



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

(PROYECTO)

FILOGENIA DE LA TRIBU PLYADINI (LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE) BASADA EN
ELEMENTOS ULTRACONSERVADOS

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**PHYLOGENOMICS OF THE GEOMETRID TRIBE PLYADINI (LEPIDOPTERA:
GEOMETRIDAE) REVEAL CONTRASTING PATTERNS OF PHYLOGENETIC SIGNAL IN
WING COLOR CHARACTERS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

FLÁVIA ROSSINA JOELE ALVES DE MORAES

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

(PROYECTO)

FILOGENIA DE LA TRIBU PLYADINI (LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE) BASADA EN
ELEMENTOS ULTRA CONSERVADOS

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**PHYLOGENOMICS OF THE GEOMETRID TRIBE PLYADINI (LEPIDOPTERA:
GEOMETRIDAE) REVEAL CONTRASTING PATTERNS OF PHYLOGENETIC SIGNAL IN
WING COLOR CHARACTERS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

FLÁVIA ROSSINA JOELE ALVES DE MORAES

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2023

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/IB/0814/2023
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 **25 de septiembre de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** de la alumna **JOELE ALVES DE MORAES FLAVIA ROSSINA** con número de cuenta **522461345** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **"Phylogenomics of the geometrid tribe Palyadini (Lepidoptera: Geometridae) reveal contrasting patterns of phylogenetic signal in wing color characters"**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **"Filogenia de la tribu Palyadini (Lepidoptera: Geometridae) basada en elementos ultraconservados"**, ambos realizados bajo la dirección de la **DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. EDMUNDO GONZÁLEZ SANTILLÁN
Vocal: DRA. MARYSOL TRUJANO ORTEGA
Vocal: DR. FRANCISCO ARMENDÁRIZ TOLEDANO
Vocal: DRA. ROXANA ACOSTA GUTIÉRREZ
Secretario: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 16 de octubre de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/RGA/EARR/rga

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

La realización de este proyecto solo fue posible gracias a un apoyo multilateral, por lo cual agradezco:

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por ofrecer un programa de calidad y con excelente infraestructura.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgar mi beca de maestría.
- A la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) de la UNAM, por financiar a través del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) el proyecto #IA207522, del cual esa tesis hace parte.
- Al programa de Apoyo para Estudios de Posgrado, PAEP, por concederme una beca que posibilitó mi visita al Museo de Historia Natural de Londres en donde pude fotografiar varios de los tipos de Palyadini.
- A la Dra. Ivonne Janeth Garzón Orduña, tutora principal de esta tesis, por elaborar la pregunta de investigación, facilitar los recursos necesarios para la realización de ese proyecto, por las salidas de campo proporcionadas, por compartir parte de su conocimiento y por incentivar me a ser una investigadora comprometida con la transparencia de la ciencia.
- A los miembros de mi Comité Tutorial, la Dra. Helga Ochoterena Booth y el Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo, por sus aportaciones al desarrollo de ese trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Me gustaría expresar mi plena gratitud a:

- Alejandro Zaldívar Riverón, por todo su apoyo, tanto académico como en mi vida personal. Gracias por todo lo que compartimos.
- Rubén Castañera Osório, por su apoyo en el trabajo de laboratorio y en el análisis de datos. Todo hubiera sido más difícil sin ti.
- Celeste Martínez, por su compañía en las salidas de campo y también por su apoyo en el trabajo de laboratorio y en el análisis de datos.
- Geoff Martín, por facilitar mi visita al Natural History Museum y por su amistad.
- A mi mamá, Rosilene Duarte Alves de Moraes, por su apoyo y amor incondicional. Soy lo que soy gracias a ti y reconozco que fue gracias a la manera que me enseñaste a tratar las personas que muchas puertas se abrieron para mi.
- A mi papá, Flávio Joele Soares de Moraes, por enseñarme que todas decisiones tienen consecuencias y que debemos respetar las escojas de los otros, aunque eso nos duela demasiado. Gracias por no dejarme sola, a pesar de nuestros conflictos.
- A mis hermanos, Genaro Joele Alves de Moraes y Giordano Joele Alves de Moraes, por hacerme ver que la vida no siempre es un mar de rosas. Los amo para toda mi vida.
- A Marcelo Pace, mi primo de corazón, por hacerme sentir que tenía una familia en México.
- A Monica Ilihian, mi amiga de alma, gracias por todos las aventuras que vivimos juntas. Mi vida en México no hubiera sido la misma sin ti.
- A Cosme Isaac, por hacerme recordar quien soy. Tu me hiciste libre nuevamente.
- A Adolfo Lozano, por su amistad y cariño.
- A Frederico Crespo, Priscila, Luiza, Lalo, Rafita y Carlos, del Club Japan, por acogerme en un momento tan difícil, gracias por enseñarme que el mundo es un sin fin de posibilidades y gracias por sus amistades. Los quiero mucho.
- A Adrian, Carlos, Kevin, Abrahams, Xachel, Javi, Julian, Danis, Emi y Pam, del Ajeno Café Terraza, por hacerme sentir en casa y segura en un trabajo que nunca imaginé tener.
- A Alejandro Guerrero, por ser luz, música y poesía en mi vida, te amo para siempre.

