigments modify structural colours (Hinton, 1973; Barrows, 1979; Jolivet, 1994; McKenzie & Large, 1998; Seago *et al.*, 2009; Shin & Davis, 2015); it is also present in some species of Ischyrosonychini (Kirk, 1971; Shin & Davis, 2015). *Aspidomorpha tecta* (Boheman, 1854), *Charidotella egregia* (Boheman, 1855), and *Charidotella sexpunctata* (Fabricius, 1781) are capable of changing their colour in seconds (Hinton, 1976; Barrows, 1979; Verma & Kalaichelvan, 2004; López-Pérez, 2017). There are also species that are varied in colour, such as *Deloyala guttata* (Olivier, 1790), whose colour varies from black with large gold markings with or without highlights of magenta, bronze, or chartreuse, to gold and brown, or black with very small gold markings (Barrows, 1979).

Immature stages have been described or illustrated for 136 species of Cassidini (Świętojańska, 2009). First instars have been described for *Cassida nebulosa* Linnaeus, *Cassida stigmatica* Suffrian, *Cassida rubiginosa* Müller, *Cassida nobilis* Linnaeus, *Cassida vittata* Villers, *Cassida denticollis* Suffrian, *Cassida prasina* Illiger, *Cassida sanguinolenta* Müller, and *Cassida sanguinosa* Suffrian; the first and last instars have been described for *Cassida informis*, *Cassida varians*, and *Cistudinella obducta* (Boheman, 1854) (Borowiec & Świętojańska, 2003, 2007; Świętojańska, 2004, 2005a,b; Cho & Lee, 2006; Świętojańska & Medeiros, 2009).

Cassidini systematics

The name Cassideae was used by Gyllenhal (1813) for several European species of the genus *Cassida* (Borowiec & Świętojańska, 2014). Chapuis (1875) placed it in Cassidites as group XI 'Cassidites', and included seven genera, *Charidotis* Boheman, *Eurypepla* Boheman, *Platycycla* Boheman, *Physonota* Boheman, *Asteriza* Chevrolat, *Cassida* Linnaeus and *Coptocycla* Chevrolat. Cassidites were distinguished from Batonotites by their having bifurcate claws, from Tauromites and Priopterites by their having a pronotum that covered the head completely, and from the Ischyrosonychites by the absence of the acute posterior angles of pronotum, Hincks (1952), based on an unpublished paper by Spaeth, used the name Cassidini proposed by the same author for 35 genera and 20 subgenera from the Old World, and 37 genera and eight subgenera from the New World. He also described 12 new genera and five subgenera.

There is no synthetic study of the Cassidini, although all the taxonomic information related to the 15 genera present in North America (including Mexico) were summarized by Riley (1986). Based on his study of claw characters, he postulated that the tribe Charidotini in the western hemisphere does not deserve a separate tribal status, and hence he synonymized it with Cassidini. Riley (1986) provided a diagnosis of Cassidini, recognizing two groups of genera: the *Cassida*-group (for genera with anterior elytral margins crenulate to some degree or rarely entirely smooth; all tarsal claws simple or appendiculate, always symmetrical in both sexes; pectens present or absent, when present always symmetrical on both surfaces) and the *Charidotis*-group (for genera with anterior elytral margins always smooth; tarsal claws simple or appendiculate, symmetrical or middle and sometimes hind tarsal claws asymmetrical to some degree in males and in females of some taxa; pectens present on middle and hind tarsal claws, always asymmetrical on exterior surfaces). The author noted that Cassidini should include Aspidimorphini, because the configuration of pectines in the *Charidotis*-group is similar to that found in the Old World tribe Aspidimorphini.

The current available phylogenetic analyses show unclear relationships between Cassidini and Aspidimorphini. The notion of their close relationship was reintroduced by Borowiec (1995) based on a cladistic analysis of Cassidinae using the 19 morphological characters proposed by Hincks (1952). Hsiao & Windsor (1999) carried out a molecular phylogenetic analysis using 12s mitochondrial DNA sequence data, including 16 species of Cassidini, which showed a close relationship with the genus *Lacoptera* Boheman (Aspidimorphini). A wide phylogenetic analysis for Cassidinae, based on morphological characters from adults, larvae and biological evidence, was presented by Chaboo (2007). In this analysis, it was corroborated that the five included species of Cassidini are close to *Lacoptera*. Since then, different analyses have focused on particular tribes, namely Omoocerini (Rodrigues, 2011), Dorynotini (M.V.P. Simões, personal communication), Delocraniini (C.S. Chaboo, in preparation), and Ischyrosomychini (Shin, 2015). The tree included species of Cassidini in Shin's (2015) morphology-based cladistic analysis of the Ischyrosomychini formed a clade with Aspidimorphini. Dorynotini and Ischyrosomychini have been consistently recovered as the sister groups of Cassidini in different phylogenetic analyses, but it is not clear which one is the sister group of Cassidini (Borowiec, 1995; Hsiao & Windsor, 1999; Chaboo, 2007).

The lack of phylogenetic studies with a comprehensive taxon sampling within Cassidini has resulted in an incomplete understanding of the relationships among tribes. In this study we present a phylogenetic exploration of morphological characters, in an attempt to shed light on the monophyly of the tribe. Our taxon sampling within Cassidini was designed to cover different species groups according to the classification but also the geographic distribution, taking into account a wide representation of morphological and geographical variation in order to have a more rigorous test for the monophyly of Cassidini.

Material and methods

Taxon sampling

Ninety-three species were included in the cladistic analysis (Table 2). Fifty-six species of Cassidini comprise the ingroup taxa. The outgroup comprises Aspidimorphini, based on the hypotheses of Riley (1986), Borowiec (1995), Hsiao & Windsor (1999), Chaboo (2007) and Shin (2015), Dorynotini, Ischyrosomychini, and Mesomphaliini, which were closely related to Cassidini in the analyses by Borowiec (1995), Hsiao & Windsor (1999) and Chaboo (2007). In order to test the monophyly of Cassidini we sampled 16 species of Aspidimorphini, eight species of Dorynotini, eight species of Ischyrosomychini, two species of Mesomphaliini, one species of Spilophorini and one species of Chalepini. *Metopocerus gemmans* (Guérin, 1844) of Criocerinae was chosen to root the cladogram.

The 560 specimens analysed were obtained as loans of following collections (acronyms follow the Insect and Spider Collections of the World website (Evenhuis, 2017): BMNH, the Natural History Museum, London (Michael Geiser); CNIN, Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM, Mexico City (Santiago Zaragoza Caballero); EMEC, Museum of Entomology, University of California Berkeley, CA, U.S.A. (Peter Oboyski); MMUE, the Manchester Museum, University of Manchester, UK (Dmitri Logunov); NMNH, Smithsonian Institution, Washington, DC, U.S.A. (Alexander Konstantinov); MRAC, Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium (Stéphane Hanot).

Characters

All specimens were examined with a Zeiss Discovery V8 stereomicroscope equipped with an ocular micrometer for length measurements. Nomenclature and interpretation of female genitalia follow Chaboo (2007) and Borowiec & Skuza (2004). Female genitalia were dissected and cleared with KOH. Photographs were taken using a Zeiss Axio Zoom V16 microscope equipped with a camera Axiocam MRC5 (Carl Zeiss, Mexico City, Mexico).

One character is from larval morphology based on a discussion in Świętojańska (2009). Eighty-five characters are from external morphology of adults, and of these, 18 characters are new, whereas 67 have been discussed previously in the literature. Eleven characters were based on male and female genitalia, and three of them are new character hypotheses. Most characters have been used in previous phylogenetic studies (Chaboo, 2007; Shin, 2015) and in descriptions (Riley, 1986; Simões, 2014; Sekerka, 2016). New character hypotheses are indicated by a '*' in the character list. A total of 66 binary and 31 multistate characters were coded, and multistate characters were treated as nonadditive. Individual consistency and retention indices (CI, RI) are provided for all characters from the implied weights analysis ($k = 11$). The data matrix is provided in Table S1. Characters and character states are referenced in the text in the form xx: yy, where 'xx' is the character and 'yy' is the character state assigned number.

Table 2. Taxon sampling. Geographic distribution is based on the regions proposed by Morrone (2015).

Tribe	Species	Geographic distribution
Ingroup		
Cassidini	<i>Acrocassis</i> (s.s.) <i>gibbipennis</i> (Boheman, 1854)	Ethiopian
	<i>Agroiconota bivittata</i> (Say, 1827)	Nearctic and Neotropical
	<i>Cassida circumdata</i> Herbst, 1799	Oriental
	<i>Cassida depicta</i> Boheman, 1862	Ethiopian
	<i>Cassida dorsovittata</i> Boheman, 1854	Ethiopian
	<i>Cassida frontalis</i> Boheman, 1856	Ethiopian
	<i>Cassida granula</i> Boheman, 1856	Ethiopian
	<i>Cassida mera</i> Germar, 1848	Australian
	<i>Cassida murraea</i> Linnaeus, 1767	Palaearctic
	<i>Cassida nebulosa</i> Linnaeus, 1758	Palaearctic
	<i>Cassida relictata</i> Spaeth, 1927	Nearctic
	<i>Cassida rugipennis</i> (Boheman, 1855)	Ethiopian
	<i>Cassida tosta</i> Klug, 1835	Ethiopian
	<i>Charidotella</i> (s.s.) <i>sempunctata</i> (Fabricius, 1781)	Nearctic and Neotropical
	<i>Charidotella</i> (s.s.) <i>zona</i> (Fabricius, 1801)	Neotropical
	<i>Charidotis vitreata</i> (Perty, 1830)	Neotropical
	<i>Chersinellina heteropunctata</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Chiridopsis aubei</i> (Boheman, 1855)	Ethiopian
	<i>Coptocyclus</i> (<i>Coptocyclella</i>) <i>adamantina</i> (Germar, 1824)	Neotropical
	<i>Coptocyclus</i> (<i>Psalidonota</i>) <i>dorsoplagiata</i> Champion, 1894	Neotropical
	<i>Coptocyclus</i> (<i>Psalidonota</i>) <i>leprosa</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Coptocyclus</i> (<i>Psalidonota</i>) <i>texana</i> (Schaeffer, 1933)	Nearctic
	<i>Coptocyclus</i> (s.s.) <i>undecimpunctata</i> (Fabricius, 1781)	Neotropical
	<i>Coptocyclus</i> (<i>Podostraba</i>) <i>ruficornis</i> Spaeth, 1936	Neotropical
	<i>Cteisella confusa</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Cteisella virescens</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Deloyala guttata</i> (Olivier, 1790)	Nearctic and Neotropical
	<i>Emdenia maxima</i> (Blackburn, 1896)	Australian
	<i>Glyphocassis lepida</i> (Spaeth, 1914)	Palaearctic
	<i>Gratiana graminea</i> (Klug, 1829)	Neotropical
	<i>Gratiana pallidula</i> (Boheman, 1854)	Nearctic and Neotropical
	<i>Gratiana spadicea</i> (Klug, 1829)	Neotropical
	<i>Helocassis testudinaria</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Hypocassida meridionalis</i> (Suffrian, 1844)	Palaearctic
	<i>Hypocassida subferruginea</i> (Schrank, 1776)	Palaearctic
	<i>Ischnocodia annulus</i> (Fabricius, 1781)	Neotropical
	<i>Ischyronota desertorum</i> (Gebler, 1834)	Palaearctic
	<i>Jonthonota mexicana</i> (Champion, 1894)	Neotropical
	<i>Jonthonota nigripes</i> (Olivier, 1790)	Nearctic and Neotropical
	<i>Metrionella bilimeki</i> Spaeth, 1932	Nearctic and Neotropical
	<i>Metrionella erratica</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Microctenochira bonvouloiri</i> (Boheman, 1862)	Nearctic and Neotropical
	<i>Microctenochira hieroglyphica</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Nuzonia camerata</i> (Spaeth, 1937)	Neotropical
	<i>Orexitia picta</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Oxylepus deflexicollis</i> (Boheman, 1862)	Palaearctic
	<i>Oxylepus kossmati</i> (Spaeth, 1901)	Ethiopian and Palaearctic
	<i>Parorectis rugosa</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Plagiometriona buqueti</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Plagiometriona praecincta</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Tapinaspis wesmaeli</i> (Boheman, 1855)	Neotropical
	<i>Thlaspidosoma biramosa</i> (Boheman, 1855)	Oriental and Palaearctic
	<i>Thlaspidosoma dohrni</i> (Spaeth, 1901)	Oriental
	<i>Thlaspidosoma fallaciosa</i> (Spaeth, 1901)	Oriental
	<i>Thlaspidosoma philippina</i> (Spaeth, 1916)	Oriental
	<i>Trichaspis pilosula</i> (Boheman, 1862)	Ethiopian

Table 2. Continued

Tribe	Species	Geographic distribution
Outgroup		
	<i>Metopocerus gemmans</i> (Guerin, 1844)	Neotropical
Chalepini	<i>Pentispa sallaei</i> (Baly, 1885)	Neotropical
Spilophorini	<i>Calyptocephala marginipennis</i> (Boheman, 1850)	Neotropical
Ischyrosomychni	<i>Enagria angulifera</i> (Spaeth, 1913)	Neotropical
	<i>Enagria ovata</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Eurypepla calochroma</i> (Blake, 1965)	Neotropical
	<i>Physonota alutacea</i> (Boheman, 1854)	Nearctic and Neotropical
	<i>Physonota attenuata</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Physonota disjuncta</i> (Chevrolat, 1834)	Neotropical
	<i>Physonota turgida</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Platycycla deruta</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
Mesomphaliini	<i>Stolas illustris</i> (Chevrolat, 1834)	Neotropical
	<i>Stolas punicea</i> (Boheman, 1850)	Neotropical
Dorynotini	<i>Dorynota</i> (s.s.) <i>aurita</i> (Boheman, 1862)	Neotropical
	<i>Dorynota</i> (s.s.) <i>monoceros</i> (Germar, 1824)	Neotropical
	<i>Dorynota</i> (s.s.) <i>pubescens</i> (Blake, 1939)	Neotropical
	<i>Dorynota</i> (s.s.) <i>pugionata</i> (Germar, 1824)	Neotropical
	<i>Omoteina humeralis</i> (Olivier, 1808)	Neotropical
	<i>Paranota ensifera</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Paratrikona lerouxii</i> (Boheman, 1854)	Neotropical
	<i>Paratrikona turritella</i> (Blake, 1937)	Neotropical
Aspidimorphini	<i>Aspidimorpha</i> (s.s.) <i>adhaerens</i> (Weber, 1801)	Australian
	<i>Aspidimorpha</i> (s.s.) <i>australasiae</i> (Boisduval, 1835)	Australian
	<i>Aspidimorpha</i> (s.s.) <i>bilobata</i> Boheman., 1856	Oriental
	<i>Aspidimorpha</i> (s.s.) <i>deusta</i> (Fabricius, 1775)	Australian and Oriental
	<i>Aspidimorpha</i> (s.s.) <i>milliaris</i> (Fabricius, 1775)	Oriental
	<i>Aspidimorpha</i> (<i>Megaspidomorpha</i>) <i>chlorotica</i> (Olivier, 1808)	Ethiopian
	<i>Conchyloctenia hepatica</i> (Boheman, 1854)	Ethiopian
	<i>Conchyloctenia signatipennis</i> (Boheman, 1854)	Ethiopian
	<i>Conchyloctenia tripuncticollis</i> (Boheman, 1862)	Ethiopian
	<i>Hybosinota nodulosa</i> (Boheman, 1854)	Ethiopian
	<i>Laccoptera</i> (s.s.) <i>aurosa</i> (Fairmaire, 1891)	Ethiopian
	<i>Laccoptera</i> (s.s.) <i>excavata</i> Boheman, 1855	Ethiopian
	<i>Laccoptera</i> (<i>Orphnodella</i>) <i>corrugata</i> (Sahlberg, 1823)	Ethiopian
	<i>Laccoptera</i> (<i>Laccopteroidea</i>) <i>tredecimpunctata</i> (Fabricius, 1801)	Oriental
	<i>Laccoptera</i> (<i>Patrisma</i>) <i>murrayi</i> (Boheman, 1862)	Ethiopian
	<i>Laccoptera</i> (<i>Sindiola</i>) <i>novemdecimnotata</i> (Boheman, 1855)	Oriental

Character list

Larva.

0. Total number of lateral scoli in mature larvae: 12 (0); 14 (1); 16 (2) 17 (3) (CI = 1; RI = 1).

Adult, head.

- Degree of coverage of head by pronotum in dorsal view: fully exposed (0); slightly exposed (1); completely covered (2) (CI = 0.40; RI = 0.50).
- Surface of upper region of frons on head in frontal view: flattened (0); elevated (1) (CI = 0.05; 0.56).
- Punctures on surface of frons on head in frontal view: absent (0); present (1) (CI = 0.07; 0.13).
- Shape of frontal sulcus on head in frontal view: straight (0); convex (1) (CI = 0.4; RI = 0.23).
- Shape of head: flattened (0); transverse (1); circular (2) (CI = 0.25; 0.71).
- *Frontal calli: absent (0); present (1) (CI = 0.09; RI = 0.76).
- *Dorsofrontal, seta: absent (0); present (1) (CI = 0.18; RI = 0.52).
- Head stridulatory file in males: absent (0); present (1) (CI = 0.10, RI = 0.62).
- Position of insertions of antennae: above frons (0); between eye and front (1); between eye and mouth (2) (CI = 0.50; RI = 0.50).
- Shape of antennomeres III-X: quadrate (0); slightly serrate (1); filiform (2) (CI = 0.10; RI = 0.51).
- Length of antennae: extending to basal margin of pronotum (0); extending beyond basal margin of pronotum (1) (CI = 0.05; RI = 0.48).

12. Number of glabrous antennomeres: 0 (0); 2 (1); 4 (2); 5 (3); 6 (4); 7 (5); 3 (6) (CI = 0.21; RI = 0.43).
13. Vento marginal groove in antennae: absent (0); present (1) (CI = 0.09; RI = 0.75).
14. *Degree of coverage of scape by the antennal sockets: not covered (0); slightly covered (1); fully covered (2) (CI = 0.07; RI = 0.32).
15. Antennal groove: absent (0); present (1) (CI = 0.12; RI = 0.53).
16. *Number of frontal grooves: 0 (0); 1 (1); 3 (2) (CI = 0.50; RI = 0.50).
17. *Gena in lateral view: not exposed (0); partially or well exposed (1) (CI = 0.05; RI = 0.32).
18. Frontoclypeus shape: almost square (0); rectangular (1); trapezoidal (2); triangular (3) (CI = 0.08; RI = 0.39).
19. *Frontoclypeus length/width: length less than one times its width (0); length less than twice its width (1); length more than twice than its width (2); length more than three times its width (3) (CI = 0.08; RI = 0.45).
20. Shape of frontoclypeus apex: flat (0); concave (1) (CI = 0.09; RI = 0.09).
21. Apex of clypeus with punctation deeply impressed: absent (0); present (1) (CI = 0.14; RI = 0).
22. Clypeus not fused with the frons: absent (0); present (1) (CI = 0.33; RI = 0.71).
23. Frontoclypeus groove: absent (0); present (1) (CI = 0.06; RI = 0.11).
24. Apex projected in frontoclypeus: absent (0); present (1) (CI = 0.06; RI = 0.41).
25. Shaped of distal margin of labrum: entire (0); emarginated (1) (CI = 0.11; RI = 0.20).
26. Surface of labrum: excavated (0); flat (1); convex (2); grooved horizontally (3) (CI = 0.09; RI = 0.36).
27. Shape of antero-lateral line of labrum: round (0); straight (1); concave (2) (CI = 0.05; RI = 0.40).
28. *Degree of coverage of mouthparts by prosternal collar: completely free (0); partially free (1); completely covered (2) (CI = 0.06; RI = 0.29).
29. Prosternal collar: incomplete (0); complete (1) (CI = 0.11; RI = 0.27).
30. Lateral margin of prosternal collar: smooth (0); modified (1) (CI = 0.33; RI = 0.33).
- Adult, thorax.*
31. Shape of pronotum: oval (0); semicircle (1); rectangular (2); almost square (3); pentagonal (4) (CI = 0.13; RI = 0.43).
32. *Pronotum length/width: length less than one times its width (0); length less than twice its width (1); length more than twice than its width (2); length more than three times its width (3) (CI = 0.11; RI = 0.20).
33. Widest part of pronotum: at base (0); at middle (1); at front (2) (CI = 0.07; RI = 0.20).
34. Anterolateral tricobothrium in pronotum: absent (0); present (1) (CI = 1; RI = 1).
35. Posterolateral tricobothrium in pronotum: absent (0); present (1) (CI = 0.5; RI = 0).
36. Lateral shape (edge) of explanate margin of pronotum: parallel (0); curved (1); emarginated (2) (CI = 0.08; RI = 0.38).
37. *Anterior margin of pronotum bent forward: absent (0); present (1) (CI = 0.09; RI = 0.16).
38. Pronotal anterior lamella: absent (0); present (1) (CI = 0.50; RI = 0.66).
39. Anterior margin shape of pronotum: straight (0); curved (1); concave (2) (CI = 0.18; RI = 0.47).
40. Secondary dorsal margin in pronotum: absent (0); present (1) (CI = 0.20; RI = 0.27).
41. Shape of primary dorsal margin of pronotum: straight (0); curved (1); concave (2) (CI = 0.13; RI = 0.27).
42. Anterior extension of elytra lamellae: absent (0); present (1) (CI = 0.09; RI = 0.61).
43. Bulging structure on each mid-lateral region of elytron: absent (0); present (1) (CI = 0.07; RI = 0.53).
44. Elytra with dorsum tuberculate: absent (0); present (1) (CI = 0.07; RI = 0.53).
45. Dorsal line of elytra in profile: flattened (0); rounded (1); angulate (2); profoundly acute, forming a spine (3) (CI = 0.15; RI = 0.50).
46. Broadest point of elytra in dorsal view: between the base and posterior tangent line of elytral umbon (0); between posterior tangent line of elytral umbones and middle (1); at apex (2) (CI = 0.10; RI = 0.39).
47. Setae on elytral surface: absent (0); present (1) (CI = 0.20; RI = 0.66).
48. Elytra with dorsum striate: absent (0); present (1) (CI = 0.06; RI = 0.39).
49. Punctures on elytral surface: absent (0); present (1) (CI = 1; RI = 1).
50. Elytra punctures: in rows (0); irregular (1) (CI = 0.05; RI = 0.55).
51. Discal punctation of elytra: deeply impressed (0); shallowly impressed (1) (CI = 0.12; RI = 0.22).
52. *Apex of elytra with deeply impressed punctation: absent (0); present (1) (CI = 0.50; RI = 0).
53. *Discal edge of elytra with deeply impressed punctation: absent (0); present (1) (CI = 1; RI = 1).
54. *Elytra length/width: length less than one times its width (0); length less than twice its width (1); length more than twice its width (2) (CI = 0.06; RI = 0.32).
55. Length of basal margin of elytra: as broad as pronotum basal margin (0); broader than pronotum basal margin (1) (CI = 0.07; RI = 0.14).
56. Basal margin surface of elytra: smooth (0); crenulate (1) (CI = 0.07; RI = 0.47).
57. Shape of basal margin of elytra: not sinuate (0); sinuate (1); bisinuate (CI = 0.08; RI = 0.27).
58. *Lateral margin orientation of elytra: ventral (0); Lateral (= horizontal) (1) (CI = 0.25; RI = 0.57).
59. Transparency of elytral lamellae: translucent (0); opaque (1) (CI = 0.50; RI = 0.60).
60. Surface of lateral edge of elytra: smooth (0); serrate (1) (CI = 0; RI = 0).
61. Shape of humeri: flat (0); protuberant (1) (CI = 0.05; RI = 0.38).

62. Shape of scutellum: rectangular (0); round (1); triangular (2); rhomboid (3) (CI = 0.23; RI = 0.23).
63. Apex of elytra bare: absent (0); present (1) (CI = 0.04; RI = 0.50).
64. *Anterior portion of epipleura overlapping metepisternum: absent (0); present (1) (CI = 0.14; RI = 0.72).
65. Ventral longitudinal carina of elytra: absent (0); present (1) (CI = 0.07; RI = 0.70).
66. Apex of prosternal process: not expanded (0); expanded (1) (CI = 0.05; RI = 0.14).
67. *Surface of prosternal process: not punctate (0); punctate (1) (CI = 0.16; RI = 0.47).
68. Prosternal process grooved: absent (0); present (1) (CI = 0.06; RI = 0.44).
69. Shape of apex of prosternal process: rounded (0); truncate (1); bilobed (2); acute (3) (CI = 0.07; RI = 0.30).
70. Surface of mesosternum: grooved (0); not grooved (1) (CI = 0.25; RI = 0.40).
71. Margin of mesocoxa punctate: absent (0); present (1) (CI = 0.08; RI = 0.64).
72. Claws: asymmetric (0); symmetric (1) (CI = 0.25; RI = 0.62).
73. Position of claws: parallel (0); divergent (1) (CI = 0.25; RI = 0.70).
74. Protarsal claws: simple (0); appendiculate (1) (CI = 0.25; RI = 0.88).
75. Protarsal claws with pectens in the internal surface: absent (0); present (1) (CI = 0.11; RI = 0.77).
76. Protarsal claws with pectens in the external surface: absent (0); present (1) (CI = 0.12; RI = 0.75).
77. Mesotarsal claws: simple (0); appendiculate (1) (CI = 0.25; RI = 0.86).
78. Mesotarsal claws with pectens in the internal surface: absent (0); present (1) (CI = 0.5; RI = 97).
79. Mesotarsal claws with pectens in the external surface: absent (0); present (1) (CI = 0.20; RI = 0.90).
80. Metatarsal claws: Simple (0); appendiculate (1) (CI = 0.25; RI = 0.88).
81. Metatarsal claws with pectens in the internal surface: absent (0); present (1) (CI = 50; RI = 97).
82. Metatarsal claws with pectens in the external surface: absent (0); present (1) (CI = 0.25; RI = 0.93).

Adult, abdomen.

83. *Apex shape of pygidium: rounded (0); truncate (1) (CI = 0.14; RI = 0).
84. *Pygidium pubescence length: not exceeding the apex (0); exceeding the apex (1) (CI = 0.04; RI = 0.40).
85. *Pygidium punctures: superficial (0); deeply impressed (1) (CI = 0.04; RI = 0.42).

Genitalia, male.

86. Shape of apex margin of aedeagus: rounded (0); straight (1); mucronate (2); emarginated (3) (CI = 0.1; RI = 0.33).
87. *Apex of aedeagus notably wider: absent (0); present (1) (CI = 1; RI = 1).

88. Ostium length: short (0); long (1) (CI = 0.04; RI = 0.39).
89. Shape of ostium: inverted 'u' (0); rectangular (1); almost square (2); oval (3) (CI = 0.13; RI = 0.20).
90. *Aedeagus in lateral view: aedeagus slightly curved (0); aedeagus moderately curved (1); aedeagus strongly curved (2); straight (3) (CI = 0.08; RI = 0.26).

Genitalia, female.

91. *Shape of apex of spermatheca: acute (0); rounded (1); straight (2) (CI = 0.09; RI = 0.35).
92. Velum in spermatheca: absent (0); present (1) (CI = 0.11; RI = 0.11).
93. Position of gland and spermathecal duct: proximate (0); distant (1) (CI = 0.11; RI = 0.33).
94. Shape of spermathecal duct: not coiled (0); weakly coiled (1); tightly coiled (2); loosely folded (3) (CI = 0.10; RI = 0.34).
95. Proportion width of receptacle/width distal part of spermatheca: less than one times the apex (0); more than one times the apex (1); more than twice but less than three times the apex (2); more than three times the apex (3) (CI = 0.07; RI = 0.27).
96. Direction of vasculum apex in female genitalia: toward the opening (0); toward the same direction with posterior region of vasculum (1); toward the opposite direction of vasculum opening (2) (CI = 0.06; RI = 0.31).

Phylogenetic analysis

The matrix was compiled using WINCLADA (Nixon, 2002). Parsimony analyses were carried out in TNT1.5 (Goloboff & Catalano, 2016) under equal weights (EW) using the 'New Technology Search' algorithms. The consensus was stabilized 10 times with factor 90, employing Sectorial search, Ratchet, Tree drift, and Tree fusing. The trees were examined in WINCLADA (Nixon, 2002), and unsupported nodes were collapsed. Suboptimal and duplicate trees were discarded. All most parsimonious trees were summarized using a strict consensus tree constructed in WINCLADA (Nixon, 2002).

To explore the effect of homoplasy on the results of the first analysis, a second analysis was performed under implied weights (IW) (Goloboff, 1993), with constants of concavity (k) set to different integer values of 1–11, where 1 is the most severely weighted against homoplastic characters. Implied weights analyses were also conducted using the heuristic traditional search algorithm of TNT, with 1000 replicates of Wagner trees constructed with random taxon addition followed by tree bisection reconnection branch swapping, holding 20 trees during each replication.

Clade support was assessed by the frequency of occurrence of clades among the trees that resulted from different values of k . For this, we used the algorithm of the majority consensus in WINCLADA. The percentage of occurrence was written onto the tree with the best fit obtained from the IW analyses.

Bayes factor comparison was used to contrast the hypothesis that Cassidini are a monophyletic group, with the alternative

hypothesis that they are not a monophyletic group. To do this, we compared an unconstrained analysis with a constrained analysis in which Cassidini are constrained to monophyly. Bayesian analyses were conducted in MRBAYES v3.2.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). The dataset was run under Mk1 (Lewis, 2001), which assumes equal state frequencies. Four Markov chain Monte Carlo analyses were run for 10 million generations and sampled every 1000th generation, with the first 25% of trees discarded as burn-in.

Results

The matrix had a total of 9021 cells, with 248 cells coded as missing (?) and 27 cells as inapplicable (-).

Constrained and unconstrained Bayesian analyses were compared calculating Bayes factors using the harmonic mean of the estimated marginal likelihoods (Kass & Raftery, 1995; Nylander *et al.*, 2004). The value of the test statistics was 0.001, and the result of the test did not favour any of the models; however, the Bayesian tree topology reflected a nonmonophyletic Cassidini.

Parsimony analysis using equal weights

The analysis of the data matrix under EW resulted in 177 trees with a length of 1297 steps (CI=0.11, RI=0.50). The consensus tree was poorly resolved (Fig. 1).

Cassidini were not recovered as monophyletic, with the species of Aspidimorphini nested within it. Therefore, the latter should be included within the tribe Cassidini. Three clades (A, B, and C) are relevant for taxonomic considerations and will be discussed later.

Clade A includes two clades, clade B with the species sampled from Ischyrosonychini, and clade C with species belonging to Cassidini and Aspidimorphini. Ischyrosonychini were recovered as sister to Cassidini (including Aspidimorphini). Clade A was supported by a unique apomorphy (8:1 head stridulatory file present) and four homoplastic character states (1:2 head completely covered by pronotum in dorsal view; 7:1 dorsofrontal setae present; 39:1 anterior margin of pronotum curved; 59:0 elytral lamellae translucent).

Clade C comprises all species sampled from Cassidini and Aspidimorphini; the relationship between the sampled genera was not clear. This clade is supported by six apomorphies (0:2 16 lateral scoli in mature larvae; 6:1 frontal calli present; 78:1 mesotarsal claws with pectens in the internal surface; 79:1 mesotarsal claws with pectens in the external surface; 81:1 metatarsal claws with pectens in the internal surface; 82:1 mesotarsal claws with pectens in the external surface) and ten homoplastic character states (2:1 surface of upper region of frons on head elevated in frontal view; 4:0 straight frontal sulcus on head in frontal view; 12:5 seven antennomeres glabrous; 13:1 ventro-marginal groove in antennae present; 19:1 frontoclypeus length less than twice its width; 28:1 mouthparts partially free; 54:1 elytra length less than twice its width; 65:0 ventral longitudinal carina of elytra absent; 75:1

protarsal claws with pectens in the internal surface; 88:0 short ostium).

Parsimony analysis using implied weights

The analyses under IW with different concavities ($k = 1-11$) did not recover Cassidini as monophyletic. The cladogram with $k = 11$ was selected for comparison with the trees from other analyses, as it presents the majority of the clades obtained for all concavities (Goloboff *et al.* 2008), and it was 43 steps longer than the most parsimonious trees under EW (Fig. 2). According to this topology and with the rest of concavities, Cassidini should include Ischyrosonychini and Aspidimorphini (clade A) if it is to remain monophyletic. Clade A had the same composition of species as clade A from the EW analysis, and was strongly supported with a frequency of occurrence of 100%. It was supported by six homoplastic character states (1:2 head in dorsal view completely covered by pronotum; 8:1; 39:1; 43:1; 59:0; 93:1 distant position of the gland and spermathecal duct). Character 43:1 was not present in this branch under EW as it supported clade B; with a better resolution in the topology (EW), it supported the species of Ischyrosonychini as part of the clade A (Fig. 1).

In the EW analysis the homoplastic character state 7:1 supported the clade containing the species of Ischyrosonychini, Cassidini and Aspidimorphini (Fig. 1). Although this character could be expected to support clade A under IW, with a better resolution this character became ambiguous.

Clade B contains the sampled species of Cassidini, Aspidimorphini and the two species of *Enagria* Spaeth, 1913 (Ischyrosonychini). It is supported by a unique apomorphy (0:2 16 lateral scoli in mature larvae) and two homoplastic character states (19:1 length of clypeus less than twice its width; 43:0 bulging structure on each mid-lateral region of elytron absent), it has a frequency of occurrence of 100%. Clade C contains all the sampled species of Aspidimorphini nested with species of Cassidini and is supported by two homoplastic character states (12:4 six glabrous antennomeres; 71:1 margin of mesocoxa punctate).

None of the genera of Cassidini that were sampled by more than one species were recovered as monophyletic in either the EW or IW analyses, except for *Metriionella* Spaeth (EW and IW) and *Hypocassida* Weise (EW and IW). *Coptocyclus* Chevrolat was represented by six species belonging to four of five subgenera. Only subgenus *Coptocyclus* (*Psaldonota*) was recovered as monophyletic in the EW and IW analyses.

Discussion

Systematics of Cassidini

Following the results presented here, it is evident that the current classification of Cassidini is inadequate. The EW and IW analyses corroborated that Aspidimorphini should be part of Cassidini. Riley (1986) and Borowiec (1995) had already considered this hypothesis; however, later authors did not accept this idea, mainly because Cassidini would then comprise

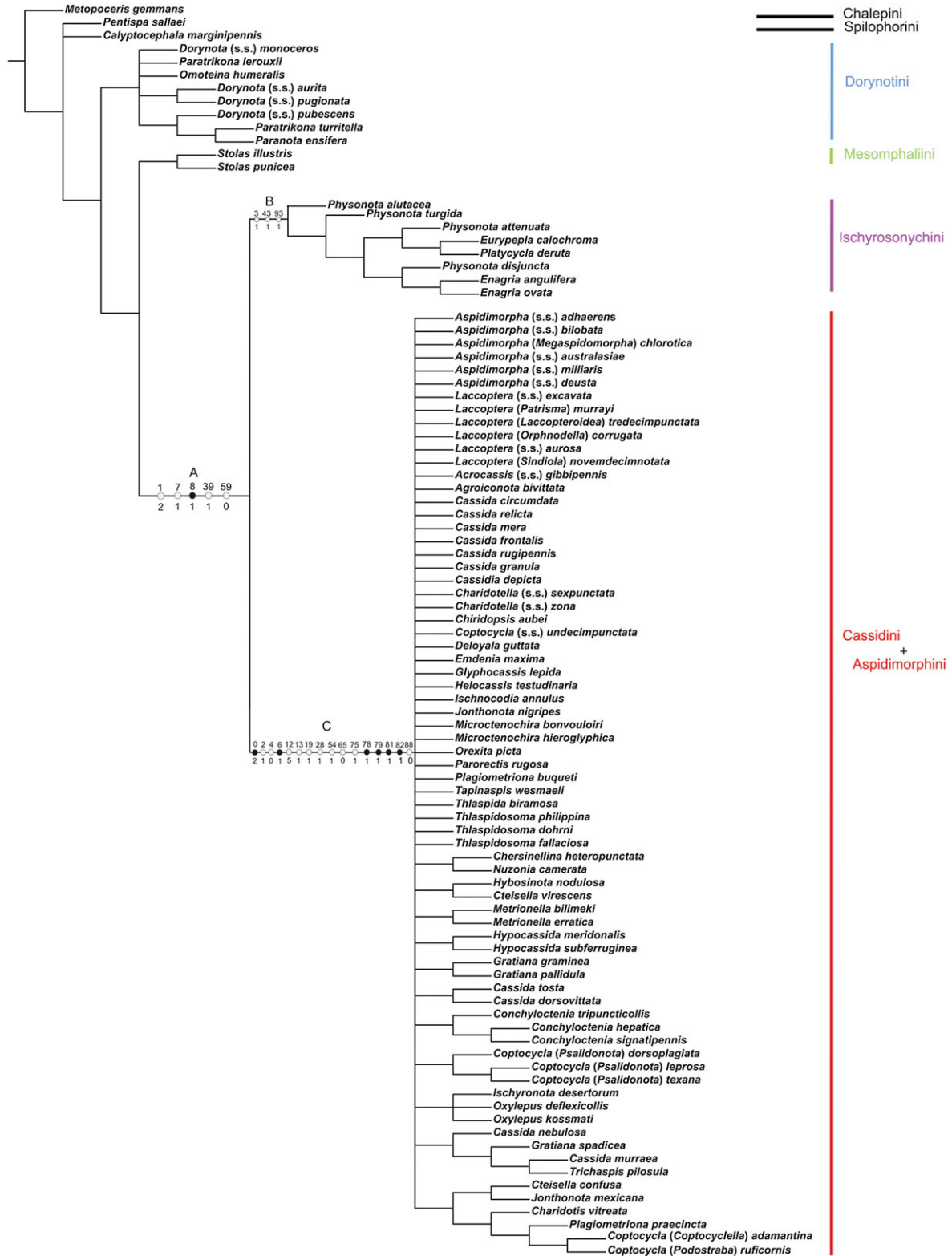


Fig. 1. Strict consensus of the 177 most parsimonious trees (L = 12 97, consistency index = 0.11, retention index = 0.50) under equal weighting. Black circles indicate unique character changes; white circles indicate parallelism or reversals. The numbers above each circle represent the character and the number below each circle represents the character state. Letters A–C refer to clades mentioned in the text. [Colour figure can be viewed at www.onlinelibrary.com].

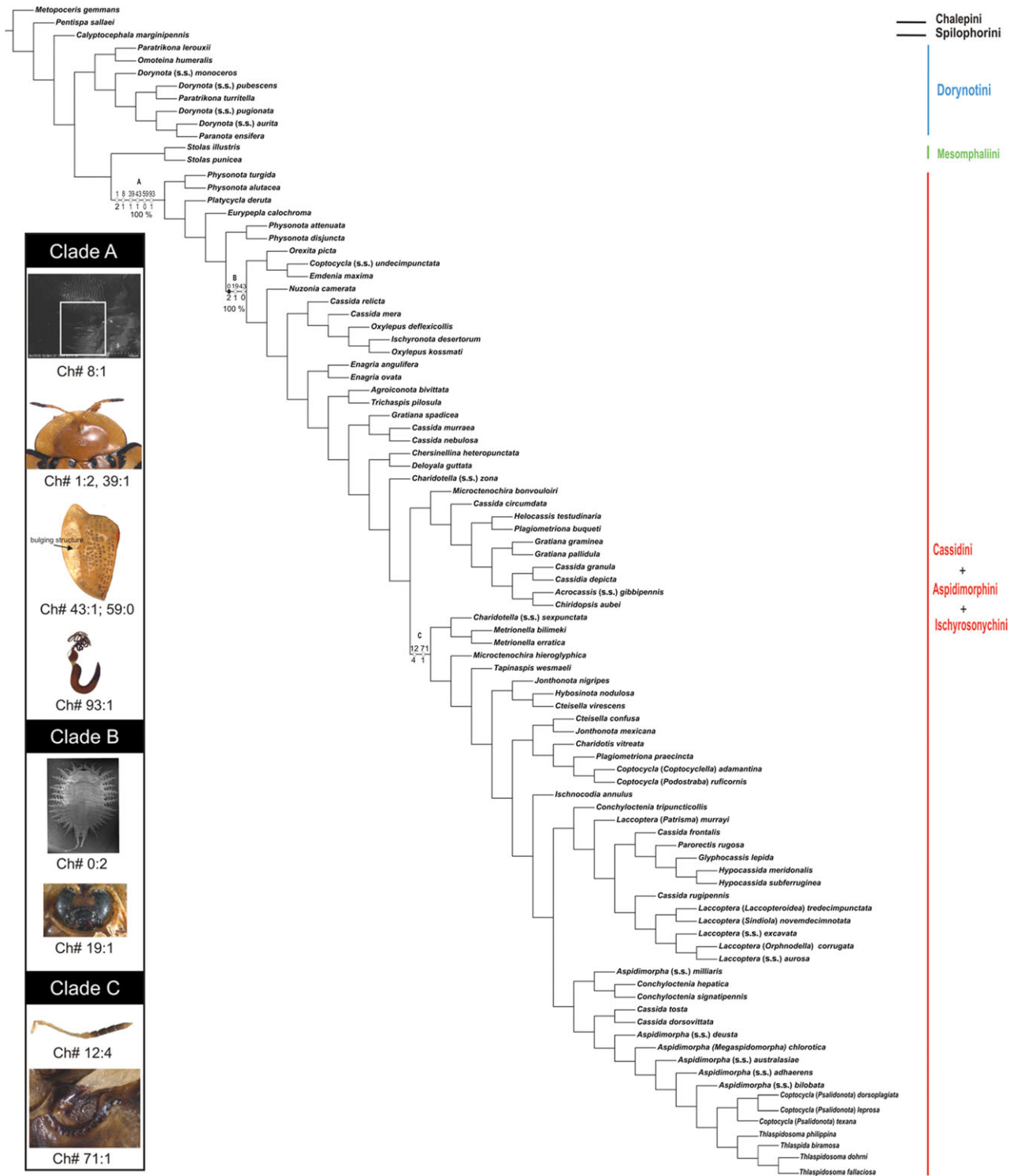


Fig. 2. Single cladogram obtained under implied weighting with $k = 11$, showing the characters that support clades A, B and C. White circles indicate parallelism or reversals. The numbers above each circle represent the character and the number below each circle represents the character state. The bigger number below the branches corresponds to the frequency of occurrence of the clade in the trees resulting from different values of k . Letters A–C refers to clades mentioned in the text. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com].

more than a half of the species and genera of Cassidinae (Świętojańska, 2001).

