



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL GÉNERO *Apodemia* C. FELDER & R.
FELDER, 1865 (LEPIDOPTERA: RIODINIDAE)

TESIS

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

PRESENTA:

MARYSOL TRUJANO ORTEGA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UAEH

CD. MX.

MARZO 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL GÉNERO *Apodemia* C. FELDER & R.
FELDER, 1865 (LEPIDOPTERA: RIODINIDAE)

TESIS

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

PRESENTA:

MARYSOL TRUJANO ORTEGA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UAEH

MÉXICO, CD. MX.

MARZO 2019



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/1095/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de abril de 2018**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **TRUJANO ORTEGA MARYSOL** con número de cuenta **95338303** con la tesis titulada: "**Revisión taxonómica del género *Apodemia* C. Felder & R. Felder, 1865 (Lepidoptera: Riodinidae)**", realizada bajo la dirección del **DR. JORGE ENRIQUE LLORENTE BOUSQUETS**:

Presidente:	DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
Vocal:	DRA. MARÍA DEL CARMEN POZO DE LA TIJERA
Secretario:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Suplente:	DR. ALEJANDRO ZALDIVAR RIVERÓN
Suplente:	DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de noviembre de 2018

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/VMVA/ASR/grf*

Agradecimientos institucionales

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), cuna de mi formación científica, ética y social.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB) de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo brindado durante el proceso de mi formación académica y por impulsar el desarrollo de la ciencia en México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico que me otorgó mediante la Beca Nacional (CVU 131802) y Beca Mixta para desarrollar una estancia de investigación en Florida, E.U.A.

Al programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP) de la UNAM, por el financiamiento otorgado para una estancia de investigación.

A los miembros del comité tutorial conformado por el Dr. Jorge Enrique Llorente Bousquets (Facultad de Ciencias, UNAM), Dr. Juan José Morrone Lupi (Facultad de Ciencias, UNAM), Dra. Norma Leticia Manríquez Morán (UAEH) por su guía y apoyo durante el desarrollo de este proyecto, así como por los conocimientos y discusiones que enriquecieron sustancialmente esta investigación.

Agradecimientos personales

Un agradecimiento especial a los miembros del Jurado: Dr. Juan José Morrone, Dra. Norma Manríquez, Dr. Carlos Cordero (Instituto de Ecología, UNAM), Dra. Carmen Pozo (ECOSUR-Chetumal) y Dr. Alejandro Zaldívar (IBUNAM) por el tiempo, las ideas y observaciones atinadas, útiles y oportunas.

A todo el personal del Posgrado en Ciencias Biológicas, en especial a María del Coro Arizmendi, Adolfo Navarro Sigüenza, Lilia Espinosa Sánchez, Erica Flores, Patricia Oliva, Armando Rodríguez y Antonio Suárez por sus atenciones durante mis estudios de posgrado.

A los proyectos DGAPA PAPIIT IN212418 y CONACyT 284966 que me brindaron apoyo.

Al Dr. Jorge Llorente quien es un guía académico, respetuoso y motivador, que me enseñó la estructura de la labor científica. Gracias por la libertad, que me mantuvo como líder de mi investigación y por seguir desarrollando mi pensamiento crítico y análisis profundo de los conceptos.

Agradezco de forma muy especial al Dr. Juan José Morrone y la Dra. Norma Manríquez, quienes se adentraron conmigo en la resolución de esta pregunta, me dedicaron su tiempo y energía y sobre todo porque son personas a las que admiro académicamente.

A Jorge Llorente, Curtis Callaghan, Andrew Warren, Carmen Pozo, Armando Luis, Mercedes Luna, Isabel Vargas, América Castaneda y Carlos Cordero por compartir el gusto por los lepidópteros y la evolución, por ser mis guías en la vida y en lo académico, por sus enseñanzas.

Agradezco a mi equipo maravilla y mejores amigos, Uri García y Omar Ávalos, por su ayuda valiosa, su disposición infinita y por el tiempo que me dedican siempre para discutir múltiples temas de ciencia y de la vida. A su lado siempre soy mejor.

A los curadores, técnicos y personas que me proporcionaron y facilitaron muestras científicas, así como a las instituciones a las que pertenecen: A. D. Warren, J. Miller y A. Sourakov (McGuire Center for Lepidoptera & Biodiversity, Gainesville, FL), R. K. Robbins (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC), A. Zaldívar, C. Mayorga y A. Ibarra (IBUNAM), C. Pozo (ECOSUR-Chetumal) y M. Luna (FES-Zaragoza). Mucha gente ayudó en la recolecta, agradezco especialmente a A. Arellano-Covarrubias, J. Hernandez-Jerónimo, Julio Fajardo, A. Contreras-Arquieta, T. K. O'Connor, A. D. Warren, J. C. Pavón-Vázquez, D. Huerta, J. L. Salinas-Gutiérrez y J. Shuey quienes facilitaron material de América Central y C. Callaghan de América del Sur.

A Adrián Nieto por todo su apoyo logístico, por las discusiones en seminarios y ser un ejemplo del quehacer científico.

A Julieta Brambila, Joe Martínez, Andy Warren y todos los amigos de Florida quienes me brindaron todo su apoyo durante mi estancia de investigación. Gracias por su amistad, por

abrirme las puertas de su casa, por las charlas, paseos y por darme todo el apoyo que necesitaba.

A Susana Guzmán y Cristina Mayorga, por su amistad, amabilidad y su ayuda logística y técnica.

A mis amigos sin los cuales el mundo sería tremendamente aburrido: Omar Ávalos, Uri García, Arturo Arellano, Brujas queridas (Gaby, Itzel, Clariss, Tania, Marichu, Andrea, Beatriz), Jessica Hernández, Héctor Ortega, Julio Fajardo, Carlos Pavón, Rubí Meza, Alejandro Ocegüera.

A mi familia cuya alegría, amor y disposición siempre estuvieron presentes en esta etapa de mi vida. Gracias por su paciencia y comprensión cuando me invadía la locura.

A todas las comunidades de México que siempre me recibieron gustosas.

A la vida misma por sus procesos, complejidades y variación copiosa que me permiten sentir el asombro y son motor de mi curiosidad y creatividad.

‘El caos es un orden por descifrar’

J. Saramago

Al Sol (Kin) de todos mis días.

Índice

Resumen.....	01
Abstract	03
Introducción general.....	05

Sistemática de los géneros de Emesidini Seraphim, Freitas & Kaminski, 2018 (Lepidoptera: Riodinidae: Riodininae)

Capítulo 1. Artículo de requisito publicado: Trujano-Ortega, M., U. O. García-Vázquez, C. J. Callaghan, O. Ávalos-Hernández, M. A. Luis-Martínez, J. E. Llorente-Bousquets. 2018. Two new genera of metalmark butterflies of North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae). *Zookeys*, 729: 61-85..... **18**

Capítulo 2. Artículo que se enviará a *Zootaxa*: Trujano-Ortega, M., U. O. García-Vázquez, C. J. Callaghan, O. Ávalos-Hernández, M. A. Luis-Martínez, J. E. Llorente-Bousquets. Morphological variation and phylogenetic position of *Apodemia planeca* (Lepidoptera: Riodinidae) with comments on the monophyly of the genus *Apodemia***53**

Capítulo 3. Trujano-Ortega, C. J. Callaghan, M. A. Luis-Martínez, J. E. Llorente-Bousquets. A preliminary annotated checklist of Emesidini Seraphim, Freitas & Kaminski (Lepidoptera: Riodinidae: Riodininae) with a key to genera.....**77**

Discusión general.....	86
Conclusiones.....	116
Perspectivas.....	117
Literatura citada.....	119

Apéndice. Contribución al estado del conocimiento taxonómico y biogeográfico de grupos selectos de Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea)

Artículo publicado: Trujano-Ortega, M., A. Luis-Martínez & J. Llorente-Bousquets. 2015. Variación morfológica y distribución de *Theope villai* (Lepidoptera: Riodinidae). *Southwestern Entomologist*, 40(2): 333-350.....**142**

Lista de Figuras

- Figura 1.** Clasificaciones propuestas para Riodinidae y Riodininae.....10
Figura 2. Clasificación taxonómica de Riodinidae a nivel de tribu.....10
Figura 3. Especies del género *Apodemia* C. Felder & R. Felder, 1865.....14

Lista de Cuadros

- Cuadro 1.** Lista de especies del género *Apodemia* C. Felder & R. Felder, 1865 (Riodinidae: Riodininae: Emesidini).....13

Resumen

Apodemia C. Felder & R. Felder (Riodinidae) constituye el género más diverso en las zonas áridas y semiáridas en la región Neártica. A pesar que este género presenta gran diversidad taxonómica, morfológica y ecológica, son pocos los enfoques bajo los que se ha estudiado.

Existen varios problemas taxonómicos asociados con este género. La monofilia del género y su posición filogenética son inciertas, ya que varias especies colocadas en *Apodemia* cambiaron a otros géneros e incluso a tribus diferentes durante los últimos 40 años. La discriminación específica se complica por la presencia de complejos de especies y la gran diversidad taxonómica que incluye numerosas subespecies (razas geográficas) cuyas distribuciones geográficas son extensas. Además, sus poblaciones mantienen zonas de contacto en las que se manifiesta variación intraespecífica pero fenotipos similares entre especies distintas.

El desconocimiento taxonómico y sistemático de *Apodemia* se debe principalmente al uso de caracteres diagnósticos ambiguos que suelen compartirse con géneros cercanos. La delimitación de las especies históricamente se ha centrado en caracteres morfológicos que presentan variación fenotípica extensa, en función de la distribución espacio-temporal y de la poca vagilidad asociada a la especificidad con las plantas huésped.

El presente estudio es una contribución inicial y constituye la primera revisión sistemática del género *Apodemia*, en la que se investigan las interrelaciones evolutivas de sus especies desde un enfoque integral y con base en un muestreo taxonómico y espacial amplio. Se pone a prueba la monofilia del género, con la finalidad que ayude a estabilizar la clasificación de Riodinidae. Se condujeron análisis filogenéticos probabilísticos a partir de tres marcadores moleculares (COI, EF1 y Wg) y una representación amplia de géneros de Riodinidae como grupos externos. Se analizan con detalle diversos caracteres morfológicos de las alas, patas, palpos y genitales masculinos; además se considera la historia natural y distribución geográfica del grupo.

Se concluye que *Apodemia* no es un género monofilético, con base en la evidencia morfológica y molecular se describen dos géneros nuevos, *Neoapodemia* Trujano-Ortega con dos taxones distribuidos en los bosques de coníferas del suroeste de Estados Unidos y noreste de México y *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez, con 10 taxones con

distribución en las zonas desérticas y selvas bajas caducifolias del sur de Estados Unidos, México y América Central. Además, *Apodemia castanea* Prittwitz de Brasil se excluye del género con base en los caracteres morfológicos y moleculares analizados; a la par otros trabajos recientes la reubican en la subtribu *Zabuellina* Seraphim, Freitas & Kaminski dentro del género *Zabuella* Stichel. También se discute el cambio de posición filogenética de dos especies diferenciadas fenotípicamente y con distribución restringida, *Emesis planeca* (R. de la Maza E. & J. de la Maza E) **n. comb.** y *Emesis phyciodoides* (W. Barnes & Benjamin) **n. comb.**

Este estudio demuestra una mayor diversidad genérica de Riodinidae y de la tribu Emesidini. Se sugieren medidas para alcanzar la estabilidad en la clasificación de *Apodemia* y se discute sobre los géneros que deberían incluirse en la tribu Emesidini. Se discute la relevancia de los genitales masculinos y en particular de los *cornuti*, como caracteres morfológicos informativos a nivel genérico. Finalmente, se presenta una clave de identificación genérica y una lista actualizada de las especies de la tribu Emesidini.

Los resultados obtenidos son una primera etapa en la resolución de la sistemática de Emesidini y los géneros que incluye; además, contribuyen a la actualización de la clasificación de Riodinidae y revelan que la diversidad de géneros distribuidos en la región Neártica y la Zona de Transición Mexicana (*sensu* Halffter) es mayor a la registrada previamente. El análisis filogenético dentro de la tribu será relevante en el entendimiento de la historia de las regiones áridas y semiáridas de Estados Unidos, México y América Central.

Abstract

The genus *Apodemia* C. Felder & R. Felder is the most diverse group of Riodinidae in the arid and semiarid habitats of the Nearctic region. Even if this genus has great taxonomic, morphologic and ecological diversity, its study has been limited.

Taxonomic problems of this genus are at different levels. The genus monophyly and its phylogenetic position are uncertain since, during the last 40 years, some species previously placed in *Apodemia* were moved to other genera of other tribes. Taxonomy within the genus is complicated, with some species complexes and numerous subspecies (geographic varieties) widely distributed. Besides, species populations have contact areas where phenotypes between species are similar but with great intraspecific variation.

Taxonomic identification of the genus members is ambiguous since some diagnostic characters are shared with related genera. Species delimitation, historically, has been based on morphological characters, which present phenotypic variation in relation with the spatial-temporal distribution and the low vagility of the genus, due to the specificity of the association with the host plants.

This study is an initial contribution and the first systematic review of the genus *Apodemia*. The evolutionary interrelations of the genus and its species are addressed from an integral approach and broad taxonomic and geographical samplings. The monophyly of the genus is tested, partially clarifying the classification of Riodinidae. A probabilistic phylogenetic analysis was made with three molecular markers (COI, EF1, and Wg) and the inclusion of a wide selection of genera of Riodinidae as external groups. Morphological characters from the wings, legs, palpi and male genitalia were analyzed in detail; also, natural history and geographical distribution of the group are considered.

The results show that *Apodemia* is not monophyletic based on morphological and molecular evidence. Two new genera are described *Neoapodemia* Trujano-Ortega and *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez, with two and 10 taxa respectively. *Neoapodemia* is distributed in the coniferous forest of the southeast of the United States and northeast of Mexico; *Plesioarida* distribution includes the desertic areas and deciduous forest of the south of the United States, Mexico, and Central America. Also, *Apodemia*

castanea Prittwitz from Brazil is moved out of the genus based on its morphological and molecular characters; other contemporary publications place it in *Zabuella* Stichel within the *Zabuellina* Seraphim, Freitas & Kaminski subtribe. The change of the phylogenetic position of two clearly defined species with restricted distribution is discussed, *Emesis planeca* (R. de la Maza E. & J. de la Maza E) **n. comb.** and *Emesis phyciodoides* (W. Barnes & Benjamin) **n. comb.**

This study supports a higher generic diversity within Riodinidae and the Emesidini tribe. Taxonomic modifications for achieving the stability of *Apodemia* classification are proposed, as well as the inclusion of some other genera to the Emesidini tribe. The taxonomic relevance at a generic level of the morphology of the male genitalia, particularly the cornuti, is discussed. Finally, a determination key for the genera and an updated list of species of Emesidini are presented.

Results presented are the first steps in determining the genera within Emesidini and their phylogeny; these update the classification within Riodinidae and show that genera diversity in the Nearctic region and Mexican Transition Zone (*sensu* Halffter) is higher than previously recorded. Phylogenetic analyses within the tribe would be important for the understanding of the history of the arid and semiarid regions of the United States, Mexico, and Central America.

Introducción general

Lepidoptera es el segundo taxón a nivel de orden con mayor riqueza a nivel mundial (Kristensen et al., 2007). Las estimaciones recientes indican que en México hay 23 750 especies, de las cuales 14 500 están descritas y documentadas (Llorente et al., 2014). Dentro de este orden, las mariposas diurnas o Papilionoidea (*sensu lato*) comprenden cerca del 13% de especies y en México se reportan alrededor de 1900 especies descritas (Llorente et al., 2014). Debido a su gran diversidad y su taxonomía, Papilionoidea constituye un modelo biológico fundamental en estudios biogeográficos, bioconservacionistas, genéticos y ecológicos. Este grupo además exhibe poder predictivo para varios grupos de invertebrados y vertebrados en relación con fenómenos evolutivos o coevolutivos, procesos ecológicos, genéticos y de distribución geográfica (Pozo et al., 2015).

La lepidopterología en México se ha visto limitada en el uso de herramientas como la microscopía electrónica de barrido (MEB) y la secuenciación molecular; ya que solo algunos grupos taxonómicos se han explorado (Pozo et al., 2015). Esta situación ha limitado el reconocimiento e inclusión de caracteres morfológicos finos, de estados inmaduros del desarrollo y moleculares, los cuales proporcionan información nueva y relevante para el reconocimiento de los linajes evolutivos, y con ello la resolución de las relaciones filogenéticas y la estimación de la diversidad del grupo. Lo anterior tiene implicaciones importantes en la sistemática y la conservación (Wahlberg et al., 2003; Llorente-Bousquets & Castro, 2007; Nieves-Uribe et al., 2017). Prueba de ello, es el incremento en la riqueza específica descrita en la última década con el reconocimiento de taxones nuevos a partir de evidencia y técnicas innovadoras (Dolinskaya & Ponomarenko, 2013; Kim et al., 2010; Prado et al., 2011; Hernández-Mejía et al., 2013; Cong & Grishing, 2014; Hernández-Mejía et al., 2014 a,b; Seraphim et al., 2014; Hernández-Mejía et al., 2015; Nakahara et al., 2015; Nieves-Uribe et al., 2015; Jasso-Martínez et al., 2016; Nieves-Uribe et al., 2016 a,b,c; Pérez-Asso et al., 2016; Kaminski et al., 2017; Seraphim et al., 2018).

Existen factores menos evidentes pero relevantes, que frenan el conocimiento taxonómico en Lepidoptera: 1) los diferentes conceptos de especie empleados tradicionalmente en el estudio de las mariposas (de Queiroz, 2007; Padial & De La Riva, 2010; Braby et al., 2012), lo que genera interpretaciones diferentes en la riqueza de especies;

2) la delimitación de especies hecha a partir de un solo tipo de evidencia o método (*v. gr.* Jasso-Martínez et al., 2016); 3) la falta de reconstrucciones filogenéticas en la mayoría de los grupos, las cuales permitirían una mejor delimitación de especies; y 4) la ausencia de taxónomos especialistas en los diferentes grupos.

Papilionoidea es una de las superfamilias de Lepidoptera que ha recibido mayor atención a nivel mundial (Roe et al., 2010; Llorente-Bousquets et al., 2014; Espeland et al., 2018); sin embargo, presenta varios problemas en su estudio. Desde el siglo XVIII a la fecha, varios autores han intentado cuantificar el número de especies, sin llegar a un número consensuado (Kristensen et al., 2007; Zhang, 2011; Llorente-Bousquets et al., 2014). Lamas (2008) señala que aún se carece de cifras concretas y confiables a nivel genérico y específico, debido a que los conteos y estimaciones se ven afectados por el concepto de especie que cada autor aplica. Otro problema es que por mucho tiempo faltó un marco filogenético robusto en niveles taxonómicos superiores, por lo que las relaciones filogenéticas supraespecíficas han sido controversiales por décadas (Kristensen et al., 2007; Mutanen et al., 2010; Nieuwerkerken et al., 2011; Heikkilä et al., 2012; Mitter et al., 2017).

Uno de los retos mayores es la completitud del muestreo en escalas taxonómicas amplias y de muestreo de genes con diferente poder de resolución filogenética (Wahlberg et al., 2005, 2009, 2014; Condamine et al., 2012; Espeland et al., 2015; Sahoo et al., 2016). No obstante, Espeland et al. (2018) reconstruyeron las relaciones filogenéticas de Papilionoidea mediante datos filogenómicos, en donde corrigieron la incertidumbre dada por la falta de muestreo al incluir taxones de todas las familias de lepidópteros diurnos y Hedyllidae. A pesar de las diferencias en estos estudios, se reconoce la monofilia de las seis familias de mariposas diurnas (Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae y Nymphalidae); aunque las relaciones dentro de cada una de ellas, a niveles de subfamilias, tribus y géneros aún están bajo evaluación (Espeland et al., 2018).

El conocimiento en las diferentes familias de Papilionoidea es heterogéneo. Las familias Hesperiidae, Lycaenidae y Riodinidae muestran gran desconocimiento taxonómico y biogeográfico; nótese que Hesperiidae es la de mayor diversidad (40% del total) y Riodinidae la tercera (DeVries, 1997; Heppner, 2002) después de Nymphalidae. En México, estas tres familias se encuentran subrepresentadas en las colecciones científicas (Hall, 2004; Prieto & Dahners, 2006; Arellano-Covarrubias et al., 2018), debido a: 1) la escasa

exploración realizada en varias áreas geográficas del territorio mexicano (Luis-Martínez et al., 2003, 2016), lo que supone la existencia de especies que permanecen desconocidas o con conocimiento incompleto sobre su distribución (Llorente-Bousquets et al., 2013); 2) en el caso de Hesperiiidae, la recolecta de ejemplares fue bastante limitada en el país durante el siglo XX, por lo que el conocimiento del grupo se retrasó; y 3) Lycaenidae y Riodinidae contienen especies difíciles de detectar en el campo debido a la densidad poblacional baja, hábitos y conductas particulares y casi siempre bastante restringidas espacial y temporalmente, todo esto implica un esfuerzo de recolecta mayor en función de su ecología y etología (v. gr. adultos restringidos a estratos del dosel o microhábitats muy específicos, especies crepusculares, larvas nocturnas, conductas territoriales en las cimas ‘hilltopping’) (Harvey, 1987; DeVries, 1997; Hall, 2004; Robbins, 2004; Prieto & Dahners, 2006; Arellano-Covarrubias et al., 2018).

Riodinidae es una familia cosmopolita que reúne cerca de 1500 especies a nivel mundial. La mayor diversidad y riqueza de esta familia se presenta en la región Neotropical (alrededor de 1300 especies, 87%) (Espeland et al., 2018; Seraphim et al., 2018). En la región Neártica su diversidad disminuye conforme aumenta la latitud, de tal modo que en EUA solo se presentan siete géneros con 46 taxones a nivel específico (Pelham, 2008) y en el sur de Canadá una sola especie, *Apodemia mormo* (Proshek et al., 2013). Los géneros que se registran en la frontera sur de EUA son *Baeotis* Hübner, *Caria* Hübner, *Melanis* Hübner, *Lasaia* Bates y *Emesis* Fabricius, de los cuales los tres primeros solo incluyen una especie y los dos últimos dos y cuatro especies respectivamente (Pelham, 2008). *Apodemia* y *Calephelis* Grote & Robinson se diversifican en las zonas áridas y semiáridas del noroeste de EUA y México; sin embargo, *Apodemia* presenta una riqueza de especies mayor con 36 taxones a nivel específico.

Actualmente la sistemática de Riodinidae es controversial, a pesar de los estudios realizados (v. gr. Saunders, 2010; Espeland et al., 2015; Seraphim et al., 2018). Bates (1868) fue el primero que dejó de considerar a Riodinidae como una subfamilia dentro de Lycaenidae y la reconoció como una familia válida. Stichel (1928, 1930-1931) dividió a la familia en dos subfamilias, Nemeobiinae y Riodininae. En la primera se encuentran tres subtribus, una para los géneros distribuidos en los paleotrópicos; otra para *Corrachia* Schaus, género endémico de Costa Rica; y una más para los géneros de América *Methone* E. Doubleday, *Hades* Westwood

y *Euselasia* Hübner. Stichel (1928, 1930-1931) colocó el resto de los géneros en Riodininae (Fig. 1A). El género endémico de Perú, *Styx* Staudinger 1875, fue considerado un riodínido hasta 112 años después de su descripción (Harvey, 1987; Wahlberg et al., 2005).

Harvey (1987) propuso una clasificación de los riodínidos con base en caracteres morfológicos de los imagos y de estados inmaduros (especialmente larvarios), mediante métodos filogenéticos, en los que reconoce a Lycaenidae como el grupo hermano. Él propuso que Riodinidae contiene cinco subfamilias monofiléticas: 1) Nemeobiinae, con los géneros paleotropicales; 2) Euselasiinae, para *Methone*, *Hades* y *Euselasia*; 3) Styginae, con el género monotípico *Styx*; 4) Corrachiinae, con el género monotípico *Corrachia*; y 5) Riodininae, con los géneros de América restantes arreglados en ocho tribus y dos grupos *incertae sedis*, en donde colocó géneros cuyas relaciones eran dudosas. Durante los siguientes 17 años, los estudios se concentraron en descubrir las relaciones al interior de varias tribus y algunos grupos *incertae sedis* (Fig. 1B) (Callaghan, 1985, 1986; Penz & DeVries, 1999; Hall & Willmott, 1996; Hall, 2001, 2002 a y b; Hall & Harvey, 2002a; Harvey & Hall, 2002; Hall, 2003). Callaghan & Lamas (2004) recopilaron la información sistemática acumulada y propusieron una clasificación y una lista de los riodínidos neotropicales; en ella reconocieron tres subfamilias (Nemeobiinae, Euselasiinae y Riodininae), 10 tribus y un grupo *incertae sedis* (Fig. 1C).

La incorporación de la evidencia molecular al análisis de las relaciones filogenéticas de esta familia comenzó hace 20 años, aunque de manera intermitente, y en algunos casos con intervalos de tiempo considerable. Estos trabajos obtuvieron diferentes hipótesis filogenéticas al interior de Riodinidae que fueron dependientes del muestreo en dos sentidos. Por un lado, la cantidad de taxones involucrados para resolver las relaciones a diferentes niveles taxonómicos, y por otro la cantidad y poder de resolución de los marcadores involucrados. Se publicaron desde análisis que incluyen tres locus y 28 riodínidos hasta otros que incluyen nueve genes nucleares y mitocondriales y 304 taxones (Figs. 1D y 2) (Campbell, 1998; Campbell et al., 2000; Campbell & Pierce, 2003; Saunders, 2010; Espeland et al., 2015; Seraphim et al., 2018). Estos trabajos demuestran el aumento acelerado en la disponibilidad de datos moleculares en un lapso de tiempo corto; además del potencial que este tipo de evidencia posee para mejorar la comprensión de la evolución de los riodínidos, sobre todo en aquellos grupos donde la morfología da resultados ambiguos (*v. gr.* Kaminski et al., 2017). También destaca el atraso en el análisis filogenético y el conocimiento evolutivo de esta familia con respecto a otras como

Papilionidae, Nymphalidae o Pieridae (Martin & Pashley, 1992; Brower, 1994, 2000; Wahlberg & Zimmermann, 2000; Braby et al., 2006; Nazari et al., 2007; Wheat & Wahlberg, 2013; Sahoo et al., 2016), en las que se propusieron hipótesis filogenéticas moleculares y aproximaciones de la edad y origen de los grupos, hace más de 20 años.

La hipótesis filogenética de Riodinidae propuesta por Seraphim et al. (2018) es la más completa hasta ahora, en cuanto a muestreo de genes y taxones (Fig. 2). En ella proponen un esquema de clasificación e indican a partir de otros trabajos, las sinapomorfías que sustentan a cada grupo supragenérico. Su propuesta coincide con la de Stichel (1928, 1930-1931) en que ambas admiten dos subfamilias (Nemeobiinae+Euselasiinae y Riodininae), aunque con 11 tribus. Seraphim et al. (2018) reasignan varios taxones en diferentes niveles tribales y genéricos y proponen cuatro tribus nuevas (Sertaniini, Dianesiini, Calydnini y Emesidini), tres subtribus (Zabuellina, Pachythonina y Pandemina) y cuatro géneros aún inéditos. Además, estos autores resuelven la posición de varios grupos *incertae sedis* de cuatro venas radiales según Harvey (1987). Incluso hacen referencia a los grupos que requieren mayor atención en el muestreo para poder resolver su posición filogenética (*v. gr. Euselasia*) y destacan la necesidad de llevar a cabo una revisión a nivel de género desde la perspectiva de la taxonomía integrativa (Dayrat, 2005), ya que varios de ellos fueron no monofiléticos.

La tribu Emesini de Stichel (1910-1911) no es monofilética y ha cambiado a lo largo del tiempo. Originalmente, este grupo contenía más de 100 especies en 33 géneros, entre los que se encuentran *Apodemia* C. Felder & R. Felder y *Emesis* Fabricius. Harvey (1987) consideró esta tribu como un grupo que contenía aquellos riodínidos de cuatro venas radiales, pero que no se agrupaban con otras tribus por la carencia de otras sinapomorfías. Debido a ello, las relaciones filogenéticas al interior de Emesini y con respecto a las otras tribus eran inciertas (Harvey, 1987; DeVries, 1997). No obstante, Harvey (1987) advirtió que *Apodemia* y *Emesis* compartían caracteres de estados inmaduros que los mantenían agrupados.

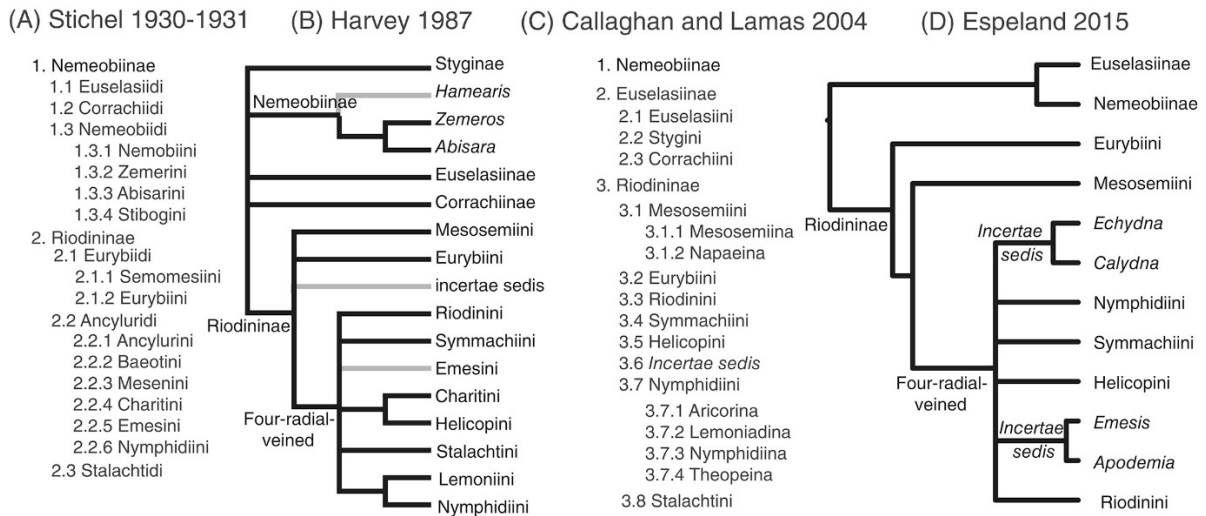


Figura 1. Clasificaciones propuestas para Riordinidae y Riordininae: (A) Stichel (1930-1931); (B) Harvey (1987); (C) Callaghan & Lamas (2004); y (D) Espeland et al. (2015). La última fue propuesta a partir de evidencia molecular. Tomado de Seraphim et al. (2018).

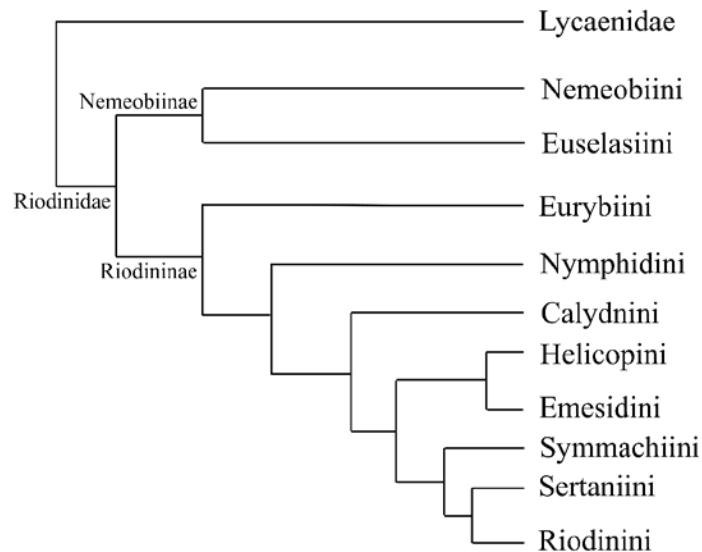


Figura 2. Clasificación taxonómica de Riordinidae a nivel de tribu propuesta por Seraphim et al. (2018). Dianesiini y Sertaniini constituyen ramas largas que presentan relaciones ambiguas con respecto a las otras tribus, por lo que su posición es tentativa. Aquí solo se muestra a Sertaniini, en una de las relaciones alternativas que presenta con Riordinini.

Los datos moleculares son de gran ayuda para aclarar las relaciones filogenéticas de estos grupos de posición incierta. Saunders (2010) encuentra que todas las especies de Emesini de Stichel, se incluyen dentro de Riodininae, en su mayoría como grupos hermanos de Nymphidiini o Lemoniini; mientras que otros se relacionaban con Riodinini, Helicopini y Symmachiini, por lo que concluye que Emesini de Stichel es una tribu polifilética. A pesar de ello, *Apodemia* y *Emesis* reiteradamente forman un clado.

Espeland et al. (2015) encuentran que la condición de tener cinco venas radiales es plesiomórfica respecto a la condición de presentar cuatro y sugieren la necesidad de crear tribus nuevas para varios de los grupos *incertae sedis* de Harvey (1987) que aparecen dispersos en su hipótesis filogenética, tales como el grupo *Emesis-Apodemia*, el grupo *Echenais* Hübner, *Argyrogrammana* Strand y *Dianesia* Harvey & Clench. Sin embargo, debido a que su hipótesis filogenética presenta soportes bajos a este nivel de resolución, Espeland et al. (2015) recalcan la necesidad de aumentar el muestreo de genes y de taxones. Seraphim et al. (2018) proponen que *Emesis* y *Apodemia* forman un grupo monofilético bien soportado, a pesar que el último género resulta polifilético por *A. castanea* (Prittwitz), cuya posición dentro del árbol y distribución geográfica lejana, disyunta y restringida a Brasil, sugieren que no pertenece a *Apodemia*. Así, Seraphim et al. (2018) crean la tribu Emesidini, que incluye al género tipo *Emesis* y a *Apodemia* (excluyendo a *A. castanea*). Esta tribu contiene 50 especies y se diagnostica por caracteres moleculares y de estados inmaduros (pares de verrugas bien desarrollados en el último estado larval, y por la posición del cinturón de seda en la pupa). El nombre Emesini es homónimo no válido de la tribu Emesini Amyot & Serville (Heteroptera: Reduviidae), por lo que Seraphim et al. (2018) la renombraron Emesidini. La posición filogenética de Emesidini aún no está resuelta, ya que basados en la evidencia molecular de nueve genes y según el método probabilístico de inferencia filogenética que se aplique, se coloca como tribu hermana de Helicopini (Fig. 2) o de la tribu monotípica Sertaniini.

El género *Apodemia* C. Felder & R. Felder fue creado y descrito por Cajetan y Rudolf Felder en 1865 (Felder & Felder, 1864-1867), sin asignar un tipo. Stichel (1910-11) subsecuentemente designa a *Lemonias mormo* C. Felder & R. Felder como la especie tipo y a *A. sonorensis* C. Felder & R. Felder como sinonimia. *Chrysobia mormonia* Boisduval y *Chrysophanus nais* W. H. Edwards, son consideradas sinonimias de *L. mormo* (Pelham,

2008). Aunque Felder & Felder (1864-1867) no explican la composición etimológica del nombre del género, probablemente deriva del prefijo griego *apo*, que significa lejos o aparte, y *demos*, que significa población. El nombre posiblemente se refiere a la distribución geográfica lejana al Neotrópico y con radiación del género en el noroeste de América del Norte, muy lejos y en el margen boreal del centro de radiación de la familia.

La descripción original del género es muy breve y se refiere a caracteres antenales (Felder & Felder, 1864–1867), así como al patrón alar, que resultó ambiguo respecto a géneros como *Lasaia* H. Bates y *Emesis* [Fabricius]. Por ello, otros autores al redescubrir el género, definieron caracteres adicionales para distinguirlo (Godman & Salvin, 1878–1901; DeVries, 1997), como son la configuración de las patas y la venación alar. Estos caracteres incluyen la venación atrofiada en las alas anteriores, el punto de unión de la coxa y el trocánter, la presencia de dos hileras de espinas en el tarso, palpos grandes y *signa* sagitados en los genitales femeninos. Aun así, la asignación de especies nuevas en el género resulta incierta, en especial con fenotipos muy diferentes al resto de las especies (*v. gr. Apodemia planeca* R. de la Maza E. & J. de la Maza E.).

Apodemia habita las zonas áridas y semiáridas del oeste de América del Norte, desde el suroeste de Canadá hasta el norte de América Central, posiblemente con una especie dudosa en Brasil. DeVries (1997) reporta que tres especies de *Apodemia* encuentran su límite austral en Costa Rica, en donde su rareza aumenta. Este género contiene 36 taxones con 16 especies descritas y 26 subespecies, la mayoría de las cuales pertenecen al complejo de *A. mormo* (DeVries, 1997; Pelham, 2008; Proshek, 2011; Warren et al., 2017), cuyas subespecies se concentran en las zonas áridas del estado de California (*v.gr.* Desierto de Mojave y Valle Yucca) (Proshek, 2011). El 81% de las especies de *Apodemia* están en México y nueve taxones a nivel específico son endémicos al país (Callaghan & Lamas, 2004; Llorente-Bousquets et al., 2014; de la Maza & de la Maza, 2017a, b; Warren et al., 2017) (Cuadro 1, Fig. 3).

Cuadro 1. Lista de especies del género *Apodemia* C. Felder & R. Felder, 1865 (Riodinidae: Riodininae: Emesidini). Los símbolos señalan el país donde se registran; en la mayoría de los casos constituyen una distribución restringida o endémica: (●) Estados Unidos de América, (▲) México y (■) América Central, (►) Brasil. El orden de la lista sigue en general a Callaghan & Lamas (2004); Pelham, 2008 y Warren et al., (2017).

1. ● *Apodemia mormo mormo* (C. Felder & R. Felder, 1859)
2. ● *Apodemia mormo parva* Austin, 1998
3. ● *Apodemia mormo autumnalis* Austin, 1998
4. ● *Apodemia mormo cythera* (W. H. Edwards, 1873)
5. ● *Apodemia mormo tuolumnensis* Opler & Powell, 1962
6. ● *Apodemia mormo langei* J. A. Comstock, 1939
7. ● *Apodemia virgulti virgulti* (Behr, 1865)
8. ● *Apodemia virgulti peninsularis* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
9. ● *Apodemia virgulti arenaria* J. Emmel & T. Emmel, 1998
10. ● *Apodemia virgulti nigrescens* J. Emmel & T. Emmel, 1998
11. ● *Apodemia virgulti pratti* J. Emmel & T. Emmel, 1998
12. ●▲ *Apodemia virgulti dialeuca* Opler & Powell, 1962
13. ● *Apodemia virgulti dialeucoides* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
14. ● *Apodemia virgulti mojavelimbus* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
15. ● *Apodemia virgulti davenporti* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
16. ●▲ *Apodemia mejicanus mejicanus* (Behr, 1865)
17. ▲ *Apodemia mejicanus maxima* (A. G. Weeks, 1891)
18. ● *Apodemia mejicanus pueblo* Scott, 1998
19. ● *Apodemia mejicanus deserti* W. Barnes & McDunnough, 1918
20. ●▲ *Apodemia duryi* (W. H. Edwards, 1882)
21. ▲ *Apodemia multiplaga* Schaus, 1902
22. ●▲ *Apodemia palmerii palmerii* (W. H. Edwards, 1870)
23. ●▲ *Apodemia palmerii arizona* Austin, [1989]
24. ▲ *Apodemia palmerii australis* Austin, [1989]
25. ▲ *Apodemia murphyi* Austin, [1989]
26. ▲ *Apodemia hepburni hepburni* Godman & Salvin, 1886
27. ▲ *Apodemia hepburni remota* Austin, 1991
28. ▲ ■ *Apodemia walkeri* Godman & Salvin, 1886
29. ▲ ■ *Apodemia hypoglauca hypoglauca* (Godman & Salvin, 1878)
30. ▲ ■ *Apodemia hypoglauca wellingi* Ferris, 1985
31. ●▲ *Apodemia nais* (W. H. Edwards, 1877)
32. ● *Apodemia chisosensis* H. Freeman, 1964
33. ▲ *Apodemia phyciodoides* W. Barnes & Benjamin, 1924
34. ► *Apodemia castanea* (Prittwitz, 1865)
35. ▲ *Apodemia planea* R. de la Maza E. & J. de la Maza E., 2017
36. ▲ *Apodemia selvatica* J. de la Maza E. & R. de la Maza E., 2017

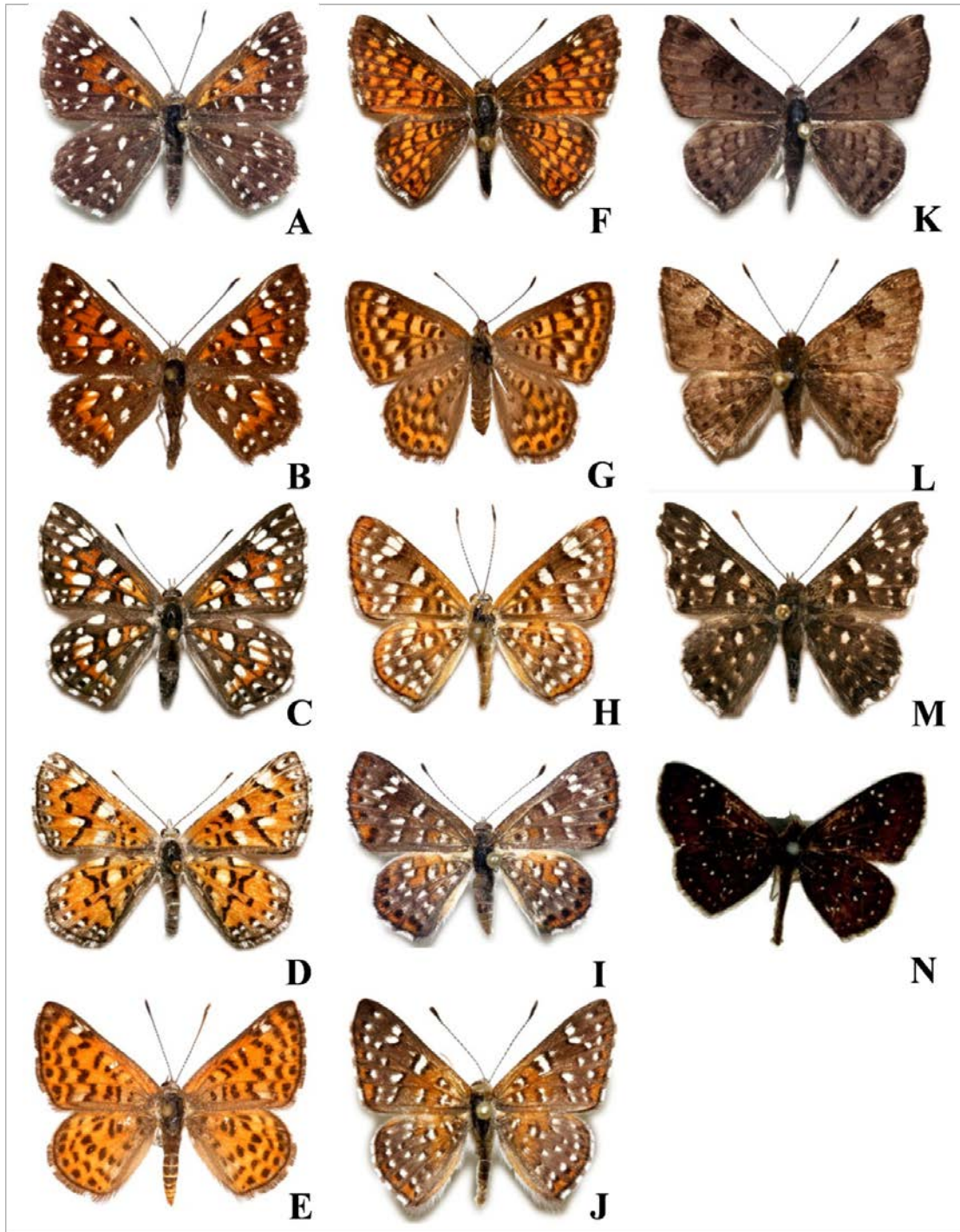


Figura 3. Especies del género *Apodemia* C. Felder & R. Felder, 1865. A) *A. mormo mormo*; B) *A. virgulti virgulti*; C) *A. mejicanus mejicanus*; D) *A. duryi*; E) *A. nais*; F) *A. phyciodoides*; G) *A. chisosensis*; H) *A. palmerii palmerii*; I) *A. hepburni hepburni*; J) *A. murphyi*; K) *A. hypoglauca hypoglauca*; L) *A. walkeri*; M) *A. multiplaga* y N) *Apodemia castanea*.

La mayoría de los trabajos taxonómicos de este género fueron publicados durante el siglo XX, de los cuales la mitad son descripciones de subespecies de *A. virgulti*, que se recopilaron en una sola obra de Emmel & Emmel (1998). También destacan William Henry Edwards y George Austin por el número de descripciones que realizaron, el primero durante la segunda mitad del siglo XIX y el segundo a finales del siglo XX (Pelham, 2008; Warren et al., 2017). Recientemente, en EUA y Canadá, se realizaron estudios de la estructura genética de algunas poblaciones de *A. mormo* y sus subespecies que se encuentran bajo categoría de riesgo en estos países, con fines de conservación y de validación taxonómica como unidades evolutivas independientes (Proshek, 2011; Proshek et al., 2013). Por último, de la Maza & de la Maza (2017a, b) describieron dos especies endémicas de *Apodemia*. En el caso de *A. planeca* la inclusión dentro del género es dudosa ya que el patrón alar es muy diferente y la evidencia morfológica de los genitales masculinos, palpos labiales y patas protorácicas son diferentes al resto de las especies del género, lo que ha ocurrido antes para otros taxones como *A. phyciodoides* W. Barnes & Benjamin y *A. castanea* (Prittwitz).

Las interpretaciones distintas al explicar el número de taxones reconocidos del género son consecuencia de varios inconvenientes tales como la falta de una diagnosis clara y precisa a nivel genérico y específico, además de la gran variación fenotípica que exhiben los adultos y que en algunos casos se relaciona con las áreas de distribución geográfica amplia. Otro factor es el desconocimiento de los límites de distribución geográfica y su posible confluencia en áreas de intercambio génico o intergradación, así como la especificidad alta con las plantas huésped, lo que limita su vagilidad y restringe su temporalidad (Opler & Powell, 1961; Pratt et al., 2011). Estos aspectos se potencian por el muestreo espacial insuficiente, la exploración escasa en los caracteres morfológicos y moleculares, así como la evaluación nula de los límites de las especies; por lo tanto, no hay consenso sobre la taxonomía del género (Emmel et al., 1998).

El complejo *mormo* incluye a *A. mormo*, *A. virgulti* y *A. mejicanus*, así como sus múltiples subespecies. Estas especies presentan una distribución geográfica muy extensa pero arreglada en conjuntos de poblaciones archipelágicas y cada población exhibe una asociación estrecha con su planta de alimentación (*Eriogonum* spp.), por lo que se dispersan poco (Opler & Powell, 1961; Pratt et al., 2011). También muestran gran variación en el patrón alar a nivel poblacional que parece corresponder con la estacionalidad, la latitud y la altitud (Opler & Powell, 1961). La variación en el color, tamaño y patrón alar es sutil pero constante y no es

contundente para considerar que se trata de linajes evolutivos independientes (Felder & Felder, 1864-1867; Opler & Powell, 1961; Pratt et al., 2011; Proshek, 2011; Proshek et al., 2015). Opler & Powell (1961) y Austin (1987, 1991) mencionan que los genitales masculinos aportan poca o ninguna información que permita distinguir las unidades evolutivas; por lo que no se detallan en la mayoría de las descripciones originales y no hay estudios comparativos.

En relación a la delimitación de especies, Proshek (2011) analizó la estructura genética de dos poblaciones de *A. mormo* de Canadá, con el fin de establecer unidades evolutivas independientes. A pesar que este autor encuentra que se diferencian genéticamente, concluye que la divergencia molecular por sí sola es insuficiente para reconocerlas como especies distintas, pues morfológicamente parecen idénticas y carecen de diferencias ecológicas. Proshek (2011) hace énfasis en la población de *A. m. langei* de EUA, ya que es un taxón amenazado cuyo fenotipo es diferente respecto a las poblaciones de las subespecies cercanas. Su trabajo mostró la falta de diferencias significativas entre los haplotipos de *A. m. langei* respecto a las subespecies cercanas, por lo que el autor concluye que la carencia de estructura genética se debe al muestreo insuficiente y a la elección errada de los marcadores. Él destaca que la variación genética corresponde más con la distribución geográfica que con la taxonomía propuesta por los caracteres morfológicos, sobre todo en California donde la diversidad taxonómica y fenotípica es mayor.

En cuanto a *A. palmerii* los límites de su distribución geográfica son inciertos, ya que *A. p. arizona* tiene como límite sur el centro este de Chihuahua, mientras que *A. p. australis* se extiende por todo el centro de México y llega al norte de Durango (Austin, 1987, 1991). Por lo tanto, se necesitan muestreos mejores en las regiones desérticas y semidesérticas de México (matorrales y bosques tropicales) para precisar los límites de distribución y evaluar el estatus de sus subespecies (razas geográficas). Este mismo autor reporta zonas de contacto y considera que los genitales masculinos son semejantes en las tres subespecies.

Las distintas especies de *Apodemia* presentan aspectos en común, como el sesgo en el muestreo de las especies que se distribuyen en México, el desconocimiento de varios caracteres morfológicos e historias de vida; además de la carencia de análisis con marcadores moleculares que ayuden en la delimitación específica. Es importante evaluar la inclusión de *Apodemia castanea* en el género y en la tribu, así como evaluar las relaciones filogenéticas respecto al grupo hermano más cercano, *Emesis*, con el fin de poner a prueba la monofilia del género.

Esta tesis presenta una revisión sistemática de *Apodemia* bajo un acercamiento morfológico y molecular, con el fin de evaluar la monofilia del género y actualizar el esquema de clasificación a una resolución mayor. Se exploran los caracteres morfológicos de varios géneros de Riodinidae con mayor detalle y se incluye evidencia multilocus en el análisis, lo que constituye un avance en el estudio integral de la lepidopterofauna en México, en particular de grupos diversificados en la Zona de Transición Mexicana (*sensu* Halffter) y América del Norte. Este estudio integra aproximaciones modernas a la sistemática de *Apodemia* y establece las bases para estudios futuros en Riodinidae.

El Capítulo 1 presenta una revisión sistemática del género *Apodemia* C. Felder & R. Felder y géneros cercanos de la tribu Emesidini (Riodinidae). Se realiza un acercamiento morfológico, ecológico y molecular al grupo y se actualiza el conocimiento taxonómico al describir dos géneros, *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez y *Neoapodemia* Trujano-Ortega. Se mencionan los taxones que han sido incluidos recientemente en *Apodemia* (de la Maza & de la Maza, 2017a, b), pero que carecen de las características diagnósticas del género. En este sentido, en el Capítulo 2 se registra la variación morfológica de *A. planeca* R. de la Maza E. & J. de la Maza E y se discute su posición filogenética a partir de la evidencia molecular, así como la de *A. phyciodoides*. Ambas especies deben ser ubicadas en *Emesis* con el fin de dar estabilidad al género focal. Este capítulo es una contribución al conocimiento de Riodininae, que sienta las bases para estudiar la riqueza de especies de la tribu Emesidini, hasta ahora muy poco conocida. En el Capítulo 3, se presenta una clave de identificación dicotómica de los géneros de Emesidini (*Emesis*, *Apodemia*, *Plesioarida* y *Neoapodemia*), así como la lista actualizada de especies.

Un objetivo paralelo es la contribución con el conocimiento taxonómico, ecológico y geográfico de la familia Riodinidae (Papilionoidea), con énfasis en grupos selectos y ‘microendémicos’, ya que será de gran ayuda para dirigir las investigaciones futuras de esta familia. En este contexto, el Apéndice 1 presenta la variación morfológica y ecológica de ambos sexos de *Theope villai* Beutelspacher, una de las especies más raras y menos conocidas del género, en cuanto a aspectos de su morfología, biología y ecología; debido en parte a su rareza, sus hábitos e intervalos de distribución restringidos y su difícil ubicación en campo. Además, se compara con otras especies del género y se discute su posición filogenética.

**Sistemática de los géneros de Emesidini Seraphim, Freitas &
Kaminski, 2018 (Lepidoptera: Riodinidae)**

Artículo de requisito publicado:

Capítulo 1. Trujano-Ortega, M., U. O. García-Vázquez, C. J. Callaghan, O. Ávalos-Hernández, M. A. Luis-Martínez, J. E. Llorente-Bousquets. 2018. Two new genera of metalmark butterflies of North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae). Zookeys, 729: 61-85

Two new genera of metalmark butterflies of North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae)

Marysol Trujano-Ortega^{1,2}, Uri Omar García-Vázquez³, Curtis J. Callaghan⁴,
Omar Ávalos-Hernández¹, Moisés Armando Luis-Martínez¹,
Jorge Enrique Llorente-Bousquets¹

1 Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70–399, México 04510, Ciudad de México, México **2** Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México **3** Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Batalla 5 de Mayo s/n, Ejército de Oriente, Ciudad de México 09230, México **4** Casa Picapau, Floresta de la Sabana. Carrera 7, 237–04, Bogotá, Colombia

Corresponding author: Marysol Trujano-Ortega (marysol_trujano@yahoo.com.mx)

Academic editor: T. Simonsen | Received 11 August 2017 | Accepted 31 October 2017 | Published 16 January 2018

<http://zoobank.org/C3539AD1-70E3-4600-B072-F361E7E69129>

Citation: Trujano-Ortega M, García-Vázquez UO, Callaghan CJ, Ávalos-Hernández O, Luis-Martínez MA, Llorente-Bousquets JE (2018) Two new genera of metalmark butterflies of North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae). ZooKeys 729: 61–85. <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179>

Abstract

Two new genera of Riodinidae (Insecta: Lepidoptera) are described, *Neoapodemia* Trujano-Ortega, **gen. n.** (*Neoapodemia nais* (W. H. Edwards, 1876), **comb. n.**, *N. chisosensis* Freeman, 1964, **comb. n.**) and *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez, **gen. n.** (*Plesioarida palmerii palmerii* (W. H. Edwards, 1870), **comb. n.**, *P. palmerii arizona* (Austin, [1989]), **comb. n.**, *P. palmerii australis* (Austin, [1989]), **comb. n.**, *P. hepburni hepburni* (Godman & Salvin, 1886), **comb. n.**, *P. hepburni remota* (Austin, 1991), **comb. n.**, *P. murphyi* (Austin, [1989]), **comb. n.**, *P. hypoglauca hypoglauca* (Godman & Salvin, 1878), **comb. n.**, *P. hypoglauca wellingi* (Ferris, 1985), **comb. n.**, *P. walkeri* (Godman & Salvin, 1886), **comb. n.**, *P. selvatica* (De la Maza & De la Maza, 2017), **comb. n.**). *Neoapodemia* Trujano-Ortega, **gen. n.** is distributed in the southwestern USA and northeastern Mexico, while *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez, **gen. n.** is present from the southern USA to Central America. Species of these genera were previously classified as *Apodemia* C. Felder & R. Felder but molecular and morphological evidence separate them as new taxa. Morphological diagnoses and descriptions are provided for both new genera, including the main distinctive characters from labial palpi, prothoracic legs, wing venation and genitalia, as well as life history traits. A molecular phylogeny of one mitochondrial gene (COI) and two nuclear

genes (EF-1a and *wg*) are also presented of most species of *Apodemia*, *Neoapodemia* Trujano-Ortega, **gen. n.**, *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez, **gen. n.**, and sequences of specimens from all tribes of Riodinidae. We compare the characters of *Apodemia*, *Neoapodemia* Trujano-Ortega, **gen. n.** and *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez, **gen. n.** and discuss the differences that support the description of these new taxa. This is a contribution to the taxonomy of the Riodinidae of North America of which the generic diversity is greater than previously recognized.