DEDICATORIA

**A mi mamá, que un día me dijo:
“Vuela, mi hija, aunque yo no esté a su lado, el mundo es tuyo”.**

“Vou mostrando como sou
E vou sendo como posso
Jogando meu corpo no mundo
Andando por todos os cantos
E pela lei natural dos encontros
Eu deixo e recebo um tanto
E passo aos olhos nus
Ou vestidos de lunetas
Passado, presente
Participo sendo o mistério do planeta”.

-Novos baianos.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
<i>Geometridae</i>	5
<i>Palyadini</i>	6
<i>Historia taxonómica de Palyadini</i>	6
<i>Planteamiento del problema</i>	8
OBJETIVOS	10
MANUSCRITO DEL ARTÍCULO	11
DISCUSIÓN	26
<i>Museómica y Sistemática de Palyadini</i>	26
<i>Patrones contrastantes de señales filogenéticas en caracteres de color alar en Palyadini</i>	27
CONCLUSIONES	28
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
BIBLIOGRAFÍA	33
Anexo 1. <i>Material suplementario del artículo</i>	33
Anexo 2. <i>Dataset 1</i>	40

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** El modelo del *Nymphalidae Groundplan* (extraído de Schachat SR, 2019)..... 4
- Figura 2.** El modelo del *Arctiid Archetype* (extraído de Gawne & Nijhout, 2020)..... 4
- Figura 3.** Representación de las alas de Palyadini, sin el sistema de acoplamiento frenillo-retinaculum, y con la expansión del lóbulo humeral en el ala trasera (extraído de Scoble 1995)..... 6
- Figura 4.** Representación de la genitália masculina de Palyadini, con el uncus curvo y no dividido, el gnathos reducido a una estructura membranosa más amplia y con las valvas simples y cubiertas por numerosas setas (extraído de Scoble 1995)..... 7

RESUMEN

Las técnicas de secuenciación de nueva generación representan a la fecha una manera práctica y eficiente para inferir hipótesis evolutivas robustas. Palyadini Guenée es una pequeña tribu de polillas neotropicales perteneciente a la familia Geometridae constituida por seis géneros, cuyas especies presentan alas sorprendentemente coloridas. En este estudio, investigamos los patrones de evolución y la cantidad de señal filogenética de algunos caracteres de color presentes en las alas de los miembros de la tribu. Para eso hicimos una inferencia filogenética robusta empleando como marcadores Elementos Ultraconservados (UCEs) y en seguida mapeamos los caracteres de color sobre la topología molecular bajo una optimización de caracteres ancestrales con el método de parsimonia. Nuestra matriz con 60% de completitud contiene 754 loci de UCEs y 73 taxones (64 del grupo interno, 9 de los grupos externos). Los dos métodos de inferencia filogenética utilizados, máxima verosimilitud y parsimonia, generaron topologías casi idénticas con altos valores de soporte, con excepción de un nodo con bajo soporte dentro del género *Opisthoxia* Hübner. Todos los géneros fueron recuperados como monofiléticos, con excepción al género tipo *Palyas* Guenée, lo cuál fue recuperado como parafilético con respecto a *Ophthalmoblysis* Scoble. *Opisthoxia* fue recuperado como hermano de *Pityeja* Walker y ese clado por su vez como hermano de los otros dos géneros, *Phrygionis* Hübner y *Argyrotome* Warren, los cuales fueron recuperados como hermanos entre sí. De acuerdo con nuestra topología, la mayoría de los caracteres de color resultaron ser homoplásicos a nivel de tribu, pero cinco de los siete caracteres proporcionan señal filogenética a nivel de género. Nuestros resultados enfatizan, una vez más, que ningún sistema de caracteres es infalible y que se necesita más investigación para llevar nuestra comprensión acerca de la evolución de los patrones de color de las alas de polillas a un nivel comparable al conocimiento que tenemos de las mariposas.