In a recent molecular phylogeny of Coleoptera performed by Bocak *et al.* (2014), Cassidini also emerged as nonmonophyletic, as the two species of Aspidimorphini were nested within the species of Cassidini. A DNA-based tree of Cassidinae is under way, and in a preliminary analysis, Aspidimorphini were nested with species of Cassidini (C.S. Chaboo, personal communication). Hence, based on our phylogenetic analysis and the previous hypotheses, there is no doubt that Aspidimorphini should be included in Cassidini. We consider Aspidimorphini a junior synonym of Cassidini. Moreover, our results also suggest the inclusion of Ischyrosomychini in Cassidini.

Although Shin (2015) found that Cassidini + Aspidimorphini did not share a most recent common ancestor with Ischyrosomychini, the sampling was not comprehensive enough to corroborate our hypothesis. Further taxonomic and phylogenetic studies of the genera belonging to this large group and the inclusion of bionomics evidence should help to clarify the relationship within Cassidini s.l. and consolidate a natural classification.

The head stridulatory file is the autapomorphy that supports Cassidini s.l. (Figs 1, 2). This character has been found in some species of leaf-mining beetles, the sister group of the remaining Cassidinae, and it may thus have evolved independently (Schmitt, 1994; Hsiao & Windsor, 1999). The morphology of this stridulatory file is variable (Shin, 2015), so a further study of this character could help in recognizing species groups. The rounded anterior margin of pronotum (39:1) had already been suggested as a diagnostic character for Cassidini by Riley (1986) (Fig. 2). The other characters that support Cassidini s.l. are the bulging structure in elytra (43:1) and the translucent elytral lamellae (59:0); diversity in colouration, shape, proportion, and surface texture makes the cassidinae elytra complex (Chaboo, 2007), but they still provide phylogenetic signal. The last character is the distant position of the gland and spermathecal duct. Female genitalia have been poorly studied among Cassidinae; however, their morphological structure should allow the diagnosis of species or groups of species (Chaboo, 2002; Borowiec & Opalińska, 2007; Borowiec & Skuza, 2004; Borowiec & Pomorska 2009; López-Pérez *et al.*, 2016).

Taxonomic implications within Cassidini

Cassida is the largest genus in Cassidini. The polyphyly of this genus is not surprising. The same result was obtained in previous analyses with molecular and morphological evidence (Hsiao & Windsor, 1999; Chaboo, 2007). Some species of *Cassida* have been transferred to different genera, not just those belonging to Cassidini. A wide systematic study is needed to circumscribe *Cassida* as a natural group.

The subgenus *Psaldonota* is recovered as monophyletic in all the analyses. With an extended revision, this group may be revalidated as a genus.

Plagiometriona Spaeth is closely related to *Helocassis* Spaeth and *Coptocycla*. These genera have had a close taxonomic history. Recently, Sekerka (2016) transferred *Plagiometriona*

ramosa (Boheman) to *Helocassis* as it has a head with frontoclypeal sulci, which is absent in *Plagiometriona*. According to the observations made for this study, *Helocassis testudinaria* (Boheman) does not have a head with frontoclypeal sulci. Thus, our results suggest that *H. testudinaria* should be transferred back to *Plagiometriona*.

Morphological remarks

The phylogenetic analysis of Chaboo (2007) included 16 larval characters. There are other studies where it has been argued that larval characters are important in supporting higher-level taxa (Meier & Lim, 2008). The number of lateral scoli in mature larvae has been identified as a diagnostic character for Dorynotini, Casidines and Aspidomorphines by Świętojańska (2009); this is corroborated by our results. However, this author mentioned that in Dorynotini the 17th lateral scoli is a prominent lateral branch of scoli of the first or second pair. A detailed morphological study of the larvae of Dorynotini could verify the number of lateral scoli in this tribe.

According to Świętojańska (2001), the pectinate claws have been attributed to Aspidimorphini since the tribe was first proposed (Chapuis, 1875). Hincks (1952), based on the unpublished manuscript of Spaeth, considered two tribes for the species with pectinate claws, Aspidomorphini (he changed the name from Aspidimorphini to Aspidomorphini) and Charidotini. For Cassidini, the pectinate claws were mentioned until Riley (1986) used this character to synonymize Charidotini with Cassidini, also suggesting the synonymy with Aspidimorphini. The pectinate claws have a range of character states, as Riley (1986) mentioned. The presence of pectines in each leg and in each surface appears to have evolved independently many times within Cassidini s.l. Riley (1986) suggested that the enlarged pectines present in the generic grouping Charidotis and in the aspidimorphine genera have evolved independently at least twice, once in the Old World aspidomorphines and again in certain genera of casidines of the New World; however, our results show that the pectines in the interior claw face of the mesotarsal and metatarsal have only one origin (Fig. 3).

Riley (1986) and Sekerka (2016) used the shape of the head (character 5) to diagnose Cassidini versus Ischyrosomychini. Based on this evidence, Sekerka (2016) transferred *Orexitia* Spaeth and *Aidoia* Spaeth from Cassidini to Ischyrosomychini, because these genera have a transverse head with small eyes (Fig. 4B) and a similar tarsi structure to Ischyrosomychini; Cassidini, on the other hand, have circular heads, mostly with large eyes. In our study, the transverse head is a homoplastic character state that supports the clade containing not only species of Cassidini s.s. and Ischyrosomychini s.s., but also species of Aspidimorphini s.s. and Mesomphaliini (Fig. 4A). Therefore, we suggest that the shape of the head is not a reliable character to diagnose tribes.

Male and female genitalia of Cassidinae have been used as diagnostic characters in some studies (Chaboo, 2002; López-Pérez *et al.*, 2016). According to Świętojańska (2001), the male genitalia of aspidimorphines show some differences,

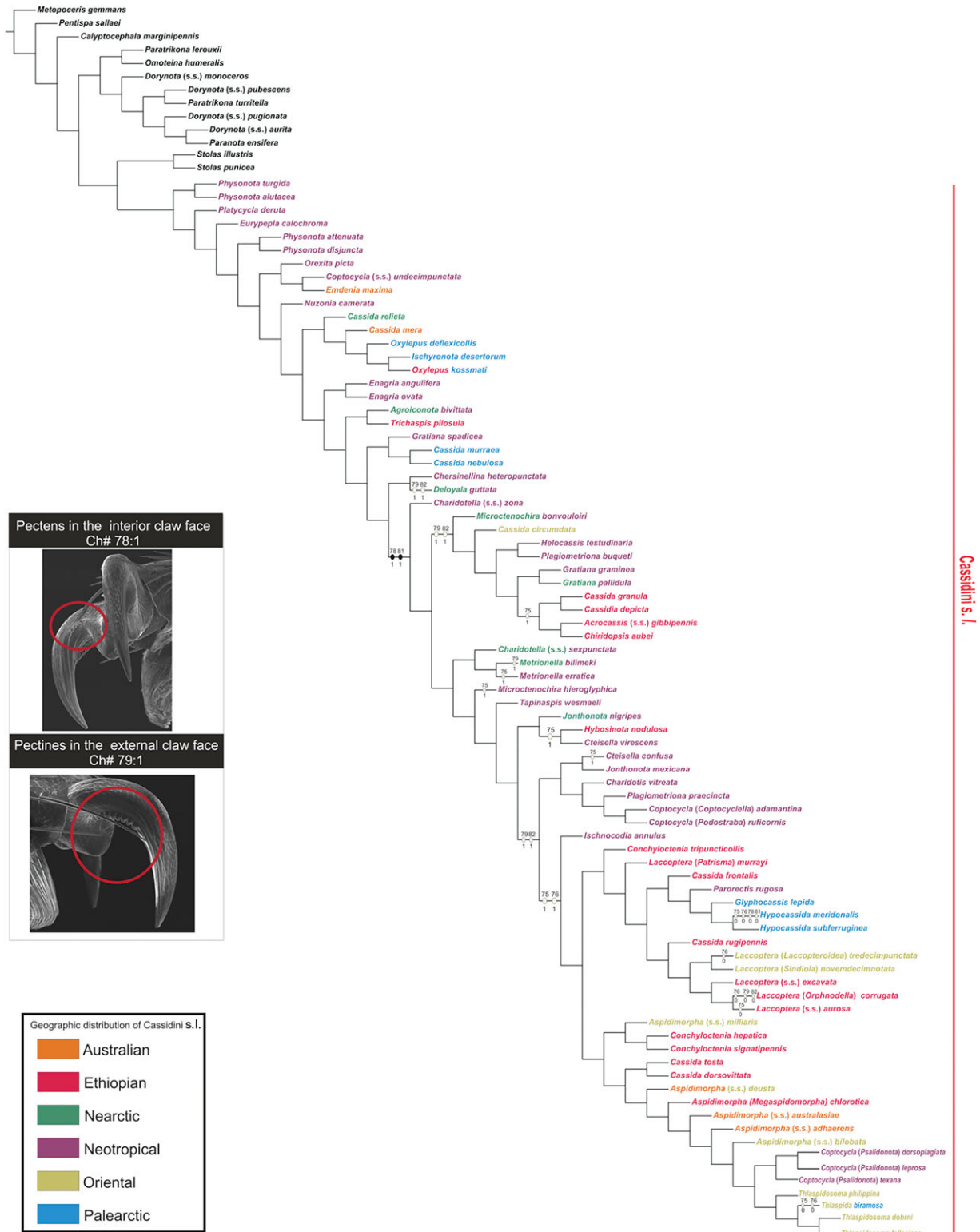


Fig. 3. Single cladogram obtained under implied weighting with $k = 11$, showing the character states of characters 75, 76, 78, 79, 81, and 82. The colours in the terminals indicate their geographic distribution based on the regions proposed by Morrone (2015). The photographs on the left show the pectens in the interior and external claw face. Black circles indicate presence; white circles indicate absence. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com].

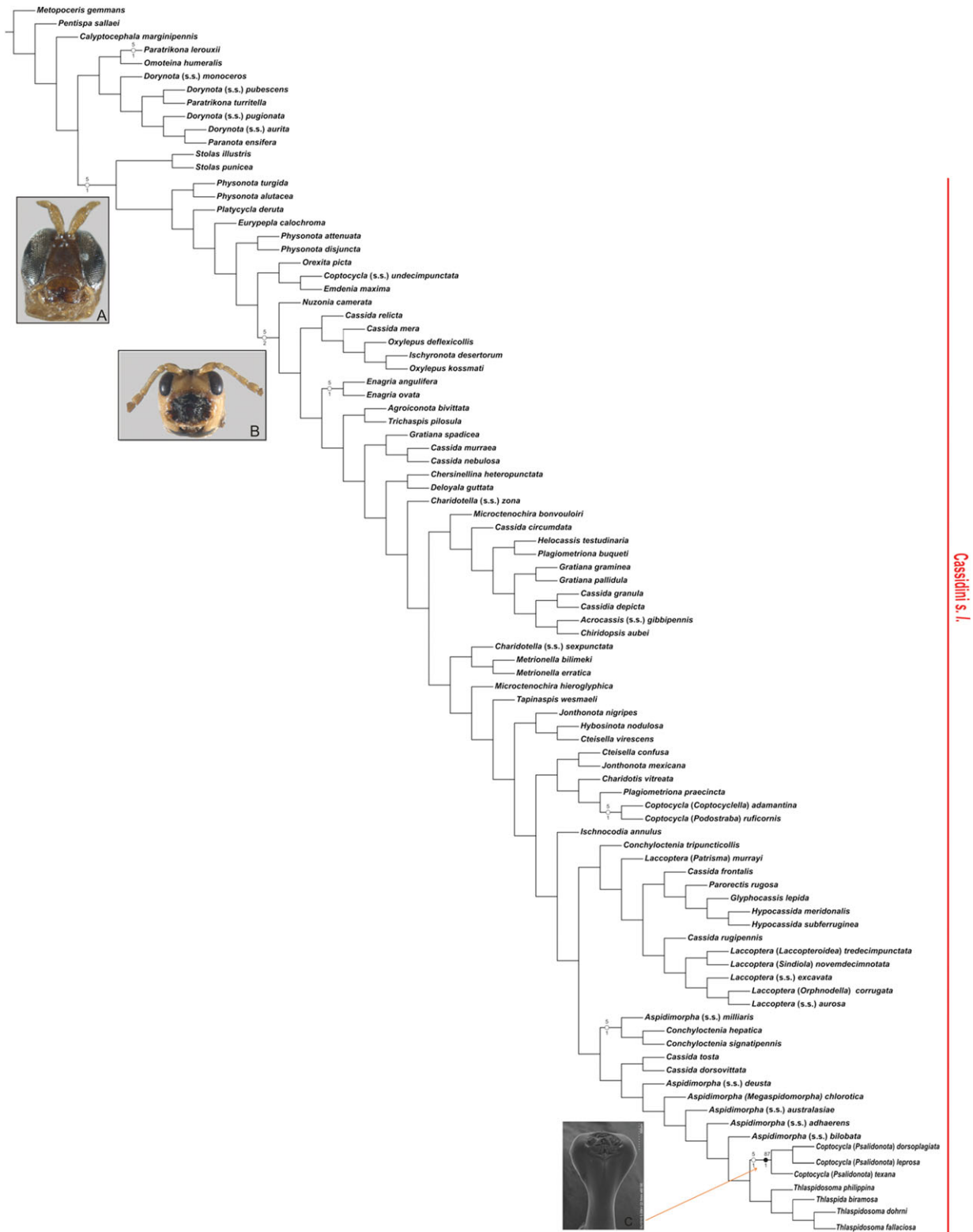


Fig. 4. Single cladogram obtained under implied weighting with $k = 11$, showing the character states of characters 5 and 87. (A) head transverse; (B) head circular; (C) apex of aedeagus notably wider. The black circle indicates unique character changes, and white circles indicate parallelism or reversals. [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com].

which make it possible to recognize species groups. Here the apex of aedeagus notably wider is an apomorphy for the subgenus *Psalidonota* (Fig. 4C). The structure of the spermathecae has also been used to subdivide species groups in Eugensynini and Mesomphaliini (Borowiec & Opalińska, 2007; Borowiec & Skuza, 2004; Borowiec & Pomorska 2009).

Conclusions

Aspidimorphini are the junior subjective synonym of Cassidini. A new extensive analysis could help decide whether Ischyronychini are also part of this group. Based on our sampling and results, it is premature to propose a new classification for Cassidini s.l., but the character matrix and taxon sampling provide a starting point for future studies of this group.

Much of the current internal classification of Cassidini s.l. needs a revision before taxonomy can reflect natural groupings. The field of systematics is evolving and we now know that multiple lines of evidence are needed to firmly resolve phylogenetic relationships; thus, we plan to add information from immature stages, ecology and molecular data in future analyses among the relationships in Cassidini s.l.

Cassidini are the unique tribe among Cassidinae with worldwide distribution, and sometimes the geographic distribution of the species (New and Old World) has been considered to define species. As is shown in Fig. 3, it is important to have a phylogenetic approach to represent the morphological diversity regardless of the geographic distribution of the species.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article under the DOI reference: 10.1111/syen.12280

Table S1. Matrix for the cladistics analysis of the tribe Cassidini (Chrysomelidae: Cassidinae); –, inapplicable character states; ?, not observed.

Acknowledgements

We thank all the curators and collections that provided specimens. We also thank Carlos Balboa, Paulina Cifuentes, Geovanni Rodríguez, Martín Zurita, Michael Schmitt, Thomas Simonsen and three anonymous reviewers for helping to improve the manuscript. We thank Alejandro Torres for assistance with the Bayesian inference analysis, Susana Guzmán for help with the use of the Zeiss equipment, and Berenit Mendoza for the electron micrographs. SL-P thanks Caroline Chaboo for guidance, encouragement, and support; A. Konstantinov, M. Barklay, and D. Logunov for support and assistance during the visits to the NMNH, BMNH, and MMUE; and Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, for its support. SL-P is also grateful to the 'Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado' for funding travel to the entomology collections at BNHM,

NMNH, and MMUE; to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for fellowship support (no. 263538); and to the Institute of Biology (UNAM) for the infrastructure provided. This paper constitutes a partial fulfilment of the Graduate Program in Biological Sciences of the UNAM.

References

- Barrows, E.M. (1979) Life cycles, mating, and color change in tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Coleopterists Bulletin*, **33**, 9–16.
- Bocak, L., Barton, C., Crampton-Platt, A., Chesters, D., Ahrens, D. & Vogler, A.P. (2014) Building the Coleoptera tree-of-life for > 8000 species: composition of public DNA data and fit with Linnaean classification. *Systematic Entomology*, **39**, 97–110.
- Borowiec, L. (1995) Tribal classification of the cassidoid Hispinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera* (ed. by J. Pakaluk and S.A. Slipinski), pp. 451–558. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Borowiec, L. & Opalińska, S. (2007) The structure of the spermathecae of selected genera of Stolaini and Eugensynini (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) and its taxonomic significance. *Annales Zoologici*, **57**, 463–479.
- Borowiec, L. & Pomorska, J. (2009) The structure of the spermathecae of the genus *Stolas* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini) and its taxonomic significance. *Annales Zoologici*, **59**, 201–221.
- Borowiec, L. & Skuza, M. (2004) The structure of spermatheca in the genus *Chelymorphia* Chevrolat, 1837 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) and its taxonomic significance. *Annales Zoologici*, **54**, 439–451.
- Borowiec, L. & Świętojańska, J. (2003) The first instar larva of *Cassida nebulosa* L. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)—a model description. *Annales Zoologici*, **53**, 189–200.
- Borowiec, L. & Świętojańska, J. (2007) Comparative description of last instar larva of *Cassida informis* Boheman, 1862 and *Cassida varians* Herbst, 1799 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, **18**, 297–314.
- Borowiec, L. & Świętojańska, J. (2014) Cassidinae Gyllenhal, 1813. *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles*, Vol. 3 (ed. by R.A.B. Leschen and R.G. Beutel), pp. 198–217. Walter de Gruyter, Berlin, New York, New York.
- Borowiec, L. & Świętojańska, J. (2017) *Cassidinae of the World: An Interactive Manual (Coleoptera: Chrysomelidae)* [WWW document]. URL <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/Introduction.html> [accessed on 3 January 2017].
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A.E. *et al.* (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, **88**, 1–972.
- Chaboo, C.S. (2002) First report of immatures, genitalia and material care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugensynini). *The Coleopterists Bulletin*, **56**, 50–67.
- Chaboo, C.S. (2007) Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **305**, 1:250.
- Chapuis, F. (1875) Famille des phytophages. *Histoire naturelle des insectes, Genera des Coléoptères* (ed. by J.T. Laccordaire), pp. 1–420. Roret, Paris.
- Cho, H.W. & Lee, J.E. (2006) Immature stages of *Glyphocassis spilotota* (Gorham) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) from Korea. *Entomological Research*, **36**, 42–44.
- Evenhuis, N.L. (2017) *The Insect and Spider Collections of the World Webside* [WWW document] URL: <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/codens-inst.html> [accessed on 28 July 2017].

- Goloboff, P.A. (1993) Estimating characters weights during tree search. *Cladistics*, **9**, 83–91.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. (2008) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, **24**, 1–16.
- Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. (2016) TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, **32**, 221–238.
- Gyllenhal, L. (1813) *Insecta Suecica. Classis I. Coleoptera sive Eleuthera, Tomus I (part III), Scaris.*
- Hincks, W.D. (1952) The genera of the Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Transaction of the Royal Entomological Society of London*, **103**, 327–358.
- Hinton, H.E. (1973) Some recent work on the colours of insect and their likely significance. *Proceedings and Transactions of the British Entomological and Natural History Society.*, **1973**, 43–54.
- Hsiao, T.H. & Windsor, D.M. (1999) Historical and biological relationships among Hispinae inferred from 12S MTDNA sequence data. *Advances in Chrysomelidae Biology* (ed. by M.L. Cox), pp. 39–50. Backhuys, Leiden.
- Jolivet, P. (1994) Physiological color changes in tortoise beetles. *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae* (ed. by P.H. Jolivet, M.L. Cox and E. Petitpierre), pp. 331–335. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Jolivet, P., Vasconcellos-Neto, J. & Weinstein, P. (1990) Cycloaexy: a new concept in the larval defence of insects. *Insecta Mundi*, **4**, 133–142.
- Kass, R.E. & Raftery, A.E. (1995) Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, **90**, 773–795.
- Kirk, V.M. (1971) Color changes by adults of the beetle, *Physonota helianti* (Randall) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Coleopterists Bulletin*, **25**, 91–93.
- Lewis, P.O. (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, **50**, 913–925.
- López-Pérez, S. (2017) Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae). *Dugesiana*, **24**, 35–46.
- López-Pérez, S., Zaragoza-Caballero, S. & Chaboo, C.S. (2016) Revision of *Ogdoecosta* Spaeth 1909 with description of *Ogdoecosta paraflavomaculata* López-Pérez, sp. nov. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini). *Zootaxa*, **4179**, 410–440.
- Macedo, M.V., Flinte, V., Abejanella, A. & Chaboo, C.S. (2015) Three new reports of subsocial tortoise beetles from South America (Chrysomelidae: Cassidinae). *Annals of the Entomological Society of America*, **108**, 1088–1092.
- McKenzie, D. & Large, M. (1998) Multilayer reflectors in animals using green and gold beetles as contrasting examples. *The Journal of Experimental Biology*, **201**, 1307–1313.
- Meier, R. & Lim, G.S. (2008) Conflict, convergent evolution, and the relative importance of immature and adult characters in endopterygote phylogenetics. *Annual Review of Entomology*, **54**, 85–104.
- Monrós, F. & Viana, M.J. (1947) Revisión sistemática de los Hispidae argentinos (Insecta, Coleop. Chrysomeloid.). *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, **42**, 125–324.
- Morrone, J.J. (2015) Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany*, **28**, 81–90.
- Nixon, K.C. (2002) *Winclada ver 1.00.08*. Published by the Author, Ithaca, New York.
- Nylander, J.A.A., Ronquist, F., Huelsenbeck, P. & Nieves-Aldrey, J.L. (2004) Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, **53**, 47–67.
- Riley, E.G. (1986) Review of the tortoise beetle genera of the tribe Cassidini occurring in America North of Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Journal of the New York Entomological Society*, **94**, 98–114.
- Rodrigues F.F. (2011) *Filogenia da tribu Omocerini Hinks, 1952* (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). PhD Thesis, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Brazil.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**, 1572–1574.
- Schmitt, M. (1994) Stridulation in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae* (ed. by P.H. Jolivet, M.L. Cox and E. Petitpierre), pp. 319–325. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Seago, A.E., Brady, P., Vigneron, J.P. & Schultz, T.D. (2009) Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanism in beetles (Coleoptera). *Journal of the Royal Society Interface*, **6**, S165–S184.
- Sekerka, L. (2016) Taxonomic and nomenclatural changes in Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, **56**, 275–344.
- Shin, C. (2015) Phylogeny of the tortoise beetle tribe Ischyrosynchini based on morphological data (Coleoptera: Chrysomelidae). Systematic and morphology of Ischyrosynchini, with an investigation of color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). PhD Thesis, University of Kansas, Kansas City.
- Shin, C., & Davis R. (2015) Observation and histological study on color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). Systematic and morphology of Ischyrosynchini, with an investigation of color change in the Geiger tortoise beetle (Coleoptera: Chrysomelidae), PhD Thesis, University of Kansas, Kansas City.
- Simões, M.V. (2014) Taxonomic revision of the genus *Paranota* Monrós and Viana, 1949 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Dorynotini). *The Coleopterists Bulletin*, **68**, 631–655.
- Staines, C.L. (2002) The new world tribes and genera of hispines (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Proceedings of Entomological Society of Washington*, **104**, 721–784.
- Świętojańska, J. (2001) *A Revision of the Tribe Aspidimorphini of the Oriental Region: (Coleoptera-Chrysomelidae-Cassidinae)*. BS ["Biologica Silesiae"], Wrocław.
- Świętojańska, J. (2004) Comparative description of first instar larvae of *Cassida stigmatica* Suffrian, 1844 and *Cassida rubiginosa* Müller, 1776 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Annales Zoologici*, **58**, 427–438.
- Świętojańska, J. (2005a) Comparative description of first instar larvae of *Cassida nobilis* Linnaeus, 1758 and *Cassida vittata* Villers, 1789 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, **16**, 49–68.
- Świętojańska, J. (2005b) Description of first instar larvae of *Cassida denticollis* Suffrian, 1844, *C. prasina* Illiger, 1798, *C. sanguinolenta* Müller, 1776, and *C. sanguinosa* Suffrian, 1844, (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, **16**, 583–610.
- Świętojańska, J. (2009) *The Immatures of Tortoise Beetles with Bibliographic Catalogue of all Taxa (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)*, Vol. **16**. Biologica Silesiae, Wrocław.
- Świętojańska, J. & Medeiros, L. (2009) Redescription of first and last instar larva of *Cistudinella obducta* (Boheman, 1854) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Annales Zoologici*, **52**, 443–442.
- Verma, K.K. & Kalaichelvan, T. (2004) Polymorphism and microtaxonomy in Chrysomelidae. *New Developments in Biology of the Chrysomelidae* (ed. by P. Jolivet, J.A. Santiago-Blay and M. Schmitt), pp. 213–224. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.

Accepted 5 November 2017

First published online 8 December 2017

CAPÍTULO III

Cassidini *sensu lato* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) de México

Aceptado en la Revista Mexicana de Biodiversidad.

1 López-Pérez y Zaragoza-Caballero Casidinos de México

2 **Cassidini sensu lato (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) de México**

3 **Cassidini sensu lato (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) of Mexico**

4 Sara López-Pérez y Santiago Zaragoza-Caballero*

5 ¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,

6 A.P. 70–153, C.P. 04510, Ciudad de México, México. slopez.p@hotmail.com,

7 zaragoza@ib.unam.mx *

8 **Resumen**

9 México tiene una alta diversidad de casidinos. Cassidini *s. l.* es la tribu con mayor número de
10 especies a nivel mundial en la subfamilia Cassidinae, caso similar para México. En este trabajo se
11 presenta la diagnosis de la tribu y de cada uno de los géneros presentes en México, así como una
12 clave dicotómica para su reconocimiento. Las diagnosis de cada género se complementan con la
13 lista de especies registradas en el país, la ubicación del material tipo, los nombres de las plantas
14 huéspedes y asociadas, así como la distribución de cada especie. En total se registran 122 especies
15 para México, dentro de 20 géneros. *Charidotis flavomarginata* Champion, *Gratiana lutescens*
16 (Boheman) y *Microctenochira varicornis* (Spaeth) se reportan como registros dudosos para el
17 país. Se proporcionan 114 registros estatales nuevos para México y otros más para 13 países. De
18 acuerdo con los registros de las especies de cada género, Veracruz es el estado con la mayor
19 diversidad de especies, seguido de Guerrero y Oaxaca. Aguascalientes, Baja California, Coahuila,
20 Nuevo León, Tlaxcala, Quintana Roo y Zacatecas son estados en donde se registran menos de 5
21 especies.

22 Palabras clave. Diagnosis, nuevos registros, clave taxonómica, distribución.

23 **Abstract**

24 Mexico has a high diversity of tortoise beetles. *Cassidini s. l.* is the the most species-rich tribe
25 worldwide inside Cassidinae, wich is also true for Mexico. In this work, we give the diagnosis for
26 the tribe and for each one of the genera that occurs in Mexico, as well as a dichotomous key for
27 its recognitizion. The diagnosis for each genus is complemented with a list of associated species
28 occurring in México, the location of type material, names of host and associated plants, and the
29 distribution of each species. We recorded 122 species occurring in Mexico, from 20 genera.
30 *Charidotis flavomarginata* Champion, *Gratiana lutescens* (Boheman), and *Microctenochira*
31 *varicornis* (Spaeth) are reported as doubtful records for Mexico. We find 114 new state records
32 for Mexico and 13 new records for other countries. According to the species records for each
33 genus, Veracruz is the state with the highest *Cassidi s. l.* richness, followed by Guerrero and
34 Oaxaca. Aguascalientes, Baja California Sur, Coahuila, Nuevo Leon, Tlaxcala, Quintana Roo,
35 and Zacatecas are the states were less than 5 species are recorded.

36 Keywords. Diagnosis, new records, taxonomic key, distribution.

37 **Introducción**

38 Cassidinae es una de las subfamilias más diversas de Chrysomelidae (Chaboo, 2007).
39 En México se registran más de 300 especies de casidinos *sensu lato* (Ordóñez-Reséndiz, 2014),
40 poco más del 5% de las especies a nivel mundial (Borowiec y Świątojańska, 2014), cifra cercana
41 a las 402 especies reportadas para Brasil, considerado como el país con la mayor riqueza de
42 casidinos (Sekerka y Borowiec, 2015). El estudio bionómico y sistemático de los casidinos
43 mexicanos ha sido poco abordado, la información taxonómica del grupo se concentra

44 principalmente en las descripciones originales, donde la mayoría son sintéticas y no permiten una
45 determinación pronta de los taxones.

46 Existen contribuciones recientes que han generado información nueva que permite
47 comprender la taxonomía y ecología del grupo (Córdova-Ballona y Sánchez-Soto, 2008; García-
48 Robledo et al., 2014; López-Pérez 2016a; 2017; López-Pérez et al., 2015; Martínez-Sánchez,
49 2010; Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017; Sánchez-Soto, 2016; Sandoval-Becerra et al.,
50 2015, 2016; Staines, 2006; Tejas et al., 2011). Sin embargo, dada la diversidad de los casidinos
51 aún falta recabar información sobre la historia natural, morfología de estados inmaduros y
52 ecología de las distintas tribus de Cassidinae presentes en México.

53 De las 37 tribus registradas a nivel mundial (Borowiec y Świętojańska 2014) en
54 México se han registrado 12 (Ordóñez-Reséndiz, 2014). Sin embargo, de acuerdo con un análisis
55 filogenético basado en caracteres morfológicos, las tribus Aspidimorphini e Ischyrosomychini se
56 incluyen dentro de la tribu Cassidini formando Cassidini *s. l.* (López-Pérez et al., 2017).

57 Cassidini *s. l.* es la tribu con mayor número de especies registradas a nivel mundial,
58 caso similar para México donde se registran 120 especies dentro de 20 géneros (Ordóñez-
59 Reséndiz, 2014). Del total de las tribus presentes en México, Cassidini *s. l.* representa más del
60 30% de la diversidad de las especies de casidinos mexicanos.

61 Las larvas y adultos de Cassidini *s. l.* al igual que el resto de los casidinos son
62 exclusivamente fitófagos y se relacionan con diversas familias de plantas (ver Chaboo, 2007;
63 Borowiec y Świętojańska, 2014). Debido a su condición de fitófagos, algunas especies se han
64 catalogado como especies de importancia económica en países como la India y China donde
65 *Aspidimorpha miliaris*, *A. indica*, *Glyphocassis trilineata* Hope, *Cassida circumdata* y *C.*

66 *indicola* se han reportado como plaga de la papa dulce o camote; *C. exilis* Boheman se ha
67 catalogado como posible plaga de la mandarina (Singh y Sharma, 2014; Sultan et al., 2008). En
68 México se ha reportado a *Helocassis clavata* (Fabricius) en chile silvestre *Capsicum annuum* L.
69 en Baja California Sur (Tejas et al., 2011).

70 Por otro lado, especies como *Charidotis pigmaea* (Klug) se ha sugerido como especie
71 biocontroladora de *Lantana camara* L. y *L. montevidensis* (Sprengel) Briquet (Verbenaceae)
72 (Day et al., 1999). Así mismo *Ch. auroguttata* Boheman se ha considerado como agente
73 biocontrolador para *Dolichandra unguis-cati* (L.) L. G. Lohmann (Bignoniaceae) (Williams,
74 2002; Dhileepan et al., 2005). Casos similares se han reportado para las especies *Mettriona elatior*
75 (Klug) para *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae) (Hill y Hulley, 1996), *Physonota*
76 *alutacea* (Boheman) para *Cordia curassavica* (Jacquin) Roem. y Schult. (Fowler et al., 2000) y
77 *P. maculiventris* (Boheman) para *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray (Compositae)
78 (Mphephu, 2015).

79 Los trabajos que permiten un pronto reconocimiento de las especies de casidinos son
80 una herramienta para estudios integrativos de los cassidinos mexicanos. En este trabajo se
81 presenta una diagnosis de los géneros mexicanos de Cassidini *s. l.*, una lista de las especies
82 registradas en México junto con su distribución geográfica conocida y nuevos registros, así como
83 una clave dicotómica ilustrada para el reconocimiento de los géneros de Cassidini *s. l.* mexicanos.
84 Se incorpora el nombre actualizado de las plantas en las que se haya confirmado la presencia de
85 la larva y el adulto (planta huésped) y de las plantas en las que se han recolectado sólo adultos
86 (planta asociada). Además, se presentan fotografías de algunas especies de cada género.

87 **Materiales y métodos**

88 Los 422 ejemplares revisados en este estudio se obtuvieron de colecciones nacionales
89 como la Colección Nacional de Insectos (CNIN), la Colección Coleopterológica de la Facultad de
90 Estudios Superiores Zaragoza (CCFES-Z, M. Ordóñez) y la Colección Nacional de Insectos Dr.
91 Alfredo Barrera Marín del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México (CNIABM, Ma.
92 Eugenia Díaz). Así como de colecciones internacionales como la colección de Coleoptera del
93 Museo Americano de Historia Natural (AMNH, Lee Herman), del Museo de Entomología de la
94 Universidad de California (EMEC, P. Oboyski), del Museo Nacional de Historia Natural,
95 Smithsonian Institute (NMNH-A. Konstantinov), del Museo de Zoología Comparada de la
96 Universidad de Harvard (MCZ, P. Perkins), del Museo de Historia Natural de la Universidad de
97 Manchester (MMUE, D. Logunov) y del Museo de Historia Natural de Londres (BMNH, M.
98 Geiser).

99 Las diagnosis de los géneros se construyeron con base en descripciones originales,
100 cuando fue posible obtenerlas, de literatura referente a los géneros (Borowiec, 2005, 2007a,
101 2007b; Sekerka, 2009, 2011; Sekerka y Borowiec, 2015) y de la revisión de ejemplares de
102 distintas especies; el estudio morfológico se realizó con la ayuda de un microscopio esteroscopio
103 Zeiss Discovery V8. La terminología de las estructuras morfológicas está basada en Chaboo
104 (2007), Riley (1986) y Shin (2015), en la figura 1 se ilustran algunos de los caracteres utilizados
105 en las diagnosis. Cuando fue posible revisar el material tipo del género, se señaló con un “!” al
106 final de las siglas del museo donde está depositado. Los géneros están ordenados alfabéticamente
107 y cada diagnosis está acompañada de una lista de las especies registradas en México de acuerdo
108 con Borowiec y Świętojańska (2017), Niño-Maldonado et al. (2016b) y Ordóñez-Reséndiz
109 (2014). Para cada especie se proporciona la ubicación del ejemplar tipo, los nombres de las
110 plantas huéspedes y asociadas, su distribución geográfica conocida y nuevos registros. En la tabla

111 I se muestran los acrónimos de los museos referidos en este trabajo de acuerdo a “The Insect and
112 Spider Collections of the World Webside” (Evenhuis, 2017).

113 Borowiec y Świętojańska (2017) han compilado información de las plantas en donde se
114 ha corroborado la presencia tanto de la larva como del adulto (planta huésped). En este trabajo,
115 los nombres de las plantas huéspedes se retoman de dicho catálogo, de Helson (2005), de
116 Rodríguez-Mirón y López-Pérez (2017) y de Tejas et al. (2011). Los nombres de las plantas
117 asociadas se tomaron de la información vertida en las etiquetas de los ejemplares estudiados y de
118 Hernández-Sosa (2014). Cada nombre de las plantas fue verificado y actualizado de acuerdo a la
119 base de datos Tropicos.org (<http://www.tropicos.org/>).

120 Los datos geográficos se recopilaron de Andrews y Gilbert (2005), Borowiec (2009),
121 Borowiec y Świętojańska (2017), Chaboo (2003), Correa-San Agustín (2008), Hernández-Sosa
122 (2014), Niño-Maldonado et al. (2016a, b), Martínez-Sánchez et al. (2010), Sánchez-Reyes et al.
123 (2014, 2015,2016), Sandoval-Becerra et al. (2016), Serrano-Reséndiz (2014), de la base digital
124 del Museo de Entomología de Berkeley, Universidad de California y de las etiquetas de los
125 ejemplares revisados en las diferentes colecciones antes mencionadas. La información del
126 material examinado se tomó de las etiquetas de los distintos ejemplares y se organizó iniciando
127 de la primera línea de la etiqueta. Para separar información de distintas etiquetas se utilizó “[”
128 entre paréntesis se muestra el acrónimo del museo al que pertenecen y el número de ejemplares
129 revisados de esa localidad. Las fotografías digitales se tomaron con un estereoscopio Axio Zoom
130 V16 y las micrografías se tomaron con el microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2460 N
131 (15KV).

132 **Resultados**

133 En este trabajo se presentan 123 especies registradas en México dentro de 17 géneros
134 para *Cassidini s. l.* Dos especies más se reportan como registros dudosos para el país. Se
135 proporcionan 114 registros estatales nuevos para México y otros más para 13 países. Los géneros
136 de *Cassidini s. l.* se distribuyen en los 32 estados de la república mexicana (Figs. 2-4). Veracruz
137 cuenta con la mayor diversidad de especies, seguido de Guerrero y Oaxaca (59, 52 y 50 especies)
138 (Tabla 2). Aguascalientes (2), Baja California (1), Coahuila (3), Nuevo León (3), Tlaxcala (2),
139 Quintana Roo (4) y Zacatecas (1) son estados en donde se registran menos de 5 especies (Tabla
140 2).

141 **Diagnosis de la tribu *Cassidini s. l.***

142 Cuerpo generalmente ovalado, en ocasiones paralelo. Cabeza circular o transversal,
143 líneas estridulatorias generalmente presentes en la parte posterior. Antenas regularmente
144 rebasando la base del pronoto. Pronoto de formas variadas, cubriendo la cabeza en vista dorsal,
145 margen anterior frecuentemente redondo (Dorynotini, Eugenysini y la mayoría de los
146 Mesomphaliini presentan un margen anterior transversal o cóncavo que exponen a los ojos).
147 Prosterno en ocasiones con un surco antenal. Collar prosternal cubriendo o no las partes bucales.
148 Clípeo horizontal. Élitros generalmente con una protuberancia en la parte media del borde del
149 disco, lamela elitral casi siempre translúcida. Peines generalmente presentes en alguna de las
150 caras de las uñas de los tarsos.

151 **Comentarios.** Las uñas de los mesotarsos y en ocasiones de los metatarsos varían
152 en su simetría dependiendo de la especie y del sexo; Dorynotini y Hemisphaerotini son otras
153 tribus en América que presentan uñas asimétricas (Riley 1986). Los peines son de tamaño y
154 número variable en las distintas especies. En ocasiones se deben obtener micrografías.

155	Clave para la identificación de los géneros mexicanos de Cassidini s. l. Modificada de Riley	
156	(1986) y Sekerka (2016).	
157	1. Uñas tarsales sin peines	2
158	1.1 Uñas tarsales con peines (Fig. 5A, B)	7
159	2. Clípeo sin surco frontoclípeal profundo	3
160	2.2 Clípeo con un distintivo surco frontoclípeal profundo (Fig. 5C)	<i>Agroiconota</i>
161	3. Clípeo convexo o levemente convexo	4
162	3.1 Clípeo plano (Fig. 5D), elevado a los lados	<i>Hybosa</i>
163	4. Uñas simples	5
164	4.1 Uñas con un diente basal (Fig. 5E)	<i>Enagria</i>
165	5. Antenómero III mucho más largo que el II	6
166	5.1 Antenómero II y III casi de la misma longitud	<i>Eurypepla</i>
167	6. Cuerpo ovalado raramente redondo o triangular	<i>Physonota</i>
168	6.1 Cuerpo marcadamente ovalado, casi redondo	<i>Platycycla</i>
169	7. Margen basal de los élitros crenado (Fig. 5F)	8
170	7.1 Margen basal de los élitros no crenado	14
171	8. Prosterno con un surco antenal	9
172	8.1 Prosterno sin surco antenal	10

173	9. Cuerpo ovalado; clípeo plano; élitros sin elevación por detrás del escutelo, con puntuación	
174	superficial	<i>Deloyala</i>
175	9.1 Cuerpo paralelo a los lados; clípeo usualmente con una superficial depresión en el ápice,	
176	ligeramente elevado; élitros con o sin una elevación por detrás del escutelo, con puntuación	
177	profunda	<i>Parorectis</i>
178	10. Élitros con una elevación por detrás del escutelo (Fig. 5G)	11
179	10.1 Élitros sin una elevación por detrás del escutelo	12
180	11. Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo plano, con la superficie apical elevada	
181	<i>Coptocycla</i>
182	11.1 Collar prosternal cubriendo parcialmente las partes bucales (Fig. 5H). Clípeo usualmente	
183	con una superficial depresión en el ápice y elevado en el margen anterior	<i>Helocassis</i>
184	12. Cuerpo redondo o semicircular. Élitros con puntuación superficial	13
185	12.1 Cuerpo ovalado. Élitros con puntuación profunda	<i>Gratiana</i>
186	13. Cuerpo redondo. Antenómeros I-IV glabros. Pronoto con márgenes laterales agudos	
187	<i>Cyclocassis</i>
188	13.1 Cuerpo semicircular. Antenómeros I-III glabros. Pronoto con márgenes laterales redondos	
189	<i>Ischnocodia</i>
190	14. Parte posterior de la cabeza con líneas estridulatorias (Fig. 5I)	15
191	14.1 Parte posterior de la cabeza sin líneas estridulatorias	<i>Charidotis</i>

192	15. Uñas de los meso y metatarsos con peines distintivos (Fig. 5B)	<i>Microctenochira</i>
193	15.1 Uñas de los meso y metatarsos con peines pequeños (Fig. 5A)	16
194	16. Tarsos con uñas simples	<i>Jonthonota</i>
195	16.1 Protarsos con uñas distintas a los meso y metatarsos	17
196	17. Protarsos con uñas apendiculadas, meso y metatarsos con uñas simples o apendiculadas	
197	18
198	17.1 Protarsos con uñas simples, mesotarsos y metatarsos con uñas apendiculadas	
199	<i>Tapinaspis</i>
200	18. Meso y metatarsos con uñas apendiculadas	19
201	18.1 Meso y metatarsos con uñas simples	<i>Mexicaspis</i>
202	19. Clípeo plano sin surco medio; surcos laterales presentes pero no distintivos	
203	<i>Charidotella</i>
204	19.1 Clípeo con un surco medio y laterales distintivos	<i>Metrionella</i>

205 **Diagnosis de los géneros registrados en México**

206 ***Agroiconota* Spaeth**

207 *Agroiconota* Spaeth, 1913: 142. Especie tipo: *Cassida tristriata* Fabricius, 1792. Holotipo en la
 208 colección de J. Ch. Fabricius en NHMA.