Keywords

Apodemia, molecular phylogeny, Papilionoidea, semiarid regions, taxonomy

Introduction

Butterflies of the family Riodinidae exhibit a great variation in wing shape, color, and pattern. They represent more than 8% of all butterflies and are found mainly in the New World, where they comprise approximately 133 genera and more than 1350 described species arranged in two subfamilies, Riodinae (1200 species) and Euselasiinae (176 species) (Espeland et al. 2015). This considerable diversity has caused some taxonomic confusion. While the position of the family Riodinidae in the phylogeny of Lepidoptera is well-resolved (Saunders 2010), the relationships between genera within the family are poorly understood (Kristensen 1976, de Jong et al. 1996, Ackery et al. 1999, Wahlberg et al. 2005). In recent years, this family has been subject to several studies attempting to clarify its internal relationships and taxonomy (Hall and Harvey 2002, Hall 2003, Sperling 2003, Campbell and Pierce 2003, Saunders 2010, Espeland et al. 2015).

Apodemia C. Felder & R. Felder, [1865] is a genus living in arid and semiarid regions of western North America ranging from southern Canada and the northeastern USA to Central America, with only one South American species in Brazil. DeVries (1997) noted that the genus is increasingly rare towards the southern end of its distribution. This genus currently contains 36 taxa with 16 described species and 26 subspecies, most of which belong to the *A. mormo* complex (DeVries 1997, Pelham 2008, Proshok 2011, Warren et al. 2017). Thirteen (81%) of the 16 species of *Apodemia* are present in Mexico, of which seven species and four subspecies are endemic to the country (Callaghan and Lamas 2004, Llorente-Bousquets et al. 2013, De la Maza and De la Maza 2017a, b, Warren et al. 2017).

The original description of *Apodemia* is brief and refers to the antennal characters (Felder and Felder 1864–1867) and wing patterns. For this reason, following the original description, other authors defined additional characters to distinguish the genus (Godman and Salvin 1878–1901, DeVries 1997) and its type species *A. mormo mormo* C. Felder & R. Felder (Opler and Powell 1961). These characters include a less atrophied venation in the anterior wings, joint point of the trochanter and the coxa, the presence of two rows of spines in the tarsi, the large palpi and the sagittate signa in female genitalia. DeVries (1997) mentions that although this genus includes some butterflies similar to those of *Lasaia* H. Bates and *Emesis* [Fabricius], it can be distinguished by the leg configurations and the distinctive features of the veins.

Most of the taxonomic studies of *Apodemia* were published during the 20th century, and more than half of these are descriptions of subspecies (Emmel and Emmel 1998, Emmel et al. 1998). Recently, the genetic structure of some populations of *A. mormo* and its subspecies in the USA and Canada were studied (Proshchek 2011, Proshchek et al. 2013, 2015).

The first data on the phylogenetic relations between the species of *Apodemia* is presented based on molecular data. Also, two new genera are described that emerged from the phylogenetic analysis and are recognizable by their morphology.

Materials and methods

Taxon sampling

Eighty male specimens of 15 of the 16 species in the genus *Apodemia* and five *Emesis* species were examined. The material was collected in 2015–2017 in Mexico and gathered from Mexican as well as international scientific collections (Suppl. material 1). These specimens were selected in order to cover the phylogenetic diversity and the geographic distribution of the genus, with an emphasis on type localities. Specimens from *A. selvatica* De la Maza & De la Maza were not reviewed; however, its characteristics are discussed based on the original description (De la Maza and De la Maza, 2017b). Specimens examined came from the following scientific collections: Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, México (CNIN-IBUNAM), Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico (MZFC); Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de la FES Zaragoza, UNAM, Mexico (MZFZ); McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, Florida Museum of Natural History, University of Florida, USA (MGCL) and Colección de Curtis Callaghan, Colombia (CJC).

Morphological procedures

The length of the right anterior wing from the base to the upper apex was measured. Labial palpi and legs were dissected using an Olympus SZX9 stereoscopic microscope, with a planar objective 1.5. The structures and wings were diaphanized by soaking them in alcohol and 5.25% NaClO solution (bleach). Then they were digitized and sketched using an Olympus DP12 camera attached to the microscope. Morphological terminology follows Comstock and Needham (1918), Harvey and Clench (1980), DeVries (1997), Penz and DeVries (1999, 2006) and Hall (1999, 2005). The following abbreviations were used: forewing (FW), hind wing (HW), dorsal (D), ventral (V). Male genitalia were extracted using an enzymatic digestion technique modified from Knölke et al. (2005). If needed, genitalia were soaked a few seconds in a hot potassium hydroxide solution (KOH 10%) to complete the cleaning. All structures were preserved in micro vials with glycerin solution and acetic acid at 4%. Terminology of

genitalia descriptions follows Klots (1956), Eliot (1973), Harvey (1987), Penz and DeVries (1999, 2006) and Hall (2008). Digital images of dorsal and ventral views of the genitalia were taken using focus stacking of light microscopy with a Leica Z16 APO-A stereoscopic microscope, a Leica DFC490 HD camera, and the Leica Application Suite program. Cornuti images were taken with a ZEISS microscope AXIO Zoom. V16, with an AxioCam MRc5 camera, and the Zeiss Efficient Navigation program. All images were taken at the Instituto de Biología-UNAM.

Molecular procedures

Twenty-six specimens of *Apodemia* including eleven of the 16 currently recognized species were collected. Species not included were *Apodemia chisosensis* H. Freeman, *A. virgulti* (Behr), *A. castanea* (Prittowitz), *A. planeca* De la Maza & De la Maza, and *A. selvatica*. Some species (*Apodemia chisosensis*, *A. castanea*, and *A. virgulti*) were excluded due to the lack of sequences from nuclear genes which are more informative in generic level. Two other species (*A. planeca* and *A. selvatica*) have been recently described (De la Maza and De la Maza 2017a, b) and we did not have fresh tissue suitable for DNA extraction (Suppl. material 2). To evaluate the monophyly of *Apodemia*, sequences from 31 other riordinid species were included, representing all tribes of the family according to the most recent phylogeny of Riordinidae (Espeland et al. 2015). With the exception of three sequences of *Emesis*, other sequences of outgroups were taken from GenBank (Suppl. material 2).

DNA was extracted from legs or abdomen using the DNeasy Blood & Tissue kit (Qiagen, Valencia, CA, USA). Partial sequences of 623 bp of the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase I (COI) were obtained. Also, two nuclear loci, 495 bp of the gene Elongation factor 1 α (EF-1a), and 402 bp of wingless (*wg*) were sequenced. These loci were selected because it has been shown previously they are informative at different levels of divergence within riordinid butterflies (Campbell et al. 2000, Campbell and Pierce 2003, Espeland et al. 2015, Proshek et al. 2015). Primer sequences for COI were taken from Proshek et al. (2013), for EF-1a from Monteiro and Pierce (2001), and for *wg* from Brower and De Salle (1998). All gene regions were amplified via polymerase chain reaction (PCR) in a 25 μ L reaction volume containing 0.5–1.0 μ L deoxynucleoside triphosphates (dNTPs; 10 mM), 18–19.25 μ L double-distilled water, 0.2–0.5 μ L each primer (10 mM), 2.5 μ L 1X PCR buffer, 1.2 mM MgCl₂ (Fisherbrand, Pittsburgh, PA, USA), 0.15 μ L Taq DNA polymerase (Fisherbrand), and 1.0–1.5 μ L template DNA. For COI, DNA was denatured at 94 °C for 2 min, followed by 38–40 cycles of 94 °C for 30 s, 48–50 °C for 45 s, and 72 °C for 45 s. A final extension phase of 72 °C for 7 min terminated the protocol. For EF-1a and *wg*, DNA was processed according to a touchdown protocol suggested by Espeland et al. (2015) with an initial denaturation for 3 min at 94 °C, 20 cycles of 94 °C for 50 s, annealing temperature starting at 49 °C and ramping down 0.5° for every cycle for 40 s, 72 °C for 1 min, another 20 cycles of 94 °C for 50 s, annealing temperature (48–52 °C) for

40 s, and 72 °C for 1 min, and a final extension of 72 °C for 5 min. Double-stranded PCR products were checked by electrophoresis on a 1% agarose gel. PCR products were purified with polyethylene glycol precipitation (Lis 1980). DNA templates were sequenced in both directions with the Big Dye Terminator version 3.1 cycle sequencing kit (Applied Biosystems, Inc.) and an ABI 3100 automated DNA sequencer (Applied Biosystems, Inc.) using the amplification primers. Sequences were assembled and edited in the STADEN PACKAGE version 1.6.0 (Whitwham and Bonfield 2005)

Phylogenetic inferences

Sequences were aligned using the MUSCLE algorithm (Edgar 2004) included in the software MEGA version 7 (Kumar et al. 2016). Sequences were uploaded to GenBank and accession numbers are listed in Suppl. material 2. Prior to the concatenated analysis, independent ML analyses were conducted for each gene. The phylogeny of the concatenated data set ($n = 56$ individuals, including outgroups) was inferred using Bayesian inference and maximum likelihood (ML) phylogenetic methods. For both methods, partitioned analyses were used to improve phylogenetic accuracy. The best-fitting substitution models and partitioning schemes were selected simultaneously using the Bayesian Information Criterion in the software PARTITIONFINDER version 1.1.1 (Lanfear et al. 2012). Bayesian inference analyses were conducted using MRBAYES version 3.2.1 (Ronquist et al. 2012). Four runs were conducted using the 'nrns = 4' command, each with three heated and one cold Markov chains with sampling every 1000 generations for 50 million generations. Output parameters were visualized using TRACER version 1.4 (Rambaut and Drummond 2007) to identify stationarity and convergence. Convergence between runs was assessed using AWTY (Nylander et al. 2008). After discarding the first 12.5 million generations (25%) as burn-in, parameter values of the samples were summarized from the posterior distribution on the maximum clade credibility tree using TREEANNOTATOR version 1.4.8 (Drummond and Rambaut 2007) with the posterior probability limit set to 0.1 and mean node heights summarized. Maximum likelihood analyses were conducted using RAxML version 7.2.6 (Stamatakis 2006) under the GTRCAT model, with 1000 nonparametric bootstrap replicates to assess nodal support. Nodes were considered strongly supported if their Bayesian posterior probability was ≥ 0.95 and their bootstrap value was $\geq 80\%$ (Huelsenbeck and Rannala 2004).

Genetic distances

Finally, to obtain an estimate of genetic distances, pairwise genetic distances for COI were computed between and within the major clades obtained in the phylogenetic analysis (see results). The corrected pairwise genetic distances were calculated using the K2P model with MEGA version 7 (Kimura 1980, Kumar et al. 2016).

Results

Phylogenetic inferences

The results showed some incongruence between loci, but the major differences were between poorly-supported clades (Suppl. material 3–5). The final concatenated data set consisted of 1520 aligned nucleotide positions. The partitions and models that best fit the data were GTR+G (COI second positions, wg first and second positions, EF-1 α third positions), and GTR+I+G (COI first and third positions, wg third positions, and EF-1 α first and second positions). ML and Bayesian inference analyses resulted in highly congruent phylogenetic trees. The recovered relationships between the genera of Riodinidae were in agreement with recently published phylogenies (e.g., Espeland et al. 2015), thus providing a solid platform for the evaluation of the monophyly of *Apodemia*.

In the phylogenetic analyses, four clades can be distinguished (Fig. 1). The monophyly of *Apodemia* was not supported, as *Apodemia phyciodoides* W. Barnes & Benjamin was more related to *Emesis* than to other *Apodemia*. The rest of the species of *Apodemia* were included into three strongly supported clades. The first clade (*Apodemia* clade), included the North American taxa of the *A. mormo* complex: *A. mormo* and *A. mejicanus* (Behr), also *A. duryi* (W. H. Edwards) and *A. multiplaga* Schaus. The second clade included *A. nais*; and the third clade (Mexico clade) was composed by the *Apodemia* taxa distributed mostly in Mexico and Central America: *A. hepburni* Godman & Salvin, *A. hypoglauca* Godman & Salvin, *A. murphyi* Austin, *A. palmerii* W. H. Edwards and *A. walkeri* Godman & Salvin.

The relationships between the four major clades were as follows: the *Apodemia* clade was the sister group of *A. nais*, and this clade *Apodemia* + *A. nais* was the sister group of the clade *Emesis* + *A. phyciodoides* (*Emesis* clade). These relationships were strongly supported in the Bayesian analysis, but less supported in the ML analysis. The Mexico clade was the sister group of the rest of the species of *Apodemia* and *Emesis*.

Genetic distances within major clades ranged from 0.9% in *A. nais* to 9.8% in *Emesis* + *A. phyciodoides*, whereas distances between genera ranged from 7.4% in Mexico clade versus *A. nais* to 10.5% in the *Apodemia* clade versus *Emesis* clade. The genetic distance between *Apodemia* clade and Mexico clade was 8.7% (Table 1).

Descriptions of new genera

Diagnosis of *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez gen. n. and *Neoapodemia* Trujano-Ortega gen. n. are presented, comparing both with *Apodemia* (Table 2). The morphology of both genera is described, including photographs and illustrations of the structures; distribution maps of these new genera are also given. The extent of genetic divergence between them and the phylogenetic position within the Riodinidae are discussed. The morphologic examination of the specimens revealed that the genital structures of the species *A. phyciodoides*, *A. planeca*, and *A. castanea* are distinct from

Table 1. Corrected pairwise genetics distances calculated with K2P model. Among (below diagonal) and within (diagonal) all major clades obtain in the phylogenetic analysis (see results) using only COI gene.

	<i>Apodemia</i> clade	Mexico clade	<i>A. nais</i>	<i>Emesis</i> clade
<i>Apodemia</i> clade	0.055			
Mexico clade	0.087	0.050		
<i>Apodemia nais</i>	0.081	0.074	0.010	
<i>Emesis</i> clade	0.104	0.095	0.093	0.100

Table 2. Comparison of selected morphological characters for the *Apodemia*, *Plesioarida*, and *Neoapodemia*.

Character	<i>Apodemia</i>	<i>Neoapodemia</i> gen. n.	<i>Plesioarida</i> gen. n.
Labial palpus			
Length of the first segmen	Longer than the third segment	As long or longer than the third segment	As long or longer than the third segment
Length of the second segment	More than 2.5 the length of the first segmen	Twice the length of the first segment	From 2 to 2.5 the length of the first segmen
Anterior wing			
Vein Sc+R1 originates	in the second third of the discal cell [†]	in the last third of the discal cell	in the last third of the discal cell
Prothoracic legs			
Trochanter-coxa joint	Beyond half of the coxa	Beyond half of the coxa	At the middle of the coxa
Number of tarsomeres	Three tarsomeres	Three tarsomeres	Two tarsomeres [‡]
Shape of the last tarsomere	Conic	Wide at the base, elongated and tapering toward the apex, with blunt end	Wide at the middle, oval-shaped, elongated, pointy at the end
Femur + trochanter length	Less than 3/4 the length of the tibia	More than 3/4 the length of the tibia	Less than 3/4 the length of the tibia
Tibia	Wider than the tarsus	Wider than the tarsus	As wide as the tarsus
Male genitalia (lateral view)			
Posterior margin of the uncus	Blunt	Blunt with a middle groove	Rounded
Tegumen	Wide	Wide	Narrow
Tegumen margins	Dorsal margin longer than anterior margin	Dorsal margin longer than anterior margin	Dorsal margin shorter than anterior margin
Posterior projection of the mid region of the vinculum hump-shaped	Evident, sclerotized	Evident, sclerotized	Less evident, slightly sclerotized
Length of the dorsal process of the valve	As long or shorter than the posterior margin of the uncus [§]	Shorter than the posterior margin of the uncus	Beyond the posterior margin of the uncus
Cornuti	Simple plate, long, strongly sclerotized	Multiple long spines, wide and sclerotized, jointed at the base (crest like), and flatten laterall	Multiple long spines, wide and sclerotized, in separated bulbs
Host plant			
	<i>Eriogonum</i> spp. (Polygonaceae) and <i>Krameria glandulosa</i> (Krameriaceae)	<i>Ceanothus fendleri</i> (Rhamnaceae)	<i>Prosopis</i> spp. and <i>Acacia</i> spp. (Fabaceae)
Habitat			
	Xerophile shrubland and Deciduous tropical forest	Coniferous forest	Xerophile shrubland, Deciduous tropical forest, and Evergreen tropical forest

[†] Except in *A. multiplaga*; [‡] Except in *P. h. hypoglaucia*; [§] Except in *A. multiplaga*.

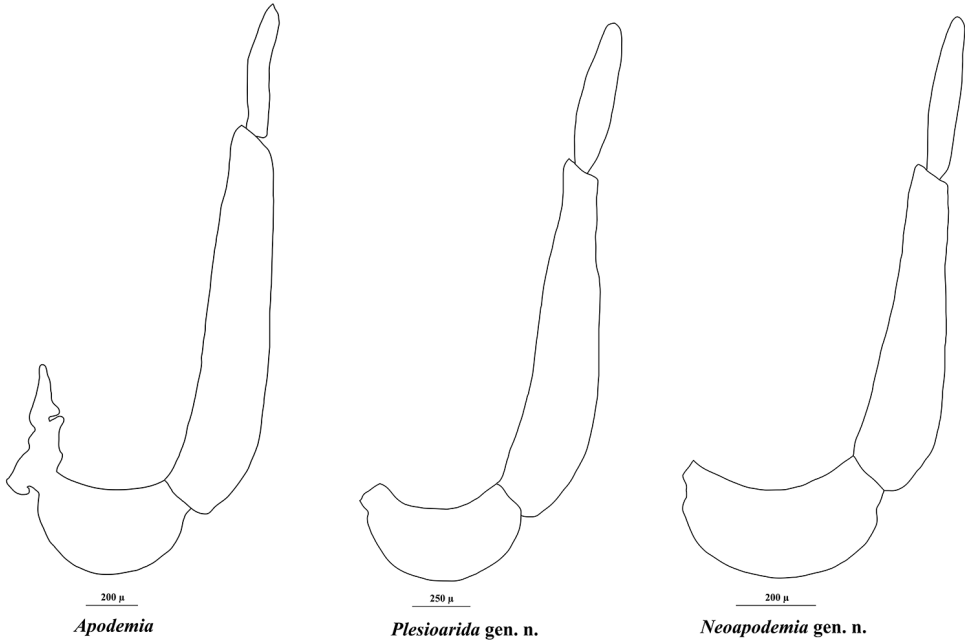


Figure 2. Left male palpus of *Apodemia*, *Plesioarida*, and *Neoapodemia*.

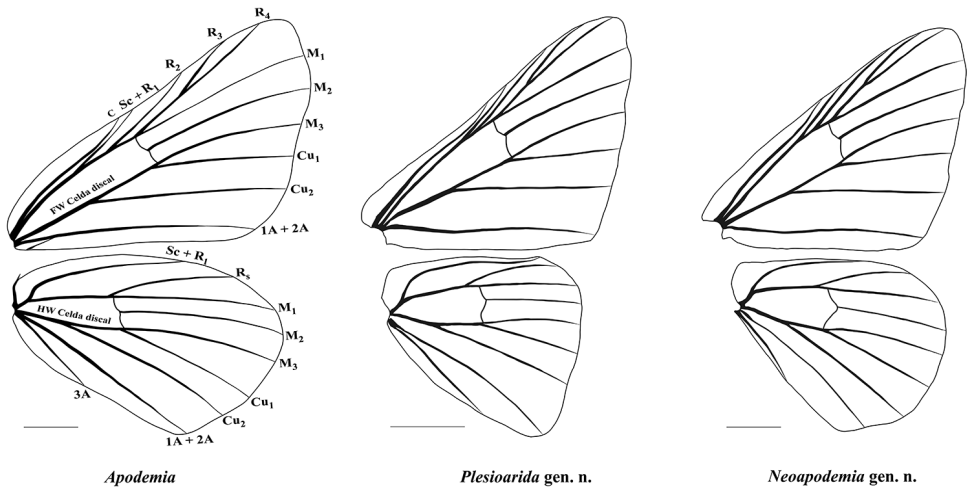


Figure 3. Wing venation of *Apodemia*, *Plesioarida*, and *Neoapodemia*. Upper, forewing; lower, hind wing. Vein abbreviations (black lettering): **Sc** subcostal, **R** radial, **M** median, **Cu** cubital, **A** anal. Scale bars: 3 mm.

and slightly sclerotized, posterior half is a hyaline area that Hall (1999) named ‘windows’ through which the subscaphium can be observed; the uncus is rounded and with setae in the posterior margin. The vinculum is a narrow band not covering the whole margin of the tegumen, is mostly straight and convex toward the saccus, a little hump-shaped in the mid region. Valvae are bifurcated, the dorsal process is conical, elongated, and with a sharp

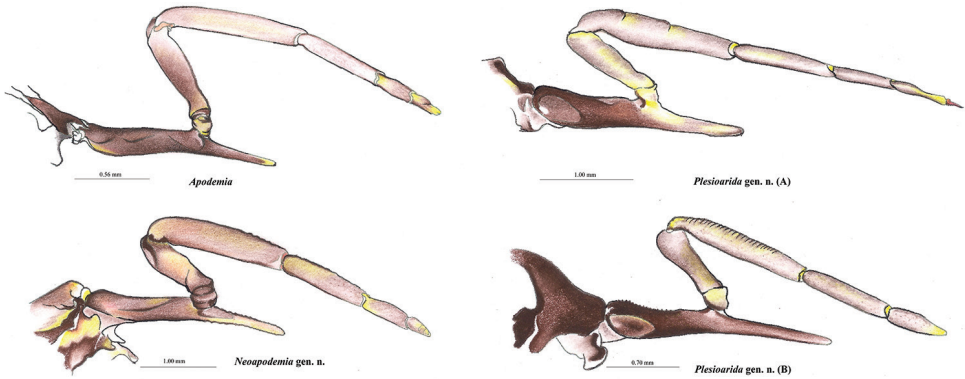


Figure 4. Prothoracic legs of males of *Apodemia*, *Plesioarida*, and *Neoapodemia*.

end projected forward and exceeding the posterior margin of the uncus, the ventral process is shorter and blunt with many setae. Aedeagus is long and sigmoid, wider in the anterior edge, slender and pointed on the posterior edge, where it opens dorsally. Cornuti are a series of wide, strongly sclerotized spines that originate from individual bulbs (Fig. 5).

Description. Male. Anterior wing length: 10–15 mm. *Head.* Ringed antennae with 30 to 32 flagellomeres of the same width, with white scales at the base of each flagellomere. Widen abruptly in the apical 10 flagellomeres to form the antennal club, which is dark and iridescent dorsally. Sometimes white or brown scales are present at the sides, ending in a whitish or yellowish tip, with a nudum from flagellomere 20 to the apex. Labial palpi white with black or brown scales mainly in the third segment. *Wings* (Figs 3, 6) with four radial veins. Three distinct shapes of anterior wings, rounded toward the apex (*P. palmerii* comb. n.), elongated and triangular (*P. walkeri* comb. n.) and triangular with the external margin curved and the apex slightly sickle-like (*P. hypoglauca* comb. n.). Background color in both wings varies from brown to dark gray. Some species present a series of white spots outlined with black in the anterior margins and a series of submarginal black dots, sometimes with white scales and occasionally with reddish scales toward the base of the anterior and posterior wings. In grayish species spots are black. *Legs.* Prothoracic legs with dense long scales generally whitish, mid and hind legs with multiple short and dense spines in the interior margin of the tibia and *tarsus*. *Abdomen.* Dark in the dorsum with reddish or whitish scales outlining each segment. Ventrally with dense scales varying from whitish as in *P. hypoglauca* comb. n. to brown-orange as in *P. palmerii* comb. n. *Genitalia.* Genital capsule small, uncus rounded with a groove of variable depth which gives it a lobulated or straight appearance. Tegumen oval-shaped and sclerotized in the anterior region; with large ‘windows’ that reach the gnathi. Gnathi are slender, sclerotized, slightly twisted ending in an upward hook. Vinculum generally is straight or slightly curved near the tegumen, a little wider near the valve, this swelling is weakly sclerotized and hard to notice, curved before the saccus and anteriorly projected. Dorsal processes of the valve conic and membranous toward the transtilla but strongly sclerotized toward the apex, which is a small upward hook, with setae lengthwise. The

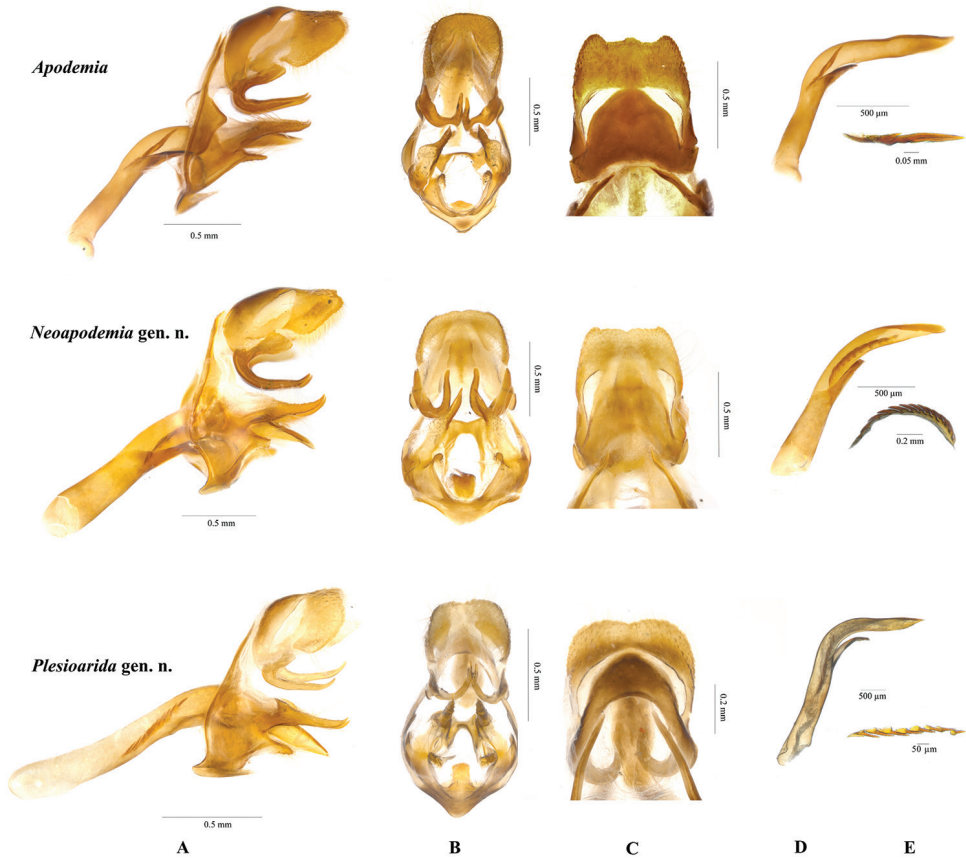


Figure 5. Male genitalia of *Apodemia*, *Plesioarida*, and *Neoapodemia*. **A** lateral view **B** ventral view **C** dorsal view **D** aedeagus **E** cornuti.

ventral process is long and blunt, of variable lengths but always with multiple mostly long setae. Aedeagus is slender toward the distal portion with a pointed tip, widening toward the anterior portion, straight or sinuous. Cornuti are thick sclerotized spines apparently each surging from independent bulbs forming a line.

Etymology. The name comes from the Greek *plesios* meaning near or close to and the Latin *aridus* meaning dry, in reference to the desert and semiarid habitats of most of the species.

Distribution and habitat. This genus is distributed below 1750 m in the Pacific slope from central Arizona and in the Atlantic slope from the south of Texas to the dry forests of Guanacaste in the northeast of Costa Rica (DeVries 1997) (Fig. 7). In the USA, it has been collected in arid regions, in xerophilic shrubland of Arizona, California, and New Mexico, with isolated records in the south of Texas in Río Grande Valley (Warren et al. 2017). In Mexico it can be found in deserts and semiarid regions of Baja California Sur and part of Baja California Norte in the Chihuahuan Desert and in the Mexican Plateau, regions where xerophilic shrubland is dominant. It is also

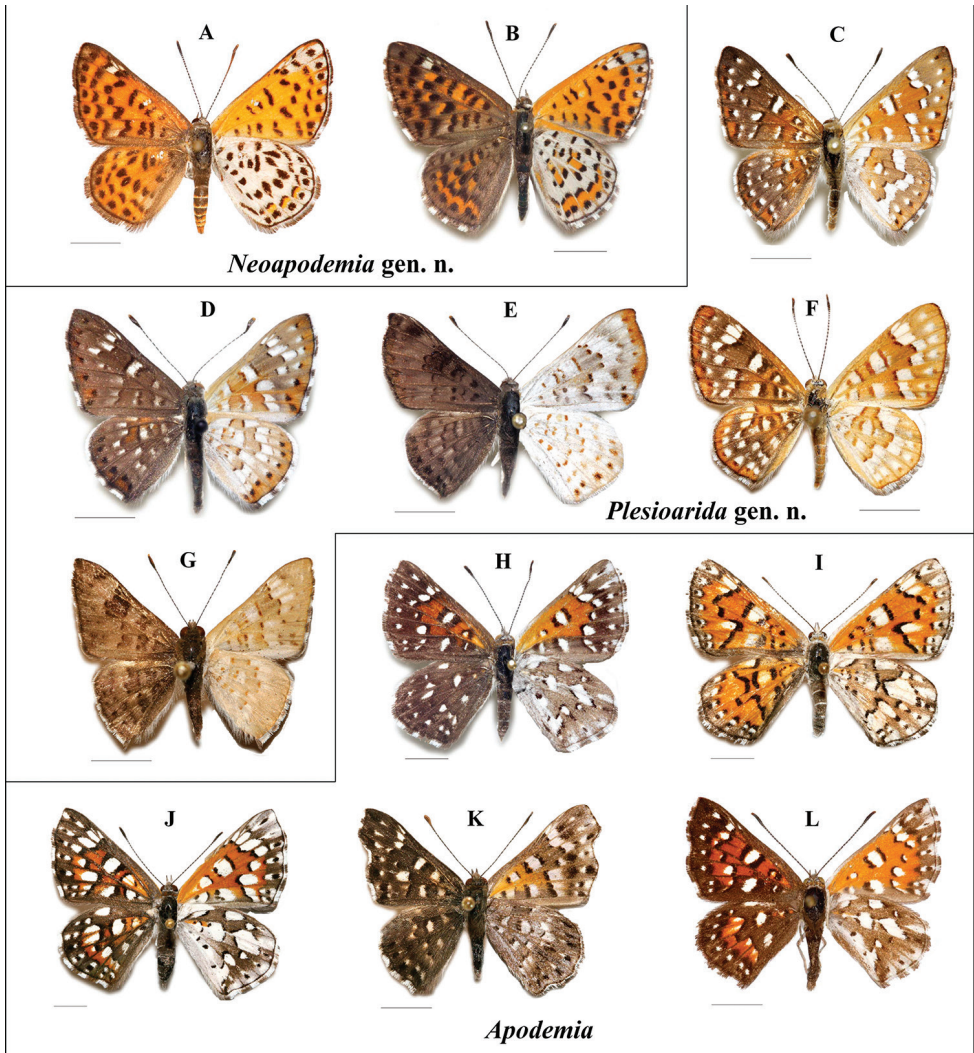


Figure 6. Wing color patterns of *Apodemia*, *Plesioarida* and *Neoapodemia* **A** *Neoapodemia chisosensis* comb. n. **B** *Neoapodemia nais* comb. n. **C** *Plesioarida murphyi* comb. n. **D** *Plesioarida h. hepburni* comb. n. **E** *Plesioarida h. hypoglauca* comb. n. **F** *Plesioarida p. palmerii* comb. n. **G** *Plesioarida walkeri* comb. n. **H** *Apodemia m. mormo* **I** *Apodemia duryi* **J** *Apodemia mejicanus* **K** *Apodemia multiplaga* **L** *Apodemia virgulti*. Scale bars: 5 mm. Additional data of the specimens in the photos are shown in Suppl. material 6.

distributed in the deciduous tropical forest of the west of Mexico in the Pacific coast and the Balsas Basin, as well as in the east in the coastal plain of the Gulf of Mexico and the Yucatan Peninsula. Its distribution in deciduous tropical forests extends through Central America to Costa Rica. Finally, *P. selvatica* comb. n. and some populations of *P. walkeri* comb. n. inhabit the tropical forests in the south of Mexico in Veracruz and Chiapas. De la Maza and De la Maza (2017b) mention that *P. selvatica* comb. n. probably is present in Guatemala and Belize.

Natural history. Larvae of the species of *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez gen. n. are associated with the family Fabaceae, particularly with species of the genera *Prosopis* spp. and *Acacia* spp. (Ferris 1985, Austin 1988, DeVries 1997).

A proposed classification of *Plesioarida* gen. n.

Plesioarida Trujano-Ortega & García-Vázquez, gen. n. Type species: *Apodemia walkeri* Godman & Salvin, [1886], Biol. Centr. Amer., Lepid. Rhop. 1(45): 468, no. 6, by present designation.

hepburni comb. n. (*Apodemia*).

Apodemia hepburni Godman & Salvin, 1886. Type Locality: “Mexico, Pinos Altos in Chihuahua”.

h. hepburni Godman & Salvin, 1886, comb. n. (*Apodemia*).

h. remota Austin, 1991, comb. n. (*Apodemia*). Type Locality: “México: Baja California Sur; Arroyo San Bartolo”.

hypoglauca comb. n. (*Apodemia*).

Lemonias hypoglauca Godman & Salvin, 1878. Type Locality: “Mexico”.

h. hypoglauca Godman & Salvin, 1878, comb. n. (*Apodemia*).

h. wellingi Ferris, 1985, comb. n. (*Apodemia*). Type Locality: “México: Yucatán; Pisté”.

murphyi comb. n. (*Apodemia*).

Apodemia murphyi Austin, [1989]. Type Locality: “México: Baja California Sur; Arroyo San Bartolo”.

palmerii comb. n. (*Apodemia*).

Lemonias palmerii Edwards, 1870. Type Locality: “Utah”

p. palmerii W. H. Edwards, 1870

= *p. marginalis* Skinner, 1920

p. arizona Austin, [1989], comb. n. (*Apodemia*). Type Locality: “Arizona: Cochise County, Arizona State Route 90, 10.8 miles north of Arizona State Route 82”

p. australis Austin, [1989], comb. n. (*Apodemia*). Type Locality: “México: Durango: 1 mi. S Nombre de Dios”.

selvatica comb. n. (*Apodemia*).

Apodemia selvatica De la Maza & De la Maza, 2017. Type Locality: “Estación Chajul” [México, Chiapas].

walkeri comb. n. (*Apodemia*).

Apodemia walkeri Godman & Salvin, 1886. Type Locality: “Mexico, Acapulco” [Guerrero]

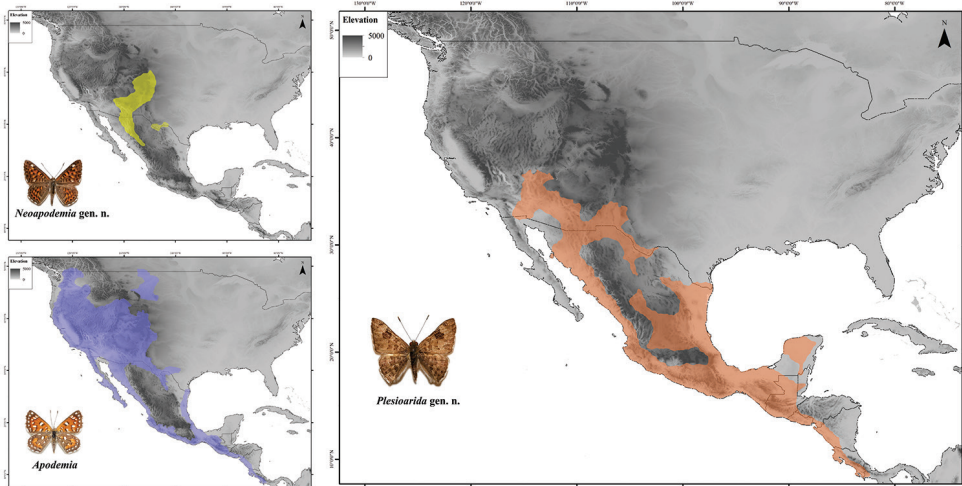


Figure 7. Known distribution of *Apodemia*, *Plesioarida*, and *Neoapodemia*. Black lines represent countries' limits.

***Neoapodemia* Trujano-Ortega, gen. n.**

<http://zoobank.org/749DBAD0-54D3-4AA0-8095-704228745AD0>

Figs 2–6

Type species. *Chrysophanus nais* Edwards, 1876 by present designation.

The original generic name for *Apodemia nais*, *Chrysophanus* Hübner, 1818, is unavailable, having been suppressed by the ICZN. In 1886, Godman and Salvin proposed the generic name *Polystigma*, with *Chrysophanus nais* W.H. Edwards as its type species. However, *Polystigma* Godman & Salvin, 1886 is invalid, being a junior homonym of *Polystigma* Kraatz, 1880 (Coleoptera). Therefore, we propose the name *Neoapodemia* for this taxon.

Diagnosis. This genus contains two species that can be distinguished from other Riodinidae by the presence of the labial palpi that are medium sized, slender, sharp apically and projected upward and forward; the second segment is twice the length of the third segment; third segment and apical third of the second segment are visible from dorsal view (Fig. 2, Table 2). Radial veins originate near the end of the discal cell, costal vein parallel to Sc+R1 separated by at least twice the width of R1 in the closest portion. Vein R4 reaches the margin in the wing apex (Fig. 3). Prothoracic legs of male are slender, trochanter joint beyond the middle of the coxa, tibiae are slightly wider than the tarsi and the length of the femur + trochanter is nearly the same as tibia length. Tarsus with three tarsomeres, the third tarsomere is small, wide at the base tapering toward the apex but with a blunt end (Fig. 4). Male genitalia with tegumen typically oval-shaped, wide, strongly sclerotized in the dorsal region, posterior half hyaline; the uncus is rectangular with a groove in the distal margin, with setae. Gnathi are wide, curved and ending in a sharp tip projected dorsally. Vinculum is a wide sclerotized band not covering the whole margin of the tegumen, generally straight and convex toward the

saccus, with an evident swallowing in the mid region. Valvae bifurcated, dorsal process conical of variable width and setae all along, ending in a sharp tip projected dorsally, this process is shorter than the posterior edge of the uncus; the ventral process is short and with a rounded tip, projected anteroventrally, also with setae. Cornuti are a series of long, flatten laterally, strongly sclerotized spines, joined at the base in a crest-like shape (Fig. 5).

Description. Male. Anterior wing length: 15–18 mm. *Head.* Ringed antennae with 40 flagellomeres with white scales at the base of each flagellomere. Widen in the apical 18–22 flagellomeres, where a nudum is present and it extends to the apex ending in a whitish or yellowish tip. The antennal club is formed by the apical 10–12 flagellomeres, black dorsally and sometimes with a line of white scales. Labial palpi white with black or brown scales in the third segment.

Wings (Figs 3, 6). Triangular with four radial veins. In dorsal view, background color varies in both wings from brown to copper-orange, margins are darker and costal and external margins are outlined with black. External margin with a line of seven rounded dots and a line of rectangular spots in the submarginal area which cross the wing from the costal to the anal margin in both wings. Three subapical white spots, the first two are just short lines and the third is squared and large, situated in the R4 cell. After the spots is an irregular band of black spots in the postmedian area going into the median area. Discal cell with four black bands, with the most external one larger and wider than the remainder. Under the discal cell are three other bands in the postbasal and submedian areas. White and black fringe present in diverse patterns. Particularly, *N. nais* comb. n. presents copper-orange scales in the discal cell and between the lines of black spots on both wings. Ventrally, anterior wing is orange, lighter and brighter than dorsal view, with the same pattern of black spot as in dorsal side, white spot of R4 cell extends till the apex; the black dots forming the marginal line are surrounded by white scales, as the dots approach the tornus the white scales are present only in the posterior margin. The posterior wing is white at the base and with essentially the same pattern of black spots as in dorsal view, however the base of *N. nais* comb. n. is white-greyish and the white scales over the veins provide a less uniform pattern to the wing than in *N. chisosensis* comb. n. This species presents three orange spots in the posterior margin of the line of submarginal spots, while in *N. nais* comb. n. the orange area is between the line of black submarginal and marginal spots, getting wider as it approaches the tornus. This species also presents an orange area along the costal margin just before the apex and another one in the anterior margin of the irregular band of black spots in the median area.

Legs. Prothoracic legs have dense and long scales generally white or whitish; mid and hind tibiae and tarsi with a series of multiple short and dense white, whitish or yellowish spines in the inner margin.

Abdomen. Dorsum of abdomen dark of brown with orange and whitish scales outlining each segment. Ventrally, the abdomen is bright white in *N. chisosensis* comb. n. and whitish in *N. nais* comb. n.

Genitalia. Generally strongly sclerotized, genital capsule medium sized. The margin of the uncus in dorsal view presents great variation, it can be rounded or straight with

a groove of variable depth. Dorsal processes of the valve are conic and membranous toward the transtilla but narrower in *N. nais* comb. n. than in *N. chisosensis* comb. n.; the ventral process is also narrower and longer in *N. nais* comb. n. Aedeagus of *N. nais* comb. n. is wide, short and sclerotized, of uniform width all along, with a more sclerotized plate in the dorsum and ending in a sharp tip in the posterior edge where it opens dorsally. In *N. chisosensis* comb. n. aedeagus is narrower, longer and less curved, it slightly widens in the anterior edge and makes narrow toward the posterior edge, with a more sclerotized dorsal plate ending in a blunt tip. Cornuti are a series of long, flattened laterally, strongly sclerotized spines, joined at the base in a crest-like shape (Fig. 5E).

Etymology. The name is a combination of the Greek prefix *neo*, meaning new, and *Apodemia*, in reference to the genus from which it separates.

Distribution and habitat. This genus has a disjunct distribution. *Neoapodemia nais* comb. n. is distributed in montane areas with medium to high elevations (1600–2300 m), mostly in the southern and southwestern Rocky Mountains in the USA. In USA inhabits chaparral and open areas of coniferous forests in northern and central Colorado, southeastern New Mexico, and central and southeastern of Arizona where its presence appears to be sporadic (Scott 1986, Brock and Kaufman 2006). In Mexico it can be found in the Sierra Madre Occidental in the states of Sonora, Chihuahua, and Durango (Warren et al. 2017). On the other hand, the distribution of *N. chisosensis* comb. n. is restricted to western Texas in the Chisos Mountains in Big Bend National Park, where it inhabits the chaparral of submontane shrubland.

Natural history. Larvae of *Neoapodemia* Trujano-Ortega, gen. n. can be found feeding on plants of the Rosaceae family, *Prunus havardii* (W. Wight) S.C. Mason, and the Rhamnaceae, *Ceanothus fendleri* A. Gray (Scott 1986, Brock and Kaufman 2006, Warren et al. 2017).

A proposed classification of *Neoapodemia* gen. n.

Neoapodemia Trujano-Ortega, gen. n. Type species: *Chrysophanus nais* W. H. Edwards, 1876, Trans. Am. Entomol. Soc. 5(3/4): 291–292, by present designation.

= *Polystigma* Godman & Salvin, [1886]. Biol. Centr. Amer., Lepid. Rhop. 1(45): 469.

Type-species: *Chrysophanus nais* W. H. Edwards, 1876, Trans. Am. Entomol. Soc. 5(3/4): 291–292, by monotypy. Preoccupied by *Polystigma* Kraatz, 1880, Dtsche. Entomol. Z. 24(2): 191.

nais comb. n. (*Apodemia*).

Chrysophanus nais W. H. Edwards, 1876. Type Locality: “Southern California... Prescott, Arizona”.

chisosensis comb. n. (*Apodemia*).

Apodemia chisosensis Freeman, 1964. Type Locality: “Chisos Mountains, elevation 5400 ft., Texas”

Taxonomic remarks

The phylogenetic analysis based on molecular data shows three well-supported clades which are also distinguished by their morphology. The clade *Neoapodemia* is more related to the clade of *Apodemia* (*sensu stricto* excluding *A. castanea* and *A. phyciodoides*) than with *Plesioarida*. Besides the phylogenetic position, the proposed genera can be easily distinguished morphologically as well as with *Apodemia* and *Emesis*. Labial palpi of *Apodemia*, *Plesioarida* and *Neoapodemia* are slender, long and projected upward and forward, while *Emesis* present small labial palpi, close to the head and directed upward. The second segment of labial palpi in *Neoapodemia* is smaller in proportion with the third segment and only one third is visible in dorsal view, in contrast with *Apodemia* in which the second segment is long and half or more of it is visible in dorsal view. *Plesioarida* differ from both genera having only part of the third segment visible in dorsal view. Regarding wing veins patterns, radial veins of *Neoapodemia* and *Plesioarida* originate near the end of the discal cell, whereas in *Apodemia* these veins originate at the middle of the discal cell. Veins C and Sc+R1 are closer in *Plesioarida* and *Apodemia* than in *Neoapodemia*, which present a clear separation between these veins. The number and shape of the tarsomeres of prothoracic legs are useful characters for separating the genera. *Emesis* has only one tarsomere, *Plesioarida* has two (except *P. hypoglauca* comb. n. which has three) and an oval-shaped tip, *Neoapodemia* and *Apodemia* presents three tarsomeres; the last tarsomere in *Apodemia* is conical, while *Neoapodemia* the last tarsomere is smaller than in *Plesioarida*, wide at the base, tapering toward the apex and ending in a blunt tip.

Apodemia and *Neoapodemia* present large genital capsules, more similar than with those of *Plesioarida*. However, *Neoapodemia* gnathi are slightly twisted and the posterior tip is hooked and strongly projected upward; while gnathi of *Apodemia* are straight. The genital capsule of *Plesioarida* is smaller and rounded, with tegumen with a marked hyaline area; gnathi are slim and twisted. Vinculum is straight in *Apodemia*; convex in *Neoapodemia*, which makes it appear larger; and straight near tegumen and convex toward the saccus in *Plesioarida*. Dorsal processes of *Plesioarida* differ from the other two genera because are long and exceed the posterior margin of the uncus. The ventral processes of the valves of *Neoapodemia* are shorter than those of *Apodemia* and *Plesioarida*, which are also slender. Aedeagus bends in a smooth angle in *Neoapodemia*, but in a marked angle in *Plesioarida*, in both genera this bending appears near the posterior tip of the aedeagus. In *Apodemia* the bending angle is marked (approximately 45°), nearly at half of aedeagus or closer to the anterior tip. The cornuti are one of the most important differences. The cornuti of *Apodemia* are simple, long, and sclerotized; *Plesioarida* presents a series of aligned spines that surge from individual bulbs; finally, *Neoapodemia* has long, strong, sclerotized spines, flattened laterally and joined at the base, forming a crest. *Emesis* genitalia are diverse and the cornuti are simple when present.

The phylogenetic analysis with molecular data suggests that *A. phyciodoides* is part of *Emesis*. However, we took a conservative approach and decided that *A. phyciodoides* should remain in *Apodemia* until morphology was reviewed. Considering that *Emesis*

need a taxonomical review and that the *Emesis* + *A. phyciodoides* clade was well supported only by Bayesian but not ML method.

Natural history characters also help to distinguish between these groups. For example, it is noteworthy that each genus has distinct host plants (Ferris 1985, Scott 1986, Austin 1988, DeVries 1997, Brock and Kaufman 2006, Warren et al. 2017), which is evidence of differences in their life histories. Although none of these genera is exclusive of an environment, some of their species are characteristic of specific habitats. For example, *Apodemia* inhabits desert areas and shrubland environments (although *A. multiplaga* is from deciduous tropical forests). *Neoapodemia* is recorded from coniferous forest, chaparral, and submontane shrublands. *Plesioarida* inhabits desert areas and deciduous tropical forests.

Conclusions

Our results show that *Apodemia* is paraphyletic with respect to *Emesis*; furthermore, the morphological evidence and the preliminary molecular analysis (Trujano-Ortega unpublished data) suggest polyphyly. This is because, historically, diverse unrelated lineages have been placed within *Apodemia* and reassigned posteriorly. Harvey and Clench (1980) created the genus *Dianesia* for *Apodemia carteri* and suggested that *A. castanea* is not congeneric with North and Central American *Apodemia*. More recently, Penz and DeVries (2006) reassigned *Apodemia paucipuncta* to the recently described genus *Hallonympha*.

In a previous analysis of the phylogenetic relations of Riodinidae at the tribe or subfamily level, *Apodemia* and *Emesis* appear always closely related based on morphological evidence (Stichel 1910–1911, Harvey 1987) and molecular evidence (Saunders 2010, Espeland et al. 2015, Proshok et al. 2015). These two genera were grouped in the same tribe Emesini of Stichel (1910–1911). However, the taxonomic scale of these studies and the lack of recent material in scientific collections limited the resolution of lower taxonomic scale and the inclusion of Mexican and Central American species. That is why the two genera proposed here remained unnoticed. The morphological characters shared by *Apodemia*, *Emesis*, *Neoapodemia*, and *Plesioarida* are evident, as suggested by Harvey (1987), who analyzed the immature stages (pupae). These genera are more related to each other than with the genera of any other tribe of Riodinidae. Therefore, these two new genera should be included in a new tribe as mentioned by Espeland et al. (2015) for several *Incertae sedis* groups, like *Emesis-Apodemia*. The biogeographic patterns of these new genera are an interesting topic for further study. Espeland et al. (2015) proposed two independent dispersal events for these genera, from the Neotropical to the Nearctic region. One event of the ancestor of *Apodemia* mainly to the southwestern USA and the other event of the ancestor of *Calephelis*, to the eastern and central USA.

We consider that each of these genera is well supported by the morphological and molecular evidence. In order to resolve these phylogenetic relations a more extensive sampling is required, joined with a detailed review of the morphology of most species, including *Emesis* species. Also, the species *A. phyciodoides*, *A. castanea*, and *A. planeca* must be assigned to the correct genera in order to stabilize *Apodemia*. This can only be achieved with the use of diverse character systems and sufficient sampling. This study

contributes to the systematics and classification of Riodinidae. It adds two genera to the family: *Neoapodemia* which, as *Apodemia*, is exclusive to North America, and *Plesioarida* of North and Central America.

Acknowledgements

We thank the following individuals and institutions for allowing access to the collections under their care and for the stimulating discussions: A. D. Warren, J. Miller, and A. Sourakov (McGuire Center for Lepidoptera & Biodiversity, Gainesville, FL), R. K. Robbins (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC), A. Zaldívar, C. Mayorga, and A. Ibarra (IBUNAM), C. Pozo (ECOSUR-Chetumal), and M. Luna (FES-Zaragoza). Many people helped to collect *Apodemia* samples for this study. We thank all of them, and especially A. Arellano-Covarrubias, J. Hernandez-Jerónimo, A. Contreras-Arquieta, T. K. O'Connor, A. D. Warren, J. C. Pavón-Vázquez, and D. Huerta. J. L. Salinas-Gutiérrez, and J. Shuey facilitated sample acquisition from Central America. Collecting permits were provided by the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Dirección General de Fauna Silvestre to M. Trujano-Ortega (FAUT-0247). We also thank T. K. O'Connor, A. D. Warren, N. Manríquez and J. J. Morrone for their comments, which helped us to improve the manuscript, and N. Seraphim, L. Kaminski, and A. V. L. Freitas for the sequences provided and the discussions about *A. castanea*. M.T.O. thanks Julieta Brambila, J. Martínez Noble, and A. Warren for the support given during her research stay in Florida, USA. The authors thank Dr. N. Grishing for sharing his laboratory protocols and M. Rosado for the illustrations of the legs. We are very grateful with S. Guzmán for the technical advice on image capture at the LANABIO (IBUNAM) and to A. Nieto-Montes de Oca for allowing access to his laboratory at the F. Ciencias, UNAM where DNA was extracted. DNA sequences were uploaded to Genbank with the assistance of J. C. Pavón-Vázquez. This paper was partially supported by grants from CONABIO (JF065 and PJ016) to A. Nieto-Montes de Oca; from DGAPA, UNAM (PAPIIT no. IN221016) to U. García, and DGAPA, UNAM (PAPIIT no. IN212418) and CONACyT (284966) to JLB; from WWF-Alianza Carlos Slim (L039) to V. Souza; from CONACyT (CVU 131802) and from Becas Mixtas Program to M. Trujano-Ortega. Funding for international research visits was provided by PAEP-UNAM to M. Trujano-Ortega. Lastly, we thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México, this work is part of the Ph. D. research project of M. Trujano-Ortega.

References

- Ackery PR, De Jong R, Vane-Wright RI (1999) The butterflies: Hedyloidea, Hesperoidea and Papilionoidea. In: Kristensen NP (Ed.) Lepidoptera, moths and butterflies. 1. Evolution, systematic and biogeography. Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology, 4(35), De Gruyter, Berlin, New York, 264–300.