ABSTRACT

Next generation sequencing techniques currently represent a practical and efficient way to infer robust evolutionary hypotheses. Palyadini Guenée is a small neotropical tribe of geometrid moths composed of six genera that feature strikingly colorful wings. Here, we investigated patterns of evolution and amount of phylogenetic signal contained in various color characters featured in the wings of members of this tribe by (1) inferring a robust phylogenetic hypothesis using Ultraconserved Elements (UCEs), and afterwards, (2) mapping the morphological characters onto the molecular topology under a parsimonious ancestral character optimization. Our matrix, obtained with 60% completeness, includes 754 UCE loci and 73 taxa (64 ingroup, 9 outgroup). Maximum likelihood and parsimony generated largely identical topologies with strongly supported nodes, except for one node inside the genus *Opisthoxia* Hübner. Within Palyadini, all genera were recovered as monophyletic except for its type genus *Palyas* Guenée, which was recovered as paraphyletic with respect to *Ophthalmoblysis* Scoble. This *Palyas* + *Ophthalmoblysis* clade was found sister to the remaining genera in the tribe. *Opisthoxia* was recovered sister to *Pityeja* Walker. This clade in turn is sister to the remaining genera, *Phrygonis* Hübner and *Argyrotope* Warren, which were grouped with high bootstrap support. According to our topology, most wing color characters are reconstructed as homoplastic, particularly at the tribe level, but five of seven provide evidence supporting common ancestry at the genus level. Our results emphasize, once again, that no character system is infallible, and that more research is necessary to take our understanding of the evolution of wing color in moths to a level comparable to the knowledge we have of butterflies’.

INTRODUCCIÓN

Los patrones observados en la naturaleza siempre han inspirado curiosidad en los científicos, los cuales buscan entender cuáles procesos están involucrados en generarlos. Uno de los mejores ejemplos de estos patrones en la biología son los sorprendentes patrones de coloración presentes en las alas de las mariposas y polillas. Por más de un siglo, las alas escamosas de estos insectos han llamado la atención de investigadores, quienes han buscado comprender el desarrollo y la evolución de la diversidad de colores y formas reflejadas en las alas de los lepidópteros (Braun, 1914; Schachat & Goldstein, 2018). El orden Lepidoptera aparentemente surgió hace 215 millones de años, durante el Triásico tardío (Wahlberg *et al.*, 2013), pero estudios filogenéticos indican que su principal radiación ocurrió hace aproximadamente 98 millones de años (Kawahara *et al.*, 2019), conjuntamente con la diversificación de las angiospermas en el periodo Cretácico tardío. Dada esta antigua asociación con las plantas, no debería sorprender la multitud de roles ecológicos que los lepidópteros juegan en casi todos los ecosistemas terrestres, ya sea como polinizadores, herbívoros y bioindicadores.

A la fecha, Lepidoptera cuenta con aproximadamente 160,000 especies descritas, pero taxónomos del orden estiman que existe una cantidad similar aún por describir (Wahlberg *et al.*, 2013). Probablemente por su hábito diurno y por sus vividos patrones de coloración, las mariposas han sido históricamente más estudiadas que los lepidópteros nocturnos (polillas), por lo que casi todos los aspectos acerca de su taxonomía, ecología, desarrollo y evolución han sido ampliamente explorados y son mejor conocidos. Aunque los patrones de las alas de los lepidópteros parecen al principio mosaicos caleidoscópicos de colores (McKenna *et al.*, 2020), varios autores los han considerado como posibles fuentes de señal filogenética e intentaron decodificarlos en homologías, proponiendo modelos que identifican caracteres discretos conocidos como ‘*pattern elements*’ (Nijhout, 1991; Gawne & Nijhout, 2020).