209 Cuerpo ovalado. Cabeza circular con líneas estridulatorias en la parte posterior.

210 Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto, antenómero III más largo

211 que el II, antenómeros distales cortos más anchos que largos, antenómeros I-V glabros y
212 brillantes, VII-XI pubescentes, antenómero VI con características intermedias. Pronoto ovalado,
213 márgenes laterales redondos, ocasionalmente subangulados. Prosterno sin surco antenal. Collar
214 prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo de moderado a fuertemente convexo, al centro con
215 un orificio o surco, surco frontoclípeal profundo. Labro emarginado. Élitros regularmente
216 convexos, nunca elevados por detrás del escutelo, base poco más ancha que la base del pronoto,
217 superficie de los élitros con puntuación superficial, sin protuberancia en la parte media del borde
218 del disco, lamela elitral translúcida, margen basal no crenado, húmeros no prominentes. Proceso
219 prosternal no expandido hacia el ápice. Uñas apendiculadas sin peines en la cara interna y
220 externa.

221 **Comentarios.** De acuerdo con Borowiec (2005) la estructura del clípeo en el género es
222 única, sólo *Bradycassis* Spaeth, 1952 tiene características similares, pero difiere en que el clípeo
223 es plano sin formar una elevación triangular o trapezoidal.

224 Especies registradas en México.

225 ***Agroiconota bivittata* (Say, 1826)** (Fig. 6A)

226 **Material tipo:** Ubicación desconocida. Sintipo de *Cassida striolata* Boheman, 1854 y *C. vittula*
227 Boheman, 1854 en NHRS.

228 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea batatas* (L.) Lam., *I. pandurata* (L.) G. Mey,
229 *Calystegia sepium* (L.) R. Br. (Borowiec y Świętojańska, 2017).

230 **Distribución:** **México:** Baja California Sur, Chihuahua, Colima, Guerrero, Jalisco, Morelos,
231 Querétaro, Sinaloa. **Guatemala.** **USA:** Arizona, Maryland, Ohio.

232 **Nuevos registros.** **México:** Chiapas, Michoacán, Nayarit, Oaxaca. **USA:** Carolina del Sur, Iowa,

233 Georgia, Nueva Jersey, Louisiana, Texas.

234 *Material examinado*

235 **México: Chiapas:** Tonalá, Chiapas, 8469-09 | 03651 (AMNH, 1); Tepec, Mex. Nayarit, 2-
236 24.IX.1947, B. Malkin (AMNH, 1). **Guerreo:** MEX: 2 Km S, Xalitla, Gro. 25.VII.83, J.
237 Chemsak, A. y M. Miclelbacher (EMEC, 1). **Jalisco:** La Resolana, 2 mi. SW. Jal., MEX,
238 20.XI.50 | Ray F. Smith collector (EMEC, 1). **Michoacán:** México: Michoacán, Km 95,
239 Zihuatanejo, L. Cárdenas, 27.VII.85, E. Arias (CNIN, 1). **Morelos:** Alpuyecá, Morelos, Mex.,
240 27.VI.1951 | P. D. Hurd Collector | Det. E. G. Riley (EMEC, 1). **Nayarit:** Tepec, Mex. Nayarit,
241 Sept. 2-24.1947, B.Malkin (AMNH, 1); Mi. E. Santiago Ixcuintla, Nay., Mex. X.VII.1950, Ray
242 F. Smith (MCZ, 1). **Oaxaca:** México: Oaxaca, Pochutla, 30.XI.82, M. García (CNIN, 1). **USA:**
243 **Carolina del Sur:** Florence. I.25.38, S. C. | C. A. Frost Collection, 1962 (MCZ, 1). **Georgia:**
244 Tifton, Ga. | Liebeck Collection (MCZ, 1). **Iowa:** Iowa City, Wickman | F. C: Bowditch Coll.
245 (MCZ, 1). **Louisiana:** Tallulah La. VII.8.30, PA Glick | C. A. Frost Collection 1962 (MCZ, 1).
246 **Nueva Jersey:** Woodbury, VII.18, NJ | Liebeck Collection (MCZ, 1). **Ohio:** Columbus, 23.V.99
247 | H. H. P. Severin collector (EMEC, 1). **Texas:** Brazos, Co. Tex., IV.12.36 | det. J. H. Robinson
248 (MCZ, 1).

249 *Agroiconota vilis* (Boheman, 1855)

250 **Material tipo:** Ubicación desconocida.

251 **Planta huésped:** Desconocida.

252 **Planta asociada:** Araceae: *Xanthosoma* sp. Euphorbiaceae: *Ricinus communis* L. (Hernández-
253 Sosa, 2014)

254 **Distribución:** **México:** Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Tabasco,
255 Veracruz, Yucatán. **Belice. Costa Rica:** Bebedero, Puntarenas. **Guatemala:** El Naranjo, Vera

256 Paz. **Honduras. Nicaragua:** Chontales.

257 *Material examinado*

258 **México: Guerrero:** PAPT1011 México: Guerrero, La mina, R. V. Chilpancingo SMC,

259 17°16'31.3'', 99°28'26.28, 749m, 19.IV.2013, 16:40, árbol, SCG col. | M. Ordóñez det.

260 17.V.2013 (CCFES-Z, 1); SCH1371 México: Guerrero, Buenavista de Cuellar, B. C.,

261 18°27'55.3''99°24'8.5'', SBC, 8.III.2008, 11:57, hoja matata, M. Ordóñez, col. | M. Ordóñez det.

262 16.III.2011 (CCFES-Z, 1). **Morelos:** SHLC0919-20 México: Morelos, El Limón, Tepalcingo,

263 SBC, 18°32'33.5''98°56'18.19'', 1282, 15.IV.2011, 13:12, s/riachuelo, M. Ordóñez, col. | M.

264 Ordóñez det. 18.XII.2011 (CCFES-Z, 2); SHLC0792 México: Morelos, El Limón, Tepalcingo,

265 SBC, 18°32'33.5''98°56'18.19'', 1282, 17.III.2011, 13:12, s/riachuelo, M. Ordóñez, col. | M.

266 Ordóñez det. 18.XII.2011 (CCFES-Z, 1).

267 *Charidotella Weise*

268 *Charidotella* Weise, 1896:13. Especie tipo: *Cassida zona* Fabricius, 1801. Sintipo en la colección

269 de J. Ch. Fabricius en NHMA.

270 Cuerpo marcadamente ovalado o raramente paralelo. Cabeza circular con líneas

271 estridulatorias en la parte posterior. Antenas moderadamente largas rebasando la base del

272 pronoto, antenómero III ligeramente o no más largo que el II, antenómeros distales cortos no más

273 largos que anchos, antenómeros I-VI glabros y brillantes, VII-XI pubescentes. Pronoto

274 semicircular, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal

275 cubriendo parcialmente las partes bucales. Clípeo plano o ligeramente convexo, usualmente con

276 una superficial depresión en el ápice, ligeramente elevado en el margen anterior; surcos laterales

277 obsoletos o finos, distintivamente al menos en un tercio de la porción basal. Labro ligeramente o

278 no emarginado. Élitros regularmente convexos a angulados, nunca con una elevación por detrás
279 del escutelo, base poco más ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación superficial,
280 sin protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral translúcida, margen basal
281 no crenado, húmeros redondos o agudos, epipleura con margen ventral agudo. Proceso prosternal
282 ancho, poco expandido hacia el ápice. Uñas apendiculadas en todos los tarsos, en ocasiones las
283 uñas de los protarsos son asimétricas con al menos una uña simple. Protarsos sin peines en la cara
284 interna y externa de las uñas, meso y metatarsos generalmente con peines en la cara interna y
285 externa.

286 **Comentarios.** Borowiec (2007) proporciona la diagnosis y una clave dicotómica para
287 el grupo de especies cercanas a *Ch. sexpunctata* (Fabricius, 1781). Sekerka y Borowiec (2015)
288 realizaron un trabajo taxonómico donde proporcionan un panorama de los subgéneros de
289 *Charidotella*, así como también presentaron un cuadro comparativo y una clave dicotómica para
290 el reconocimiento de ellos.

291 Especies registradas en México.

292 ***Charidotella* (s. str.) Weise, 1896**

293 ***Charidotella bifossulata* (Boheman, 1855)**

294 **Material tipo:** Sintipo en NHRS.

295 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea murucoides* Roem. y Schult, *I. wolcottiana* Rose
296 (Borowiec y Świętojańska, 2017).

297 **Distribución: México:** Baja California Sur, Chiapas, Durango, Guanajuato, Guerrero, Jalisco,
298 Morelos, Oaxaca, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán. **Guatemala. USA:** Arizona.

299 **Nuevos registros. México:** Ciudad de México, Estado de México, Michoacán, Puebla,

300 Zacatecas.

301 *Material examinado*

302 **México: Ciudad de México:** México: Tacubaya, Ciudad de México, 29.VI.1946, J. Hendrichs |
303 Es. Colección Jorge Hendrichs S. (CNIN, 1). **Estado de México:** Malinalco, Estado de México,
304 26.VI.80, H. Brailovsky col. (CNIN, 1). **Michoacán:** México: Michoacán, Zitácuaro, Presa El
305 Bosque, 23.VI.86, E. Mariño (CNIN, 1). **Puebla:** México: Puebla, Km. 4 Pahuatlan La Cruz,
306 5.VIII.1995, H. Brailovsky (CNIN, 1). **Zacatecas:** Fresnillo, Zac. Mex. 7000ft., VIII.15.1947 | D.
307 Rockefeller Exp. Schramel | *Metriona bifossulata* Det. J.C. Pallister (AMNH, 1).

308 *Charidotella duplex* (Champion, 1894)

309 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

310 **Planta huésped:** Desconocida.

311 **Distribución:** **México:** Chiapas. **Guatemala:** Las Mercedes.

312 *Charidotella egregia* (Boheman, 1855)

313 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

314 **Planta huésped:** Desconocida.

315 **Planta asociada:** Fagaceae: *Quercus* sp. (Hernández-Sosa, 2014).

316 **Distribución:** **México:** Guerrero, Morelos, Oaxaca. **Belice:** Cayo. **Costa Rica. Nicaragua:**
317 Chontales. **Panamá:** David, Volcán de Chiriquí.

318 **Nuevos registros.** **México:** Michoacán, Veracruz.

319 *Material examinado*

320 **México: Michoacán:** Dos Aguas, 50 mi W of Apatzingán, Michoacán, México. Daff in Pine-oak
321 forest, III.6.65 (AMNH, 1). **Veracruz:** Jalapa, Mex. W. Schaus | Det. E. G. Riley, 2016 (AMNH,
322 1).

323 *Charidotella hoegbergi* (Boheman, 1855)

- 324 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 325 **Planta huésped:** Desconocida.
- 326 **Distribución: México:** Jalisco, Tabasco, Veracruz. **Argentina. Brasil. Costa Rica:** Limón,
- 327 Guanacaste, Puntarenas. **Costa Rica:** Guanacaste, Limón, Puntarenas. **Guatemala. Guayana**
- 328 **Francesa. Honduras. Panamá. Paraguay.**
- 329 *Material examinado*
- 330 **México: Tabasco:** Teapa, Tabasco, Jan H. H. S. | Ex Godman and Salvini (MCZ, 1). **Honduras:**
- 331 Honduras: Comayagua, 5 Km, W. Taulabe, 17.VI.1979 | J. A. Chemsak, A. y M. Michelbacher,
- 332 W. W. Midolekauff collectors | Det. E. G. Riley (EMEC, 1).
- 333 *Charidotella proxima* (Boheman, 1855)
- 334 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 335 **Planta huésped:** Desconocida.
- 336 **Distribución: México:** Chiapas, Chihuahua, Guerrero, Jalisco, Morelos. **Guatemala.**
- 337 *Charidotella semiatrata* (Boheman, 1862)
- 338 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 339 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea* sp. (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 340 **Planta asociada:** Polypodiaceae: *Polypodium* sp. (AMNH).
- 341 **Distribución: México:** Guerrero, Hidalgo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz.
- 342 **Costa Rica. Guatemala**
- 343 **Nuevo registro. México:** Coahuila, Oaxaca.
- 344 *Material examinado*
- 345 **México: Guerrero:** JFTH4655 México: Guerrero, San J. Tenería, Taxco de A. BP, 18°34'53.4'',
- 346 99°42'7.3'', 2622 m, 22.III.2013, 17:34, s/árbol, T. Bautista, col. | M. Ordóñez, det. 12.XI.2013

347 (CCFES-Z, 1). **Oaxaca:** 80 mi S. of Oaxaca city, Oaxaca, Mexico, *Polypodium* sp., II.10.65 | W.
348 R: Anderson Collector (AMNH, 1).

349 ***Charidotella sexpunctata* (Fabricius, 1781)**

350 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Ch. Fabricius en NHMA.

351 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *I. arborescens* (Humb. y Bonpl.
352 ex Willd.) G. Don., *I. batatas* (L.) Lam., *I. cairica* (L.) Sweet, *I. crassicaulis* (Benth.) B. L. Rob.,
353 *I. hederifolia* L., *I. indica* (Burm.) Merr., *I. lacunosa* L., *I. leptophylla* Torr., *I. pandurata* (L.) G.
354 Mey, *I. pes-caprae* (L.) R. Br., *I. purpurea* (L.) Roth, *I. trifida* (Kunth) G. Don, *Merremia*
355 *aegyptia* (L.) Urb. y *M. quinquefolia* (L.) Hallier f. (Borowiec y Świętojańska, 2017).

356 **Planta asociada:** Phytolaccaceae: *Phytolacca rugosa* A. Braun y C.D. Bouché. Apocynaceae:
357 *Stemmadenia pubescens* Benth (Hernández-Sosa, 2014).

358 **Distribución:** Desde Canadá hasta el norte de Argentina. **México:** Baja California Sur,
359 Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo,
360 Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Querétaro, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz,
361 Yucatán.

362 ***Material examinado***

363 México: **Ciudad de México:** México: Ciudad de México, San Fco. Tlaltenco Tlahuac, 28.VII.84,
364 P. Guzmán (CNIN, 1). **Colima:** México: Colima, 6.9 Km SE Jiliotupa, Arroyo El Salado, Alt.
365 165m, 19°01'32.4'' N, 103°42'49'' O, 23.XI.2006 | S. Zaragoza, F. A. Noguera, E. Ramirez, E.
366 Gonzáles, V. Jiménez cols. (CNIN, 1). **Estado de México:** México: México, Tecpan, Avandaro,
367 9.VII.71, H. Brailovsky, col. | CNIABM 39660 | 308-36 (CNIABM, 1); Valle de Bravo, Estado
368 de México, Loc. 80.0, 13.VII.69 (CNIN, 1). **Nayarit:** Nayarit, Rio Santiago, Las Adjuntas II, 13-
369 17.IX.91, R. Barba y E. Barrera cols. (CNIN, 1). **Puebla:** México: Puebla, Dos Caminos, El
370 Pozo, La Unión, 20°13'526'' N, 97°55'768'' W, C. Mayorga y E. Barrera cols. (CNIN, 1).

371 *Charidotella succinea* (Boheman, 1855)

372 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

373 **Planta huésped:** Desconocida.

374 **Distribución: México:** Chiapas, Chihuahua, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos,
375 Oaxaca, Veracruz. **Costa Rica:** San José. **Guatemala. El Salvador. Panamá. USA:** Arizona,
376 Nuevo México.

377 **Material examinado**

378 **México: Guerrero:** MEX: 6 Km W Taxco, Gro. 21-24.VII.83, J. Chemsak, A. y M.
379 Michelbacher | E. G. Riley (EMEC, 1). **Jalisco:** MEX: Jalisco, La Floresta, Lago de Chapala
380 1510 m, 4-5.IX.1977, E. I. Schlinger (EMEC, 1). **Oaxaca:** MEX: Oaxaca, 12 Km NE C. Oaxaca
381 1930 m, 16.VIII.1988, J. T. Doyen (EMEC, 1). **Veracruz:** MEX: Veracruz, Huatusco,
382 17.VII.1967, R. F. Smith (EMEC, 1). **USA: Arizona:** Huachuca Mts. Ariz., 11.IX.28 | Coll d by
383 F. W. Nunenmachei (EMEC 1).

384 *Charidotella tuberculata* (Fabricius, 1775)

385 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Ch. Fabricius en NHMA.

386 **Planta huésped:** Compositae: *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King y H. Rob. (Borowiec y
387 Świętojańska, 2017).

388 **Planta asociada:** Anacardiaceae: *Mangifera indica* L. Asteraceae (Hernández-Sosa, 2014).

389 **Distribución: México:** Chiapas, Durango, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco,
390 Morelos, Oaxaca, Tamaulipas, Veracruz. **Cosa Rica:** Cartago, Piedras Negras, San José. **El**
391 **Salvador:** Guazapa. **Guatemala:** El Naranjo, Quetzaltenango. **Honduras:** Comayagua, Cortes.
392 **Nicaragua. Venezuela:** Carabobo, Distrito Federal, Miranda.

393 **Nuevos registros. México:** Michoacán, Nayarit, Puebla, San Luis Potosí, Yucatán. **Belice.**

394 **Panamá.**

395 *Material examinado*

396 **México: Michoacan:** México: Michoacán, El Limón, 24.II.86, E. Barrera (CNIN, 1). **Nayarit:**

397 México: Nayarit, Jalcocotán, 30.VII.84, A. Ibarra. **Puebla:** México: Puebla, Yohualichan, 7.II.86,

398 E. Barrera (CNIN, 1); México: Puebla, Cuetzalan 940 msnm, 29.IV.1994, G. Ortega, E. Barrera

399 (CNIN, 1). **San Luis Potosí:** México: San Luis Potosí, Tamasopo, 21°55'45''N, 99°24'56''W,

400 1315 msnm, 25.VIII.2006, E. Barrera, H. Brailovsky (CNIN, 1); Tamazunchale, San Luis Potosí,

401 4.V.76, C. Barrera (CNIN, 1). **Yucatán:** Yucatán | F. C. Bowditch coll. (AMNH, 1). **Belice:** M-

402 tee Dist. Brit. Hondu. 3/15 '06 (AMNH, 1). **Panamá:** PANAMÁ: Prv., K 8-13 El Llano-Carti

403 Rd., 10-13.V. 1996, Wappes Huether y Morris | Det. J. E. Wappes (EMEC 1); Panama | F. C.

404 Bowditch coll. (AMNH, 1).

405 *Charidotella ventricosa* (Boheman, 1855)

406 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

407 **Planta huésped:** Convulvolaceae: *Merremia umbellata* (L.) Hallier f. (Borowiec y Świętojańska,

408 2017).

409 **Distribución:** **México:** Chiapas, Tabasco, Veracruz, Yucatán. **Belice:** Cayo. **Colombia. Costa**

410 **Rica:** Puntarenas. **Guatemala. Panamá. Venezuela:** Miranda.

411 **Nuevo registro:** **México:** Campeche.

412 *Material examinado*

413 **México: Campeche:** Candelaria, Campe., Mex. XII.1944 (AMNH, 1). **Chiapas:** MEX: Palenque

414 Chiapas, 15.VII.1981, C. Gold Coll. | Det. E. G. Riley (EMEC, 1); Simojovel, Chiapas, Mex, 1-

415 16.VII.58 | J. A. Chemsak collector | Det. E. G. Riley (EMEC, 4). **Veracruz:** MEX. Ver. Lake

416 Catemaco, 5 mi S., 6.VII.61 | D. H. Janzen collector | Det. E. G. Riley (EMEC, 2); MEXICO:

417 Veracruz, Rio Metlac. Nr. Fortín de las flores, 20.VIII.1977, E. I. Schlinger | Det. E. G. Riley
418 (EMEC, 2).

419 ***Charidotella vinula* (Boheman, 1855)**

420 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.

421 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea purpurea* (L.) Roth (Borowiec y Świętojańska,
422 2017).

423 **Distribución:** **México.** **Argentina.** **Bolivia:** Guayaramerin. **Brasil:** Pará, Pernambuco, Rio
424 Grande do Sul, Santa Catarina. **Ecuador:** Los Ríos. **Guyana:** Essequibo. **Guyana Francesa:**
425 Kourou. **Paraguay:** Asunción, Presidente Hayes. **Surinam:** Paramaribo. **Venezuela:**
426 Anzoategui, Bolivar, Distr. Federal, Miranda, Tachira.

427 ***Charidotella virgulata* (Boheman, 1855)**

428 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

429 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea batatas* (L.) Lam. (Borowiec y Świętojańska, 2017).

430 **Plata asociada:** Bromeliaceae. Euphobiaceae: *Ricinus communis* L. (Hernández-Sosa, 2014).

431 **Distribución:** **México:** Chiapas, Guerrero, Morelos. **El Salvador.** **Guatemala:** San Gerónimo.

432 ***Charidotella* (*Chaerocassis*) Spaeth en Hincks, 1952**

433 ***Charidotella* (*Chaerocassis*) *annexa* (Boheman, 1855)**

434 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

435 **Planta huésped:** Desconocida.

436 **Distribución:** **México:** Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz. **Belice.**

437 **Costa Rica:** Heredia, Limón. **Guatemala.** **Panamá.**

438 **Nuevo registro.** **México:** Tabasco.

439 ***Material examinado***

440 **México:** Tabasco Mex, Palm Coll. | Det. E.G. Riley 82 (AMNH, 1).

441 *Charidotella (Chaerocassis) atromarginata* Borowiec, 2009

442 **Material tipo:** Holotipo y paratipo en la colección de L. Borowiec, Universidad de Wroclaw,
443 Polonia.

444 **Planta huésped:** Desconocida.

445 **Distribución: México:** Veracruz.

446 *Charidotella (Chaerocassis) emarginata* (Boheman, 1855)

447 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

448 **Planta huésped:** Desconocida.

449 **Planta asociada:** Phytolaccaceae: *Phytolacca rugosa* A. Braun y C.D. Bouché (Hernández-Sosa,
450 2014).

451 **Distribución: México:** Chiapas, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo,
452 Jalisco, Michoacán, Morelos, Querétaro, Tamaulipas, Veracruz. **Costa Rica:** Guanacaste,
453 Heredia, Puntarenas, San José, Turrialba. **Guatemala:** El Naranjo.

454 **Nuevos registros. México:** Aguascalientes, Ciudad de México, Coahuila, Oaxaca, Puebla,
455 Sonora. **USA:** Arizona.

456 *Material examinado*

457 **México: Aguascalientes:** Sierra Fría, Ags., Mun. S. José García, 27.III.72, 2900 m, Col. J.
458 Hendrichs S. | Ex Colección Jorge Hendrichs S. (CNIN, 1). **Ciudad de México:** México:
459 Tacubaya D.F., 29.VI.1946, Malven, J. Hendrichs | Ex Colección Jorge Hendrichs S. (CNIN, 4).

460 **Estado de México:** México: México, Valle de Bravo, 1700 m. alt. 2.X.1969, H. Brailovsky col. |
461 CNIABM 39659 (CNIABM, 1). **Puebla:** México: Xicotepec Juárez, Puebla, 11.VII.1970. A.
462 Barrera col. | CNIABM 41655 | 308-31 (CNIABM, 1). **Oaxaca:** Oaxaca, Mexico, Hoege | Ex
463 Godman and Salvini (AMNH, 1). **Sonora:** México: Sonora, Mun. Nacozari de García, Rancho el

464 Tigre. Just N of Mina el Tigre, 29 km WNW Bavispe | 30.58944°N . 109.21833°W, 2297 m,
465 25.IV.2015, T. R. Van Devender y A. L. Reina-G. | det. S. M. Clark 2016 (CNIN, 1)| det. S. M.
466 Clark 2016 (CNIN, 1). **USA: Arizona:** Huach Mt, Arizona, VI.19 | Liebeck Collection (MCZ, 1).
467 ***Charidotella (Chaerocassis) marculenta (Boheman, 1855)***
468 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
469 **Planta huésped:** Desconocida.
470 **Distribución:** **México:** Tuxtla. **Nicaragua:** Managua.
471 ***Charidotella (Chaerocassis) purpurata (Boheman, 1855)***
472 **Material tipo:** Ejemplar tipo en NHRS.
473 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea pandurata* (L.) G. Mey, *Calystegia sepium* (L.) R.
474 Br. (Borowiec y Świętojańska, 2017).
475 **Distribución:** **México. USA:** Colorado, Iowa, Minnesota, Pennsylvania.
476 **Material examinado**
477 **USA: Iowa:** Osage, Iowa, 14-12.VII, D. Stoner (EMEC, 1). **Minnesota:** Lk. Lac Qui Parle, 3.5
478 ml, SW Appleton, Swift Co., Minn., 4.VII. 1974, Blair Tollefson, Coll. | Det. E. G. Riley
479 (EMEC, 1). **Pensilvania:** PA: Crawford Co., Hatch Hill Road, 7 mi E Meadville, 17.VII.1080
480 | Ex: *Convolvulus sepium* | G. A. Marsh Collector (EMEC, 2).
481 ***Charidotella (Xenocassis) Spaeth en Hincks, 1952***
482 ***Charidotella (Xenocassis) amoena (Boheman, 1855)***
483 **Material tipo:** Sintipos en NHRS y MZPW.
484 **Planta huésped:** Desconocida.
485 **Planta asociada:** Asteraceae: *Podachaenium* sp. (AMNH). Hamamelidaceae: *Matudaea*
486 *trinervia* Lundell (CNIABM).

487 **Distribución: México:** Chiapas, Chihuahua, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco,
488 Morelos, Oaxaca, Sinaloa, Veracruz. **Belice:** Río Hondo. **Costa Rica:** San José. **Guatemala:**
489 Cerro Zunil, Capetillo, El Naranjo, Ciudad de Guatemala, Sacatepéquez, San Gerónimo.
490 **Panamá:** Volcán de Chiriquí.
491 **Nuevos registros. México:** Michoacán. **Nicaragua:** Matagalpa.

492 *Material examinado*

493 **México: Estado de México:** México: México, Mpo. Tejupilco, Sierra Nanchititla, Cañada
494 Bosque Encantado, 18. XII.73, R. M. López F. | Cañada Bosque Encantado, Bosque mesófilo,
495 1750 m, s/ *Matudaea trinervia* 1 310-12 | CNIABM 41720 (CNIABM, 1). **Michoacán:** 15 mi.
496 WSW of Dos Aguas 50 mi W of Apatzingán, Michoacán, México, on *Podochaenium* sp., II.6.65 |
497 Det. E.G. Riley, 2016 (AMNH, 1). **Nicaragua:** Nicaragua: Matagalpa, 10 Km NW Matagalpa,
498 Selva Negra, 1280 m. 16-22.IV.2002, 12°59N, 85°54 W, Weston Opitz collector (AMNH, 1).

499 *Charidotella (Xenocassis) atalanta* (Boheman, 1862)

500 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.

501 **Planta huésped:** Desconocida.

502 **Distribución: México:** Guerrero, Tabasco, Veracruz. **Belice. Guatemala.**

503 *Material examinado*

504 **México: Guerrero:** JFH4738, México: Guerrero, Parque El Huixteco, Tetipac, BE 18°35'15.1''
505 99°36'48.3'' 2280 m, 21.III.2013, 16:23, s/árbol, L. Hernández Col. | M. Ordóñez, det.
506 12.XI.2013 (CCFES-Z, 1); JFTH7687, México: Guerrero, Hiuxtac, Taxco de A. BTC-MA,
507 18°26'50.3'', 99°39'9.8'' 1370 m, 2.VIII.2013, 16:53, herbácea, M. Ordóñez, col. (CNIN, 1).

508 *Charidotella (Xenocassis) cingulata* (Boheman, 1862)

509 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

510 **Planta huésped:** Desconocida.

- 511 **Distribución: México:** Veracruz.
- 512 *Charidotella (Xenocassis) opulenta (Boheman, 1855)*
- 513 **Material tipo:** Ubicación desconocida.
- 514 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea murucoides* Roem. y Schult. (Borowiec y
- 515 Świętojańska, 2017).
- 516 **Distribución: México:** Chiapas, Veracruz. **Guatemala:** Cerro Zunil.
- 517 *Charidotella (Xenocassis) puella (Boheman, 1855)*
- 518 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 519 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Merremia umbellata* (L.) Hallier f. (Borowiec y Świętojańska,
- 520 2017).
- 521 **Distribución: México:** Chiapas, Durango, Tabasco, Veracruz. **Belice. Colombia:** Cauca, Cesar,
- 522 El regidor, Maripi, Santa Cruz de Mompo, Muzo. **Costa Rica:** Guanacaste, Heredia,
- 523 Puntarenas, Sirena. **Ecuador. Guayana Francesa. Honduras. Nicaragua. Panamá. Perú:**
- 524 Omaguas. **Trinidad y Tobago:** Guaico. **Venezuela:** Bolívar, Falcón. Miranda, Táchira.
- 525 *Material examinado*
- 526 **México: Tabasco:** MEX: Cárdenas, Tabasco, 6-14.VII. 1981, C. Gold | Det. E. G. Riley (EMEC,
- 527 4). **Costa Rica:** COSTA RICA: Heredia, Prov. La Selva Res. Sta., 17.VII.1973, J. Doyen y P. A.
- 528 Opler (EMEC, 1).
- 529 *Charidotella (Philaspis) Spaeth en Hincks, 1952*
- 530 *Charidotella (Philaspis) bivulnerata (Boheman, 1855)*
- 531 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 532 **Planta huésped:** Desconocida.
- 533 **Distribución: México:** Durango, Guanajuato, Veracruz.

534 **Nuevo registro. México:** Estado de México.

535 *Material examinado*

536 **México: Estado de México:** México, Valle de Bravo, El Manguito Edo. de México, 13-

537 18.VII.84, Colecta directa, J. Blackaller col. | 310-37 | CNIABM 45252 (CNIABM, 1).

538 *Charidotis Boheman*

539 *Charidotis* Boheman, 1854:152. Especie tipo: *Charidotis miniata* Boheman, 1855. Holotipo en

540 NHRS.

541 Cuerpo semicircular, ocasionalmente oval. Cabeza circular sin líneas estridulatorias
542 en la parte posterior. Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto,
543 antenómero III más corto que el II, antenómeros III-XI cuadrados, antenómeros I-VI glabros,
544 VII-XI pubescentes. Pronoto semicircular, márgenes laterales poco angulados, casi redondos.
545 Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal cubriendo parcialmente las partes bucales. Clípeo
546 plano, surcos laterales ausentes o finos. Labro no emarginado. Élitros regularmente convexos,
547 base poco más ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación profunda, algunos con
548 intervalos de estrías, sin protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral
549 translúcida, margen basal no crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal expandido hacia
550 el ápice. Uñas simples en todos los tarsos, cara interna y externa de las uñas de los meso y
551 metatarsos con micropéines.

552 Especies registradas en México.

553 *Charidotis aurofasciata* (Erichson, 1847)

554 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.

555 **Planta huésped:** Desconocida.

556 **Distribución:** **México:** Tabasco. **Bolivia:** Santa Cruz. **Brasil:** Amazonas, Pará, Sao Paulo.
557 **Colombia. Guatemala:** Vera Paz. **Guayana. Guayana Francesa:** Cayena. **Honduras.**
558 **Nicaragua:** Chontales. **Panamá:** Bugaba. **Perú:** Callanga, Marcapata, Rio Toro, Satipo, Ucayali.

559 *Material examinado*

560 **Perú:** Tingo María, Huan., Peru, XII.28.1946, Alt.2200 ft. | J. C. Pallister Coll. Donor Frank
561 Johnson (AMNH, 4).

562 *Charidotis auroguttata* Boheman, 1855

563 **Material tipo:** Sintipo en MNHN y NHRS.

564 **Planta huésped:** Bignoniaceae: *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G.Lohmann. (Borowiec y
565 Świętojańska, 2017).

566 **Distribución:** **México:** Chiapas, Tamaulipas. **Argentina:** Salta. **Belice. Bolivia:** Santa Cruz.
567 **Brasil:** Amazonas, Goiás, Mato Grosso, Pará, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa
568 Catarina. **Ecuador:** Napo, Sucumbíos. **Guatemala:** Vera Paz. **Paraguay:** Asunción, Dto.
569 Central, Presidente Hayes, San Lorenzo, Santa Trinidad. **Venezuela:** Bolívar, Caracas, Miranda.

570 *Material examinado*

571 **Brasil:** Lanca, St. Cath., Brazil, X.1944 | A. Maller, Coll. Frank Johnson Donor (AMNH, 4).

572 *Charidotis benedicta* Boheman, 1862

573 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

574 **Planta huésped:** Desconocida.

575 **Distribución:** **México:** Jalisco.

576 *Charidotis curtula* Boheman, 1862

577 **Material tipo:** Ubicación desconocida.

578 **Planta huésped:** Desconocida.

579 **Planta asociada:** Fagaceae: *Quercus* sp. Moraceae: *Ficus* sp. (Hernández-Sosa, 2014).

580 **Distribución: México:** Guerrero, Morelos.

581 *Material examinado*

582 **México: Guerrero.** JFTH5876 México: Guerrero, Huixtac, Taxco de A., Cultivos,

583 18°26'50.3''99°39'98.8'', 2406 m, 26.IV.2013, 17:23, s/hoja, M. Ordóñez col. | M. Ordóñez det.

584 27.VIII.2013 (CCFES-Z, 1). **Morelos:** SHLC0899 México: Morelos, El Limón, Tepalcingo,

585 SBC, 18°32'33.5''98°56'18.9'', 1282, 14.IV.2011, 17:20, s/*Ficus*, P. Romero col. | M. Ordóñez

586 det. 27.VIII.2013 (CCFES-Z, 1); SHLC0374 México: Morelos, El Limón, Tepalcingo, SBC,

587 18°32'33.5''98°56'18.9'', 1282, 4.IX.2010, 08:46, s/árbol con fruto, M. Ordóñez col. | M.

588 Ordóñez det. 27.VIII.2013 (CCFES-Z, 1); RTPC0272 México: Morelos, Los Sauces, Tepalcingo,

589 SBC-S, 18°35'16.3 98°56'42'', 1298 m, 31.III.2012, 10:10, herbácea, T. Escalante col. | M.

590 Ordóñez det. VIII.2012 (CCFES-Z, 1).

591 *Charidotis erythrostigma* Champion, 1894

592 **Material tipo:** Holotipo en BMNH.

593 **Planta huésped:** Desconocida.

594 **Planta asociada:** Oleaceae: *Fraxinus* sp. (CNIABM).

595 **Distribución: México:** Estado de México, Guerrero, Morelos, Tamaulipas, Veracruz.

596 *Material examinado*

597 **México: Estado de México:** México: México, Mpo. Tejupilco, Sierra Nanchititla, XII.73, R.M.

598 López F. | Cañada Bosque Encantados, Bosque mesófilo, S/*Fraxinus*, 1750 m | 310-2 | CNIABM

599 41692 (CNIABM, 1). **Guerrero:** SCH 0885, México: Guerrero, Coxcatlán, Buenavista C.
600 18°29'37.1''99°26'53.8'' SBC, 25.VII.2007, 10:25, árbol, M. Ordóñez, col. | M. Ordóñez det.
601 15.IV.2008 (CCFES-Z, 1); JFTH4666, México: Guerrero, San J. Tenería, Taxco de A. BP,
602 18°34'54.4''99°42'7.3'', 2620 m, 22.III.2013, 11:10, árbol, I. Pérez col. | M. Ordóñez det.
603 VI.2013 (CCFES-Z, 1).

604 ***Charidotis frontalis* Champion, 1894**

605 **Material tipo:** Holotipo en BMNH.

606 **Planta huésped:** Desconocida.

607 **Distribución:** México: Yucatán.

608 **Nuevo registro.** México: Guerrero.

609 ***Material examinado***

610 **México: Guerrero:** SCH0365 México: Guerrero, Cascada de las Granadas, T. 18°34'30.4''
611 99°30'36.8'', SBC, 22.III.2007, 16:05, mangal, M. Ordóñez, col. | M. Ordóñez det. 27.VIII.2013
612 (CCFES-Z, 1); SCH0393, 395-396, México: Guerrero, Santa Teresa, Cacahuamilpa,
613 18°41'13.2''99°29'18.6'', SBC, 24.III.2007, 11:04, árbol, M. Ordóñez, col. | M. Ordóñez det.
614 27.VIII.2013 (CCFES-Z, 3).

615 ***Charidotis seminulum* Boheman, 1855**

616 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

617 **Planta huésped:** Desconocida.

618 **Distribución:** México. Costa Rica. Guatemala: Vera Paz, San Gerónimo.

619 ***Charidotis sphaerica* Spaeth, 1936**

- 620 **Material tipo:** Holotipo en MMUE.
- 621 **Planta huésped:** Desconocida.
- 622 **Distribución:** México.
- 623 *Charidotis vitreata* (Perty, 1830)
- 624 **Material tipo:** Holotipo de *Charidotis herminae* Spaeth, 1898 y de *C. vicina* Spaeth, 1899 en
- 625 MMUE!
- 626 **Planta huésped:** Desconocida.
- 627 **Distribución:** México: Tabasco. Argentina: Misiones. Colombia: Bogotá, Muzo. Brasil:
- 628 Amazonas, Minas Gerais, Santa Catarina. Guatemala: Vera Paz. Nicaragua: Chontales.
- 629 Panamá: Bugaba, Darién. Perú.
- 630 **Nuevos registros.** Brasil: Natal, Nueva Friburgo. Paraguay: San Salvador. El Salvador:
- 631 Sonsonate.
- 632 *Material examinado*
- 633 **Brasil:** Minas Geraës, Brazil, 1897, excoll. Fruhstofer | *herminae* Spaeth det. | *vitreata* Spaeth
- 634 det. | syntype (MMUE, 1); Rio Natal, S. Cath., Brazil, XI.1945 | A. Maller, Coll. Frank Johnson
- 635 Donor (AMNH, 1); Novo Friburgo | F. C. Bowditch Coll. Paraiso, (AMNH, 1). **Colombia:**
- 636 Bogota | *heydeni* B. Spaeth det. | *vicina* Spaeth det. | Holotype (MMUE, 1). **El Salvador:**
- 637 Sonsonate, El Salvador, 20.VIII.05 | Fredk Knab coll. (NMNH, 1). **Panamá:** CZ, Panamá,
- 638 22.IV.11, E. A. S. Chwarz (NMNH, 1). **Paraguay:** S. Salvador, Paraguay (Dr. Bohls). | F. C.
- 639 Bowditch Coll. Paraiso (AMNH, 1).
- 640 *Charidotis yucatanensis* Champion, 1894
- 641 **Material tipo:** Holotipo en BMNH.

642 **Planta huésped:** Desconocida.

643 **Distribución: México:** Yucatán.

644 ***Coptocyclus* Chevrolat**

645 *Coptocyclus* Chevrolat, 1836:372. Especie tipo: *Cassida undecimpunctata* Fabricius, 1781.

646 Holotipo en Glasgow.

647 Cuerpo ovalado. Cabeza transversal con líneas estridulatorias en la parte posterior.

648 Antenas largas rebasando la base del pronoto, antenómero III usualmente más largo que el II, III-

649 X generalmente filiformes, antenómeros I-VI glabros, VIII-XI pubescentes, VII con

650 características intermedias. Pronoto pentagonal, márgenes laterales rectos. Prosterno sin surco

651 antenal. Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo plano, margen anterior elevado.

652 Labro emarginado. Élitros convexos a angulados, generalmente con una elevación por detrás del

653 escutelo, base poco más ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación superficial y

654 profunda, en ocasiones con una protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral

655 translúcida, margen basal distintivamente crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal

656 expandido hacia el ápice. Uñas simples en todos los tarsos, cara interna y externa de las uñas en

657 todos los tarsos generalmente con peines.

658 **Comentarios.** Siete de las 9 especies de *Coptocyclus* registradas para México se

659 colocan dentro del subgénero *Psalidonota*, caracterizado por tener los élitros tuberculados, el

660 disco elitral fuertemente punteado, intercalado con áreas impuntuadas, margen basal

661 distintivamente crenado y peines en las uñas de los tarsos distintivos (Riley, 1986). Además,

662 López-Pérez (2016) describió la genitalia de *Coptocyclus (Psalidonota) leprosa*, la cual presenta

663 una un ápice ensanchado, carácter que lo diferencia del resto de los casidinos. *Coptocyclus*
664 *dorsoplagiata* y *C. texana* presentan un edeago similar.

665 Especies registradas en México.

666 ***Coptocyclus* (s. str.)**

667 ***Coptocyclus decussata* Boheman, 1855**

668 **Material tipo:** Ejemplar tipo en MNHN.

669 **Planta huésped:** Desconocida.

670 **Distribución:** México.

671 ***Coptocyclus sordida* Boheman, 1855**

672 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

673 **Planta huésped:** Bignoniaceae: *Bignonia diversifolia* Kunth, *Handroanthus impetiginosus* (Mart.
674 ex DC.) Mattos. Rubiaceae: *Alibertia edulis* (Rich.) A. Rich. ex DC. (Borowiec y Świętojańska,
675 2017).

676 **Distribución:** **México:** Jalisco, Yucatán. **Belice:** Río Hondo. **Costa Rica:** Guanacaste;
677 **Guatemala:** Panzós, Telemán, Alta Verapaz.

678 **Nuevos registros. México:** Quintana Roo, Veracruz. **Honduras.**

679 ***Material examinado***

680 **México: Quintana Roo:** Mex., Quint. Roo, Xcan Nuevo, VI.6-7.1959, P. y C. Vaurie (AMNH,
681 1). **Veracruz:** Jalapa, Me., W. Sohaus (AMNH, 1). **Yucatán:** Colonia Yucatán, Yucatán Mex.,
682 VIII.14.1952. J. y D. Pallister (AMNH, 1). **Honduras:** Honduras, C. A. IV.8.1923, Col. S. C.
683 Bruner | Det. E. G. Riley 82 (AMNH, 1).