- Austin GT (1988) *Apodemia palmerii* (Lycaenidae: Riodininae): Misapplication of names, two new subspecies and a new allied species. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 125–140.
- Brock J, Kaufman K (2006) *Butterflies of North America*. Houghton Mifflin Singapore, 392 pp.
- Brower AVZ, De Salle R (1998) Patterns of mitochondrial versus nuclear DNA sequence divergence among nymphalid butterflies: the utility of wingless as a source of characters for phylogenetic inference. *Insect Molecular Biology* 7: 73–82. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2583.1998.71052.x>
- Callaghan CJ, Lamas G (2004) Riodinidae. Checklist: Part 4A. Hesperioidea—Papilionoidea. In: Heppner JB (Ed.) *Atlas of Neotropical Lepidoptera* 5A. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, Gainesville, 141–170.
- Campbell DL, Brower AVZ, Pierce NE (2000) Molecular evolution of the wingless gene and its implications for the phylogenetic placement of the butterfly family Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Biology and Evolution* 17: 684–696. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026347>
- Campbell DL, Pierce NE (2003) Phylogenetic relationships of the Riodinidae: implications for the evolution of ant association. In: Boggs C, Ehrlich PR, Watt WB (Eds) *Butterflies as Model Systems*. Chicago University Press, 395–408.
- Comstock JH, Needham JG (1918) The wings of Insects. *American Naturalist* 32: 231–257. <https://doi.org/10.1086/276835>
- De Jong R, Vane-Wright RI, Ackery PR (1996) The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Entomologica Scandinavica* 27: 65–101. <https://doi.org/10.1163/187631296X00205>
- De la Maza R, De la Maza J (2017a) Una nueva especie de *Apodemia* C. y R. Felder, de la cuenca inferior del Río Balsas, Michoacán, México (Lepidoptera-Riodinidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología, nueva serie* 4: 31–36.
- De la Maza R, De la Maza J (2017b) Una nueva especie de *Apodemia* C. y R. Felder, de la Selva Lacandona, Río Lacantún, Chiapas, México (Lepidoptera-Riodinidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología, nueva serie* 4: 37–44.
- DeVries PJ (1997) *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. II: Riodinidae*. Princeton Univ. Press, New Jersey, 368 pp.
- Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-214>
- Edgar RC (2004) MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics* 5: 113. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-5-113>
- Eliot JN (1973) The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology* 28: 373–506. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.11171>
- Emmel TC, Emmel JF (1998) Two new geographically restricted subspecies of *Apodemia mormo* (Lepidoptera: Riodinidae) from the vicinity of San Bernardino, California. In: Emmel TC (Ed.) *Systematics of Western North American Butterflies*. Mariposa Press, Gainesville, 795–800.
- Emmel TC, Emmel JF, Pratt G (1998) Five new subspecies of *Apodemia mormo* (Lepidoptera: Riodinidae) from southern California. In: Emmel TC (Ed.) *Systematics of Western North American Butterflies*. Mariposa Press, Gainesville, 801–810.

- Espeland M, Hall J, DeVries P, Lees D, Cornwall M, Yu-Feng Hsu, Li-Wei Wu, Campbell D, Talavera G, Vila R, Salzman S, Ruehr S, Lohman D, Pierce N (2015) Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: Phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 93: 296–306. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.08.006>
- Felder C, Felder R (1864–1867) *Apodemia*. *Reise der Österreichischen Fregatte Novara* 2: 302.
- Ferris CD (1985) A new subspecies of *Apodemia hypoglauca* (Godman & Salvin) from the Yucatan Peninsula (Lycaenidae: Riodinidae). *Bulletin of the Allyn Museum* 94: 1–7.
- Godman FD, Salvin O (1878–1901) *Biologia Centrali Americana*. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera. Bernard Quaritch, Dulau, London, 240 pp.
- Hall JPW (1999) A Revision of the Genus *Theop*: its Systematics and Biology (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). Scientific publishers, Gainesville, 127 pp.
- Hall JPW (2003) Phylogenetic reassessment of the five forewing radial-veined tribes of Riodininae (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology* 28: 23–38. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2003.00196.x>
- Hall JPW (2005) A Phylogenetic Revision of the *Napaeina* (Lepidoptera: Riodinidae: Mesosemiini). *Entomological Society of Washington, Washington, DC*, 235 pp.
- Hall JPW (2008) *Theope* revisited: a synopsis of new discoveries, with the description of three new species (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 110: 144–158. <https://doi.org/10.4289/0013-8797-110.1.144>
- Hall JPW, Harvey DJ (2002) Basal subtribes of the Nymphidiini (Lepidoptera: Riodinidae): phylogeny and myrmecophily. *Cladistics* 18: 539–569. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2002.tb00292.x>
- Harvey DJ (1987) The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera). PhD thesis, University of Texas, Austin, USA.
- Harvey DJ, Clench HK (1980) *Dianesia*, a new genus of Riodinidae from West Indies. *Journal of Lepidopterist Society* 34: 127–132.
- Huelsenbeck JP, Rannala B (2004) Frequentist properties of Bayesian posterior probabilities of phylogenetic trees under simple and complex substitution models. *Systematic Biology* 53: 904–913. <https://doi.org/10.1080/10635150490522629>
- Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111–120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Klots AB (1956) Lepidoptera. In: Tuxen SL (Ed.) *Taxonomists's Glossary of Genitalia in Insects*. Copenhagen, Munksgaard, 97–110.
- Knölke S, Erlacher S, Hausmann A, Miller MA, Segerer AH (2005) A procedure for combined genitalia dissection and DNA extraction in Lepidoptera. *Insect Systematics and Evolution* 35: 401–409. <https://doi.org/10.1163/187631204788912463>
- Kristensen NP (1976) Remarks on the family-level phylogeny of butterflies (Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera) Zeit. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 14: 25–33. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1976.tb00515.x>
- Kumar S, Stecher G, Tamura K (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>

- Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S (2012) PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Lis JT (1980) Fractionation of DNA fragments by polyethylene glycol induced precipitation. *Methods in Enzymology* 65: 347–353. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(80\)65044-7](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(80)65044-7)
- Llorente-Bousquets J, Vargas-Fernández I, Luis-Martínez A, Trujano-Ortega M, Hernández-Mejía BC, Warren AD (2013) Diversidad de Lepidoptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad Supplement* 85: S353–S371. <https://doi.org/10.7550/rmb.31830>
- Monteiro A, Pierce NE (2001) Phylogeny of *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae) Inferred from COI, COII, and EF-1a Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 264–281. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0872>
- Nylander J, Ronquist F, Huelsenbeck JP, Nieves-Aldrey J (2004) Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53: 47–67. <https://doi.org/10.1080/10635150490264699>
- Opler P, Powell JA (1961) Taxonomic and distributional studies on the Western components of the *Apodemia mormo* complex (Riodinidae). *Journal of Lepidopterists Society* 15: 145–171.
- Pelham JP (2008) A catalogue of the butterflies of the United States and Canada with a complete bibliography of the descriptive and systematic literature. *The Journal of Research on the Lepidoptera* 40: 1–652.
- Penz CM, DeVries PJ (1999) The higher level phylogeny of the tribe Lemoniini (Lepidoptera: Riodinidae): a preliminary assessment using adult morphology. *American Museum Novitates* 2384: 1–32.
- Penz CM, DeVries PJ (2006) Systematic position of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae) and a critical evaluation of the nymphidiine tramilla. *Zootaxa* 1190: 1–50.
- Proshok B (2011) Taxonomy and Conservation of *Apodemia mormo* (Lepidoptera: Riodinidae) in North America. Master Science thesis, University of Alberta, Canada.
- Proshok B, Crawford LA, Davis CS, Desjardins S, Henderson AE, Sperling FA (2013) *Apodemia mormo* in Canada: population genetic data support prior conservation ranking. *Journal of Insect Conservation* 17: 155–170. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9494-z>
- Proshok B, Dupuis JR, Engberg A, Davenport K, Opler PA, Powell JA, Sperling FA (2015) Genetic evaluation of the evolutionary distinctness of a federally endangered butterfly, Lange's Metalmark. *BMC Evolutionary Biology* 15: 73. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0354-9>
- Rambaut A, Drummond AJ (2007) Tracer v1.5. <http://beast.bio.ed.ac.uk>
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Heohna S, Larget B, Liu L, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Saunders JW (2010) Molecular Phylogenetics of the Riodinidae (Lepidoptera). PhD thesis, University of Florida, USA.
- Scott JA (1986) *The Butterflies of North America, a natural history and field guide*. Stanford University Press, California, 583 pp.
- Sperling F (2003) Butterfly molecular systematics: from species definitions to higher-level phylogenies. In: Boggs CL, Watt WB, Ehrlich PR (Eds) *Butterflies: Ecology and evolution taking flight*, University of Chicago Press, Chicago, 431–458.

- Stamatakis A (2006) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>
- Stichel H (1910–1911) *Lepidoptera Rhopalocera, fam. Riodinidae Lep.* In: Wytzman J (Ed.) *Genera Insectorum*, Wytzman, Brussels, 239–452.
- Wahlberg N, Braby MF, Brower AVZ, De Jong R, Lee MM, Nylin S, Pierce NE, Sperling FAH, Vila R, Warren AD, Zakharov EV (2005) Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 272: 1577–1586. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3124>
- Warren AD, Davis KJ, Grishin NV, Pelham JP, Stangeland EM (2017) Interactive Listing of American Butterflies. <http://www.butterfliesofamerica.com>
- Whitwham A, Bonfield JK (2005) *taden* package. <http://sourceforge.net/projects/staden>

Supplementary material 1

Specimens examined for morphological revision

Authors: Marysol Trujano-Ortega, Uri Omar García-Vázquez, Curtis J. Callaghan, Omar Ávalos-Hernández, Moisés Armando Luis-Martínez, Jorge Enrique Llorente-Bousquets

Data type: MS Word file

Explanation note: Location data for specimens.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179.suppl1>

Supplementary material 2

Collection and voucher data for Riodinids genetic samples used in this study

Authors: Marysol Trujano-Ortega, Uri Omar García-Vázquez, Curtis J. Callaghan, Omar Ávalos-Hernández, Moisés Armando Luis-Martínez, Jorge Enrique Llorente-Bousquets

Data type: MS Word file

Explanation note: Voucher data and GenBank accession numbers of samples used in the molecular analyses. The table is arranged alphabetically by species name and voucher number.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179.suppl2>

Supplementary material 3

Maximum likelihood tree of the relationships among *Apodemia* and selected species in the Riodinidae inferred with Cytochrome Oxidase I (COI). Numbers near branch nodes are bootstrap branch support

Authors: Marysol Trujano-Ortega, Uri Omar García-Vázquez, Curtis J. Callaghan, Omar Ávalos-Hernández, Moisés Armando Luis-Martínez, Jorge Enrique Llorente-Bousquets

Data type: Molecular data.

Explanation note: Tree inferred with Cytochrome Oxidase I gene.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179.suppl3>

Supplementary material 4

Maximum likelihood tree of the relationships among *Apodemia* and selected species in the Riodinidae inferred with Wingless (wg). Numbers near branch nodes are bootstrap branch support

Authors: Marysol Trujano-Ortega, Uri Omar García-Vázquez, Curtis J. Callaghan, Omar Ávalos-Hernández, Moisés Armando Luis-Martínez, Jorge Enrique Llorente-Bousquets

Data type: Molecular data.

Explanation note: Tree inferred with Wingless gene.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179.suppl4>

Supplementary material 5

Maximum likelihood tree of the relationships among *Apodemia* and selected species in the Riodinidae inferred with gene Elongation factor 1 α (EF-1a). Numbers near branch nodes are bootstrap branch support

Authors: Marysol Trujano-Ortega, Uri Omar García-Vázquez, Curtis J. Callaghan, Omar Ávalos-Hernández, Moisés Armando Luis-Martínez, Jorge Enrique Llorente-Bousquets

Data type: Molecular data.

Explanation note: Tree inferred with Elongation factor 1 α gene.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179.suppl5>

Supplementary material 6

Data of the photographs shown in the Figure 6

Authors: Marysol Trujano-Ortega, Uri Omar García-Vázquez, Curtis J. Callaghan, Omar Ávalos-Hernández, Moisés Armando Luis-Martínez, Jorge Enrique Llorente-Bousquets

Data type: MS Word file

Explanation note: Location data and credits for the images.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

Link: <https://doi.org/10.3897/zookeys.729.20179.suppl6>

Supplement file SF 1. Specimens examined for morphological revision

Institutional codes for scientific collections: MZFC LEP = Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM; MZfZ = Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología, FES Zaragoza, UNAM; CNIN-IBUNAM = Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM; MGCL = McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, Florida Museum of Natural History, University of Florida, USA and CJC = Collection of Curtis Callaghan, Colombia. ABD, MTO and BCS are field identifiers for uncatalogued specimens being deposited in the MZFC. Data are arranged alphabetically by species name and geographic range in north/south order.

Apodemia castanea. **Brasil: Minas Gerais (1):** Km 68 Piamontina Carmeloso, 1♂ 5/IV/1975 leg (CJC uncataloged).

Apodemia phyciodoides. **México: Sonora (2 ejemplares):** Camino Santa Rosa-Yécora, 3.7 mi SE de Santa Rosa 2 ♂♂ (MZFC LEP 410226, 410226) 18-III-1998.

Apodemia duryi. **México: Coahuila (2):** Cuatro Ciénegas, Ejido El Oso, (27.05938 N, 102.22661 W), 1151 m, 2 ♂♂ (MZFC LEP 224300, 414855), 04/X/2012 leg. M. Trujano-Ortega. **Querétaro (1):** 10 mi of Calinda, 1 ♂ (MZFC LEP, uncataloged), 28/V/1982, leg. J. Kemner.

Apodemia mejicanus. **México: Baja California Sur (6):** Mulegé, 4.3 km S Mulegé, Hotel Serenidad (26.89132 N, 111.95501 W), 1 m, 1 ♂ (MTO 555) 07/IV/2014 leg. M. Trujano-Ortega, U. García; Loreto, 3 km SW de Loreto (25.99203 N, 111.35838 W), 7 m, 5 ♂♂ (BCS 45, 51, 52, 54, 58) 07/IV/2014 leg. M. Trujano-Ortega, U. García.

Apodemia mormo. **México: Baja California (2):** Mexicali, Mis. San Catarina, North district Baja California, 2 ♂♂ (CNIN-IBUNAM 27772, 27773) 08/IV/1982 leg. M. F. M. Brown, David K. Faulkner. **USA: California (1):** Fresno, Parkfield Grade Road 8.0 road miles S. of CA 198, 1 ♂ (MGCL FL19), 3000 ft 05/IX/2001.

Apodemia multiplaga. **México: Oaxaca (1):** Santa María Huatulco, Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofía, 1 ♂ (MZFC LEP 378850) 03/VI/2013 leg. J. L. Salinas. **Guerrero (1):** Piedras Negras, Pilcaya, 1 ♂ (MZfZ 8149) 05/X/2012 leg. A. Ramírez G.

Apodemia planeca. **México: Michoacán (4):** Múgica, El Marqués, 3 ♂ (MZFC LEP 120573–120576), 23/III/1997, 500 m.

Apodemia virgulti. **México: Baja California (2):** Tijuana, Tecate, 8 mi E, Hwy. 2, 2 ♂♂ (CNIN-IBUNAM 27757, 27758) 25/V/1980 and 9/V/1980 leg. M. F. M. Brown, David K. Faulkner.

Plesioarida hepburni. **México: Baja California Sur (6):** La Laguna, San Bartolo, (23.73592 N, 109.84294 W), 4 ♂♂ (MTO 496, MTO 509–11), 375 m, 03/IV/2014, leg. M. Trujano-Ortega and U. García; Los Cabos, Caduaño, 1♂ (CNIN-IBUNAM 27236),

22/I/1961; Los Cabos, Migriño, (23.04835 N, 110.097 W), 1 ♂ (MTO 528), 15 m, 5/V/2015, leg. M. Trujano-Ortega and U. García. **Sinaloa (1):** Sibajahui, El Fuerte (17.34583 N, 99.44777 W), 45 m, 1 ♂ (MTO 643) 9/XII/2014, leg. M. Trujano-Ortega and U. García. **Sonora (1):** Huásabas (29.9219 N, 109.296 W), 1 ♂ (MTO 665), 510 m, 11/VII/2014, M. Trujano-Ortega, U. García, A. Arellano.

***Plesioarida hypoglauca.* México: Guerrero (4):** Acahuizotla, Chilpancingo de los Bravo, 1 ♂ (CNIN-IBUNAM 42327) VII/1992 leg. A. Ibarra; Buena Vista de Cuellar, Los Amates, 1 ♂ (MZFZ 7088) 08/IX/2012 leg. M. Luna; Ixcateopan de Cuauhtémoc (18.4943 N, 99.7889 W), 1727 m, 1 ♂ (MTO 392, 397), 17/X/2013, leg. A. Arellano. **Yucatán (1):** Ebtún, Valladolid (20.66359 N, 88.26498 W), 43 m, 2 ♂♂ (MTO 949, 950), 27/XIII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García. **Sinaloa (1):** Aserradero, El Palmito (23.5564 N, 105.8833 W), 1827 m, 1 ♂ (MTO 335), 05/VII/2013, leg. M. Trujano-Ortega, U. García, A. Arellano. **Aguascalientes (1):** Road Mex. 45, Aguascalientes/León, km 116 (21.7732 N, 102.278 W), 1877m, 1 ♂ (MTO 857), 20/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García, A. Arellano.

***Plesioarida murphyi.* México: Baja California Sur (6):** Santa Rita, 7.4 km SW de Santa Rita, Carr. Santa Rita/Puerto Chale (24.53879 N, 111.50282 W), 24 m, 2 ♂♂ (BCS 12–13) 08/IV/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García; La Paz, 300 m S CIBNOR (24.133 N, 110.4252 W), 24 m, 1 ♂ (BCS 99), 10/IV/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García; Los Cabos, El Migriño (23.04835 N, 110.09744 W), 14 m, 1 ♂ (MTO 529), 15/IV/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García; Loreto, 3 km SW de Loreto (25.992 N, 111.3584 W), 7 m, 1 ♂ (MTO 541), 6/IV/20/2014; La Laguna, San Bartolo, (23.73592 N, 109.84294 W), 1 ♂ (MTO 513), 375 m, 03/IV/2014, leg. M. Trujano-Ortega and U. García.

***Plesioarida palmerii.* México: Querétaro (2):** Cadereyta de Montes, Cadereyta de Montes (20.70951 N, 99.8515 W), 2011 m, 1 ♂ (MTO 1209), 17/XI/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, O. Ávalos, U. García; Peña Miller, San Juanico (21.061 N, 98.1983 W), 1363 m, 1 ♂ (MTO 1204), 16/XI/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, O. Ávalos, U. García. **Zacatecas (1):** Carretera 49, Río Grande-Fresnillo, km 53 (23.7733 N, 103.011 W), 1944 m, 1 ♂ (MTO 822), 18/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García. **Sinaloa (2):** El Fuerte, Sibajahui (26.1632 N, 108.746 W), 45 m, 1 ♂ (MTO 643), 09/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García; Ahome, Topoviejo, El Maviry (25.6005 N, 109.096 W), 16 m, 1 ♂ (MTO 468), 25/III/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García. **Durango (2):** Nombre de Dios (23.8561 N, 103.7449 W), 1780 m, 2 ♂♂ (MTO 302, 303), 3/VIII/2013, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, J. Hernández, U. García. **Nuevo León (1):** Dr. Arroyo (23.6993 N, 99.7394 W), 1882 m, 1 ♂ (MTO 238), 1/VII/2013, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, J. Hernández, U. García. **Coahuila (1):** Cuatro Ciénegas de Carranza, Rancho Orozco, Poza Tío Cándido (26.8696 N, 102.079 W), 720 m, 1 ♂ (MTO 214), 5/X/2012, leg. M. Trujano-Ortega. **Sonora (1):** Huásabas (29.9219 N, 109.296 W), 1 ♂ (MTO 663), 510 m, 11/VII/2014, M. Trujano-Ortega, U. García, A. Arellano. **USA: Nevada (1):** Clark, E. side of Bowman Reservoir, near Logandale, 1300 ft, 1 ♂ (MGCL FL12), 18/V/1998.

***Plesioarida walkeri.* México: Guerrero (1):** Huitzuco, Agua Salada, 1 ♂ (MZFZ 7750) 04/X/2012 leg. M. Luna. **Morelos (5):** Huexca, Road Cuautla-Huexca, 4 km SW de Huexca

(18.7841 N, 98.888 W), 1368 m, 1 ♂ (MTO 930), 27/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García; Huexca, Road 160, Cuautla-Izúcar, 2.5 km. NW de Tlayecac (18.7712 N, 98.8907 W), 1359 m, 3 ♂♂ (MTO 922, 924, 925), 27/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, U. García; Cañón de Lobos, 1 ♂ (CNIN-IBUNAM 27244), 15/II/1976, leg. J. Saldaña. **Veracruz (2)**: Naranjos, 8.3 km NE Rinconada (19.4018 N, 96.5272 W), 122 m, 1 ♂ (MTO 360), 3/VIII/2013, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García; Tzonapa, Limonesintla (18.5293 N, 96.7999 W), 89 m, 1 ♂ (MTO 384), 4/IX/2013, leg. U. García. **Querétaro (1)**: Arroyo Seco, 3 km N Arroyo Seco (21.5655 N, 98.3310 W), 1097 m, 1 ♂ (MTO 1079), 15/IX/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, O. Ávalos, U. García. **Hidalgo (1)**: Milpillas, Barranca de Mezquitlan (20.5115 N, 98.6614 W), 1344 m, 1 ♂ (MTO 600), 31/V/2014, leg. U. García. **Oaxaca (1)**: Pluma Hidalgo, Rancho Hagia Sofia (15.8669 N, 96.3653 W), 406 m, 1 ♂ (MTO 253), 03/VII/2003, leg. A. Arellano. **Sinaloa (2)**: Puente Piaxtla (23.7486 N, 106.5951 W), 185 m, 1 ♂ (MTO 634), 8/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García; Siqueros (23.3462 N, 106.244 W), 185 m, 1 ♂ (MTO 633), 8/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García. **Jalisco (2)**: Carr. 45 Aguascalientes-León, km 29, Lagos de Moreno (21.1376 N, 101.83 W), 1844 m, 1 ♂ (MTO 862), 20/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García; Jamay (20.2944 N, 102.735 W), 1537 m, 1 ♂ (MTO 486), 31/III/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García.

***Emesis ares*. México: Sonora (1)**: 13 mi E of El Novillo, 1 ♂ (MZFC LEP 410225), 12/VIII/1985, leg. J. P. Brock.

***Emesis liodes*. México: Veracruz (1)**: Teocelo, San Marcos, 1 ♂ (MZFC LEP 1914), 30/XI/1978, leg. J. Llorente.

***Emesis mandana*. México: Jalisco (1)**: Ahutlan, Ahuacapan, 1 ♂ (ABD-123), 24/X/1989, leg. J. Llorente. **Tamaulipas (1)**: San Marcos River, 1 ♂ (ABD-122), 29/XI/1986, leg. J. Kemner.

***Emesis saturata*. México: Morelos (1)**: Tepoztlán, Chichinautzin, km 85, (MZFC LEP 37476), 08/X/1995, leg. S. Valencia.

***Emesis tenedia*. México: San Luis Potosí (1)**: La Mera Ceiba, 1 ♂ (ABD-131), 08/I/1987, leg. J. Kemner.

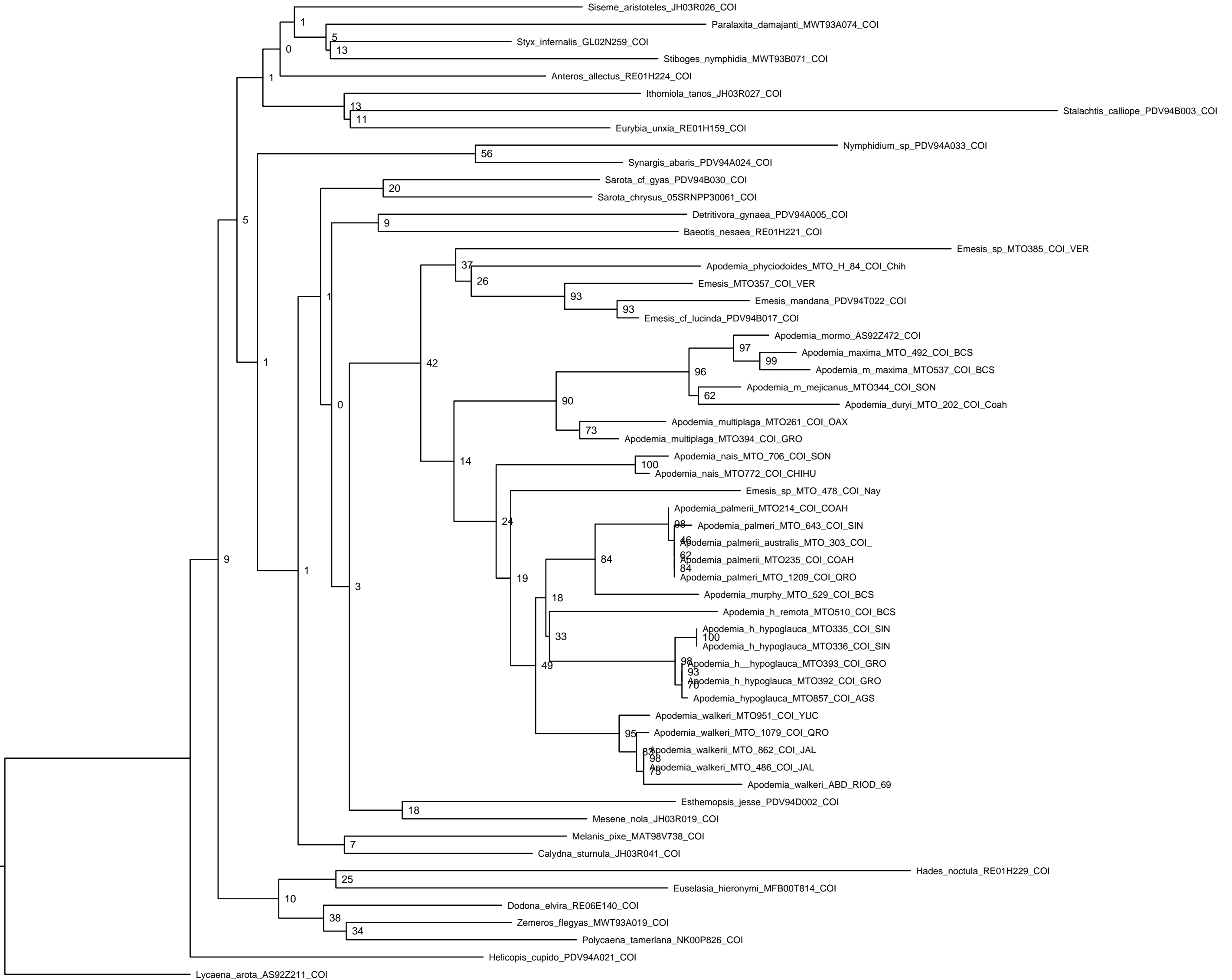
***Neoapodemia chisosensis*. USA: Texas (2)**: Crockett, Tx. 290, 1.6–1.1 road miles E. of Fort Lancaster, 2 ♂ (MGCL FL36, FL38), 2500ft 14/V/2007.

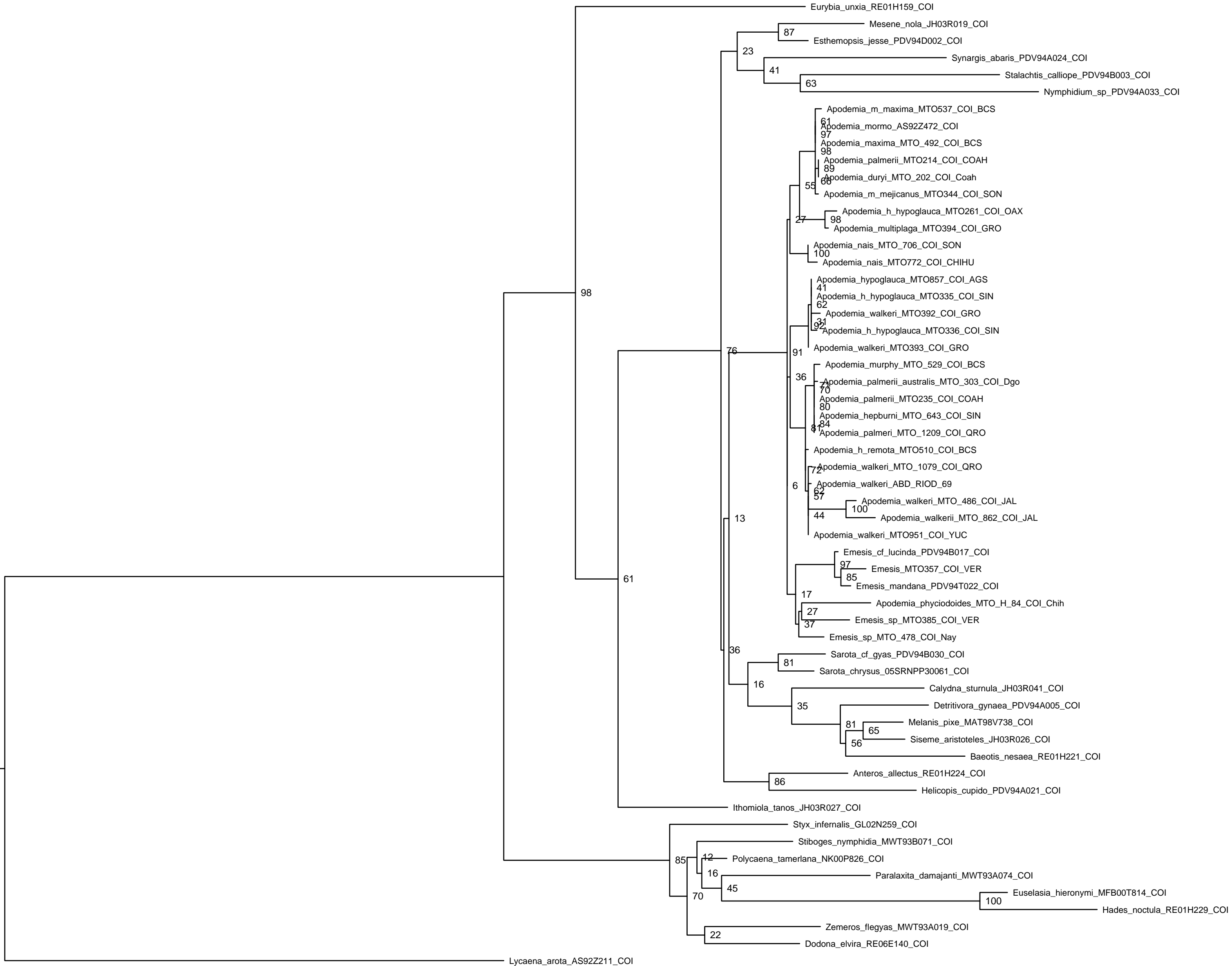
***Neoapodemia nais*. México: Durango (1)**: El Madroño, 1 ♂ (MZFC LEP 2739) 27/VI/1987 leg. A. Luis, J. Llorente. **Chihuahua (1)**: Road La Providencia, 8/10 km W de Santa Bárbara (26.7724 N, 105.884 W), 2424 m, 1 ♂ (MTO 772), 2424 m, 16/VII/2014, leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García. **Sonora (1)**: Carr. Yécora-Cuauhtemoc, Km 290–291, Yécora (28.39581 N, 108.86584 W), 1583 m, 1 ♂ (MTO 706), 13/VII/2014 leg. M. Trujano-Ortega, A. Arellano, U. García. **USA: New Mexico (1)**: Grant, Cherry Cr. Can., N. of Silver City, mile 11–12.5 on N. Mex. 15, 6950 ft, 1 ♂ (MGCL FL15), 03/VII/1989, leg. June Preston, Floyd Preston.

Supplement file SF 2. Collection and voucher data for Riodinids genetic samples used in this study.

No.	Voucher Number	Taxon	County	Locality	GenBank accession number			Notes
					COI	Elongation	Wingless	
1	RE01H224	<i>Anteros allectus</i>	Costa Rica	Rio Taus: Cartago Province	KT286569	KT286261	KT286079	GenBank
2	MTO202	<i>Apodemia duryi</i>	Mexico	Coahuila: Cuatro Ciénegas de Carranza	MG461222	MG461250	MG461278	This study
3	MTO510	<i>Apodemia hepburni remota</i>	Mexico	Baja California Sur: San Bartolo	MG461229	MG461257	MG461285	This study
4	MTO335	<i>Apodemia h. hypoglauca</i>	Mexico	Sinaloa: El Palmito	MG461224	MG461252	MG461280	This study
5	MTO336	<i>Apodemia h. hypoglauca</i>	Mexico	Sinaloa: El Palmito	MG461225	MG461253	MG461281	This study
6	MTO392	<i>Apodemia h. hypoglauca</i>	Mexico	Guerrero: Ixcateopan de Cuauhtémoc	MG461226	MG461254	MG461282	This study
7	MTO857	<i>Apodemia h. hypoglauca</i>	Mexico	Aguascalientes: Aguascalientes-León, km 116	MG461228	MG461256	MG461284	This study
8	MTO393	<i>Apodemia h. hypoglauca</i>	Mexico	Guerrero: Ixcateopan de Cuauhtémoc	MG461227	MG461255	MG461282	This study
9	MTO344	<i>Apodemia m. mejicanus</i>	Mexico	Sonora: Carr. Mex. 45D. 46.2 km S de Hermosillo	MG461231	MG461259	MG461287	This study
10	MTO537	<i>Apodemia m. maxima</i>	Mexico	Baja California Sur: Loreto: 3 km SW de Loreto	MG461230	MG461258	MG461286	This study
11	MTO492	<i>Apodemia m. maxima</i>	Mexico	Baja California Sur: La Paz: 300 m S del CIBNOR	MG461232	MG461260	MG461288	This study
12	AS92Z472	<i>Apodemia mormo</i>	USA	Lang Crossing: Nevada Count	KT286459	KT286159	KT285983	GenBank
13	MTO394	<i>Apodemia multiplaga</i>	Mexico	Guerrero: Ixcateopan de Cuauhtémoc: Pipicantla	MG461233	MG461261	MG461289	This study
14	MTO261	<i>Apodemia multiplaga</i>	Mexico	Oaxaca: Pluma Hidalgo	MG461223	MG461251	MG461279	This study
15	MTO529	<i>Apodemia murphyi</i>	Mexico	Baja California Sur: Los Cabos: Migriño	MG461234	MG461262	MG461290	This study
16	MTO706	<i>Apodemia nais</i>	Mexico	Sonora: Carr. Yécora-Cuauhtémoc, Km 290–291	MG461235	MG461263	MG461291	This study
17	MTO772	<i>Apodemia nais</i>	Mexico	Chihuahua: 8–10 w of Santa Bárbara	MG461236	MG461264	MG461292	This study
18	MTO643	<i>Apodemia palmerii arizona</i>	Mexico	Sinaloa: El Fuerte: Sibajahui	MG461240	MG461268	MG461296	This study
19	MTO1209	<i>Apodemia palmerii australis</i>	Mexico	Querétaro: Cadereyta de Montes	MG461237	MG461265	MG461293	This study
20	MTO214	<i>Apodemia palmerii australis</i>	Mexico	Coahuila: Cuatro Ciénegas de Carranza: Tío Cándido	MG461238	MG461266	MG461294	This study
21	MTO235	<i>Apodemia palmerii australis</i>	Mexico	Coahuila: Cuatro Ciénegas de Carranza: Pozas Azules	MG461239	MG461267	MG461295	This study
22	MTO303	<i>Apodemia palmerii australis</i>	Mexico	Durango: Nombre de Dios	MG461241	MG461269	MG461297	This study
23	MTOH84	<i>Apodemia phyciodoides</i>	Mexico	Sonora: Yécora-Cuauhtémoc, Km 300–302, Los Pilares	MG461242	MG461270	MG461298	This study
24	ABDRIOD69	<i>Apodemia walkeri</i>	Mexico	Morelos	MG461243	MG461271	MG461299	This study
25	MTO1079	<i>Apodemia walkeri</i>	Mexico	Querétaro: Arroyo Seco: 3 km N de Arroyo Seco	MG461244	MG461272	MG461300	This study
26	MTO486	<i>Apodemia walkeri</i>	Mexico	Jalisco: Jamay: Jamay	MG461245	MG461273	MG461301	This study
27	MTO862	<i>Apodemia walkeri</i>	Mexico	Jalisco: Carr. 45 Aguascalientes-Leon, km 29	MG461246	MG461274	MG461302	This study
28	RE01H221	<i>Baeotis nesaea</i>	Costa Rica	Rio Taus: Cartago Province	KT286568	KT286260	KT286078	GenBank
29	JH03R041	<i>Calydna sturnula</i>	Ecuador	Cerro Lumbaqui Norte: Su	KT286504	KT286199	KT286026	GenBank
30	PDV94A005	<i>Detritivora gynaea</i>	Panama	Barro Colorado Island	KT286532	KT286225	KT286052	GenBank
31	RE06E140	<i>Dodona Elvira</i>	Indonesia	NE Kalimantan	KT286595	KT286285	KT286103	GenBank
32	PDV94B017	<i>Emesis lucinda</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286551	KT286244	KT286067	GenBank
33	PDV94T022	<i>Emesis mandana</i>	Mexico	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286562	KT286254	KT286073	GenBank
34	MTO385	<i>Emesis sp.</i>	Mexico	Veracruz: Tzonapa: Limonesintla	MG461248	MG461276	MG461304	This study
35	MTO357	<i>Emesis sp.</i>	Mexico	Veracruz: : Naranjos, 8.3 km al Noreste de Rinconada	MG461303	MG461275	MG461247	This study
36	MTO478	<i>Emesis sp.</i>	Mexico	Nayarit: Tepic: Carr. Mex. 15, 12.2 km NW de Tepic	MG461249	MG461277	MG461305	This study
37	PDV94D002	<i>Esthemopsis jesse</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286556	KT286249	KT286070	GenBank
38	RE01H159	<i>Eurybia unxia</i>	Costa Rica	Rio Grande Orosi: Cartago Province	KT286565	KT286257	KT286076	GenBank
39	MFB00T814	<i>Euselasia hieronymi</i>	Costa Rica	Colon	KT286579	KT286271	KT286088	GenBank
40	RE01H229	<i>Hades noctula</i>	Costa Rica	Rio Taus: Cartago Province	KT286570	KT286262	KT286080	GenBank
41	PDV94A021	<i>Helicopsis cupido</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286536	KT286229	KT286055	GenBank

42	JH03R027	<i>Ithomiola tanos</i>	Ecuador	Near Baeza, NA	KT286492	KT286192	KT286014	GenBank
43	AS92Z211	<i>Lycaena arota</i>	USA	Topaz Lake: Mono County: California	KT286458	KT286158	KT285982	GenBank
44	MAT98V738	<i>Melanis pixe</i>	Panama	Gamboa: 183 Smithsonian Apartment building	KT286507	KT286202	KT286029	GenBank
45	JH03R019	<i>Mesene nola</i>	Ecuador	Misahualli, WA	KT286484	KT286184	KT286006	GenBank
46	PDV94A033	<i>Nymphidium</i> sp.	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286541	KT286234	KT286059	GenBank
47	MWT93A074	<i>Paralaxita damajanti</i>	Malaysia	Kepong	KT286520	KT286213	KT286040	GenBank
48	NK00P826	<i>Polycaena temerlana</i>	Kazakhstan	Bolshaya: Almatinka	KT286526	KT286219	KT286046	GenBank
49	05SRNPP30061	<i>Sarota chrysus</i>	Costa Rica	Guanacaste: Sector Pitilla: Pasmompa	KT286583	KT286274	KT286092	GenBank
50	PDV94B030	<i>Sarota gyas</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286555	KT286248	KT286069	GenBank
51	JH03R026	<i>Siseme aristoteles</i>	Ecuador	Near Baeza	KT286491	KT286191	KT286013	GenBank
52	PDV94B003	<i>Stalactis calliope</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286546	KT286239	KT286063	GenBank
53	MWT93B071	<i>Stiboges nymphidia</i>	Malaysia	Genting Tea Estate	KT286522	KT286215	KT286042	GenBank
54	GL02N259	<i>Styx infernalis</i>	Peru	Cuzco: Valle de Cosnipata, ca. 3 km W. San Pedro	KT286466	KT286166	KT285989	GenBank
55	PDV94A024	<i>Synargis abaris</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286539	KT286232	KT286057	GenBank
56	MWT93A019	<i>Zemeros flegyas</i>	Malaysia	Kepong	KT286514	KT286207	KT286034	GenBank







Supplementary file SF 6: Data of the photographs in the Figure 6.

A) *Neoapodemia chisosensis*. HOLOTYPE ♂ USA: TEXAS: Chisos Mtns., 03/VIII/1962 [AMNH]. Nick V. Grishin. **B) *Neoapodemia nais*.** ♂ MEXICO: CHIHUAHUA: Madera, June 1956 [MGCL]. Kim Davis, Mike Stangeland and Andrew Warren. **C) *Plesioarida h. hepburni*.** ♂ MEXICO: SONORA: Trinidad, 10-X-88 [MGCL] Kim Davis, Mike Stangeland and Andrew Warren. **D) *Plesiorida murphy*.** HOLOTYPE ♂ MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: Arroyo San Bartolo, 28/VIII/82 [SDNHM]. Kim Davis, Mike Stangeland and Andrew Warren. **E) *Plesioarida h. hypoglauca*.** ♂ MEXICO: SONORA: Rute 16, 3 mi W of Trinidad, 08/VIII/86 [MGCL]. Kim Davis, Mike Stangeland and Andrew Warren. **F) *Plesioarida p. palmerii*.** ♂ Afton County Park, San Bernardino Co., CA, USA 23/VIII/75. Jim P. Brock. **G) *Plesioarida walkeri*.** ♂ St. Hwy. 18, 10–30 Km. West of Cosala, SIN, MX 16/I/79. Jim. P. Brock. **H) *Apodemia m. mormo*.** ♂ USA: CALIFORNIA: Nevada Co., 2 mi N of Hwy 20 on Bowman Lake Road, 24/VIII/81 [MGCL]. Kim Davis, Mike Stangeland and Andrew Warren. **I) *Apodemia duryi*.** ♂ Brewster Co., TX., USA 30/V/99. Jim. P. Brock. **J) *Apodemia m. mejicanus*.** ♂ vicinity of Nacapuli Canyon, San Carlos, SON, MX 25–26/III/03. Jim. P. Brock. **K) *Apodemia multiplaga*.** ♂ playa, 1 Km East of Bahia San Carlos, SON, MX 21/III/98. Jim P. Brock. **L) *Apodemia v. virgulti*.** (NEOTYPE of *Nemeobius virgulti*) USA: CALIFORNIA: Los Angeles Co., La Tuna Canyon, 27/IX/1951 [CAS]. Qian Cong and Nick V. Grishin.

**Sistemática de los géneros de Emesidini Seraphim, Freitas &
Kaminski, 2018 (Lepidoptera: Riodinidae)**

Artículo que se enviará a la revista Zootaxa:

Capítulo 2. Trujano-Ortega, M., U. O. García-Vázquez, C. J. Callaghan, O. Ávalos-Hernández, M. A. Luis-Martínez, J. E. Llorente-Bousquets. Morphological variation and phylogenetic position of *Apodemia planeca* (Lepidoptera: Riodinidae) with comments on the monophyly of the genus *Apodemia*

1 Trujano-Ortega *et al.*

2 **Morphological variation and phylogenetic position of *Apodemia planeca* R. de la Maza E. &**
3 **J. de la Maza E. (Lepidoptera: Riodinidae) with comments on the monophyly of the genus**
4 ***Apodemia***

5

6 Marysol Trujano-Ortega^{1,2,5}, Uri Omar García-Vázquez³, Curtis J. Callaghan⁴, Omar Ávalos-
7 Hernández¹, Moisés Armando Luis-Martínez¹, Jorge Enrique Llorente-Bousquets¹

8

9 ¹Museo de Zoología (Entomología), Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias,
10 Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-399, México 04510, Ciudad de
11 México, México.

12 ²Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

13 ³Laboratorio de Sistemática Molecular, Unidad Multidisciplinaria de Investigación Experimental,
14 Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Batalla 5
15 de Mayo s/n, Ejército de Oriente, Ciudad de México 09230, México.

16 ⁴Casa Picapau, Floresta de la Sabana. Carrera 7, 237-04, Bogotá, Colombia

17 ⁵Corresponding author: marysol_trujano@yahoo.com.mx

18

19

20

21

22

23

24

25 **Abstract**

26 New morphological variation is evaluated in a recently described species of Riodininae, *Apodemia*
27 *planeca* R. de la Maza E. & J. de la Maza E., from lower Balsas Basin. We described in detail its
28 external morphology and adult variation, and discussed some aspects of its ecology and restricted
29 geographical distribution. We also evaluated the phylogenetic relationships of this species within
30 Emesidini, based on molecular data, including the phylogenetic affinities of *Apodemia*
31 *phyciodoides*.

32 **Resumen**

33 Se evalúa la variación morfológica de *Apodemia planeca* R. de la Maza E. & J. de la Maza E., una
34 especie de Riodinidae de la Depresión del Balsas descrita recientemente. Se presenta la morfología
35 externa del adulto a detalle y se discute su ecología y distribución geográfica restringida. Se
36 evalúan también las relaciones filogenéticas de esta especie dentro de Emesidini, con base en datos
37 moleculares, se incluyen las afinidades filogenéticas de *Apodemia phyciodoides*.

38 **Key words.**- Emesidini, molecular phylogeny, Papilionoidea, Sistematic, *Apodemia phyciodoides*

39 **Introduction**

40 Riodinidae are a butterfly family distributed in almost all biogeographical regions, though most of
41 the species (93%) occurs in the Neotropics (DeVries 1997; Callaghan & Lamas 2004; Seraphim *et*
42 *al.* 2018). The Riodinidae shows a remarkable diversity of morphological, ecological, and
43 behavioral traits, but it is historically the least known of all butterfly families (DeVries 1997;
44 Seraphim *et al.* 2018). Recently, Seraphim *et al.* (2018) proposed a new higher classification for the
45 family, dividing it into two subfamilies: Nemeobiinae, including the Old World riodinids and its
46 Neotropical sister taxon *Euselasia*, and Riodininae, comprising all remaining genera. These authors
47 also divided Riodininae into nine tribes, including the new tribe Emesidini.

48 Originally Emesidini were composed by *Emesis* and *Apodemia* (Seraphim *et al.* 2018).
49 However, Trujano-Ortega *et al.* (2018) reviewed the taxonomy of *Apodemia* and divided it into
50 three genera: *Apodemia (sensu lato)* with seven species (*A. mormo*, *A. virgulti*, *A. mejicanus*, *A.*
51 *duryi*, *A. multiplaga*, *A. planeca* and *A. phyciodoides*), *Neoapodemia* with two species (*N.*
52 *chisosensis* and *N. nais*), and *Plesiorida* with six species (*P. hepburni*, *P. hypoglauca*, *P. murphyi*,

53 *P. palmerii*, *P. selvatica*, and *P. walkeri*). Therefore, Emesidini is currently composed of four
54 genera. However, the paraphyly of *Apodemia* is evident, since *A. phyciodoides* is more closely
55 related to *Emesis* than to other of its species, and *A. castanea* was recently reassigned to *Zabuella*
56 (Seraphim *et al.* 2018; Trujano-Ortega *et al.* 2018). It has also been suggested that *A. phyciodoides*
57 and *A. planeca* must be assigned to other genera in order to stabilize *Apodemia* (Trujano-Ortega *et*
58 *al.* 2018).

59 *Apodemia planeca* is a poorly known species recently described by R. de la Maza E. & J. de
60 la Maza E. (2017) from nine specimens (four males and five females) collected from a unique
61 locality in the Balsas Basin, central Michoacán, Mexico. According to the original description, *A.*
62 *planeca* is probably more related to *Apodemia hepburni* (= *Plesioarida hepburni*) and *Apodemia*
63 *phyciodoides* than to other *Apodemia* species.

64 Here we report the morphological variation among 13 additional specimens of *A. planeca*,
65 including the morphology of female genitalia. In addition, we evaluate the generic placement of
66 *Apodemia phyciodoides* and *A. planeca* based on molecular data.

67

68 **Materials and Methods**

69 **Morphology.** Thirteen specimens of *A. planeca* from central Michoacán were examined, seven males
70 and six females (Appendix I). All specimens are deposited in the Colección Lepidopterológica of the
71 Museo de Zoología in the Facultad de Ciencias (MZFC), Universidad Nacional Autónoma de México
72 (UNAM). Digital images of all specimens were taken in dorsal and ventral views for comparison
73 with a Nikon D700 camera. For each specimen, the pair of wings in best conditions was selected for
74 illustration, in some cases, a mirror image was applied (except for the holotype). Three length
75 measurements were taken from the images of the anterior left wing, using Adobe Photoshop CS3: 1)
76 From the base of the wing (origin of vein Sc+R) to the anterior apex; 2) from the anterior apex to the
77 anal angle and 3) from the anal angle to the base of the wing; mean and standard deviation (SD) are
78 presented.

79 Specimens were examined with a stereoscopic microscope Olympus SZX9. Colors were
80 characterized according to the Ridgway's (1912) color catalog. Illumination conditions were constant
81 for all specimens to reduce variation in color. Wings were cleared and vein patterns were sketched.
82 Vein and wing area nomenclature follows Comstock & Nedham (1918), DeVries (1997) and Hall
83 (1999, 2008).

84
85 *Genitalia*. Two males (MZFC LEP 120573_1, 120747) and one female (MZFC LEP 120748) were
86 dissected for genitalia illustration and compared with genitalia of species of *Apodemia*, *Plesioarida*,
87 *Neoapodemia*, and *Emesis* all within Emesidini (Seraphim *et al.* 2018; Trujano-Ortega *et al.* 2018).
88 Male and female genitalia were extracted with enzymatic digestion modified from Knölke *et al.*
89 (2004). Dissections were made under a stereoscopic microscope Olympus SZX9, with a 1.5x planar
90 objective. For females, genitalia were soaked for a few seconds in a heat up potassium hydroxide
91 solution (KOH) at 10%. Tissue residues were removed with tweezers and pins, and genitalias were
92 then preserved in micro vials with glycerin and acetic acid at 4% to completely stop the chemical
93 reactions. Genitalia descriptions follow Klots (1956), Eliot (1973), Harvey (1987) and Hall (2008)
94 nomenclature. Images of genitalia in lateral and ventral views, as well as other important structures
95 were taken with stacking microscopy techniques in a Leica Z16APOA microscope and a Leica
96 DFC490 camera using the LAS software (Leica Microsystems 2011).

97
98 **Molecular sampling.** Two specimens of *A. planeca* were included to evaluate its generic placement.
99 We retrieved from GenBank all published sequences of the tribe Emesidini and one representative
100 of the each of the rest tribes of Riordinidae (Seraphim *et al.* (2018); Appendix II).

101 DNA was extracted from the abdomen of two preserved specimens of *A. planeca* using the
102 DNeasy Blood & Tissue kit (Qiagen, Valencia, CA, USA). We generated sequences of a fragment
103 of 623 bp of the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase I (COI). Also, we sequenced 495 bp of
104 the gene Elongation factor 1 α (EF-1a) and 402 bp of the wingless (*wg*) nuclear genes. These loci
105 were selected because they have proved to be informative at different taxonomic levels within
106 Riordinidae (Espeland *et al.* 2015; Proshek *et al.* 2015; Seraphim *et al.* 2018; Trujano-Ortega *et al.*
107 2018). Primer sequences for COI, EF-1a and *wg* were taken from Proshek *et al.* (2013), Monteiro
108 & Pierce (2001) and Brower & De Salle (1998), respectively. All gene regions were amplified
109 following the protocol described by Trujano-Ortega *et al.* (2018). DNA templates were sequenced
110 in both directions with the Big Dye Terminator cycle sequencing kit version 3.1 (Applied
111 Biosystems, Inc.) and an ABI 3100 automated DNA sequencer (Applied Biosystems, Inc.).
112 Sequences were assembled and edited with the Staden Package version 1.6.0 (Whitwham &
113 Bonfield 2005).

114

115 **Phylogenetics.** For each gene marker, we aligned the examined sequences using the MUSCLE
116 algorithm (Edgar 2004) included in the program MEGA 6.06 (Tamura *et al.* 2013). We used the
117 program PartitionFinder version 2.1.1 (Lanfear *et al.* 2012) to determine the best-fitting partition
118 scheme and substitution model for each locus based on the corrected Akaike Information Criterion
119 (AICc). All phylogenetic analyses were conducted in the CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*
120 2010). A sequence of *Euselasia hieronymi* of the subfamily Nemeobiinae, which is the sister group
121 of Riordininae, was included as outgroup (Seraphim *et al.* 2018).

122 We performed a partitioned maximum likelihood phylogenetic analysis of the mtDNA
123 matrix with the program RAxML-HPC 8 (Stamatakis 2014) under the GTRGAMMA model.
124 Support values were obtained by performing 1000 rapid bootstrap replicates. Additionally, we
125 performed a Bayesian analysis using the program MrBayes version 3.2.1 (Ronquist *et al.* 2012).
126 This analysis had four runs, each with three heated and one cold Markov chains, sampling every
127 1000 generations for 60 million generations. Output parameters were visualized using the program
128 Tracer v. 1.4 (Rambaut & Drummond 2007) to ascertain stationarity and whether the duplicated
129 runs had converged on the same mean likelihood. Convergence was further assessed by analyzing
130 posterior probability clade support values post burn-in and by confirming that the standard
131 deviation of split frequencies between runs approached zero using the application Are We There
132 Yet (AWTY; Nylander *et al.* 2008). After determining chain convergence, which occurred during
133 the first 2,000,000 generations of each run, we conservatively discarded all samples obtained
134 during the first 25% generations as burn-in. After burn-in, parameter values of the samples were
135 summarized from the posterior distribution on the maximum clade credibility tree using the
136 program TreeAnnotator version 1.4.8 (Drummond & Rambaut 2007) with the posterior probability
137 limit set to 0.1 and mean node heights summarized. Nodes were considered strongly supported if
138 their Bayesian posterior probability was ≥ 0.95 and their bootstrap value was $\geq 70\%$ (Hillis & Bull
139 1993; Huelsenbeck & Rannala 2004).

140

141 **Results and discussion**

142 *Phylogenetic inferences*

143 The final concatenated data set consisted of 1520 aligned nucleotide positions. The partitions and
144 models that best fit the data were: HKY-I, COI first position; GTR+G, COI second positions, wg

145 first and second positions, EF-1a third positions; GTR+I+G, COI third positions, *wg* third positions,
146 EF-1a first and second positions).

147 Both ML and Bayesian inference analyses resulted in highly congruent phylogenetic trees
148 with most clades within Emesidini being strongly/significantly supported (Fig 1). The recovered
149 relationships between the tribes of Riordininae differ in some of the relationships recovered in
150 recently published phylogenetic studies (e.g. Seraphim *et al.* 2018; Trujano-Ortega *et al.* 2018).
151 However, the well/significantly supported clades were concordant (e.g., relationships between
152 subtribes into Nymphidiini). The monophyly of Emisinini and most of its clades were
153 strongly/significantly supported, thus providing a robust topology for assessing the generic position
154 of *A. planeca*.