El modelo más ampliamente utilizado para el estudio de patrones de coloración en Lepidoptera fue propuesto en la década de 1920 y es denominado ‘*Nymphalid Groundplan*’ (NGP; Schwanwitsch, 1924; Süffert, 1927) (Fig. 1). Aunque el NGP fue desarrollado con base en el patrón de coloración alar de una sola familia de mariposas (Nymphalidae), este parece ser suficientemente flexible para explorar los patrones de coloración de diferentes grupos en el orden (Nijhout, 2001). Sin embargo, la eficiencia del NGP para mapear y predecir patrones de color alar fuera de Papilionoidea (la superfamilia que incluye todas las mariposas) ha sido cuestionada (Schachat & Goldstein, 2018; Schachat, 2019) y otros modelos como el ‘*Arctiid Archetype*’ (Gawne & Nijhout, 2020) (Fig. 2), han sido sugeridos como una mejor opción para identificar caracteres de color homólogos en polillas.

Entre los ‘*pattern elements*’ presentes en las alas de los lepidópteros, sin duda el más explorado de ellos son los ocelos (Stevens, 2005; Debat *et al.*, 2020), los cuales consisten en patrones circulares formados por al menos dos anillos concéntricos o por apenas un disco de un solo color con una pupila central (Monteiro, 2008). Los ocelos son uno de los ‘*pattern elements*’ del NGP, y su condición en el NGP (un ocelo por celda) ha sido tratada como la condición generalizada (plesiomórfica) de los ninfálicos (Nijhout, 1991). Es desde esta perspectiva que la variación en la forma y en el número de ocelos ha sido ampliamente estudiada en Papilionoidea, desde una variedad de enfoques, como el de la

biología del desarrollo (Brunetti *et al.*, 2001; Brakefield, 2001; Schachat *et al.*, 2015), ecología (Stevens, 2005) y filogenética (Kodandaramaiah, 2009; Garzón-Orduña *et al.* 2023).