684 *Coptocyclus (Psalidonota)*

685 *Coptocyclus (Psalidonota) dorsoplagiata* Champion, 1894

686 **Material tipo:** Sintipos en BMNH. Paralectotipo en MMUE.

687 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Cordia* sp. (Borowiec y Świętojańska, 2017).

688 **Planta asociada:** Boraginaceae: *Cordia guanacastensis* Standl. (EMEC).

689 **Distribución:** **México:** Jalisco. **Belice.** **Costa Rica:** Guanacaste. **Guatemala.** **Nicaragua**

690 **Nuevos registros.** **México:** Guerrero, Veracruz, Yucatán. **Brasil.** **Guayana.** **Jamaica,** **Panamá.**

691 **Perú.**

692 *Material examinado*

693 **México: Guerrero:** Rio Balsas, Gro. Mex. Wickham | F. C. Bowditch Coll. (AMNH, 1).

694 **Colima:** MEX: Est. Biol. Chamela, Jalisco, 28.VII.84, J. A. Chemsak (EMEC, 2). **Veracruz:** La

695 Playa Escondida 16 Km N., Sontecomapan, Veracruz, Mexico, 2-9.VIII.1980 | Det. E. G. Riley

696 (EMEC, 1). **Yucatán:** Yucatán | F. C. Bowditch Coll. (AMNH, 1). **Brasil:** Rolandia Parana,

697 Brazil, XI.1942 | A. Maller. Coll. Frank Johnson Donor (AMNH, 1). **Costa Rica:** CR:

698 Guanacaste, Sta. Rosa N. P. HQ area, 280 m, 16/18.VI.1988, Brown, Powel | On: *Cordia*

699 *guanacastense* (EMEC, 1). **Guyana:** Brit. Guiana | F. C. Bowditch Coll. (AMNH, 1). **Jamaica:**

700 Kingston | F. C. Bowditch Coll. (AMNH, 1). **Nicaragua:** Chontales, Nicaragua, T. Belt.

701 | Paralectotypus L. Sekerka des. (MMUE, 1); Sn. Rafael Jicaltepec, V. Cruz Mex. III.5.96 | F. C.

702 Bowditch Coll. (AMNH, 1). **Panamá:** Barro Colorado, Canal Zone. V.1929, Darlington

703 (AMNH, 1). **Perú:** Satipo, Peru Jauja Prov. III.1945 | P. Paprzycki Coll. Donor F. Johnson

704 (AMNH, 1).

705 *Coptocyclus (Psalidonota) dorsopunctata* (Klug, 1829)

706 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.

707 **Planta huésped:** Desconocida.

708 **Distribución:** **México:** Campeche, Guerrero. Quintana Roo, Yucatán. **Cuba:** Matanzas.

709 *Coptocycla (Psalidonota) febricitans* Spaeth, 1936

710 **Material tipo:** Holotipo en MMUE. Paratipos en coll. E. Reitter en HNHM, USNM, MMUE.

711 **Planta huésped:** Desconocida.

712 **Distribución:** **México:** Oaxaca.

713 *Coptocycla (Psalidonota) leprosa* (Boheman, 1855)

714 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.

715 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.) Oken, *C. elaeagnoides* A. D.C.,

716 (Borowiec y Świątojańska, 2017).

717 **Planta asociada:** Fagaceae: *Quercus* sp. Myrtaceae: *Psidium guajava* L. (Hernández-Sosa,

718 2014).

719 **Distribución:** **México:** Chiapas, Durango, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco,

720 Morelos, Michoacán, Veracruz. **Belice. Costa Rica. Guatemala:** Vera Paz, Capetillo, Cerro

721 Zunil. **Nicaragua:** Chontales. **Panamá:** Chiriquí, Bugaba, David, Taboga I. Panamá capital.

722 **Nuevos registros. México:** Colima. **Costa Rica. Honduras. USA:** Texas.

723 *Material examinado*

724 **México: Colima:** Tecolapa, Colima, Mex., VII.21.1953 | D. Rockefeller, Mex. Exp. 1953, C. y

725 P. Vaurie (AMNH, 1). **Estado de México:** México: Estado de México, San Martín Otzoloapan,

726 27.XI.93, H. Brailovsky y E. Barrera (CNIN, 1). **Morelos:** México: Morelos, Cañón de Lobos,

727 18.IV.86, F. Arias col. (CNIN, 1). **Oaxaca:** México: Oaxaca, Km. 15 Carr. Tehuantepec, El

728 Carmen Sta. Alicia, 100 msnm, 14.VII.2000, E. Barrera, C. Mayorga y A. Ibarra cols. (CNIN, 1).

729 **Costa Rica:** Costa Rica, Guanacaste, Santa Rosa, 11.II.85, E. Barrera y Harry Brailovsky, cols.

730 (CNIN, 1). **Honduras:** Honduras, C.A. IV.3.1923, Col. S. C. Bruner (AMNH, 1). **USA: Texas:**

731 Brownsvlle, Texas, Wickham | 171 | Frederick Blanchard Collection (MCZ, 1).

732 ***Coptocyclus (Psalidonota) marmorata* Champion, 1894**

733 **Material tipo:** Sintipo en BMNH y MMUE.

734 **Planta huésped:** Desconocida.

735 **Distribución: México:** Guerrero, Jalisco, Morelos.

736 ***Material examinado***

737 **México: Guerrero:** Mexcala, Gro., Mexico, VI.3.1946, J. y D. Pallister (AMNH, 1).

738 ***Coptocyclus (Psalidonota) rufonotata* Champion, 1894**

739 **Material tipo:** Holotipo en BMNH.

740 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.) Oken. (Borowiec y Świętojańska,
741 2017).

742 **Distribución: México:** sur de México. **Costa Rica:** Zona del Canal. **Venezuela:** Itaituba.

743 Registro de Venezuela probablemente erróneo. Itaituba es un Municipio de Brasil localizado en
744 el estado de Pará.

745 ***Coptocyclus (Psalidonota) texana* (Schaeffer, 1933)**

746 **Material tipo:** Sintipo en MMUE.

747 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Ehretia anacua* (Terán y Berland.) I.M.Johnst (Borowiec y
748 Świętojańska, 2017).

749 **Distribución:** México: Tamaulipas. USA: Texas.

750 *Material examinado*

751 **USA: Texas:** Brownsville, Tex., No. 23478, 26.IV.38 (NMNH, 1).

752 ***Cyclocassis Spaeth***

753 *Cyclocassis Spaeth*, 1913:143. Especie tipo: *Coptocycla circulata* Boheman, 1855. Holotipo en
754 NHRS.

755 Cuerpo redondo. Cabeza circular o transversal con líneas estridulatorias en la parte
756 posterior. Antenas largas rebasando la base del pronoto, antenómero III levemente más largo que
757 el II, antenómeros I-VI glabros, VII con características intermedias, VIII-XI pubescentes. Pronoto
758 semicircular, márgenes laterales agudos. Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal sin cubrir
759 las partes bucales. Clípeo plano. Labro poco o no emarginado. Élitros poco convexos, sin una
760 elevación por detrás del escutelo, base con el mismo ancho que la base del pronoto, superficie
761 con puntuación superficial, sin protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral
762 translúcida, margen basal crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal ancho y expandido
763 hacia el ápice. Uñas simples en todos los tarsos, cara interna y externa de las uñas de los meso y
764 metatarsos con peines.

765 Especies registradas en México.

766 ***Cyclocassis circulata* (Boheman, 1854)**

767 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

768 **Planta huésped:** Bignoniaceae: *Bignonia corymbosa* (Vent.) L.G.Lohmann (Borowiec y
769 Świętojańska, 2017).

770 **Planta asociada:** Bignoniaceae: *Bignonia aequinoctialis* L. (BMNH).

771 **Distribución:** México: Veracruz. **Guyana Francesa:** Cayena, Kourou. **Panamá.**

772 **Nuevos registros. Brasil. Perú.**

773 *Material examinado*

774 **Brasil:** Basilia | 6756 (BMNH, 1). **Panamá:** PANAMA, Panama city, Parque Nacional

775 Metropolitano, 8°59'40.36'' N, 79°32'34.65'' W, 29.IX.2007, BIG: *Cydista aequinoctialis*, L.

776 Sekerka lgt. | L. Sekerka det. (BMNH, 1). **Perú:** San tipo Perú, X/1942 | A Maller, Coll. Frank

777 Johnson Donor (AMNH, 1); San tipo Perú, Jauja Prov. IX/45 | A Maller, Coll. Frank Johnson

778 Donor (AMNH, 2).

779 *Deloyala Chevrolat*

780 *Deloyala Chevrolat*, 1836:371. Especie tipo: *Cassida cruciata* Linnaeus, 1758. Holotipo de *C.*

781 *crux* Fabricius, 1781 en NHMA.

782 Cuerpo ovalado. Cabeza circular con líneas estridulatorias en la parte posterior.

783 Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto, antenómero III más largo

784 que el II, antenómeros I-VII glabros, VIII-XI pubescentes, IX-X más largos que anchos. Pronoto

785 ovalado, márgenes laterales redondos. Prosterno con un surco antenal. Collar prosternal

786 cubriendo parcialmente las partes bucales. Clípeo plano. Labro emarginado. Élitros poco

787 convexos, sin una elevación por detrás del escutelo, base más ancha que la base del pronoto,

788 superficie con puntuación superficial, sin protuberancia en la parte media del borde del disco,

789 lamela elitral translúcida, margen basal crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal

790 expandido hacia el ápice. Uñas apendiculadas, generalmente con peines en la cara interna y

791 externa de las uñas de los meso y metatarsos.

792 Especies registradas en México

793 *Deloyala fuliginosa* (Olivier, 1790)

794 **Material tipo:** Ubicación desconocida. Holotipo de *Coptocyclus hamulata* Boheman, 1855 y de
795 *C. glabricula* Boheman, 1855 en NHRS, de *C. lugubrina* Boheman, 1855 en la colección de J.
796 Weise en ZMHB. Sintipo de *C. extensa* Boheman, 1855 en NMPC y MMUE!, de *C. trabeata*
797 Boheman, 1855 en NHRS. Ejemplar tipo de *C. immunda* Boheman, 1855 en NHRS, de *Chirida*
798 *guttata columbica* Spaeth, 1936 en MMUE y BMNH.

799 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Merremia aegyptia* (L.) Urb. (Borowiec y Świętojańska,
800 2017).

801 **Distribución: México:** Chiapas, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Nayarit, Nuevo León, San
802 Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz, Yucatán. **Belice:** Cayo. **Brasil. Colombia:** Buenaventura. **Costa**
803 **Rica. Cuba. El Salvador:** Guazapa. **Guatemala. Martinica. Nicaragua. Panamá. República**
804 **Dominicana. USA:** Texas. **Venezuela.**

805 **Nuevos registros. México:** Tabasco. **USA:** Arizona.

806 *Material examinado*

807 **México: Tabasco:** Teapa, Tabasco, March, H. H. S. | Godman-Salvin Coll., Biol. Centr. Amer.
808 (BMNH, 1). **Yucatán:** Temax, N. Yucatán, Gaumer | Godman-Salvin Coll., Biol. Centr. Amer.
809 (BMNH, 2). **Costa Rica:** Costa Rica, Van Patten | Godman-Salvin Coll., Biol. Centr. Amer.
810 (BMNH, 1). **USA: Arizona:** S. W. R. S. 5 mi. W Portal, 5400 ft, Cochise Co. Ariz. VIII.20.1956
811 (AMNH, 1).

812 *Deloyala guttata* (Olivier, 1790)

813 **Material tipo:** Sintipo en RSME.

814 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Ipomoea pandurata* (L.) G.
815 Mey, *I. purpurea* (L.) Roth. (Borowiec y Świętojańska, 2017).

816 **Distribución: México:** Baja California Sur, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Querétaro,
817 Tamaulipas. **Brasil. Canada. Cuba. Colombia. Haití. Jamaica. Panamá:** Chiriquí. **Puerto**
818 **Rico:** Mayagüez. **República Dominicana. USA:** Illinois, Iowa, Nueva York, Kentucky.
819 **Venezuela.**

820 **Nuevos registros. México:** Chiapas, Chihuahua, Colima, Nayarit, San Luis Potosí, Veracruz,
821 Yucatán. **Costa Rica, Honduras:** Tegucigalpa. **USA:** Arizona, Carolina del Sur.

822 *Material examinado*

823 **México: Chiapas:** Mex. Chiapas, Ruins at Palenque, June 26-30.1959, P. y C. Vaurie (AMNH,
824 1). **Chihuahua:** Catarinas, Chih. Mex. 5800 ft. VII.26.47 (AMNH, 1).
825 **Colima:** Tecolapa, Colima, Mex. VII.21.1953 | Mex. Exp. 1953 P. y C. Vaurie (AMNH, 1).
826 **Hidalgo:** Chapulhuacan, Hidalgo Mex., V.20.1952 | M. Cazier, W. Gertsch, R. Schrammel
827 Collectors (AMNH, 1). **Nayarit:** Acaponeta, Nay. Mex. VIII.4.53 | D. Rockefeller, Mex. Exp.
828 1953, P. y C. Vaurie (AMNH, 1). **San Luis Potosí:** Tamazunchale, San Luis Potosí, Mex.
829 V.20.1952 | M. Cazier, W. Gertsch, R. Schrammel Collectors (AMNH, 1). **Veracruz:** Estación
830 de Biología, Los Tuxtlas, Veracruz, MEX., 2.VII.1988, Coll. J. D. McCarty | Det. E. G. Riley
831 (EMEC, 1). **Yucatán:** Temax, N. Yucatán, Gaumer | Am. Mus. Nat. Hist. DEpt. Invert. Zool. No.
832 18148 | Donated by F. Du C. Godman, 1907 (AMNH, 1). **Costa Rica:** Costa Rica, Van Patten |
833 Donated by Du C. Godman, 1907 (AMNH, 1). **Honduras:** Tegucigalpa, Honduras, IV.3.17
834 (AMNH, 1). **Panamá:** PANAMA: Chiriqui Prv. 8 km N Cont'l Divide, 15.V.1996, Wappes,

- 835 Huelher y Morris (EMEC, 1). **USA: Arizona:** ARIZ: Pima Co., Madera Cyn. Bogg Spgs.
- 836 Cmpds. R. Coville, 30.VII.73, 4500' el. | Det. E. G. Riley (EMEC, 1). **Carolina del Sur:**
- 837 McClellanville, S. Carolina, VIII.2.1945, P. Vaurie (AMNH, 1). **Nueva York:** Pelham Bay Park,
- 838 New York, N. Y. VI.7.1959, T. Gidaspow (AMNH, 1).
- 839 *Deloyala lecontei* (Crotch, 1873)
- 840 **Material tipo:** Holotipo en MCZ.
- 841 **Planta huésped:** Desconocida.
- 842 **Distribución: México:** Baja California Sur, Coahuila, Durango, Guanajuato, Guerrero, Jalisco,
- 843 Morelos, Tamaulipas, Veracruz. **Panamá. USA:** Arizona, California.
- 844 *Deloyala zetterstedti* (Boheman, 1855)
- 845 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipo en BMNH!
- 846 **Planta huésped:** Desconocida.
- 847 **Planta asociada:** Apocynaceae: *Stemmadenia pubescens* Benth. (Hernández-Sosa, 2014).
- 848 **Distribución: México:** Chiapas, Colima, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos,
- 849 Oaxaca, Veracruz. **El Salvador:** Guazapa. **Guatemala:** Suchitepéquez.
- 850 *Material examinado*
- 851 **México: Oaxaca:** Temascal, Oaxaca, México, 10.VII.1966 | J. S. Buckett, M. R. y R. C. Gardner
- 852 coll. | Det. E. G. Riley (EMEC, 1). **Veracruz: MÉXICO:** Veracruz, Fortín de las Flores, 7-
- 853 12.VII. 74, Elev. 1010 m. | J. A. Chemsak, E. y J. Linsley y J. Powell collectors. | Det. E. G.
- 854 Riley (EMEC, 2).
- 855 *Enagria Spaeth*

856 *Enagria* Spaeth, 1936: 139. Especie tipo *Physonota ovata* Boheman, 1854. Lectotipo en NHRS.

857 Paralectotipo en NHRS y en la Colección Entomológica de Hope OUMNH.

858 Cuerpo ovalado. Cabeza transversa con líneas estridulatorias en la parte posterior.

859 Antenas largas rebasando la base del pronoto, antenómero III más largo que el II, antenómeros

860 distales cortos no más largos que anchos, antenómeros I-IV glabros, VI-XI pubescentes, V con

861 características intermedias. Pronoto semicircular, márgenes laterales redondos. Prosterno sin

862 surco antenal. Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo convexo. Labro emarginado.

863 Élitros ligeramente convexos, nunca con una elevación por detrás del escutelo, base generalmente

864 del mismo ancho que la base del pronoto, con una protuberancia en la parte media del borde del

865 disco, lamela elitral translúcida, margen basal crenado, húmeros no prominentes. Proceso

866 prosternal expandido hacia el ápice. Uñas de todos los tarsos apendiculadas sin peines en la cara

867 interna y externa.

868 Especies registradas en México.

869 ***Enagria angulifera* Spaeth, 1913**

870 **Material tipo:** Holotipo en MMUE.

871 **Planta huésped:** Desconocida.

872 **Distribución:** México.

873 **Nuevo registro. México:** Estado de México.

874 ***Material examinado***

875 **México: Estado de México:** Temascaltepec, Mex. 1931 | Det. Shin, C 2013 (CNIN, 1).

876 ***Enagria ovata* (Boheman, 1854)**

877 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipos en NHRS y en la Colección Entomológica de
878 Hope OUMNH.

879 **Planta huésped:** Compositae: *Montanoa tomentosa* Cervant (Rodríguez-Mirón y López-Pérez,
880 2017).

881 **Distribución: México:** Ciudad de México, Estado de México, Hidalgo, Guerrero, Morelos,
882 Oaxaca, Puebla.

883 *Material examinado*

884 **México: Ciudad de México:** Pedregal de S. Ángel D. F., Loc. 28, 14.VI.59 | Det. Shin, C 2013
885 (CNIN, 1); Pedregal de San Ángel, México D. F., 27.VIII.76 (CNIN, 1).

886 *Eurypepla Boheman, 1854*

887 *Eurypepla* Boheman, 1854:236. Especie tipo *Cassida jamaicensis* Linnaeus, 1758. Ejemplar tipo
888 con ubicación desconocida.

889 Cuerpo ovalado. Cabeza transversal con líneas estridulatorias en la parte posterior.

890 Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto, antenómero III casi de la
891 misma longitud que el II, antenómeros distales más largos que anchos, antenómeros I-III glabros,
892 IV-XI pubescentes. Pronoto ovalado, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco antenal.

893 Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo poco convexo, con un somero surco medio.

894 Labro emarginado. Élitros convexos, nunca con una elevación por detrás del escutelo, base más

895 ancha que la base del pronoto, superficie de los élitros con puntuación superficial, con una

896 protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral translúcida, margen basal

897 crenado, húmeros no prominentes. Proceso prosternal expandido hacia el ápice. Uñas de todos los

898 tarsos simples sin peines en la cara interna y externa.

899 Especies registradas en México.

900 ***Eurypepla brevilineata* Boheman, 1854**

901 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.

902 **Planta huésped:** Desconocida.

903 **Distribución: México:** Campeche, Yucatán.

904 **Nuevos registros. México:** Chiapas.

905 ***Material examinado***

906 **México: Chipas:** Tuxtla, Gutiérrez, Chiapas, X.1954 | S. Zaragoza C., det (CNIN, 1).

907 ***Eurypepla calochroma***

908 **USA: USA:** FL. Davis, Target parking, 26°2'50.96'' N 80°15'0.72'' W, IV.26.2013; on *Cordia*

909 *sebestena*, CW Shin; SCW-FL-2013-07 (CNIN, 12).

910 ***Gratiana Spaeth***

911 *Gratiana* Spaeth, 1913:142. Especie tipo: *Cassida spadicea*. Holotipo con ubicación

912 desconocida.

913 Cuerpo ovalado o en ocasiones paralelo a los lados. Cabeza circular con líneas
914 estridulatorias en la parte posterior. Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del
915 pronoto, antenómeros III más largo que el II, antenómeros I-VII glabros, VIII-XI pubescentes.
916 Pronoto semicircular, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal
917 cubriendo parcialmente las partes bucales. Clípeo plano. Labro emarginado. Élitros paralelos a
918 los lados, sin una elevación por detrás del escutelo, base poco más ancha que la base del pronoto,
919 superficie con puntuación generalmente profunda y con estrías, sin una protuberancia en la parte

920 media del borde del disco, lamela elitral translúcida, margen basal crenado, húmeros
921 prominentes. Proceso prosternal expandido hacia el ápice. Uñas apendiculadas en todos los
922 tarsos, protarsos sin peines en la cara interna y externa de las uñas, meso y metatarsos con peines
923 en la cara interna y generalmente en la externa.

924 **Comentarios.** Los peines de las uñas de los meso y metatarsos no son visibles bajo
925 los lentes del estereoscopio, es necesario tomar micrografías.

926 Especies registradas en México.

927 ***Gratiana insculpta* (Boheman, 1855)**

928 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

929 **Planta huésped:** Desconocida.

930 **Distribución:** México: Yucatán. Panamá.

931 ***Gratiana pallidula* (Boheman, 1854)**

932 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.

933 **Planta huésped:** Solanaceae: *Solanum elaeagnifolium* Cav., *S. carolinense* L., *S. xanti* A. Gray,
934 *S. rostratum* Dunal (Borowiec y Świętojańska, 2017).

935 **Distribución:** México: Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Durango, Oaxaca,
936 Querétaro, Sonora, Tamaulipas. USA: California, Texas.

937 **Nuevos registros.** México: Coahuila. USA: Arizona, Nuevo México, Oklahoma, Washington
938 DC.

939 **Material examinado**

940 **México: Chihuahua:** San Juan del Rio Drgo. Mex. 5200 ft., VII.30.47 | Exp. Cazier (AMNH, 1).
941 **Coahuila:** 25 mi. S. E. San Pedro de Colonias Coah., Mex. 3700 ft. 21.VII.1947 | Det. J. C.
942 Pallister (AMNH, 1); Guadalupe, Coah., Mex. VIII.23.47 | D. Rockefeller, Exp. Michener
943 (AMNH, 1). **USA: Arizona:** Ari. | Liebeck Collection (MCZ, 1). **Nuevo México:** Malaga NM,
944 Eddy Co., 19.VI.1947 | A. T. McClay Collector | Det. M. Viana (EMEC, 1). **Oklahoma:** So.
945 McAlester Ind., 11.VI, Wickham | Det. E. G. Riley (EMEC, 1). **Washington D.C.:** Washington
946 DC | On *Solanum carolinense*, F. Knap. (NMNH, 1).

947 *Gratiana spadicea*

948 **Brasil:** San José dos Campos, Sao Paulo, Brasil, 14-17.X.1990; D. L. Tiemann | Det. E. G.
949 Riley (EMEC, 2).

950 *Gratiana graminea*

951 **Brasil:** Parobe, Brasil, 20.XII.2006, Col. J. Medal (NMNH, 2).

952 ***Helocassis* Spaeth**

953 *Helocassis* Spaeth, 1952:349. Especie tipo: *Coptocyclus flexuosa* Boheman, 1855. Holotipo en
954 NHRS.

955 Cuerpo ovalado, en ocasiones paralelo a los lados. Cabeza circular con líneas
956 estridulatorias en la parte posterior. Antenas largas rebasando la base del pronoto, antenómero III
957 más largo que el II, antenómeros IV-VI más largos que los anteriores, I-VII glabros, VIII-XI
958 pubescentes. Pronoto ovalado, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco antenal. Collar
959 prosternal cubriendo parcialmente las partes bucales. Clípeo usualmente con una superficial
960 depresión en la superficie del ápice y elevado en el margen anterior. Labro emarginado. Élitros

961 paralelos generalmente con una elevación por detrás del escutelo, base poco más ancha que la
962 base del pronoto, superficie con puntuación profunda, con una protuberancia en la parte media
963 del borde del disco, lamela translúcida, margen basal crenado, húmeros prominentes. Proceso
964 prosternal ancho hacia el ápice. Protarsos sin peines en la cara interna y externa de las uñas, meso
965 y metatarsos con peines en la cara interna y externa.

966 Especies registradas en México.

967 ***Helocassis clavata* (Fabricius, 1798)**

968 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Ch. Fabricius en NHMA.

969 **Planta huésped:** Solanaceae: *Datura stramonium* L., *Solanum americanum* Mill., *S. carolinense*
970 L., *S. dulcamara* L., *S. chenopodioides* Lam., *S. americanum* Mill., *S. tuberosum* L., *Physalis*
971 *heterophylla* Nees, *Ph. longifolia* Nutt. (Borowiec y Świętojańska, 2017). Solanaceae: *Capsicum*
972 *annuum* L. (Tejas et al., 2011).

973 **Distribución: México:** Baja California Sur, Chihuahua, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco,
974 Morelos, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas. **Costa Rica:** Cartago. **USA:**
975 California, Kansas, Kentucky, Louisiana, Maryland, Massachusetts, Michigan, Missouri,
976 Nebraska, New Jersey, New Mexico, Tennessee, Texas.

977 ***Material examinado***

978 **México: Chihuahua:** Santa Bárbara, Sta. Barbara Dist. Chih. Mex. 6300ft, VII.17.1947 | D.
979 Rockefeller, Exp. Cazier | Det. J. C. Pallister (AMNH, 1). **USA: Massachuset:** Cambridge Mass
980 (MCZ, 1). **Texas:** Texas, Belfrage | F. C: Bowditch Coll. (MCZ, 1); Dallas, Tex. Boll. (MCZ, 1).

981 ***Helocassis crucipennis* (Boheman, 1855)**

- 982 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 983 **Planta huésped:** Asteraceae (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 984 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Morelos, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San
 985 Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz. **Belice. Colombia. Costa Rica. Guatemala:** El
 986 Naranjo. **Honduras. Nicaragua:** Granada. **Panamá. Venezuela:** Falcón.
- 987 **Nuevos registros. Brasil:** Salvador de Bahía.
- 988 *Material examinado*
- 989 **México: Chiapas:** Tapachula, Chiapas, Höege | Am. Mus. Nat. Hist. Dept. Invert. Zool. No.
 990 18267 | Donated by F. Du C. Godman, 1907 (AMNH, 1). **Hidalgo:** Chapulhuacan, Hidalgo,
 991 Mex. V.20.1952 | M. Cazier, W. Gertzch, R. Schrammel, Collectors (AMNH, 1). **Oaxaca:**
 992 Oaxaca, Oax., Mex., VIII.2.03 | W. L. Tower Collection (AMNH, 1). **Puebla:** Huachinango,
 993 Mexico | F. C. Bowditch Coll. (MCZ, 1); Mexico: Puebla, Acatlán, IX.25.1946, H. Wagner
 994 (AMNH, 1). **San Luis Potosí:** Huichihuyan, 20 Mi. N. Tamazunchale, San Luis Potosí, Mex.
 995 V.19.1952 | M. Cazier, W. Gertzch, R. Schrammel, Collectors (AMNH, 1). **Veracruz:** Córdoba
 996 Ver., Mexico, V.14.1946, J. y D. Pallister | Det. J. C. Pallister (AMNH, 1); Jalapa Ver., Mexico,
 997 V.22.1946, J. y D. Pallister | Det. J. C. Pallister, 1951 (AMNH, 1). **Brasil: Salvador de Bahía:**
 998 Rio Vermelho, S. Cath. Brazil, I.1945 | A. Maller. Coll. Frank Johnson Donor (AMNH, 1).
- 999 *Helocassis distorta* (Boheman, 1855)
- 1000 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.
- 1001 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1002 **Distribución: México:** Hidalgo, Oaxaca.
- 1003 *Helocassis maculicollis* (Champion, 1894)

- 1004 **Material tipo:** Holotipo de BMNH.
- 1005 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1006 **Distribución: México:** Jalisco, Oaxaca, Querétaro.
- 1007 *Helocassis testudinaria* (Boheman, 1855)
- 1008 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipos en NHRS y MZPW.
- 1009 **Planta huésped:** Solanaceae: *Solanum hazenii* Britton, *S. seaforthianum* Andrews, *Physalis*
- 1010 *cordata* Houst. ex Mill., *Lycopersicon esculentum* Mill. (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1011 **Distribución: México:** Baja California Sur, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos,
- 1012 Oaxaca, Querétaro, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán. **Belice.**
- 1013 **Colombia. Costa Rica. El Salvador. Guatemala. Honduras. Panamá. USA:** Arizona, Florida.
- 1014 Venezuela: Maracay, Mérida.
- 1015 **Nuevos registros. México:** Ciudad de México. **Trinidad y Tobago.**
- 1016 *Material examinado*
- 1017 **México: Ciudad de México:** San Gregorio, D. F. 17.VI.1950, tomate verde, J. Hendrichs
- 1018 (CNIN, 3); **Colima:** Colima, México, L. Conrad, coll. (AMNH, 2); México: Colima, 4 Km, SE
- 1019 Jiliotupa, Arroyo El Salado, 163 msnm, 24.VIII.2006, 19°03'11.4'' N 103° 43'26.1'' O, S.
- 1020 Zaragoza (CNIN, 3). **Guanajuato:** México: Guanajuato Jaral del Progreso, Cerro Culiacán, 2697
- 1021 msnm, 20°20'12'' N 100°58'33'' W, 26.X.2007, Encinar, H. Brailovsky y L. Cervantes (CNIN,
- 1022 2). **Guerrero:** Rio Balsas, Gro. Mex. Wickham (MCZ, 1); Apipihulco, Gro. Mex. Wickham
- 1023 (MCZ, 1). **Jalisco:** México: Jalisco. Loc. 4. Amacahuatitlan, 6.VI.1997, S. Zaragoza (CNIN, 5).
- 1024 **Tabasco:** Teapa, Tabasco, April. H.H.S. | Ex Godman and Savini (MCZ, 1). **Veracruz:**

1025 Zongolica, Ver. 25.V.63, S. Zaragoza (CNIN, 1). **Trinidad y Tobago:** St. Agustine, Trinidad,
1026 IV.1929, Darlington (MCZ, 1).

1027 ***Hybosa Duponchel***

1028 ***Hybosa Duponchel***, 1842:256. Especie tipo: *Hibosa gibbera* Boheman, 1855. Holotipo en
1029 NHRS.

1030 Cuerpo ovalado, en ocasiones paralelo a los lados. Cabeza sin líneas estridulatorias en
1031 la parte posterior. Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto,
1032 antenómero III moderadamente más largo que el II, antenómeros I-VI glabros, VII-XI
1033 pubescentes. Pronoto ovalado, márgenes laterales redondos, en las hembras los márgenes forman
1034 un lóbulo que se extienden hacia los lados (Fig. 7E-F). Prosterno sin surco antenal. Collar
1035 prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo plano, elevado a los lados. Labro emarginado.
1036 Élitros convexos, con una elevación por detrás del escutelo, en ocasiones la base es poco más
1037 ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación profunda, protuberancia en la parte
1038 media del borde del disco, lamela opaca, margen basal crenado, húmeros prominentes. Proceso
1039 prosternal ancho hacia el ápice. Uñas simples y sin peines en la cara interna y externa de todas las
1040 uñas de los tarsos.

1041 Especies registradas en México.

1042 ***Hybosa mellicula* Boheman, 1862**

1043 **Material tipo:** Ejemplar tipo en BMNH.

1044 **Planta huésped:** Bignoniaceae: *Bignonia corymbosa* (Vent.) L.G.Lohmann (Borowiec y
1045 Świętojańska, 2017).

1046 **Distribución: México:** Yucatán. **Brasil:** Pará. **Colombia:** Minca. **Costa Rica:** Guanacaste.

1047 **Guatemala:** Vera Paz. **Nicaragua:** Chontales. **Panamá:** Zona del Canal. **Perú:** Loreto, San

1048 Martín. **Venezuela.**

1049 **Nuevos registros. Brasil:** Sao Paulo. **Perú:** Jauja.

1050 *Material examinado*

1051 **Brasil:** Sao Paulo, Brazil, I.41 | A. Maller, coll. Frank Johnson Donor (AMNH, 1). **Panamá:**

1052 Barro Colorado, Isld, Canal Zone, 29.VII. 1928 | Collector C. H. Curran (AMNH, 1); **Perú:** Santipo,

1053 Perú, Jauja Prov., XI.1944 | P. Paprzycki Coll. Donor F. Johnson (AMNH, 1).

1054 *Ischnocodia Spaeth*

1055 *Ischnocodia* Spaeth, 1942: 34. Especie tipo *Cassida annulus* Fabricius, 1781. Holotipo en la

1056 colección de J. Ch. Fabricius en NHMA.

1057 Cuerpo semicircular. Cabeza con líneas estridulatorias en la parte posterior. Antenas

1058 largas rebasando la base del pronoto, antenómero III más largo que el II, antenómeros I-III

1059 glabros, IV con características intermedias, V-XI pubescentes, IX-X por lo menos dos veces tan

1060 largo como ancho. Pronoto ovalado, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco antenal.

1061 Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo plano, surcos laterales ausentes o finos,

1062 surco medio usualmente presente. Labro emarginado. Élitros poco convexos, sin una elevación

1063 por detrás del escutelo, base más ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación

1064 superficial, sin una protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela translúcida,

1065 margen basal crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal expandido hacia el ápice. Uñas

1066 simples, cara interna y externa de todos los tarsos con peines.

1067 Especies registradas en México.

1068 *Ischnocodia annulus* (Fabricius, 1781)

1069 **Material tipo:** Sintipo en la colección de J. Ch. Fabricius en NHMA.

1070 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Cordia alliodora* (Ruiz y Pav.) Oken, *C. panamensis* L. Riley, *C.*

1071 *ecalyculata* Vell., *C. trichotoma* Arráb. ex Steud. Lauraceae: *Ocotea veraguensis* (Meisn.) Mez.

1072 (Borowiec y Świętojańska, 2017).

1073 **Distribución:** **México:** Tabasco, Veracruz. **Argentina:** Misiones. Belice. Bolivia: Chapare, Las

1074 Juntas, Santa Cruz. **Brasil:** Amazonas, Goiás, Mato Grosso, Pará, Paraná. **Colombia. Costa**

1075 **Rica:** Guanacaste, Heredia, Puntarenas, San José, Talamanca, Turrialba. **Ecuador:** Cotopaxi,

1076 Napo, Palora, Pastaza, Pichincha, Sucumbios. **El Salvador. Guayana Francesa. Guatemala:**

1077 Vera Paz. **Honduras. Nicaragua:** Chontales. **Panamá:** Zona del Canal, Colón. **Paraguay:**

1078 Caazapá. **Perú:** Cuzco, Loreto, Madre de Dios. **Venezuela:** Portuguesa.

1079 **Nuevos registros. México:** Chiapas, Oaxaca. **Belice.**

1080 *Material examinado*

1081 **México: Chiapas:** México, Chiapas EL Salvador Urbina MPO Angel A. Corzo, 850 msnm,

1082 7.VII.1993, S. Zaragoza, E. Gonzales, C. Mayorga (CNIN, 1). **Oaxaca:** Istmo de Tehuantepec,

1083 Oaxaca, México | F. Islas det. (CNIN, 1). **Veracruz:** México: Veracruz, Los Tuxtlas, Est. de

1084 Biología 2-10.VII.85, C. Mayorga (CNIN, 2). **Belice:** M-tee Dist. Brit. Hond. 6/12 '06, Peck

1085 (MCZ, 1). **Costa Rica:** C. R.: Guanacaste, Vulcan Miravalles, Goothermal Area, 3.VIII.91,

1086 Forest Edge Assoc. J. T. Doyen (EMEC, 1); C. R: Rio Aquiare, nr Santa Cruz, Cartago Prov,

1087 1500 m, 9 Km NW Turrialba, 16.V.85 | P. A. Opler (EMEC, 1); C. R.: Turrialba, CATIE,

1088 6.VI.1986, Chemsak, Katsura A. y M. Michelbacher (EMEC, 1); Costa Rica: Cartago Turrialba-

1089 grounds of IICA, 1.VI.1976, M. Wasbauer (EMEC, 1). **Honduras:** Honduras: Cortes Peña
1090 Blanca, Lago Yojoa, 22.VI.1979 | J. A. Chemsak, A. y M. Michelbacher, W. W. Middlekauff
1091 collectors | Det. E. G. Riley (EMEC, 3).

1092 ***Jonthonota Spaeth***

1093 *Jonthonota* Spaeth, 1913:141. Especie tipo *Cassida nigripes* Olivier, 1790. Holotipo Ubicación
1094 desconocida. Sintipo de *Cassida novemmaculata* en MZPW, holotipos de *C. atripes* y *C. ellipsis*
1095 en MCZ.

1096 Cuerpo paralelo. Cabeza con líneas estridulatorias en la parte posterior. Antenas
1097 cortas sin rebasar la base del pronoto, antenómeros III ligeramente más largo que el II,
1098 antenómeros I-VII glabros, VIII-XI pubescentes. Pronoto ovalado, márgenes laterales poco
1099 angulados, casi redondos. Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal cubriendo parcialmente
1100 las partes bucales. Clípeo plano elevado en el ápice, surco fontoclípeal presente. Labro
1101 emarginado. Élitros poco convexos, sin una elevación por detrás del escutelo, base más ancha que
1102 la base del pronoto, superficie con puntuación superficial, lamela elitral translúcida, margen basal
1103 no crenado, húmeros no prominentes. Proceso prosternal ancho, expandido hacia el ápice. Uñas
1104 simples, generalmente con peines en la cara interna y externa de las uñas del meso y metatarso.
1105 Cara interna y externa de las uñas de los protarsos sin peines.

1106 Especies registradas en México.

1107 ***Jonthonota mexicana* (Champion, 1894)**

1108 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

1109 **Planta huésped:** Desconocida.

1110 **Distribución:** **México:** Chihuahua, Ciudad de México, Durango. **USA:** Arizona, Colorado.

1111 **Nuevos registros. México:** Guanajuato, Michoacán.

1112 *Material examinado*

1113 **México: Chihuahua:** San José Babicora, Chi. Mex. 7100 ft. VI.5.1947 | D. Rockefeller Exp.

1114 Gertsch (AMNH, 1). **Durango:** Tepehuanes, Dgo. Mex., Wickham | L. Sekerka det. (BMNH,

1115 1). **Guanajuato:** México: Guanajuato, Abasolo El Encinal, matorral espinoso, 20°24'31''N,

1116 101°33'11''W, 1760 msnm, 2.X.2008, H. Brailovsky, L. Cervantes, E. Barrera (CNIN, 1);

1117 Guanajuato | F. C: Bowditch Coll. | Det. E. G. Riley '82 (MCZ, 1). **Michoacán:** Mexico:

1118 Michoacán, 3m west Quiroga, 9.V.1963 | W. J. Gertsch, W. Ivie Collectors (AMNH, 2). **USA:**

1119 **Arizona:** Santa Rita Mts. Ariz. 5 to 8000 ft. July, F. H. Snow. | H. C. Fall Collection (MCZ, 1);

1120 Palmerlee, Arizona | Coll. By Hakaerber (NMNH, 1).

1121 *Metrionella Spaeth*

1122 *Metrionella Spaeth*, 1932:263. Especie tipo *Coptocyclus erraticus* Boheman, 1855. Sintipos en

1123 BMNH, MZPW, NHRS, MNHN.

1124 Cuerpo ovalado. Cabeza con líneas estridulatorias en la parte posterior presentes sólo

1125 en *M. bilimeki*. Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto, antenómero

1126 III más largo que el II, antenómeros I-VI glabros, VII-XI pubescentes. Pronoto semicircular,

1127 márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal cubriendo

1128 parcialmente las partes bucales. Clípeo levemente convexo, surcos laterales evidentes e impresos

1129 en la base formando un triángulo, surco medio presente. Labro emarginado. Élitros poco

1130 convexos, sin una elevación por detrás del escutelo, base más ancha que la base del pronoto,

1131 superficie con puntuación superficial, con una protuberancia en la parte media del borde del

1132 disco, lamela translúcida, margen basal no crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal

- 1133 ancho sin expandirse al ápice. Uñas apendiculadas en todos los tarsos, cara interna de las uñas en
- 1134 todos los tarsos con peines, cara externa en todos los tarsos sin peines.
- 1135 Especies registradas en México.
- 1136 ***Metrionella bilimeki* Spaeth, 1932**
- 1137 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en MMUE!
- 1138 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1139 **Distribución: México:** Baja California Sur, Chiapas, Estado de México, Jalisco, Morelos,
- 1140 Nayarit, Oaxaca, Sonora, Tamaulipas. **El Salvador:** Guazapa. **Costa Rica:** Turrialba.
- 1141 **Guatemala. Honduras. Nicaragua:** Managua. **USA:** Arizona.
- 1142 **Nuevos registros. México:** Hidalgo, San Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz, Yucatán.
- 1143 ***Material examinado***
- 1144 **México: Hidalgo:** Chapulhuacan, Hidalgo, Méx. V.20.1952 | M. Cazier, W. Gertsch, R.
- 1145 Schrammel Collectors | Det. E. G. Riley '82 (AMNH, 1). **San Luis Potosí:** Picolo, Mex. San
- 1146 Luis Potosí, V.21.1952 | M. Cazier, W. Gertsch, R. Schrammel Collectors | Det. E. G. '82
- 1147 (AMNH, 1); Huichihuyan, 20 Mi. N. Tamazunchale, San Luis Potosi, Mex. V.19.1952 | M.
- 1148 Cazier, W. Gertsch, R. Schrammel Collectors | Det. E. G. '82 (AMNH, 1). **Sinaloa:** 40 Mi. S.
- 1149 Culiacan Sinaloa, Mex. VII.22.1954 | M. Cazier, W. Gertsch, R. Schrammel Collectors | Det. E.
- 1150 G. '82 (AMNH, 1). **Sonora:** Mexico, Lower Sonora, Álamos, 1.VII.1971, G. Kageyama, col.
- 1151 | Det. E. G. Riley (EMEC, 1); **Veracruz:** La Buena Ventura, Veracruz, 74.II.09 | a3651 | Det. E.
- 1152 G. Riley '82 (AMNH, 1). **Yucatán:** Dolores Otero, Yucatán, Mex. VI.10.1952, J. y D. Pallister |
- 1153 C. R. Vose Fund, Explorers Club, A. M. N. H. Exped. Det. E. G. '82 (AMNH, 1). **Costa Rica:** C.