155 Four major clades can be distinguished in the phylogenetic analyses (Fig. 1). *Apodemia*
156 was sister to *Neoapodemia* (BTP=86; PP=0.97), and *Plesioarida* was sister to *Apodemia* +
157 *Neoapodemia* and *Emesis* (BTP= 60; PP= 0.83). The monophyly of *Apodemia* + *Neoapodemia*
158 and *Emesis* was not supported, since *Emesis* was paraphyletic with respect to *A. phyciodoides* and
159 *A. planeca*. *Apodemia phyciodoides* was sister to *Emesis* sp. (BTP= 90; PP= 1), whereas *A. planeca*
160 was strongly supported as sister to a clade composed by *E. mandana*, *E. lucinda*, and *Emesis* sp.
161 (BTP= 94; PP= 1). The remaining species of *Apodemia* were contained in a single clade (BTP=
162 92; PP= 1). The relationships between the four major clades were similar to those recovered by
163 Trujano-Ortega *et al.* (2018), with *Apodemia* (excluding *A. planeca* and *A. phyciodoides*) as sister
164 to *Neoapodemia* (BTP= 86; PP= 0.97), and the major *Apodemia* clade + *Neoapodemia* as sister to
165 the *Emesis* clade (including *A. planeca* and *A. phyciodoides*) but with low support (BTP= 56; PP=
166 0.73).

167

168 **Summary.** Our molecular analysis showed that the samples of *A. planeca* from the Balsas Basin
169 are assignable to *Emesis*, and they considerably divergent from any other genus of the Riordinini.
170 Furthermore, our morphological examination showed incongruence between the original
171 description of *A. planeca* and the 14 specimens obtained in this study. These differences include
172 color pattern and genitalia characters. Below we describe this variation and describe for the first
173 time the female genitalia of the species.

174

175 **Species Account**

176 *Emesis planeca* **n. comb.**

177 Figs. 2-6

178 **Description**

179 **MALE** (Figs. 2A-F, 3). Forewing (FW) length: a) wing base - anterior apex 12.7–14.04 mm [n=7,
180 \bar{x} = 13.5 (0.5)], b) anterior apex - anal angle 9.01–9.93 mm [n=7, \bar{x} = 9.35 (0.5)] and, c) anal angle
181 - wing base 8.12–9.1 mm [n=7, \bar{x} = 8.12 (0.33)]. *Wing shape*: FW is triangular with costal margin
182 slightly convex, apex with a small curve extending into the distal margin, thus appearing slightly
183 convex. Internal margin straight and shorter than costal margin. Hindwing (HW) more rounded than
184 FW, apex and distal margin convex and anal margin straight.

185 **Forewing color patterns.** *Dorsal surface*: FW completely ochre, with brown scales along the whole
186 wing but more abundant from the base to the middle area. Middle area with a patch of six white
187 triangular spots. Discal cell with four lines of faint black transversal scales, only the fourth line at
188 the distal end of the discal cell is clearly visible. Submedial area, posterior to the discal cell, with
189 the same four lines of brownish scales, scattered and faint.

190 A series of black scales delimits the middle from the postdiscal areas; located in each of the
191 spaces between the veins, from the costal to the anal margin. These lines bend toward the base,
192 sometimes are straight or slightly curved. The anterior sixth lines are contiguous with the triangular
193 spots of white scales; those in the R1 and R3 spaces are small, in the M1 to M3 are the largest and
194 clearly defined, and the ones closer to the distal margin and that in Cu1 are barely distinguishable
195 and the most internal. Cu2 space with a fold from the base to the distal margin, dividing the dark
196 lines by the middle. This fold is evident in the venation pattern. A submarginal line of six small
197 black dots is present, all similar in shape and size; the dots are surrounded by orange scales, lighter
198 than the background color. Distal margin with white scales in the apex and brownish scales reaching
199 the tornus. *Ventral surface*: same pattern as in dorsal view; however, scales patterns are clearer
200 since colors in the orange range are more intense, and no brownish scales are present, giving a
201 clearer view. Cu2 space with two evident black dots in the submarginal area. The alar fold gives a
202 cut off appearance to all spots in this space.

203 **Hindwing color patterns.** Same pattern as FW but without the triangular white spots, instead that
204 area is lighter than the rest of the wing. Postmedial area with a band of reddish scales from the apex
205 to the tornus. Submarginal lines with four black dots clearly defined. Distal margin bordered by
206 brownish scales. Ventral surface with more intense colors in the orange range. Wing fold in Cu2
207 space subtler than in FW.

208 **Head, thorax, and abdomen.** Eyes bare, with orange scales at the edge, front orange and short labial
209 palps with white scales and a few orange scales on the external side of the distal segment. Antennae
210 almost two thirds the length of the wing, segments dark brown with white scales at the base.
211 Antennal club formed by the last 15 flagellomeres, which are white in ventral view and in some
212 cases dark orange. Dorsally, antennal segments are mostly dark brown, apical segments are orange
213 to brownish. Thorax, abdomen, and legs evenly orange colored in dorsal and ventral views.

214 **Genitalia** (Fig. 4). Uncus wide, with squared margin and a clear notch in the posterior margin and
215 two knobs in the middle, with large setae. Ventrally, uncus appears slightly concave in the middle.
216 *Gnathi* are sickle-shaped narrower towards the apex, distal ends ending in a sharp tip pointing
217 dorsally. In dorsal view converging toward the middle. *Tegumen* wide, curved in the anterior margin
218 and with weakly sclerotized areas appearing as membranes which Hall (2008) named "windows".
219 Vinculum narrow and straight, sometimes slightly leaning, with a curve right before turning into
220 the *saccus*, which is clearly projected anteriorly, swollen in the middle portion and the posterior
221 margin. Valves divided in a ventral and a dorsal process, being the dorsal larger and straight and
222 the ventral with rounded ends; both with conspicuous setae at the tips. In ventral view, the dorsal
223 process looks squared, wide and outwards projected; the ventral process looks rounded, short and
224 inwards projected. Aedeagus is large, 'S' shaped, curved before the genital capsule, with two types
225 of *cornuti*, one type is laminar, larger, sclerotized and in an anterior position in relation with the
226 second type which is a series of small indented evenly distributed *cornuti*.

227 **FEMALE** (Fig. 2 G-L). Slightly larger than males. Forewing (FW) length: a) wing base - anterior
228 apex 13.16–15.5 mm [n=7, \bar{x} = 14.17 (1.2)]; b) anterior apex - anal angle 8.6–10.56 mm [n=7, \bar{x}
229 =9.46 (0.9)] and, c) anal angle - wing base 9–11.25 mm [n=7, \bar{x} =10 (0.7)]. Color patterns in palps,
230 head, thorax and abdomen as in male but with paler tones. FW more concave in the distal margin
231 than in the male.

232 **Genitalia** (Fig. 5). Corpus bursae oval-shaped with conic signa strongly sclerotized in the middle
233 portion, with sclerotized "teeth" in the internal surface. Ductus bursae membranous, straight, the

234 same length as corpus bursae. The distal end of the *ductus* is sclerotized joining the *ostium bursae*,
235 which is wide, rounded and weakly sclerotized.

236
237 **Distribution and phenology.** *Emesis planeca* is known only from the type locality “El Marqués,
238 Múgica municipality, in the center of Michoacán state” (Fig. 6). The site is 520 m a.s.l., belong to
239 the Balsas Basin biogeographic province (Morrone 2001). The dominant vegetation is Tropical
240 Deciduous Forest, however, areas with Tropical Subdeciduous Forest are present along the margin
241 of nearby rivers (Rzedowski 1978; Martínez-Cruz *et al.* 2013). Dominant tree species are *Cordia*
242 *elaeagnoides*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Randia thurberi*, *Manihot tomatophylla* and *Acacia*
243 *picachensis* (Martínez-Cruz *et al.* 2013). The climate in the region is semiarid, warm, with summer
244 rains (BS1(h')x'igw"). Annual median temperature is 26.5° C, total annual rain is 625.5 mm and
245 rainy season extends from June to September (García, 2004). All specimens were collected between
246 March and April of 1997, with only one specimen collected in December 1996. This suggests that
247 adults fly during the dry season of the year. *Emesis planeca* is sympatric with *E. poeas*. Other
248 species of *Emesis* distributed in the state and probably also sympatric with *E. planeca* are *E. emesia*,
249 *E. mandana*, *E. saturata*, *E. tenedia*, *E. vulpina* and *E. zela* (Fig. 6).

250
251 **Conservation.** The Balsas region has been considered to be of considerable ecological importance
252 in various studies (Rzedowski 1991; Trejo & Dirzo 2002). Numerous diversification and endemism
253 processes took place in this region due to the higher isolation degree of its dry tropical forests,
254 compared to other dry forests along the country (Rzedowski 1991; Pérez-García *et al.* 2012; Bryson
255 *et al.* 2014). This explains the great number of species restricted to this region, which emphasizes
256 its conservation value (Rzedowski 1991; SEMARNAT 2014). The species was collected during
257 prospective trips for the declaration of a Natural Reserve in the area (de la Maza & de la Maza
258 2017). However, even if El Márques is located just 15 km northeast of the Zicuirán-Infiernillo
259 Biosphere Reserve, the site lacks of an environmental development plan that would aloud its
260 conservation. So far, profitable and resource use activities have been promoted in the area, such as
261 cattle breeding and farming (Martínez-Cruz *et al.* 2013). Based on the current situation of this region
262 and the low abundance of the species, we propose assigning it to a risk status in the Mexican
263 conservation policies.

264

265 **Composition of *Emesis* and *Apodemia***

266 The composition of *Apodemia* and the phylogenetic placement of several species into this genus
267 have been recently discussed (Penz & DeVries 2006; Seraphim *et al.* 2018; Trujano-Ortega *et al.*
268 2018). In order to stabilize the taxonomy of *Apodemia*, previous analyses placed *A. paucipuncta*
269 into *Hallonynfa* (Penz & DeVries 2006); *A. nais* and *A. chisosensis* in *Neoapodemia* (Trujano-
270 Ortega *et al.* 2018); *A. palmeri*, *A. murphyi*, *A. hypoglauca*, and *A. walkeri* in *Plesioarida* (Trujano-
271 Ortega *et al.* 2018); and *A. castanea* in *Zabuella* (Seraphim *et al.* 2018). However, the differences
272 in the genital structures suggest that *A. phyciodoides* and *A. planeca* are not congeneric with the
273 species of *Apodemia* of Central and North America, and should be placed in a distinct genus
274 (Trujano-Ortega *et al.* 2018).

275 In our analyses, *A. planeca* and *A. phyciodoides* were included into *Emesis*. In previous
276 studies, *A. phyciodoides* also has been recovered as sister to *Emesis* sp. (Trujano-Ortega *et al.* 2018).
277 In our study, *A. planeca*, *A. phyciodoides* and *Emesis* consistently formed a strongly supported clade
278 separated from the main *Apodemia*, *Neoapodemia* and *Plesioarida* clades. Furthermore, these two
279 species exhibit a unique set of morphological characters that are not present in the other species of
280 *Apodemia* (Holland & Forbes 1981; de la Maza & de la Maza 2017).

281

282 **Acknowledgments**

283 The authors thank Dr. N. Grishin for sharing his laboratory protocols and Adrián Flores for the
284 illustrations of the male genitalia. We are very grateful with S. Guzmán for the technical advice
285 on image capture at the LANABIO (IBUNAM) and to A. Nieto-Montes de Oca for allowing access
286 to his laboratory at the F. Ciencias, UNAM where DNA was extracted. This paper was partially
287 supported by grants from DGAPA, UNAM (PAPIIT no. IN212418) and CONACyT (284966) to
288 JLB; from CONACyT (CVU 131802) and from Becas Mixtas Program to M. Trujano-Ortega.
289 Lastly, we thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de
290 México, this work is part of the Ph. D. research project of M. Trujano-Ortega.

291

292 **Literature cited**

293 Brower, A.V.Z. & De Salle, R (1998) Patterns of mitochondrial versus nuclear DNA sequence
294 divergence among nymphalid butterflies: the utility of wingless as a source of characters for

295 phylogenetic inference. *Insect Molecular Biology*, 7, 73–82. <https://doi.org/10.1046/j.1365->
296 2583.1998.71052.x

297 Bryson, Jr., R.W., Smith, B.T., Nieto-Montes de Oca, A., García-Vázquez, U.O. & Riddle, B.R.
298 (2014) Conflicting gene histories confound phylogeographical inference in a widespread group of
299 Nearctic treefrogs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172, 103–116. doi:
300 10.1111/zoj.12169. ISSN: 1096-3642

301 Callaghan, C.J. & Lamas, G. (2004) Riodinidae. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea.
302 In: Heppner, J.B. (Ed) *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera,
303 Scientific Publishers, Gainesville, Florida, USA, pp. 148–149.

304 Comstock, J.H. & Needham, J.G. (1918) The wings of Insects. *American Naturalist*, 32, 231–257.

305 DeVries, P.J. (1997) *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. II: Riodinidae*.
306 Princeton University Press, New Jersey, USA, 368 pp.

307 de la Maza, E. R. & de la Maza, E. J. (2017) Una nueva especie de *Apodemia* C. y R. Felder, de la
308 cuenca inferior del Río Balsas, Michoacán, México (Lepidoptera-Riodinidae). *Revista de la*
309 *Sociedad Mexicana de Lepidopterología* (Nueva Serie), 4, 31–36.

310 Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling
311 trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 214.

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

314 Eliot, J.N. (1973) The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative
315 arrangement. *Bulletin of the British Museum Natural History*, 28, 373–506.

316 Espeland M., Hall, J., DeVries, P., Lees, D., Cornwall, M., Yu-Feng, H., Li-Wei, W., Campbell,
317 D., Talavera, G., Vila, R., Salzman, S., Ruehr, S., Lohman, D. & Pierce, N. (2015) Ancient
318 Neotropical origin and recent recolonisation: Phylogeny, biogeography and diversification of the
319 Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 296–306.
320 <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.08.006>

321 García, E. (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de
322 Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México, 90 pp.

323 Hall, J.P.W. (1999) *A Revision of the Genus Theope: its Systematics and Biology (Lepidoptera:*
324 *Riodinidae: Nymphidiini)*. Scientific Publishers, Gainesville, USA. 127 pp.

325 Hall, J.P. (2008) *Theope revisited: a synopsis of new discoveries, with the description of three new*
326 *species (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini)*. *Proceeding Entomology Society of Washington*,
327 110, 144–158.

328 Harvey, D.J. (1987) *The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera)*. PhD Dissertation,
329 University of Texas at Austin, Texas, USA, 215 pp.

330 Hillis, D.M. & Bull, J.J. (1993) An empirical test of bootstrapping as a method for assessing
331 confidence in phylogenetic analysis. *Systematic biology*, 42(2), 182-192.

332 Holland, R. & Forbes, G.S. (1981) Rediscovery of *Apodemia phyciodoides* (Riodinidae). *Journal*
333 *of the Lepidopterists' Society*, 35, 226–232.

334 Huelsenbeck, J.P. & Rannala, B. (2004) Frequentist properties of Bayesian posterior probabilities
335 of phylogenetic trees under simple and complex substitution models. *Systematic Biology*, 53, 904–
336 913. <https://doi.org/10.1080/10635150490522629>

337 Klots, A.B. (1956) Lepidoptera. In: Tuxen, S.L. (ed.), *Taxonomists's Glossary of Genitalia in*
338 *Insects*. Copenhagen, Munksgaard. pp. 97–110.

339 Knölke, S., Erlacher, S., Hausmann, A., Miller, M.A. & Segerer, A.H. (2004) A procedure for
340 combined genitalia dissection and DNA extraction in Lepidoptera. *Insect Systematics & Evolution*,
341 35, 401–409.

342 Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W. & Guindon, S. (2012) PartitionFinder: combined selection of
343 partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and*
344 *Evolution*, 29, 1695–1701. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>

345 Leica Microsystems. (2011) Leica Application Suite User Manual. [https://www.leica-](https://www.leica-microsystems.com)
346 [microsystems.com](https://www.leica-microsystems.com)

347 Martínez-Cruz, J., Méndez-Toribio, M., Cortés-Flores, J., Coba-Pérez, P., Cornejo-Tenorio, G. &
348 Ibarra-Manríquez, G. (2013) Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos
349 por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán,
350 México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 1216–1234.

351 Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES science gateway for
352 inference of large phylogenetic trees. *Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 2010,
353 1–8.

354 Monteiro, A. & Pierce, N.E. (2001) Phylogeny of *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae) Inferred
355 from COI, COII, and EF-1a Gene Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18, 264–
356 281. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0872>

357 Morrone, J.J. (2001) Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis SEA, vol. 3,
358 Zaragoza, 148 pp.

359 Nylander, J.A.A., Wilgenbusch, J.C., Warren, D.L. & Swofford, D.L. (2008) AWTY (are we there
360 yet?): a system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic
361 inference. *Bioinformatics*, 24, 581–583.

362 Penz, C. & DeVries, P.J. (2006) Systematic position of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae), and
363 a critical evaluation of the nymphidiine transtilla. *Zootaxa*, 1190: 1-50.

364 Pérez-García, E.A., Meave, J.A. & Ceballos-Ferriz, S.R. (2012) Flora and vegetation of the
365 seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica*
366 *Mexicana*, 100, 149–194.

367 Proshok, B., Crawford, L.A., Davis, C.S., Desjardins, S., Henderson, A.E. & Sperling, F.A. (2013)
368 *Apodemia mormo* in Canada: population genetic data support prior conservation ranking. *Journal*
369 *of Insect Conservation*, 17, 155–170.

370 Proshok, B., Dupuis, J.R., Engberg, A., Davenport, K., Opler, P.A., Powell, J.A. & Sperling, F.A.
371 (2015) Genetic evaluation of the evolutionary distinctness of a federally endangered butterfly,
372 Lange's Metalmark. *BMC evolutionary biology*, 2015, 15–73. [https://doi.org/10.1186/s12862-](https://doi.org/10.1186/s12862-015-0354-9)
373 [015-0354-9](https://doi.org/10.1186/s12862-015-0354-9)

374 Rambaut, A. & Drummond, A.J. (2007) Tracer v1.5. <http://beast.bio.ed.ac.uk>

375 Ridgway, R. (1912) *Color standards and color nomenclature*. Washington D. C., USA. 43 pp.

376 Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Heohna, S., Larget, B.,
377 Liu, L. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and
378 model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
379 <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

380 Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Editorial Limusa, Distrito Federal, México. 432 pp.

381 Rzedowski, J. (1991) *Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México*. *Acta Botanica*
382 *Mexicana*, 14, 3–21.

383 SEMARNAT, (2014) *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Zicuirán-Infiernillo*. Secretaría
384 de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Distrito Federal, México. 264 pp.

385 Stamatakis, A. (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of
386 large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312-1313.

387 Seraphim, N., Kaminski, L.A., DeVries, P.J., Penz, C., Callaghan, C., Wahlberg, N., Silva-
388 Brandão, K.L. & Freitas, A.V. (2018) Molecular phylogeny and higher systematics of the
389 metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology*, 43(2), 407-425.
390 <https://doi.org/10.1111/syen.12282>

391 Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. (2013) MEG6: Molecular
392 Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 2725–2729.

393 Trejo, I. & Dirzo, R. (2002) Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests.
394 *Biodiversity Conservation*, 11, 2063-2084.

395 Trujano-Ortega, M., García-Vázquez, U.O., Callaghan, C.J. Ávalos-Hernández, O., Luis-
396 Martínez, M.A. & J. Llorente-Bousquets. (2018) Two new genera of metalmark butterflies of
397 North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae). *ZooKeys*, 729, 61-85.

398 Whitwham, A. & Bonfield, J.K. (2005) Staden package. <http://sourceforge.net/projects/staden>

399

400 **Figure 1.** Phylogenetic hypothesis of tribe Emesidini based on multilocus data. Asterisks and
401 points in the branches indicate the strongly supported clades in both the maximum likelihood and
402 Bayesian analyses ($BS \geq 70$, $PP \geq 0.95$). Reference numbers for each sample are shown in
403 parentheses next to each taxon name.

404

405 **Figure 2.** Variation in dorsal and ventral color pattern of *Emesis planeca* **n. comb.** A-F males, G-
406 J females.

407

408 **Figure 3.** Wing venation of *Emesis planeca* **n. comb.** Upper, forewing; lower, hindwing. Vein
409 abbreviations (black lettering): Sc subcostal, R radial, M median, Cu cubital, A anal. Scale bars: 3
410 mm.

411

412 **Figure 4.** Male genitalia of *Emesis planeca* **n. comb.** Lateral and ventral view.

413

414 **Figure 5.** Female genitalia of *Emesis planeca* **n. comb.** Dorsal view and signa detail.

415

416 **Figure 6.** Geographic distribution of *Emesis planeca* **n. comb.** and other *Emesis* species in
417 Michoacán. Black lines represent state limits.

418

419 **Appendix I**

420 **Specimens examined for morphological revision**

421

422 Institutional codes for scientific collections: MZFC LEP = Lepidopterological Collection of
423 Museum of Zoology, Facultad de Ciencias, UNAM

424 ***Emesis planeca* n. com. México: Michoacán (13):** Múgica, El Marqués, 500 m elev. leg. L. L.
 425 González Cota. 3 ♂ (MZFC LEP 120573–120576), 23/III/1997, 500 m. 4 ♂ (MZFC LEP 120745-
 426 120547, 120752), 04/IV/1997. 1 ♀ (MZFC LEP 354625), 3/XII/1996, 4 ♀ (MZFC LEP 120744,
 427 120749-120751), 4/IV/1997, 1 ♀ ((MZFC LEP 120573_2), 23/III/1997.

428

429 **Appendix II.**

430 **Collection and voucher data for Riodinids genetic samples used in this study.**

431

No.	Voucher Number	Taxa	County	Locality	Genbank accession number			Notes
					COI	Elongation	Wingless	
1	MFB00T814	<i>Euselasia hieronymi</i>	Costa Rica	Colon	KT286579	KT286271	KT286088	GenBank
2	RE01H159	<i>Eurybia unxia</i>	Costa Rica	Rio Grande Orosi: Cartago Province	KT286565	KT286257	KT286076	GenBank
3	JH03R027	<i>Ithomiola tanos</i>	Ecuador	Near Baeza, NA	KT286492	KT286192	KT286014	GenBank
4	JH03R005	<i>Pixus corculum</i>	Ecuador	"El Durango Es.	KT286472	KT286172	KT285995	GenBank
5	PDV94B003	<i>Stalacthis calliope</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286546	KT286239	KT286063	GenBank
6	04SRNP12663	<i>Theope virgilius</i>	Costa Rica	Guanacaste, Area de Conservacion Guanacaste, Sector Santa Rosa	KT286582	KT286273	KT286091	GenBank
7	PDV94A033	<i>Nymphidium</i> sp.	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286541	KT286234	KT286059	GenBank
8	PDV94B015	<i>Calospila emylius</i>	Ecuador	Prov. Sucumbios, Garza Cocha – Anangu, 175 km E.S.E. of Coca	KT286549	KT286242	KT286065	GenBank
9	PDV94A024	<i>Synargis abaris</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286539	KT286232	KT286057	GenBank
10	JH03R041	<i>Calydna sturnula</i>	Ecuador	Cerro Lumbaqui Norte: Su	KT286504	KT286199	KT286026	GenBank
11	RE01H224	<i>Anteros allectus</i>	Costa Rica	Rio Taus: Cartago Province	KT286569	KT286261	KT286079	GenBank
12	PDV94A021	<i>Helicopsis cupido</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286536	KT286229	KT286055	GenBank
13	JH03R019	<i>Mesene nola</i>	Ecuador	Misahualli, WA	KT286484	KT286184	KT286006	GenBank
14	RE01H221	<i>Baeotis nesaea</i>	Costa Rica	Rio Taus: Cartago Province	KT286568	KT286260	KT286078	GenBank
15	MAT98V738	<i>Melanis pixe</i>	Panamá	Gamboa: 183 Smithsonian Apartment building	KT286507	KT286202	KT286029	GenBank
16	ABRIOD71	<i>Apodemia planeca</i>	México	Múgica: El Marqués				This study
17	CP89	<i>Apodemia planeca</i>	México	Múgica: El Marqués				This study
18	MTO202	<i>Apodemia duryi</i>	México	Coahuila: Cuatro Ciénegas de Carranza	MG461222	MG461250	MG461278	GenBank
19	MTO510	<i>Plesioarida hepburni remota</i>	México	Baja California Sur: San Bartolo	MG461229	MG461257	MG461285	GenBank
20	MTO335	<i>Plesioarida h. hypoglauca</i>	México	Sinaloa: El Palmito	MG461224	MG461252	MG461280	GenBank
21	MTO336	<i>Plesioarida h. hypoglauca</i>	México	Sinaloa: El Palmito	MG461225	MG461253	MG461281	GenBank
22	MTO392	<i>Plesioarida h. hypoglauca</i>	México	Guerrero: Ixcateopan de Cuauhtémoc	MG461226	MG461254	MG461282	GenBank
23	MTO857	<i>Plesioarida h. hypoglauca</i>	México	Aguascalientes: Aguascalientes-León, km 116	MG461228	MG461256	MG461284	GenBank
24	MTO393	<i>Plesioarida h. hypoglauca</i>	México	Guerrero: Ixcateopan de Cuauhtémoc	MG461227	MG461255	MG461282	GenBank
25	MTO344	<i>Apodemia m. mejicanus</i>	México	Sonora: Carr. Mex. 45D. 46.2 km S de Hermosillo	MG461231	MG461259	MG461287	GenBank
26	MTO537	<i>Apodemia m. maxima</i>	México	Baja California Sur: Loreto: 3 km SW de Loreto	MG461230	MG461258	MG461286	GenBank
27	MTO492	<i>Apodemia m. maxima</i>	México	Baja California Sur: La Paz: 300 m S del CIBNOR	MG461232	MG461260	MG461288	GenBank
28	AS92Z472	<i>Apodemia mormo</i>	USA	Lang Crossing: Nevada Count	KT286459	KT286159	KT285983	GenBank
29	MTO394	<i>Apodemia multiplaga</i>	México	Guerrero: Ixcateopan de Cuauhtémoc: Pipicantla	MG461233	MG461261	MG461289	GenBank
30	MTO261	<i>Apodemia multiplaga</i>	México	Oaxaca: Pluma Hidalgo	MG461223	MG461251	MG461279	GenBank
31	MTO529	<i>Plesioarida murphyi</i>	México	Baja California Sur: Los Cabos: Migriño	MG461234	MG461262	MG461290	GenBank
32	MTO706	<i>Neopodemia nais</i>	México	Sonora: Carr. Yécora-Cuauhtémoc, Km 290–291	MG461235	MG461263	MG461291	GenBank
33	MTO772	<i>Neopodemia nais</i>	México	Chihuahua: 8–10 w of Santa Bárbara	MG461236	MG461264	MG461292	GenBank
34	MTO643	<i>Plesioarida palmerii arizona</i>	México	Sinaloa: El Fuerte: Sibajahui	MG461240	MG461268	MG461296	GenBank
35	MTO1209	<i>Plesioarida palmerii australis</i>	México	Querétaro: Cadereyta de Montes	MG461237	MG461265	MG461293	GenBank
36	MTO214	<i>Plesioarida palmerii australis</i>	México	Coahuila: Cuatro Ciénegas de Carranza: Tío Cándido	MG461238	MG461266	MG461294	GenBank
37	MTO235	<i>Plesioarida palmerii australis</i>	México	Coahuila: Cuatro Ciénegas de Carranza: Pozas Azules	MG461239	MG461267	MG461295	GenBank

38	MTO303	<i>Plesioarida palmerii australis</i>	México	Durango: Nombre de Dios	MG461241	MG461269	MG461297	GenBank
39	MTOH84	<i>Apodemia phycioides</i>	México	Sonora: Yécora-Cuahtémoc, Km 300-302, Los Pilares	MG461242	MG461270	MG461298	GenBank
40	ABDRIOD69	<i>Plesioarida walkeri</i>	México	Morelos	MG461243	MG461271	MG461299	GenBank
41	MTO1079	<i>Plesioarida walkeri</i>	México	Querétaro: Arroyo Seco: 3 km N de Arroyo Seco	MG461244	MG461272	MG461300	GenBank
42	MTO486	<i>Plesioarida walkeri</i>	México	Jalisco: Jamay: Jamay	MG461245	MG461273	MG461301	GenBank
43	MTO862	<i>Plesioarida walkeri</i>	México	Jalisco: Carr. 45 Aguascalientes-Leon, km 29	MG461246	MG461274	MG461302	GenBank
44	PDV94B017	<i>Emesis Lucinda</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286551	KT286244	KT286067	GenBank
45	PDV94T022	<i>Emesis mandana</i>	Ecuador	Sucumbios: Garza Cocha: Anangu, 175 km of Coca	KT286562	KT286254	KT286073	GenBank
46	MTO385	<i>Emesis sp.</i>	México	Veraacruz: Tzonapa: Limonesintla	MG461248	MG461276	MG461304	GenBank
47	MTO357	<i>Emesis sp.</i>	México	Veraacruz: : Naranjos, 8.3 km al Noreste de Rinconada	MG461303	MG461275	MG461247	GenBank
48	MTO478	<i>Emesis mandana furor</i>	México	Nayarit: Tepic: Carr. Mex. 15, 12.2 km NW de Tepic	MG461249	MG461277	MG461305	GenBank

432

433

434

435

436

437

438

439

440

441

442

443

444

445

446

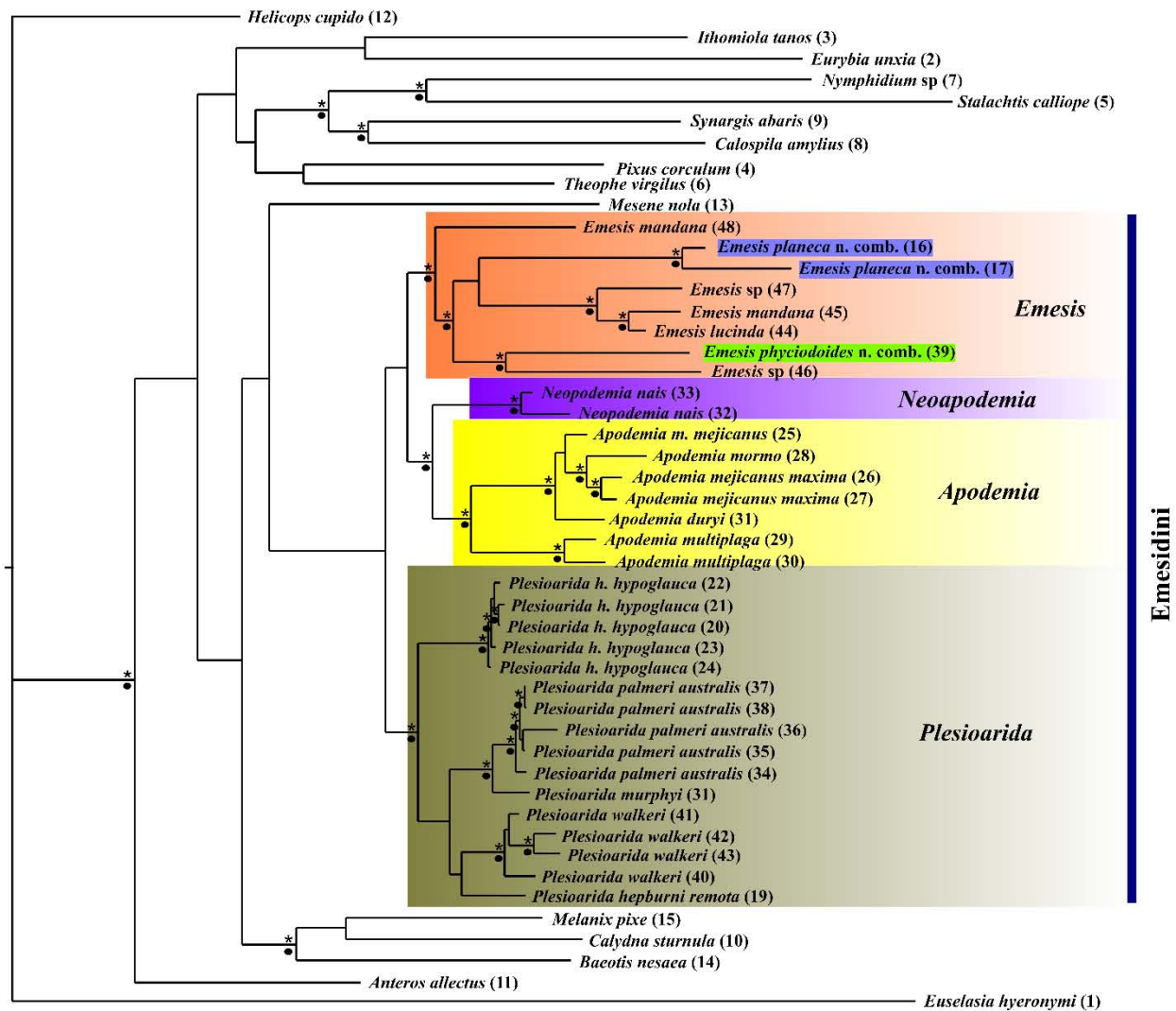
447

448

449

450 Fig. 1

451



452

453

454

455

456

457

458

459 Fig. 2

460

461

462

463

464

465

466

467

468

469

470

471

472

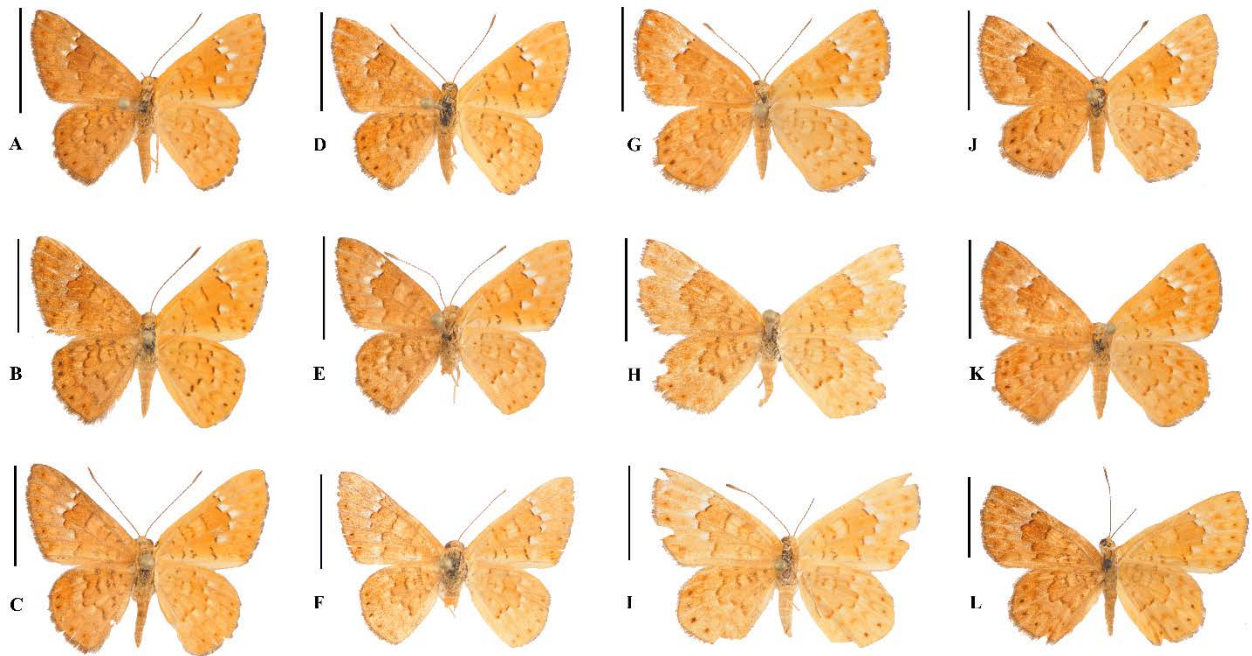
473

474

475

476

477



478

479

480 Fig. 3

481

482

483

484

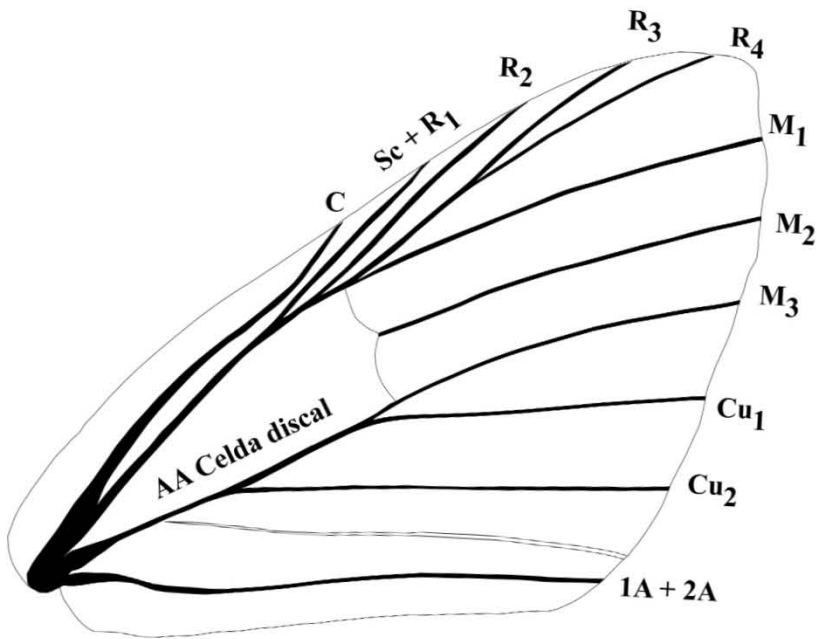
485

486

487

488

489



490

491

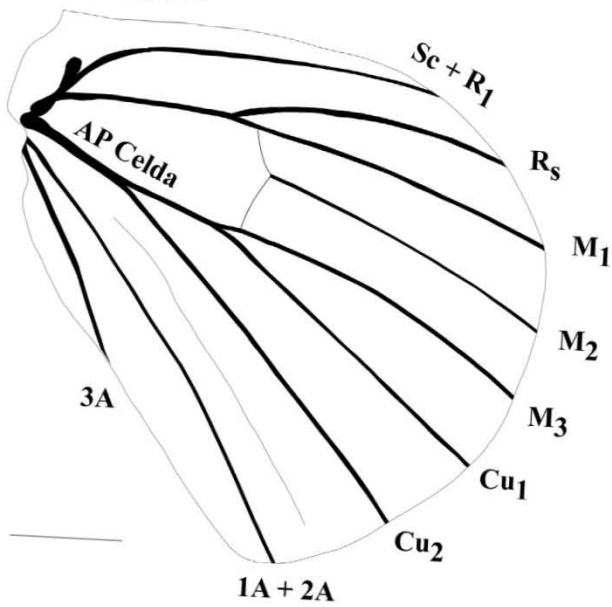
492

493

494

495

496



497

498

499

500

501 Fig. 4

502

503

504

505

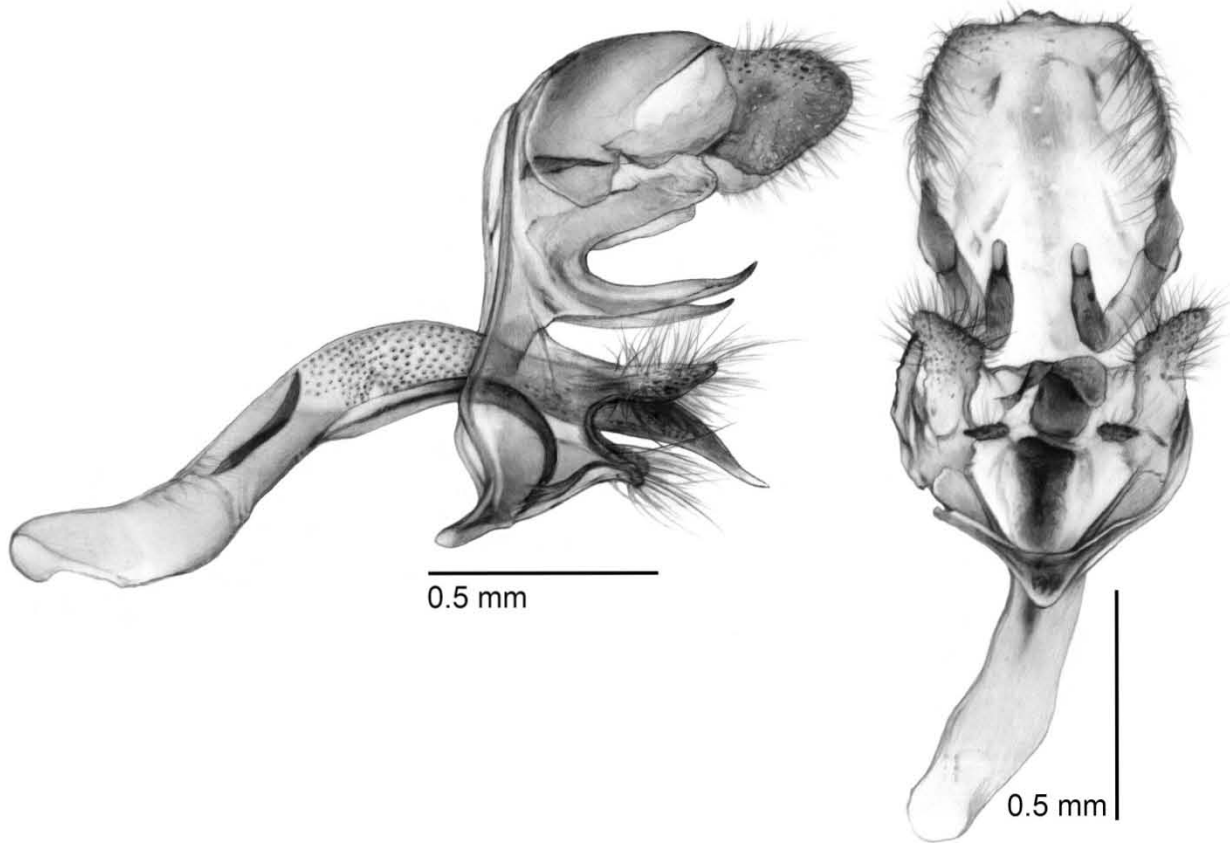
506

507

508

509

510



520

521

522 Fig. 5

523

524

525

526

527

528

529

530

531

532

533

534

535

536

537

538

539

540

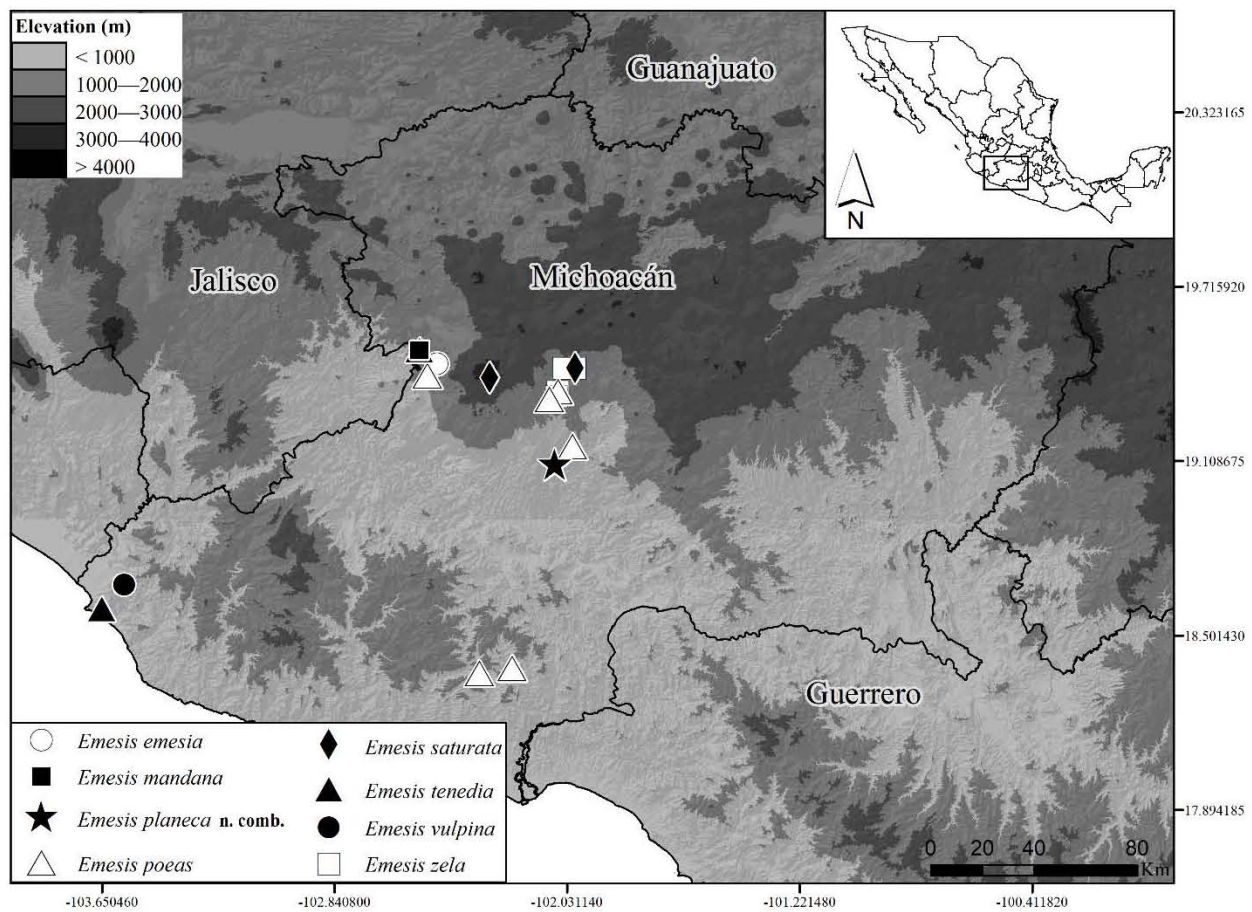


541

542

543 Fig. 6

544



545

546

547

548

549

550

551

**Sistemática de los géneros de Emesidini Seraphim, Freitas &
Kaminski, 2018 (Lepidoptera: Riodinidae)**

Artículo En prep.

Capítulo 3. Trujano-Ortega, C. J. Callaghan, M. A. Luis-Martínez, J. E. Llorente-Bousquets. A preliminary annotated checklist of Emesidini Seraphim, Freitas & Kaminski (Lepidoptera: Riodinidae: Riodininae) with a key to genera

Capítulo 3. A preliminary annotated checklist of Emesidini Seraphim, Freitas & Kaminski (Lepidoptera: Riodinidae: Riodininae) with a key to genera

Stichel (1911) describió la tribu Emesini para 100 especies de 33 géneros de riodínidos todos con cuatro venas radiales que no comparten ningún otro carácter apomórfico con otras tribus, por lo que se compuso de múltiples géneros con relaciones inciertas (Harvey, 1987). Sin embargo, Seraphim et al. (2018) propusieron que solamente *Emesis* Fabricius y *Apodemia* C. Felder & R. Felder deberían pertenecer a esta tribu con base en la evidencia molecular.

El nombre Emesini propuesto por Stichel (1911) es inválido, debido a que es el sinónimo junior para Emesini Amyote & Seville (Hemiptera), razón por la que Seraphim et al. (2018) propusieron el nombre de Emesidini Seraphim, Freitas & Kaminski. Emesidini es una tribu cuya diagnosis morfológica refiere a los siguientes caracteres de estados inmaduros: las orugas presentan pares de verrugas bien desarrollados dorsalmente o *scolus* (DeVries et al., 2004) y un cinturón de seda en la pupa que cruza la unión de los segmentos abdominales A1-A2 (Harvey, 1987). Trujano-Ortega et al. (2018) evaluaron la monofilia del género *Apodemia* y describen dos géneros que se incluyen dentro de Emesidini: *Neoapodemia* Trujano-Ortega y *Plesioarida* Trujano-Ortega & García-Vázquez.

En este estudio se presenta una clave dicotómica de identificación a nivel genérico, la lista de especies y una clasificación actualizada de la tribu Emesidini. Se incorporan los cambios taxonómicos de los taxones supraespecíficos y específicos descritos recientemente con base en los análisis filogenéticos recientes (Kaminski et al., 2017; Seraphim et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018). A la fecha, Emesidini contiene 90 especies y subespecies válidas en cuatro géneros. Se proponen dos combinaciones nuevas: *Apodemia planeca* (R. de la Maza E. & J. de la Maza E.) por *Emesis planeca* (R. de la Maza E. & J. de la Maza E.) **n. comb.** y *A. phyciodoides* (W. Barnes & Benjamin) por *E. phyciodoides* (W. Barnes & Benjamin) **n. comb.** Además, se excluyen de esta lista a *Apodemia castanea* (Prittwitz), que ahora se ubican en el género *Zabuella* Stichel en la subtribu Zabuellina Seraphim, Freitas & Kaminski (Seraphim et al., 2018) y a *Emesis guttata* Stichel que se ubica en el género *Sertania* Callaghan & Kaminski en la tribu Sertaniini Seraphim, Freitas & Kaminski. Se distingue el grupo *zela* dentro de *Emesis* por su morfología, este contiene a *E. zela* A. Butler, *E. ares* (W. H. Edwards) y *E. arnacia* Stichel.

La tribu Emesidini se distribuye en América, desde el suroeste de Canadá hasta América del Sur, excepto en Chile y Argentina. Para los géneros y las especies de la región Neártica se sigue la clasificación de Opler & Warren (2004), Pelham (2008) y Trujano-Ortega et al. (2018) y para los taxones de la región Neotropical, en especial para el género *Emesis*, se sigue la clasificación de Callaghan & Lamas (2004). Esta lista es preliminar ya que las relaciones filogenéticas al interior de los géneros que componen Emesidini aún son inciertas, algunos autores mencionan que la gran diversidad de especies dentro algunos de los géneros como *Emesis* que merecen un trabajo de revisión (DeVries, 1997; Saunders, 2010; Espeland et al., 2015; Seraphim et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018). Particularmente en el caso de *Apodemia mormo* (C. Felder & R. Felder, 1859), varios autores (Opler & Powell, 1961; Opler

& Warren, 2002; Pelham, 2008) refieren que constituye un complejo de especies compuesto por más taxones a nivel específico; sin embargo, aún no hay consenso acerca de cuántos taxones lo conforman. Por lo que el arreglo respecto a *A. mormo* se basa en Pelham (2008), que considera tentativamente que se compone de al menos tres taxones específicos.

Key to the genera of Emesidini

- 1a.- Labial palpi not exceeding head in dorsal view; scales in second segment variable, similar as wing color in ventral view; length of third segment no more than half of first segment; antennae with only dark scales in dorsal view, annulated in ventral view; wing length 12–25 mm; Mexico, Central and South America ***Emesis, not zela group***
- 1b.- Labial palpi exceeding head in dorsal view; second segment white on exterior margin, brownish at apex, third segment brownish; length of third segment at least half of first segment; antennae annulated in both views; wing length 10–18 mm; southern Canada, western USA, Mexico and Central America 2
- 2a.- Vein Sc+R1 originates at the middle of the discal cell or slightly beyond..... 3
- 2b.- Vein Sc+R1 originates in the last third of the discal cell, near cell posterior margin 4
- 3a.- Both wings with white spots in the basal and postdiscal area in dorsal view; *cornutum* present ***Apodemia***
- 3b.- Both wings dark, without white spots in dorsal view; *cornutum* absent ***Emesis, zela group (E. zela, E. ares, E. arnaxis)***
- 4a.- Wing margin of both wings with seven large black spots in ventral and dorsal view, each spot covering half of cell width; background color in ventral view orange in forewing and white in hindwing; *cornuti* formed by multiple long spines, wide and sclerotized, jointed at the base (crest like), and compressed laterally; wing length 15–18 mm; South of USA and North of Mexico ***Neoapodemia***
- 4b.- Wing margin of both wings with seven small black spots in ventral and dorsal view (sometimes faint, barely visible like in *P. walkeri*), each spot covering much less than half of cell width; if black spots cover half of cell width then both wings with similar background color in ventral view; *cornuti* formed by multiple long spines, wide and sclerotized, in separated bulbs; wing length 10–15 mm; South of USA, Mexico and Central America ***Plesioarida***

La disposición de la lista es la siguiente: los géneros se centran y no se numeran. Las especies se ordenan alfabéticamente y se numeran secuencialmente. Las subespecies se preceden por sangría y por letras minúsculas en orden alfabético. Los sinónimos de cada nivel se indican bajo cada nombre válido con un símbolo ‘=’. Solo se presenta la cita bibliográfica de cada género y sus sinónimos y se detallan las especies tipo.

Emesidini Seraphim, Freitas & Kaminski, 2018

Emesis [Fabricius], 1807

Illiger Mag. f. Insektenk. 6: 287, no. 38. Type-species: *Hesperia ovidius* Fabricius, 1793, Entomol. Syst. 3(1): 320, no. 212 (= *Papilio cereus* Linnaeus, 1767, Syst. Nat. (ed. 12) 1(2): errata; synonym), by designation of Westwood (1851), in: Gen. diurn. Lepid. 2(47): 421. I.C.Z.N. *Opinion* 232 placed this name on the *Official List of Generic Names in Zoology* as name no. 660.

= *Polystichtis* Hübner, [1819]

Verz. bekannt. Schmett. (2): 18. Type-species: *Papilio cereus* Linnaeus, 1767, Syst. Nat. (ed. 12) 1(2): errata, by designation of Scudder (1872), 4th Ann. Rep. Peabody Acad. Sci. (1871): 49.

= *Aphacitis* Hübner, [1819]

Verz. bekannt. Schmett. (2): 19. Type-species: *Papilio dyndima* Cramer, 1780, Utitl. Kapellen 3(23): 142, pl. 271, figs. G, H; (24): 174 (index) (= *Papilio lucinda* Cramer, 1775, Utitl. Kapellen 1(1): 3, pl. 1, figs. E, F; (8): 153 (index); synonym), by designation of Scudder (1875), Proc. Am. Acad. Arts Sci., Boston 10(2): 116, no. 99.

= *Tapina* Billberg, 1820

Enum. Ins. Mus. Billb.: 81. Type-species: *Hesperia ovidius* Fabricius, 1793, Entomol. Syst. 3(1): 320 (= *Papilio cereus* Linnaeus, 1767, Syst. Nat. (ed. 12) 1(2): errata; synonym), as a replacement name. Proposed to replace *Emesis* [Fabricius], 1807, erroneously thought preoccupied; a junior objective synonym of *Emesis*.

= *Nimula* Blanchard, 1840

In: Castelnau, Hist. Nat. Ins. 3: 465. Type-species: *Papilio lucinda* Cramer, 1775, Utitl. Kapellen 1(1): 3, pl. 1, figs. E, F; (8): 153 (index), by original designation.