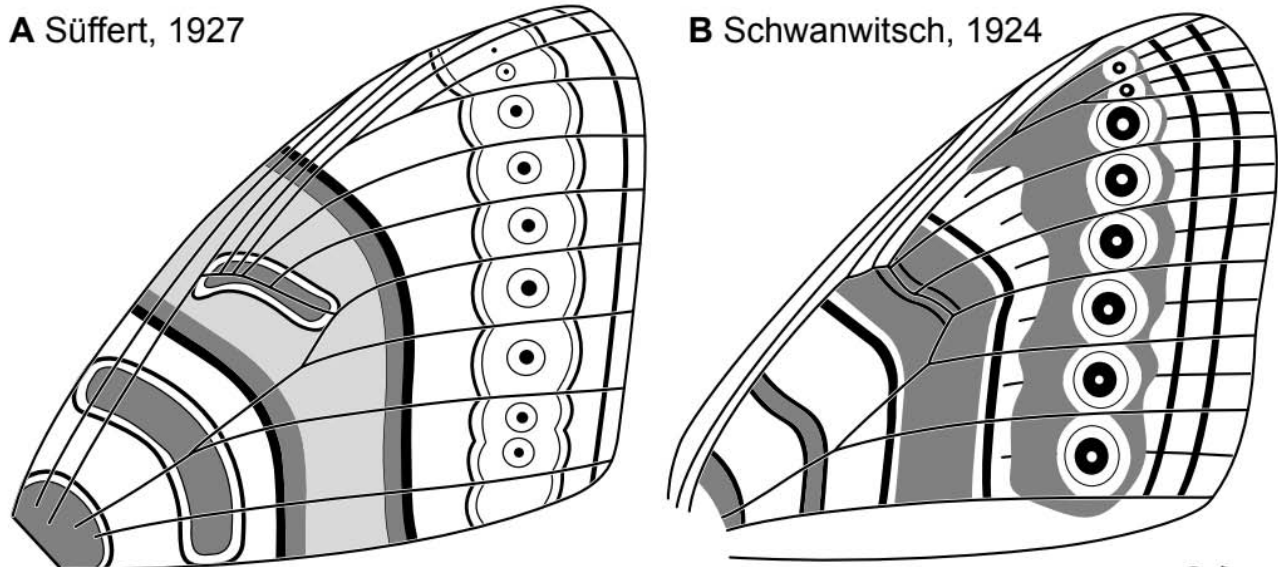


Figura 1. El modelo del *Nymphalidae Groundplan* (extraído de Schachat, 2019).

Los ocelos también están presentes en algunos grupos de polillas, como en especies de las familias Saturniidae y Geometridae, y aunque los ocelos de mariposas y polillas suelen estar presentes en posiciones no homólogas (Monteiro *et al.*, 2006), se ha demostrado que ellos comparten al menos dos factores de transcripción en común, sugiriendo que los ocelos de mariposas y polillas podrían ser al menos "homólogos de proceso" (Monteiro, 2008).

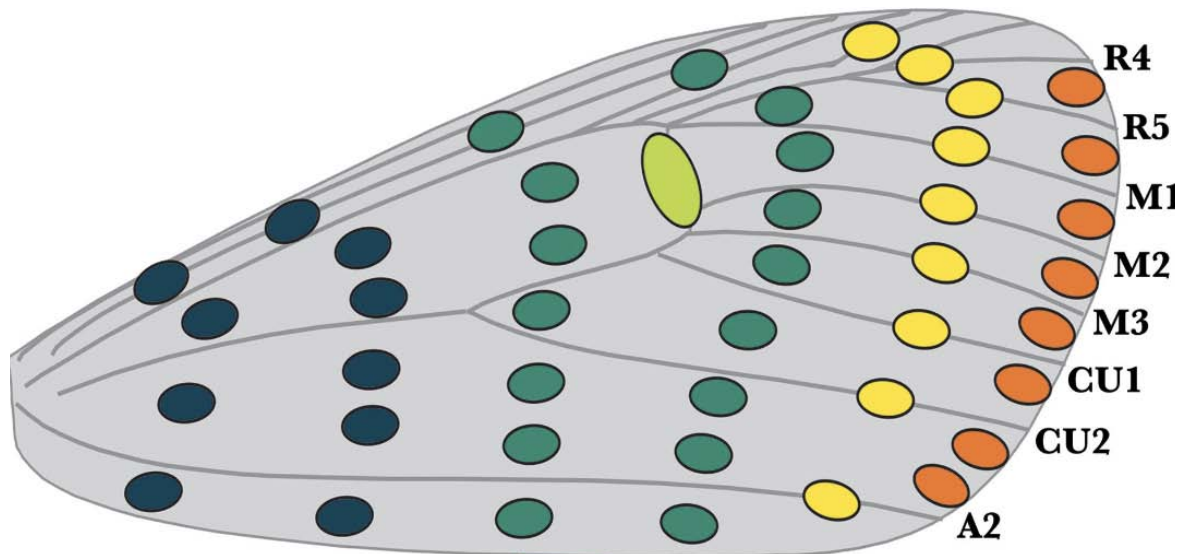


Figura 2. El modelo del *Arctiid Archetype* (extraído de Gawne & Nijhout, 2020).

La historia de los caracteres de color de los lepidópteros ha sido una de extremos. Durante siglos, los caracteres de color solían ser una de las principales fuentes de información para la taxonomía de Lepidoptera a nivel de especie (Darwin, 1880; Wallace, 1877; D'Abbrera 1987), pero con

el tiempo y con el reconocimiento de fenómenos no filogenéticos como el polifenismo estacional y el mimetismo, las evidencias proporcionadas por otros tipos de caracteres, como genitalia y ADN, levantan dudas sobre las asignaciones taxonómicas basadas solamente en patrones de color. En el siglo XXI, el péndulo ha oscilado al otro extremo y, a priori, se esperaba que todos los caracteres de color reflejaran homoplasia (Li *et al.*, 2019). Sin embargo, antes de condenar todos los caracteres de color como homoplásicos basándose principalmente en estudios hechos con mariposas, es necesario determinar, mediante el estudio de otros grupos de polillas, cuánta señal filogenética contienen los caracteres de color y si esta señal varía en diferentes niveles taxonómicos.