- 1154 Rica, Turrialba | bilimeki Spaeth det. | Paralectotype E. Riley des (MMUE, 1). **Guatemala:**
- 1155 Guatemala | bilimeki Spaeth det. | Lectotype E. Riley des. (MMUE, 1).
- 1156 ***Metrionella erratica* (Boheman, 1855)**
- 1157 **Material tipo:** Sintipos en NHRS, BMNH, MNHN y MZPW.
- 1158 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1159 **Distribución:** **México:** Nayarit, Oaxaca, Tamaulipas. **Belice. Colombia. Costa Rica. El**
- 1160 **Salvador:** Guazapa. **Guatemala:** El Naranjo, Suchitepéquez. **Nicaragua. Panamá.**
- 1161 **Nuevos registros. México:** Puebla, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz, Yucatán.
- 1162 ***Material examinado***
- 1163 **México: Puebla:** Xochitepec de Juárez, Puebla, 11.VII.70, Díaz Batres col. | CNIABM 39675
- 1164 (CNIABM, 1). **San Luis Potosí:** Tamazunchale, S. L. P., Mexico, VII.19.1946, J. y D. Pallister |
- 1165 Det. E. G. Riley '82 (AMNH, 1). **Tabasco:** Teapa Tabasco, Feb. H. H. S. | Donated by F. Du C.
- 1166 Godman, 1907. Am. Mus. Nat. Hist. Dept. Invert. Zool. No. 18263 | Det. E. G. Riley '82
- 1167 (AMNH, 1). **Veracruz:** Jalapa, Mex. W. Schaus | Det. E. G. Riley '82 (AMNH, 1); Tobasco
- 1168 Mex. Palm Coli | Det. E. G. Riley '82 (AMNH, 1). **Yucatán:** Chichen Itza, Yucatán, Mex.
- 1169 IX.11.1952, J. y D. Pallister | C.R. Vose Fund, Explorers Club, A.M.N.H. Exped. Det. E. G.
- 1170 Riley '82 (AMNH, 1).
- 1171 ***Mexicaspis Spaeth***
- 1172 *Mexicaspis* Spaeth, 1936:259. Especie tipo *Coptocycla azteca* Champion, 1894. Sintipo en
- 1173 BMNH.
- 1174 Cuerpo con lados paralelos. Cabeza con líneas estridulatorias en la parte posterior.
- 1175 Antenas largas rebasando la base del pronoto, antenómero III más largo que el II, antenómeros I-

1176 IV glabro, V-XI pubescentes. Pronoto pentagonal, márgenes laterales rectos. Prosterno sin surco
1177 antenal. Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo plano, elevado en el margen
1178 anterior formando un surco frontoclípeal. Labro emarginado. Élitros convexos, sin una elevación
1179 por detrás del escutelo, base poco más ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación
1180 superficial, protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela translúcida, margen basal
1181 no crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal ancho, sin expandirse al ápice. Uñas de los
1182 protarsos apendiculadas sin peines. Uñas en los meso y metatarsos simples con peines en la cara
1183 interna y externa.

1184 Especies registradas en México.

1185 ***Mexicaspis azteca* (Champion, 1894)**

1186 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

1187 **Planta huésped:** Desconocida.

1188 **Distribución: México:** Baja California, Guerrero, Jalisco, Oaxaca, Puebla.

1189 **Nuevos registros. México:** Colima.

1190 ***Material examinado***

1191 **México:** Mexico, F. C. Bowditch coll. | det. E. G. Riley (MZC, 1). **Colima:** Tecolapa, Colima,

1192 Mex., 31.VII.1954 | M. Casier, W. Gertzch, Bradts collw. (AMNH, 1). **Guerrero:** Rio Balsa,

1193 Gro. Mex. Wickham | det. E. G. Riley (MZC, 6). **Jalisco:** South side lake, Chapala, Jal., Mex.

1194 29/VII/1954 | M. Casier, W. Gertsch, Bradts, cols. | det. E. G. Riley (AMNH, 2).

1195 ***Microctenochira* Spaeth, 1926**

1196 *Microctenochira* Spaeth, 1926: 36. Especie tipo *Coptocyclus jousselini* Boheman, 1855. Holotipo
1197 en NHRS.

1198 Cuerpo ovalado. Cabeza circular con líneas estridulatorias en la parte posterior.
1199 Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del pronoto, antenómero II poco más
1200 grande que el III, antenómeros I-VII pubescentes, VII-XI glabros. Pronoto ovalado, márgenes
1201 laterales redondos. Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal cubriendo parcialmente las
1202 partes bucales. Clípeo con una superficial depresión en el ápice y ligeramente elevado en el
1203 margen anterior; surcos laterales ausentes o finos, visibles al menos en la tercera parte de la
1204 porción basal. Labro emarginado. Élitros poco convexos, sin una elevación por detrás del
1205 escutelo, base poco más ancha que la base del pronoto, superficie con puntuación superficial, sin
1206 una protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral translúcida, margen basal
1207 no crenado, húmeros no prominentes. Proceso prosternal expandido hacia el ápice. Uñas
1208 apendiculadas, peines en la cara interna y externa de las uñas de los meso y metatarsos.
1209 Especies registradas en México.

1210 ***Microctenochira aspersa* (Champion, 1894)**

1211 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.

1212 **Planta huésped:** Desconocida.

1213 **Distribución:** **México:** Morelos, Oaxaca. **Colombia. Costa Rica:** Turrialba, Tucurrique.

1214 **Guatemala:** Quiriguá. **Panamá:** Bugaba, Coclé.

1215 ***Microctenochira bilobata* (Boheman, 1855)**

1216 **Material tipo:** Sintipos en la colección de J. Weise en ZMHB y NHRS.

1217 **Planta huésped:** Desconocida.

- 1218 **Distribución: México:** Guerrero.
- 1219 **Nuevos registros. México:** Ciudad de México, Estado de México.
- 1220 *Material examinado*
- 1221 **México: Ciudad de México:** México: Tacubaya, D.F., 28.VI. 1946, J. Hendrichs | Ex Colección
- 1222 Jorge Hendrichs S. (CNIN, 1). **Estado de México:** México: México, Mpio. Tejupilco, Sierra
- 1223 Nanchititla, 9.XII.73 A. Barrera | Los Llanitos, bosque pino-encino, 1850 m. alt. | 310-34 |
- 1224 CNIABM 41770 (CNIABM, 1).
- 1225 *Microctenochira bonvouloiri* (Boheman, 1862)
- 1226 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
- 1227 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Merremia dissecta* (Jacq.) Hallier f., *Ipomoea wolcottiana*
- 1228 Rose (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1229 **Planta asociada:** Cleomaceae: *Polanisia uniglandulosa* (Cav.) DC. Eupobiaceae: *Ricinus*
- 1230 *communis* L. (Hernández-Sosa, 2014).
- 1231 **Distribución: México:** Baja California Sur, Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, Morelos,
- 1232 Nayarit, Puebla, Sinaloa, Tabasco, Veracruz, Yucatán. **Belice. Costa Rica:** Guanacaste,
- 1233 Puntarenas. **Guatemala. USA:** Texas.
- 1234 *Material examinado*
- 1235 **México: Jalisco:** México: Jalisco, Est. De Biología Chamela, 16.X.1981, G. Ortega, C. Mayorga
- 1236 (CNIN, 1); México: Jalisco, Est. De Biología Chamela, 26.VIII.1996, C. Mayorga, A. Cadena y
- 1237 J. Martínez cols. (CNIN, 4). **Oaxaca:** México: Oaxaca, km 21 desviación San Miguel, 210

- 1238 MSNM, 22.III.1990, E. Barrera, A. Cadena (CNIN, 1). **Veracruz:** México: Veracruz, Los
- 1239 Tuxtlas cam a Lag. Escondida, 5.II.1990, G. Ortega, C. Mayorga (CNIN, 1).
- 1240 ***Microctenochira coronata* (Boheman, 1855)**
- 1241 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipos en MZPW y NHRS.
- 1242 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1243 **Distribución:** **México:** Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Veracruz. **Belice.**
- 1244 **Guatemala:** El Naranjo, Zapote. **Honduras:** Yoro.
- 1245 **Nuevos registros.** **México:** Estado de México, Tamaulipas.
- 1246 ***Material examinado***
- 1247 **México: Estado de México:** México: México, Mpo. Tejupilco, Sierra Nanchititla, 9.XII.73, A.
- 1248 Barrera | Los Llanitos, bosque pino-encino, 1850 m. alt. | 310-16 | CNIABM 41731 (CNIABM,
- 1249 1). **Tamaulipas:** México, Tampico, Tamaulipas, 19.III.1972, E. Auer col. (CNIABM, 1).
- 1250 ***Microctenochira cumulata* (Boheman, 1855)**
- 1251 **Material tipo:** Lectotipo en la colección de J. Weise en ZMHB. Paralectotipo en NHRS.
- 1252 **Planta huésped:** Asteraceae: *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King y H. Rob. Convolvulaceae:
- 1253 *Odonellia hirtiflora* (M. Martens y Galeotti) K.R. Robertson (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1254 **Planta asociada:** Bromeliaceae: *Tillandsia* sp. (CCFES-Z).
- 1255 **Distribución:** **México:** Chiapas, Veracruz. **Costa Rica:** Caché, Heredia, Puntarenas, San José,
- 1256 San Mateo, Limón. **Ecuador:** Pichincha, Río Palenque. **Guatemala:** El Naranjo, Ciudad de
- 1257 Guatemala, San Isidoro, Suchitepéquez, Zapote. **Nicaragua:** Chontales. **Panamá. Venezuela:**
- 1258 Miranda, Puerto Caballo, Valencia.

- 1259 **Nuevos registros. México:** Ciudad de México, Puebla.
- 1260 *Material examinado*
- 1261 **México: Ciudad de México:** México: Tacubaya, Ciudad de México, 29.VI.46, J. Hendrichs
- 1262 (CNIN, 1). **Chiapas:** México: Chiapas, Ixhuatan, Km. 3 Carr. Pozo Rosarito, 12.XII.85, F. Arias,
- 1263 R. Barba y L. Cervantes cols. (CNIN, 1); México: Chiapas, Ocosingo Chajul, Reserva Montes
- 1264 Azules, 10-16.VII.87, F. Arias, R. Barba y L. Cervantes cols. , Taxco de A. BP,
- 1265 18°34'53.4''99°42'7.3'' 2620 m, 22.III.2013, 18:20, s/*Tillandsia* sp. , I. Pérez, col. | M. Ordóñez,
- 1266 det. 06.VI.2014 (CCFES-Z, 1). **Morelos:** RTPC0353, México: Morelos, Las Huertas,
- 1267 Tlaquilténango, SBC, 18°28'56.8''99°09'11.3'', 775 m, 04.V.2012, 19:18, árbol, M. Ordóñez
- 1268 col. || M. Ordóñez, det. 06.VI.2014 (CCFES-Z, 1). **Puebla:** México: Puebla, Km. 3 Carr. Enrique
- 1269 Xicotepec Barranca de Patla, 20°13'529'' N, 97°57'042'' W, 4400 FT., 12.VII.1994, E. Barrera
- 1270 y C. Mayorga cols. (CNIN, 1).
- 1271 *Microctenochira diophthalma* (Champion, 1894)
- 1272 **Material tipo:** Holotipo en BMNH.
- 1273 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1274 **Planta asociada:** Ericaceae: *Arbutus unedo* L. (Hernández-Sosa, 2014).
- 1275 **Distribución:** México: Estado de México, Guerrero, Morelos.
- 1276 *Microctenochira dissimilis* (Boheman, 1855)
- 1277 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
- 1278 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1279 **Planta asociada:** Bromeliaceae (Hernández-Sosa, 2014).

- 1280 **Distribución: México:** Guerrero, Morelos, Tabasco. **Belice.**
- 1281 *Material examinado*
- 1282 **México:** Guerrero: JFTH4900 México: Guerrero, San J. Tenería (CCFES-Z, 1).
- 1283 *Microctenochira ferranti (Spaeth, 1926)*
- 1284 **Material tipo:** Sintipos en MMUE y LM.
- 1285 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea* sp. (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1286 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Nayarit, Sinaloa. **Costa Rica:**
- 1287 Piedras Negras, Surrubres, Turrialba. **El Salvador:** Guazapa. **Guatemala:** Zacapa. **Nicaragua:**
- 1288 Managua.
- 1289 *Microctenochira hectica (Boheman, 1855)*
- 1290 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.
- 1291 **Plantas huésped:** Desconocida.
- 1292 **Planta asociada:** Apocynaceae: *Stemmadenia pubescens* Benth. Verbenaceae: *Lantana hirta*
- 1293 Graham (Hernández-Sosa, 2014).
- 1294 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Morelos, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tabasco,
- 1295 Veracruz. **Costa Rica:** Puntarenas, San José. **El Salvador:** Guazapa. **Guatemala:** El Naranjo,
- 1296 San Gerónimo, Zapote. **Venezuela:** Maracay, Miranda.
- 1297 **Nuevos registros. México:** Nayarit, Quintana Roo.
- 1298 *Material examinado*

- 1299 **México: Nayarit:** Compostela, Nayarit, Mex. VII.27.1954 | M. Cazier, W. Gertsch, Bradts
 1300 Collectors. | Det. E. G. Riley '82 (AMNH, 1). **Tabasco:** Teapa, Tabasco, March. H. H. S. | Ex
 1301 Godman and Salvin (AMNH, 1). **Quintana Roo:** Mex. Quint. Roo, Xean Nuevo, VI.6-7.1959,
 1302 P.C. Vaurie (AMNH, 1).
- 1303 *Microctenochira hieroglyphica* (Boheman, 1855)
- 1304 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipo en MZPW.
- 1305 **Plantas huésped:** Desconocida.
- 1306 **Planta asociada:** Cleomaceae: *Polanisia uniglandulosa* (Cav.) DC. Apocynaceae: *Stemmadenia*
 1307 *pubescens* Benth. Araceae: *Xanthosoma* sp. Bromeliaceae. Fagaceae: *Quercus* sp. (Hernández-
 1308 Sosa, 2014).
- 1309 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Estado de México, Morelos, San Luis Potosí,
 1310 Tabasco, Tamaulipas, Veracruz. **Belice. Costa Rica:** Cartago, San Carlos, San José, Turrialba.
 1311 **Guatemala. Honduras:** Yoro. **Nicaragua:** Rio San Juan. **Panamá:** Veragua.
- 1312 **Nuevos registros. México:** Puebla.
- 1313 *Material examinado*
- 1314 **México: Chiapas:** México: Chiapas, Finca Prusia, Jaltenango, 10-12.V.85, F. Arias, H. Velasco
 1315 y M. Vertiz Cols. (CNIN, 1). **Oaxaca:** México: Oaxaca, Presa Cerro de Oro, 23.V.1990, E.
 1316 Barrera y A. Cadena cols. (CNIN, 1); México: Oaxaca, Portillo del Rayo, 24.XI. 85, E. Mariño
 1317 col. (CNIN, 1). **Puebla:** México: Puebla, Cuetzalán, 9.III.87, M. García y M. Meléndez cols.
 1318 (CNIN, 1). **Tabasco:** Teapa, Tabasco, Feb. H. H. S. | Ex Godman and Salvini (AMNH, 1).
- 1319 *Microctenochira infantula* (Boheman, 1862)

- 1320 **Material tipo:** Ejemplar tipo en BMNH.
- 1321 **Plantas huésped:** Desconocida.
- 1322 **Planta asociada: Euphobiaceae: *Ricinus communis* L.** (Hernández-Sosa, 2014).
- 1323 **Distribución: México:** Guerrero, Morelos. **Guatemala:** Izabal. **Costa Rica. Panamá.**
- 1324 **Nuevo registro. México:** Veracruz.
- 1325 *Material examinado*
- 1326 **México: Veracruz:** México: Veracruz, Coatepec | S. Zaragoza C. det. (CNIN, 1).
- 1327 *Microctenochira melanota (Boheman, 1855)*
- 1328 **Material tipo:** Sintipos en BMNH y MNHN.
- 1329 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1330 **Distribución: México:** Tabasco, Veracruz. **Costa Rica:** San Mateo. **Guatemala.**
- 1331 **Nuevo registro. México:** Puebla.
- 1332 *Material examinado*
- 1333 **México: Puebla:** Xicotepec de Juárez, Puebla, 11.VII.1970, A. Barrera col. | CNIABM 39657
- 1334 (CNIABM, 1). **Tabasco:** Teapa, Tabasco, Feb. H. H. S. Ex Godman and Salvin (AMNH, 1).
- 1335 *Microctenochira palmata (Boheman, 1855)*
- 1336 **Material tipo:** Ubicación desconocida.
- 1337 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1338 **Distribución: México:** Oaxaca, Veracruz. **Guatemala:** Las Mercedes, Capetillo.
- 1339 **Nuevo registro. México:** Puebla.

- 1340 *Material examinado*
- 1341 **México: Puebla:** México: Puebla, Ahuatamimilol, 8.VII.1989. Citlalli G. G. col. | 356-51 |
- 1342 CNIABM 42896 (CNIABM, 1).
- 1343 *Microctenochira plagifera (Spaeth, 1926)*
- 1344 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.
- 1345 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1346 **Distribución:** México.
- 1347 *Microctenochira plebeja (Boheman, 1855)*
- 1348 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipos en MZPW y NHRS.
- 1349 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1350 **Distribución:** México: Chiapas, Jalisco, Morelos, Tabasco, Veracruz. **Guatemala. Nicaragua:**
- 1351 Chontales.
- 1352 *Material examinado*
- 1353 **México: Guadalajara:** Guadalajara, Mexico F. C. Bowditch Coll. (MCZ, 1). **Tabasco:** Teapa,
- 1354 Tabasco, March. H. H. S. | Ex Godman and Salvin (MCZ, 1).
- 1355 *Microctenochira plicata (Boheman, 1855)*
- 1356 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 1357 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1358 **Distribución:** México: Tabasco, Veracruz. **Costa Rica:** Puntarenas, San Mateo. **Panamá:**
- 1359 Bugaba, Volcán de Chiriquí.

- 1360 **Nuevos registros. México:** Chiapas, Puebla.
- 1361 *Material examinado*
- 1362 **México: Chiapas:** México: Chiapas, Ocosingo, Chajul, Reserva Montes Azules, 28.IV al 5-V.86,
- 1363 Col. F. Arias, R. Barba, L. Cervantes (CNIN, 1). **Puebla:** México: Puebla, Cuetzalan, 19.III.89,
- 1364 M. García (CNIN, 1); Teziutlán, Puebla, 15.VIII.74 (CNIN, 1). **Tabasco:** México, Tabasco,
- 1365 Teapa Puyacatengo, 9.XII.85, R. Barba col. (CNIN, 2). **Veracruz:** México: Veracruz, Los
- 1366 Tuxtlas, Est. de Biología, 2-10.VII.85, C. Mayorga, col. (CNIN, 1).
- 1367 *Microctenochira punicea* (Boheman, 1855)
- 1368 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 1369 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1370 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Puebla, Querétaro, Tabasco, Tamaulipas,
- 1371 Veracruz, Yucatán. **Belice. Costa Rica. Guatemala:** Alta Verapaz, El Naranjo. **Honduras.**
- 1372 **Nicaragua.**
- 1373 **Nuevos registros. México:** Campeche, Morelos, Oaxaca.
- 1374 *Material examinado*
- 1375 **México: Campeche:** México: Campeche, El Tormento, 13.VI.85, Col. V. Arias, H. Velasco y M.
- 1376 Vértiz (CNIN, 1). **Chiapas:** México: Chiapas, Finca, Prusia, Jaltenango, 10-12.V.85, F. Arias, H.
- 1377 Velasco, M. Vértiz, cols. (CNIN, 1). **Morelos:** México, Jaltipán Morelos (CNIN, 1); **Oaxaca:**
- 1378 Tuxtepec, Oax., 14.VIII.1934 (CNIN, 1); **Tabasco:** Teapa, Tabasco, March, H. H. S. Donated by
- 1379 F. Du C. Godman, 1907 | Am. Mus. Nat. Hist. Dept. Invert. Zool. No. 18216 (AMNH, 1).
- 1380 **Veracruz:** México: Veracruz, Martínez de la Torre, 5.VII.46 (CNIN, 1).

- 1381 ***Microctenochira rubrocincta* (Boheman, 1855)**
- 1382 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.
- 1383 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1384 **Distribución:** **México:** Puebla, San Luis Potosí, Veracruz. **Brasil. Colombia. Costa Rica:** San
- 1385 Mateo. **Guatemala. Nicaragua:** Chontales. **Panamá:** Colon, Volcán de Chiriquí. **Venezuela:**
- 1386 Caracas, Maracay.
- 1387 ***Material examinado***
- 1388 **México: Veracruz:** Volcán San Martín, Ver., 29.V.51, MacGregor col. | S. Zaragoza C. det.
- 1389 (CNIN, 1).
- 1390 ***Microctenochira stali* (Boheman, 1862)**
- 1391 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
- 1392 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1393 **Distribución:** **México. Guatemala. Nicaragua:** Chontales.
- 1394 **Nuevos registros. México:** Tabasco, Veracruz.
- 1395 ***Material examinado***
- 1396 **México: Tabasco:** Teapa, Tabasco, March, H. H. S. | Donated by F. Du Co. Godman, 1907 | Am.
- 1397 Mus. Nat. Hist. Dept. Invert. Zool. No. 18218 (AMNH, 1). **Veracruz:** Orizaba, Mexico 1-10.IV |
- 1398 F. C. Bowditch Coll. (AMNH, 1).
- 1399 ***Microctenochira tabida* (Boheman, 1855)**
- 1400 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.

- 1401 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1402 **Distribución: México:** Chiapas, Tabasco, Veracruz. **Costa Rica:** Puntarenas, San Mateo.
- 1403 **Panamá:** Bugaba, Zona del Canal, Colón, Volcán de Chiriquí.
- 1404 **Nuevos registros. México:** Campeche, Hidalgo, Puebla, Oaxaca.
- 1405 *Material examinado*
- 1406 **México: Campeche:** México: Campeche, El Tormento, 13.VI.85, V. Arias, H. Velasco y M.
- 1407 Vertiz cols. (CNIN, 1). **Hidalgo:** México: Hidalgo, San Bartolo, Tutotepec, 3.II. 1991, H.
- 1408 Brailovsky y E. Barrera col. (CNIN, 1). **Puebla:** México: Puebla, Cuetzalan, San Andrés
- 1409 Tzicuilan, Cascada, 27-30.IV.1994, G. Oretaga y E. Barrera cols. (CNIN, 1); México: Puebla,
- 1410 Teziutlán, 15.VIII.84 (CNIN, 1). **Oaxaca:** México: Oaxaca, Km. 58, Tuxtepec-Oaxaca,
- 1411 28.VII.87, L. Cervantes (CNIN, 1).
- 1412 *Microctenochira vivida (Boheman, 1855)*
- 1413 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipos en MZPW y NHRS.
- 1414 **Planta huésped:** Convolvulaceae: *Ipomoea phillomega* (Vell) House (Borowiec y Świętojańska,
- 1415 2017).
- 1416 **Distribución: México:** Guerrero, Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas,
- 1417 Veracruz. **Costa Rica:** San Mateo. **Honduras. Panamá:** Bugaba, Chiriquí, Panamá.
- 1418 **Nuevos registros. México:** Campeche, Oaxaca, Puebla. **Perú:** Iquitos.
- 1419 *Material examinado*
- 1420 **México: Campeche:** México: Campeche, Champotón, 14.VI.85, F. Arias, col. (CNIN, 1).
- 1421 **Chiapas:** México: Chiapas, Ixhuatán, 19.VII.87, R. Bertha, F. Arias y C. Cervantes cols. (CNIN,

1422 1). **Puebla:** México: Puebla, Cuetzalán, 19.III.87, V. Melendez (CNIN, 1); México: Puebla, Km.
1423 4 Xicotepec-MA. Andrea El Zoquital, 1190 M. 13.VII.1994, E. Barrera y C. Mayorga (CNIN, 1).
1424 **Oaxaca:** Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México | *Ctenochira vivida* v: *tabida* F. Islas det. |
1425 *Microctenochira vivida* v. *tabida* S. Zaragoza C., det. (CNIN, 1). **Perú:** Iquitos, Peru F 6062 |
1426 Acc. 33591 (AMNH, 1).

1427 ***Parorectis Spaeth***

1428 *Parorectis* Spaeth, 1901: 346. Especie tipo *Cassida callosa* Boheman, 1854. Holotipo en NHRS.
1429 Cuerpo paralelo. Cabeza con líneas estridulatorias en la parte posterior. Antenas
1430 cortas sin rebasar la base del pronoto, antenómero III más largo que el II, antenómeros I-VI
1431 glabros, VII con características intermedias, VIII-XI pubescentes. Pronoto ovalado, márgenes
1432 laterales redondos. Prosterno con surco antenal. Collar prosternal cubriendo parcialmente las
1433 partes bucales. Clípeo usualmente con una superficial depresión en el ápice y ligeramente
1434 elevado en el margen anterior, surcos laterales ausentes o finos. Labro emarginado. Élitros
1435 convexos con o sin protuberancias, base más ancha que la base del pronoto, superficie con
1436 puntuación profunda, sin protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral
1437 opaca, margen basal crenado, húmeros prominentes. Proceso prosternal expandido hacia el ápice.
1438 Uñas simples, con peines en la cara interna y externa de las uñas de los tarsos.

1439 Especies registradas en México.

1440 ***Parorectis callosa* (Boheman, 1854)**

1441 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

1442 **Planta huésped:** Solanaceae: *Solanum* sp. *Physalis* sp. (Borowiec y Świętojańska, 2017).

1443 **Distribución:** **México:** Morelos. **USA:** Carolina del Sur, Florida y Texas.

- 1444 ***Parorectis rugosa* (Boheman, 1854)**
- 1445 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipos en MZPW, NHRS y en la Colección
- 1446 Entomológica de Hope en OUMNH.
- 1447 **Planta huésped:** Solanaceae: *Physalis pruinosa* L. (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1448 **Planta asociada:** Solanaceae: *Physalis* sp. (Hernández-Sosa, 2017).
- 1449 **Distribución: México:** Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Puebla,
- 1450 Tlaxcala, Yucatán. **Costa Rica:** Guanacaste. **El Salvador:** San Salvador. **Honduras.**
- 1451 **Guatemala:** San Gerónimo. **Nicaragua:** Chontales.
- 1452 **Nuevos registros: México:** Querétaro, Veracruz. **Panamá:** El Real.
- 1453 ***Material examinado***
- 1454 **México: Guerrero:** Rio Balsas Gro. Mex. Wickham (MCZ, 1). **Morelos:** Matamoros Mor. Mex.
- 1455 VII.10.03 | W. L. Flower Collection (AMNH, 1). **Querétaro:** México: Querétaro, Jalpan, Jalpan-
- 1456 Xilitla Km. 15, 21°11'42'' N, 99°26'30'' W, 802 msnm, 03.VIII.2006, L. Cervantes y D.
- 1457 Brzoska (CNIN, 3). **Veracruz:** Sn. Rafael, Jicaltepec V.Cruz, Mex. 96. | F. C. Bowditch Coll.
- 1458 (MCZ, 1); México, Veracruz, El Castillo, 26.VIII.84, J. Peña M (CNIN, 1). **Guatemala:** Salama,
- 1459 Guate. 3000 ft. VII.30.1947 (AMNH, 1). **Panamá:** St. Maria El Real, Panama | F. C. Bowditch
- 1460 Coll. (MCZ, 1).
- 1461 ***Parorectis sublaevis* (Barber, 1946)**
- 1462 **Material tipo:** Holotipo y paratipo en USNM.
- 1463 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1464 **Distribución: México:** Sonora. **USA:** Texas, Arizona, Nuevo México.
- 1465 ***Material examinado***

1466 **USA: Arizona:** S. W. Research Sta., 5 Mi. W. Portal, Ariz. Cochise Co. 5400 ft. IV.15.55, M.
1467 Cazier (AMNH, 1); 8 Mi. E. Douglas, Cochise Co., Ariz. 4000-4500 ft. IX. 12.1950 | M. Cazier
1468 Collectors (AMNH 1).

1469 ***Physonota* Boheman, 1854**

1470 *Physonota* Boheman, 1854:190. Especie tipo *Physonota alutacea* Boheman, 1854. Lectotipo y
1471 paralectotipo en NHRS.

1472 Cuerpo ovalado, raramente redondo o triangular. Cabeza transversa con líneas
1473 estridulatorias en la parte posterior. Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del
1474 pronoto, antenómero III más largo que el II, generalmente antenómeros I-V glabros, VI-XI
1475 pubescentes. Pronoto semicircular u ovalado, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco
1476 antenal. Collar prosternal cubriendo o no las partes bucales. Clípeo plano o levemente convexo,
1477 con o sin surco medio. Labro emarginado. Élitros convexos, nunca con una elevación por detrás
1478 del escutelo, base generalmente más ancha que la base del pronoto, superficie de los élitros con
1479 puntuación superficial, con una protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral
1480 translúcida u opaca, margen basal crenado, húmeros no prominentes. Proceso prosternal
1481 expandido hacia el ápice. Uñas de todos los tarsos simples sin peines en la cara interna y externa.
1482 Especies registradas en México.

1483 ***Physonota alutacea* Boheman, 1854:191**

1484 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.

1485 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Cordia alba* (Jacq.) Roem. y Schult., *C. boissieri* A. D.C., *C.*
1486 *inermis* (Mill.) I.M.Johnst., *C. macrostachya* (Jacq.) Roem. y Schult (Borowiec y Świętojańska,
1487 2017). *Cordia curassavica* (Jacq.) Roem. y Schult. (Helson, 2005).

- 1488 **Distribución: México:** Baja California, Chiapas, Durango, Guerrero, Jalisco, Estado de México,
1489 Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz,
1490 Yucatán. **Colombia:** Bogota. **Costa Rica:** El Coco, Escuz, Piedras negras, Poco Azul, San José.
1491 **Ecuador:** Manabi. **Guatemala.** **Nicaragua.** **Panamá.** **Trinidad,** **Venezuela:** Caparo. **USA:**
1492 Texas.
1493 **Nuevos registros. México:** Michoacán, Nayarit, Quintana Roo.
1494 *Material examinado*
1495 **México: Baja California sur:** San José del Cabo | H. C. Fall Collection | *Physonota alutacea* v.
1496 *cyrtodes* Boh. (MCZ, 1). **Michoacán:** México: Michoacán, 14 Km. al sur de Uruapan,
1497 29.VII.1988, M. García (CNIN, 1). **Nayarit:** México: Nayarit, Mesa del Nayar, Cam. al
1498 Cangrejo, 19.1.89, A. Cadena (CNIN, 1). **Sinaloa:** México: Sinaloa, Mazatlán, Concordia Km.
1499 32, Villa Unión Durango la Guasima, 37 msnm, 23°19'47'' N 105°58'40''W, 26.09.2010, L.
1500 Cervantes y C. Mayorga (CNIN, 1). **Quintana Roo:** 7 km N de Tulum, Quintana Roo, 23.VI.84,
1501 V. Hernández O. Col. (CNIN, 2).
1502 *Physonota arizonae* Schaeffer, 1925:234
1503 **Material tipo:** Ubicación desconocida.
1504 **Planta huésped:** Asteraceae: *Ambrosia ambrosioides* (Cav.) W.W. Payne (Borowiec y
1505 Świętojańska, 2017).
1506 **Distribución: México:** Jalisco, Sinaloa. **USA:** Arizona.
1507 *Physonota attenuata* Boheman, 1854
1508 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.

- 1509 **Planta huésped:** Boraginaceae: *Cordia alba* (Jacq.) Roem. y Schult., *C. seleriana* Fernald
1510 (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1511 **Distribución: México:** Colima, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Querétaro,
1512 Tamaulipas, Veracruz. **Guatemala. Nicaragua.**
- 1513 *Material examinado*
- 1514 **México: Chiapas:** México: Chiapas, Cintalapa, 16.IX.47 | Det. Shin C 2013 (CNIN, 1); México:
1515 Chiapas, Cerro Hueco, 5 Km sur Tuxtla Gutiérrez, 23.VII.1992, B. Gómez | Det. Shin C 2013
1516 (CNIN, 1). **Tamaulipas:** México: Tamaulipas, Sna Isidro, y.X.85, L. Cervantes | Det. Shin C
1517 2013 (CNIN, 1); Llera, Tamps., VI.14.1961 | Aguacate | E. Elías Calles Colector | Det. Shin C
1518 2013 (CNIN, 1). **Nicaragua:** Nicaragua: Granada, Reserva Silvestre, Privada Domitila, Shin, C,
1519 6.VI.2011 | Det. Shin C 2013 (CNIN, 2).
- 1520 *Physonota calcarata* (Boheman, 1854)
- 1521 **Material tipo:** Ubicación desconocida.
- 1522 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1523 **Distribución: México:** Guerrero, Estado de México, Jalisco, Oaxaca.
- 1524 *Material examinado*
- 1525 **México: Oaxaca:** México: Oaxaca, Hierve el Agua, 25.VII.2000, Ka. Brailovsky (CNIN, 2).
- 1526 *Physonota caudata* Boheman, 1854
- 1527 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.
- 1528 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1529 **Distribución: México:** Veracruz.

- 1530 **Nuevos registros. México:** Ciudad de México, Oaxaca.
- 1531 *Material examinado*
- 1532 **México: Ciudad de México:** México, D. F. | Det. S. Zaragoza C. (CNIN, 1). **Oaxaca:**
- 1533 Tehuantepec | F. C: Bowditch Coll. (MCZ, 1).
- 1534 *Physonota cerea* Boheman, 1854
- 1535 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.
- 1536 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1537 **Distribución: México:** Oaxaca.
- 1538 *Physonota citrina* Boheman, 1854
- 1539 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.
- 1540 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1541 **Distribución: México:** Durango, Jalisco, Oaxaca, Sinaloa, Veracruz. **El Slavador.**
- 1542 *Material examinado*
- 1543 **México: Veracruz:** Coatepec, Veracruz | Det. Shin, C 2013 (CNIN, 1).
- 1544 *Physonota citrinella* Boheman, 1854
- 1545 **Material tipo:** Holotipo en la colección de J. Weise en ZMHB.
- 1546 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1547 **Distribución: México.**
- 1548 *Physonota convexa* Borowiec, 1995

- 1549 **Material tipo:** Holotipo en EGRC. Paralectotipo en la colección de L. Borowiec, Universidad de
1550 Wroclaw, Polonia, SEMC y MMUE.
- 1551 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1552 **Distribución: México:** Chiapas, Jalisco, Oaxaca.
- 1553 *Physonota disjuncta* (Chevrolat, 1834)
- 1554 **Material tipo:** Ejemplar tipo en BMNH.
- 1555 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1556 **Distribución: México:** Chihuahua, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán,
1557 Morelos, Nayarit, Oaxaca, Querétaro, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz.
- 1558 **Nuevos registros. México:** Aguascalientes, Colima, Hidalgo, Puebla.
- 1559 *Material examinado*
- 1560 **México: Aguascalientes:** Sierra Fría, Ags. 26.III.72. Col. J. Hendrichs S. **Colima:** Colima,
1561 IX.1916, C. C: Hoffman | C. C. Hoffman det. 76 (CNIN, 8). **Hidalgo:** P. N. El Chico, Hgo., 3100
1562 m., 27.VI.1943, Osorio, Bonet, Peláez | 37 (CNIN, 1); Las Ventanas, Hgo. 10.VII.60, Pflanze im
1563 Bach, Col. J. Hendrichs S. (CNIN, 10). **Puebla:** México: Puebla, La Trinidad, 5 Km al SE de
1564 Atlalixco, 15.VI.94, 18°50'97''N 98°25'34''W, E. Barrera y C. Mayorga (CNIN, 2).
- 1565 *Physonota eucalypta* Boheman, 1862
- 1566 **Material tipo:** Holotipo en ZMHB
- 1567 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1568 **Distribución. México. Belice. Costa Rica. Guatemala.**
- 1569 *Physonota flavago* Boheman, 1854

- 1570 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
- 1571 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1572 **Distribución: México:** Durango, Sinaloa.
- 1573 *Physonota humilis* Boheman, 1856
- 1574 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.
- 1575 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1576 **Distribución: México:** Guanajuato, Oaxaca.
- 1577 *Physonota incrustata* Boheman, 1854
- 1578 **Material tipo:** Ejemplar tipo en BMNH.
- 1579 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1580 **Distribución: México.**
- 1581 *Physonota limoniata* Boheman, 1862
- 1582 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.
- 1583 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1584 **Distribución: México:** Durango, Guerrero, Oaxaca. **El Salvador.**
- 1585 **Nuevos registros. México:** Chiapas, Colima, Michoacán.
- 1586 *Material examinado*
- 1587 **México: Chiapas:** México: Chiapas, Finca Prusia, Jaltenango, 10-12.V.85, F. Arias, H. Velasco
- 1588 y M. Vertiz Det. Shin C 2014 (CNIN, 1). **Colima:** Colima, VII, C. C. Holfman | Det. F. Islas
- 1589 (CNIN, 1). **Michoacán:** México, Mich. Los llanos, 25.VI.86, E. Mariño (CNIN, 1).

- 1590 ***Physonota maculiventris* Boheman, 1854**
- 1591 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.
- 1592 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1593 **Distribución: México:** Chiapas, Oaxaca, Veracruz.
- 1594 **Nuevo registro. México:** Jalisco.
- 1595 ***Material examinado***
- 1596 **México: Veracruz:** Veracruz, Colección E. Duges, 1754 | 1073 | 3209 | Det. Shin C 2013
- 1597 (CNIN, 1). **Guadalajara:** Guadalajara, Mexico | F. C. Bowditch Coll. (MCZ, 1).
- 1598 ***Physonota mexicana* Boheman, 1854**
- 1599 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 1600 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1601 **Distribución: México:** Hidalgo, Morelos, Oaxaca, Querétaro.
- 1602 ***Physonota nitidicollis* Boheman, 1854**
- 1603 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipo en NHRS y en la Colección Entomológica de
- 1604 Hope en OUMNH.
- 1605 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1606 **Planta asociada:** Poaceae (Hernández-Sosa, 2014).
- 1607 **Distribución: México:** Guerrero, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos.
- 1608 **Nuevo registro. México:** Colima.
- 1609 ***Material examinado***

- 1610 **México: Colima:** Colima, Colima | Det. Shin C 2013 (CNIN, 1). **Morelos:** Cuernavaca, Mexico
1611 (MCZ, 1).
- 1612 ***Physonota ovalis* Boheman, 1854**
- 1613 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 1614 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1615 **Distribución: México:** Chihuahua, Nuevo León, Veracruz.
- 1616 ***Physonota ovipennis* Champion, 1894**
- 1617 **Material tipo:** Sintipo en BMNH.
- 1618 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1619 **Distribución: México:** Guerrero.
- 1620 ***Physonota pacifica* Spaeth, 1932**
- 1621 **Material tipo:** Holotipo en MNHN.
- 1622 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1623 **Distribución: México:** Baja California Sur, Sonora.
- 1624 ***Physonota picticollis* Boheman, 1854**
- 1625 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS. Paralectotipo en NHRS y en la Colección Entomológica de
1626 Hope OUMNH.
- 1627 **Planta huésped:** *Lesianthaea* sp. (Borowiec y Świętojańska, 2017).
- 1628 **Distribución: México:** Durango, Jalisco, Oaxaca, Sinaloa, Veracruz. **Guatemala.**
- 1629 ***Physonota puncticollis* Borowiec, 1995**

- 1630 **Material tipo:** Holotipo en SEMC. Paralectotipos en SEMC y en la colección de L. Borowiec,
1631 Universidad de Wroclaw, Polonia.
- 1632 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1633 **Distribución: México:** Oaxaca.
- 1634 ***Physonota separata* Boheman, 1854**
- 1635 **Material tipo:** Ejemplar tipo en BMNH.
- 1636 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1637 **Distribución: México:** Durango, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Veracruz.
- 1638 ***Physonota stigmatilis* Boheman, 1854**
- 1639 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
- 1640 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1641 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Tabasco, Veracruz.
- 1642 **Nuevos registros. México:** Jalisco, Oaxaca.
- 1643 ***Material examinado***
- 1644 **México: Guadalajara:** Guadalajara, Mexico | F. C. Bowditch Coll. (MCZ, 1). **Oaxaca:** México:
1645 Oaxaca, San Juan Lachao, 704 m, 16°09'59.7''N 97°07'051''W, 13.VII.2004, L. Cervantes, A.
1646 Delgado y C. Mayorga | Det. Shin, C 2013 (CNIN, 1); México: Oaxaca, Tuxtepec, Arr. Choapan,
1647 29.V.97, F. Arias | Det. Shin, C 2013 (CNIN, 1). **Veracruz:** Veracruz, Colección E. Duges, 1759,
1648 D-1035 | F. Islas det. (CNIN, 1).
- 1649 ***Physonota sublaevigata* Spaeth, 1915**

- 1650 **Material tipo:** Sintipos en MMUE y SDEI.
- 1651 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1652 **Distribución: México:** Jalisco.
- 1653 *Physonota translucida* Boheman, 1854
- 1654 **Material tipo:** Lectotipo y paralectotipo en NHRS.
- 1655 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1656 **Planta asociada:** Araceae: *Xanthosoma* sp. Bromeliaceae: *Tillandsia* sp. (Hernández-Sosa,
1657 2014).
- 1658 **Distribución: México:** Guerrero, Jalisco, Estado de México, Morelos.
- 1659 *Physonota turgida* Boheman, 1854
- 1660 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.
- 1661 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1662 **Planta asociada:** *Tillandsia caput-medusae* E.Morren (CNIN).
- 1663 **Distribución: México:** Oaxaca.
- 1664 **Nuevos registros. México:** Guerrero, Michoacán, Morelos.
- 1665 *Material examinado*
- 1666 **México: Guerrero:** Camino a las Granadas, Gro., on *Tillandsia caput-medusae*, 4.IV.1971, C.
1667 Beutelspacher B. | Det. Shin, C 2014 (CNIN, 1); México: Guerrero, 15 Km. al N de Iguala, (Est.
1668 de Microondas, Tuxpan), 24.V.66 Col. H. Brailovsky, E. Barrera y E. Mariño | Det. Shin, C 2014
1669 (CNIN, 1). **Michoacán:** México: Michoacán, Zirahuén, 26.V.1988, 2100 msnm, A. Cadena y L.