= *Polytichthis* Agassiz, 1847

Nomencl. Zool. (4to ed.) (12) (index univ.): 304. An unjustified emendation of *Polystichtis* Hübner, [1819].

= *Nelone* Boisduval, 1870

Consid. Lépid. Guat.: 23. Type-species: *Papilio fatima* Cramer, 1780, Utitl. Kapellen 3(23): 141-142, pl. 271, fig. A (only); (24): 174 (index) (= *Papilio cereus* Linnaeus, 1767, Syst. Nat. (ed. 12) 1(2): errata; synonym), by designation of Scudder (1875), Proc. Am. Acad. Arts Sci., Boston 10(2): 225.

1. ***Emesis aerigera*** (Stichel, 1910) (*Charmona*)
2. ***Emesis adelpha*** Le Cerf, 1958
 - a) ***adelpha*** Le Cerf, 1958
 - b) ***vicaria*** Le Cerf, 1958
3. ***Emesis angularis*** Hewitson, 1870
4. ***Emesis ares*** (H. W. Edwards, 1882) (*Lemonias*)
5. ***Emesis arnaxis*** Stichel, 1928
6. ***Emesis aurimna*** (Boisduval, 1870) (*Nelone*)
7. ***Emesis brimo*** Godman & Salvin, 1889
 - a) ***brimo*** Godman & Salvin, 1889
 - b) ***progne*** (Godman, 1903) (*Symmachia*)
8. ***Emesis castigata*** Stichel, 1910

9. *Emesis cerea* (Linnaeus, 1767) (*Papilio*)
 a) *cerea* (Linnaeus, 1767) (*Papilio*), repl. name
 = *caeneus* (Linnaeus, 1767) (*Papilio*), (preocc. Linnaeus, 1758)
 = *fatima* (Cramer, 1780) (*Papilio*), in part
 = *ovidius* (Fabricius, 1793) (*Hesperia*)
 b) *cronina* Schaus, 1928
10. *Emesis condigna* Stichel, 1925
11. *Emesis cypria* C. Felder & R. Felder, 1861
 a) *cypria* C. Felder & R. Felder, 1861
 b) *capnodis* Stichel, 1911
 c) *cilix* Hewitson, 1870
 d) *guppyi* Kaye, 1904
 e) *paphia* R. Felder, 1869
12. *Emesis diogenia* Prittwitz, 1865
 = *aurelia* H. W. Bates, 1867
 = *tenedia ravidula* Stichel, 1910
13. *Emesis elegia* Stichel, 1929
14. *Emesis emesia* (Hewitson, 1867) (*Symmachia*)
 = *yucatanensis* (Godman & Salvin, 1886) (*Symmachia*)
15. *Emesis eurydice* Godman, 1903
16. *Emesis fastidiosa* Ménétriés, 1855
 = *godartii* (Boisduval, 1870) (*Nelone*)
 = *albida* Seitz, 1916
17. *Emesis fatimella* Westwood, 1851
 a) *fatimella* Westwood, 1851 repl. name
 = *fatima* (Cramer, 1780) (*Papilio*), in part.
 = *ovidius* (Fabricius, 1793), Godart, [1824]
 b) *nobilata* Stichel, 1910
18. *Emesis glaucescens* Talbot, 1929
 = *fastidiosa* var. Hewitson, 1872
 = *lucinda conformata* Stichel, 1929
19. *Emesis heterochroa* Hopffer, 1874
20. *Emesis heteroclita* Stichel, 1929
21. *Emesis lucinda* (Cramer, 1775) (*Papilio*)
 = *dyndima* (Cramer, 1780) (*Papilio*) (preocc. Cramer, 1775)
 = *lassus* (Fabricius, 1787) (*Papilio*)
 = *lucinda opaca* Stichel, 1910
22. *Emesis lacrines* Hewitson, 1870
23. *Emesis liodes* Godman & Salvin, 1886
24. *Emesis lupina* Godman & Salvin, 1886
 a) *lupina* Godman & Salvin, 1886

- = *tenedia* ab. *fasciata* Strand, 1916
- b) *melancholica* Stichel, 1916
25. *Emesis mandana* (Cramer, 1870) (*Papilio*)
- a) *mandana* (Cramer, 1870) (*Papilio*)
- = *flegia* (Fabricius, 1787) (*Papilio*) (preocc. Cramer, 1779)
- = *polymenus* (Fabricius, 1793) (*Papilio*)
- = *arminius* (Fabricius, 1793) (*Papilio*)
- = *ops* Latreille, [1813] (*Erycina*)
- = *mandane* (Hübner, [1819]) (*Polystichtis*), emend.
- b) *furor* Butler & H. Druce, 1872
- = *mandana* var. *angulariformis* Strand, 1916
26. *Emesis neemias* Hewitson, 1872
27. *Emesis orichalceus* Stichel, 1916
28. *Emesis ocypore* (Geyer, 1837) (*Polystichtis*)
- a) *ocypore* (Geyer, 1837) (*Polystichtis*)
- = *samius* Seitz, 1916
- b) *aethalia* H. W. Bates, 1868
- = *olivae* Butler & H. Druce, 1872
- c) *zelotes* Hewitson, 1872
29. *Emesis phyciodoides* Barnes & Benjamin, 1924 (*Apodemia*) **n. comb.**
30. *Emesis planeca* (R. de la Maza E. & J. de la Maza E., 2017) (*Apodemia*) **n. comb.**
31. *Emesis poeas* Godman, 1901
32. *Emesis russula* Stichel, 1910
33. *Emesis satema* (Schaus, 1902) (*Symmachia*)
34. *Emesis saturata* Godman & Salvin, 1886
35. *Emesis sinuata* Hewitson, 1877
36. *Emesis spreta* H. W. Bates, 1868
37. *Emesis tegula* Godman & Salvin, 1886
38. *Emesis temesa* (Hewitson, 1870) (*Symmachia*)
- a) *temesa* (Hewitson, 1870) (*Symmachia*)
- = *emesina* Staudinger, [1877]) (*Symmachia*)
- b) *peruviana* (Lathy, 1904) (*Symmachia*)
39. *Emesis tenedia* C. Felder & R. Felder, 1861
40. *Emesis toltec* Reakirt, 1866
41. *Emesis vimena* Schaus, 1928
- = *tristis* Stichel, 1929
42. *Emesis vulpina* Godman & Salvin, 1886
43. *Emesis xanthosa* (Stichel, 1910) (*Charmona*)
44. *Emesis zela* Butler, 1870
- a) *zela* (Butler, 1870)
- = *zela aureola* Stichel, 1926
- b) *cleis* (H. W. Edwards, 1882) (*Lemonias*)

Apodemia C. Felder & R. Felder, 1865

Reise Novara Zool. (2): 302. Type-species: *Lemonias mormo* C. Felder & R. Felder, 1859, Wien. Entomol. Montaschr. 3(9): 271, no. 19, by designation of Stichel (1911), in: Wytzman, Genera Ins. 112(B): 285, 287.
= *Chrysobia* Boisduval, 1869
Annls. Soc. Entomol. Belg. 12: 52. Type-species: *Chrysobia mormonia* Boisduval, 1869, Annls. Soc. Entomol. Belg. 12: 52 (= *Lemonias mormo* C. Felder & R. Felder, 1859, Wien. Entomol. Montaschr. 3(9): 271, no. 19; synonym), by original designation.

45. *Apodemia duryi* (W. H. Edwards, 1882) (*Lemonias*)
46. *Apodemia mejicanus* (Behr, 1865) (*Nemeobius*)
a) *deserti* W. Barnes & McDunnough, 1918
b) *maxima* (Weeks, 1891) (*Lemonias*)
c) *mejicanus* (Behr, 1865) (*Nemeobius*)
d) *pueblo* J. Scott, 1998

47. *Apodemia mormo* (C. Felder & R. Felder, 1859) (*Lemonias*)
a) *autumnalis* Austin, 1998
b) *cythera* (W. H. Edwards, 1873) (*Lemonias*)
c) *langei* J. A. Comstock, 1939
d) *mormo* (C. Felder & R. Felder, 1859) (*Lemonias*)
= *dumeti* (Behr, 1865) (*Nemeobius*)
= *mormonia* (Boisduval, 1869) (*Chrysobia*)
e) *parva* Austin, 1998
f) *tuolumnensis* Opler & Powell, 1962

48. *Apodemia multiplaga* Schaus, 1902
49. *Apodemia virgulti* (Behr, 1865) (*Nemeobius*)
a) *arenaria* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
b) *davenporti* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
c) *dialeuca* Opler & Powell, 1962
d) *dialeucoides* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
e) *mojavelimbus* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
f) *nigrescens* J. Emmel & T. Emmel, 1998
g) *peninsularis* J. Emmel, T. Emmel & Pratt, 1998
h) *pratti* J. Emmel & T. Emmel, 1998
i) *virgulti* (C. Felder & R. Felder, 1865) (*Nemeobius*)
= *sonorensis* C. Felder & R. Felder, 1865

Neoapodemia Trujano-Ortega, 2018

ZooKeys 729: 74-76, figs. 2-6. Type-species: *Chrysophanus nais* W. H. Edwards, 1877, Trans. Am. Entomol. Soc. 5(3/4): 291-292, by designation of Trujano-Ortega et al. (2018) in Zookeys 729: 61-85.

= *Polystigma* Godman & Salvin, [1886]
Biol. Centr. Amer. Entomol. Soc. Lepid. Rhop. 1(45): 469. Type-species: *Chrysophanus nais* W. H. Edwards, 1877, Trans. Am. Entomol. Soc. 5(3/4): 291-292, by monotypy. Preoccupied by *Polystigma* Kraatz, 1880, Dtsche. Entomol. Z. 24(2): 191.

50. *Neoapodemia chisosensis* (H. Freeman, 1964) (*Apodemia*)
51. *Neoapodemia nais* (W. H. Edwards, 1877) (*Chrysophanus*)

Plesioarida Trujano-Ortega & García-Vázquez, 2018

ZooKeys 729: 68-73, figs. 2-6. Type-species: *Apodemia walkeri* Godman & Salvin, [1886], Biol. Centr. Amer., Lepid. Rhop. 1(45): 468, no. 6, by designation of Trujano-Ortega et al. (2018) in Zookeys 729: 61–85.

- 51. *Plesioarida hepburni* (Godman & Salvin, 1886) (*Apodemia*)
 - a) *hepburni* (Godman & Salvin, 1886) (*Apodemia*)
 - b) *remota* (Austin, 1998) (*Apodemia*)
- 52. *Plesioarida hypoglauca* (Godman & Salvin, 1878) (*Lemonias*)
 - a) *hypoglauca* (Godman & Salvin, 1878) (*Lemonias*)
 - b) *wellingi* (Ferris, 1985) (*Apodemia*)
- 53. *Plesioarida murphyi* (Austin, 1988) (*Apodemia*)
- 54. *Plesioarida palmerii* (W. H. Edwards, 1870) (*Lemonias*)
 - a) *palmerii* (W. H. Edwards, 1870) (*Lemonias*)
= *marginalis* (Skinner, 1920) (*Lemonias*)
 - b) *aizona* (Austin, 1988) (*Apodemia*)
 - c) *australis* (Austin, 1988) (*Apodemia*)
- 55. *Plesioarida selvatica* (de la Maza & de la Maza, 2017) (*Apodemia*)
- 56. *Plesioarida walkeri* (Godman & Salvin, 1886) (*Apodemia*)

References

- Callaghan, C. J. & G. Lamas. 2004. Riodinidae. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea, En: Heppner, J. B. (Ed). Atlas of Neotropical Lepidoptera. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, Florida, USA. 1–162.
- DeVries, P. J. 1997. The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. II: Riodinidae. Princeton Univ. Press, New Jersey. 288 Pp.
- DeVries, P. J., B. C. Cabral & C. M. Penz. 2004. The early stages of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae): myrmecophily, a new caterpillar ant-organ and consequences for classification. Milwaukee Public Museum Contributions to Biology and Geology. 102: 1–13
- Espeland, M., J. P. Hall, P. J. DeVries, D. C. Lees, M. Cornwall, Y. F. Hsu, L. W. Wu, D. L. Campbell, G. Talavera, R. Vila, S. Salzman, S. Ruehr, D. J. Johman & N. Pierce. 2015. Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). Molecular Phylogenetics and Evolution. 93: 296–306.
- Harvey, D. J. 1987. The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera). PhD Dissertation, University of Texas at Austin, Texas, USA, 215 Pp.

- Kaminski, L. A., C. J. Callaghan, N. Seraphim, L. M. Magaldi, L. Volkmann & A. Freitas. 2017. *Sertania* gen. nov., a new genus of butterflies (Lepidoptera: Riodinidae) from the South American dry diagonal. *Zootaxa*. 4312: 165–179.
- Opler, P. & J. A. Powell. 1961. Taxonomic and distributional studies on the Western components of the *Apodemia mormo* complex (Riodinidae). *Journal of Lepidopterists Society*. 15: 145–171.
- Opler, P. A. & A. D. Warren. 2002. *Butterflies of North America. 2. Scientific names list for butterfly species of North America, North of Mexico*. Fort Collins, Colorado, USA: Gillette Museum Publications.
- Opler, P. A. & A. D. Warren. 2004. *Butterflies of North America. 4. Scientific names list for butterfly species of North America, North of Mexico*. Fort Collins, Colorado, USA: Gillette Museum Publications. 82 pp.
- Pelham, J. P. 2008. A catalogue of the butterflies of the United States and Canada with a complete bibliography of the descriptive and systematic literature. *The Journal of Research on the Lepidoptera*. 40: 1–652.
- Saunders, J. W. 2010. *Molecular Phylogenetics of the Riodinidae (Lepidoptera)*. PhD Dissertation, University of Florida, USA. 94 Pp.
- Seraphim, N., L. A. Kaminski, P. J. DeVries, C. Penz, C. Callaghan, N. Wahlberg, K. L. Silva-Brandão & A. V. Freitas. 2018. Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology*. 43: 407–425.
- Stichel, H. 1911. *Genera Insectorum: Lepidoptera Rhopalocera, Fam., Riodinidae, Introduction et Subfam., Riodinae*. Desmet-Verteneuil, Brussels, Belgium.
- Trujano-Ortega, M., U. O. García-Vázquez, C. J. Callaghan, O. Ávalos-Hernández, A. Luis-Martínez & J. E. Llorente-Bousquets. 2018. Two new genera of metalmark butterflies of North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae). *ZooKeys*. 729: 61–85.

Discusión general

MODIFICACIONES RECIENTES EN LAS CLASIFICACIONES DE PAPILIONOIDEA

El progreso alcanzado actualmente en la sistemática se debe al establecimiento de la teoría y métodos filogenéticos desde la década de 1960 (Hennig, 1966), que promovió hipótesis que se explican mediante las relaciones de parentesco entre los organismos. Estos esquemas de clasificación permiten hacer predicciones acerca de diversas características morfológicas, conductuales o biogeográficas de los organismos (*v. gr.* Hall, 2003; Espeland et al., 2015; Hall, 2018; Seraphim et al., 2018; Kawahara et al., 2018).

Se considera que dentro de los insectos el grupo de los lepidópteros diurnos es uno de los mejor estudiados tanto a nivel nacional como global (Vane-Wright & Ackery, 1984; Boggs et al., 2003; Llorente et al., 2014; Hall, 2018). Sin embargo, el esquema de clasificación continúa modificándose a niveles jerárquicos supraespecíficos, como superfamilias, familias, tribus y subtribus al cambiar las hipótesis de relación entre los diferentes clados y generarse niveles nuevos (de Jong et al., 1996; Caterino et al., 2001; Wahlberg et al., 2003, 2005; Braby et al., 2006; Peña et al., 2006; Wahlberg et al., 2009; Mutanen et al., 2010; Kawahara y Breinholt, 2014; Wahlberg et al., 2014; Breinholt et al., 2018; Espeland et al., 2018; Seraphim et al., 2018; Toussaint et al., 2018). De igual modo, géneros que se consideraban estables ahora muestran problemas taxonómicos sin resolver y una diversidad mayor al contener especies morfológicamente indistinguibles (Hall & Harvey, 2001; Willmott et al., 2001; Harvey & Hall, 2002; Warren et al., 2008, 2009; Peña et al., 2010; Zacca et al., 2013; Cong & Grishin, 2014; Shiraiwa et al., 2014; Espeland et al., 2015; Janzen & Hallwachs, 2016; Kaminski et al. 2017; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Espeland et al., 2018; Seraphim et al., 2018; Toussaint et al., 2018; Freitas et al., 2018). Incluso, aún existen muchas especies por describir, principalmente en la región Neotropical y en las familias Hesperiiidae, Nymphalidae, Lycaenidae y Riodinidae (Lamas, 2004; Ortíz-Acevedo & Willmott, 2013; Kawahara & Breinholt, 2014; Janzen & Hallwachs, 2016; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Hall, 2018; Seraphim et al., 2018).

Es evidente el cambio de paradigma en las hipótesis de relación en función de la evidencia empleada, que está íntimamente ligada al avance tecnológico en la microscopía y secuenciación molecular. Esto permite la obtención de caracteres morfológicos con mayor resolución (*v. gr.* Harvey, 1987; Hall, 2003; Tilley et al., 2002; Freitas & Brown, 2004;

Trujano-Ortega et al., 2015, Apéndice 1; Bálint et al., 2012, 2018; Llorente & Castro, 2018; Hall, 2018; van Eldijk et al., 2018; Llorente et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1 y 2) y de caracteres moleculares, desde un solo marcador genético hasta con secuenciación masiva, así como en la capacidad de análisis de los mismos (v. gr. de Jong et al., 1996; Campbell et al., 2000; Caterino et al., 2001; Wahlberg et al., 2003, 2005; Warren, 2008; Breinholt & Kawahara, 2013; Breinholt et al., 2018; Espeland et al., 2018; Seraphim et al., 2018; Toussaint et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1 y Capítulo 2).

Ante la propuesta de una gran cantidad de modificaciones en los sistemas de clasificación existentes, y a que la monofilia de la mayoría de los géneros de mariposas se asume en lugar de cuestionarse (Hall, 2018), vale la pena examinar las posturas que se toman al proponer taxones supraespecíficos (*lumper vs. splitter*), en la que una de ellas tiende a unificar y la otra a separar bajo diferentes criterios (Talavera et al., 2013). Además, es relevante considerar si las separaciones o uniones de taxones se tratan de un artefacto metodológico en función de la evidencia o análisis empleados, o bien, constituyen categorías que reflejan las relaciones evolutivas de los organismos. Por tanto, es necesario incluir evidencia de distintas fuentes y métodos distintos.

Las aportaciones mayores de esta tesis y que son los ejes que dirigen esta discusión, fueron la propuesta de dos géneros nuevos dentro de la familia Riodinidae, *Plesioarida* y *Neoapodemia*; la estabilidad de *Apodemia* al reubicar a dos especies en el género *Emesis*, así como un primer acercamiento a las relaciones filogenéticas de cada uno de ellos. Esta tesis evidenció varias ausencias en el conocimiento sistemático de la tribu Emesidini; así como el sesgo existente en la distribución espacial, aspectos ecológicos y en los caracteres y criterios empleados en el estudio de las mariposas diurnas de México. Finalmente, se integró la lista actualizada de la clasificación de las especies de Emesidini y una clave de identificación de los cuatro géneros que la integran.

DESCRIPCIÓN DE TAXONES NUEVOS

Las familias que componen Papilionoidea han tenido un avance diferencial en el conocimiento de su taxonomía y sistemática, de tal modo que en los últimos 18 años se han descrito 55 géneros nuevos en el mundo, que se agrupan en cuatro de las seis familias de mariposas diurnas. Riodinidae presenta 30 géneros nuevos (55%); en contraste con

Nymphalidae que presenta 10 (18%), HesperIIDae ocho (14%) y Lycaenidae siete (13%). Papilionidae y Pieridae no registran ningún género nuevo en las últimas dos décadas (Hall, 2000, 2001, 2002 a, b, 2003; Hall & Harvey, 2001, 2002a; Warren, 2001; Bálint, 2002; Vane-Wright et al., 2002; Bálint & Salazar, 2003; Freitas, 2003; Hall & Callaghan, 2003; Freitas & Peña, 2006; Penz & DeVries, 2006; Hall, 2007; Austin, 2008; Bálint & Faynel, 2008; Austin & Warren, 2009; Larsen & Congdon, 2011; Turland et al., 2012; Freitas et al., 2013; Talavera et al., 2013; Zacca et al., 2013; Nakahara et al., 2015; Zhu et al., 2016; Müller, 2017; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Kaminski et al., 2017; Vargas, 2017; Bálint et al., 2018; Dong et al., 2018; Freitas et al., 2018; Seraphim et al., 2018; Silva et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1).

A diferencia de taxones con caracteres establecidos y aceptados para su clasificación como las angiospermas, donde los caracteres florales constituyen la base de la clasificación de las familias y géneros principales (PPG I, 2016), en otros grupos de plantas (*v. gr.* Pteridophyta, Christenhusz & Chase, 2018) y varios grupos de insectos en los que se incluye Lepidoptera, no hay un consenso acerca de los caracteres morfológicos o moleculares informativos en la taxonomía a estos niveles jerárquicos. Por ende, hay cambios en las demarcaciones de las categorías y un aumento notorio en el número de subfamilias, tribus y géneros (PPG I, 2016; Schuettpelez et al., 2018, Seraphim et al., 2018; St. Laurent et al., 2018). Schuettpelez et al. (2018) afirman que el aumento en el número de familias y géneros de helechos es un resultado natural del progreso taxonómico y una mejor comprensión de las relaciones filogenéticas, lo que muy probablemente sucede con Riodinidae que es la familia de la que se conoce menos de su biología, ecología y sistemática (Harvey, 1987; Hall & Harvey, 2002b) y con más géneros descritos en los últimos 20 años.

La evidencia molecular y su velocidad rápida de análisis aporta otra dimensión a la exploración de la sistemática de la biodiversidad, tanto en el reconocimiento de especies crípticas (*v. gr.* Janzen & Hallwachs, 2016; Miller et al., 2016) como en la reconstrucción filogenética (*v. gr.* Espeland et al., 2015, 2018; Toussaint et al., 2018). La fluctuación en el número y tamaño de las categorías taxonómicas supraespecíficas (*v. gr.* Kaminski et al., 2017; Seraphim et al., 2018; St. Lauren et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1 y Capítulo 2) puede ser una consecuencia de la inclusión de esta evidencia en los análisis; aunque en el caso de Papilionoidea, parece no ser un factor determinante, ya que de los 55

géneros nuevos, solo 11 de ellos (20%) se proponen con caracteres morfológicos y moleculares, siempre bajo la idea de contrastar e integrar la evidencia; y solo Seraphim et al. (2018) proponen cuatro géneros nuevos de Riodinidae (7%), únicamente con evidencia molecular. El resto de géneros nuevos en Papilionoidea se describen solo con caracteres morfológicos. Al analizar los distintos estudios en los que se describen géneros nuevos en Papilionoidea se pueden reconocer algunas de las causas por las que permanecían desconocidos. Estas dependen de características propias de las especies (*v. gr.* biología, historias de vida, estadios de desarrollo, variación, diversidad y crípsis); o bien, de factores externos (*v. gr.* muestreo, técnicas de recolecta adecuadas, historia del grupo, especialistas y caracteres).

CAUSAS DEL DESCONOCIMIENTO TAXONÓMICO

La revisión de los trabajos donde se proponen géneros nuevos de Papilionoidea, evidenció la información incompleta en la historia taxonómica, lo que debe considerarse clave para detectar grupos que requieran una revisión profunda en el futuro, y así evitar el retraso en el conocimiento de la sistemática de las mariposas. Estas condiciones están relacionadas con la diversidad que presentan, el desconocimiento de la variación, la historia taxonómica y especialmente, la exploración limitada de los caracteres (Hall, 2000, 2001, 2002 a y b, 2003, 2007; Hall & Harvey, 2001, 2002a; Warren, 2001; Bálint, 2002; Vane-Wright et al., 2002; Bálint & Salazar, 2003; Freitas, 2003; Hall & Callaghan, 2003; Freitas & Peña, 2006; Penz & DeVries, 2006; Austin, 2008; Bálint & Faynel, 2008; Austin & Warren, 2009; Larsen & Congdon, 2011; Turland et al., 2012; Freitas et al., 2013; Talavera et al., 2013; Zacca et al., 2013; Zhu et al., 2016; Castro & Llorente, 2017; Kaminski et al., 2017; Müller, 2017; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Vargas, 2017; Bálint et al., 2018; Dong et al., 2018; Freitas et al., 2018; Llorente et al., 2018; Nakahara et al., 2018; Seraphim et al., 2018; Silva et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1).

DESCONOCIMIENTO POR CAUSA DE LA BIOLOGÍA DE LAS ESPECIES

Las características asociadas a los taxones que complican su reconocimiento son:

1) *grupos muy diversos que suelen tener distribuciones amplias*, como la subtribu Euptychiina (Nymphalidae: Satyrinae), que contiene a *Euptychia*, el género más diverso

(Nakahara et al. 2015). Lo mismo sucede con Eumaeini (Lycaenidae: Theclinae) (Bálint, 2002; Bálint & Salazar, 2003); Heteropterinae y Eudaminae (Hesperiidae) (Warren, 2001; Austin, 2008), y en Riodinidae las tribus Nymphidiini, Riodinini y el género *Apodemia* y *Plesioarida* en Emesidini (Seraphim et al., 2018; Hall, 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1 y Capítulo 2).

2) *Fenotipos similares, ya sea porque constituyen especies o géneros crípticos o bien porque forman parte de anillos miméticos*, en donde las relaciones no son fáciles de esclarecer porque el fenotipo alar suele presentarse en otros grupos. En el primer caso, las especies presentan variación intraespecífica, pero homogeneidad morfológica entre especies e incluso entre géneros, a veces con colores pardos o patrones alares muy uniformes y con pocos elementos que varían (v. gr. Nymphalidae, Satyrinae: *Cyllopsis*, *Cisia*, *Euptychia*; Lycaenidae: Theclinae, Eumaeini y Polyommatainae; Riodinidae, Emesidini: complejo *mormo* en *Apodemia*; Nymphidiini: *Synargis*, *Juditha*, *Nymphidium*, *Catocyclotis*, *Sanguinea*; Riodinini: *Pheles*; Erebididae: Arctiinae; Geometridae: Ennominae; Nymphalidae: Nymphalinae; Hesperiidae: Hesperinae) (Opler & Powell, 1961; Bálint, 2002; Peña & Lamas, 2005; Nakahara et al., 2015; Hall, 2018). Lo mismo sucede en la tribu Moncini (Hesperiidae) (Turland et al., 2012), que son mariposas pequeñas, altamente diversas, pero con patrones marrones. En el segundo caso, las especies de géneros y familias diferentes pertenecen a anillos miméticos, lo que solo es posible establecer si se observa la interacción modelo-mimo-depredador en simpatria (v. gr. *Taxiarchis*, Miletinae, Lycaenidae, Müller, 2017; *Elzunia*, Nymphalidae, Le Crom et al., 2018). Pratt et al. (2011), indican que el complejo de *A. mormo* muy probablemente sea mimético de *Euphydryas* (Nymphalidae), el cual es tóxico, no palatable y se distribuye en la misma área geográfica. En algunos casos, suceden ambas condiciones, como Preponini (Nymphalidae) que son crípticas y además miméticas en su vista ventral (Ortíz-Acevedo & Willmott, 2013; Ortíz-Acevedo et al., 2017).

3) *Estenoicidad*. La presencia y actividad de los organismos se restringe en el espacio y el tiempo en función de sus requerimientos. La restricción se manifiesta en función de diversos factores como las estaciones del año, actividad diferencial diaria, tipos de vegetación, altitud, grado de conservación del hábitat, plantas de alimentación o sustratos. Algunas especies de Eudaminae (Hesperiidae) presentan hábitos crepusculares o nocturnos, donde su presencia solo se detecta por el sonido que producen con las alas, similar a los

colibríes (Austin, 2008). Otras especies requieren altitudes mayores (*hilltops*) para exhibir conductas de búsqueda de pareja y/o cópula; o bien altitudes menores para el forrajeo y la oviposición (Warren, 2001; Bálint & Wojtusiak, 2000; Freitas & Peña, 2006; Robbins, 2010; Müller, 2017; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Arellano-Covarrubias et al., 2018; Hall, 2018).

Las especies estenoicas se presentan en diferentes grupos de Papilionoidea; sin embargo, es una condición constante en Riodinidae, con especies que presentan densidades poblacionales bajas, de actividad restringida a microhábitats especiales y lapsos determinados en el día, a menudo crepusculares (Harvey, 1987; DeVries, 1997; Arellano-Covarrubias et al., 2018). La estenoicidad se presenta en los diferentes estados del desarrollo. Pratt et al. (2011) señalan que la mayoría de las larvas de riodínidos se alimentan durante la noche y se ocultan la mayor parte del día, para evitar los parásitos y depredadores. Lo mismo ocurre en otros papilionoideos.

Las orugas del complejo de *Apodemia mormo* son específicas de *Eriogonum* (Polygonaceae) y se alimentan durante el día, exclusivamente en días nublados y fríos, cuando las condiciones son similares a las que ocurren en el crepúsculo justo antes del amanecer o después del atardecer. Pratt et al. (2011) mencionan que las larvas en cautiverio tardan 200 días en madurar, por lo que parece que su desarrollo dura un año completo. Los primeros estadios de la larva presentan diapausa dentro del huevo mientras dura el invierno y diapausa facultativa hasta el siguiente período de lluvias.

Los resultados de esta tesis brindan información al conocimiento de los patrones fenológicos, altitudinales y de distribución de las especies de *Apodemia*, *Plesioarida* y *Neoapodemia* (Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1; Trujano-Ortega et al.), pero también de géneros cercanamente relacionados como *Emesis*, en el que se re ubicaron algunas especies (*E. planeca* y *E. phyciodoides*; Capítulo 2) y géneros que fungieron como grupos externos, tal es el caso de *Theope villai*, que muestra preferencia por los bosques subhúmedos y habita en el límite superior del bosque tropical subperennifolio y los intervalos inferior y medio del bosque mesófilo de montaña (Trujano-Ortega et al., 2015, Apéndice 1).

SESGOS DEL MUESTREO Y SUS CONSECUENCIAS

Los factores ajenos a la biología de las especies que inciden en su sistemática se vinculan con el avance en el conocimiento que se tiene de ellos. En este sentido el muestreo

taxonómico, espacial y temporal, resulta crucial como fuente de información primaria; desde luego también el progreso en la exploración de sus caracteres con la finalidad de comparar y reconstruir las relaciones filogenéticas. La rareza de los organismos idealmente debe registrarse y reflejarse en las muestras analizadas; sin embargo, es posible que la insuficiencia de muestreo genere una rareza artificial que se explica por la exploración baja o nula de las áreas geográficas, la ausencia de métodos y criterios de recolecta adecuados, así como la carencia de toma de datos ecológicos, conductuales y genéticos que permitan conocer más el grupo.

Existen inventarios faunísticos sistemáticos con un nivel de conocimiento aceptable de la fauna de mariposas diurnas (*v. gr.* Cockpit, Jamaica, Turland et al., 2012; Guanacaste, Costa Rica, Janzen & Hallwachs, 2016; Los Loxicha, Oaxaca, México, Luis et al., 2016; Arellano Covarrubias et al., 2018). Sin embargo, estos aún exhiben cierto grado de desconocimiento de los aspectos ecológicos, biológicos, de estadios de desarrollo y/o diversidad genética; ya que son datos que no suelen registrarse en la mayoría de los inventarios. La región Neotropical se destaca como una de las áreas más diversas y menos exploradas, en comparación con las regiones templadas del Neártico y Paleártico (Freitas & Peña, 2006; Austin, 2008; Freitas et al., 2012; Turland et al., 2012; Freitas et al., 2013; Hall, 2018; Seraphim et al., 2018). Lo mismo sucede con las zonas desérticas de México, que presentan exploración escasa, pero gran cantidad de especies endémicas estenoicas (Bálint & Salazar, 2003; Luis et al., 2016; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1 y Capítulo 2).

El género endémico *Atlanteuptychia* (Nymphalidae: Satyrinae), asociado con áreas muy conservadas del bosque Atlántico en Brasil (Freitas & Peña, 2006), es un buen ejemplo de la relevancia de emplear los métodos de recolecta adecuados en los microhábitats apropiados. En un período de 20 años solo existían cuatro especímenes conocidos en colecciones en todo el mundo; sin embargo, al realizar búsquedas dirigidas se reunieron 12 especímenes adultos en un período de 15 meses mediante el empleo de trampas con fermento de fruta en descomposición. Contrario a lo que se pensaba, once de los especímenes se recolectaron en trampas colocadas a grandes alturas en el dosel, lo que reitera la importancia de buscar en los sitios apropiados. Finalmente, a pesar de ser un género con baja densidad poblacional, contar con un poco de conocimiento previo del grupo o de géneros cercanos optimiza la búsqueda, se registra la variación, se da certeza de la rareza del grupo y se

aprovechan mejor los recursos destinados al trabajo de campo. Esto ocurre también en muchos géneros de Riodinidae incluyendo *Apodemia*, *Plesioarida*, *Neoapodemia* como se demostró en esta tesis.

Arellano-Covarrubias et al. (2018) realizaron un estudio enfocado a registrar Riodinidae, mencionan que *Apodemia multiplaga* y *Plesioarida walkeri* se registraron en transectos ruderales; los machos acuden a la arena húmeda, mientras que las hembras prefieren las inflorescencias. No obstante, el muestreo hecho en esta tesis, en zonas áridas y semiáridas a lo largo de México, mostró que estas especies se ubican a alturas diferentes en sustratos distintos en función de la actividad que realizan, como forrajeo o territorialidad. No fue posible observar cópulas ni oviposiciones, a pesar de la búsqueda intensa y extensa que se hizo. En el caso de *Apodemia*, es notoria su asociación estrecha con la planta de alimentación (*Eriogonum* sp.), por lo que vuela a estratos bajos. Habita zonas desérticas con matorral, donde los vientos suelen ser muy fuertes, por lo que se observa a las hembras sujetas a las ramas del *Eriogonum* y a los machos sujetos a piedras en el piso. A los individuos de *Plesioarida* (*P. murphyi*, *P. walkeri* y *P. palmerii*) frecuentemente se les observa exhibiendo patrullajes de territorialidad a alturas elevadas (5 m) en mesquites o Acacias, que son las plantas de alimentación. También se les registró forrajeando en inflorescencias en estratos bajos y libando sales en arena húmeda o en trampas de urea. Ambas actividades se realizan en los períodos donde la temperatura del día es más elevada (12:00-14:00 hrs.), aunque en zonas muy calientes como en los desiertos de Baja California y Sonora, se les observó hasta las 19:00 hrs. (Trujano-Ortega et al.).

El material de *Apodemia* en las colecciones nacionales e internacionales era escaso, incluso en las áreas donde la fauna de mariposas se ha estudiado de manera sistemática por grupos de taxónomos especializados, como en Yucatán (Martínez-Noble et al., 2015), Morelos (Luna-Reyes et al., 2008, 2010), Estado de México (Hernández-Mejía et al., 2008) y Oaxaca (Luis et al., 2016). Esta investigación reveló que es posible incrementar el conocimiento de géneros estenoicos con trabajo de campo dirigido y conocimiento previo de sus preferencias abióticas y bióticas, lo que permite recabar la variación y mejorar la comprensión de sus límites morfológicos y de distribución, de la proporción de sexos, los comportamientos intra e interespecíficos y la diversidad genética. Todo esto constituye una fuente de información invaluable para el discernimiento de las especies y los géneros.

El caso de *Theope*, que fungió como uno de los grupos externos, se presenta continuamente en el estudio de los riodínidos de México. Este género que es uno de los más ricos, incluye especies raras, con densidades poblacionales bajas y hábitos poco comunes, lo que resulta en una representación deficiente en las colecciones científicas; como en el caso de *T. villai* que se describió a partir de un solo ejemplar macho (Beutelspacher, 1981; Hall, 1999; Trujano-Ortega et al., 2015, Apéndice 1). La insuficiencia de especímenes imposibilitó estudios de variación morfológica, estacionalidad, distribución geográfica y hábitat. Sin embargo, la revisión de los ejemplares en las colecciones científicas nacionales más importantes y el trabajo de campo reciente, permitió obtener una serie significativa de ejemplares para reportar la variación morfológica de ambos sexos, así como su ecología, estacionalidad de imagos y distribución geográfica. El mismo caso se presentó con *Emesis planeca* y *E. phyciodoides* (Trujano-Ortega et al., 2018 y Capítulo 2). Aun así, la información acerca de las plantas de alimentación o interacciones interespecíficas (mirmecofilia) se desconocen, lo que revela que aún se puede aportar información acerca de diversos aspectos biológicos y taxonómicos de estos géneros; sobre todo de los grupos raros o de las regiones poco exploradas (Trujano-Ortega et al., 2015, Apéndice 1; Capítulo 2).

Riodinidae es una familia con requerimientos restringidos en la que muchas de sus especies son raras en el tiempo y el espacio (DeVries, 1997), por lo que incluso los trabajos faunísticos exhaustivos presentan una visión parcial de la fauna de Riodinidae. Hall (2018) menciona que para su revisión de Nymphidiina realizó 20 meses de trabajo de campo dirigido a lo largo de 26 años en los que recopiló información para más de la mitad de las especies de la subtribu, lo que es una tarea monumental. Dadas estas razones y lo hallado en esta tesis, es mandatorio continuar con estudios faunísticos sistemáticos que incluyan búsquedas dirigidas de los organismos en función de las actividades que realizan (*v. gr.* forrajeo, cópula, territorialidad, oviposición, interacciones interespecíficas) y métodos de recolecta adecuados en los que se tomen datos ecológicos, historias de vida y genéticos con el fin de incrementar el conocimiento de la historia natural de la familia y evitar sesgos y conclusiones parciales acerca de su taxonomía y sistemática.

El reconocimiento de la variación influye en la identificación y delimitación correctas de especies y taxones superiores. El establecimiento de las sinapomorfías se complica cuando existe gran cantidad de fenotipos diferentes (*v. gr.* Riodinidae: Nymphidiina; Hall, 2018) o

el caso contrario, donde la variación intragenérica y la homogeneidad morfológica entre géneros oculta su reconocimiento (v. gr. Lycaenidae: Polyommatainae: *Polyommatus*, Talavera et al., 2013; Nymphalidae: *Euptychia*, *Atlanteuptychia*, *Cyllopsis*, y *Paramacera*, Freitas & Peña, 2006; Nakahara et al., 2015; Nymphalidae: Charaxinae: *Zaretis* y *Phantos*, Silva et al., 2018; Riodinidae: Emesidini: *Emesis*, *Apodemia*, *Plesioarida*, y *Neoapodemia*, Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1; Capítulo 2); lo que resulta en grupos para o polifiléticos, historias taxonómicas complejas y clasificaciones incorrecta, inestables o caóticas (v. gr. Warren, 2001; Peña et al., 2006; Ortíz-Acevedo y Willmott, 2013; Nakahara et al., 2015; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1; Capítulo 2).

Los géneros nuevos surgieron de géneros que aún son ‘verteaderos’ de especies debido a la carencia de una diagnosis efectiva (Eliot, 1973; Harvey, 1987; Hirowatari, 1992; Freitas, 2002; Hall, 2002b; Hall & Harvey, 2002a; Freitas, 2003; Bálint & Salazar, 2003; Freitas, 2004; Freitas & Peña, 2006; de la Maza & de la Maza, 2017 a y b; Silva et al., 2018). Esto se explica porque varios taxones se conocen de uno o pocos especímenes, de una o pocas zonas geográficas y de un solo sexo (Kaminski et al., 2017). Además, la falta de un examen minucioso de los caracteres tradicionales cualitativos y la ausencia de otro tipo de evidencia ya sea morfológica (ultraestructura y *genitales* de machos y hembras), ecológica o molecular, generaron gran cantidad de nombres (v. gr. subespecies); como sucede en *Apodemia* (Riodinidae: Riodininae: Emesidini) (Opler & Powell, 1961; Emmel & Emmel, 1998; Proshek et al., 2015; Trujano-Ortega et al., 2018); *Euptychia* (Nymphalidae: Satyrinae) (Freitas 2003, 2004; Freitas & Peña, 2006; Nakahara, 2014; Freitas et al., 2018); Nymphidiina (Riodinidae: Nymphidiini) (Hall, 2018); Preponini (Nymphalidae: Charaxinae) (Ortíz-Acevedo et al., 2017); *Zaretis* y *Phantos* (Nymphalidae: Charaxinae) (Silva et al., 2018); Eumaeini (Lycaenidae) (Bálint, 2002; Bálint & Salazar, 2003; Müller, 2017); *Polyommatus* (Lycaenidae: Polyommatainae) (Talavera et al., 2013) y *Freemania* (Hesperiidae: Cyclopidinae) (Warren, 2001).

CARACTERES NUEVOS USADOS EN LA TAXONOMÍA DE MARIPOSAS

La clasificación de Papilionoidea se sustentó durante cerca de 250 años exclusivamente en la morfología de especímenes adultos (Ackery et al., 1999; Wahlberg et al., 2005). La mayoría de los caracteres usados son morfológicos macroscópicos y cualitativos que resultan

de la valoración de la forma y el color de los patrones alares, los que responden a diferentes funciones que incluyen evitar la depredación (v. gr. mimetismo o cripsis) y el reconocimiento sexual, entre otros (Nijhout, 1991; Beldade et al., 2002; Oliver et al., 2009). Estas estrategias de señalización visual son tan complejas y variables en la evolución, que repercuten en la diversificación de las mariposas y conllevan diversos grados de homoplasia (v. gr. Nymphalidae: Satirinae: *Bicyclus*, Oliver et al., 2009; Preponini, Ortíz-Acevedo et al., 2017).

Varios estudios refieren la ausencia total de la revisión de los genitales masculinos y en mayor medida de los femeninos (Opler & Powell, 1961; Warren, 2001; Bálint & Salazar, 2003; Müller, 2017; Hall, 2018), lo que contrasta con la idea de que los genitales de insectos contienen los caracteres más importantes y útiles, ya que pueden ser distintivos a nivel de especie debido a su tasa de cambio rápida dada por la selección sexual (Song & Bucheli, 2010). Esta cualidad promueve que muestren divergencia entre especies cercanas, pero también entre niveles supraespecíficos (Eberhard, 1985; Shapiro & Porter, 1989; Arnqvist, 1997; Huber & Eberhard, 1997; Eberhard 2004; Hosken & Stockley, 2004; Yoshizawa & Johnson, 2006; Song & Bucheli, 2010). Otros autores señalan que los caracteres de genitales constituyen caracteres autapomórficos y no son informativos para identificar clados (Song & Bucheli, 2010), razón por la que prefieren excluirlos de los análisis.

En algunos casos las hipótesis de relaciones filogenéticas que se proponen a partir de la evidencia genital y de la morfología externa difieren entre sí (Opler & Powell, 1961; Warren, 2001; Bálint, 2000; Bálint & Salazar, 2003; Wahlberg et al., 2005), lo que indica que la información de los distintos tipos de caracteres es diferencial entre los grupos e incluso dentro del mismo grupo a diferentes escalas taxonómicas.

Otros caracteres como las antenas, patas y palpos solo se exploraron con un análisis superficial en la que se examina el color, la disposición y el número de segmentos; en algunas ocasiones con enfoques funcionales, etológicos y ecológicos (Brower, 1997; Friberg, 2007). Del mismo modo, aunque la utilidad de los caracteres de estados de desarrollo inmaduros en el contexto filogenético se reconoce ampliamente (Müller, 1886; Harvey, 1987, 1991; Penz & Peggie, 2003; Freitas & Brown, 2004), su estudio es limitado debido a la ausencia de descripciones detalladas o muestras preservadas de huevos, larvas y pupas (Wahlberg et al., 2005).

A pesar del esfuerzo taxonómico, los análisis realizados hasta el momento con caracteres morfológicos en ocasiones no logran discriminar entre la variación intragenérica y la similitud entre géneros, debido en parte porque cada familia de Papilionoidea y cada género presentan una combinación particular de los factores descritos anteriormente que definen su problemática, y si estos se ubican, es posible planificar una estrategia de solución efectiva. En el caso de Riodinidae, los trabajos clásicos constituyen una base de información morfológica invaluable para inferir las relaciones filogenéticas dentro de la familia (v. gr. Bates, 1868; Stichel, 1924, 1928, 1930-31; Harvey, 1987); aunque son insuficientes para resolver la clasificación a nivel genérico.

En el caso de *Apodemia*, el muestreo escaso y la complejidad del grupo llevó a conclusiones erróneas en su delimitación y clasificación a partir de caracteres morfológicos evaluados *grosso modo* (v. gr. Felder & Felder, 1864–1867; Opler & Powell, 1961; Emmel et al., 1998). Incluso, autores posteriores sumaron y detallaron otros caracteres para mejorar la diagnosis del género (Godman & Salvin, 1878–1901; DeVries, 1997), pero sus conclusiones fueron desacertadas como se demostró en los resultados de esta tesis. En este contexto, los pocos trabajos que mencionan los genitales señalan la carencia de diferencias interespecíficas en los genitales masculinos, aunque con variación sutil en cada uno de ellos, lo que impidió que esta información se integrara a las descripciones y diagnosis de los taxones que lo forman (Opler & Powell, 1961; Freeman, 1964; Austin, 1987, 1991). Estos problemas no se arreglaron incluso en trabajos recientes (Pratt et al., 2011; Proshok et al., 2015; de la Maza & de la Maza, 2017 a y b). Proshok et al. (2015), destacan la necesidad de una revisión taxonómica más profunda en la que no solo se describan sino se cuantifiquen los caracteres.

Es interesante notar como la idea de la holomorfología de Hennig (1966) toma relevancia, probablemente promovida por el incremento en el muestreo, el desarrollo de tecnología y el entendimiento de que, solo integrando la variabilidad total, se logra un esquema de clasificación robusto. En este contexto, los trabajos de los géneros nuevos de las últimas dos décadas, se enfocan en completar la falta de información que existe en trabajos anteriores, acerca de la morfología del adulto y de los estados inmaduros del desarrollo. Así, los trabajos de los géneros nuevos, incluyendo esta tesis, suman información de los caracteres tradicionales del adulto con gran detalle como la forma alar, venación y el patrón de

coloración; pero también, de la ultraestructura de los tipos de sensilas, palpos labiales y escamas alares diferenciadas llamadas androconias (v. gr. Bálint, 2002; Vane-Wright et al., 2002; Hall 2002a, 2003, 2005; Freitas et al., 2013; Ortíz-Acevedo et al., 2017). A pesar que se describen los caracteres, no todos son filogenéticamente informativos en todas las familias; por ejemplo, Bálint & Salazar (2003) mencionan que en Lycaenidae, la forma alar no es informativa a nivel genérico.

La venación alar, los genitales masculinos y femeninos, así como los estados de desarrollo inmaduros son referidos como la fuente principal de información a nivel genérico en las cuatro familias de Papilionoidea que presentan géneros nuevos (v. gr. Robbins, 1987; Warren, 2001; Bálint & Wojtusiak, 2000; Bálint & Salazar, 2003; Austin, 2008; Turland et al., 2012; Zhu et al., 2016; Dong et al., 2018; Hall, 2018). Zacca et al. (2013) señalan que el conocimiento de los estados inmaduros es fragmentado y no han encontrado patrones en las tribus de Satyrinae (Nymphalidae); no obstante, estos son lo suficientemente explicativos para separar grupos. Dentro de los estados inmaduros, la larva es uno de los más analizados (Harvey, 1987; Penz, 1999; Freitas, 2002, 2004; Freitas et al., 2002; Penz & DeVries, 2006; Zacca et al., 2013); aunque su estudio aún es heterogéneo, en algunos casos se analizan con detalle en un contexto comparativo (Penz & DeVries, 2006; Zacca et al., 2013); mientras que otros solo se limitan al registro del estadio (Nakahara et al., 2015). Los caracteres que se evalúan en las larvas son la cápsula cefálica, los estemata, las patas torácicas y abdominales, los segmentos abdominales, los espiráculos (estigmas respiratorios) y las sedas modificadas, como las papilas vibratorias y los órganos nectarios. Estos últimos son relevantes, ya que permiten la interacción con hormigas (DeVries et al., 2004; Penz & DeVries, 2006; Zacca et al., 2013).

Los estados inmaduros de *Apodemia*, *Plesioarida* y *Neoapodemia* son prácticamente desconocidos. En el primer caso, Pratt et al. (2011) refieren varias larvas de las especies *A. mormo*, *A. virgulti* y *A. mejicanus*, todas ellas muy parecidas en su morfología superficial. Ellos se centran en describir la historia natural de las larvas, las cuales exhiben comportamientos particulares como la diapausa del primer estado larval dentro del huevo, o bien en algunos casos, la pupación dentro del tronco de la planta huésped. Pratt et al. (2011) aseguran que las subespecies de *A. mormo*, *A. virgulti* y *A. mejicanus*, que habitan en simpatria en el oeste de EUA, pueden discriminarse a nivel de especie a partir de los estados

larvales en función del número de generaciones al año, la planta de alimentación larval, el tamaño de los huevos y si el primer estadio larval entra en diapausa o no dentro del huevo. La única característica relacionada con la forma es el tamaño del huevo, aunque no refieren datos cuantitativos.

Las larvas de *Plesioarida* solo se conocen a partir de un par de registros fotográficos de *P. palmerii* (Warren et al., 2017). Éstas son verdes con una línea blanca entre dos líneas amarillas que se dibujan a lo largo del cuerpo en su parte dorsal a diferencia de las larvas del complejo *A. mormo* que son oscuras, con tonos amarillo y morado, con penachos de sedas cortas y abundantes dispuestos en línea a lo largo del cuerpo (Pratt et al., 2011; Warren et al., 2017). Estas diferencias podrían indicar que es posible discriminarlas entre sí a nivel genérico. En el caso de *Neoapodemia*, la larva se desconoce.

La descripción del corion de los huevos de los géneros tratados en este estudio existe parcialmente. Downey & Allyn (1980) realizaron un análisis comparativo de 13 especies de riodínidos entre las que se incluyen cuatro especies que aquí se tratan; las comparan con especies de Lycaenidae para soportar la hipótesis que son de familias diferentes. Describen con detalle los caracteres referentes a la forma y tamaño; pero también varios detalles de la estructura coriónica, el micrópilo tanto sus ejes como el área circundante, costillas, poros, crestas y espinas. Estos caracteres resultan ser informativos a nivel de género e incluso a nivel específico.

El área micropilar de *A. m. mormo* y *N. chisosensis* son similares entre sí y diferentes respecto a *P. palmerii* y *P. walkeri*, lo que soporta la hipótesis de los géneros propuestos. Sin embargo, la relevancia taxonómica de los caracteres que se analizan debe valorarse e integrarse en un contexto comparativo y filogenético, junto con otros sistemas de caracteres; esto sugiere un estudio más detallado en el que debería aumentarse el muestreo de taxones. Algo similar sucede con las crisálidas; aunque existen algunos registros fotográficos de pupas de *Apodemia mormo* (Pratt et al., 2011; Wick et al., 2012; Warren et al., 2017), no hay un estudio comparativo en el que se evalúe este sistema de caracteres y su implicación en la identificación y en las relaciones filogenéticas de éste y los géneros relacionados.

En este trabajo se buscaron estadios inmaduros; sin embargo, las condiciones biológicas y ecológicas consideradas en el diseño del muestreo fueron específicas para los adultos, por lo que no fue posible observarlos. Actualmente se explora la técnica de obtención

de huevos sugerida por Nieves-Urbe et al. (2015) y otras técnicas en curso.

Las descripciones de géneros de Papilionoidea de los últimos 20 años reportan al menos los genitales masculinos y una gran parte de los femeninos. Hall (2018) coincide en que los caracteres sexuales son las estructuras morfológicas más relevantes para distinguir entre taxones de Riodinidae. Varios grupos de esta familia se descubrieron a partir de la revisión de géneros con un patrón alar constante y distribución geográfica amplia (Hall, 2018); estos presentaron dos o más fenotipos genitales con distribución alopátrida o parapátrida (v. gr. *Detritivora*, *Juditha*, *Anteros*) (Hall & Harvey, 2001, 2002a). No obstante, hay algunos géneros dentro de Nymphidiina, una de las subtribus más grandes de Riodinidae, cuya variación es muy limitada y la morfología genital es bastante homogénea (Hall, 1999, 2018). Este caso es el mismo que reportaron para *Apodemia* Opler & Powell (1961), Freeman (1964) y Austin (1987, 1991); sin embargo, esta tesis aporta por primera vez un análisis comparativo de los genitales masculinos de *Apodemia* en un contexto filogenético.

Los resultados muestran que los genitales masculinos de los géneros *Apodemia*, *Plesioarida* y *Neoapodemia*, son similares en la forma general y difieren considerablemente de *A. phyciodoides*, *A. planeca* y *A. castanea*, lo que soporta la hipótesis de su ubicación en *Emesis* y *Zabuella* (Capítulo 2), como se mencionó antes. La variación que se observa permite discriminar entre géneros por alguna característica o bien por una combinación de éstas; sin embargo, dentro de cada uno de ellos la variación disminuye, lo que reduce su utilidad como caracteres informativos a nivel de especie. Los caracteres que se consideran significativos a nivel genérico son la forma y estructuras en el margen posterior del *uncus*; regiones menos esclerosadas en el *tegumen*; forma y dirección de los procesos de la valva (dorsales y ventrales); forma y proyección del *vinculum*; longitud del *saccus* en proporción al *vinculum*; longitud del *aedeagus* (*phallus*) en proporción a la cápsula genital; forma del ápice del *aedeagus* y presencia, forma y número de los *cornuti* en el *aedeagus* (Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1; Capítulo 2).

Los *cornuti* constituyen las estructuras esclerosadas en el *aedeagus* evertido (*vesica*), son caracteres valiosos filogenéticamente y para la discriminación de géneros, como lo reportan para otros grupos de Riodinidae Hall (2002a, 2007, 2018); Penz & DeVries (2006); y Austin (2008). Existe una gran diversidad de tipos de *cornuti*, cuya forma, tamaño, posición y grado de esclerosamiento son propiedades particulares que en cada género se mostraron

constantes. Solo Llorente (1984) en Dismorphiinae (Pieridae) y Austin (2008) en Eudaminae (Hesperiidae) toman datos del número, disposición y forma de los *cornuti*. El resto de los trabajos corresponden a Riodinidae y registran más la combinación de *cornuti* y su posición en el *aedeagus* (v. gr. *Echydna* y *Pseudotinea*, Hall, 2002b, 2003; *Hallonympha* y *Haveryope*, Penz & DeVries, 2006; *Livendula* y *Minotaurus*, Hall, 2007; subtribu Nymphidiina, Hall, 2018). Cabe mencionar que en esta tesis se diseccionaron genitales femeninos de varios géneros de Riodinidae (v. gr. *Emesis*, *Apodemia*, *Neoapodemia*, *Plesioarida*, *Anteros*, *Lasaia* y *Calephelis*); en ninguno se encontraron *cornuti* deciduos como los refieren Cordero y Miller (2012).