Geometridae

Geometridae Leach es la segunda familia de Lepidoptera más rica en especies (Scoble, 1999), con aproximadamente 24,000 especies descritas hasta la fecha (Murillo-Ramos *et al.*, 2019). El nombre Geometridae viene de la forma característica como se mueven las orugas de esta familia, juntando y separando su único par de patas abdominales con el par de patas anales, como si estuvieran midiendo una superficie, y por esta razón son popularmente conocidas como “orugas medidoras”. Este grupo está distribuido por todo el mundo excepto en la Antártida, pero la región Neotropical y en especial la región tropical húmeda de los Andes son considerados sus “*hotspots*” globales de diversidad (Brehm *et al.*, 2019). Los geométridos tienen dos sinapomorfias bien definidas, una es observable en el estado de oruga y se refiere a la reducción del número de propatas abdominales a apenas un par, mientras que la segunda es observable en los adultos y se refiere a la posición particular del tímpano, el cual está situado en la base del abdomen (Brehm *et al.*, 2019).

Debido a similitudes con relación al tamaño, forma y patrón de coloración, se creía que las polillas de la familia Geometridae eran el grupo hermano de las mariposas (Nijhout, 1994). De hecho, cuando el NGP fue propuesto, algunos investigadores rápidamente lo emplearon para estudiar los patrones de coloración de geométridos (Henke, 1928; Süffert, 1929) buscando identificar si los elementos de coloración característicos de mariposas estaban o no presentes en Geometridae (Schachat, 2019). Sin embargo, con los avances en la sistemática de Lepidoptera, actualmente es claro que hay una distancia filogenética significativa entre geométridos y mariposas (Kawahara *et al.*, 2019), y por lo tanto las similitudes entre esos dos grupos probablemente se deban a procesos de convergencia evolutiva.

Actualmente se reconocen ocho subfamilias dentro de Geometridae (Murillo-Ramos *et al.*, 2019). La subfamilia más diversa es Ennominae, con más de 10.000 especies descritas que están clasificadas en aproximadamente 1.110 géneros (Pitkin, 2002). El patrón de coloración alar de los enominos es bastante diverso, pero usualmente se caracteriza por ser finamente delimitado y continuo entre las alas anteriores y posteriores (Skou & Sihvonen, 2015). La distribución de Ennominae es principalmente neotropical, siendo que un tercio de las especies se encuentran en esta región (Pitkin, 2002). En el estudio filogenético más reciente de geométridos del nuevo mundo, Brehm *et al.*, (2019) identificaron cinco tribus exclusivamente neotropicales, siendo una de ellas la tribu Palyadini.

Palyadini

La tribu Palyadini Guenée está constituida por especies morfológicamente llamativas que presentan una amplia variación en el patrón de coloración. Las alas de estas polillas pueden ser blancas, amarillas, cafés o grises, y se caracterizan por poseer escamas metálicas (doradas o plateadas) que pueden estar dispuestas de manera esparcida u organizada en rayas, manchas o en círculos concéntricos que en algunos casos forman ocelos (Scoble, 1995). La monofilia de la tribu está apoyada por dos apomorfias reconocidas en los adultos: la ausencia del sistema de acoplamiento de las alas frenillo-retinaculum, y la expansión del lóbulo humeral del ala trasera (Fig. 3) (Scoble, 1995). Además de estas apomorfias, existen también otras modificaciones morfológicas en la genitalia masculina que caracterizan a los machos de Palyadini (Scoble, 1995): el uncus es curvo y no está dividido, el gnathos se reduce a una banda estrecha esclerotizada o a una estructura membranosa más amplia, las valvas son simples y están cubiertas por numerosas setas (Fig. 4) (Scoble, 1995). Los caracteres de la genitalia femenina son muy variables y no hay una modificación particular que caracterice a la tribu.