1670 Cervantes | Det. Shin, C 2014 (CNIN, 1). **Morelos:** México: Morelos, Km 79, carr. Cuautla-
1671 Oaxaca, 28.I.88; A. Cadena, E. Barrera y E. Ramírez | Det. Shin, C 2014 (CNIN, 1).

1672 ***Physonota vitticollis* Boheman, 1854**

1673 **Material tipo:** Holotipo en NHRS.

1674 **Planta huésped:** Desconocida.

1675 **Distribución:** México: Estado de México, Oaxaca.

1676 ***Platycycla* Boheman, 1854**

1677 *Platycycla* Boheman, 1854:240. Especie tipo *Platycycla deruta* Boheman, 1854. Lectotipo y
1678 paralectotipo en NHRS.

1679 Cuerpo marcadamente oval, casi redondo. Cabeza transversa con líneas
1680 estridulatorias en la parte posterior. Antenas moderadamente largas apenas rebasando la base del
1681 pronoto, antenómero III más largo que el II, antenómeros distales más largos que anchos,
1682 antenómeros I-III glabros, IV-XI pubescentes. Pronoto pentagonal, márgenes laterales redondos.
1683 Prosterno sin surco antenal. Collar prosternal sin cubrir las partes bucales. Clípeo poco convexo,
1684 más ancho que largo. Labro emarginado. Élitros convexos, nunca con una elevación por detrás
1685 del escutelo, base más ancha que la base del pronoto, superficie de los élitros con puntuación
1686 superficial, con una protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral translúcida,
1687 margen basal crenado, húmeros no prominentes. Proceso prosternal expandido hacia el ápice.
1688 Uñas de todos los tarsos simples sin peines en la cara interna y externa.

1689 Especies registradas en México.

1690 ***Platycycla deruta* Boheman, 1854:241**

- 1691 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 1692 **Planta huésped:** Desconocida.
- 1693 **Distribución: México:** Oaxaca, Tabasco, Veracruz.
- 1694 **Nuevos registros. México:** Chiapas, Jalisco.
- 1695 *Material examinado*
- 1696 **México: Chiapas:** Chiapas, México, XI.1907 | Det. Shin, C 2013(CNIN, 1). **Guadalajara:**
- 1697 México: Jalisco, Km. 159, carr. Pto. Vallarta-Manzanillo, 25.XI.1990, G. Ortega y C. Mayorga |
- 1698 Det. Shin, C 2013 (CNIN, 2).
- 1699 ***Tapinaspis* Spaeth**
- 1700 *Tapinaspis* Spaeth, 1936: 260. Especie tipo *Coptocyclus wesmaeli* Boheman, 1855. Lectotipo en
- 1701 NHRS.
- 1702 Cuerpo ovalado. Cabeza con líneas estridulatorias en la parte posterior. Antenas
- 1703 largas rebasando la base del pronoto, antenómero III más largo que el II, antenómeros I-VI
- 1704 glabros, VII-XI pubescentes. Pronoto ovalado, márgenes laterales redondos. Prosterno sin surco
- 1705 antenal. Collar prosternal cubriendo parcialmente las partes bucales. Clípeo plano con un somero
- 1706 surco medio. Labro emarginado. Élitros convexos, sin una elevación por detrás del escutelo, base
- 1707 usualmente del mismo ancho que la base del pronoto, superficie con puntuación superficial, sin
- 1708 protuberancia en la parte media del borde del disco, lamela elitral translúcida, margen basal liso,
- 1709 húmeros prominentes. Proceso prosternal y expandido hacia el ápice. Uñas de los protarsos
- 1710 simples, sin peines; meso y metatarsos con uñas apendiculadas y con peines en la cara interna de
- 1711 las uñas.
- 1712 Especies registradas en México.

- 1713 *Tapinaspis wesmaeli* (Boheman, 1855)
- 1714 **Material tipo:** Lectotipo en NHRS.
- 1715 **Planta huésped:** Compositae: *Sinclairia caducifolia* (B. L. Rob. y Bartlett) Rydb. (Borowiec y
- 1716 Świętojańska, 2017)
- 1717 **Planta asociada:** Euphobiaceae: *Ricinus communis* L. Fagaceae: *Quercus* sp. Moraceae: *Ficus*
- 1718 sp. (Hernández-Sosa, 2014). Hamamelidaceae: *Matudaea trinervia* Lundell (CNIABM).
- 1719 **Distribución: México:** Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Veracruz. **Costa Rica:**
- 1720 Guanacaste, Cartago. **El Salvador:** Lago de Coatepeque. **Guatemala:** El Naranjo. **Nicaragua:**
- 1721 Matagalpa.
- 1722 **Nuevo registro. México:** Estado de México. **Belice.**
- 1723 *Material examinado*
- 1724 **México: Chiapas:** México: Chiapas, Ixhuatan, 19.VII.1987, R. Bertha, L. Cervantes (CNIN, 1).
- 1725 **Estado de México:** México: México, Mpo. Tejupilco, Sierra Nanchititla, Cañada Bosque
- 1726 Encantado, 18.XII.73, R.M.L. Franco | Cañada Bosque Encantado, Bosque mesófilo, s/
- 1727 *Matudaea trinervia* | 310-7 | CNIABM 41710 (CNIABM, 1). **Guerrero:** SCH1374, 77 México:
- 1728 Guerrero, Buenavista de Cuellar, B. C., 18°27'56.3'' 99°24'8.5'', SBC, 8.III.2006, 12.40, hojas
- 1729 matata, S. López col. (CCFES-Z, 2). **Oaxaca:** México: Oaxaca, Km. 30 Tuxtepec, 20.XI.1990, e.
- 1730 Barrera, A. Cadena (CNIN, 1); **Veracruz:** México: Veracruz, Atoyac, 14.IV.2000, H. Brailovsky
- 1731 y E. Barrera (CNIN, 1). **Belice:** Toledo Distr, Brit. Hond. IX.1.15.06, Peck (MCZ, 1).
- 1732 *Comentarios finales*
- 1733 *Agroiconota propinqua* (Boheman, 1855) se encuentra en el catálogo de Ordóñez-
- 1734 Reséndiz (2014), sin embargo, su registro en México es erróneo. Durante la visita al MCZ, se

1735 encontraron ejemplares identificados por Ordóñez-Reséndiz como *A. propinqua* procedentes de
1736 México; al revisar dichos ejemplares, la primera autora de este trabajo determinó que en realidad
1737 corresponden a *A. bivittata*, ya que las líneas negras de los élitros son más delgadas y los élitros
1738 son menos convexos a diferencia de *A. propinqua*.

1739 Por otra parte, Sánchez-Reyes et al. (2014) y Sánchez-Reyes et al. (2015) listan a
1740 *Gratiana lutescens* (Boheman, 1854) y a *Microctenochira varicornis* (Spaeth, 1926),
1741 respectivamente, para el estado de Tamaulipas. Estas dos especies no se habían registrado para
1742 México antes de estos dos trabajos. Es necesario corroborar la determinación de estos ejemplares
1743 para establecer si es correcta la ampliación de su distribución. Así mismo para la especie
1744 *Charidotis flavomarginata* mencionada en Ordóñez-Reséndiz (2014).

1745 A continuación se listan las especies con distribución dudosa para México.

1746 ***Charidotis flavomarginata* Champion, 1894**

1747 **Material tipo:** Sintipo en BMNH y MMUE.

1748 **Planta huésped:** Desconocida.

1749 **Distribución:** México? Guatemala: Vera Paz.

1750 ***Gratiana lutescens* (Boheman, 1854)**

1751 **Material tipo:** Sintipo en BMNH y NHRS.

1752 **Planta huésped:** Solanaceae: *Solanum elaeagnifolium* Cav., *S. melongena* L., *S. linnaeanum*
1753 Hepper y P.-M.L.Jaeger (Borowiec y Świątojańska, 2017).

1754 **Distribución:** México?: Tamaulipas. Argentina: Buenos Aires. Brasil. Chile? Paraguay.

1755 ***Microctenochira varicornis* (Spaeth, 1926)**

1756 **Material tipo:** Holotipo en MMUE.

1757 **Planta huésped:** Desconocida.

1758 **Distribución: México?:** Tamaulipas. **Belice.**

1759 **Agradecimientos**

1760 A los curadores de los museos que permitieron el préstamo de los ejemplares estudiados. A
1761 Susana Guzmán por la asistencia técnica en la toma de fotografías, así mismo a M. Berenit
1762 Mendoza por la toma de micrografías de microscopia electrónica. SLP agradece a L. Herman, M.
1763 Barklay, A. Konstantinov, D. Logunov y P. Perkins por su asistencia durante las visitas a
1764 AMNH, BNHM, NMNH, MCZ y MMUE. Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de
1765 la Universidad Nacional Autónoma de México, al Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado
1766 por financiar las visitas a los museos antes mencionados, al Consejo Nacional de Ciencia y
1767 Tecnología (CONACyT) por la beca No. 263538 y al Instituto de Biología (UNAM) por permitir
1768 el uso de sus instalaciones. A dos revisores anónimos por sus atinados comentarios que
1769 mejoraron este escrito.

1770 **Referencias**

1771 Andrews, F. G., y Gilbert, A. J. (2005). A preliminary annotated checklist and evaluation of the
1772 diversity of the Chrysomelidae (Coleoptera) of the Baja California peninsula, Mexico. *Insecta*
1773 *Mundi*, 19, 89-116.

1774 Borowiec, L. (2005). Six new species of the genus *Agroiconota* Spaeth, 1913 (Coleoptera:
1775 Chrysomelidae: Cassidinae), with a key to the genus. *Annales Zoologici*, 55, 61-74.

1776 Borowiec, L. (2007). Two new species of *Charidotella* Weise (Coleoptera: Chrysomelidae:
1777 Cassidinae: Cassidini), with a key to *Charidotella sexpunctata* group. *Zootaxa*, 1586, 59-66.

- 1778 Borowiec, L. (2007). A new species of *Microctenochira* Spaeth from Belize (Coleoptera:
1779 Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini). *Genus*, 18, 487-492.
- 1780 Borowiec, L. (2009). New records of neotropical tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae:
1781 Cassidinae). *Genus*, 20, 615-722.
- 1782 Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2014). Cassidinae Gyllenhal, 1813. En R.A.B. Leschen y R.G. Beutel
1783 (Eds.), *Handbook of zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3* (pp. 198–217). Walter
1784 de Gruyter, Berlin, New York, New York.
- 1785 Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2017). Cassidinae of the world. An interactive manual
1786 (Coleoptera: Chrysomelidae). Recuperado el 15 de septiembre, 2017 de:
1787 <http://www.cassidae.uni.wroc.pl/katalog%20internetowy/index.htm>
- 1788 Chaboo, C. S. (2003). Tortoise beetles of Costa Rica: new records and localities (Coleoptera:
1789 Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, 14, 109-120.
- 1790 Chaboo, C. S. (2007). Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-
1791 mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*,
1792 305, 1-250.
- 1793 Córdova-Ballona, L. y Sánchez-Soto, S. (2008). Bionomics data and descriptions of the
1794 immatures of *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae), pest of the oil
1795 palm (*Elaeis guineensis* J.) and camedor palm (*Chamaedorea elegans* Mart.) (Arecaceae) in
1796 Tabasco, Mexico. *Neotropical Entomology*, 37, 674-680.
- 1797 Correa-San Agustín, N. (2008). *Estado de conservación del bosque mesófilo en la zona centro de*
1798 *Veracruz, a través del estudio de los Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera)*. Tesis de licenciatura.

1799 Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México,
1800 Ciudad de México.

1801 Day, M. D., Wilson, B. W. y Nahrung, H. F. (1999). The life history and host range of *Charidotis*
1802 *pygmaea* (Col.: Chrysomelidae), a biological control agent for *Lantana montevidensis*
1803 (Verbenaceae). *Biocontrol Science and Technology*, 9, 347-354.

1804 Dhileepan, K., Trevino, M., Donnelly, G. P., y Raghu, S. (2005). Risk to non-target plants from
1805 *Charidotis auroguttata* (Chrysomelidae: Coleoptera), a potential biocontrol agent for cat's claw
1806 creeper *Macfadyena unguis-cati* (Bignoniaceae) in Australia. *Biological Control*, 32, 450-460.

1807 Evenhuis, N. L. 2017. The insect and spider collections of the world website. Recuperado el 15
1808 de septiembre, 2017 de: <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/>

1809 Fowler S. V., Ganeshan S., Mauremootoo J. y Mungroo Y. (2000). Biological Control of Weeds
1810 in Mauritius: Past successes revisited and present challenges. *Proceedings of the X International*
1811 *Symposium on Biological Control of Weeds*. Montana state University, Bozeman, Montana, USA.

1812 García-Robledo, C., Kuprewicz, E. K., Bordignon, L., Bahia, T. D. O., Rodríguez-Morales, D.,
1813 Aguilar-Argüello, S., Hernández-Lara, C., Puga-Ayala, L., Del Angel-Piña, C., Abella-Medrano,
1814 A., Martínez-Adriano, C. A., Delgado-Carrillo, O., García-Conejo, M., León-Solano, H.,
1815 Navarrete-Jiménez, A., Bastidas-Martínez, A., Martínez-Roldán, H., Cuyos-Palacios, M.,
1816 Salinas-Hijar, I., Aguirre, A. y Hernández-Ortiz, V. (2014). First record of the genus *Chelobasis*
1817 Gray, 1832 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in Mexico (North America). *The*
1818 *Coleopterists Bulletin*, 68, 774-775.

- 1819 Helson, J. E. (2005). *Tropical host plant-insect relationships as guides to medicinally-active*
1820 *plants*. Tesis de Maestría. McGill University, Quebec, Canada.
- 1821 Hernández-Sosa, L. (2014). *Fauna de Coleópteros Chrysomelidae de las Sierras de Taxco-*
1822 *Huautla en zonas de bosque y manejo agrícola*. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios
1823 Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Ciudad de México.
- 1824 Hill, M. P. y Hulley, P. E. (1996). Suitability of *Metriona elatior* (Klug) (Coleoptera:
1825 Chrysomelidae: Cassidinae) as a biological control agent for *Solanum sisymbriifolium* Lam.
1826 (Solanaceae). *African Entomology*, 4, 117-123.
- 1827 López-Pérez, S. (2016a). Descripción de la genitalia de *Coptocyclus* (Psalidonota) *leprosa*
1828 (Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 928-932.
- 1829 López-Pérez, S. (2017). Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813
1830 (Coleoptera: Chrysomelidae). *Dugesiana*, 24, 35-46.
- 1831 López-Pérez, S., Martínez-Falcón, A. P. y Benítez-Malvido, J. (2015). First Record of the Tribe
1832 Hemisphaerotini Monros and Viana (Chrysomelidae: Cassidinae) in Mexico. *Southwestern*
1833 *Entomologist*, 40, 241-244.
- 1834 López-Pérez, S., Zaragoza-Caballero, S., Ochoterena, H., y Morrone, J. J. (2017). A phylogenetic
1835 study of the worldwide tribe Cassidini Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)
1836 based on morphological data. *Systematic Entomology*. DOI: 10.1111/syen.12280
- 1837 Martínez-Sánchez, I., Niño-Maldonado, S., Carreón-Pérez, A. y Horta-Vega, J. V. (2010).
1838 Nuevos registros de Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) para el Estado de Hidalgo, México.
1839 *Entomología Mexicana*, 9, 921-924.

- 1840 Mphephu, T. E. (2015). *Suitability of the defoliating Beetle Physonota Maculiventris*
1841 *(Coleoptera: Chrysomelidae) for release against Tithonia Diversifolia (Hemsl.) A. Gray*
1842 *(Asteraceae) in South Africa*. Tesis doctoral. University of KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg.
- 1843 Niño-Maldonado S., Jones R. W., Obregón J. A., Sánchez-Reyes U. J. y Luna J. (2016a).
1844 Chrysomelidae (Coleoptera) del estado de Querétaro. En W. J. Robert y V. Serrano Cárdenas
1845 (Eds), *Historia Natural de Querétaro* (pp. 407-413). Universidad Autónoma de Querétaro,
1846 Querétaro: Editorial Universitaria, Colección Academia, Serie Nodos.
- 1847 Nino-Maldonado, S., Sánchez-Reyes, U. J., Clark, S. M., Toledo-Hernández, V. H., Corona-López, A.
1848 M., y Jones, R. W. (2016b). Checklist of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) from the state of
1849 Morelos, Mexico. *Zootaxa*, 4088, 91-111.
- 1850 Ordóñez-Reséndiz, M. M. (2014). Catálogo de Autoridades Taxonómicas y base de datos
1851 curatorial de la familia Chrysomelidae en México. Universidad Nacional Autónoma de México.
1852 Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Informe final, SNIB-CONABIO. Proyecto No.
1853 HS003. México, D. F:
- 1854 Riley, E.G. (1986). Review of the tortoise beetle genera of the tribe Cassidini occurring in America
1855 North of Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Journal of the Entomological Society*, 94,
1856 98-114.
- 1857 Rodríguez-Mirón, G. M. y López-Pérez, S. (2017). Descripción de estadios inmaduros de
1858 *Enagria ovata* (Coleoptera: Chrysomelidae) y notas sobre su biología. *Revista Mexicana de*
1859 *Biodiversidad*, 88, 300-306.

1860 Sánchez-Soto S. (2016). Incidencia de adultos y daños de *Cephaloleia sallei* Baly (Coleoptera:
1861 Chrysomelidae) en cultivo de *Heliconia* en Tabasco, México. *Boletín del Museo de Entomología*
1862 *de la Universidad del Valle*, 17: 8-12

1863 Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., y Jones, R. W. (2014). Diversity and altitudinal
1864 distribution of Chrysomelidae (Coleoptera) in Peregrina Canyon, Tamaulipas, Mexico. *ZooKeys*,
1865 417, 103-132.

1866 Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., Meléndez-Jaramillo, E., Gómez-Moreno, V. y
1867 Banda-Hernández, J. E. (2015). Riqueza de Chrysomelidae (Coleoptera) en el cerro El Diente,
1868 San Carlos, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica mexicana*, 31, 10-22.

1869 Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., Barrientos-Lozano, L., Clark, S. M. y Jones, R. W.
1870 (2016). Faunistic patterns of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) within elevational and
1871 temporal gradients in Sierra de San Carlos, Mexico. *ZooKeys*, 611, 11-56.

1872 Sandoval-Becerra, F. M., Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., Vásquez-Bolaños, M. y
1873 Herrera-Herrera, J. R. (2015). Distribución potencial de *Helocassis* Spaeth, 1952
1874 (Chrysomelidae: Cassidinae) en México. *Dugesiana*, 22, 121-131.

1875 Sandoval-Becerra, F. M., Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S. y Horta-Vega, J. V. (2016).
1876 Patrones de actividad de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae) en el sendero
1877 interpretativo El Tepalo, Chapala, Jalisco. *Entomología mexicana*, 4, 488-494.

1878 Sekerka, L. (2009). *Charidotis kudrnai*, a new species from Paraguay (Coleoptera:
1879 Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini). *Genus*, 20, 355-358.

- 1880 Sekerka, L. (2011). Description of *Gratiana pauxilla* sp. nov. from Bolivia with key to *Gratiana*
1881 species and note on *G. insculpta* (Boh.)(Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidiane: Cassidini).
1882 *Genus*, 22, 615-620.
- 1883 Sekerka, L. (2016). Taxonomic and nomenclatural changes in Cassidinae (Coleoptera:
1884 Chrysomelidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 56, 275-344.
- 1885 Sekerka, L. y Borowiec, L. (2015). Subgenera of *Charidotella* with description of new subgenus
1886 and species from Brazil (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae, Cassidini). *Zookeys*, 506: 61-
1887 74.
- 1888 Serrano Reséndiz V. (2014). *Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera) en la Estación Biológica El*
1889 *Limón, Morelos*. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad
1890 Nacional Autónoma de México. México, Ciudad de México.
- 1891 Shin, C. (2015). *Phylogeny of the tortoise beetle tribe Ischyrosonychini based on morphological*
1892 *data (Coleoptera: Chrysomelidae)*. Tesis doctoral, University de Kansas, Kansas City.
- 1893 Singh, S. y Sharma, D. R. (2014). Infestation of tortoise beetle, *Cassida exilis* Boheman
1894 (Coleoptera: Cassidinae) on Kinnow mandarin in India. *Pest Management in Horticultural*
1895 *Ecosystems*, 20, 89-91.
- 1896 Staines, C.L. (2006). The Hispine Beetles of America North of Mexico (Coleoptera:
1897 Chrysomelidae: Cassidinae). Virginia Museum of Natural History Special Publication.
- 1898 Sultan, A., Borowiec, L., Rafi, A., Ilyas, M., Naz, F., y Shehzad, A. (2008). Tortoise beetles of
1899 Rawalpindi–Islamabad, Pakistan and their host preferences (Coleoptera: Chrysomelidae:
1900 Cassidinae). *Genus*, 19, 93-102.

- 1901 Tejas, R. A., Servín, R., Nieto-Garibay, A., y Marín, A. (2011). Registro de *Plagiometriona*
- 1902 *clavata* (Fabricius 1798) (Coleoptera: Chrysomelidae) en chile silvestre *Capsicum annuum*, de
- 1903 Baja California Sur, México. *Acta zoológica mexicana*, 27, 201-205.
- 1904 Williams, H. E. (2002). Life history and laboratory host range of *Charidotis auroguttata*
- 1905 (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae), the first natural enemy released against *Macfadyena*
- 1906 *unguis-cati* (L.) Gentry (Bignoniaceae) in South Africa. *The Coleopterists Bulletin*, 56, 299-307.
- 1907 Tabla 1. Acrónimos de los museos referidos.

Acrónimo	Museo
AMNH	Museo Americano de Historia Natural. Nueva York, USA.
BMNH	Museo Británico de Historia Natural, Londres, Reino Unido.
CCFES-Z	Colección Coleopterológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. Ciudad de México, México.
CNIABM	Colección Nacional de Insectos Dr. Alfredo Barrera Marín. Ciudad de México, México.
CNIN	Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM. Ciudad de México, México.
EGRC	Colección de Edwar G. Riley.
EMEC	ESSIG, Museo de Entomología. Universidad de California, Berkeley, USA.
HNHM	Museo de Historia Natural de Hungría. Hungría, Budapest.
LM	Museo de Luxemburgo. Luxemburgo.
MCZ	Museo de Zoología Comparada, Universidad de Harvard. Cambridge, Massachusetts, USA.
MMUE	Museo de Historia Natural de la Universidad de Manchester. Manchester, Reino Unido.
MNHN	Museo de Historia Natural de París. París, Francia.
MZPW	Academia de Ciencias de Polonia, Museo e Instituto de Zoología. Warszawa, Polonia.
NHMA	Museo de Historia Natural. E. Jutland, Dinamarca.
NHRS	Museo Sueco de Historia Natural. Suecia.
NMPC	Museo Nacional de Praga. República Checa.
OUMNH	Museo de Historia Natural de la Universidad de Oxford. Oxford, Reino Unido.
RSME	Museo Nacional de Escocia. Edimburgo, Reino Unido.
SDEI	Instituto Entomológico Alemán Senckenberg. Müncheberg, Alemania.
SEMC	Museo Entomológico, Universidad de Kansas. Lawrence, Kansas, USA.
USNM	Museo Nacional de Historia Natural. Washington D.C., USA.
ZMHB	Museo de Historia Natural de Berlín. Alemania.

1908

1909 Tabla 2. Número de especies de Cassidini *s. l.* presentes en cada estado.

Estado	Número de especies	Estado	Número de especies
Baja California	1	Nayarit	11
Aguascalientes	2	Nuevo León	3
Baja California Sur	12	Oaxaca	50
Campeche	6	Puebla	20
Chiapas	41	Querétaro	16
Chihuahua	11	Quintana Roo	4
Ciudad de México	7	San Luis Potosí	11
Coahuila	3	Sinaloa	15
Colima	10	Sonora	7
Durango	19	Tabasco	27
Estado de México	24	Tamaulipas	24
Guanajuato	8	Tlaxcala	2
Guerrero	52	Veracruz	59
Hidalgo	24	Yucatán	21
Jalisco	45	Zacatecas	1
Michoacán	15		
Morelos	46		

1910

1911 Figura 1. Estructuras morfológicas en Cassidini *s. l.*

1912 Figura 2. Distribución en México de géneros de Cassidini *s. l.* A) *Agroiconota* Spaeth, B)

1913 *Charidotella* Weise, C) *Charidotis* Boheman, D) *Coptocyclus* Chevrolat, E) *Deloyala* Chevrolat,

1914 F) *Gratiana* Spaeth.

1915 Figura 3. Distribución en México de géneros de Cassidini *s. l.* A) *Helocassis* Spaeth, B)

1916 *Ischnocodia* Spaeth, C) *Metriorhynchus* Spaeth, D) *Mexicaspis* Spaeth, E) *Microctenochira* Spaeth,

1917 F) *Parorectis* Spaeth.

1918 Figura 4. Distribución en México de géneros de Cassidini *s. l.* A) *Physonota* Boheman, B)

1919 *Tapinaspis* Spaeth, C) *Cyclocassis* Spaeth y *Enagria* Spaeth, D) *Hybosa* Duponchel y *Platycycla*

1920 Boheman, E) *Eurypela* Boheman y *Jonthonota* Spaeth.

1921 Figura 5. Estructuras morfológicas utilizadas en la clave taxonómica. A) Peines presentes en la

1922 cara externa de las uñas, B) Peines presentes en la cara interna de las uñas, C) surco frontoclípeal

1923 profundo, D) clípeo plano, E) uña con un diente basal, F) Margen basal de los élitros crenado, G)

1924 élitros con una elevación por detrás del escutelo, H) collar prosternal cubriendo parcialmente las

1925 partes bucales, I) líneas estridulatorias en la parte posterior de la cabeza.

1926 Figura 6. Especies de Cassidini *s. l.* A) *Agroiconota bivittata*, B) *A. vilis*, C) *Charidotella*

1927 *egregia*, D) *C. puella*, E) *Charidotis curtula*, F) *Charidotis frontalis*, G) *Coptocycla texana*, H)

1928 *Coptocycla texana*, I) *Coptocycla leprosa*, J) *Deloyala fuliginosa*, K) *D. zetterstedti*, L) *Enagria*

1929 *angulifera*.

1930 Figura 7. Especies de Cassidini *s. l.* A) *Enagria ovata*, B) *Eurypepla brevilineata*, C) *Gratiana*

1931 *pallidula*, D) *Helocassis testudinaria*, E) *Hybosa mellicula* (♀), F) *H. mellicula* (♂), G)

1932 *Ischnocodia annulus*, H) *Jonthonota mexicana*, I) *Metrionella bilimeki*, J) *Mexicaspis azteca*, K)

1933 *Microctenochira bilobata*, L) *Mi. dissimilis*.

1934 Figura 8. Especies de Cassidini *s. l.* A) *Parorectis rugosa*, B) *Physonota calcarata*, C) *Physonota*

1935 *limoniata*, D) *Platycycla deruta*, E) *Tapinaspis wesmaeli*.

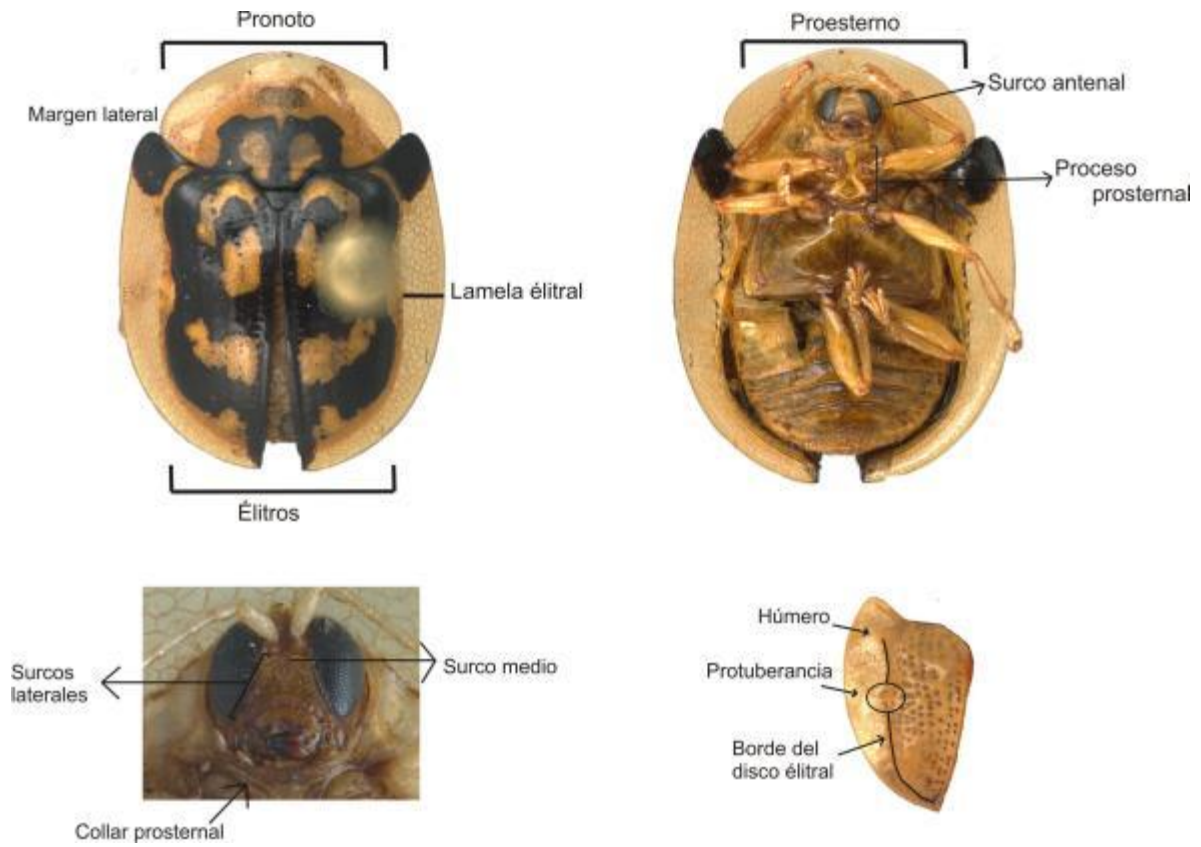


Figura 1. Estructuras morfológicas en *Cassidini s. l.*

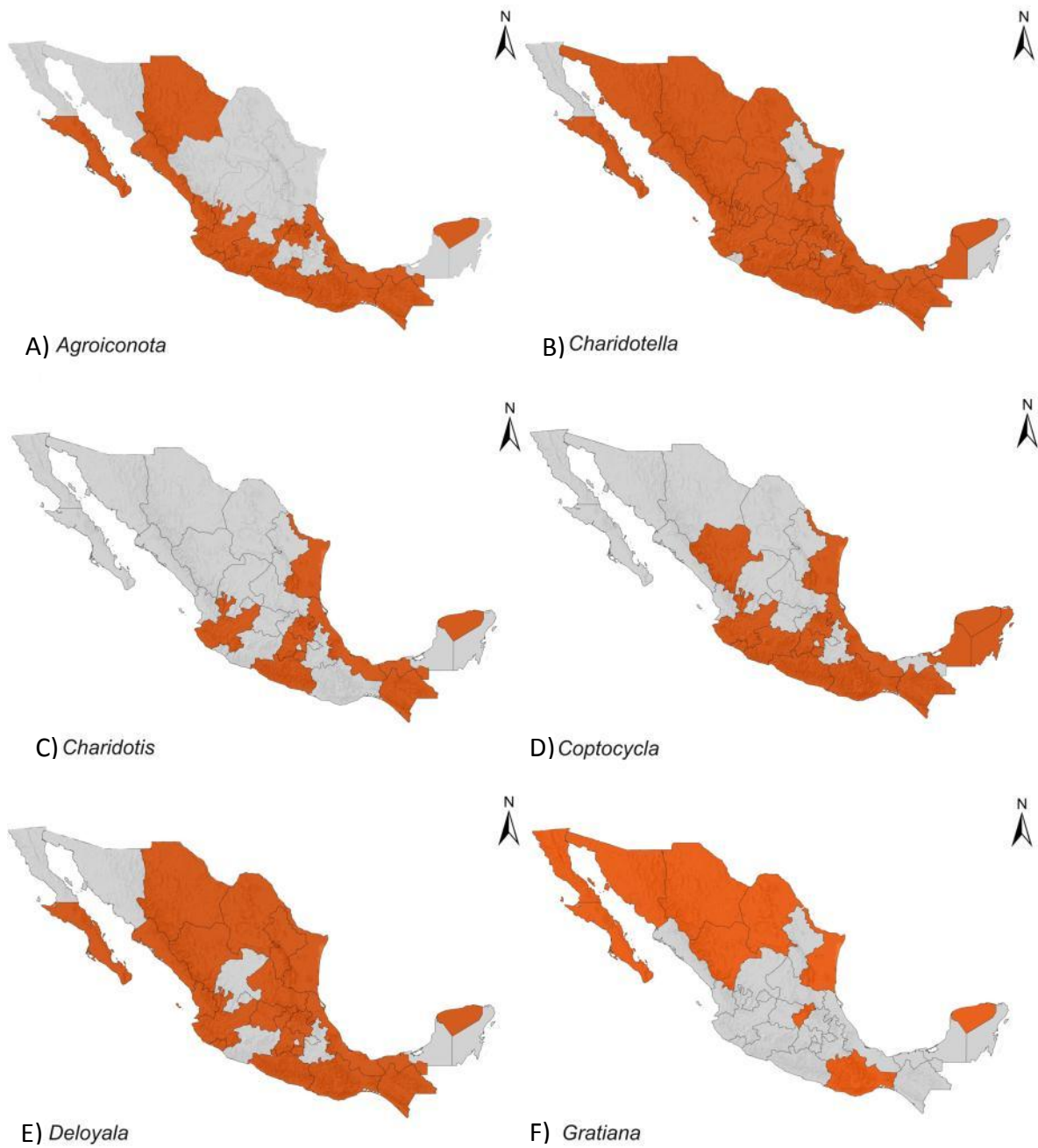


Figura 2. Distribución de los géneros de Cassidini *s. l.* en México. A) *Agroiconota* Spaeth, B) *Charidotella* Weise, C) *Charidotis* Boheman, D) *Coptocycla* Chevrolat, E) *Deloyala* Chevrolat, F) *Gratiana* Spaeth.

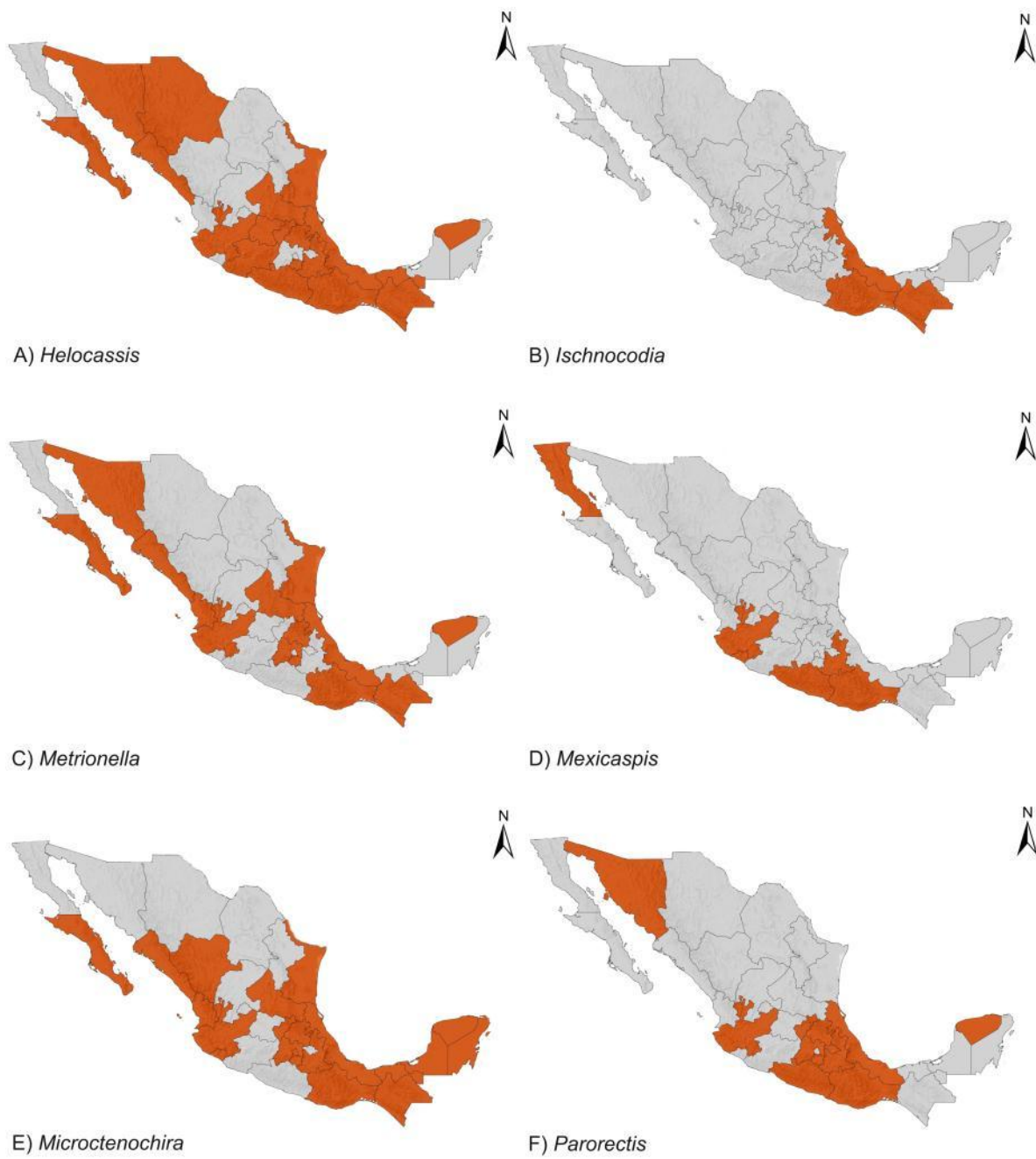


Figura 3. Distribución de los géneros de Cassidini s. l. en México. A) *Helocassis* Spaeth, B) *Ischnocodia* Spaeth, C) *Metrionella* Spaeth, D) *Mexicaspis* Spaeth, E) *Microctenochira* Spaeth, F) *Parorectis* Spaeth.

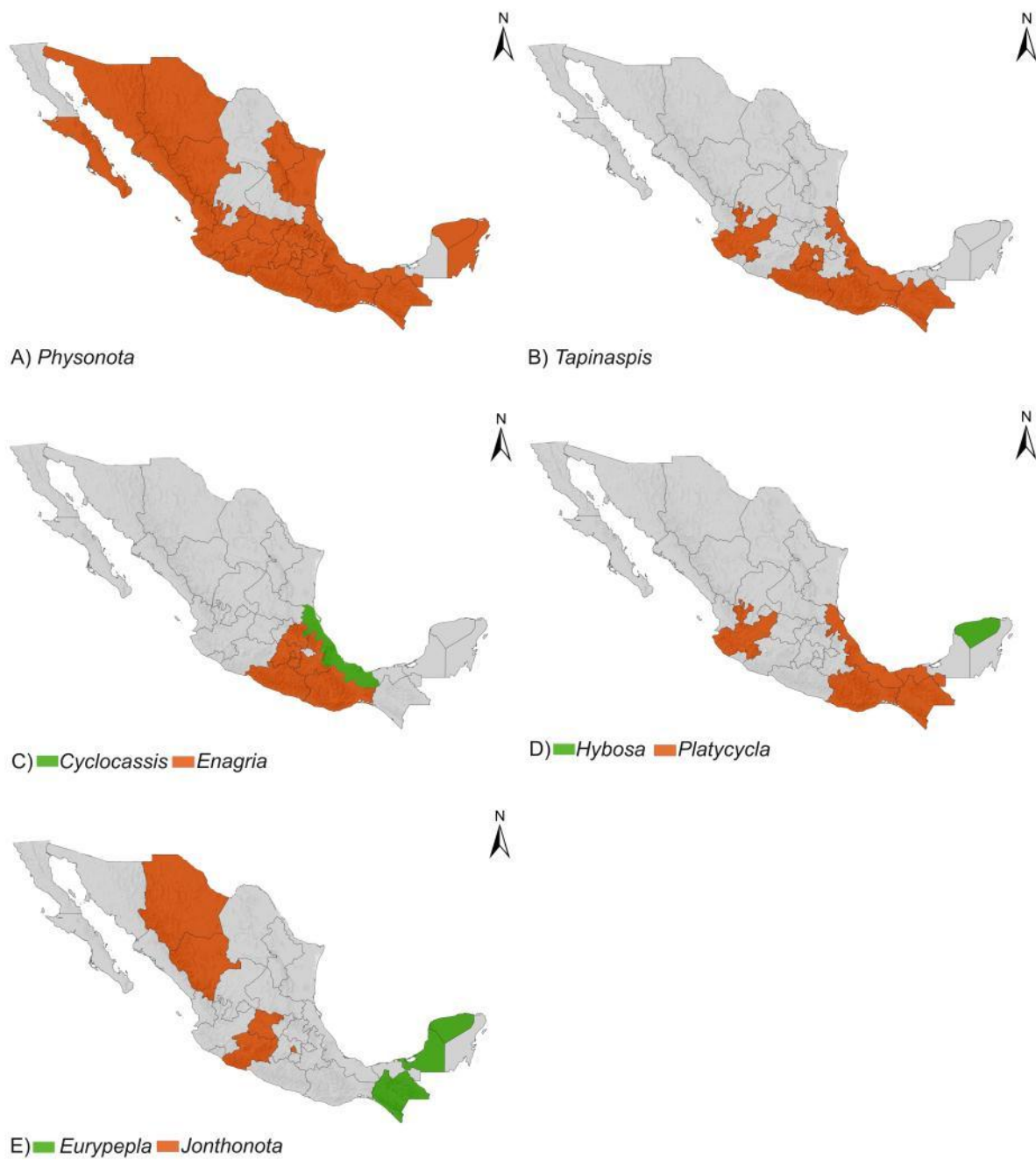


Figura 4. Distribución de los géneros de Cassidini *s. l.* en México. A) *Physonota* Boheman, B) *Tapinaspis* Spaeth, C) *Cyclocassis* Spaeth y *Enagria* Spaeth, D) *Hybosa* Duponchel y *Platycycla* Boheman, E) *Eurypepla* Boheman y *Jonthonota* Spaeth.