Apodemia muestra un *cornutus* simple, largo y muy esclerosado (*A. mormo*, *A. virgulti*, *A. mejicanus*, *A. duryi*, *A. multiplaga*). *Neopodemia* presenta espinas múltiples, largas, esclerosadas y unidas en la base por una placa, todos los *cornuti* son aplanados lateralmente (*N. nais*, *N. chisosensis*). *Plesioarida* tiene una hilera con espinas múltiples esclerosadas en bulbos independientes (*P. hypoglauca*, *P. murphyi*, *P. walkeri*, *P. palmerii*, *P. hepburni*) (Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1). La morfología de los genitales masculinos de *A. planeca*, *A. phycioidoides* y *A. castanea* no siguen los patrones antes mencionados. Además, sus patrones alares únicos, su distribución geográfica restringida y hábitats diferentes, sugieren que pertenecen a géneros diferentes a *Apodemia*. Sin embargo, su comparación con los demás géneros de Riodinidae tanto en genitales masculinos como en la morfología externa no permitió su ubicación, por lo que se requirió incluir otro tipo de evidencia, entre ella la molecular que se discute más adelante y con lo que se propone su cambio genérico (Capítulo 2).

Dang (1993) menciona que la *vesica*, totalmente evertida, proporciona aún más información en el estudio comparativo de Lepidoptera, esto es porque se observa la posición, organización, tipo y número de *cornuti*; sin embargo, su búsqueda se complica cuando las especies son pequeñas, ya que por el tamaño del *aedeagus* se dificulta la eversión de la *vesica* para su estudio. La eversión es común en lepidópteros nocturnos y Pieridae, pero menos evidente en el resto de Papilionoidea (Llorente, 1984; Hall, 2018); cuando existe, solo se ilustran los caracteres, pero no se describen en un contexto comparativo filogenético, por lo que es necesario adoptar esta práctica y describir estos caracteres.

A pesar que la descripción de los genitales femeninos no es una constante en las descripciones de géneros nuevos de Papilionoidea de las últimas dos décadas; aun cuando todos los autores coinciden en que las estructuras que la componen son informativas a niveles de tribu, género y especie (Robbins, 1991; Hirowatari 1992; Austin, 2008; Turland et al., 2012; Zhu et al., 2016; Müller, 2017; Hall, 2018). Incluso Bálint & Salazar (2003), señalan que cuando los genitales masculinos muestran homogeneidad morfológica, los femeninos exhiben características distintivas que identifican taxones diferentes. Los caracteres que refieren con mayor información a nivel genérico y específico son: forma y longitud del *corpus* y *ductus bursae*; el número, tamaño, simetría, forma, extensión y localización de los *signa*, así como las papilas anales, sedas, *ostium bursae* y *lamella vaginal* anterior y posterior (Robbins, 1991; Hirowatari, 1992; Hall, 1999; Cordero, 2005; Sánchez et al., 2014; Hall, 2018). No obstante, Hall (1999) menciona que en el caso de *Theopeina* (Riodinidae), las papilas anales no presentan variación alguna y si bien hay ciertas diferencias en el *corpus bursae*, éstas no pueden codificarse de manera objetiva para su análisis.

Hall (1999) refiere que este sistema de caracteres tradicionalmente se subestima en Lepidoptera. En el caso de Lycaenidae y Riodinidae, una razón para su exclusión es la insuficiencia de material en colecciones científicas para su revisión; ya que las hembras constantemente presentan abundancias bajas (DeVries, 1997; Müller, 2017). Aunque este trabajo no incluye los genitales femeninos, se exploraron con fines comparativos (datos inéditos). En el caso de *E. planeca* y *Theope villai*, dos especies estenoicas y microendémicas, se describen por primera vez sus genitales femeninos (Trujano-Ortega et al., 2015, Apéndice 1; Capítulo 2).

Freitas (2003) y Silva et al. (2018) encontraron que la cantidad de información que la morfología ofrece es insuficiente o poco concluyente, sobre todo en grupos biológicos superficialmente similares o altamente variables. Además, el proceso de revisión consume gran cantidad de tiempo, la codificación puede ser subjetiva y los resultados inconclusos y poco confiables, como sucede con los géneros *Phantos*, *Zaretis* y *Euptychia* de Nymphalidae; o bien, *Emesis* y *Apodemia* de Riodinidae (Opler & Powell, 1961; Freeman, 1964; Austin, 1987, 1991; Scotlan et al., 2003; Pratt et al., 2011; Proshek et al., 2015; Karanovic et al., 2018; Silva et al., 2018). Por lo tanto, es necesario incluir más sistemas de caracteres como evidencia, tales como los datos moleculares, la información ecológica y de diferentes

estadios.

Los datos moleculares ayudan a resolver problemas taxonómicos de grupos poco conocidos, por lo que varios autores sugieren que es conveniente incluirlos, pues son universales y aportan otra dimensión a la exploración de la biodiversidad (Hebert et al., 2003; Damm et al., 2010; Seraphim et al., 2014; Karanovic et al., 2018; Silva et al., 2018). En eventos de divergencia temprana es imposible establecer hipótesis de homología morfológica (Avice, 1994), por lo que estos caracteres introducen gran cantidad de datos informativos en el reconocimiento de los taxones y su estudio filogenético, ya que permiten evaluar cambios que aún no se han expresado fenotípicamente (Hillis, 1994; Brower, 1996; Hebert et al., 2003; Pons et al., 2006; Damm et al., 2010; Ortíz-Martínez, 2016; Karanovic et al., 2018; Janzen et al., 2017; Silva et al., 2018). Los enfoques sistemáticos principales en los que se aplican los datos moleculares son la identificación de los individuos que pertenecen a una especie, la delimitación de especies y la reconstrucción filogenética (Hebert et al., 2002; Cameron, 2014; Dowton, 2014); aunque aún prevalece el uso de genes individuales.

El DNA mitocondrial es el sistema genético más estudiado en insectos y supera diez veces al DNA nuclear, lo que se manifiesta en la gran cantidad de datos que existen en GenBank (Cameron, 2014). Los órdenes de insectos hiperdiversos Diptera, Lepidoptera y Coleoptera son los más representados; sin embargo, existen ausencias en el muestro en Hymenoptera y en el número de familias representadas (Brower et al., 1996; Brower & DeSalle, 1998; Cameron, 2014).

Dentro de todo el genoma mitocondrial, la subunidad del citocromo oxidasa I (COI) es una región ampliamente usada (Teletchea, 2010; Cameron, 2014). La efectividad de este locus en el descubrimiento y la determinación de taxones se reporta en varios grupos de insectos en los que Lepidoptera destaca (*v. gr.* Caterino et al. 2000; Hebert, et al. 2003; Silva-Brandão et al., 2009; Freitas et al., 2012; Matos-Maraví et al., 2013; Huemer et al., 2014; Seraphim et al., 2014; Dumas et al., 2015; Janzen et al., 2017).

Las críticas al uso de un solo marcador o pocos marcadores con historias evolutivas similares radican en que asume que los árboles de genes individuales y los árboles de especies son sinónimos, una suposición que se sabe que no se cumple en muchos casos (Dowton et al., 2014), debido a procesos biológicos como la hibridación, la separación incompleta de linajes, introgresión de genes y las infecciones de endosimbiontes (*v. gr. Woolbachia*).

Además, se suman otros problemas asociados a: 1) las propiedades diferentes de los marcadores moleculares como las tasas de cambio heterogéneas, la paralogía y xenología; y 2) la incertidumbre en la teoría y práctica en la que se incluyen la calidad de las secuencias, la ambigüedad del alineamiento, la elección del modelo evolutivo y el esquema de partición de los datos, el algoritmo de reconstrucción (Caterino et al., 2001; Castro et al., 2002; Lin & Danforth, 2004; Hassanin et al., 2005; Hurst & Jiggins, 2005; Meyer & Pauly, 2005; Talavera & Castresana, 2007; Talavera & Vila, 2011; Cameron, 2014; Dowton et al., 2014; Cong et al., 2017).

La propuesta para evitar los errores que se generan en la inferencia filogenética, delimitación específica, identificación de taxones y en la clasificación a partir de conjuntos de datos aislados y poco representativos, es incluir más genes y completar el muestreo de taxones para mejorar el soporte de los nodos a lo largo de las hipótesis y a diferentes escalas taxonómicas (Wahlberg et al., 2005; Wahlberg & Wheat, 2008; Seraphim et al., 2014; Ortíz-Acevedo et al., 2017). Además de incluir enfoques que incorporan aspectos coalescentes que ayudan en la identificación y delimitación específica (*v. gr.* Fujita et al., 2012; Dowton et al., 2014), o bien, métodos de reconstrucción filogenética diferentes (O'Reilly et al., 2016).

Varios autores concuerdan que las topologías que resultan de conjuntos de datos de varios genes son robustas a la adición de más información y estables a los cambios en los supuestos de los análisis; por lo tanto, el enfoque filogenómico ha tomado relevancia actualmente, al generar conjuntos masivos de datos para la reconstrucción filogenética (Giribert, 2003; Wahlberg & Wheat, 2008; Breinholt & Kawahara, 2013; Lemmon & Lemmon, 2013; Kawahara & Breinholt, 2014; Breinholt et al., 2018; Espeland et al., 2018; Haddad et al., 2018). De acuerdo con esta postura, el siguiente paso es generar la cantidad óptima de datos y desarrollar métodos para su análisis (Wahlberg & Wheat, 2008; Lemmon & Lemmon, 2013). Entre los métodos que generan conjuntos masivos de datos se encuentran la secuenciación de todo el genoma (WGS, por sus siglas en inglés) (*v. gr.* Prum et al., 2015), de transcriptomas (*v. gr.* Kawahara & Breinholt, 2014) y el enriquecimiento de secuencias objetivo (Faircloth et al., 2012; Young et al., 2016; Breinholt et al., 2017, 2018). A pesar de estos avances, algunos estudios descartan que cantidades grandes de datos garanticen la calidad de los mismos, así como el modelado adecuado, además de que no hay una forma de delimitar grupos específicos y supraespecíficos (Rodríguez-Ezpeleta et al., 2007; Rannala &

Yang, 2008; Philippe et al., 2011; Lemmon & Lemmon, 2013). Por el contrario, aumentan la incertidumbre al incluir homoplasia, lo que los hace imprecisos filogenéticamente e imprácticos (Brown & Lemmon, 2007). Algunas estrategias como el enriquecimiento híbrido anclado (AHE, Anchored Hybrid Enrichment) (Lemmon et al., 2012; Young et al., 2016; Breinholt et al., 2017, 2018), permite elegir los *loci* que son más informativos; sin embargo, el sesgo asociado a la elección de los marcadores y al número de las regiones genómicas que son informativas en la reconstrucción de las hipótesis filogenéticas constituye una fuente de error, en especial si hay regiones bajo selección (Katzman et al., 2007; Lemmon & Lemmon, 2013).

El avance en el entendimiento de la evolución de Lepidoptera presenta limitaciones, tanto por los valores de soporte bajos a niveles profundos en las hipótesis filogenéticas moleculares (superfamilias y familias), así como por las pocas sinapomorfías morfológicas que apoyen la monofilia de estos clados. En la última década se introdujeron los datos filogenómicos para analizar el grupo Ditrysia, que representa el 98 % de los lepidópteros (Van Nieuwerkerken et al., 2011). El objetivo de estos estudios ha sido obtener hipótesis más robustas y estables al agregar cada vez más datos moleculares, contrastarlos con la evidencia morfológica y conocer las relaciones entre los grupos (Wahlberg & Wheat 2008; Kawahara et al., 2011; Heikkilä et al., 2012; Bazinet et al., 2013; Regier et al., 2013; Breinholt & Kawahara, 2013; Kawahara & Breinholt, 2014; Heikkilä et al., 2015; Regier et al., 2015; Bazinet et al. 2017; Breinholt et al., 2018; Espeland et al., 2018).

Los estudios con relativamente pocos genes (de 8 a 20) presentaron el problema de nodos con valores de soporte bajos (*v. gr.* Wahlberg & Wheat 2008; Kawahara et al., 2011; Heikkilä et al., 2012, 2015; Regier et al., 2013, 2015; Breinholt et al., 2018; Espeland et al., 2018); mientras que los transcriptomas dieron valores de soporte más altos cuando se analizaron solos que junto con los datos del enriquecimiento híbrido anclado (Bazinet et al., 2013; Breinholt & Kawahara, 2013; Kawahara & Breinholt, 2014; Bazinet et al. 2017; Breinholt et al., 2018). Estos estudios constantemente encontraron que la hipótesis que soporta la relación entre Hesperiiidae, Hedyliidae y las cinco familias que integran Papilionoidea presenta valores de soporte altos, por lo que ahora se consideran como un grupo monofilético cuyo grupo hermano es Microlepidoptera (*v. gr.* Breinholt et al., 2018; Espeland et al., 2018).

Las conclusiones más relevantes de estos estudios fueron que la morfología es informativa filogenéticamente en nodos apicales, pero son pocos los caracteres morfológicos que definen los grupos más inclusivos como superfamilias, familias y subfamilias (Wahlberg & Wheat 2008; Regier et al., 2013, 2015). La evidencia molecular da soportes altos con pocos genes, pero más altos aún si se incluyen los datos genómicos en combinación con la morfología. Los análisis combinados, mostraron que la evidencia morfológica ayuda a estabilizar taxones que son difíciles de ubicar en los estudios filogenéticos cuando se analizan solo con datos moleculares (Heikkilä et al., 2015). Un muestreo de genes y taxones adecuado permitirá resolver con confianza los nodos a nivel superfamilia (Bazinet et al., 2013, 2017; Breinholt & Kawahara, 2013; Kawahara & Breinholt, 2014). Además, Lemmon & Lemmon (2013), sugieren un flujo de trabajo en el que indican los puntos del análisis donde se introduce incertidumbre con el fin de evitar los errores estocásticos y sistemáticos.

La información molecular trajo una cantidad enorme de datos al estudio de las relaciones filogenéticas en las últimas dos décadas, pero en muchos grupos de organismos aún no se implementa apreciablemente. Papilionoidea es un grupo en el que su inclusión es reciente, de los 55 géneros nuevos descritos para México en las últimas dos décadas, solo 15 incluyeron datos moleculares y fueron descritos a partir de 2012; es decir, en los últimos siete años (Freitas et al., 2012, 2013; Turland et al., 2012; Talavera et al., 2013; Nakahara et al., 2015; Zhu et al., 2016; Kaminski et al., 2017; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Vargas, 2017; Seraphim et al., 2018; Silva et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1). Estos géneros incluyen caracteres morfológicos y al menos un marcador molecular mitocondrial como en *Phantos* (Nymhalidae: Charaxinae) (Silva et al., 2018); o bien, hasta nueve genes que incluyen al menos uno mitocondrial y el resto son marcadores nucleares como en *Rueckbeilia* (Lycaenidae: Polyommatainae) (Talavera et al., 2013). En el caso de *Sertania* (Riodinidae: Riodininae) y los cuatro géneros de Riodinidae sin describir, las hipótesis se infirieron a partir de nueve genes (Kaminski et al., 2017; Seraphim et al., 2018).

Los marcadores moleculares más empleados en la inferencia de las hipótesis de género son, en orden de preferencia, el gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (COI) y los marcadores nucleares Factor de elongación (EF-1a), wingless (Wg), gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa (GAPDH), Proteína ribosomal S5 (RpS5) y carbamoil-fosfato sintetasa 2 / aspartato transcarbamilasa / dihidroorotasa (CAD). Wingless

(wg) es un gen nuclear de copia simple que muestra variación apropiada para la reconstrucción filogenética de tribus y familias de lepidópteros diurnos (Campbell, 1998; Campbell et al., 2000). A pesar de presentar gran variación, Brower & DeSalle (1998) refieren al gen *Wingless* como una fuente de información útil para inferir relaciones de subfamilias en *Nymphalidae*; mientras que en *Riodinidae* y *Lycaenidae* es aún más variable y presenta valores de soporte nodal alto en niveles de tribu y entre las familias. En el caso del EF-1a, es un gen nuclear con tasas de cambio conservadoras de nucleótidos sinónimos y de aminoácidos, por lo que es un marcador ideal de niveles taxonómicos profundos a niveles de subfamilia y tribu (Cho et al., 1995; Mitchell et al., 1997; Campbell, 1998; Regier & Shultz, 2001).

Hay dos aspectos importantes a tomar en cuenta cuando se eligen los marcadores moleculares y el modelo de evolución: 1) las secuencias evolucionan con diferentes patrones de sustitución de nucleótidos (heterogeneidad del proceso evolutivo), y 2) los linajes exhiben diferente composición de nucleótidos (Hassanin, 2006). Incluso dentro de *Papilionoidea*, estos aspectos son diferentes en cada familia.

Campbell (1998) y Hassanin (2006) analizan el gen *wingless* en *Papilionoidea* y el genoma mitocondrial en todos los artrópodos respectivamente, mencionan que hay cuatro factores biológicos relacionados con las variaciones en las tasas de sustitución de nucleótidos entre los linajes evolutivos: el tiempo de generación, la tasa metabólica, el tamaño de la población y la eficacia de reparación del ADN. De acuerdo con esto, los organismos con tiempos de generación cortos y tasas metabólicas altas presentan más divisiones del DNA y es más probable que generen errores en la replicación por unidad de tiempo, así como mayores tasas de síntesis del DNA y por lo tanto mayor daño en el material genético por concentraciones elevadas de radicales libres como subproductos del metabolismo (Martin y Palumbi, 1993). Además, estos factores varían con el tamaño corporal y la temperatura, por lo que los organismos ectotérmicos como los insectos, presentan tasas de mutación mayores (Gillooly et al., 2001, 2005, 2006). Las poblaciones con tamaños efectivos pequeños, experimentan tasas de evolución más rápidas que las poblaciones con tamaños efectivos más grandes, debido a la influencia de la deriva génica en la selección, ya que la probabilidad de que un alelo se fije en poblaciones con pocos individuos es mayor (Ohta, 1992). En cuanto a la reparación del DNA, la variación en las tasas de cambio sucede por los diferentes

mecanismos bioquímicos de reparación o replicación (Britten, 1986). Particularmente en Papilionoidea, Campbell (1998) refiere estas explicaciones para el caso de Riodinidae y Lycaenidae, ya que en comparación con Nymphalidae, Papilionidae y Pieridae presentan un tamaño corporal más pequeño, tiempos generacionales cortos y tamaños poblacionales pequeños con requerimientos muy específicos debido a historias de vida estenoicas.

La tasa de sustitución de la tercera posición es un tema relevante ya que presenta gran variación, al grado que algunos autores sugieren que es mejor excluirla del análisis filogenético. En el caso de Lycaenidae esta posición da relaciones parafiléticas, las que son contradictorias con las topologías derivadas de las primeras y segundas posiciones, lo que lleva a relaciones inestables con valores de soportes bajos (Campbell et al., 2000). Por otro lado, en Nymphalidae, el efecto de la tercera posición parece ser mínimo y contribuye a la resolución de las relaciones en las divergencias recientes (Brower & Egan, 1997; Brower & DeSalle, 1998; Campbell et al., 2000). En Riodinidae, esta posición provee señal consistente con la primera y segunda posiciones, con un nivel de saturación del 20-30%. Las transiciones de la tercera posición son versátiles e informativas a niveles profundos, ya que sostiene su monofilia como familia; pero también resuelve relaciones filogenéticas a niveles más superficiales. Las causas de este comportamiento pueden ser multifactoriales; sin embargo, es probable que se deba a una tasa de cambio más lenta, en contraste con la tasa de cambio que presentan en otras familias (Campbell, 1998). Por tanto, en el caso de Riodinidae es conveniente incluir la tercera posición, ya que contiene variación informativa.

El entendimiento de los mecanismos que rigen la evolución de los genes es relevante para lograr una inferencia apropiada. Tres familias de Papilionoidea contienen diferentes proporciones de adenina y timina (AT) en el gen *wingless*, siendo alta en Riodinidae, baja en Nymphalidae e intermedia y heterogénea en Lycaenidae. Por lo tanto, la cantidad de información que los genes ofrecen es diferente para cada familia; provee mejores soportes en las relaciones dentro y entre Riodinidae y Lycaenidae, y es menos informativo en Nymphalidae (Campbell, 1998; Campbell et al., 2000; Hassanin, 2006).

Existen beneficios al analizar múltiples genes (Mitchel et al., 2000) y más aún si son marcadores moleculares estudiados amplia y específicamente en el grupo de interés (Campbell 1998; Campbell et al., 2000; Hassanin, 2006). Aunque este enfoque puede ser criticado por los enfoques filogenómicos por representar menos información. En el caso de

los géneros evaluados en esta tesis, *Apodemia*, *Neoapodemia* y *Plesioarida*, se emplearon los tres genes más usados en Papilionoidea para inferir las hipótesis filogenéticas. Los tres genes que se emplearon en esta tesis son ampliamente usados e informativos en todos los insectos (Caterino et al., 2000), lo que es consistente con la idea de conformar un enfoque más coordinado y centrado en la recopilación de datos de secuencias homólogas que faciliten los estudios comparativos y promuevan un avance sustancial en un plazo corto. Además, se reiteró que estos marcadores son informativos en el nivel taxonómico de la pregunta biológica hecha.

Los resultados mostraron que, si se combinan estos tres genes en la inferencia filogenética, las genealogías de genes y el árbol combinado son congruentes en gran medida con la morfología y cada género es un grupo monofilético con valores de soporte alto (Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1). No obstante, las relaciones de grupo hermano entre éstos muestran valores de soporte bajos.

Los datos moleculares y morfológicos se complementan. En esta tesis se encontró que *E. planeca* y *E. phyciodoides* tienen fenotipos alares y genitales masculinos únicos, lo que dificulta su asignación genérica adecuadamente, con base en estos caracteres. En este caso, los datos moleculares brindan más evidencia para decidir su ubicación en la clasificación (Capítulo 2). Este escenario sucede constantemente en Riodinidae, probablemente por todos los aspectos discutidos referentes al muestreo, la estenoicidad y la exploración limitada de caracteres (v. gr. *Sertania*, Kaminski et al., 2017).

LA PRÁCTICA DE DELIMITAR GÉNEROS

La percepción de la variación que existe en la naturaleza hace que reconozcamos patrones, los cuales tratamos de ordenar en un sistema jerárquico. A pesar de que el concepto de género es muy usado en el campo de la sistemática, por tener una relación directa con la especie, es un concepto poco discutido en lo teórico y en lo práctico, en contraste con el concepto de especie (Pfeil & Crisp, 2005; Avise & Mitchell, 2007; Humpreys & Linder, 2009; Talavera et al., 2013; Christenhusz & Chase, 2018; Hall, 2018). Los géneros reconocidos al principio del estudio organísmico han cambiado a lo largo del tiempo, en función de las inclinaciones epistemológicas, de los datos con los que se generan y del objetivo que persiguen.

Uno de los resultados más relevantes de este trabajo fue la descripción de dos géneros nuevos. Para esto se definió a los géneros como una categoría taxonómica, en contraste con

definirlos como entidades reales. Esto se hizo con base en los debates actuales sobre el concepto y los criterios de definición de los mismos (Hennig, 1966; Groves, 2004; Kornet, 1994; Avise & Johns, 1999; Dayrat, 2005; Orthia et al., 2005; Pfeil & Crisp, 2005; Avise & Mitchell, 2007; Dubois, 2007; Humpreys & Linder, 2009; Talavera et al., 2013; Hall, 2018).

La discusión respecto al concepto de género y su cambio en el tiempo va más allá de los objetivos de este trabajo. Aun así, su delimitación es relevante, al analizar si existen criterios estandarizados, así como una serie de pasos que guíen en la asignación de las especies en categorías taxonómicas supraespecíficas.

A partir de Hennig (1966) y a la fecha, el criterio de monofilia es el más relevante, bajo el que un género se considera válido (Hennig, 1966; Jeffrey, 1987; Groves, 2004; Pfeil & Crisp, 2005; Humpreys & Linder, 2009; Talavera et al., 2013; Hall, 2018). Humpreys & Linder (2009) consideran esto como un cambio conceptual importante en la historia de la delimitación de los géneros. Sin embargo, la monofilia por sí sola no es suficiente para proponer hipótesis de géneros, ya que hay múltiples grupos monofiléticos anidados que no son reconocidos como géneros. El punto de corte de cuales clados forman un grupo más grande llamado género, se relaciona con la idea de presentar hipótesis de taxones mayores que incluyan a las especies que presentan una relación estrecha entre sí. En lo práctico, esta relación se entiende en función de los caracteres compartidos; es decir, un género debe contener los elementos que presentan sinapomorfías y cohesión morfológica, temporal o genética. Por lo tanto, se necesitan criterios adicionales para poder delimitarlos.

Talavera et al. (2013) mencionan cinco criterios que aplican a Lycaenidae (Lepidoptera: Papilionoidea); mientras que Humpreys & Linder (2009) listan 24 combinaciones de criterios para plantas en las últimas dos décadas; en los que resaltan algunos criterios debido a su implementación. Los criterios que se discuten aquí son: 1) discontinuidad morfológica; 2) diferenciación genética; 3) edad de los linajes; 4) diagnosis, y 5) estabilidad y predictibilidad.

La discontinuidad morfológica se refiere a la carencia de gradualidad en la distribución de los caracteres morfológicos entre un grupo monofilético y otro. La idea es que esta discontinuidad es significativa y, por lo tanto, mayor entre las especies de diferentes géneros que entre las especies del mismo género. Este criterio es ampliamente aplicado a diferentes escalas de la morfología, ya sea externa o interna, debido a que su lógica reside en

que entre más caracteres sinapomórficos tenga un grupo, es más diferente a los otros. Sin embargo, es una idea que depende del muestreo y si éste no representa la variación existente, produce discontinuidades artefactuales. Además, no existe un valor umbral que determine cuanta discontinuidad es suficiente. Tampoco toma en cuenta la estasis morfológica, que representaría una homoplasia fenotípica, debida a procesos biológicos como el mimetismo, en el que las especies de diferentes géneros e incluso familias, son similares morfológicamente. Una manera de soportar esta hipótesis es que una vez que se ubiquen los grupos monofiléticos y se establezca la discontinuidad morfológica, puede analizarse otro tipo de evidencia externa y evaluar su pertenencia a los diferentes grupos establecidos como géneros (*v. gr.* distribución geográfica, genes, interacciones con la planta de alimentación o hábitat).

La diferenciación genética aplica a aquellos que emplean datos moleculares. En este caso ya sea un solo locus o multilocus, se estiman las distancias genéticas, que es una medida de la divergencia genética entre especies o entre poblaciones. Al igual que en la discontinuidad morfológica, se espera que la variación genética que existe entre las especies que conforman un género sea menor, en contraste con la variación genética entre especies de géneros diferentes (Kimura 1980; Kumar et al. 2016). La certeza de este criterio depende en gran medida de un buen muestreo de los genes, en el número de secuencias, taxones analizados y cobertura espacial. Para ello, existe la tendencia de añadir tantos genes como sea posible (Wahlberg et al., 2005; Wahlberg & Wheat, 2008; Seraphim et al., 2014; Ortíz-Acevedo et al., 2017). La calidad genética entendida como genes ortólogos debería ser suficiente, en lugar de tomar un criterio cuantitativo, en el que se puede introducir homoplasia (Lemmon & Lemmon, 2013).

La edad de los linajes es una idea que propuso Hennig (1966) y se basa en el uso de la edad absoluta de los taxones para determinar su rango. El tiempo se estima de acuerdo con las edades geológicas y como el tiempo es un criterio universal, los grupos que se formen son comparables y definibles. Si el género no representa una unidad comparable su uso puede dar inferencias inválidas (Knapp, 2008; Avise & Johns, 1999). Hay varias propuestas de cómo introducir e interpretar el tiempo, desde edades absolutas a relativas; aunque tiene limitaciones en su aplicabilidad y genera muchos cambios taxonómicos (Avise & Johns, 1999; Orthia et al., 2005; Avise & Mitchell, 2007; Dubois, 2007; Talavera et al., 2013), lo

que perjudica la estabilidad clasificatoria, la objetividad en el reconocimiento de grupos en la misma categoría y por ende la comunicación.

El criterio de la edad de los linajes aun es limitado, pues necesita de la existencia de filogenias calibradas para los grupos (Avise & Johns, 1999; Talavera et al., 2013). Además, debe considerarse la incertidumbre asociada y reportarla, cuidar todos los puntos de la inferencia filogenética y calibración como las tasas de cambio, marcadores moleculares, asignación de modelos, relojes moleculares y puntos de calibración; así como los procesos poblacionales que pueden afectar la reconstrucción como el número de generaciones y el tamaño poblacional u otros mencionados antes como tasas metabólicas o la eficiencia de reparación del DNA (v. gr. Li, 1997; Avise & Johns, 1999; Da Fonseca et al., 2008; Talavera et al., 2013).

Sin duda, la elección de los límites de tiempo absoluto o intervalos de tiempo que definan cada categoría taxonómica, es el mayor reto de este criterio. Talavera et al. (2013) establecen edades relativas o intervalos de edad en una subfamilia de Lycaenidae y ajustan dichas edades a los géneros ya establecidos para no impactar la nomenclatura actual y solo proponen la existencia de un género nuevo, *Rueckbeilia*.

La diagnosis es un paso crucial en la propuesta de las hipótesis de géneros (Hennig, 1966; Funk, 1985; Jeffrey, 1987; Kornet, 1994; Oberwinkler, 1994; Parmasto, 1994; Singer, 1994; Pfeil & Crisp, 2005; Humphries & Linder, 2009; Talavera et al. 2013; Hall, 2018). Existe un consenso en los autores que sugieren explorar y explicar los caracteres morfológicos más sencillos, evidentes y diferenciales que permitan, en la práctica, el reconocimiento de los taxones. Sin embargo, el incremento en el uso de diferentes tipos de datos de los distintos semaforantes, ha logrado integrar la morfología a nivel macro con caracteres a escala fina (v. gr. ultraestructura), lo que contradice un poco la idea de la diagnosticabilidad práctica, pues en varias ocasiones se necesita de la tecnología (v. gr. microscopios, secuenciadores) para reconocer los caracteres y asignar a las especies al género que corresponde. Además, la diagnosticabilidad suele ser una combinación de caracteres no todos sinapomórficos y aunque es aconsejable y conveniente conseguirla, en ocasiones es complicado definirla solo con caracteres morfológicos y su aplicabilidad resulta limitada. Al reducirla a caracteres morfológicos, quedan excluidos los genes que podrían ser caracteres diagnósticos.

Humpreys & Linder (2009) refieren que la capacidad de predecir pronostica las características de los taxones que aún no han sido estudiados; mientras que la estabilidad mantiene las características que lo definen en el tiempo, lo que incrementa el poder de comunicación de una clasificación.

En cuanto al poder predictivo de las hipótesis de géneros, más que predecir las características de las especies que deberían incluirse, los géneros son una referencia que permite su correcta asignación. Si existe alguna característica diagnóstica que no se cumpla, el enunciado lógico es que corresponde a otro género, o bien, debe modificarse la diagnosis del género existente, lo que iría en contra de la estabilidad. Estos criterios son una consecuencia de la toma de decisiones a la que se enfrenta la práctica de delimitar grupos supraespecíficos.

En el caso de los 55 géneros propuestos de Papilionoidea en los últimos 20 años, los diferentes autores refieren que, al momento de la revisión, los taxones no cumplían con ninguna de las sinapomorfías del género en el que estaban incluidos, o bien, eran ambiguas y los ubicaba en géneros cercanos o tribus diferentes. Además, presentan una serie de caracteres exclusivos o bien una combinación de ellos que los diagnostica, lo que apoya la idea de incluirlos en un género nuevo (Bálint, 2002; Turland et al., 2012; Freitas et al., 2013, 2018; Zacca, 2013; Nakahara et al., 2015; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Silva et al., 2018). Por lo tanto, aplican el criterio de discontinuidad morfológica y diagnosticabilidad. Algunos, involucran análisis filogenéticos para definir grupos monofiléticos y sus sinapomorfías (Hall, 2002 a y b; Hall & Harvey, 2002a; Penz & DeVries, 2006; Hall, 2018).

Los pocos trabajos que emplearon datos morfológicos y moleculares para su análisis refieren que los datos moleculares ayudaron a descubrir que se trataban de géneros nuevos, así como a clarificar su posición filogenética. Estos integran el criterio de la distancia genética y el soporte de los nodos de los clados (*v. gr.* Warren et al., 2008; Peña et al., 2010; Freitas et al., 2012, 2018; Turland et al., 2012; Nakahara et al., 2015; Kaminski et al., 2017; Ortíz-Acevedo et al., 2017; Seraphim et al., 2018; Silva et al., 2018; Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1). Esto fue importante en el caso de *E. phyciodoides*, *E. planeca*, y *Z. castanea* ya que son especies altamente autapomórficas y se evitó la creación de géneros monotípicos (Capítulo 2). Otros grupos presentan el mismo comportamiento, como *Guaianaza* (Nymphalidae: Satyrinae) (Freitas y Peña 2006), ya que mencionan que solo con

la evidencia morfológica no era posible asignar la especie a un género establecido bajo un grado de confianza aceptable. En contraste, la evidencia molecular recupera clados bien soportados y ramas muy divergentes respecto a las otras especies. Solo el trabajo de Talavera et al., (2013) incluye la edad de los linajes en una subfamilia de Lycaenidae, en el que propone edades relativas en lugar de absolutas.

Los dos géneros propuestos en este trabajo, *Plesioarida* y *Neoapodemia*, son monofiléticos. Estos tuvieron un tratamiento en el que el muestreo taxonómico, temporal, espacial y genético fue adecuado, al igual que en los grupos externos incluyeron géneros de toda la familia Riodinidae. Se exploraron los caracteres morfológicos tradicionales, pero también otros caracteres morfológicos con detalle, como los genitales masculinos, palpos labiales y patas protorácicas, lo que sirvió para descubrir caracteres diagnósticos y valorar el criterio de discontinuidad morfológica. Con base en los análisis filogenéticos moleculares, se evaluaron las distancias génicas y el soporte de los nodos en los árboles de especies y en genealogías individuales. Además, las hipótesis de los géneros propuestos se contrastan con evidencia externa del hábitat, historia de vida y plantas de alimentación en la medida de la información disponible (Trujano-Ortega et al., 2018, Capítulo 1).

El proceso de establecer propuestas de hipótesis de géneros o cualquier otra categoría supraespecífica no es lineal ni sigue pasos estandarizados. La monofilia es la única condición que en general se considera necesaria (aunque insuficiente). Una vez establecida, ya sea con datos morfológicos o moleculares, la consideración de otras propiedades de los grupos a definir puede ser arbitraria. Las decisiones que deben tomarse al definir géneros llevan al debate interminable de establecer el tamaño de los géneros, bajo posturas de agrupamiento de especies en géneros grandes e incluyentes (*lumper*), en contraste con la aceptación de géneros de tamaño mediano o pequeño e incluso monotípicos (*splitter*). Lo cierto es que en la práctica de establecer estas hipótesis, todos los autores intentan minimizar la incertidumbre y subjetividad, con el fin de dar estabilidad a la clasificación. Por ejemplo, en el caso de Riodinidae, Hall (2018) menciona que una vez establecida la monofilia, lo que hace a partir de análisis cladísticos con datos morfológicos que incluyen diferentes estructuras de distintos semaforontes, se toma como criterios: 1) la distancia morfológica; 2) soporte de los nodos; 3) sinapomorfías genéricas no correlacionadas; una de ellas debe ser una característica externa evidente para cumplir con la diagnosticabilidad, aplicabilidad y practicidad en

campo; 4) la predicción en la clasificación, tanto morfológicamente como en las historias de vida, por eso deben evitarse los géneros monotípicos y los géneros grandes y heterogéneos, ya que presentan bajos o nulos poderes predictivos; 5) realizar los menores cambios nomenclaturales (estabilidad), aunque eso depende del grado de estudio en un grupo. Se debe considerar que los caracteres moleculares pueden incluirse en las diferencias y las sinapomorfías, con el fin de complementar las hipótesis desde diferentes sistemas de caracteres que han mostrado ser informativos.

Después de un período largo de incertidumbre acerca de la sistemática de Papilionoidea y en particular de Riodinidae, hoy es posible tener gran cantidad de datos para generar hipótesis a diferentes niveles taxonómicos. También se tiene la experiencia para generar líneas de acción directas y concretas, y así responder preguntas específicas respecto a la sistemática, evolución o ecología. Aun así, Espeland et al. (2015, 2018), Seraphim et al. (2018) y Hall (2018), manifiestan que los avances aún son a escala jerárquica alta e incluso a este nivel, hay muchas subfamilias y tribus para y polifiléticas que deben estudiarse. A niveles menores de la jerarquía hay mucho trabajo de revisión que hacer, pues Seraphim et al. (2018) indican la existencia de muchos géneros no monofiléticos a lo largo de la filogenia de Riodinidae; así como una diversidad impresionante de especies crípticas. Los datos moleculares y la morfología de resolución alta ayudan en la solución de algunas relaciones sistemáticas difíciles de descubrir a partir de la morfología de adultos, especialmente en los grupos *incertae sedis*.

Los diferentes trabajos coinciden en que para lograr avances en el estudio de Riodinidae y con base en sus características estenoicas hay que estudiarlos desde un enfoque integral. Esta tesis es apenas una ligera contribución al conocimiento de la tribu Emesidini y genera más preguntas que respuestas en el estudio de estos géneros.

Conclusiones

- A partir de la revisión de *Apodemia* se describieron dos géneros nuevos de Riodinidae, *Plesiorarida* y *Neoapodemia* con 10 y dos taxones a nivel específico, respectivamente. Cada uno representa un grupo monofilético bien soportado.
- *Neoapodemia* y *Apodemia* son endémicos de la región Neártica y *Plesioarida* se distribuye en la Zona de Transición Mexicana (*sensu* Halffter) y presenta elementos de afinidad neotropical.
- *Apodemia planeca* y *A. phyciodoides* forman un grupo monofilético junto con *Emesis* y se transfieren a ese género.
- Los estudios taxonómicos en Riodinidae requieren de un enfoque integral de análisis a partir de datos morfológicos y moleculares; con un muestreo significativo y suficiente.
- La evidencia externa de historias de vida y distribución geográfica son necesarias para soportar las hipótesis de géneros propuestas y proporcionar clasificaciones más robustas, así como explorar aspectos evolutivos y ecológicos.
- La utilización de caracteres moleculares permitió robustecer la definición de las especies de estos géneros y acelerar la ubicación de especies muy divergentes.
- El género *Emesis* necesita una revisión detallada y su monofilia debe ponerse a prueba.
- Los caracteres morfológicos de venación alar, patas protorácicas, palpos labiales y genitales masculinos, así como los genes citocromo oxidasa I (COI), wingless (Wg) y Factor de elongación (EF-1a), son informativos a nivel genérico en Riodinidae.
- La monofilia es un requisito obligado para considerar una categoría supraespecífica. Además de la monofilia, no hay criterios estandarizados para asignar las categorías ni una sucesión de pasos para hacerlo; sin embargo, si se cuenta con un muestreo representativo en lo taxonómico, en los caracteres, en el tiempo y el espacio, se reduce la incertidumbre de dos de los criterios más empleados, el hueco morfológico y la diferenciación genética.

Perspectivas

El estudio de los géneros analizados en esta tesis aún tiene varios aspectos que cubrir. Una de las premisas es continuar con el estudio de la sistemática al interior de *Apodemia*, *Plesioarida* y *Emesis* desde la perspectiva de la holomorfología e integrando datos moleculares, historias de vida y ecología. Para ello es imprescindible incrementar el trabajo de campo, priorizando zonas de gran diversidad y endemismo, como las selvas medianas y bajas y las zonas xéricas de México, en particular las áreas fronterizas al norte y sur del país. Este muestreo debe llevarse a cabo incluso en áreas geográficas que ya cuenten con una lista de Papilionoidea y realizarse con una búsqueda dirigida a los horarios, microhábitats y plantas de alimentación de los géneros que se reportan en esta tesis. Además, en esta búsqueda deben registrarse observaciones de la conducta como oviposición, territorialidad, forrajeo, cortejo y cópula, porque es relevante para entender el grupo y será importante en la diferenciación a nivel específico. Hay que enfatizar la búsqueda de *Emesis* y de especies raras de *Plesioarida* que son poco abundantes, como *P. hepburni* y *P. hypoglauca*, ya que aún hay muchos aspectos de su biología y distribución que son desconocidos.

Es necesario comenzar con el estudio de estados inmaduros, ya que presentan caracteres informativos a distintos niveles taxonómicos. Para ello el trabajo de campo debe ser diferente al de la búsqueda de adultos. Se debe plantear de manera estratégica buscando las plantas de alimentación en el tiempo anterior en que se han observado los adultos y en los sitios donde se registró mayor abundancia.

En el caso de *Plesioarida* y *Apodemia*, es necesario hacer estudios de límites de especies. Dado que son géneros cuyas especies son similares fenotípicamente, con distribuciones amplias, pero con variación a nivel poblacional; se recomienda incluir los datos moleculares generados a partir de este estudio, pero con mayor muestreo para registrar la variación genética. En caso de ser necesario, como un paso posterior se puede emplear secuenciación masiva, con preferencia por las técnicas ya probadas en Lepidoptera. En esta misma línea del estudio a nivel específico, la exploración de los caracteres debe centrarse en el estudio de los genitales femeninos, así como explorar microestructuras de los huevos. También es conveniente que en el estudio del patrón alar se empleen técnicas cuantitativas de morfometría, lo que brindará información valiosa para la sistemática del grupo.

En el caso de *Emesis* debe evaluarse su monofilia, pues tiene una distribución amplia

y gran variación en las especies que lo conforman. Además, presenta cambios recientes en su sistemática, ya que hay especies que ahora forman otro género (v. gr. *Sertania*) y otras especies que se incluyeron en él con base en los datos moleculares, pero con fenotipos únicos como *E. phyciodoides* y *E. planeca*.

Es necesario proponer una hipótesis filogenética calibrada de cada uno de los géneros de este estudio, así como de las relaciones entre ellos. Una vez hecho esto podrán proponerse hipótesis acerca de las relaciones de los desiertos de América del norte y, además, explicar la historia biogeográfica del grupo, ya que *Apodemia*, *Plesioarida* y *Neoapodemia*, constituyen los únicos géneros Neárticos de Riordinidae.

Literatura citada

Ackery, P.R., R. De Jong & R. I. Vane-Wright. 1999. The butterflies: Hedyloidea, Hesperoidea and Papilionoidea. En: Kristensen, N. P. (Ed.). *Lepidoptera, moths and butterflies*. 1. Evolution, systematic and biogeography. *Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology*, De Gruyter, Berlin, New York, 264–300.

Arellano-Covarrubias, A., J. Llorente-Bousquets & A. Luis-Martínez. 2018. Distribución y fenología de la familia Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea) en el bosque tropical subcaducifolio de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 66: 503–558.

Arnqvist, G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 365–379.

Austin, G. T. 1987. *Apodemia palmerii* (Lycaenidae: Riodininae): Misapplication of names, two new subspecies and a new allied species. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 26: 125–140.

Austin, G. T. 1991. A review of *Apodemia hepburni* (Lycaenidae: Riodininae) with a description of a new subspecies. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 45: 135–141

Austin, G. T. 2008. Hesperidae of Rondônia, Brazil: taxonomic comments on night skippers, with descriptions of new genera and species (Lepidoptera: Eudaminae). *Insecta Mundi*, 29: 1–36.

Austin, G. T. & A. D. Warren. 2009. New looks at and for *Onespa*, *Buzyges*, and *Librita* (Lepidoptera: Hesperidae: Hesperinae), with new combinations and descriptions of a new genus and six new species. *Insecta Mundi*, 89: 1–55.

Avise, J. C. & G. C. & Johns. 1999. Proposal for a standardized temporal scheme of Biological classification for extant species. *Proceeding of the national Academy of Sciences of the USA*, 96: 7358–7363.

Avise, J. C. & D. Mitchell. 2007. Time to standardize taxonomies. *Systematic Biology*, 56: 130–133.

Bálint, Z. 2002. A new genus in the neotropical lycaenid butterfly tribe Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae). *Folia Entomologica Hungarica*, 63: 119–133.

Bálint, Z. & C. H. Faynel. 2008. Review of the genus *Brangas* Hübner, 1819 (Lepidoptera: Lycaenidae) with description of a new genus. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, 100: 271–306.

Bálint, Z. & J. Salazar. 2003. *Fasslantoni* gen. n. a monotypic genus of Neotropical eumaeine lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae, Eumaeini). *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, 95: 173–183.

- Bálint, Z. & J. Wojtusiak. 2000. *Jagiello molinopampa* gen. et sp. n. from Peru (Lepidoptera: Lycaenidae). *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, 92: 183–191.
- Bálint, Z., K. Kertész, G. Piszter, Z. Vértesy & L. P. Biró. 2012. The well-tuned blues: the role of structural colours as optical signals in the species recognition of a local butterfly fauna (Lepidoptera: Lycaenidae: Polyommatainae). *Journal of the Royal Society Interface*, 9: 1745–1756.
- Bálint, Z., S. Sáfián, A. Hoskins, K. Kertész, A. A. Koós, Z. E. Horváth, G. Piszter & L. P. Biró. 2018. The Only Blue *Mimeresia* (Lepidoptera: Lycaenidae: Lipteninae) Uses a Color-Generating Mechanism Widely Applied by Butterflies. *Journal of Insect Science*, 18: 1–8.
- Bates, H. W. 1868. A catalogue of Erycinidae, a family of Lepidoptera. *Journal of the Linnean Society London*, 9: 373–459.
- Bazinet A. L., M. P. Cummings, K. T. Mitter & C. W. Mitter. 2013. Can RNASeq resolve the rapid radiation of advanced moths and butterflies (Hexapoda: Lepidoptera: Apoditrysia)? An exploratory study. *PLoS One*, 8: e82615.
- Bazinet A.L., K. T. Mitter, D.R. Davis, E. J. Van Nieukerken, M. P. Cummings & C. Mitter. 2017. Phylotranscriptomics resolves ancient divergences in the Lepidoptera. *Systematic Entomology*, 42: 82–93.
- Beldade, P., P. M. Brakefield & A. D. Long. 2002. Contribution of Distal-less to quantitative variation in butterfly eyespots. *Nature*, 415: 315–318
- Beutelspacher, C. R. 1981. Una nueva especie mexicana del género *Theope* Doubleday, 1858 (Lepidoptera: Riodinidae). *Anales del Instituto de Biología, UNAM (Serie Zoología)*, 51: 395–398.
- Boggs, C. L., W. B. Watt & P. R. Ehrlich. 2003. *Butterflies: evolution and ecology taking flight*. University of Chicago Press, Chicago, USA, 756 pp.
- Braby, M. F., R. Vila & N. E. Pierce. 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. *Zoological Journal of Linnean Society*, 147: 239–275.
- Breinholt, J. W. & A. Y. Kawahara. 2013. Phylotranscriptomics: Saturated third codon positions radically influence the estimation of trees based on next-gen data. *Genome Biology and Evolution*, 5: 2082–2092.
- Breinholt, J. W., C. Earl, A. R. Lemmon, E. M. Lemmon, L. Xiao & A. Y. Kawahara. 2017. Resolving relationships among the megadiverse butterflies and moths with a novel pipeline for Anchored Phylogenomics. *Systematic Biology*, 67(1): 78–93.
- Breinholt, J. W., A. Lemmon, E. Lemmon, L. Xiao, C. Earl & A. Y. Kawahara. 2018.

Resolving relationships among the megadiverse butterflies and moths with a novel pipeline for Anchored Phylogenomics. *Systematic Biology*, 67:78–93

Britten, R. J. 1986. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science*, 231: 1393–1398.

Brown, J. M. & A. R. Lemmon. 2007. The importance of data partitioning and the utility of bayes factors in bayesian phylogenetics. *Systematic Biology*, 56: 643–655

Brower, A. V. Z. 1994. Phylogeny of *Heliconius* butterflies inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3: 159–174.

Brower, A. V. Z. 1996. Parallel race formation and the Evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution*, 50: 195–221.

Brower, A. V. Z. 1997. The evolution of ecologically important characters in *Heliconius* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): a cladistic review. *Zoological Journal of Linnean Society*, 119: 457–472

Brower, A. V. Z. 2000. Phylogenetic relationships among the Nymphalidae (Lepidoptera), inferred from partial sequences of the wingless gene. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267: 1201–1211.

Brower, A. V. Z. & R. DeSalle. 1998. Patterns of mitochondrial versus nuclear DNA sequence divergence among nymphalid butterflies: the utility of wingless as a source of characters for phylogenetic inference. *Insect Molecular Biology*, 7: 73–82.

Brower, A. V. Z. & M. G. Egan. 1997. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiiti): a revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and a nuclear gene. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 264: 969–977.

Brower, A. V. Z., R. DeSalle & A. Vogler. 1996. Gene trees, species trees, and systematics: a cladistic perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 423–450.

Callaghan, C. J. 1985. A preliminary revision of the genus *Nymphidium* (Rhopalocera, Riodinidae) Part. I Introduction. Mantus-Baoetia complex. *Bulletin of the Allyn Museum*, 98: 1–21.

Callaghan, C. J. 1986. A preliminary revision of the genus *Nymphidium* (Riodinidae) Part II. The azanoides complex. *Bulletin of the Allyn Museum*, 100: 1–7.

Callaghan, C. J. & G. Lamas. 2004. Riodinidae. Checklist: Part 4A. Hesperioidea-Papilionoidea, En: Heppner, J. B. (Ed). *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera/Scientific Publishers, Florida, USA, 1–162.

- Cameron, S. L. 2014. Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 59: 95–1117.
- Campbell, D. L. 1998. Higher-level Phylogeny and Molecular Evolution of the Riodinidae (Lepidoptera) (PhD thesis). Harvard University, Cambridge, MA, USA.
- Campbell, D. L. N. E. & Pierce. 2003. Phylogenetic relationships of the Riodinidae: implications for the evolution of ant association. En: Boggs, C., P. Ehrlich & W. B. Watt (Eds). *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago, Chicago, USA, 395-408.
- Campbell, D. L., Brower, A. V. Z., Pierce, N. E. 2000. Molecular evolution of the wingless gene and its implications for the phylogenetic placement of the butterfly family Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Biology Evolution*, 17: 684–696.
- Castro, L. R., A. D. Austin & M. Dowton. 2002. Contrasting rates of mitochondrial molecular evolution in parasitic Diptera and Hymenoptera. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 1100–1113.
- Castro-Gerardino, D. J., & J. Llorente-Bousquets. 2017. Comparative exploration of antennae in Pseudopontia, and antennal clubs of the tribes Leptideini and Dismorphiini (Lepidoptera: Pieridae). *Zootaxa*, 4347(3), 401-445.
- Caterino, M. S. S. Cho & F. A. Sperling. 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving Tower of Babel. *Annual Review of Entomology*, 45(1): 1–54.
- Caterino, M. S., R. D. Reed, M. M. Kuo & F. A. H. Sperling. 2001. A partitioned likelihood analysis of swallowtail butterfly phylogeny (Lepidoptera: Papilionidae). *Systematic Biology*, 50: 106–127.
- Cho, S., A. Mitchell, J. C. Regier, C. Mitter, R. W. Pole, T. P. Friedlander & S. Zhao. 1995. A highly conserved nuclear gene for low-level phylogenetics: Elongation Factor-I a recovers morphology-based tree for heliothine moths. *Molecular Biology and Evolution*, 12: 650–656.
- Christenhusz, M. J. & M. W. Chase. 2018. PPG recognises too many fern genera. *Taxon*, 67: 481–487.
- Condamine, F. L., F. A. Sperling, N. Wahlberg, J. Y. Rasplus & G. J. Kergoat. 2012. What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecology Letters*, 15: 267–277.
- Cong, Q. & N. V. Grishin. 2014. A new *Hermeuptychia* (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) is sympatric and synchronic with *H. sosybius* in southeast US coastal plains, while another new *Hermeuptychia* species—not *hermes*—inhabits south Texas and northeast Mexico. *ZooKeys*, 379: 1–43.

- Cong, Q., J. Shen, D. Borek, R. K. Robbins, P. A. Opler, Z. Otwinowski & Grishin. 2017. When COI barcodes deceive: complete genomes reveal introgression in hairstreaks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284: 1–9.
- Cordero, C. 2005. The evolutionary origin of signa in female Lepidoptera: natural and sexual selection hypotheses. *Journal of Theoretical Biology*, 232: 443–449.
- Christenhusz, M. J. M. & M. W. Chase, 2018. PPG recognizes too many fern genera. *Taxon*, 67: 481–487.
- Damm, S., B. Schierwater, H. Hadrys. 2010. An integrative approach to species discovery in Odonates: from character-based DNA barcoding to ecology. *Molecular Ecology*, 19: 3881–3893.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Zoological Journal of Linnean Society*, 85: 407–415.
- Da Fonseca, R. R., W. E. Johnson, S. J. O'Brien, M. J. Ramos, & Antunes. 2008. The adaptive evolution of the mammalian mitochondrial genome. *BMC Genomics*, 9: 119.
- De Jong, R. R. I. Vane-Wright & P. R. Ackery. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Entomologica Scandinavica*, 27: 65–101.
- De la Maza, R. & J. De la Maza. 2017a. Una nueva especie de *Apodemia* C. y R. Felder, de la cuenca inferior del Río Balsas, Michoacán, México (Lepidoptera-Riodinidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología (nueva serie)*, 4: 31–36.
- De la Maza, R. & J. De la Maza. 2017b. Una nueva especie de *Apodemia* C. y R. Felder, de la Selva Lacandona, Río Lacantún, Chiapas, México (Lepidoptera-Riodinidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología (nueva serie)*, 4: 37–44.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56: 879–886.
- DeVries, P. J. 1997. *The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. II: Riodinidae*. Princeton Univ. Press, New Jersey. 288 Pp.
- DeVries, P. J., B. C. Cabral & C. M. Penz. 2004. The early stages of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae): myrmecophily, a new caterpillar ant-organ and consequences for classification. *Milwaukee Public Museum Contributions to Biology and Geology*, 102: 1–13.
- Dolinskaya, V. & M. G. Ponomarenko. 2013. The chorionic sculpture in eggs of some Noctuidae (Lepidoptera). *Vestnik Zoologii*, 47: 33–41.
- Dang, P. T. 1993. Vesicas of selected tortricid and small Lepidopterous species, with descriptions of new techniques of vesica eversion (Lepidoptera: Tortricidae, Oecophoridae, Gelechiidae, and Nepticulidae). *The Canadian Entomologist*, 125: 785–799.