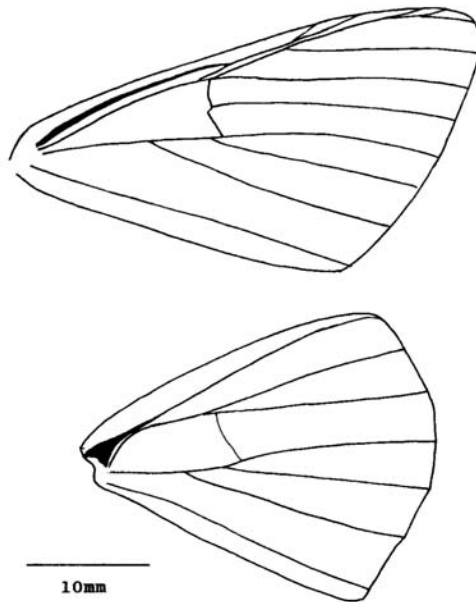


Figura 3. Representación de las alas de Palyadini, sin el sistema de acoplamiento frenillo-retinaculum, y con la expansión del lóbulo humeral en el ala trasera (extraído de Scoble, 1995).

Historia taxonómica de Palyadini

La historia de Palyadini empieza con la de la familia Palyadae, la cual fue propuesta por Guenée (1857) conteniendo los siguientes géneros: *Eumelea* Ducan, *Ophthalmophora* Guenée,

Byssodes Guenke y *Palyas* Gueneé, siendo este último el género tipo (Scoble, 1995). En 1896, Hulst identificó que las especies del género *Palyas*, así como las especies de otro género, *Phrygionis* Hübner, no tenían presente el sistema de frenillo-retinaculum, y debido a esa característica algún tiempo después Warren los trasladó a la tribu Baptini Forbes (Marconato, 2014). En 1937 Debauche dividió el género *Argyrotome* Warren en dos subgéneros *Argyrotome* and *Parargyrotome* Debauche. Solamente casi 60 años después, Holloway (1993, 1996) reconoció Palyadini como una tribu aparte de Baptini, sacando definitivamente el género asiático *Eumelea* de la tribu (Marconato, 2014).

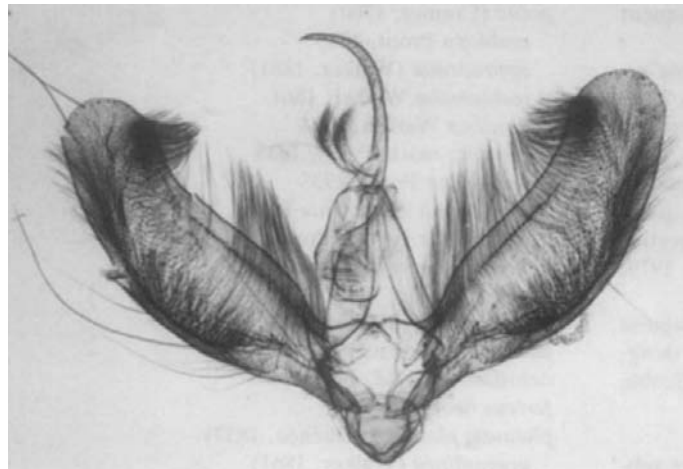


Figura 4. Representación de la genitalia masculina de Palyadini, con el uncus curvo y no dividido, el gnathos reducido a una estructura membranosa más amplia y con las valvas simples y cubiertas por numerosas setas (extraído de Scoble, 1995).

A lo largo de la historia taxonómica de *Palyadini*, Scoble propuso cambios muy relevantes. En 1994 hizo una revisión y sinonimizó los géneros *Byssodes* Guenée y *Ratiaria* Walker con *Phrygionis*, y también sinonimizó *Aplorama* Warren y *Callurapteryx* Warren con el género *Pityeja* Walker. En 1995, Scoble también sinonimizó a *Ophthalmophora* con *Opisthoxia* Hübner y creó el género *Ophthalmoblysis* Scoble. Finalmente, en la más reciente revisión de la tribu hecha por Pitkin (2002), Palyadini está constituido por seis géneros: *Palyas*, *Phrygionis*, *Pityeja*, *Argyrotome*, *Opisthoxia* y *Ophthalmoblysis*.