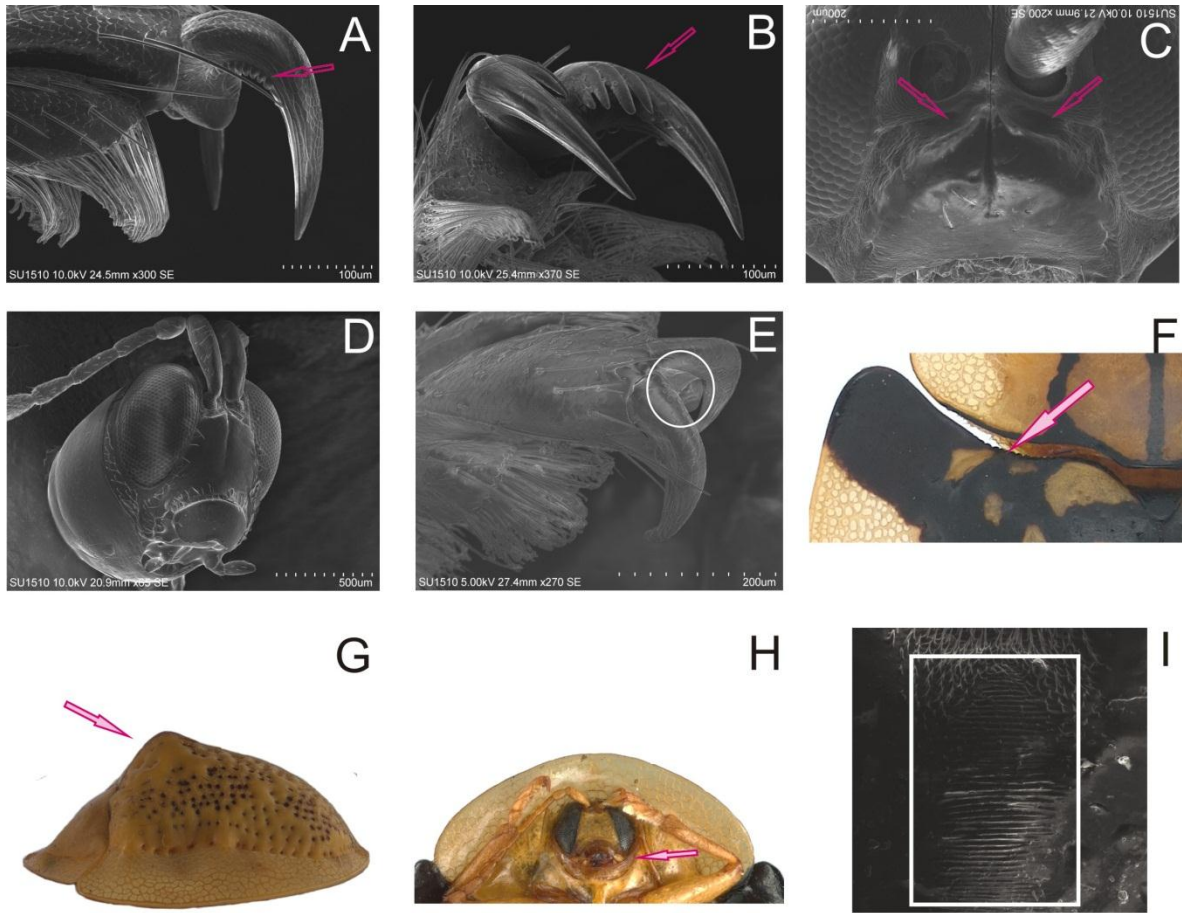


Figura 5. Estructuras morfológicas utilizadas en la clave taxonómica. A) Peines presentes en la cara externa de las uñas, B)) Peines presentes en la cara interna de las uñas, C) surco frontoclípeal profundo, D) clípeo plano, E) uña con un diente basal, F) Margen basal de los élitros crenado, G) élitros con una elevación por detrás del escutelo, H) collar prosternal cubriendo parcialmente las partes bucales, I) líneas estridulatorias en la parte posterior de la cabeza.

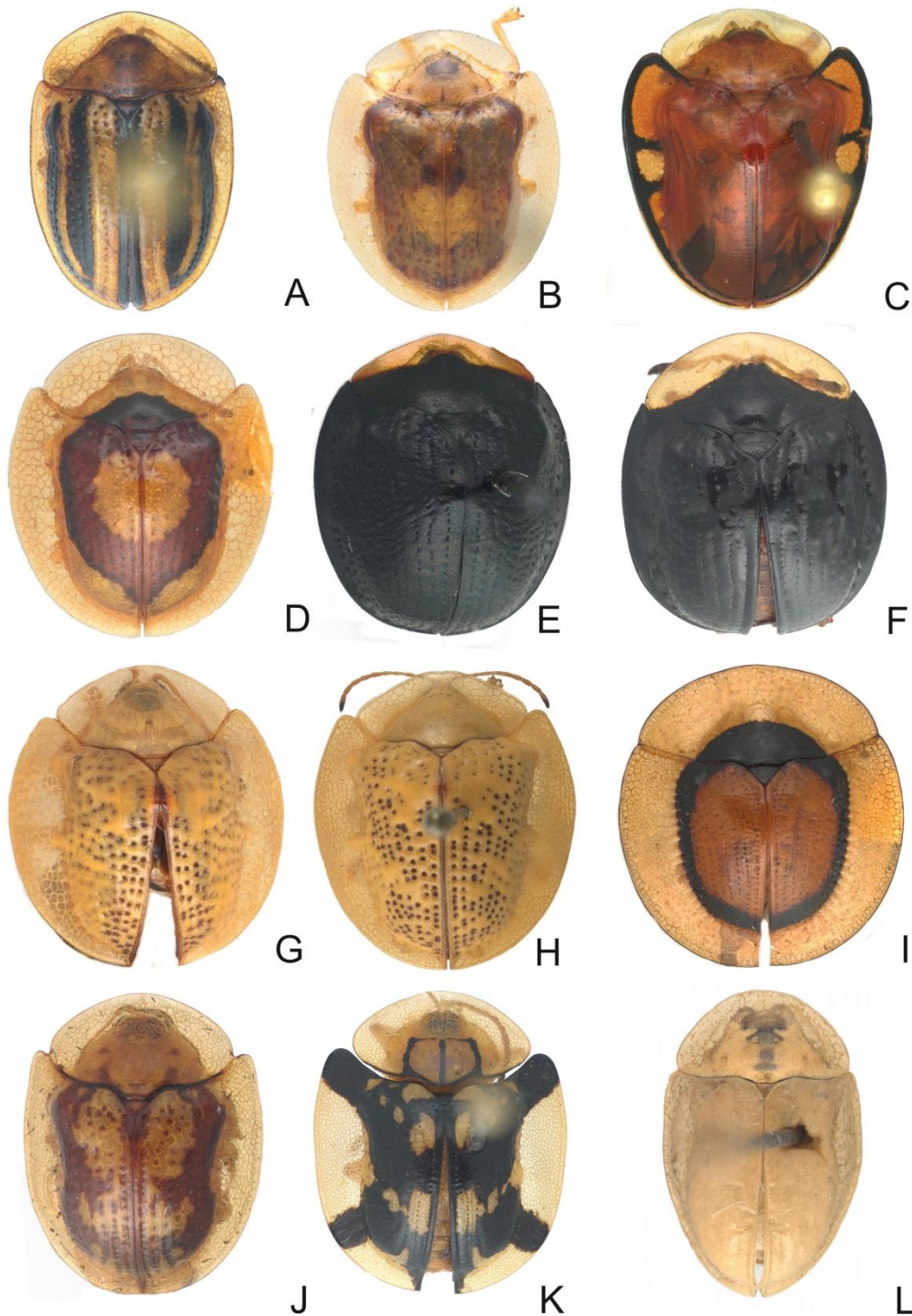


Figura 6. Especies de Cassidini s. l. A) *Agroiconota bivittata*, B) *A. vilis*, C) *Charidotella egregia*, D) *C. puella*, E) *Charidotis curtula*, F) *Charidotis frontalis*, G) *Coptocycla texana*, H) *Coptocycla leprosa*, I) *Cyclocassis circulata*, J) *Deloyala fuliginosa*, K) *D. zetterstedti*, L) *Enagria angulifera*.

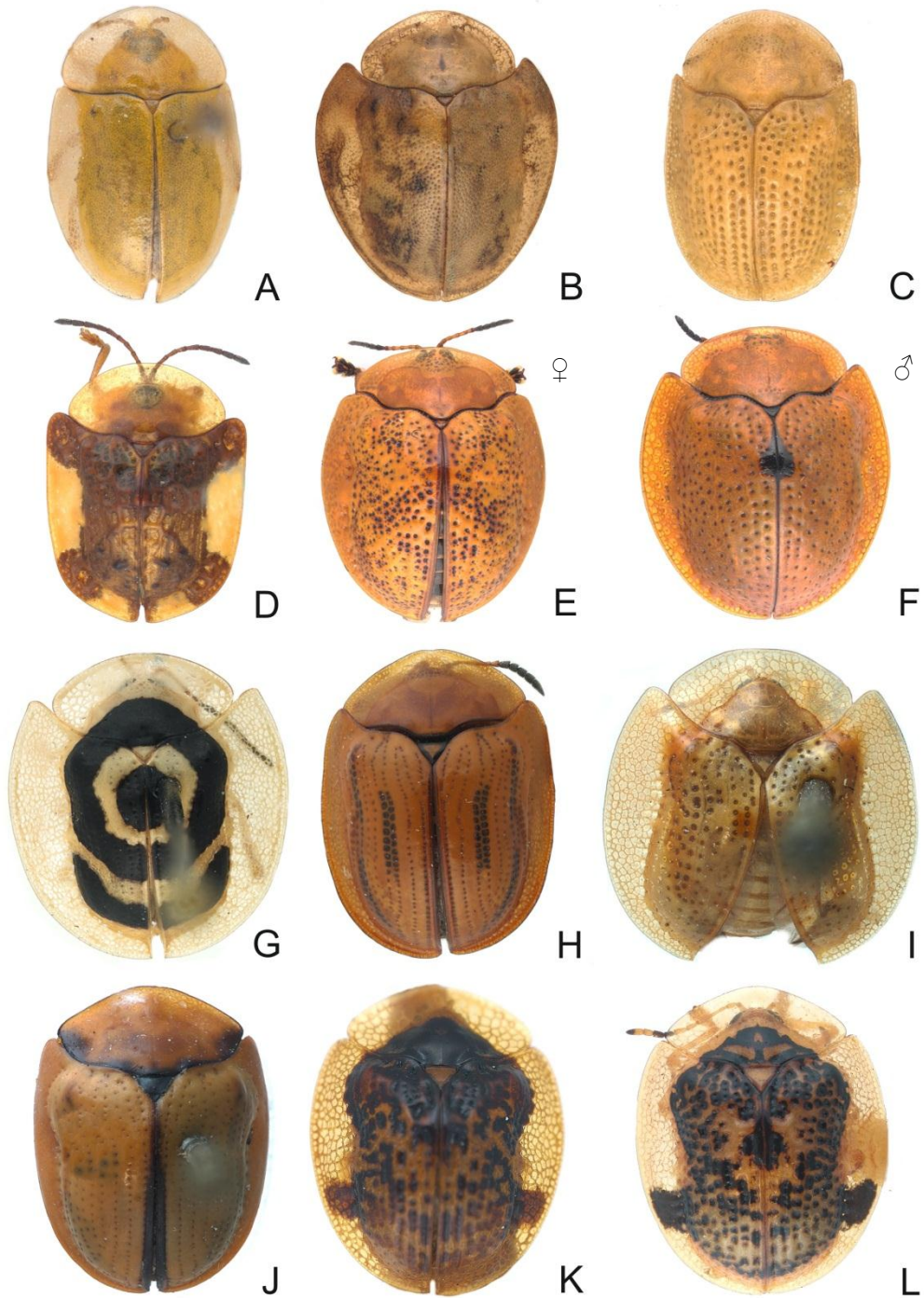


Figura 7. Especies de Cassidini s. l. A) *Enagria ovata*, B) *Eurypepla brevilineata*, C) *Gratiana pallidula*, D) *Helocassis testudinaria*, E) *Hybosa mellicula* (♀), F) *H. mellicula* (♂), G) *Ischnocodia annulus*, H) *Jonthonota mexicana*, I) *Metrionella bilimeki*, J) *Mexicaspis azteca*, K) *Microctenochira bilobata*, L) *Mi. dissimilis*.

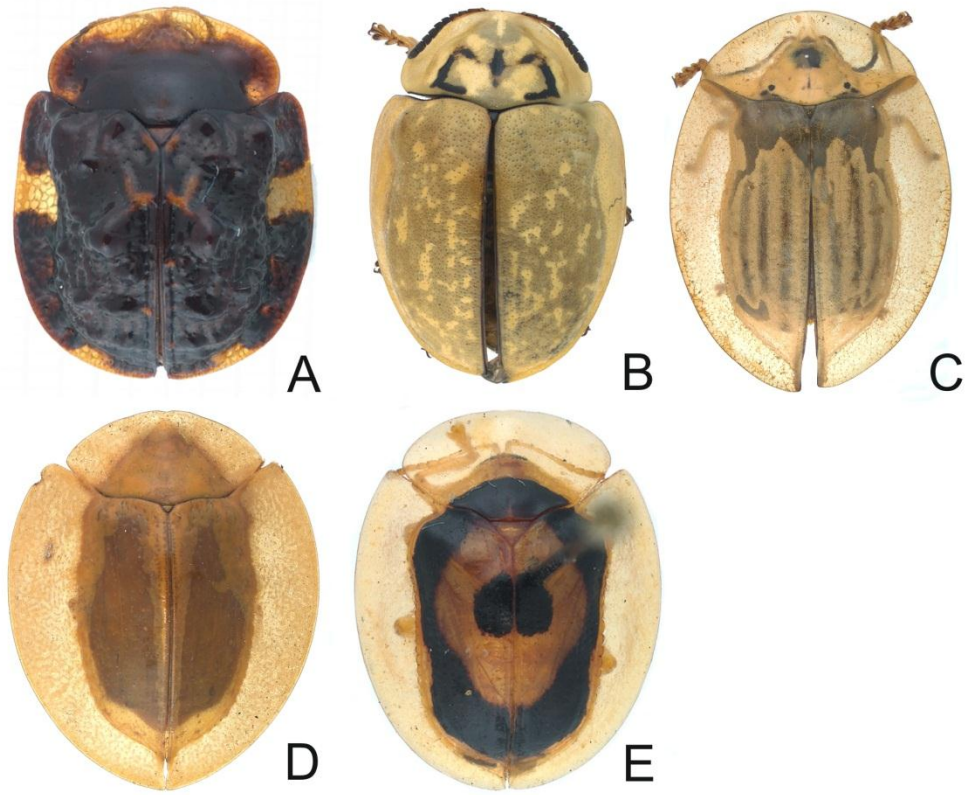


Figura 8. Especies de Cassidini s. l. A) *Parorectis rugosa*, B) *Physonota calcarata*, C) *Physonota limoniata*, D) *Platycycla deruta*, E) *Tapinaspis wesmaeli*.

Discusión general y conclusiones

Con más de 6 000 especies la subfamilia Cassidinae es un grupo que representa un reto en cuanto al estudio de su sistemática, biología, ecología, etc. Aunado a esto, como lo han comentado diferentes autores, los casidinos son un grupo en donde la delimitación de taxones es un ejercicio complejo.

En este trabajo se realizó un análisis cladístico, a partir del cual Aspidimorphini se sinonimiza bajo Cassidini, y se infiere inclusión de Ischyrosomychini. Este primer análisis cladístico de Cassidini, generó un panorama general de la tribu y permitió reconocer que la morfología no permite esclarecer las relaciones de parentesco dentro de Cassidini.

La poca variación morfológica de los adultos sugiere incluir otros tipos de evidencia, como caracteres morfológicos de los estados inmaduros, caracteres ecológicos y etológicos; sin embargo es complicado recabar esta información considerando el alto número de especies.

Otra propuesta que posiblemente permita obtener resultados a corto plazo, es incluir caracteres moleculares que clarifiquen las relaciones de parentesco y así proponer una clasificación natural. Hasta el momento no se ha realizado ningún análisis molecular dentro de Cassidinae que sugiera algún panorama probable de las relaciones filogenéticas.

No obstante, la hipótesis obtenida en este trabajo permite avanzar en el estudio de la sistemática de Cassidini. De acuerdo con los resultados, los grupos de géneros de Norte

América propuestos por Riley no se recobraron como grupos monofiléticos; de hecho la mayoría de los géneros representados en este trabajo no se recobraron como monofiléticos, por lo que es necesario realizar estudios filogénicos y taxonómicos dirigidos a estos grupos, y de esta manera dilucidar la historia evolutiva de la tribu. Géneros como *Cassida*, necesitan un trabajo taxonómico riguroso, ya que muchas de sus especies se han sinonimizado bajo diversos géneros y probablemente hay otras más que deban ser transferidas. El estudio taxonómico de géneros como *Cassida* dirigirá esfuerzos para definir los límites genéricos y establecer grupos naturales.

Así mismo, la contribución al conocimiento de la historia biológica, de la morfología de los estados inmaduros y estudios taxonómicos dirigidos hacia estructuras en particular del grupo es indispensable. Por ejemplo, en el estudio detallado de los genitales masculinos de *Coptocyclus leprosa* se encontró un esquema morfológico del edeago distinto al resto de los casidinos. Las descripciones de estados inmaduros suman información que ayuda al entendimiento de la biología del grupo y proporciona caracteres útiles en análisis filogenéticos. Toda la suma de esta información genera nuevas hipótesis, con las cuales se puede corroborar o diferir con las ya propuestas.

Literatura citada

Arillo, A. y Ortuño, V. M. (1997). First records of the families Anthicidae and Chrysomelidae from the Oligocene of Izarra (Alava, Spain). *The Coleopterists' Bulletin*, 293-297.

Biondi, M. (2014). Paolaltica eocenica new genus and new species of flea beetle (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from Baltic amber. *Zootaxa*, 3852: 496-500.

Bocak, L., Barton, C., Crampton-Platt, A., Chesters, D., Ahrens, D. y Vogler, A. P. (2014). Building the Coleoptera tree-of-life for > 8000 species: composition of public DNA data and fit with Linnaean classification. *Systematic Entomology*, 39, 97-110.

Borowiec, L. y Świętojańska J. (2014). Cassidinae Gyllenhal, 1813. En: R. A. B. Leschen y R. G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)*. (pp. 198-217). De Gruyter, Berlin/Boston.

Bouchard, P., Bousquet Y., Davies A. E., Alonso-Zarazaga M. A., Lawrence J. F., Lyal C. H. C., Newton A. F., Reid C. A. M., Schmitt M., Slipinski A. y Smith A. B. T. (2011). Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88: 1-972.

Bukejs, A. (2014). A new species of the genus *Crepidodera* Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae) from Baltic amber. *Zootaxa*, 3815:286-290.

Bukejs, A., y Chamorro, M. L. (2015). Two new fossil species of *Cryptocephalus* Geoffroy (Coleoptera: Chrysomelidae) from Baltic and Dominican amber. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 117:116-125.

Bukejs, A. y Konstantinov, A. S. (2013). New genus of flea beetle (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from the Upper Eocene Baltic amber. *Insecta Mundi*, 0306:1-5.

Bukejs, A. y Nadein, K. (2013). A new species of the genus *Psyllototus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from Upper Eocene Baltic amber. *Zootaxa*, 3609: 465-470.

Bukejs, A. y Nadein, K. (2014). *Psyllototus groehni* sp. nov. (Coleoptera: Chrysomelidae), a new species of the palaeoendemic genus from Baltic amber. *Baltic Journal of Coleopterology*, 14: 163-166.

Bukejs, A. y Nadein, K. (2015). First fossil Lamprosomatinae leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) with descriptions of new genera and species from Baltic amber. *Zootaxa*, 3931:127-139.

Córdova-Ballona, L. y Sánchez-Soto, S. (2008). Bionomics data and descriptions of the immatures of *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae), pest of the oil palm (*Elaeis guineensis* J.) and camedor palm (*Chamaedorea elegans* Mart.) (Arecaceae) in Tabasco, Mexico. *Neotropical Entomology*, 37: 674-680.

- Day, M. D., Wilson, B. W. y Nahrung, H. F. (1999). The life history and host range of *Charidotis pygmaea* (Col.: Chrysomelidae), a biological control agent for *Lantana montevidensis* (Verbenaceae). *Biocontrol Science and Technology*, 9: 347-354.
- El-Dessouki, S. A., El-Awady, S. M., El-Khawass, K. A. M. H., Mesbah, A. H. y El-Dessouki, W. A. A. (2014). Population fluctuation of some insect pests infesting sugar beet and the associated predatory insects at Kafr El-Sheikh Governorate. *Annals of Agricultural Sciences*, 59: 119-123.
- Gandolfo, D., Sudbrink, D. y Medal, J. (1999). Biology and host specificity of the tortoise beetle *Gratiana boliviana*, a candidate for biocontrol of tropical soda apple (*Solanum viarum*). (p. 154). En *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*.
- Gómez-Zurita, J., Hunt, T., Kopliku, F. y Vogler, A. P. (2007). Recalibrated Tree of Leaf Beetles (Chrysomelidae) Indicates Independent Diversification of Angiosperms and Their Insect Herbivores. *PLoS ONE*, 2:e360.
- Gómez-Zurita, J., Hunt, T., Kopliku, F. y Vogler, A. P. (2008). Multilocus ribosomal RNA phylogeny of the leaf beetles (Chrysomelidae). *Cladistics*, 24, 34-50.
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O. S., Wild, R., Hammond, P., Ahrens D., Balke, M., Caterino, M., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T., Bocakova, M., Bocak, L., Alfried, P. y Vogler L. P. (2007). A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318, 1913-1916.
- Iglesias, C., Varés, L. y Sinobas, J. (1999). Incidencia de *Sphaeroderma rubidum* Graells y *Cassida deflorata* Suffrian en el cultivo del cardo *Cynara cardunculus* L. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 25: 225-228.
- Jolivet P., Lawrence, J. F., Verma, K. K. y Slipinski, A. (2014). Eumolpinae C. G. Thomson, 1859. En: R. A. B. Leschen y R. G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)*. (pp. 217-225). De Gruyter, Berlin/Boston.
- Konstantin, S. N. y Bezdek J. (2014). Galerucinae Latreille, 1802. En: R. A. B. Leschen y R. G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)*. (pp. 251-229). De Gruyter, Berlin/Boston.
- Lawrence, J. F., Slipinski, A., Seago, A. E., Thayer, M. K. Newton, A. F., y Marvaldi, A. E. (2011). Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici*, 61 (1), 1-21.
- Magallón, S. A. y Sanderson, M. J. (2005). Angiosperm divergence times: The effect of genes, codon positions, and time constraints. *Evolution*, 59: 1653-1670.

- Medal, J. C., Sudbrink, D., Gandolfo, D., Ohashi, D. y Cuda, J. P. (2002). *Gratiana boliviana*, a potential biocontrol agent of *Solanum viarum*: Quarantine host-specificity testing in Florida and field surveys in South America. *BioControl*, 47: 445-461.
- Mckenna, D. D., Wild, A. L., Kanda, K., Bellamy, C. L., Beutel, R. G., Caterino, M. S., Farnum, C. W., Hawks, D. C., Ivie, M. A., Jameson, M. L. Leschen, R. A., Marvaldi, A. E., Mchugh, J. V., Newton, A. F., Robertson, J. A., Thayer, M. K., Whiting, M. F., Lawrence, J. F., Slipinski A., Maddison D. R., y Farrell, B. D. (2015). The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology*, 40 (4), 835-880.
- Moseyko, A. G., Kirejtshuk, A. G., y Nel, A. (2010). New genera and new species of leaf beetles (Coleoptera: Polyphaga: Chrysomelidae) from Lowermost Eocene French amber. En: *Annales de la Société entomologique de France*. (pp. 116-123). Taylor & Francis Group.
- Naiden, K. S. y Bezdek, J. (2014). Galerucinae Latreille, 1802. En: R. A. B. Leschen y R. G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)*. (pp. 251-259). De Gruyter, Berlin/Boston.
- Reid, C. A. M. (1995). A cladistics analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). En: J. Pakaluk y S. A. Slipinski (Eds.). *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson* (pp. 559-631). Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Reid, C. A. M. (2000). Spilopyrinae Chapuis: a new subfamili in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 837-862.
- Reid, C. A. M. (2014). Chrysomeloidea Latreille, 1802. En: R. A. B. Leschen y R. G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)*. (pp. 11-15). De Gruyter, Berlin/Boston.
- Seeno, T. N. y Wilcox, J. A. (1982). Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography*, 1: 1-221.
- Shameem, K. M. y Prathapan, K. D. (2013). A new species of *Callispa* Baly (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae, Callispini) infesting coconut palm (*Cocos nucifera* L.) in India. *ZooKeys*, 269:1-10.
- Wilf, P., Labandeira C. C., Kress, W. J. Staines, C. L., Windsor, D. M. Allen, A. L. y Johnson K. R. (2000). Timing the radiations of leaf beetles: hispines on gingers from latest Cretaceous to recent. *Science*, 289: 291-294.
- Williams, H. E. (2002). Life history and laboratory host range of *Charidotis auroguttata* (Boheman)(Coleoptera: Chrysomelidae), the first natural enemy released against *Macfadyena unguis-cati* (L.) Gentry (Bignoniaceae) in South Africa. *The Coleopterists Bulletin*, 56:299-307.

Apéndice 1.

Descripción de estadios inmaduros de *Enagria ovata* (Coleoptera: Chrysomelidae) y notas sobre su biología

Publicado en la Revista Mexicana de Biodiversidad

Rodríguez-Mirón, G. M., & López-Pérez, S. (2017) Descripción de estadios inmaduros de *Enagria ovata* (Coleoptera: Chrysomelidae) y notas sobre su biología. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), 300-306.



Taxonomía y sistemática

Descripción de estadios inmaduros de *Enagria ovata* (Coleoptera: Chrysomelidae) y notas sobre su biología

Description of immature stages of Enagria ovata (Coleoptera: Chrysomelidae) and biological notes

Geovanni M. Rodríguez-Mirón y Sara López-Pérez*

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 Ciudad de México, México

Recibido el 21 de septiembre de 2016; aceptado el 7 de diciembre de 2016

Disponible en Internet el 1 de mayo de 2017

Resumen

Se describen el primer y último estadios larvales y la pupa de *Enagria ovata* (Boheman, 1854). Al comparar el primer y último estadios de *E. ovata* con los de *Asteriza flavicornis* (Olivier, 1790), *Cistudinella obducta* (Boheman, 1854) y *Physonota alutacea* Boheman, 1854, se encontraron diferencias morfológicas en el número de tubérculos laterales (escolos), de artejos en el palpo labial y dientes en la mandíbula. La pupa es distinta a la de *A. flavicornis*, por la ausencia de 2 proyecciones en el pronoto. La actividad de *E. ovata* inicia a finales de mayo y termina a principios de noviembre. Las hembras ovipositan entre 25 y 35 huevos, las larvas eclosionan en un periodo de 9-10 días y pasan por 6 estadios larvales en un periodo de 22 días. Las larvas y los adultos fueron observados alimentándose de *Montanoa tomentosa* Cervant (Asteraceae).

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Cicloalexia; Larva; *Montanoa tomentosa*; Oviposición; Parasitoides; Urogonfos

Abstract

Here we describe the first and the last immature stages and the pupa of *Enagria ovata* (Boheman, 1854). After a comparison between the first and last stages of *E. ovata* with those of *Asteriza flavicornis* (Olivier, 1790), *Cistudinella obducta* (Boheman, 1854) and *Physonota alutacea* Boheman, 1854, belonging to the Ischyrosynychini, we found differences in the number of scoli and teeth in the mandible. The pupa is different from that of *A. flavicornis* because of the absence of 2 processes in the anterior border of pronotum. *Enagria ovata* is present in the field from end of May to early November. Females laid 25-35 eggs, larvae hatch after 9-10 days and have 6 stages in a period of 22 days. Larvae and adults were observed on *Montanoa tomentosa* Cervant (Asteraceae).

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Cicloalexia; Larvae; *Montanoa tomentosa*; Oviposition; Parasitoids; Supra-anal processes

Introducción

La mayoría de los estudios morfológicos se enfocan en el estado adulto. Esta tendencia frecuentemente se debe a la concepción de que los adultos son la forma más completa y los estados juveniles son elementos en preparación hacia un estado

adulto como resultado final (Minelli, 2003). Por ejemplo, la mayoría de las descripciones de los insectos se concentran principalmente en características de adultos y raramente incluyen características de los estados inmaduros. Sin embargo, los estados juveniles presentan características exclusivas (Costa, 2006; Meier y Shimin, 2009) y a pesar de que existen estados juveniles con importancia económica su estudio es poco atendido. Aunque se han realizado estudios en donde la inclusión de caracteres de estados juveniles ha aportado información filogenética (Beutel y Leschen, 2005; Marvaldi y Morrone, 2000; Pietrykowska-Trudruj, Stainec, Wojas y Solodovnikov, 2014),

* Autora para correspondencia.

Correo electrónico: slopez.p@hotmail.com (S. López-Pérez).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

el tener el mismo estadio de todas las especies involucradas en un análisis es uno de los retos principales para poder plantear hipótesis de homología con estados inmaduros (Meier y Shimin, 2009), y dado que existe falta de evidencia para poder plantear hipótesis de homología en la mayoría de análisis filogenéticos, es necesario incrementar las descripciones de los estados inmaduros. En Coleoptera se ha corroborado que el primer y último estadio, así como la pupa son las fases que aportan más caracteres informativos (Chiao y McHugh, 2000; Schultz y Meier, 1995).

Las larvas de los escarabajos se encuentran en una gran cantidad de ambientes y se pueden reconocer diferentes tipos larvales como los campodeiformes, eruciformes, escarabeiformes, ápodas o vermiformes, elateriformes y onisciformes (Costa e Ide, 2006). Dentro de Chrysomelidae varían de campodeiforme a eruciforme. Algunas especies cuentan con mecanismos químicos o físicos como medio de defensa contra sus depredadores, como espinas o escudos abdominales (Müller y Hilker, 2003). Cassidinae es una de las subfamilias que tiene características morfológicas distintivas en las larvas. Presentan tubérculos laterales (escolos) a lo largo del tórax y segmentos abdominales, y urogonfos. Como medio de defensa cubren sus urogonfos ya sea con sus exuvias o con excremento (Chaboo, 2007; Świętojańska, 2009). A pesar de las características propias de los casidinos son pocas las especies que cuentan con descripciones de sus larvas. Se ha observado que ciertos caracteres derivados de estas descripciones son útiles para análisis filogenéticos (Świętojańska, 2009).

En el presente trabajo describimos el primer y último estadios larvales de *Enagria ovata* (Boheman, 1854), así como también se registran datos de su biología. Además, se realizó una comparación con estados inmaduros de otras especies de la misma tribu descritas por Świętojańska y Windsor (2008), en las cuales se encontraron diferencias que podrían considerarse como caracteres diagnósticos supraespecíficos.

Materiales y métodos

Para las observaciones en campo sobre el ciclo de vida de *E. ovata*, se visitó el cerro Chimalhuca (19°23'45" N, 98°59'18" O) localizado en el municipio de Chimalhuacán, Estado de México. Las visitas se realizaron durante los meses de mayo a diciembre del 2013. *Enagria ovata* fue encontrada sobre su planta huésped *Montanoa tomentosa* Cervant (Asteraceae). Para realizar las observaciones de su ciclo biológico se colectaron 20 ejemplares adultos. Las parejas fueron colocadas en recipientes plásticos con capacidad de 500 ml. En su interior se colocó follaje fresco de *M. tomentosa*.

La determinación taxonómica de los adultos a nivel de género se realizó a partir de literatura especializada (Borowiec y Świętojańska, 2016; Sekerka, 2016). La determinación a nivel específica se llevó a cabo mediante la comparación con material de referencia de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM, previamente identificada y corroborada con la descripción original. La determinación taxonómica de la planta huésped fue realizada de acuerdo con McVaugh (1984). Para la descripción del primer y último estadios, y la pupa, los

ejemplares se sacrificaron en alcohol al 70%. Los tegumentos que impedían la observación de las larvas fueron retirados colocándolos en KOH al 10% en baño María durante 5 min; después se retiraron y se enjuagaron con agua corriente. Posteriormente se montaron en laminillas con Euparal MTNG Medium (eucaliptol y resina de aldehído). La terminología se emplea de acuerdo a Borowiec y Świętojańska (2004), Costa e Ide (2006) y Świętojańska y Windsor (2008). Se realizaron comparaciones con estados inmaduros de otras especies de la misma tribu descritas en Świętojańska y Windsor (2008). Las observaciones y mediciones de los ejemplares revisados (= n) se hicieron utilizando un microscopio estereoscopio Carl Zeiss Discovery V8[®]. Las fotografías fueron tomadas con un estereoscópico ZEISS[®] AxioZoom V 16 y las micrografías con el microscopio electrónico de barrido Hitachi[®] S-2460N (15KV). Los ejemplares y laminillas utilizados para este estudio fueron depositados en la Colección Nacional de Insectos.

Descripción

Primer estadio larval

Medidas (n = 5; [mm]). Longitud total (desde la parte distal de la cabeza hasta el ápice de los urogonfos): 2.62, 2.3, 3.39, 2.30, 2.17. Ancho del mesonoto (parte media): 0.8, 0.64, 0.86, 0.38, 0.70. Longitud desde el borde anterior del pronoto a la base de los urogonfos: 1.76, 1.47, 2.24, 1.2, 1.44.

Cuerpo. Cilíndrico, más angosto posteriormente y más ancho en el mesonoto. De color amarillo en la parte dorsal, cubierta por sedas cortas esparcidas; pronoto con una mota negra cubriéndolo casi completamente (fig. 1A). Parte ventral completamente amarilla, cubierta por sedas esparcidas (fig. 1B). Presenta 9 pares de espiráculos, distintivamente elevados (fig. 1C). Un espiráculo en el tórax (visible solo en vista ventral) y 8 en el abdomen. Posee 12 pares de escolos laterales visibles en vista dorsal y un par de urogonfos. Escolos pardos, cónicos, sin ramificaciones laterales, cubiertos con pequeñas sedas. Cada escolo presenta una seda erecta en el ápice.

Cabeza. Marrón, elipsoidal, con 6 ocelos (fig. 1D), cubierta por sedas esparcidas; antena con 2 segmentos. Clípeo glabro, más ancho que largo (fig. 1E). Labro más ancho que largo, emarginado, 8 sedas gruesas en los costados del margen anterior y 4 sedas en la superficie dorsal (fig. 1F). Mandíbulas pardas, fuertemente esclerosadas, con 4 dientes cónicos y un apéndice (fig. 1G, H). Palpo maxilar y labial conados (fig. 1I). Estipe con una seda larga y 2 cortas; mola con ápice truncado y 8 sedas con ápice agudo; palpo maxilar con 2 artejos, primero con una seda en cada costado, último con un grupo de sensilas en el ápice; palpo labial con 2 artejos, último con una agrupación de sensilas en el ápice; prementum con 2 sedas cortas dorsalmente y 2 en los costados; posmentum con 2 sedas largas y 4 cortas.

Pronoto. Presenta 2 motas pardas, superficie cubierta por sedas erectas y dispersas. Presenta 3 pares de escolos laterales, el segundo un poco más pequeño que el primero y que el tercero. Mesotórax blanco-cremoso, cubierto por sedas de diferente tamaño, con un par de escolos laterales.

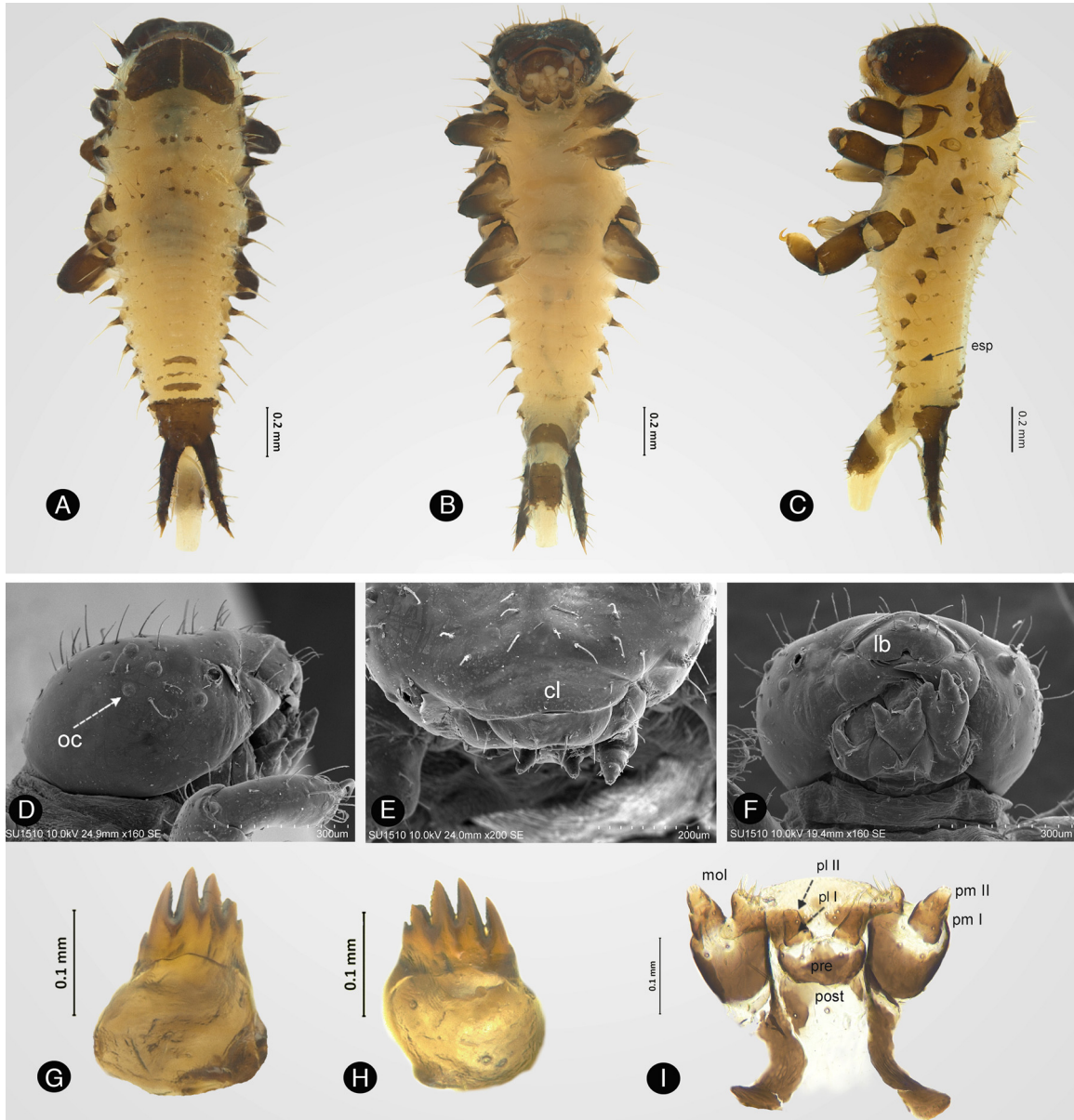


Figura 1. Primer estadio larval de *Enagria ovata*. A) Vista dorsal, B) vista ventral, C) vista lateral, D) ocelos (oc), E) clípeo (cl), F) labro (lb), G) mandíbula izquierda, H) mandíbula derecha, I) maxila y labio. mol: mola; pl: palpo labial; pm: palpo maxilar; post: postmentum; pre: prementum.

Abdomen. Cubierto por sedas, algunas acomodadas en líneas horizontales. Segmentos abdominales I-VII con un par de escolos laterales; segmento VIII sin escolos laterales. Urogonfos esclerosados, doblados hacia la parte dorsal; cubierto por pequeñas sedas erectas; ápice sin sedas. Patas marrón, cubiertas de sedas; parte posterior amarilla con mayor densidad de sedas; uña esclerosada, curva y aguda.

Último estadio larval

Medidas (n=5; [mm]). Longitud total (desde la parte distal de la cabeza hasta el ápice de los urogonfos): 10.9, 10, 10, 10.45, 10.18. Ancho del mesonoto (parte media): 3.27, 3.36, 3.45, 3.45, 3.45. Longitud desde el borde anterior del pronoto a la base de los urogonfos: 6.81, 6.36, 6.36, 6.63, 6.36.

Cuerpo. Ovalado, meso- y metatórax más amplios que el resto del cuerpo. Segmentos abdominales delgados. Dorso negro, parte del tegumento de coloración parda; se distingue una línea longitudinal en la parte media que llega poco después de la mitad del abdomen (fig. 2A). Parte ventral del tórax amarilla; segmentos abdominales I-IV amarillos, segmentos V-VIII negros (fig. 2B). Con 12 pares de escolos laterales y un par de urogonfos amarillos. Un espiráculo en el tórax (visible solo en vista ventral) y 8 en el abdomen (fig. 1C).