- Dong, D. Z. Dao & Y. Wang. 2018. A new genus and two new species of Lepidoptera Satyridae, Spingidae from Yunnan China. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology Research*, 3: 203–205.
- Downey, J. C. & A. C. Allyn. 1980. Eggs of Riodinidae. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 34: 133–145.
- Dowton, M., K. Meiklejohn, S. L. Cameron & J. Wallman. 2014. A preliminary framework for DNA barcoding, incorporating the multispecies coalescent. *Systematic Biology*, 63(4): 639–644.
- Dubois, A. 2007. Naming taxa from cladograms: some confusions, misleading statements, and necessary clarifications. *Cladistics*, 23: 390–402.
- Dumas, P., J. Barbut, B. Le Ru, J. F. Silvain, A. L. Clamens, E. d'Alençon & G. J. Kergoat. 2015. Phylogenetic molecular species delimitations unravel potential new species in the pest genus *Spodoptera* Guenée, 1852 (Lepidoptera, Noctuidae). *PLoS One*, 10: e0122407
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, Boston, MA, USA. 244 Pp.
- Eberhard, W. G., 2004. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution*, 58: 1947–1970.
- Eliot, J. N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology*, 28: 373–506.
- Emmel, T. C. & J. F. Emmel. 1998. Two new geographically restricted subspecies of *Apodemia mormo* (Lepidoptera: Riodinidae) from the vicinity of San Bernardino, California. En: Emmel, T. C. (Ed.). *Systematics of Western North American Butterflies*. Mariposa Press, Gainesville, Florida, USA. 795–800.
- Emmel, T. C., J. F. Emmel & G. Pratt. 1998. Five new subspecies of *Apodemia mormo* (Lepidoptera: Riodinidae) from southern California. En: Emmel, T. C. (Ed.) *Systematics of Western North American Butterflies*. Mariposa Press, Gainesville, Florida, USA. 801–810.
- Espeland, M., J. P. Hall, P. J. DeVries, D. C. Lees, M. Cornwall, Y. F. Hsu, L. W. Wu, D. L. Campbell, G. Talavera, R. Vila, S. Salzman, S. Ruehr, D. J. Johman & N. Pierce. 2015. Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93: 296–306.
- Espeland, M., J. Breinholt, K. R. Willmott, A. D. Warren, R. Vila, E. F. Toussaint, S. C. Maunsel, K. Aduse-Poku, G. Talavera, R. Eastwood, M. A. Jarzyna, R. Guralnick, D. J. Lohman, N. E. Pierce & A. Y. Kawahara. 2018. A Comprehensive and Dated Phylogenomic Analysis of Butterflies. *Current Biology*, 28: 770–778.

- Faircloth, B. C., E. McCormack, N. G. Crawford, M. G. Harvey, R. T. Brumfield & Glenn. 2012. Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. *Systematic Biology*, 61: 717–26.
- Felder, C. & R. Felder. 1864–1867. *Apodemia*. Reise der Österreichischen Fregatte Novara, 2: 302.
- Freeman, A. H. 1964. A new species of *Apodemia* from Texas. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 18: 75–77.
- Freitas, A. V. L. 2002. Immature stages of *Eteona Tisiphone* (Nymphalidae: Satyrinae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 56: 286–288.
- Freitas, A. V. L. 2003. Description of a new genus for “*Euptychia*” *peculiaris* (Nymphalidae: Satyrinae): Immature stages and systematic position. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 57: 100–106.
- Freitas, A. V. L. 2004. A new species of *Ypthimoides* (Nymphalidae, Satyrinae) from southeastern Brazil. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 58: 7–12.
- Freitas, A. V. L., D. Murray & K. S. Brown Jr. 2002. Immatures, natural history and systematic position of *Bia actorion* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 56: 117–12.
- Freitas, A. V. L. & C. Peña. 2006. Description of genus *Guaianaza* for “*Euptychia*” *pronophila* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) with a description of the immature stages. *Zootaxa*, 1163: 49–59.
- Freitas, A. V. L. & K. S. Brown Jr. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Systematic Biology*, 53: 363–383.
- Freitas, A. V. L., L. A. Kaminski, O. H. H. Mielke, E. P. Barbosa & K. L. Silva-Brandão. 2012. A new species of *Ypthimoides* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the southern Atlantic forest region. *Zootaxa*, 3526: 31–44
- Freitas, A. V., E. P. Barbosa, J. P. Santos & O. H. Mielke. 2013. A new genus, *Atlanteuptychia* gen. nov., for *Euptychia ernestina* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zoologia (Curitiba)*, 30: 661–668.
- Freitas, A. V., E. P. Barbosa, T. Zacca, M. A. Marín, M. V. Beirão, A. R. Silva, M. M. Casagrande, M. Espeland & K. R. Willmott. 2018. Before it is too late: description of a new genus and species of butterfly from a highly threatened Brazilian biome. *Revista Brasileira de Entomologia*, 62: 148–158.
- Friberg, M. 2007. A difference in pupal morphology between the sibling species *Leptidea sinapis* and *L. reali* (Pieridae). *Nota Lepidopterológica*, 30: 61–64.

- Fujita M. K., A. D. Leaché, F. T. Burbrink, J. A. McGuire, C. Moritz. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, 27: 480–488.
- Funk, V. A. 1985. Cladistics and generic concepts in the Compositae. *Taxon*, 53: 753–776.
- Gillooly, J. F., J. H. Brown, G. B. West, V. M. Savage & E. L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293: 2248–2251.
- Gillooly, J. F., A. P. Allen, G. B. West & J. H. Brown. 2005. The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 140–145.
- Gillooly, J. F., A. P. Allen, V. M. Savage, E. L. Charnov, G. B. West & J. H. Brown. 2006. Response to Clarke and Fraser: effects of temperature on metabolic rate. *Functional Ecology*, 20: 400–404.
- Giribert, G. 2003. Stability in Phylogenetic Formulations and Its Relationship to Nodal Support. *Systematic Biology*, 52: 554–564.
- Godman, F. D. & O. Salvin. 1878–1901. *Biologia Centrali Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera*. Bernard Quaritch, Dulau, London, 240 Pp.
- Groves, C. 2004. The what, why and how of primate taxonomy. *International Journal of Primatology*, 25: 1105–1126.
- Haddad, S., S. Shin, A. R. Lemmon, E. M. Lemmon, P. Svacha, B. Farrell, A. Ślipiński, D. Windsor & D. D. McKenna. 2018. Anchored hybrid enrichment provides new insights into the phylogeny and evolution of longhorned beetles (Cerambycidae). *Systematic Entomology*, 43: 68–89.
- Hall, J. P. 1999. *A Revision of the Genus Theope: its Systematics and Biology (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini)*. Scientific Publishers, Gainesville, Florida, USA, 127 Pp.
- Hall, J. P. 2000. Two new genera in the Neotropical riodinid tribe Nymphidiini (Riodinidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 54: 41–46.
- Hall, J. P. 2001. A revision of the new riodinid butterfly genus *Dachetola* (Lepidoptera: Riodinidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 109: 183–195.
- Hall, J. P. 2002a. A phylogenetic revision of *Calydna* and relatives (Lepidoptera: Riodinidae). *Insect Systematics & Evolution*, 33: 185–237.
- Hall, J. P. 2002b. A review of the new riodinid butterfly genus *Panaropsis* (Lepidoptera: Riodinidae: Symmachiini). *Proceedings Entomological Society of Washington*, 104: 63–194.

- Hall, J. P. 2003. Phylogenetic reassessment of the five forewing radial-veined tribes of Riodininae (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology*, 28: 23–38.
- Hall, J. P. 2004. Metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). En: J. L. Capineira (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1383–1386.
- Hall, J. P. 2007. Two new genera in the Nymphidiina (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). *Zootaxa*, 1415: 35–42.
- Hall, J. P. W. 2018. *A Monograph of the Nymphidiina: Phylogeny, Taxonomy, Biology and Biogeography (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini)*. The Entomological Society of Washington, Washington, USA. 990 Pp.
- Hall, J. P., & C. J. Callaghan. 2003. A revision of the new riodinid butterfly genus *Pseudotinea* (Lepidoptera: Riodinidae). *Journal of Natural History*, 37: 821–837.
- Hall, J. P. & D. J. Harvey. 2001. A reassessment of *Calociasma* with the description of a new genus and a new species (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). *Journal of the New York Entomological Society*, 109: 196–205.
- Hall, J. P. & D. J. Harvey. 2002a. Basal subtribes of the Nymphidiini (Lepidoptera: Riodinidae): phylogeny and myrmecophily. *Cladistics*, 18: 539–569.
- Hall, J. P. W. & D. J. Harvey. 2002b. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riodinid butterflies. *Evolution*, 56: 1489–1497.
- Hall, J. P. W. & K. R. Willmott. 1996. Systematics of the riodinid tribe Symmachiini, with the description of a new genus and five new species from Ecuador, Venezuela and Brazil (Lepidoptera: Riodinidae). *Lambillionea*, 96: 637–660.
- Harvey, D. J. 1987. The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera). PhD Dissertation, University of Texas at Austin, Texas, USA, 215 Pp.
- Harvey, D. J. 1991. Appendix B. Higher classification of the Nymphalidae. En: Nijhout, H. F. (Ed). *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., USA, 255–273
- Harvey, D. J. & J. P. Hall. 2002. Phylogenetic revision of the *Charis cleonus* complex (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology*, 27(3), 265–300.
- Hassanin, A. 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: Strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 100–116.
- Hassanin, A., N. Léger & J. Deutsch. 2005. Evidence for multiple reversals of asymmetric mutational constraints during the evolution of the mitochondrial genome of metazoa, and consequences for phylogenetic inference. *Systematic Biology*, 54: 277–298.

Hebert P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball, J. R. de Waard. 2002. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 270: 313–321.

Hebert, P. D. N., S. Ratnasingham & J. R. Waard. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Royal Society London*, 270: S96–S99.

Heikkilä, M., L. Kaila, M. Mutanen, C. Peña & N. Wahlberg. 2012. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 279: 1093–1099.

Heikkilä, M., M. Mutanen, N. Wahlberg, P. Sihvonen & L. Kaila. 2015. Elusive ditrysian phylogeny: an account of combining systematized morphology with molecular data (Lepidoptera). *BMC Evolutionary Biology*, 15:260.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, USA, 280 Pp.

Heppner, J. B. 2002. Mexican Lepidoptera biodiversity. *Insecta Mundi*, 16: 171–190.

Hernández-Mejía, B. C., A. Flores-Gallardo, & J. Llorente-Bousquets. 2014a. Morfología del corion en especies de los géneros *Ascia* y *Ganyra* y su comparación con otros géneros próximos de Pierinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomology*, 39: 119–134.

Hernández-Mejía, B. C., A. Flores-Gallardo, & J. Llorente-Bousquets. 2014b. Morfología del Corion en la Subfamilia Coliadinae (Lepidoptera: Pieridae). *Southwestern Entomology*, 39: 853–886.

Hernández-Mejía, B. C., A. Flores-Gallardo, & J. Llorente-Bousquets. 2015. Morfología del Corion en *Leptophobia* (Lepidoptera: Pieridae) and its taxonomic importance. *Southwestern Entomology*, 40: 351–368.

Hernández-Mejía, B. C., A. Flores-Gallardo & J. lorente-Bousquets. 2013. Comparación morfológica del corion de especies de los géneros *Pieriballia*, *Itaballia* y *Perrhybris* (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae), y sus implicaciones filogenéticas. *Southwestern Entomology*, 38: 275–292.

Hernández-Mejía, C., J. Llorente-Bousquets, I. Vargas-Fernández & A. Luis-Martínez. 2008. Las mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) de Malinalco, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 117–130.

Hillis D. M. 1994. Homology in molecular biology. In: B. K. Hall (ed.). *Homology: the hierarchical basic of comparative biology*. Academic Press, San Diego. pp. 339-368.

Hirowatari, T. 1992. A Generic Classification of the Tribe Polyommataini of the Oriental and

Australian Regions (Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommataini). Bulletin of the University of Osaka Prefecture, Series B, 44: 1–102.

Hosken, D. J. & P. Stockley. 2004. Sexual selection and genital evolution. Trends in Ecology & Evolution, 19: 87–93.

Huber, B. A. & W. G. Eberhard, 1997. Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). Canadian Journal of Zoology, 74: 905–918.

Huemer, P., M. Mutanen, K. M. Sefc & P. D. Hebert. 2014. Testing DNA barcode performance in 1000 species of European lepidoptera: large geographic distances have small genetic impacts. PLoS One, 9: e115774.

Humphreys, A. M. & H. P. Linder. 2009. Concept versus data in delimitation of plant genera. Taxon, 58: 1054–1074.

Hurst, G. D. D. & F. M. Jiggins. 2005. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 272: 1525–1534.

Janzen, D. H. & W. Hallwachs. 2016. DNA barcoding the Lepidoptera inventory of a large complex tropical conserved wildland, Area de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. Genome. 59: 641–660, 114: 8313–8318.

Janzen, D. H., J. M. Burns, Q. Cong, W. Hallwachs, T. Dapkeya, R. Manjunathe, M. Hajibabaeie, P. D. N. Hebert & N. V. Grishin. 2017. Nuclear genomes distinguish cryptic species suggested by their DNA barcodes and ecology. Proceedings of the National Academy of Sciences, 114(31): 8313–8318.

Jasso-Martínez, J. M., A. N. Castañeda-Sortibrán, C. Pozo, C., R. García-Sandoval, B. R. Prado, A. Luis-Martínez & R. Rodríguez-Arnaiz. 2016. The *Enantia jethys* Complex 1: Insights from COI confirm the species complex and reveal a new potential cryptic species. Southwestern Entomologist, 41: 1005–1020.

Jeffrey, C. 1987. The concept of the genus. Australian Systematic Botany Society Newsletter, 53: 27–31.

Kaminski, L. A., C. J. Callaghan, N. Seraphim, L. M. Magaldi, L. Volkmann & A. Freitas. 2017. *Sertania* gen. nov., a new genus of butterflies (Lepidoptera: Riodinidae) from the South American dry diagonal. Zootaxa, 4312: 165–179.

Karanovic, T., Lee, S., & W. Lee. 2018. Instant taxonomy: choosing adequate characters for species delimitation and description through congruence between molecular data and quantitative shape analysis. Invertebrate Systematics, 32(3), 551-580.

Katzman, S., A. D. Kern, G. Bejerano, G. Fewell, L. Fulton, R. K. Wilson, S. R. Salama & D. Haussler. 2007. Human genome ultraconserved elements are ultraselected. Science,

Kawahara, A. Y. & J. W. Breinholt. 2014. Phylogenomics provides strong evidence for relationships of butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B*. 282: 1–8

Kawahara, A.Y., I. Ohshima, A. Kawakita, J. C. Regier, C. Mitter, M. P. Cummings, D. R. Davis, D. L. Wagner, J. de Prins & C. Lopez-Vaamonde. 2011. Increased gene sampling strengthens support for higher-level groups within leaf-mining moths and relatives (Lepidoptera: Gracillariidae). *BMC Evolutionary Biology*, 11: 182.

Kawahara, A. Y., J. W. Breinholt, M. Espeland, C. Stored. Fr, D. Plotkin, K. M. Dexter, F. A. E. Toussaint, R. A. Laurent, G. Brehm, S. Vargas, D. Forero, N. E. Pierce & D. J. Lohman. 2018. Phylogenetics of moth-like butterflies (Papilionoidea: Hedyliidae) based on a new 13-locus target capture probe set. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127: 600–605.

Kim, M., X. Wan, M. J. Kim, H. C. Jeong, N. Ahn & K. Kim. 2010. Phylogenetic relationships of true butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) inferred from COI, 16S rRNA and EF-1 α sequences. *Molecules and Cells*, 30: 409–425.

Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of molecular evolution*, 16(2): 111–120.

Knapp, S. 2008. Taxonomy as a team sport. En: Wheeler, Q. (Ed.). *The New Taxonomy*. Systematics Association Special Volume 76. London. 33–53

Kornet, J. 1994. The existence of genera. *Mycologia Helvetica*, 6: 5–7.

Kristensen, N. P., M. J. Scoble & O. Karsholt. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. *Zootaxa*, 1668: 699–747.

Kumar, S., G. Stecher & K. Tamura. 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular biology and evolution*, 33(7): 1870–1874.

Lamas, G. 2004. Checklist: Part 4A. Hesperioidea–Papilionoidea. En: Heppner, J. B. (Ed.). *Atlas of Neotropical Lepidoptera*. Association for Tropical Lepidoptera/ Scientific Publishers. Gainesville, Florida, USA, 1–439.

Lamas, G. 2008. La sistemática sobre mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) en el mundo: estado actual y perspectivas futuras. En: Llorente-Bousquets, J. & Lanteri, A. (organizadores). *Contribuciones taxonómicas en órdenes de insectos hiperdiversos*. UNAM & RIBES-CYTED, México, DF, 57-70.

Larsen, T. B. & T. C. E. Congdon. 2011. *Triskelionia*, a new African genus of the Celaenorrhini (Lepidoptera: Hesperidae) and the promotion of *T. compacta* to species-status. *Zootaxa*, 2931: 53–58.

- Le Crom, J. F. O. Ávalos-Hernández, W. Winhard, M. G. Andrade & J. Llorente-Bousquets. 2018. Analysis of some morphological characters of *Elzunia* Bryk, 1937 (Nymphalidae: Danainae: Ithomiini) results in a revised classification. *Zootaxa*, 4387: 1–46.
- Lemmon, E. M., A. R. Lemmon. 2013. High-Throughput genomic data in systematics and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 44: 99–121.
- Lemmon, A. R., S. Emme & E. M. Lemmon. 2012. Anchored hybrid enrichment for massively high-throughput phylogenomics. *Systematic Biology*, 61:727–744.
- Li, W. 1997. The complexity of DNA: the measure of compositional heterogeneity in DNA sequences and measures of complexity. *Complexity*, 3: 33–37
- Lin, C. P., B. N. Danforth. 2004. How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Insights from Bayesian analyses of combined datasets. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 30: 686–702
- Llorente-Bousquets, J. B. & G. Y. J. Castro. 2007. Estudios en sistemática de Dismorphiini (Lepidoptera: Pieridae) I: morfología de huevos y su importancia taxonómica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 31: 145–164.
- Llorente-Bousquets, J. B., A. Luis-Martínez & A. Arellano-Covarrubias. 2013. A New Subspecies of *Synargis nymphidioides* (Butler, 1872) (Lepidoptera, Riodinidae): a Prediction from a Center of Endemism in Sierra Madre del Sur, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 38: 623–634.
- Llorente-Bousquets, J. B., I. F. Vargas, A. Luis-Martínez, M. Trujano-Ortega, B. C. Hernández-Mejía & A. D. Warren. 2014. Biodiversidad de Lepidoptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 353–371.
- Llorente-Bousquets, J., S. Nieves-Urbe, A. Flores-Gallardo, B. C. Hernández-Mejía & J. Castro-Gerardino. 2018. Chorionic sculpture of eggs in the subfamily Dismorphiinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Pieridae). *Zootaxa*, 4429: 201–246.
- Llorente-Bousquets, J. & D. J. Castro-Gerardino. 2018. Antennal ultrastructure of *Leptidea* Billberg, 1820 (Pieridae: Dismorphiinae: Leptideini) and its taxonomic implications. *Zootaxa*, 4402: 401.
- Llorente-Bousquets, J., S. Nieves-Urbe, A. Flores-Gallardo, C. Hernández-Mejía & J. Castro-Gerardino. 2018. Chorionic sculpture of eggs in the subfamily Dismorphiinae (Lepidoptera: Papilionoidea: Pieridae). *Zootaxa*, 4429(2): 201–246.
- Luis, A. M., J. B. Llorente, A. D. Warren & I. F. Vargas. 2004. Los lepidópteros: papilionoideos y hesperóideos. En: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez & M. A. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM/ Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/ WWF, México, D. F., 331–356.

- Luis-Martínez, A. M., J. Llorente-Bousquets, I. Vargas-Fernández & A. D. Warren. 2003. Biodiversity and biogeography of Mexican butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Proceedings Entomological Society of Washington*, 105: 209–224.
- Luis-Martínez, A., B. C. Hernández-Mejía, M. Trujano-Ortega, A. Warren, J. L. Salinas-Gutiérrez, O. Ávalos-Hernández, I. Vargas-Fernández & J. Llorente-Bousquets. 2016. Avances Faunísticos en los Papilionoidea (Lepidoptera) *sensu lato* de Oaxaca, México *Southwestern Entomologist*, 41: 171–224.
- Luna-Reyes, M. D. L. M., J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez & I. Vargas-Fernández. 2010. Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera: Papilionoidea) de Cañón de Lobos, Yautepec, Morelos, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 315–342.
- Luna-Reyes, M., J. Llorente-Bousquets & A. Luis-Martínez. 2008.. Papilionoidea de la sierra de Huautla, Morelos y Puebla, México (Insecta: Lepidoptera). *Revista de Biología Tropical*, 56: 1677–1716.
- Martin, J. A. & D. P. Pashley. 1992. Molecular systematic analysis of butterfly family and some subfamily relationships (Lepidoptera: Papilionoidea). *Annals of the Entomological Society of America*, 85: 127–135.
- Martin, A. P. & S. R. Palumbi. 1993. Protein evolution in different cellular environments: cytochrome b in sharks and mammals. *Molecular Biology and Evolution*, 10: 873–891.
- Martínez-Noble, J. I., V. Meléndez-Ramírez, H. Delfín-González & C. Pozo. 2015. Mariposas de la selva mediana subcaducifolia de Tzucacab, con nuevos registros para Yucatán, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 86: 348–357.
- Matos-Maraví, P. F., C. Peña, K. R. Willmott, A. V. L. Freitas & N. Wahlberg. 2013. Systematics and evolutionary history of butterflies in the “*Taygetis* clade” (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina): Towards a better understanding of Neotropical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 54–68
- Meyer, C. P. & G. Paulay. 2005. DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biology*, 3: e422.
- Miller, S. E., A. Hausmann, W. Hallwachs & D. H. Janzen. 2016. Advancing taxonomy and bioinventories with DNA barcodes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.*, 371: 20150339.
- Mitchell, A., S. Cho, J. C. Regier, C. Mitter, R. W. Poole & M. Matthews. 1997. Phylogenetic utility of elongation factor-1a in Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera): The limits of synonymous substitution. *Molecular Biology and Evolution*, 14: 381–390.

- Mitchell, A., C. Mitter & Regier. 2000. More taxa or more characters revisited: Combining data from nuclear protein-encoding genes for phylogenetic analyses of Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera). *Systematic Biology*, 49: 202–224
- Mitter, C., D. R. Davis & M. P. Cummings. 2017. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 62: 265–283.
- Müller, F. 1886. Südamerikanische Nymphalidenraupen: Versuch eines natürlichen Systems der Nymphaliden. *Zoologische Jahrbücher*, 1: 417–678.
- Müller, C. J. 2017. Two new genera and two new species of Lycaenidae from Papua New Guinea. *Tropical Lepidoptera Research*, 27: 71–77
- Mutanen, M. N. Wahlberg & L. Kaila. 2010. Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. *Proceedings of the Royal Society of Biological Science*, 277: 2839–2848.
- Nakahara, S., D. H. Janzen, W. Hallwachs & M. Espeland. 2015. Description of a new genus for *Euptychia hilara* (C. Felder & R. Felder, 1867) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa*, 4012: 525–541.
- Nakahara, S., K. R. Willmott, O. H. H. Mielke, J. Schwartz, T. Zacca, M. Espeland & G. Lamas. 2018. Seven new taxa from the butterfly subtribe Euptychiina (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) with revisional notes on *Harjesia* Forster, 1964 and *Pseudeuptychia* Forster, 1964. *Insecta Mundi*, 639: 1–38.
- Nazari, V., E. V. Zakharov & F. A. Sperling. 2007. Phylogeny, historical biogeography, and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae) based on morphology and seven genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 131–156.
- Nieves-Uribe, S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo & J. Llorente-Bousquets. 2016a. Corion en los géneros *Anteos* y *Rhabdodryas* (Pieridae: Coliadinae): su significado e implicaciones. *Southwestern Entomologist*, 41: 485–504.
- Nieves-Uribe, S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo & J. Llorente-Bousquets. 2016b. Microrretícula coriónica en los géneros *Nathalis* Boisduval y *Kricogonia* Reakirt (Lepidoptera: Pieridae): implicaciones taxonómicas y tendencias evolutivas. *Southwestern Entomologist*, 41: 715–733.
- Nieves-Uribe, S., J. Castro-Gerardino, A. Flores-Gallardo & J. Llorente-Bousquets. 2016c. Estudio del corion de tres especies del género *Colias* Fabricious, 1807 y *Zerene cesonia* (Stoll, 1790). *Southwestern Entomologist*, 41: 1121–1141.
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo & J. Llorente-Bousquets. 2017. Corión de *Orophila cardases campaspe* (Hewitson, 1869). *Southwestern Entomologist*, 41: 865–878.
- Nieves-Uribe, S., A. Flores-Gallardo, B. C. Hernández-Mejía & J. Llorente-Bousquets. 2015.

Exploración morfológica del corion en Biblidinae (Lepidoptera: Nymphalidae): aspectos filogenéticos y clasificatorios. *Southwestern Entomology*, 40: 589–648.

Nijhout, H. F. 1991. *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Washington, DC, USA, 322 Pp.

Oberwinkler, F. 1994. Genera in a monophyletic group: the Dacrymycetales. *Mycologia Helvetica*, 6: 35–72.

Ohta, T. 1992. The nearly neutral theory of molecular evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, 23: 263–286

Oliver, J. C., K. A. Robertson, A. Monteiro. 2009. Accommodating natural and sexual selection in butterfly wing pattern evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2369–2375.

Opler, P. & J. A. Powell. 1961. Taxonomic and distributional studies on the Western components of the *Apodemia mormo* complex (Riodinidae). *Journal of Lepidopterists Society*, 15: 145–171.

Orthia, L. A., Cook, L. G., & M. D. Crisp. 2005. Generic delimitation and phylogenetic uncertainty: an example from a group that has undergone an explosive radiation. *Australian Systematic Botany*, 18(1), 41-47.

Ortiz-Acevedo, E. & K. Willmott. 2013. Molecular systematics of the butterfly tribe Preponini (Nymphalidae: Charaxinae). *Systematic Entomology*, 38: 440–44.

Ortíz-Acevedo, E., D. Bonfantti, M. Casagrande, O. H. H. Mielke, M. Espeland & K. R. Willmott. 2017. Using molecules and morphology to unravel the systematics of Neotropical Preponine butterflies (Lepidoptera: Charaxinae: Preponini). *Insect Systematics and Diversity*, 1: 48–56.

O'Reilly, J. E., M. N. Puttick, L. Parry, A. R. Tanner, J. E. Tarver, J. Fleming, D. Pisani & P. C. Donoghue. 2016. Bayesian methods outperform parsimony but at the expense of precision in the estimation of phylogeny from discrete morphological data. *Biology Letters*, 12(4): 20160081.

Ortíz-Martínez, D. 2016. Sistemática y filogenia de las arañas del género *Bonnetina* Vol, 2000 (Mygalomorphae: Theraphosidae: Theraphosinae). PhD Tesis. Instituto de Biología, UNAM, México 255 Pp.

Padial, J. M. & De La Riva. 2010. A response to recent proposals for integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 747–756.

Parmasto, E. 1994. Limits of splitting. (On schizotaxia). *Mycologia Helvetica*, 6: 8–34.

Pelham, J. P. 2008. A catalogue of the butterflies of the United States and Canada with a

complete bibliography of the descriptive and systematic literature. *The Journal of Research on the Lepidoptera*, 40: 1–652.

Penz, C. M. 1999. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Nymphalidae, Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127: 277–344.

Penz, C. M. & P. J. DeVries. 1999. The higher level phylogeny of the tribe Lemoniini (Lepidoptera: Riodinidae): a preliminary assessment using adult morphology. *American Museum Novitates*, 2384: 1–32.

Penz, C. M. & D. Peggie. 2003. Phylogenetic relationships among Heliconiinae genera based on morphology (Lepidoptera: Nymphalidae). *Systematic Entomology*, 28: 451–479.

Penz, C. M. & P. J. DeVries. 2006. Systematic position of *Apodemia paucipuncta* (Riodinidae), and a critical evaluation of the nymphidiine transtilla. *Zootaxa*, 1190: 1–50.

Pfeil, B. E. & M. D. Crisp. 2005. What to do with Hibiscus? A proposed nomenclatural resolution for a large and well known genus of Malvaceae and comments on paraphyly. *Australian Systematic Botany*, 18: 49–60.

Peña, C., N. Wahlberg, E. Weingartner, U. Kodandaramaiah, S. Nylin, A. V. L. Freitas & A. V. Z. Brower. 2006. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40: 29–49.

Peña, C., S. Nylin, A. V. L. Freitas & N. Wahlberg. 2010. Biogeographic history of the butterfly subtribe Euptychiina (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Zoologica Scripta*, 39: 243–25.

Peña, C. & G. Lamas. 2005. Revision of the butterfly genus *Forsterinaria* Gray, 1973 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Revista Peruana de Biología*, 12: 5–48.

Pérez-Asso, A. R., R. Núñez-Aguila & J. A. Genaro. 2016. Morphology and COI barcodes reveal four new species in the lycieus group of *Calisto* (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Zootaxa*, 4170: 401–450.

Philippe, H., H. Brinkmann, D. V. Lavrov, D. T. Littlewood, M. Manuel, G. Worheide & D. Baurain. 2011. Resolving difficult phylogenetic questions: why more sequences are not enough. *PLoS Biology*, 9: e1000602.

Pons, J.; T. G. Barraclough, J. Gomez–Zurita, A. Carduso, D. P. Duran, S. Hazell, S. Kamoun, W. D. Sumlin & A. P. Vogler. 2006: Sequence–based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology*, 55: 595–609.

Pozo, C., B. Prado & A. N. Castañeda-Sortibrán. 2015. Updating Genomic Data of Lepidoptera. En: Raman, C., M. R. Goldsmith & A. Tolulope (Eds). *Short Views on Insect*

Genomics and Proteomics. Springer International Publishing, USA, 41–73.

PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematic and Evolution*, 54: 563–603.

Prado, B., C. Pozo, M. Valdéz-Moreno & P. D. Hebert. 2011. Beyond the colors: discovering hidden diversity in the Nymphalidae of the Yucatan peninsula in Mexico through DNA barcoding. *PLoS One*, 6:e27776.

Pratt, G., J. F. Emmel & G. Bernard. 2011. The buckwheat metalmarks. *American Butterflies*, 2011: 4–31.

Prieto, C. & H. Dahners. 2006. Eumaeini (Lepidoptera: Lycaenidae) del cerro San Antonio: Dinámica de la riqueza y comportamiento de “Hilltopping”. *Revista Colombiana de Entomología*, 32: 179–190.

Proshek, B. 2011. Taxonomy and Conservation of *Apodemia mormo* (Lepidoptera: Riodinidae) in North America. Master Science thesis, University of Alberta, Canada. 80 Pp.

Proshek, B., L. A. Crawford, C. S. Davis, S. Desjardins, A. E. Henderson & F. A. Sperling. 2013. *Apodemia mormo* in Canada: population genetic data support prior conservation ranking. *Journal of Insect Conservation*, 17: 155–170.

Proshek, B., J. R. Dupuis, A. Engberg, K. Davenport, P. A. Opler, J. A. Powell & F. A. Sperling. 2015. Genetic evaluation of the evolutionary distinctness of a federally endangered butterfly, Lange’s Metalmark. *BMC Evolutionary Biology*, 151: 15–73.

Prum, R. O., J. S. Berv, A. Dornburg, D. J. Field, J. P. Townsend, E. M. Lemmon & A. R. Lemmon. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, 526: 569–573.

Rannala, B. & Z. Yang. 2008. Phylogenetic inference using whole genomes. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 9: 217–31

Regier, J. C. & J. W. Shultz. 2001. Elongation Factor-2: a useful gene for Arthropod phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20: 136–14

Regier, J.C., C. Mitter, A. Zwick, A. L. Bazinet, M. P. Cummings, A. Y. Kawahara, J. Sohn, D. J. Zwickl, S. Cho, D. R. Davis, J. Baixeras, J. Brown, C. Parr, S. Weller, D. C. Lees & K. T. Mitter. 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the insect order Lepidoptera (moths and butterflies). *PlosOne*, 8:e58568.

Regier, J.C., C. Mitter, N. P. Kristensen, D. R. Davis, E. J. van Nieukerken, J. Rota, T. J. Simonsen, K. T. Mitter, A. Y. Kawahara, S. H. Yen, M. P. Cummings & A. Zwick. 2015. A molecular phylogeny for the oldest (nonditrysian) lineages of extant Lepidoptera, with implications for classification, comparative morphology and life-history evolution. *Systematic Entomology*, 40: 671–704.

Robbins, R. K. 1987. Evolution and identification of the New World Hairstreak butterflies (Lycaenidae: Eumaeini): Eliot's *Trichonis* section and *Trichonis* Hewitson. Journal of the Lepidopterists' Society, 40:138–157.

Robbins, R. K. 1991. Evolution, comparative morphology, and identification of the eumaeine butterfly genus *Rekoa* Kaye (Lycaenidae: Theclinae). Smithsonian Contributions to Zoology, 498: 1–64.

Robbins, R. K. 2004. Tribe Eumaeini. En: Lamas, G. (Ed.). *Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea*. Scientific Publishers, Gainesville, Florida, USA, 118–137.

Robbins, R. K. 2010. Four commonly confused hairstreaks (Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini): three need names, one does not. Journal of the Lepidopterists' Society, 64:1–13.

Rodríguez-Ezpeleta, N., H. Brinkmann, B. Roure & N. Lartillot. 2007. Detecting and overcoming systematic errors in genome-scale phylogenies. Systematic Biology, 56: 389–99.

Roe, A. D., S. J. Weller, J. Baixeras, J. Brown, M. P. Cummings, D. R. Davis, A. Y. Kawahara, C. S. Parr, J. C. Regier, . Rubinoff, T. J. Simonsen, N. Wahlberg & A. Zwick. 2010. Evolutionary framework for Lepidoptera model systems. En: Goldsmith, M. & F. Marec (Eds). *Genetics and molecular biology of Lepidoptera*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 1–24.

Sahoo, R. K., A. D. Warren, N. Wahlberg, A. V. Z. Brower, V. A. Lukhtanov & U. Kodandaramaiah. 2016. Ten genes and two topologies: an exploration of higher relationships in skipper butterflies (Hesperiidae). Peer Journal, 4: e2653.

Sánchez, V., B. E. Hernández-Baños & C. Cordero. 2014. The Evolution of a Female Genital Trait Widely Distributed in the Lepidoptera: Comparative Evidence for an Effect of Sexual Coevolution. Plos One, 6: e22642.

Saunders, J. W. 2010. Molecular Phylogenetics of the Riodinidae (Lepidoptera). PhD Dissertation, University of Florida, USA, 94 Pp.

Schuettpelez, E., G. Rouhan, K. M. Pryer, C. J. Rothfels, J. Prado, M. A. Sundue, M. D. Windham, R. C. Moran & A. R. Smith. 2018. Are there too many fern genera? Taxon, 67: 473–480.

Scotland, R. W, R. G. Olmstead & J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: The role of morphology. Systematic Biology, 52: 539–548.

Seraphim, N., M. A. Marín, A. V. L. Freitas & K. L. Silva-Brandão. 2014. Morphological and molecular marker contributions to disentangling the cryptic *Hermeuptychia hermes* species complex (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina). Molecular Ecology Resources, 14:

39–49.

Seraphim, N., L. A. Kaminski, P. J. DeVries, C. Penz, C. Callaghan, N. Wahlberg, K. L. Silva-Brandão & A. V. Freitas. 2018. Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). *Systematic Entomology*, 43: 407–425.

Shapiro, A. M. & A. H. Porter, A. H. 1989. The lock-and-key hypothesis: Evolutionary and bioystematic interpretation of insect genitalia. *Annual Review of Entomology*, 34: 231–245.

Shiraiwa, K., Q. Cong & N. Grishin. 2014. A new *Heraclides swallowtail* (Lepidoptera: Papilionidae) from North America is recognized by the pattern on its neck. *ZooKeys*, 468: 85–135.

Silva, M. S. D., D. Janzel, W. Hallwachs, I. Chacón, K. Willmott, E. Ortiz-Acevedo, O. H. H. Mielke & M. M. Casagrande. 2018. DNA barcodes uncover hidden taxonomic diversity behind the variable wing patterns in the Neotropical butterfly genus *Zaretis* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(1): 132–192.

Silva-Brandão, K. L., M. L. Lyra & A. V. L. Freitas. 2009. Lepidoptera: current situation and perspectives on the usefulness of a contentious technique. *Neotropical Entomology*, 38: 441–451.

Singer, R. 1994. Toward a definition of the genus in mycological taxonomy. *Mycologia Helvetica*, 6: 92–94.

Song, H. & S. R. Bucheli. 2010. The utility of insect genitalia in morphological analyses. *Cladistics*, 26: 23–35.

St Laurent, R. A., S. A. Hamilton & A. Y. Kawahara. 2018. Museum specimens provide phylogenomic data to resolve relationships of sack-bearer moths (Lepidoptera, Mimallonoidea, Mimallonidae). *Systematic Entomology*, 43: 729–761.

Stichel, H. 1924. Zur Systematik der Riodinidae (Lep., Roph.). *Neue Beiträge zur systematischen Insektenkunde*. 3:1–3.

Stichel, H. F. E. J. 1928. Nacharbeiten zur Revision der Riodinidae (Lep.). III. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*. 23: 35–46.

Stichel, H. F. E. J. 1930–31. Riodinidae. *Lepidopterorum Catalogus*. 38–41: 1–795.

Talavera, G. & J. Castresana. 2007. Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*, 56: 564–577.

Talavera, G., & R. Vila. 2011. What is the phylogenetic signal limit from mitogenomes? The reconciliation between mitochondrial and nuclear data in the Insecta class phylogeny. *BMC evolutionary biology*, 11: 315.

Talavera, G., V. A. Lukhtanov, N. E. Pierce & R. Vila. 2013. Establishing criteria for higher-level classification using molecular data: the systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). *Cladistics*, 29: 166–192.

Teletchea F. 2010. After 7 years and 1000 citations: comparative assessment of the DNA barcoding and the DNA taxonomy proposals for taxonomists and non-taxonomists. *Mitochondrial DNA*, 21: 206–226.

Tilley, R. J. D., J. N. Eliot & H. Yoshimoto. 2002. Scale microstructure and its phylogenetic implications in lycaenid butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). *Lepidoptera Science*, 53: 153–180.

Toussaint, E. F. A., J. W. Breinholt, C. Earl, A. D. Warren, A. V. Z. Brower, M. Yago, K. M. Dexter, M. Espeland, N. E. Pierce, D. J. Lohman & A. Y. Kawahara. 2018. Anchored phylogenomics illuminates the skipper butterfly tree of life. *BMC Evolutionary Biology*, 18:101.

Trujano-Ortega, M., A. Luis-Martínez & J. Llorente-Bousquets. 2015. Variación Morfológica y Distribución de *Theope villai* (Lepidoptera: Riodinidae). *Southwestern Entomologist*, 40: 333–350

Trujano-Ortega, M., U. O. García-Vázquez, C. J. Callaghan, O. Ávalos-Hernández, A. Luis-Martínez & J. E. Llorente-Bousquets. 2018. Two new genera of metalmark butterflies of North and Central America (Lepidoptera, Riodinidae). *ZooKeys*, 729: 61–85.

Turland, V. A., A. D. Warren & D. S. Lewis. 2012. A new genus and species of *Moncini* from Jamaica, West Indies (Lepidoptera, HesperIIDae, HesperIIDae). *Tropical Lepidoptera Research*, 22: 66–73.

Van Eldijk, T. J., T. Wappler, P. K. Strother, C. M. Van der Weijst, H. Rajaei, H., Visscher, & B. Van de Schootbrugge. 2018. A Triassic-Jurassic window into the evolution of Lepidoptera. *Science Advances*, 4: e1701568.

Van Nieukerken, E., L. Kaila, I. Kitching, N. Kristensen, D. Lees, C. Minet, C. Mitter, M. Mutanen, C. Regier, T. J. Simonsen, N. Wahlberg, S. H. Yen, R. Zahiri, D. Adamski, J. Baixeras, D. Bartsch, B. A. Bengtsson, J. W. Brown, S. R. Bucheli, D. R. Davis, J. De Prins, W. De Prins, M. E. Epstein, P. Gentili-Poole, C. Gielis, P. Hättenschwiler, A. Hausmann, J. D. Holloway, A. Kallies, O. Karsholt, A. Y. Kawahara, S. J.C. Koster, M. V. Kozlov, J. D. Lafontaine, G. Lamas, J. F. Landry, S. Lee, M. N. K. T. Park, C. Penz, J. Rota, A. Schintlmeister, B. C. Schmidt, J. C. Sohn, M. A. Solis, G. M. Tarmann, A. D. Warren, S. Weller, R. V. Yakovlev, V. V. Zolotuhin & A. Zwick. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. En: Zhang, Z. Q. (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, 3148: 212–221.

Vane-Wright, R. I. & P. R. Ackery (Eds). 1984. *The Biology of Butterflies*. Symposia of the Royal Entomological Society of London, Academic Press, London. 429 Pp.

- Vane-Wright, R. I., M. Boppré & P. R. Ackery. 2002. *Miriamica*, a new genus of milkweed butterflies with unique androconial organs (Lepidoptera: Nymphalidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 241: 255–267.
- Vargas, J. I. 2017. New species and subspecies of Colombian Riodinidae and description of *Alethea*, new genus of the tribe Symmachini Bates, 1859 (Lepidoptera). *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia natural*, 21: 199–216.
- Wahlberg, N. & M. Zimmermann. 2000: Pattern of phylogenetic relationships among members of the tribe Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from mtDNA sequences. *Cladistics*, 16: 347–363
- Wahlberg, N. & C. W. Wheat. 2008. Genomic outposts serve the phylogenomic pioneers: designing novel nuclear markers for genomic DNA extractions of lepidoptera. *Systematic Biology*, 57: 231–242.
- Wahlberg, N., E. Weingartner, A. D. Warren & S. Nylin. 2009. Timing major conflict between mitochondrial and nuclear genes in species relationships of *Polygonia* butterflies (Nymphalidae: Nymphalini). *BMC Evolutionary Biology*, 9:92
- Wahlberg, N., E. Weingartner & S. Nylin. 2003. Towards a better understanding of the higher systematics of Nymphalidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 473–487.
- Wahlberg, N., J. Rota, M. F. Braby, N. E. Pierce & C. W. Wheat. 2014. Revised systematics and higher classification of pierid butterflies (Lepidoptera: Pieridae) based on molecular data. *Zoological Scripta*, 43: 641–650.
- Wahlberg, N., M. F. Braby, A. V. Z. Brower, R. de Jong, M. M. Lee, S. Nylin, N. E. Pierce, F. A. H. Sperling, R. Vila, A. D. Warren & E. Zakharov. 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272: 1577–1586.
- Warren, A. D. 2001. A replacement name for *Freemania* A. Warren, with notes on the higher classification of the genus (Lepidoptera: HesperIIDae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 103: 1028–1029.
- Warren, A. D., J. R. Ogawa & A. V. Z. Brower. 2008. Phylogenetic relationships of subfamilies and circumscription of tribes in the family HesperIIDae (Lepidoptera: Hesperioidea). *Cladistics*, 24: 1–35.
- Warren, A. D., J. R. Ogawa & A. V.Z. 2009. Revised classification of the family HesperIIDae (Lepidoptera: Hesperioidea) based on combined molecular and morphological data. *Systematic Entomology*, 34: 467–523
- Warren, A. D., K. J. Davis, N. V. Grishin, J. P. Pelham & E. M. Stangland. 2017. Interactive

Listing of American Butterflies. <http://www.butterfliesofamerica.com/> Consultado diciembre 2018.

Wheat, C. W. & N. Wahlberg. 2013. Phylogenomic insights into the cambrian explosion, the colonization of land and the evolution of flight in arthropoda. *Systematic Biology*, 62: 93–109.

Willmott, K., J. P. W. Hall & G. Lamas. 2001. Systematics of Hypanartia (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalinae), with a test for geographical speciation mechanisms in the Andes. *Systematic Entomology*, 26: 369–399.

Wick, A. A., J. Janelle, S. Pruss & N. Erbilgin. 2012. First observations of Mormon Metalmark (*Apodemia mormo*) oviposition behaviour in Canada. *Canadian Field Naturalist*, 126: 34–37.

Yoshizawa, K. & K. P. Johnson. 2006. Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications. *Systematic Biology*, 31: 350–361.

Young, A. D., A. R. Lemmon, J. H. Skevington, X. Mengual, G. Stahls, M. Reemer, K. Jordaens, S. Kelso, E. M. Lemmon, M. Hauser, M. De Meyer, B. Misof & B. M. Wiegmann. 2016. Anchored enrichment dataset for true flies (order Diptera) reveals insights into the phylogeny of flower flies (family Syrphidae). *BMC Evolutionary Biology*, 16: 143.

Zacca, T., O. H. Mielke, T. W. Pyrcz, M. M. Casagrande, A. V. Freitas & P. Boyer. 2013. *Stegosatyrus*, a new genus of Euptychiina from the grasslands of neotropical realm (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Zootaxa*, 3682: 331–350.

Zhang, Z. Q. 2011. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148: 1–237.

Zhu, J. Q., H. Chiba & L. W. Wu. 2016. *Tsukiyamaia*, a new genus of the tribe Baorini (Lepidoptera, Hesperidae, Hesperinae). *ZooKeys*, 555: 37–55.

Apéndice

Contribución al estado del conocimiento taxonómico y biogeográfico de Papilionoidea (Lepidoptera) con énfasis en grupos selectos de Riodinidae

Apéndice 1. Artículo publicado:

Trujano-Ortega, M., A. Luis-Martínez & J. Llorente-Bousquets. 2015. Variación morfológica y distribución de *Theope villai* (Lepidoptera: Riodinidae). *Southwestern Entomologist*, 40 (2): 333-350

Variación Morfológica y Distribución de *Theope villai* (Lepidoptera: Riodinidae)**Morphological Variation and Distribution of *Theope villai* (Lepidoptera: Riodinidae)**

Marysol Trujano-Ortega, Armando Luis-Martínez, y Jorge Llorente-Bousquets*

Museo de Zoología (Entomología), Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México 04510 D.F.

Resumen. El género *Theope* Doubleday es de los de mayor riqueza en la familia Riodinidae, hasta ahora con 73 taxones descritos. Varias especies son raras, por la densidad baja de sus poblaciones y hábitos poco comunes, resultando en una representación deficiente en las colecciones científicas. Como *T. villai* Beutelspacher, 1981, que es una especie endémica del occidente de México, descrita a partir de un solo ejemplar y de la que se desconocen aspectos de su biología; se distribuye en la parte media del occidente de México, en los bosques subperennifolio y mesófilo de montaña; en intervalos altitudinales bien acotados. Se describe la variación morfológica de los imagos, sus aspectos ecológicos (microhábitat, estacionalidad, tipo de vegetación), y de distribución (latitudinal y altitudinal) con base en 28 ejemplares. Se encontraron diferencias entre el holotipo y la descripción original, que habían pasado desapercibidas. Las autapomorfías en los machos de *T. villai* son los octavos tergito y esternito (saccus) modificados. Manifiesta dimorfismo sexual en tamaño, coloración, y diseño alar; los genitales de ambos sexos comparten características con otras especies del género. Esta información contribuirá a entender mejor las relaciones interespecíficas. Debido a su rareza y a la presión ejercida por el uso del suelo en su hábitat, *T. villai* debería considerarse para su protección.

Abstract. *Theope* Doubleday with 73 described taxa is one of the most diverse genera of Riodinidae. Some of these are rare and scarce in scientific collections because of their low population density and uncommon habits. That is the case of *T. villai* Beutelspacher, 1981, an endemic species of western Mexico that was described from just one specimen and little knowledge of its biology. *Theope villai* is present in semi-evergreen and cloud forests, apparently at clearly defined altitudes, in the midwestern region of Mexico. Based on a review of 28 specimens of *T. villai* from the main Mexican scientific collections and from recent field work, the morphological variation of the adults, ecological traits (microhabitat, seasonality, and vegetation), and distribution patterns are described. Differences were found between the holotype and the original description; these differences were not

marysol_trujano@yahoo.com.mx, jlb@ciencias.unam.mx

*Autor de la correspondencia.

identified in subsequent reviews of the genus. As a unique characteristic within *Theope*, males of *T. villai* have modifications at the eighth tergite and sternite (saccus). Sexual dimorphism was found in the pattern, coloration, and size of the wings. Genitalia of both sexes share common characteristics with other species of the genus; this morphological data would help to elucidate interspecific relationships. Because of its rarity and pressure applied by land use of its habitat, policies should be considered to protect the species.

Introducción

En la familia Riodinidae el género *Theope* Doubleday se ubica como el tercero con mayor número de especies, solo después de *Euselasia* Hübner y *Mesosemia* Hübner (Hall 1999). Harvey (1987) ubica a *Theope* dentro de la tribu Nymphidiini, por la posición ventral de los tres primeros estigmas respiratorios en los distintos estadios de desarrollo. Con mayor precisión, Hall (1999) lo coloca como género tipo de la subtribu Theopeiti, que junto con *Archaeonympha* Hall y tres géneros inéditos, integran un grupo monofilético; éste se caracteriza porque las puntas dorsales de la valva, en los genitales masculinos, no están adheridas a esclerosamientos. De acuerdo con Hall (1999), *Theope* se diagnostica por exhibir proyecciones en el último segmento abdominal, con diferentes grados de tamaño y forma, los cuales posiblemente ayuden en la sujeción de la hembra durante la cópula. Además, la unión del octavo esternito con la armadura genital del macho, mediante una invaginación esclerosada, representa una sinapomorfía del género.

Theope es un género neotropical que incluye 73 taxones a nivel específico, integrados en catorce grupos de especies (Hall y Willmott 1996; Hall 1999, 2008; Gallard 2002, 2006). En México existen doce especies (Llorente-Bousquets et al. 2006), que representan el 16% de la riqueza descrita hasta ahora para el género: *T. pedias* Herrich-Schäffer, [1853]; *T. pseudopedias* J. Hall, 1999; *T. barea* Godman y Salvin, 1878; *T. cratylus* Godman y Salvin, 1886; *T. eupolis* Schaus, 1890; *T. virgilus* (Fabricius, 1793); *T. villai* Beutelspacher, 1981; *T. bacenis* Schaus, 1890; *T. phaeo* Prittwitz, 1865; *T. publius incompositus* J. Hall, 1999; *T. devriesi* Hall y Willmott, 1996, y *T. pieridoides* C. y R. Felder, 1865. De estos taxones, solo *T. villai* es endémico para México.

Theope villai se describió a partir de un ejemplar macho proveniente de Acahuizotla, Guerrero (Beutelspacher 1981), localidad clásica de *Biología Centrali Americana* (Godman y Salvin 1878-1901); un área pequeña en el suroeste de México que presenta un mosaico de vegetación complejo (Selander y Vaurie 1962). Dieciocho años después, Hall (1999) en su revisión del género, lo examinó a partir de la imagen del tipo y, por primera vez presentó un topotipo de la hembra de esta especie, procedente de un ejemplar recolectado en julio. Dicha hembra está depositada en el Allyn Museum of Entomology en Florida, hoy *McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity*. La hembra mostró que existe dimorfismo sexual acentuado en *T. villai*, y además permitió la descripción de los genitales femeninos y su comparación con otras especies del mismo género. Sin embargo, la falta de especímenes imposibilitó estudios de variación morfológica, estacionalidad, distribución geográfica, y hábitat. *Theope villai* es una de las especies más raras y menos conocidas del género, en cuanto a aspectos de su biología y ecología; hasta la revisión de Hall (1999: 58) también una especie con uno de los intervalos de distribución más restringido.

La revisión de los ejemplares en las colecciones científicas nacionales más importantes y el trabajo de campo reciente, nos permitió obtener una serie significativa de ejemplares del género *Theope*, en especial de *T. villai*. El objetivo del presente trabajo es examinar y comparar la descripción original y su holotipo, con el fin de proporcionar información de la variación morfológica de ambos sexos, así como de su ecología, estacionalidad de imagos, y distribución geográfica: latitudinal, altitudinal, y tipo vegetacional.

Materiales y Métodos

Se examinaron 28 ejemplares de *Theope villai*, 24 machos, y 4 hembras. La mayoría de ellos (23), se alojan en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología (CNIN-IBUNAM) y los otros cinco en la Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC); ambas colecciones de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Entre este material se incluye el holotipo asignado por Beutelspacher (1981), con número de catálogo CNIN LEP 029. Los datos completos del sitio de recolecta, estado, fecha, colector, y colección de los especímenes examinados, se presentan en el Apéndice. Varios de los ejemplares, incluyendo el holotipo (Fig. 1), se ilustran por su vista dorsal y ventral para propósitos comparativos (Figs. 2 y 3) con otros ejemplares de la serie estudiada, debido a la rareza de la especie y a las pocas ilustraciones que existen de ella en la literatura científica. En las ilustraciones, se eligió el par de alas menos maltratado y en algunos casos se hizo una imagen de espejo de éstas, excepto en el holotipo.

Morfología. Se tomaron fotografías digitales en vistas dorsal y ventral de todos los especímenes con una reglilla, mediante una cámara NIKON D700. A partir de las imágenes se tomaron tres medidas de la longitud del ala anterior (AA) derecha, mediante el programa Adobe Photoshop CS3. Estas medidas son: 1) de la base (punto donde surge la vena Sc+R) al ápice superior, 2) del ápice superior al ángulo anal, y 3) del ángulo anal a la base. Hall (1999) solo incluyó la primera de estas medidas para la hembra que describió. Con los datos se efectuó una estadística descriptiva básica.

Bajo un microscopio estereoscópico Olympus SZX9 se examinaron los caracteres de la descripción original y se comparó el holotipo con el material citado (Apéndice), con el fin de analizar la variación. Algunos caracteres se describen con mayor detalle y profundidad. Además, se describen caracteres no reportados a partir del tipo. El color se caracterizó con base en el catálogo de colores de Ridgway (1912), al igual que en la descripción original, excepto para los colores metálicos. Las condiciones de iluminación se mantuvieron constantes en todos los ejemplares para evitar introducir variables adicionales en las comparaciones cromáticas. La nomenclatura de la venación sigue el trabajo de Comstock y Needham (1918). Se muestra el holotipo y 16 de los ejemplares (machos y hembras) mejor conservados de diferentes sitios y fechas de recolecta, para mostrar la variación morfológica, geográfica, y estacionalmente.