Cabeza. Esclerosada, hipognata, retraída hacia el pronoto, cubierta de sedas distribuidas en toda la cabeza; sutura media completa conectada con la sutura del clípeo. Seis ocelos presentes a cada lado (fig. 2D). Antenas con 2 segmentos, el primero más ancho que el segundo. Clípeo glabro, más ancho que largo (fig. 2E). Labro liso, emarginado, más ancho que largo, con 8

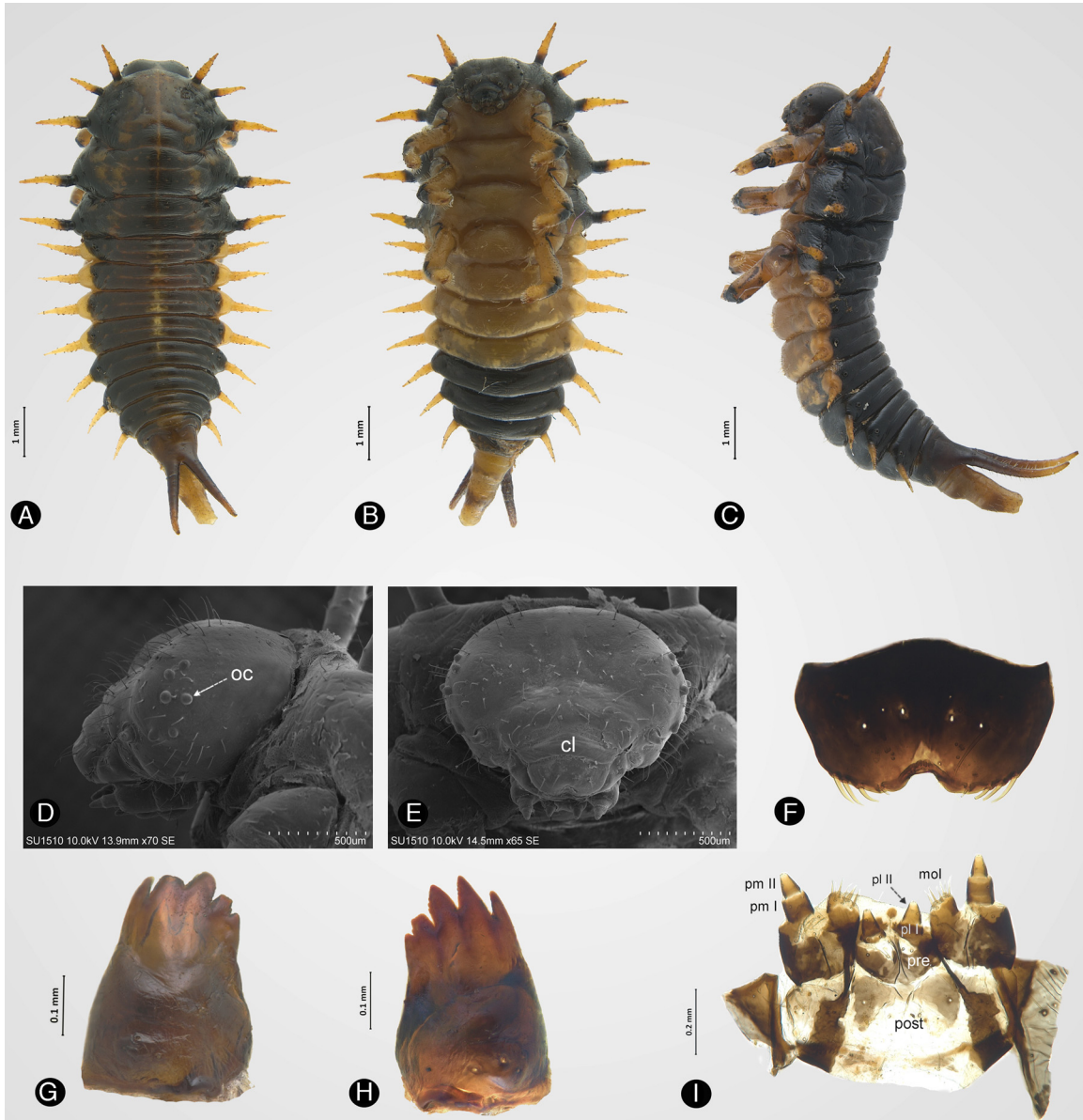


Figura 2. Último estadio larval de *Enagria ovata*. A) Vista dorsal, B) vista ventral, C) vista lateral, D) ocelos (oc), E) clípeo (cl), F) labro, G) mandíbula izquierda, H) mandíbula derecha, I) maxila y labio. mol: mola; pl: palpo labial; pm: palpo maxilar; post: postmentum; pre: prementum.

sedas gruesas en los costados del margen anterior y 4 sedas en la superficie dorsal (fig. 2F). Mandíbula fuertemente esclerosada, con 6 dientes cónicos (fig. 2G, H). Palpo maxilar y labial conadados (fig. 2I). Estipe con una seda larga y 4 cortas; mola con ápice truncado y 9 sedas con ápice agudo; palpo maxilar con 2 artejos, el primero con una seda en cada costado, el último con una agrupación de sensilas en el ápice; palpo labial con 2 artejos, el último con una agrupación de sensilas en el ápice; prementum con 4 sedas cortas dorsalmente; posmentum con 2 sedas largas y 4 cortas.

Pronoto. Presenta 3 pares de escolos laterales; los primeros 2 se encuentran muy cerca uno del otro, más cortos que los 2 pares siguientes, simples, junto con el resto presentan una forma cónica, cubiertos de finas sedas erectas, ápice con una seda erecta. Meso- y metatórax con 2 pares de escolos laterales.

Abdomen. Segmentos I-VII con un par de escolos laterales, los 3 últimos segmentos con escolos laterales un poco más cortos que los anteriores; el segmento VIII no presenta escolos laterales. Urogonfos esclerosados, cubiertos con pequeñas sedas erectas, no más largo que el abdomen; ápice recubierto por heces fecales. Patas amarillas con una mota negra en su parte dorsal entre el fémur y la tibia, cubiertas de sedas cortas y erectas; en la parte posterior se encuentra una uña esclerosada, curva y aguda.

Pupa

Medidas (n = 4; [mm]). Longitud total: 9.09, 8.18, 8.63, 8.63. Ancho (segundo segmento abdominal): 3.36, 3, 3.36, 3.18. Largo del pronoto: 1.8, 1.6, 1.8, 1.8. Ancho del pronoto: 4.27, 3.90, 4.27, 4.

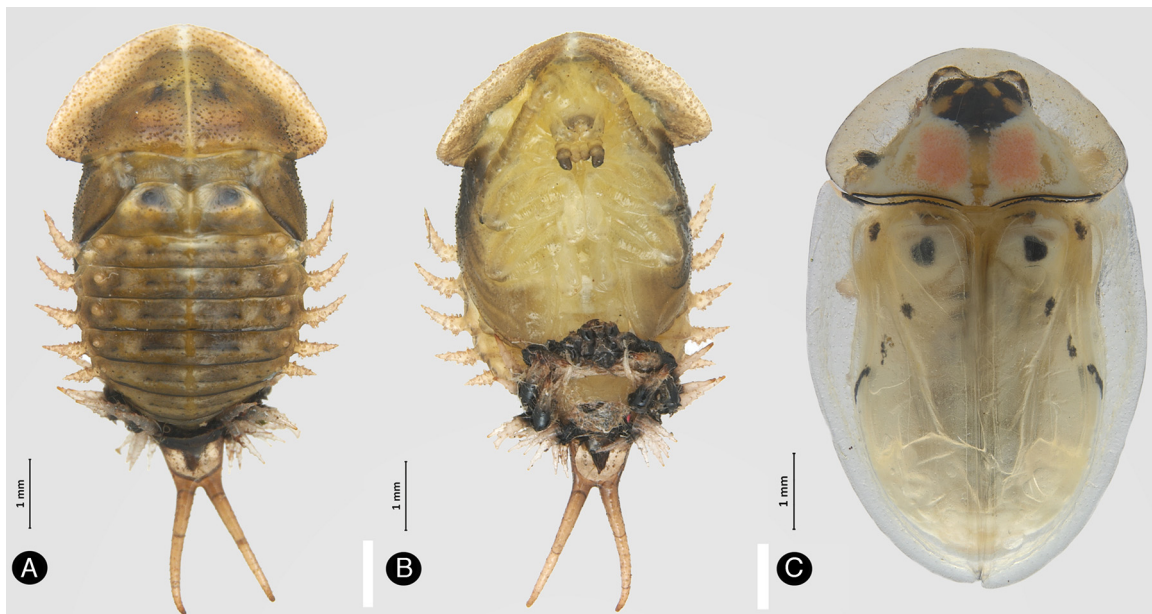


Figura 3. A) Pupa en vista dorsal de *Enagria ovata*, B) pupa en vista ventral, C) adulto recién emergido.

Cuerpo. Ovalado, amarillo (fig. 3A, B). Pro-, meso- y metanoto sin escolos laterales. Superficie del pronoto cubierto por tubérculos pequeños con una seda erecta en el ápice. Segmentos abdominales con escasos tubérculos esparcidos; segmentos I-V con escolos laterales distintivos, cada escolo cubierto con tubérculos con una seda en el ápice; segmentos VI-VII con escolos laterales más pequeños y delgados que los anteriores, dirigidos hacia la parte ventral, sin tubérculos; segmento VIII sin escolos. Urogonfos cubiertos por sedas erectas esparcidas.

Notas biológicas

Los adultos de *E. ovata* (figs. 3C y 4) inician su actividad a finales del mes de mayo junto con las primeras lluvias de la temporada, concluyendo a principios de noviembre. La puesta de huevos sobre la planta huésped *M. tomentosa* corresponde al

intervalo entre los primeros días de junio y principios de octubre. En cautiverio, después de cópulas sucesivas se contabilizaron hasta 3 puestas por hembra en periodos de entre 3 y 6 días. Para la puesta la hembra selecciona una hoja vigorosa. Se posiciona en dirección contraria al ápice de la hoja sobre la nervadura principal y coloca los huevos en el envés de la hoja. Del ovipositor se secreta una sustancia viscosa en forma de hilo. La hembra selecciona 2 puntos en la superficie de la hoja y comienza a construir un tipo de red. Mediante movimientos laterales con el ovipositor coloca dicha sustancia sobre la superficie del envés de la hoja. Posteriormente deposita de 2-4 huevos los cuales son cubiertos por la sustancia secretada, y repite el proceso hasta colocar de 25-35 huevos (fig. 5). Al entrar en contacto con el aire la sustancia secretada se contrae y se torna fibrosa, lo que ocasiona que la hoja tome forma de cono. Los huevos quedan en hilera dentro del cono. El proceso de oviposición tarda aproximadamente 60 min y el proceso de incubación tiene una duración



Figura 4. Adultos de *Enagria ovata*.



Figura 5. Hembra de *Enagria ovata* oviponiendo.



Figura 6. Cicloalexia en larvas de *Enagria ovata*.

de 9-10 días. Después de la eclosión *E. ovata* pasa por 6 estadios larvales. El ciclo completo tiene una duración promedio de 22 días.

Las larvas al emerger se alejan del lugar de eclosión, permaneciendo en la misma planta huésped comienzan a alimentarse y agruparse. Presentan cicloalexia, fenómeno que consiste en la agrupación de las larvas de manera circular y el movimiento de los últimos segmentos abdominales recubiertos por excremento, el cual se distingue como una sustancia viscosa de color negro. La cicloalexia se presenta cuando las larvas se sienten atacadas. Este comportamiento se observa en los distintos estadios larvales (fig. 6). Los estadios I, II y III tienen una duración aproximada de 3 días cada uno. El estadio IV tiene una duración de 6 días, y el V estadio es el de mayor duración pues consta de 7 días; algunas larvas en este estadio son de coloración negra. El de menor duración es el VI, que cumple con el proceso en 2 días. La ecdisis se presenta en cada cambio de estadio y la cutícula desprendida es desechada en cada estadio larval.

La prepupa se observa después de que el estadio larval VI alcanza su máxima dimensión, tiene una duración aproximada de 12 h. En este lapso dejan de alimentarse y se vuelven solitarias, buscando un lugar con poca incidencia de luz para fijarse. La pupa tiene una duración de 6-7 días (fig. 3A, B), la última muda es retenida en los últimos segmentos abdominales. El adulto recién emergido es de color amarillento con los élitros traslucidos y suaves (fig. 3C). El tiempo en que los adultos tardan para alcanzar la coloración verde metálica es de 10-15 días; sin embargo, pueden tardar hasta 40 y 70 días (Gutiérrez-Díaz, 1981).

En algunos ejemplares en estado de pupa, colectados en campo, se encontraron pupas de dípteros Tachinidae. De acuerdo con Cox (1994), los estados de larvas y pupas son más propensos a ser parasitados por Diptera e Hymenoptera.

Discusión

La falta de descripciones sobre la morfología de los estados inmaduros reduce el número de caracteres potencialmente útiles en los estudios sistemáticos. Por ejemplo, al compararse los primeros estadios de *Cassida nobilis* Linnaeus, 1758 y *C. vittata* Villers, 1789 se observó que cada especie poseía características propias en el primer estadio, las cuales permiten hacer una diferenciación interespecífica (Świętojańska, 2005). Al comparar las descripciones del primer estadio de *E. ovata* con los de *Cistudinella obducta* (Boheman, 1854), *Physonota alutacea* Boheman, 1854 y *Asteriza flavicornis* (Olivier, 1790) se encontraron diferencias en el número de escolos laterales y en el de artejos en el palpo labial. El primer y último estadios de *E. ovata* presentan 12 pares de escolos y 2 artejos labiales, *P. alutacea*, *A. flavicornis* y *C. obducta* tienen solo un artejo en el palpo labial; *P. alutacea* tiene 14 pares de escolos, *A. flavicornis* 15 y *C. obducta* 16 pares. El número de dientes en la mandíbula del primer estadio también difiere, *P. alutacea* tiene 5 dientes triangulares y un apéndice. En los últimos estadios de *E. ovata* y *A. flavicornis* el número de dientes en las mandíbulas es distinto, *E. ovata* presentan 6 dientes y *A. flavicornis* 4 dientes distintivos y 5 más pequeños retráctiles. La pupa de *E. ovata* es distinta a la de *A. flavicornis* por no tener 2 proyecciones en el borde anterior del pronoto.

El estudio de los estados inmaduros aporta caracteres que pueden utilizarse para discriminar entre especies estrechamente relacionadas o diferenciar entre distintos géneros; incluso pueden reflejar relaciones de parentesco como los sugeridos por Świętojańska y Windsor (2008) para los géneros *Physonota*, *Cistudinella* y *Asteriza*. La consideración de caracteres de estados inmaduros en análisis filogenéticos podrá ayudar a tener una mejor resolución en la reconstrucción de relaciones de parentesco, ya que ofrecen información filogenética que se pierde en el estado adulto.

Además, el reconocimiento de los estados inmaduros de los insectos es de gran importancia en áreas de interés económico. En la mayoría de los casos las formas larvales presentan hábitos alimenticios totalmente distintos a los adultos, por lo que con el estudio integral de la morfología y biología de las diferentes etapas de desarrollo se podría reconocer a una especie a pesar de la ausencia del adulto.

Agradecimientos

A Santiago Zaragoza Caballero (IB, UNAM) por sus comentarios al manuscrito. A María Magdalena Ayala (Herbario-FEZA, UNAM) por la determinación taxonómica de *Montanoa tomentosa*. A M. Berenit Mendoza (IB, UNAM) por la toma de microfotografías de microscopía electrónica. A 2 revisores anónimos por sus valiosos comentarios.

Referencias

- Beutel, R. G. y Leschen, R. A. B. (2005). Phylogenetic analysis of Staphyliniformia (Coleoptera) based on characters of larvae and adults. *Systematic Entomology*, 30, 510–548.

- Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2004). The first instar larva of *Cassida nebulosa* L. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) a model description. *Annales Zoologici*, 53, 189–200.
- Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2016). *Cassidinae of the world—an interactive manual (Coleoptera: Chrysomelidae)*. Polonia: University of Wrocław. Recuperado 21 Nov 2016 de: <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/key%20to%20physonotini.pdf>
- Chaboo, C. S. (2007). Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal *sensu lato* (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 305, 1–250.
- Chiao, E. y McHugh, J. V. (2000). Larval Sphindidae (Coleoptera: Cucujoidea): phylogenetic implications and new descriptions. *Invertebrate Taxonomy*, 14, 807–824.
- Costa, C. (2006). Introducción. En C. Costa, S. Ide, y C. E. Simonka (Eds.), *Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación* (pp. 17–18). Zaragoza: Monografías Tercer Milenio.
- Costa, C. y Ide, S. (2006). Coleoptera. En C. Costa, S. Ide, y C. E. Simonka (Eds.), *Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación* (pp. 99–134). Zaragoza: Monografías Tercer Milenio.
- Cox, M. L. (1994). The Hymenoptera and Diptera parasitoids of Chrysomelidae. En P. H. Jolivet, M. L. Cox, y E. Petitpierre (Eds.), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae* (pp. 419–467). Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Gutiérrez-Díaz, L.J. (1981). *Ciclo de vida y hábitos de Enagria ovata* (Boheman) (Coleoptera-Chrysomelidae) en una zona del Pedregal de San Ángel, D.F., México (Tesis). Ciudad de México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Marvaldi, A. E. y Morrone, J. J. (2000). Phylogenetic systematics of weevils (Coleoptera: Curculionidae): a reappraisal based on larval and adult morphology. *Insect Systematics & Evolution*, 31, 43–58.
- McVaugh, R. (1984). *Compositae. Flora Novo-Galicia. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico* (vol. 12) Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Meier, R. y Shimin, G. S. (2009). Conflict, convergent evolution, and the relative importance of immature and adult characters in Endopterygote phylogenetics. *Annual Review of Entomology*, 54, 85–104.
- Minelli, A. (2003). *The development of animal form: ontogeny, morphology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Müller, C. y Hilker, M. (2003). The advantages and disadvantages of larval abdominal shields on the Chrysomelidae: mini-review. En D. G. Furth (Ed.), *Special topics in leaf beetle biology. Proc. 5th Int. Sym. on the Chrysomelidae* (pp. 243–259). Sofia: Pensoft Publishers.
- Pietrykowska-Trudruj, E., Stainec, B., Wojas, T. y Solodovnikov, A. (2014). Immature stages and phylogenetic importance of *Astrapaeus*, a rove beetle genus of puzzling systematic position (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylinini). *Contributions to Zoology*, 83, 41–65.
- Schultz, T. R. y Meier, R. (1995). A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology*, 20, 337–370.
- Sekerka, L. (2016). Taxonomic and nomenclatural changes in Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 56, 275–344.
- Świętojańska, J. (2005). Comparative description of first instar larvae of *Cassida nobilis* Linnaeus, 1758 and *Cassida vittata* Villers, 1789 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, 16, 49–68.
- Świętojańska, J. (2009). *The immatures of tortoise beetles with bibliographic catalogue of all taxa (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)*. Wrocław: Biologica Silesiae.
- Świętojańska, J. y Windsor, D. M. (2008). Immature stage of *Asteriza flavicornis* (Olivier) and *Physonota alutacea* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Annales Zoologici*, 58, 641–665.

Apéndice 2.

Descripción de la genitalia de *Coptocycla* (*Psalidonota*) *leprosa* (Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini)

Publicado en la Revista Mexicana de Biodiversidad

López-Pérez, S. (2016) Descripción de la genitalia de *Coptocycla* (*Psalidonota*) *leprosa* (Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87 (3), 928-932.



Taxonomía y sistemática

Descripción de la genitalia de *Coptocycla (Psalidonota) leprosa* (Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini)

Description of the genitalia of Coptocycla (Psalidonota) leprosa (Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini)

Sara López-Pérez

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70–153, 04510 Ciudad de México, México

Recibido el 11 de enero de 2016; aceptado el 5 de abril de 2016

Disponible en Internet el 6 de agosto de 2016

Resumen

Se describe la genitalia de *Coptocycla (Psalidonota) leprosa* (Boheman, 1855). El edeago presenta la parte apical ensanchada seguida de una quilla en vista dorsal, carácter que difiere del esquema general registrado previamente para los genitales masculinos de la subfamilia Cassidinae. Los genitales femeninos siguen el patrón definido para la mayoría de los cassidinos.

Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Edeago; Saco interno; Endofalo; Cápsula espermática; Velum

Abstract

The genitalia of *Coptocycla (Psalidonota) leprosa* (Boheman, 1855) are described. This species differs from the pattern of male genitalia for Cassidinae. The aedeagus of *C. leprosa* is characterized for show the apical portion wide, and a keel in the apical portion in dorsal view. The female genitalia do not differ from the pattern proposed for Cassidinae. This study confirms the need for more comprehensive studies of the genitalia of beetles and standardizes the terminology used.

All Rights Reserved © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Aedeagus; Internal sac; Endophallus; Spermatheca; Velum

Introducción

Los genitales de los insectos presentan variación morfológica y es un conjunto de estructuras que diverge rápidamente (Eberhard, 1985; Zunino, 2012). Desde principios del siglo xx, la morfología de los genitales ha sido utilizada en los insectos como uno de los caracteres principales para identificar especies. En la mayoría de los trabajos taxonómicos en insectos, los genitales masculinos son la estructura más utilizada. Coleoptera no

es la excepción, en este grupo los genitales son de gran utilidad para diferenciar especies, incluso especies crípticas con hábitats superpuestos (Manjarrés-Hernández y Molano-Rendón, 2013).

El primer trabajo que aborda las estructuras reproductoras de Coleoptera es el de Sharp y Muir (1912), quienes compararon la morfología de los genitales masculinos y discutieron las relaciones filogenéticas de las familias. Para Chrysomelidae existen varios trabajos: Zia (1936) estudió la morfología de los genitales de diferentes subfamilias, Powell (1941) describió la morfología de 74 especies, Suzuki (1988) realizó un estudio comparativo de la morfología de los genitales y discutió las relaciones filogenéticas entre subfamilias, el mismo autor en 1989 (Suzuki, 1989) estudió la correlación del sistema reproductivo de la familia, Mann y Crowson (1996) contribuyeron con el estudio del saco

Correo electrónico: slopez.p@hotmail.com

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.007>

1870-3453/Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

interno de diversos crisomélidos y Verma (1996), a partir de una revisión bibliográfica sobre los genitales masculinos, analizó las relaciones filogenéticas entre las subfamilias.

Recientemente, dentro de la subfamilia Cassidinae se ha observado que la variación en la morfología de la genitalia ofrece caracteres con valor diagnóstico y filogenético (Borowiec y Opalinska, 2007; Borowiec y Świętojańska, 2001; Chaboo, 2001; Rodríguez, 1994a, b; Shin y Chaboo, 2012; Shin, Chaboo y Clark, 2012; Simões, 2012; Świętojańska, 2001). En el género *Chelymorpha* Chevrolat, algunas especies presentan un alto grado de polimorfismo y la cápsula espermática es determinante para distinguir entre las especies, ya que es una estructura con una morfología constante dentro de cada especie (Borowiec y Skuza, 2004). Sin embargo, a pesar del reciente aumento de estudios de los genitales en Cassidinae, aún existe gran carencia de información sobre las estructuras internas. Por ejemplo, para la tribu Cassidini son escasos los trabajos que abordan los genitales (Sekerka, 2005; Suenaga, 2013), siendo paradójicamente una de las tribus más diversas dentro de la subfamilia.

El presente estudio tiene como objetivo contribuir al conocimiento de los genitales en especies de Cassidinae, describiendo los genitales masculinos y femeninos de *Coptocycla (Psalidonota) leprosa* (Boheman, 1855) (fig. 1.1, 1.2).

Materiales y métodos

Se examinaron 70 ejemplares pertenecientes a la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM. Para la extracción de la genitalia, los ejemplares se hidrataron en agua caliente por aproximadamente 1 h. Se separó el abdomen y se colocó en KOH al 10% en agua tibia durante 15 min. Después de la maceración, el abdomen se lavó con agua corriente. Posteriormente se realizó una incisión en la pleura, lo cual permitió abrirlo y extraer los genitales de machos y hembras que se colocaron en microviales con glicerina para su preservación.

Para nombrar las estructuras se siguió la terminología de Chaboo (2007), Suzuki (1988) y Verma y Kumar (1972). Se usó un microscopio estereoscópico Zeiss Discovery V8. Las fotografías digitales fueron tomadas en un estereoscopio Axio Zoom V16 y las micrografías se tomaron con el microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2460 N (15KV).

Descripción

Genitales masculinos. Edeago (lóbulo medio) tubular, curvo. Longitud (N = 34): 2.4 mm en promedio ($\sigma = 0.217$) (fig. 2.3); proporción longitud total del macho-longitud del edeago 100:20. Parte apical ensanchada lateralmente, de 1.5 a 2 veces el ancho de la base, inclinada; paredes laterales con pequeñas puntuaciones dispersas; proceso apical pequeño, truncado (fig. 2.4). Ostium (orificio medio) en forma de campana; a través del ostium se puede observar la parte apical del saco interno (= endofalo, Snodgrass, 1935), el cual en vista frontal es voluminoso y membranoso, con elevaciones ventrales (EISV), laterales (EISL) y dorsales (EISD), sin espinas ni microestructuras (fig. 2.4). Parte media delgada lateralmente, dorsalmente con una quilla que termina en la apertura del ostium, serie de estrías paralelas a los costados de la quilla que se unen donde inicia la quilla (fig. 2.5). *Spiculum gastrale* (esternito 9) esclerosado, en forma de horquilla (fig. 2.6). Parte basal levemente constreñida en vista dorsoventral. Tegmen en forma de «Y» rodeando la base del edeago (fig. 2.7); manubrio poco más corto que los brazos, borde presente en la parte ventral (fig. 2.8). Ducto eyaculador largo, liso, aproximadamente 10 veces el largo del edeago.

Genitales femeninos. Cápsula espermática fuertemente esclerosada, en forma de hoz (fig. 3.9). Longitud (N = 36): 0.6 mm en promedio ($\sigma = 0.040$); proporción longitud total de la hembra-longitud de la cápsula espermática 100:5. Espacio entre el ápice y la luz menos de la mitad de la longitud de la cápsula espermática. Receptáculo de mayor diámetro que la parte distal, menos

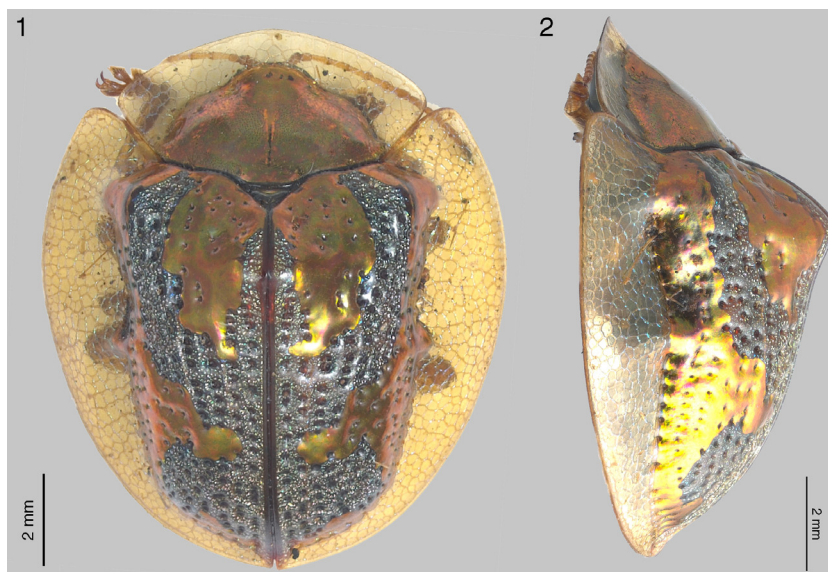


Figura 1. *Coptocycla (Psalidonota) leprosa*, ♂ vista dorsal y lateral.

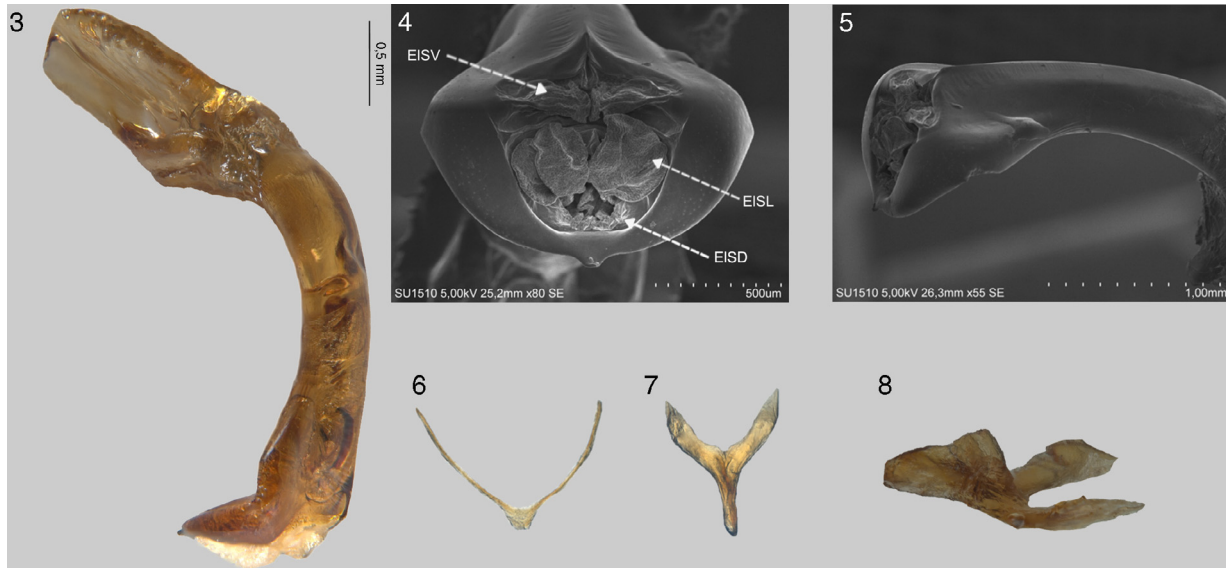


Figura 2. Genitales masculinos de *Coptocyclus (Psalidonota) leprosa*: 3, eedeago en vista lateral; 4, parte apical del eedeago; 5, eedeago en vista ventrolateral; 6, *spiculum gastrale*; 7, tegmen; 8, tegmen en vista ventrolateral.

de la mitad que la longitud de la cápsula espermática; ápice agudo con velum; ducto espermático liso; glándula espermática presente, próxima al ducto espermático. Ducto y glándula espermática insertados en parte basal de la cápsula espermática, en una especie de vesícula (fig. 3.10) (= ramus; Santos y Rosado-Neto, 2010). Esternito VIII con sedas esparcidas y largas; ápice casi recto, con pubescencia cerrada (fig. 3.11).

Discusión

La conformación de los genitales masculinos es distinta en cada una de las familias de Chrysomeloidea (Reid, 1995). En Chrysomelidae se compone básicamente del eedeago, tegmen,

spiculum gastrale y conducto eyaculatorio; los parámetros (lóbulos laterales) están ausentes (Düngelhoef y Schmitt, 2010). Suzuki (1988) menciona que la mayoría de los eedeagos de la subfamilia Cassidinae son largos y delgados o en ocasiones cortos y gruesos. Este patrón que se ha observado en la mayoría de las tribus de Cassidinae, incluyendo Cassidini, tribu a la cual pertenece *C. leprosa*, ha sido constante (Borowiec, 2007; Sassi y Borowiec, 2006; Sekerka, 2005; Suenaga, 2013; obs. pers.). Sin embargo, *C. leprosa* rompe el esquema observado en la subfamilia, al presentar la parte apical notablemente ensanchada lateralmente, este carácter se documenta por primera vez para Cassidinae y también se encuentra en otras especies de *Coptocyclus*, como *C. dorsoplagiata* Champion, 1894 y *C. texana*

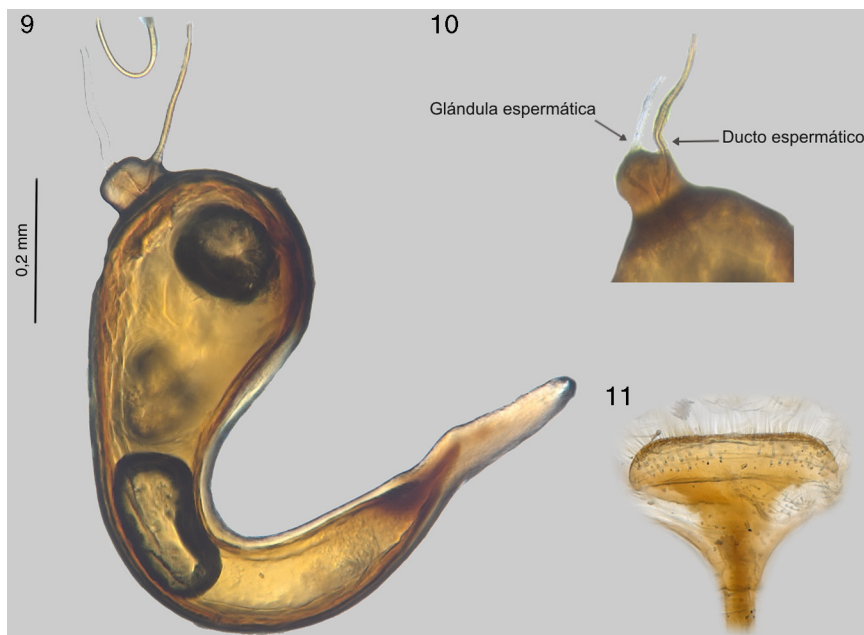


Figura 3. Genitales femeninos de *Coptocyclus (Psalidonota) leprosa*: 9, cápsula espermática; 10, ramus; 11, esternito VIII.

(Schaeffer, 1933). Otros caracteres propios de *C. leprosa* son las puntuaciones dispersas en las paredes laterales, la quilla y estrías en la parte media dorsal.

La conformación del saco interno en Chrysomelidae es variada. En *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763) y *Oulema duftschmidi* (Redtenbacher, 1874) (Criocerinae) se observan microestructuras en la superficie del saco. Las microestructuras parecerían tener la función de impedir la separación cuando la hembra intenta detener la cópula (Düngelhoef y Schmitt, 2006). Asimismo, otras especies de *Lema* Fabricius, 1798 (Criocerinae) y de la subfamilia Donaciinae presentan un saco interno con espinas, que probablemente cumplan con la misma función (Matsumura y Suzuki, 2008). En Cassidinae también se pueden encontrar espinas y/o pubescencia, sin embargo, *C. leprosa* no presentó ninguna ornamentación. Hasta el momento no se ha reportado alguna estrategia para *C. leprosa* que le permita retener a la hembra. Probablemente esta especie utiliza las sedas presentes en los tarsómeros, ya que le permiten adherirse a los élitros de las hembras al momento de la cópula. Una estrategia reproductiva que le concede ventaja a *C. leprosa* es el ducto eyaculatorio largo; se ha observado que este asegura una transferencia de esperma directa, ya sea dentro o cerca del receptáculo de la cápsula espermática (Düngelhoef y Schmitt, 2006; Rodríguez, Windsor y Eberhard, 2004).

En las hembras la forma de la cápsula espermática puede ser distinta entre especies. La forma de hoz es una de las más comunes dentro de la familia Cassidinae, la cual presenta *C. leprosa*. En otras especies de *Trichaspis* Spaeth, 1911, *Chiridopsis* Spaeth, 1922, *Glyphocasis* Spaeth, 1914 e *Hybosinota* Spaeth, 1909, la cápsula espermática no está fuertemente esclerosada o el receptáculo es del mismo diámetro que la parte distal (fig. 4.12-15). Además de la forma, el número de receptáculos varía dentro de la subfamilia Cassidinae. En *Eugenysa columbiana* (Boheman, 1850) se presentan 3 receptáculos, un número constante dentro de la tribu Eugensyni (Chaboo, 2002), a diferencia de *C. leprosa* en donde solo hay uno. Otra estructura que varía es el ducto espermático; en algunas especies puede tener forma de espiral, plegado o bien puede ser completamente liso como en *C. leprosa*. El ducto espermático y la glándula en ocasiones se encuentran en un mismo punto de comunicación en el receptáculo. Sin embargo, en otras especies pueden encontrarse en partes distales, como p. ej. *Aspidimorpha miliaris* (Fabricius, 1775).

La variación en la morfología de los genitales ofrece información útil para estudios taxonómicos. El presente trabajo no solo aporta la descripción morfológica de los genitales masculinos y femeninos, sino también nuevos caracteres que difieren del esquema general del edeago para Cassidinae e incluso de Chrysomelidae, ya que la parte apical ensanchada en el edeago de *C. leprosa* no se había referido hasta el momento, lo mismo que la quilla presente en la parte apical en vista dorsal. Además de su uso diagnóstico, los genitales tanto de machos como de hembras son útiles en análisis filogenéticos. La homogeneización de la terminología y el aumento de descripciones morfológicas permitirá contar con una base amplia de caracteres útiles en el estudio de las relaciones filogenéticas de especies, géneros y subfamilias.



Figura 4. Cápsulas espermáticas de distintas hembras de Cassidinae: 12, *Trichaspis pilasula* (Boh.); 13, *Chiridopsis aubei* (Boh.); 14, *Glyphocasis lepida* (Spaeth); 15, *Hybosinota nodulosa* (Boh.).

Agradecimientos

A Santiago Zaragoza Caballero y Alfonso N. García Aldrete por sus valiosos comentarios. A Susana Guzmán por la asistencia técnica en la toma de fotografías. A M. Berenit Mendoza por la toma de microfografías de microscopía electrónica. A 2 revisores anónimos por sus atinados comentarios. Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Referencias

- Borowiec, L. (2007). A new species of *Microctenochira* Spaeth from Belize (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini). *Genus*, 18, 487–492.
- Borowiec, L. y Opalinska, S. (2007). The structure of spermathecae of selected genera of *Stolaini* and *Eugensyni* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) and its taxonomic significance. *Annales Zoologici*, 57, 463–479.
- Borowiec, L. y Skuza, M. (2004). The structure of spermatheca in the genus *Chelymorpha* Chevrolat, 1837 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) and its taxonomic significance. *Annales Zoologici*, 54, 439–451.
- Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2001). Revision of *Cassida litigiosa* group from southern Africa (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Annales Zoologici*, 51, 153–184.
- Chaboo, C. S. (2001). Revision and phylogenetic analysis of *Acromis* Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugensyni). *The Coleopterists Bulletin*, 55, 50–67.
- Chaboo, C. S. (2002). First report of immatures, genitalia and maternal care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugensyni). *The Coleopterists Bulletin*, 56, 50–67.

- Chaboo, C. S. (2007). Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 305, 1–250.
- Düngelhof, S. y Schmitt, M. (2006). Functional morphology of copulation in Chrysomelidae-Criocerinae and Bruchidae (Insecta: Coleoptera). *Bonner Zoologische Beiträge*, 54, 201–208.
- Düngelhof, S. y Schmitt, M. (2010). Genital feelers: the putative role of parameres and aedeagal sensilla in Coleoptera Phytophaga (Insecta). *Genetica*, 138, 45–57.
- Eberhard, W. G. (1985). *Sexual selection and animal genitalia*. Cambridge: Harvard University Press.
- Manjarrés-Hernández, E. H. y Molano-Rendón, F. (2013). Piezas genitales masculinas como carácter taxonómico en escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista Ciencia en Desarrollo*, 4, 39–47.
- Mann, J. S. y Crowson, R. A. (1996). Internal sac structure and phylogeny of Chrysomelidae. En P. H. Jolivet y M. L. Cox (Eds.), *Chrysomelidae biology, Vol. 1. Classification, phylogeny and genetics* (pp. 291–316). Amsterdam: Academic Publishing.
- Matsumura, Y. y Suzuki, K. (2008). Comparative morphology of internal reproductive systems in leaf beetles of the Donaciinae and Criocerinae (Coleoptera: Chrysomelidae) and its implication for the phylogeny. *Zootaxa*, 1845, 1–32.
- Powell, E. F. (1941). Relationships within the family Chrysomelidae (Coleoptera) as indicated by the male genitalia of certain species. *American Midland Naturalist*, 25, 148–195.
- Reid, C. A. M. (1995). A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*, 2, 559–631.
- Rodríguez, V. (1994a). Sexual behavior in *Omaspides convexicollis* Spaeth and *O. bistriata* Boheman, with notes on maternal care of eggs and young. *Coleopterists Bulletin*, 48, 140–144.
- Rodríguez, V. (1994b). Function of the spermathecal muscle in *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Physiological Ecology*, 19, 198–202.
- Rodríguez, V., Windsor, D. M. y Eberhard, W. G. (2004). Tortoise beetle genitalia and demonstrations of a sexually selected advantage for flagellum length in *Chelymorpha alternans* (Coleoptera, Cassidini, Stolinae). En P. Jolivet, J. A. Santiago-Blay, y M. Schmitt (Eds.), *New developments in the biology of Chrysomelidae* (pp. 739–748). La Haya: SPB Academic Publishing bv.
- Santos, G. B. D. y Rosado-Neto, G. H. (2010). Morphological aspects of the genitalia of seven species of *Heilus* Kuschel (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54, 157–164.
- Sassi, D. y Borowiec, L. (2006). *Cassida inopinata*, a new species from Italy and Balkan region (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, 17, 545–560.
- Sekerka, L. (2005). *Cassida olympica*, a new species from Greece (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, 16, 285–289.
- Sharp, D. y Muir, F. A. G. (1912). The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London*, 3, 477–642.
- Shin, C. y Chaboo, C. S. (2012). A revision and phylogenetic analysis of *Stoiba* Spaeth 1909 (Coleoptera, Chrysomelidae). *ZooKeys*, 224, 1–53.
- Shin, C., Chaboo, C. S. y Clark, S. M. (2012). Revision of the endemic Hispaniolan genus *Asteriza* Chevrolat, 1836, with description of two new species (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Ischyrosomychini). *Zootaxa*, 3227, 4–53.
- Simões, M. V. (2012). Male and female reproductive systems of *Stolas conspersa* (Germar) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 56, 19–22.
- Snodgrass, R. E. (1935). *Principles of insect morphology*. New York: McGraw-Hill.
- Suenaga, H. (2013). Notes on *Cassida ferruginea* and *Cassida mongolica* in Japan, with descriptions of their reproductive systems (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, 24, 325–333.
- Suzuki, K. (1988). Comparative morphology of the internal reproductive system of the Chrysomelidae (Coleoptera). En P. Jolivet, E. Petitpierre, y T. H. Hsiao (Eds.), *Biology of the Chrysomelidae* (pp. 317–355). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Suzuki, K. (1989). Character correlation in the internal reproductive system of the family Chrysomelidae (Coleoptera). En D. G. Furth y T. N. Seeno (Eds.), *Second International Symposium of the Chrysomelidae* (pp. 511–518). *Entomography*, 6.
- Świętojańska, J. (2001). A revision of the tribe Aspidimorphini of the Oriental Region (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus*, 11, 1–318.
- Verma, K. K. (1996). Inter-subfamily relations among Chrysomelidae (Coleoptera) as suggested by organization of the male genital system. En P. H. A. Jolivet y M. L. Cox (Eds.), *Chrysomelidae Biology, Vol. 1. The classification, phylogeny and genetics* (pp. 317–351). Amsterdam: Academic Publishing.
- Verma, K. K. y Kumar, D. (1972). The aedeagus, its musculature, and ‘retournement’ in *Aspidomorpha miliaris* F. (Coleoptera, Phytophaga, Chrysomelidae). *Journal of Natural History*, 6, 699–719.
- Zia, Y. (1936). Comparative studies of the male genital tube in Coleoptera Phytophaga. *Sinensia*, 7, 319–352.
- Zunino, M. (2012). Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte. *Dugesiana*, 18, 197–206.