Genitales. Se realizaron 4 disecciones de *T. villai*, 2 ♂♂ (CNIN LEP 27962 y CNIN LEP 273799) y 2 ♀♀ (27945 y CNIN LEP 27950); además se diseccionaron, con fines comparativos, ejemplares de *T. eupolis* y *T. virgilius*, pues son especies parcialmente simpátridas. Los ejemplares de *T. villai* se seleccionaron de la CNIN LEP para incluir especímenes de diferentes ambientes y zonas geográficas, con el fin de examinar la variación intraespecífica. Los

genitales se colocaron en una solución de KOH al 8% por 17 hrs. en el caso de los machos y por siete horas en las hembras. Las disecciones se realizaron bajo microscopio estereoscópico Olympus SZX9, empleando un objetivo planar 1.5 x. Se tomaron fotografías con una cámara Olympus DP12 integrada al microscopio y se tomaron medidas para su ilustración y descripción. Finalmente se preservaron en microtubos con etanol al 70% y ácido acético glacial al 4%. En la descripción de los genitales se sigue la nomenclatura de Klots (1956) y Eliot (1973).

Distribución. A partir de la información geográfica de la especie (Apéndice) y cartografía digital (CONABIO 1998), se generó un mapa de distribución geográfica mediante el sistema de información geográfica ArcView 3.2 (ESRI 1999). Se comparó dicha distribución con la información disponible para otras especies del género que habitan en México, con el fin de conocer su simpatria y comparar la abundancia relativa en las colecciones consultadas.

Estacionalidad. Se evaluó la fenología de los imagos de *T. villai* con base en todos los registros obtenidos, tanto históricos como recientes. También se discute la sincronía, en función de los registros recientes que se tienen de *T. villai* y otras especies de *Theope* que habitan en Los Loxicha, Oaxaca, México; área donde se ha realizado trabajo de campo exhaustivo durante los últimos seis años.

Resultados

Beutelspacher (1981) describió *Theope villai* a partir de un macho; sin embargo, cuando se examinó el holotipo y la descripción original, se encontraron inconsistencias que se extendieron a trabajos posteriores de esta especie (Hall 1999), debido a la escasez de material. La figura que se ilustra en la descripción original y que se atribuye al holotipo, en realidad se trata de dos ejemplares; uno en la vista dorsal que corresponde al holotipo depositado en la CNIN con número CNIN LEP 029, y otro más por la vista ventral, cuya ala posterior izquierda está incompleta y retocada en la fotografía; tal ejemplar no corresponde con ninguno de los reunidos en el presente estudio. Por esta razón, se presenta el holotipo completo por sus vistas dorsal y ventral (Fig. 1). Aparece completo en una fotografía publicada electrónicamente, pero con el color original alterado (Warren et al. 2012).

Variación Morfológica. Los sexos exhiben dimorfismo en el diseño de la coloración dorsal y en tamaño, donde el dimorfismo es a favor del macho (ver descripciones abajo).

Machos (Figs. 1, 2a-h y 3a-e). En comparación con el holotipo, los machos en promedio son mayores. Las longitudes del AA derecha son: a) longitud de la base al ápice superior del holotipo es de 16.9 mm (16 mm en la descripción); en el material examinado es de 16.1-20.4 mm (n = 24), $X = 18.9 \pm 1.3$; b) del ápice superior al ángulo anal del holotipo es de 11.8 mm (12 mm en la descripción); en el material examinado es de 11.2-13.3 mm (n = 24), $X = 12.8 \pm 0.9$, y c) del ángulo anal a la base en el holotipo es de 12 mm (11 mm en la descripción); en el material examinado es de 11.2-15 mm (n = 24), $X = 13.6 \pm 1$.

La comparación del tipo y su descripción original (Beutelspacher 1981) con la muestra reunida, manifiesta variación en algunos caracteres, por lo que se realiza una redesccripción comparativa. Se describen los caracteres que difieren y se señala entre paréntesis las características del holotipo.

Cabeza, Tórax, y Abdomen. Los palpos labiales varían de color blanco a crema en su cara externa y ventral ('ivory yellow' 21".O-YY. a 21".O-YY.f);

dorsalmente presentan escamas de color crema y pardas en diferente grado. El extremo distal del palpo por lo regular es pardo; sin embargo, ventralmente se observó que la mayoría de los ejemplares examinados presentan escamas blancas, de escasas a densas; algunas veces presentan unas cuantas escamas blancas en el dorso (holotipo: palpos labiales blancos, con el extremo distal pardo). La cabeza en su región occipital con escamas planas de grises a pardas, en el vértice con escamas blanco perladas y brillo azul; hacia la frente con un 'penacho' de sedas crema, que se continua en el rostro blanco opaco en los extremos, y en el centro con una línea tenue de sedas amarillas. El holotipo solo se refiere con cabeza blanquecina (Beutelspacher 1981), pero presenta los caracteres antes mencionados. El dorso del tórax es azul metálico, más intenso que el abdomen; hay pocas escamas entre la región meso y metatorácica. En el pro y mesotórax se halla la tégula prominente con escamas de color gris. El metatórax está provisto de sedas largas muy finas y grisáceas (holotipo: de color azul metálico, provisto de 'pelos' blanquecinos muy finos). El tórax, ventralmente, de color grisáceo igual que en el holotipo. El abdomen, en los primeros segmentos del dorso, muestra escamas azul cielo metálico que se intercalan con escamas grises desde la región media hasta que se difuminan en los últimos segmentos. Algunas veces las escamas azules comienzan a partir del tercer segmento abdominal. Ventralmente es color crema y amarillo intenso hacia los últimos segmentos (holotipo: abdomen de color grisáceo con escamas azules en el dorso).

Alas anteriores (AA). Dorsalmente son azul violáceo ('deep aniline lilac' 53".V.B.b), en algunos especímenes, color que se intensifica hacia el área basal y postbasal; presentan margen pardo oscuro muy amplio hacia el borde costal, la región apical, y el borde externo; en la parte media del borde costal es más oscuro, casi negro (parche alar de DeVries 1997); todos como el holotipo. Presencia de una mancha blanquecina cerca de la base, entre las venas M3 y Cu1 y entre la Cu1 y Cu2, como en el holotipo. La variación más conspicua se presenta en la mancha entre las venas M3 y Cu1, ya que algunos ejemplares no la presentan y otros exhiben escamas negras o azul violáceo en la unión de las venas.

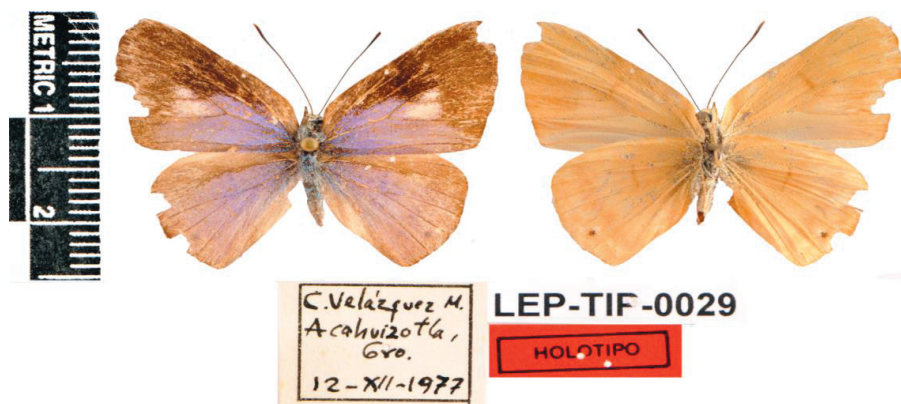


Fig. 1. *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Holotipo macho (dorsal y ventral). México: Guerrero, Acahuzotla.

Fig. 1. *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Holotype (dorsal and ventral views). Mexico: Guerrero, Acahuzotla.

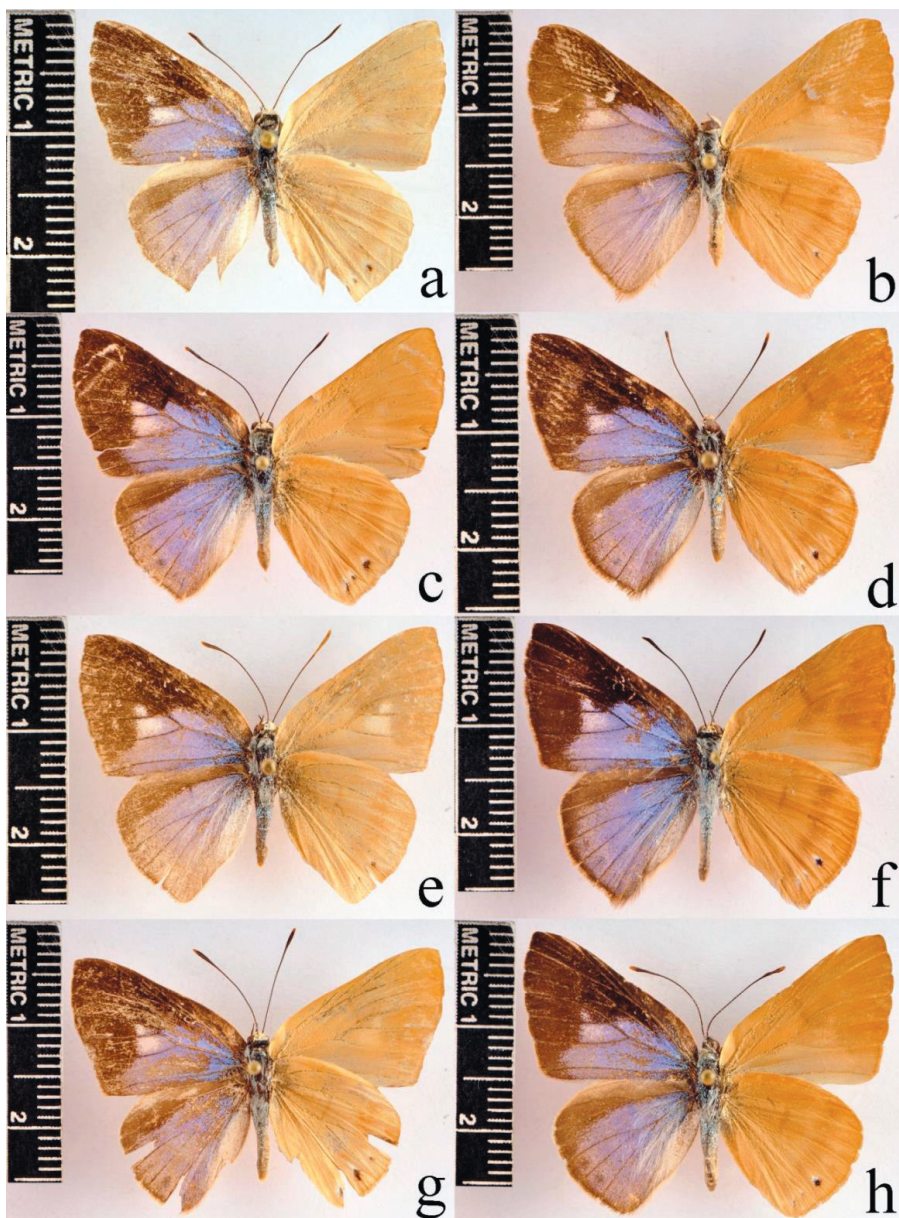


Fig. 2. Ejemplares machos de *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Para los datos, ver Apéndice.

Fig. 2. Male specimens of *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Specimen data included in Appendix.

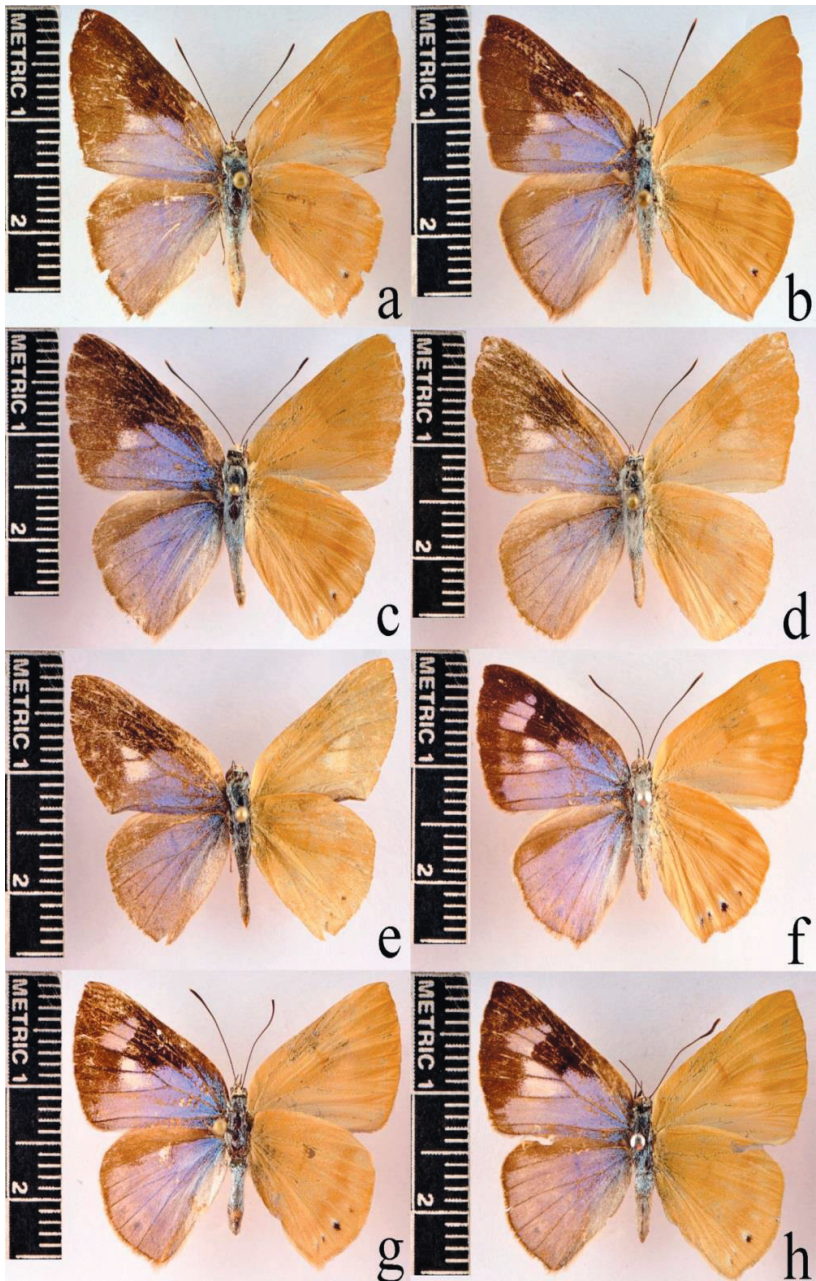


Fig. 3. Ejemplares machos (a-e) y hembras (f-h) de *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Para los datos ver Apéndice.

Fig. 3. Male (a-e) and female (f-h) specimens of *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Specimens data included in Appendix.

Alas Posteriores (AP). Ventralmente AA y AP de color amarillo pálido, como en el holotipo ('cinnamon buff' 17".O.Y.b), hasta ocre intenso ('vinaceous cinnamon' 13".O.Y.O.b.). Presencia de un punto negro con escamas blancas hacia la base, entre las venas Cu1 y Cu2; en algunos ejemplares dos puntos más pequeños entre Cu2 y 1A+2A, que a veces presentan más escamas blancas que negras, por lo que no son conspicuas (holotipo: con un solo punto, no dos como señala Beutelspacher (1981) (Fig. 1).

Genitales. El uncus es angosto y más cóncavo que los genitales de las otras especies del grupo 'virgilius', donde lo coloca Hall (1999); sus extremos posteriores, con proyecciones que terminan en puntas dirigidas hacia abajo, las inferiores con un grado alto de esclerosamiento. El tegumen es grande, semi ovoide y muy esclerosado en el dorso. El gnathos forma dos ápices pronunciados y esclerosados que se dirigen hacia la región posterior. El vinculum se une por la parte anterior del tegumen, en su región media presenta una proyección triangular elongada dirigida posterior y hacia abajo, muy similar a las que presentan las especies del grupo 'terambus' (*sensu* Hall 1999). Las valvas son rectangulares con la costa esclerosada; éstas se inclinan sobre el edeago, que presenta un esclerosamiento mayor hacia su extremo distal puntiagudo. El saccus con forma de T invertida muy esclerosado; en el dorso se une a la base de la valva y ventralmente forma dos proyecciones delgadas y agudas, desiguales en longitud. Esta estructura es muy similar a la de *T. iani*, pero más grande en proporción; posiblemente esté involucrada en la sujeción de la hembra durante la cópula. El octavo tergito abdominal presenta dos proyecciones en su extremo posterior, que destacan por su curvatura y endurecimiento. Hall (1999) menciona que este carácter es único dentro del género (Fig. 4).

Hembras. (Figs. 3f-h). El tamaño del AA varía en un intervalo más estrecho que en los machos; no alcanzan tamaños tan grandes como éstos. La longitud del AA que Hall (1999) describe en su revisión es de 17 mm, valor que está por debajo del promedio e intervalo de las examinadas aquí, lo que sugiere aún mayor variación. Las longitudes del AA del material examinado son: a) longitud de la base al ápice superior de 18.2-18.8 mm (n = 4), $X = 18.4 \pm 0.2$; b) del ápice superior al ángulo anal es de 11.9-12.7 mm (n = 4), $X = 12.3 \pm 0.3$, y c) del ángulo anal a la base es de 13.2-14.1 mm (n = 4), $X = 13.8 \pm 0.2$. Las hembras son similares a los machos en el patrón de coloración de los palpos, cabeza, tórax, y abdomen. Las AA dorsalmente presentan un parche azul violáceo subapical ('pale purplish vinaceous' 1".RED. f), como lo describe Hall (1999). Las AP similares al macho ventralmente, pero en algunos casos se observa un punto extra entre M3 y Cu1.

Genitales. Corpus bursae piriforme con signa en forma sagitada. Ductus bursae membranoso y en forma de hélice, el doble de largo que el corpus bursae; esta característica no se representa en la ilustración de Hall (1999). El extremo distal del ductus se endurece y se une al ostium bursae, que es amplio, esclerosado y con forma de herradura (Fig. 4).

Distribución y Hábitat. Las poblaciones de *T. villai* son de distribución relativamente disjunta entre el suroeste de Michoacán, centro de Guerrero, y sur de Oaxaca, en la vertiente Pacífica de México de la Sierra Madre del Sur y en la región occidental de la Cuenca del Balsas, donde la humedad es mayor (Fig. 5). Al parecer, hay preferencia por los bosques subhúmedos, por lo que habita en el límite superior del bosque tropical subperennifolio y los intervalos inferior y medio del bosque mesófilo de montaña (*sensu* Rzedowski 1978, Llorente-Bousquets 1984

Llorente-Bousquets y Escalante 1992). Estos bosques suelen presentarse en cañadas rodeadas de bosque tropical caducifolio que conforman un mosaico de vegetación, como ocurre en la localidad tipo en Guerrero. También se le encuentra en bosques de galería o riparios de los bosques secos.

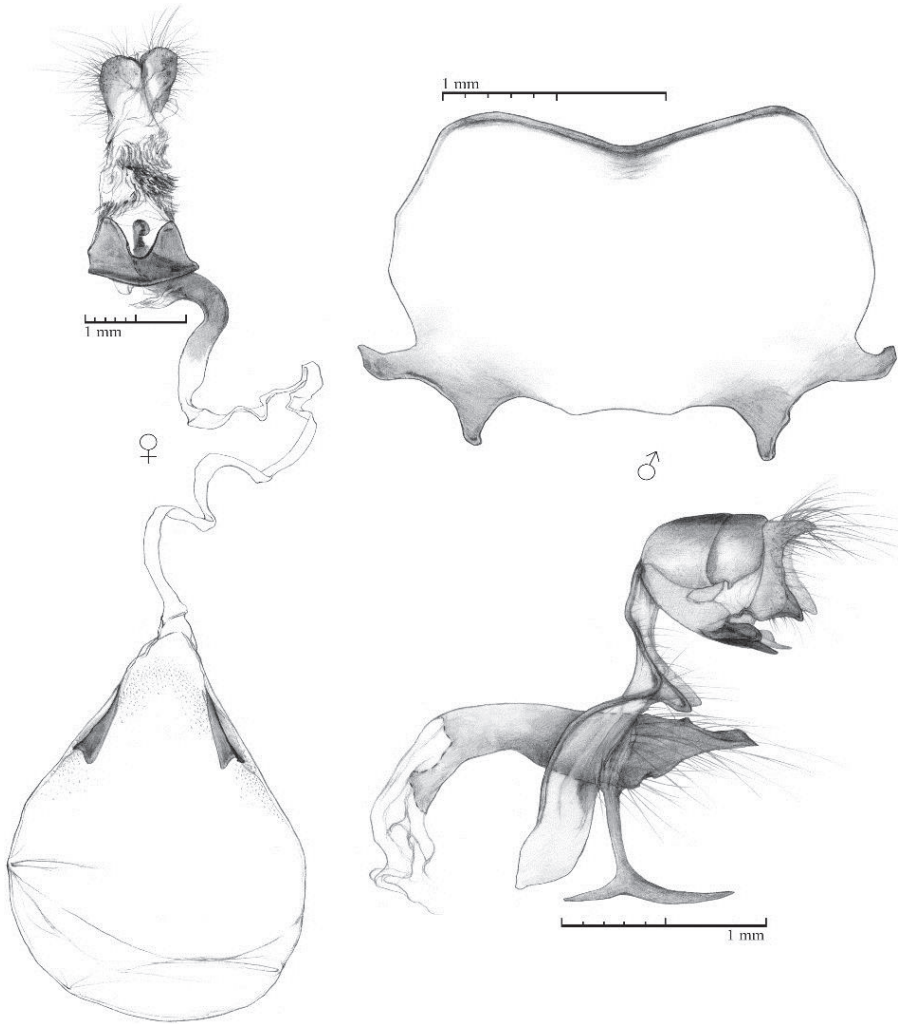


Fig. 4. Ilustración de los genitales femeninos (vista dorsal) y masculinos (vista lateral) de *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Se ilustra el octavo tergite abdominal (vista antero-posterior). Las partes más oscuras representan esclerosamiento.

Fig. 4. Illustrations of the female (dorsal view) and male (lateral view) genitalia of *Theope villai* Beutelspacher, 1981. The eighth abdominal tergite is shown (anteroposterior view). Darker areas are sclerotized.

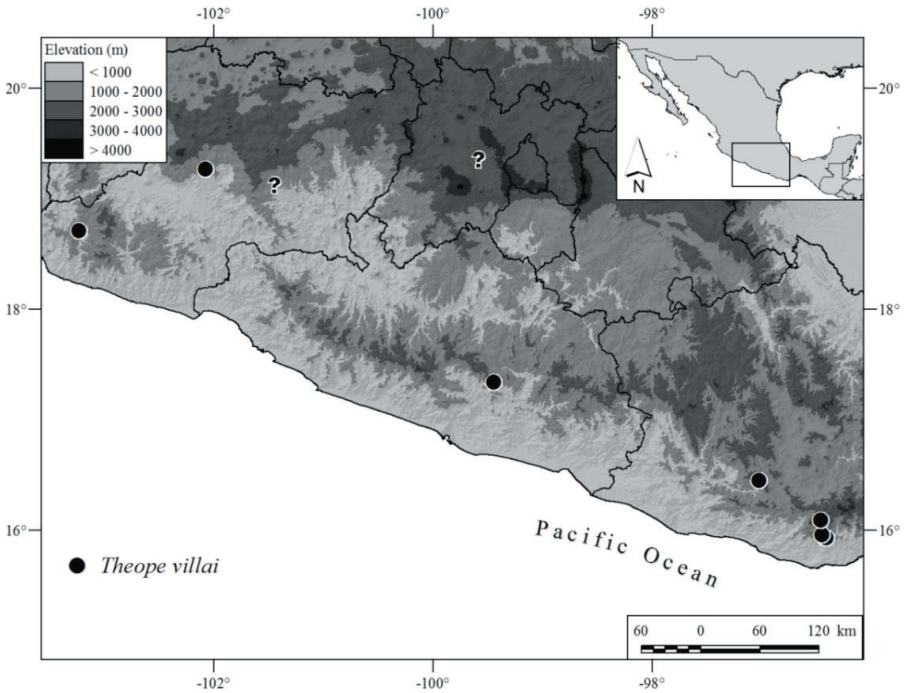


Fig. 5. Distribución geográfica de *Theope villai* Beutelspacher, 1981 en México. Los registros inciertos (?) en Michoacán (Balcázar 1993) y en el Estado de México (de la Maza 1987), necesitan confirmarse con los ejemplares. Datos de las localidades en el Apéndice.

Fig. 5. Geographic distribution of *Theope villai* Beutelspacher, 1981 in Mexico. Uncertain records (?) in Michoacan (Balcázar 1993) and Estado de Mexico (de la Maza 1987) need to be confirmed with the revision of the specimens. Locality data included in Appendix.

Hall (1999) refiere que el género tiene preferencia por bosques bajos en todo el Neotrópico; no obstante, *T. villai* solo se presenta en altitudes intermedias, con preferencia entre los 900 y 1400 msnm (Fig. 6). Sin embargo, durante el trabajo de campo reciente, se registró en altitudes de 1650 msnm, en cañadas con bosque mesófilo de montaña (ver Apéndice) (Fig. 6). Existen registros en los municipios de San Miguel Suchixtepec y Villa Sola de Vega, localidades adyacentes a las carreteras Puerto Ángel-Oaxaca y Puerto Escondido-Oaxaca (Apéndice: CNIN LEP 27942 al CNIN LEP 27945), que registran la especie a los 1500 y 2500 msnm, en la transición con los bosques de encino y de coníferas (Rzedowski 1978); en la confluencia con la Sierra Madre del Sur. Éste y otros taxones de Riodinidae se observan en áreas similares, principalmente en cañadas de montaña cuyas laderas son de bosque de encino y pino y el fondo de éstas es de bosque de galería de los bosques tropicales caducifolio y subperennifolio (1500 msnm) o bosque mesófilo de montaña (2400 msnm). La interdigitación de tipos de vegetación en la Zona de Transición Mexicana es un fenómeno frecuente (Halffter *com. pers.*).

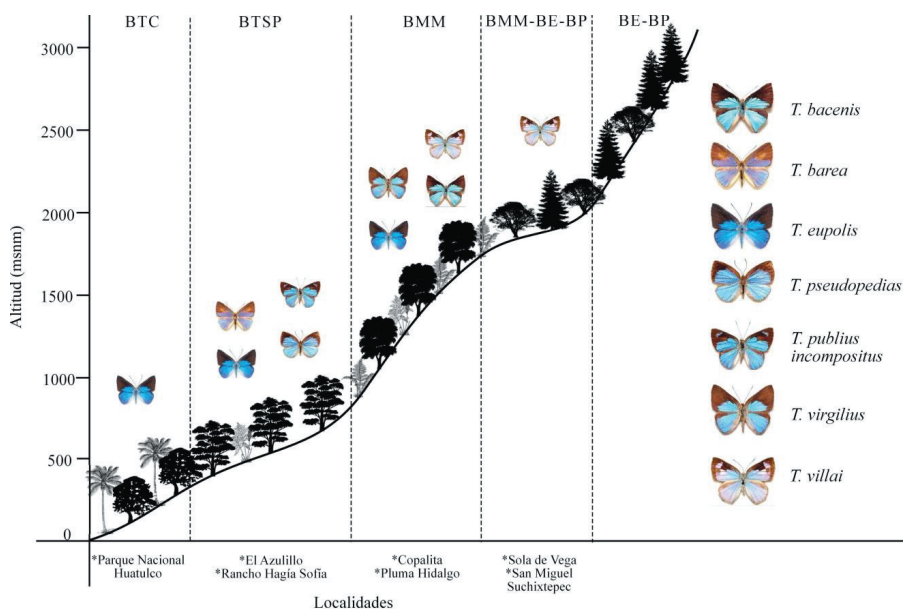


Fig. 6. Distribución altitudinal y ambiental del género *Theope* en las regiones Huatulco-Loxicha, Oaxaca, en el área media de la vertiente del Pacífico. Datos de las localidades en el Apéndice. BTC = Bosque Tropical Caducifolio; BTSP = Bosque Tropical Subperennifolio; BMM = Bosque Mesófilo de Montaña; BE = Bosque de Encino; BP = Bosque de Pino.

Fig. 6. Altitudinal and environmental distribution of *Theope* in the Huatulco-Loxicha region of Oaxaca, in the median area of the Mexican Pacific slope. Locality data included in Appendix. BTC = Tropical Deciduous Forest; BTSP = Tropical Semi-deciduous Forest; BMM = Cloud Forest; BE = Oak Forest; BP = Pine Forest.

Algunos registros en la literatura aún deben confirmarse, pues las publicaciones no indican en qué colección se depositó el material ni contienen fotografías para corroborar la determinación taxonómica, de la que algunos dudan. Por ejemplo, Balcázar (1983) lo refiere como '*T. aff. villai*' para Pedernales, Tacámbaro, Michoacán; Hall (1999) menciona, hasta la fecha de su trabajo y con el poco material con el que contaba, que podría representar un *T. virgilius*, y que si el registro fuera cierto, extendería el área de distribución geográfica de *T. villai*. Balcázar (1983) indica bosque tropical subperennifolio (*sensu* Rzedowski 1978) restringido en las cañadas húmedas y bosque caducifolio en el resto del área, con altitudes entre los 850 y 1100 msnm. Otro caso es el de Maza (1987), quien cita San Nicolás Tolentino, Estado de México; no hay fotografía del ejemplar y los ambientes que menciona son los mismos que Balcázar (1983). Cuando se ubica esta localidad en un mapa, la vegetación predominante es bosque de pino a los 2600 msnm, muy adentro de la Faja Volcánica Transmexicana.

Incluso con la información de Balcázar (1983), el análisis de Hall (1999) a ésta, y el descubrimiento del registro en la Presa Hidroeléctrica Cupatitzio, Michoacán (ver Apéndice), reconocemos que hay una alta probabilidad de que el

registro de Balcázar (1983) sea un ejemplar de *T. villai*. No obstante, éste y el registro del Estado de México se mantienen pendientes, ya que deben verificarse con los ejemplares u otras recolecciones en dichos sitios (Fig. 5).

Theope villai es de distribución restringida, respecto a las distribuciones extensas de otras especies del género. Su distribución ocurre en simpatria parcial con *T. virgilus*, *T. bacenis*, y *T. eupolis*, que en México se extienden desde Nayarit hasta América central y del Sur, por el Pacífico. Al parecer ocurre lo mismo con *T. cratylus*, aunque no se cuenta con registros de esta especie; pero Hall (1999) lo reporta para Acahuizotla, Guerrero. Los registros nuevos de otras especies del género, en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur, indican que también es parapátrida con *T. plubius incompositus* y *T. barea*, tales especies se han reportado para el Pacífico Mexicano, pero en realidad parecen estar ausentes en varias áreas, sobre todo en el estado de Oaxaca (Fig. 6).

Estacionalidad. El material examinado muestra que *T. villai*, aunque relativamente escaso, vuela casi todo el año, pues los ejemplares recolectados están tanto en meses lluviosos como secos; su ausencia se registra entre enero y marzo, que son los meses más fríos y secos. La mayor abundancia se presenta en agosto y septiembre (Fig. 7). Las hembras se presentan al final de esta época y durante la época de lluvias. Hasta ahora, la proporción de machos y hembras es de 24:5, lo que revela gran rareza de las hembras; razón sexual que presenta la mayoría de las especies del género (Hall 1999).

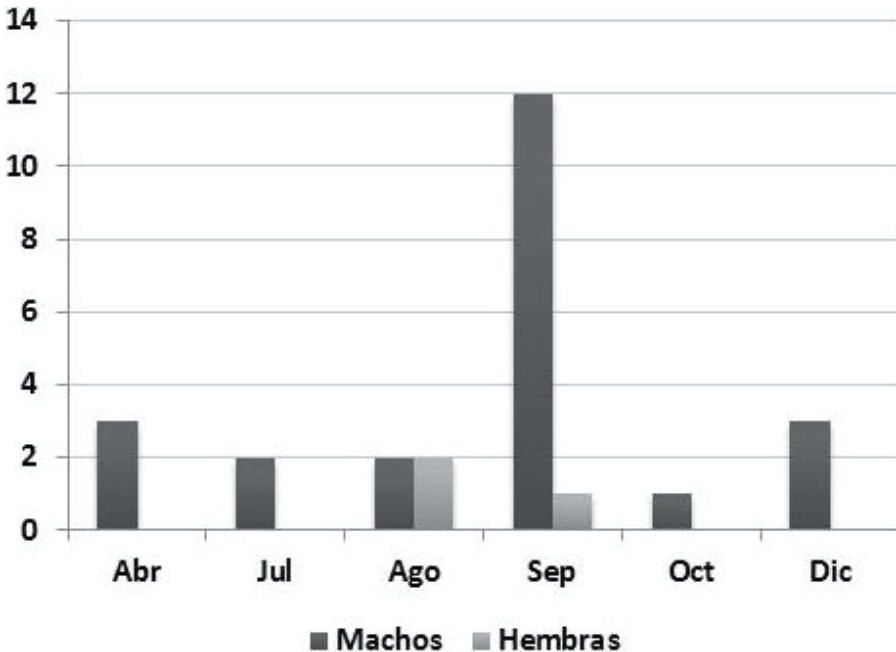


Fig. 7. Estacionalidad de los imagos de *Theope villai* Beutelspacher, 1981.

Fig. 7. Seasonal distribution of adults of *Theope villai* Beutelspacher, 1981.

Discusión

Theope es el género mirmecófilo más diverso dentro de Riodinidae, con 73 taxones descritos a nivel específico; hasta hace quince años, uno de los menos comprendidos debido a la similitud interespecífica (Hall y Willmott 1996). Desde la revisión de Hall (1999), que es el trabajo más completo del género hasta el momento, se han descrito más especies o bien reportado información de los periodos de vuelo, registros nuevos, plantas de alimentación o conducta (Hall 2008, Kaminski 2011, Nobre y Schlindwein 2011, Kaminski et al. 2013), lo que revela que aún se puede aportar información acerca de diversos aspectos biológicos y taxonómicos del género; sobre todo de las especies raras o de las regiones poco exploradas.

En su revisión, Hall (1999) no examinó material de *T. villai*, debido a la insuficiencia de ejemplares en colecciones, por lo que se limitó a revisar la literatura e inferir aspectos relacionados con la morfología y los ambientes preferidos por la especie. Los resultados de nuestro trabajo, que cuenta con más información disponible, revelaron que el holotipo al que se refiere Beutelspacher (1981) no corresponde con la imagen que muestra, sino a dos ejemplares diferentes, por lo que esta confusión permaneció en trabajos posteriores.

A pesar que la descripción original de la especie se hizo con base en un ejemplar, el examen minucioso en las principales colecciones mexicanas (CNIN-IBUNAM y MZFC), reveló que existían más ejemplares con el mismo sitio, fecha, y colector que el holotipo, solo que éstos no los consideró Beutelspacher (1981) en la descripción; o si los conocía no lo reportó explícitamente. El examen del tipo mostró que las características que cita Beutelspacher (1981), no corresponden con la especie, tal como la coloración del tórax y de la cabeza, la forma del octavo esternito en los machos y el número de puntos negros en la vista ventral de las AP.

La variación intraespecífica fue evidente en el diseño y la coloración de las alas; así como en el tamaño. Este examen enriqueció la descripción de caracteres, tales como la coloración de los palpos y la cabeza, el número de puntos negros en la vista ventral de las AP, la coloración de ambas vistas y la presencia del parche entre las venas M3 y Cu1, que es un atributo con el que se distingue a la especie de otras del género. La variación en el tamaño de las hembras puede ser aún mayor, pero es necesario contar con una muestra representativa para confirmarlo.

Los genitales masculinos, lo distinguen claramente de las especies que se incluyen en el grupo 'virgilius' (*sensu* Hall 1999), como el octavo esternito y las apófisis que presenta el uncus, ambas estructuras muy esclerosadas. De igual modo, el octavo tergito presenta una forma única dentro de todo el género (Hall 1999).

Hall (1999) no representa ni describe en su trabajo dos estructuras: 1) la proyección triangular en la región media del vinculum de los machos, y 2) la longitud mayor y forma de hélice del ductus bursae en las hembras. La primera es similar a las presentadas en el grupo 'terambus' (*sensu* Hall 1999), y la segunda se asemeja a tres especies del grupo 'foliorum' (*sensu* Hall 1999): *T. lycaenina* Bates, 1868; *T. leucanthe* Bates, 1868; y *T. sticheli* Hall, 1998. La distribución de estas especies se sitúa de Costa Rica al Amazonas las dos primeras y, en Ecuador-Colombia la última. Se considera que estos rasgos morfológicos podrían iniciar un análisis que reevalúe la inclusión de *T. villai* dentro de un grupo de especies.

Theope villai presenta una distribución más extensa de lo que se había registrado, aunque continúa es relativamente restringida. Hasta ahora se

reconocen poblaciones en los estados de Michoacán, Guerrero y Oaxaca; en bosques subhúmedos imbricados en otros tipos de vegetación y en intervalos altitudinales intermedios. Estos intervalos ocurren en cañadas con bosques tropicales subperennifolios y mesófilos de montaña (*sensu* Rzedowski 1978), tal como las Sierras de Malinaltepec y de Atoyac de Álvarez en Guerrero; o bien, Putla Villa de Guerrero en Oaxaca; donde aún no se ha registrado. En el caso de Sierra de Atoyac, existe una lista lepidopterofaunística (Vargas-Fernández et al. 1992) que registra a *T. virgilius*, *T. publius*, *T. eupolis* (como *T. diores*), y *T. bacenis* (como *T. mania*) en altitudes bajas (<800 msnm) y en bosque subcaducifolio. A pesar que la lista de Atoyac de Álvarez es exhaustiva y sistemática, la ausencia de *T. villai*, puede deberse a su rareza y/o a la insuficiencia del muestreo.

Aunque hay simpatria aparente entre *T. villai* y otras especies del género, el análisis de la distribución en función de la altitud en el área de Los Loxicha, Oaxaca, evidenció que la mayoría de las especies de *Theope* de México, se distribuyen en zonas bajas con bosques estacionales y parches de bosques húmedos; lo que parece ser una particularidad del género como señala Hall (1999). En contraste con este patrón, *T. villai* se presenta en altitudes intermedias (900-1400 msnm) y estenoeco a bosques húmedos (bosques mesófilos de montaña y subperennifolio), por lo que su búsqueda difiere del resto de las especies del género. Hall (1999) encontró que esta preferencia ambiental se presenta en *T. sisemina*, distribuida en los bosques nublados del oeste de Colombia y este de Ecuador, aunque su intervalo altitudinal es más elevado (1500-2000 msnm); tal vez como una compensación por su cercanía al Ecuador.

Una de las razones para explicar que la mayoría de las especies en géneros mirmecófilos se concentren por debajo de los 1000 msnm, es que conforme la altitud se incrementa la riqueza de hormigas decrece (DeVries 1997, Hall 1999). En este sentido, las subfamilias de hormigas Dolichoderinae, Formicinae, y Myrmicinae (Formicidae) son las más diversas con distribución Neotropical; cuyos géneros *Azteca* Forel; *Dolichoderus* Lund; *Camponotus* Mayr, y *Cephalotes* Latreille, son típicos de bosques húmedos y se asocian con las larvas de *Theope* (DeVries 1997, Kaminski 2011, Nobre y Schlindwein 2011, Kaminski et al. 2013). Sin embargo, para *T. villai*, no existe información de las especies de hormigas con las que pueda mantener asociación.

Luna y Llorente-Bousquets (2004) y Luna et al. (2008, 2010, 2012) han llevado a cabo estudios faunísticos intensos por muchos años en la zona oriental de la Cuenca del Balsas (Michoacán, Estado de México, y Morelos), y hasta ahora no registraron a *T. villai*, a pesar que este taxón habita en la parte media y alta de esta provincia en su porción occidental.

Otros ropalóceros presentan equivalencias espaciales y ecológicas a *T. villai* en la Cuenca del Balsas, *v. gr.* *Rhethus arcus beutelspacheri* Llorente-Bousquets, 1988; *Myscelia cyaniris alvaradia* R. G. De la Maza y Díaz, 1982; *Enantia mazai diazi* Llorente-Bousquets, 1984; y *Epiphile adrasta escalantei* Descimon y Mast, 1979. Llorente-Bousquets (1988) menciona que los bosques subperennifolios, como hábitat con numerosas especies estenoecas, probablemente alcanzaron mayor extensión en esta provincia durante el Pleistoceno, por lo que muchos taxones actualmente son relictuales estenomésicos y riparios de la cuenca; sobre todo en la parte occidental de la provincia y en el declive sur de la Faja Volcánica Transmexicana. Esto indica que es necesario explorar aún más estas provincias, en los ambientes antes mencionados y en la transición con bosques de pino-encino tropicales.

La distribución de *T. villai* coincide con la existencia de un centro de endemismo en la vertiente pacífica mexicana en la Sierra Madre del Sur, especialmente en el intervalo altitudinal de los 800-1400 msnm, que varios autores han citado para las mariposas diurnas y otros taxones (Vázquez 1957, Miller y Miller 1976, Maza y Lamas 1982, Llorente-Bousquets 1984, Maza y Turrent 1985, Llorente-Bousquets y Escalante 1992, Puebla-Olivares et al. 2008, Callaghan et al. 2011, Llorente-Bousquets et al. 2013). En esta área confluyen tres provincias biogeográficas: Costa Pacífica mexicana, Sierra Madre del Sur, y Cuenca del Balsas (Morrone et al. 2002); además de aquellas que lo limitan, como la Faja Volcánica Transmexicana y Chiapas. Algunos papilionoideos que se presentan son: *Mimoides ilus occiduus* (Vázquez 1957), *Dismorphia amphione isolda* Llorente-Bousquets, 1984; *Calephelis acapulcoensis* McAlpine, 1971; *Mesene jimena* Callaghan, Llorente-Bousquets y Luis-Martínez, 2011; *Eunica malvina almae* Vargas-Fernández, Llorente-Bousquets y Luis-Martínez, 1996; *Pyrrhogyra edocla paradisea* R. E. De la Maza y J. De la Maza, 1985, *Callicore texa loxicha* R. E. De la Maza y J. De la Maza, 1985; *Synargis nymphidioides praedictum* Llorente-Bousquets, Luis-Martínez y Arellano-Covarrubias, 2013. Para todos estos taxones, el Istmo de Tehuantepec constituye una barrera eficaz que, al parecer, permite explicar las relaciones biogeográficas y filogenéticas con taxones que se distribuyen en América Central y norte de América del sur.

Los sitios donde se presentan poblaciones de *T. villai*, exhiben diferentes grados de uso del suelo, tanto por cultivos de café como por pastoreo; que sumado con su rareza estacional y poblacional, hacen a la especie una candidata para su protección y conservación junto con todo el centro de endemismo. La rareza y la distribución restringida conforman dos criterios importantes en la selección de especies vulnerables.

Agradecimiento

Parte del trabajo de campo fue financiado por el proyecto CONABIO-JF018, PAPIIT 202415 y CONACyT 224347 y UCMEXUS-CONACyT CN-13-591. Los autores agradecen al Sr. Adolfo Ibarra y a la Mtra. Cristina Mayorga (CNIN LEP) y Mtra. Mercedes Luna (MZFZ-UNAM), por el préstamo de los ejemplares depositados en la colección a su cargo. Al Biól. Arturo Arellano por su ayuda en la obtención de las fotografías y a los Mtros. Omar Ávalos y Uri O. García-Vázquez por los comentarios realizados a versiones previas de este trabajo. Al Sr. Adrián Flores por los dibujos genitálicos. A la Maestra Claudia Hernández por su ayuda en las técnicas sobre genitales en mariposas. MTO agradece al CONACyT (CVU 131802) y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por la beca de estudios de posgrado. JLB agradece a la Mtra. Isabel Vargas por la ayuda cotidiana.

Referencias Citadas

- Balcázar, M. A. 1993. Butterflies of Pedernales, Michoacán, México, with notes on seasonality and faunistic affinities (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Trop. Lepid.* (Gainesville) 4: 93-105.
- Beutelspacher, C. R. 1981. Una nueva especie mexicana del género *Theope* Doubleday, 1858 (Lepidoptera: Riodinidae). *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Méx.* (Serie Zoológica) 51: 395-398.

- Callaghan, C. J., J. Llorente-Bousquets, y A. Luis-Martínez. 2011. A new Mexican *Mesene* (Lepidoptera, Riodinidae). *Zootaxa* 2896: 53-64.
- Comstock, J. H., y J. G. Needham. 1918. The wings of insects. *Am. Nat.* 32: 231-257.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad). 1998. División política estatal. Escala 1:250,000. México.
- De la Maza, J., y G. Lamas. 1982. Una nueva subespecie mexicana de *Pteronymia artena* (Hewitson)(Nymphalidae: Ithomiinae). *Rev. Soc. Mex. Lep.* 7: 27-28.
- De la Maza, R. E., y R. Turrent. 1985. Mexican Lepidoptera: Eurytelinae I. Publicaciones especiales de la Soc. Mex. Lep. 4: 1-44.
- DeVries, P. J. 1997. The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. Vol. II: Riodinidae. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Eliot, J. N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.* 28: 373-506.
- ESRI. 1999. ArcView GIS 3.1. Environmental Systems Research Institute, Inc. New York.
- Gallard, J. Y. 2002. Description d'une nouvelle espece de *Theope* Amazonien et de sa sous-espece Guyanaise (Lepidoptera: Riodinidae, Nymphidiini). *Lambillionea* 102: 463-467.
- Gallard, J. Y. 2006. Deux nouveaux Riodinidae de Guyane Francaise (Lepidoptera). *Lambillionea* 106: 26-28.
- Godman, F. D., y I. O. Salvin [eds.]. 1878-1901. *Biologia Centrali-Americana. Zoology, Insecta, Lepidoptera, Rhopalocera*. Dulau and Co., London.
- Hall, J. P. W. 1999. A Revision of the Genus *Theope*: its Systematics and Biology (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). Scientific Publishers, Gainesville.
- Hall, J. P. 2008. *Theope* revisited: a synopsis of new discoveries, with the description of three new species (Lepidoptera: Riodinidae: Nymphidiini). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 110: 144-158.
- Hall, J. P. W., y K. R. Willmott. 1996. The genus *Theope*: four new species and a new subspecies (Lepidoptera: Riodinidae). *Trop. Lep.* 7: 63-67.
- Harvey, D. J. 1987. The Higher Classification of the Riodinidae (Lepidoptera). Ph.D. dissertation, University of Texas, Austin.
- Kaminski, L. 2011. Local polyphagy in *Theope lycaenina* Bates, 1868 (Riodinidae: Nymphidiini). *J. Lep. Soc.* 65: 264-265.
- Kaminski, L. A., L. L. Mota, A. V. Freitas, y G. R. Moreira. 2013. Two ways to be a myrmecophilous butterfly: natural history and comparative immature-stage morphology of two species of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). *Biol. J. Linn. Soc. London, Zool.* 108: 844-870.
- Klots, A. B. 1956. Lepidoptera, pp. 97-110. *In* S. L. Tuxen [ed.], *Taxonomists's Glossary of Genitalia in Insects*. Munksgaard, Copenhagen.
- Llorente-Bousquets, J. 1984. Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia del género *Enantia* Hubner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomol. Mex.* 58: 1-207.
- Llorente-Bousquets, J. 1988. Las poblaciones de *Rhetus arcus* en México, con notas sobre las subespecies sudamericanas (Lepidoptera: Riodinidae). *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Méx. (Serie Zoología)* 58: 241-258.
- Llorente-Bousquets, J., y P. Escalante. 1992. Insular biogeography of submontane humid forests in Mexico, pp. 139-146. *In* S. Darwin y A. Welden [eds.], *Biogeography of Mesoamerica*. Painter Printing Company, Florida.

- Llorente-Bousquets, J., A. Luis-Martínez, y I. Vargas-Fernández. 2006. Apéndice general de Papilionoidea: Lista sistemática, distribución estatal y provincias biogeográficas, pp. 733-797. In J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets [eds.], Componentes Bióticos Principales de la Entomofauna Mexicana Vol. II. Las Pressas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Llorente-Bousquets, J., A. Luis-Martínez, y A. Arellano-Covarrubias. 2013. A new subspecies of *Synargis nymphidioides* (Butler, 1872) (Lepidoptera, Riodinidae): a prediction from a center of endemism in Sierra Madre del Sur, Mexico. Southwest. Entomol. 38: 623-634.
- Luna, R. M., y J. Llorente-Bousquets. 2004. Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra Nevada, México. Acta Zool. Mex. 20: 79-102.
- Luna, R. M., J. Llorente-Bousquets, y A. Luis-Martínez. 2008. Papilionoidea de la Sierra de Huautla, Morelos y Puebla, México (Insecta: Lepidoptera). Rev. Biol. Trop. 56: 1677-1716.
- Luna, R. M., J. Llorente-Bousquets, A. Luis-Martínez, e I. Vargas-Fernández. 2010. Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera: Papilionoidea) de Cañón de Lobos, Yautepec, Morelos, México. Rev. Mex. Biodiv. 81: 315-342.
- Luna, R. M., A. Luis-Martínez, I. Vargas-Fernández, y J. Llorente-Bousquets. 2012. Mariposas del estado de Morelos, México (Lepidoptera: Papilionoidea). Rev. Mex. Biodiv. 83: 623-666.
- Miller, L. D., y J. Y. Miller. 1976. Notes and descriptions on Mexican *Charaxinae* (Nymphalidae). Bull. Allyn Mus. 41: 1-15.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista, y J. Llorente-Bousquets. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. Acta Zool. Mex. (n.s.) 85: 83-108.
- Nobre, C. E. B., y C. Schlindwein. 2011. New records for species of *Theope* (Lepidoptera, Riodinidae) for the state of Pernambuco and northeastern Brazil, with notes on their natural history. Rev. Bras. Entomol. 55: 275-278.
- Puebla-Olivares, F. E. Bonaccorso, A. Espinosa, K. Omland, J. Llorente-Bousquets, A. T. Peterson, and A. Navarro. 2008. Speciation in the emerald toucanet (*Aulacorhynchus prasinus*) complex. Auk. 125: 39-50.
- Ridgway, R. 1912. Color Standards and Color Nomenclature. Published by the autor, Washington, DC. (<http://apps.carleton.edu/campus/library/exhibitions/current/past/exhibition-archives>)
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F.
- Selander, R. B., y P. Vaurie. 1962. A gazetteer to accompany the Insecta volumes of the Biologia Centrali-Americana. Am. Mus. Novitates 2099: 1-70.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets, y A. Luis-Martínez. 1994. Listado lepidopterofaunístico de la Sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). Fol. Entomol. Mex. 86: 41-178.
- Vázquez, L. 1957. Papilios nuevos de México, IV. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Méx. 27: 473-485.
- Warren, A. D., K. J. Davis, N. V. Grishin, J. P. Pelham, y E. M. Stangeland. 2012. Interactive listing of American butterflies (BA-ADW). (<http://www.butterfliesofamerica.com/>), último acceso: 15.VIII. 2014.

Apéndice

Lista de ejemplares y localidades de *Theope villai* Beutelspacher, 1981. Se sigue un orden geográfico de norte a sur y de oeste a este y se muestran los meses de vuelo. Entre corchetes, se anota su correspondencia con las Figs. 1, 2, y 3. MZFC = Colección Lepidopterológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias y CNIN = Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología de la UNAM.

***Theope villai*. México: Michoacán (2 ejemplares):** Aguililla, El Sauce, (18.71662 N, 103.233356 O), 1 ♀ (MZFC LEP 400116) 15-IX-1999 leg. L. L. González-Cota; Gabriel Zamora, Presa Hidroeléctrica Cupatitzio, (19.269652 N, 102.080366 O), 925 msnm. 1 ♂ (MZFC LEP 400201) 2-VIII-1998. **Guerrero (19 ejemplares):** Chilpancingo de los Bravo, Acahuizotla (17.34583 N, -99.44777 O), 900-1000 msnm. Bosque Tropical Subperennifolio. 1 ♀ VIII-1961 (CNIN LEP 27964 [Fig. 3f]); 3 ♂♂ 12-XII-1977, dos de ellos leg. C. Velázquez (CNIN LEP 029 [Holotipo] [Fig.1] y CNIN LEP 27949 [Fig. 2a]) y uno leg. A. Ibarra V. (CNIN LEP 27960); 1 ♂ 20-VII-1979 leg. A. Ibarra V. (CNIN LEP 27956 [Fig. 2b]); 11 ♂♂ IX-1981 leg. A. Ibarra V. (CNIN LEP 27947; CNIN LEP 27948; CNIN LEP 27953; CNIN LEP 27954; CNIN LEP 27955 [Fig. 2c]; CNIN LEP 27957 [Fig. 1d]; CNIN LEP 27958 [Fig. 2e]; CNIN LEP 27959 [Fig. 2f]; CNIN LEP 27961 [Fig. 2g]; CNIN LEP 27962; CNIN LEP 27963) y 1 ♀ misma fecha y mismo colector (CNIN LEP 27950 [Fig. 3g]); 1 ♂ IX-1984 leg. A. Ibarra V. (CNIN LEP 27951); 1 ♂ VII-1991 leg. A. Ibarra V. (CNIN LEP 27952 [Fig. 2h]). **Oaxaca (7 ejemplares):** San Miguel Suchixtepec, km 146, carretera Puerto Ángel-Oaxaca (15.966299 N, 96.456934 O), 1 ♀ VIII-1982 (CNIN LEP 27945 [Fig. 3h]); Villa Sola de Vega, km 108, carretera Puerto Escondido-Oaxaca (16.453831 N, 97.03364 O), 3 ♂♂ 24-IV-1983 leg. A. Ibarra V. (CNIN LEP 27942 [Fig. 3a]; CNIN LEP 27943 [Fig. 3b]; CNIN LEP 27944); Pluma Hidalgo, 3 km al W de Pluma Hidalgo (15.9397 N, 96.4330 O), 1190 msnm. Bosque Mesófilo de Montaña con cafetales. 1 ♂ 23-VIII-2008 leg. B.C. Hernández M. (MZFC LEP 242908 [Fig. 3c]); Pluma Hidalgo, La Pasionaria (15.93527 N, 96.41694 O), 1650 msnm. Bosque Mesófilo de Montaña con cafetales. 1 ♂ 26-VIII-2008 leg. O. Ávalos H. (MZFC LEP 242909 [Fig. 3d]); San Pedro el Alto, Llano de Ocote, San Martín Piñas, Copalita (15.96629 N, 96.45693 O), 1200 msnm. Bosque Mesófilo de Montaña. 1 ♂ 22-X-2008 leg. M. Almaráz, M. (MZFC LEP 273799 [Fig. 3e]).