De acuerdo con Scoble (1994, 1995) y Pitkin (2002) existen apomorfías que apoyan la monofilia de cinco de los seis géneros de Palyadini, aunque esto no ha sido puesto a prueba en un contexto filogenético. En el género *Argyrotome*, un ocelo prominente en el ala anterior y la juxta con una expansión posterior estrecha son los caracteres apomórficos. En *Ophthalmoblysis*, la apomorfía propuesta es un ocelo posicionado entre las venas M1 y M3 del ala posterior. En *Opisthoxia*, la apomorfía también es un ocelo presente en el ala posterior, pero en este género el ocelo está posicionado entre las venas Rs y M1. Dos especies de *Opisthoxia* (*O. miletia* y *O.*

virginalis) no presentan ocelo, pero tienen la parte anterior de la juxta bilobulada, una característica que también parece ser apomórfica para *Opisthoxia* (Pitkin, 2002). En *Phrygionis*, la presencia de tres bandas transversales bordeadas por escamas amarillas en el ala anterior, y la juxta con una prolongación posterior generalmente bifurcada se han propuesto como condiciones apomórficas (Scoble, 1994). Por último, tres apomorfías caracterizan al género *Pityeja*: bandas del ala anterior bordeadas de negro, presencia de una línea oscura entre las venas M1 y M3 del ala posterior, y presencia de una mancha en la celda CuA1-CuA2. El único género que hasta el momento no tiene ninguna apomorfía propuesta es *Palyas*; sin embargo, sus especies pueden ser identificadas de manera general por presentar una mancha amorfa de escamas metálicas en el ala anterior, en la misma posición que el ocelo de *Argyrotope* (Scoble, 1995), que justamente coincide con la posición del ‘*discal spot*’ del NGP.

De los géneros de Palyadini, *Opisthoxia* es el más diverso de ellos (Scoble, 1999). Con más de 80 especies descritas, este género presenta una amplia variación en los patrones de coloración alar. La gran diversidad en el patrón de coloración alar presente en las especies de *Opisthoxia*, sumado al pobre estudio de su morfología interna, representan retos para esclarecer la sistemática del género. A pesar de esta variación, es posible reconocer grupos de especies dentro de *Opisthoxia* los cuales comparten patrones de coloración alar muy similares. Scoble (1995) reconoció el primer grupo de especies en *Opisthoxia*, y lo denominó como “*grupo metargyria*”, soportado por similitudes tanto en el patrón de coloración como en estructuras de la genitalia. El grupo *metargyria* incluye a las especies *O. metargyria*, *O. miletia*, *O. saturniaria*. La formulación de grupos de especies es una manera práctica de organizar coherentemente la diversidad morfológica dentro de un género. Con este fin, es indispensable revisar con detalle la morfología tanto externa como interna, y buscar si hay patrones que permitan sugerir otros grupos de especies.

Planteamiento del problema

A pesar de que se han realizado algunos trabajos taxonómicos en Palyadini (Scoble, 1994; Scoble, 1995; Pitkin, 2002) y que algunos de sus integrantes han sido incluidos en hipótesis filogenéticas de alto nivel (Brehm *et al.*, 2019), hasta la fecha no hay ningún estudio filogenético exclusivo para la tribu. En el trabajo más reciente de geométridos del nuevo mundo, Brehm *et al.* (2019) añadieron, entre los demás taxones, siete especies de Palyadini en un análisis filogenético basado en 11 marcadores moleculares. Sin embargo, los resultados obtenidos por dicho estudio dejaron algunas preguntas por responder acerca de la clasificación de Palyadini. El clado que agrupó a las siete especies de Palyadini no fue recuperado de manera robusta (bajos valores de soporte), las relaciones entre los géneros no estuvieron bien soportadas, y las longitudes de varias ramas eran considerablemente cortas.

El grupo hermano de Palyadini también es una pregunta que aún sigue abierta. En el trabajo de Brehm *et al.* (2019), la tribu Plutodini fue recuperada como hermana de Palyadini, pero con bajo soporte. Sin embargo, anteriormente Pitkin (2002) y Scoble (1995), mencionaron que otras tribus como Baptini o Caberini podrían ser posiblemente hermanas a Palyadini, debido a similitudes en las genitalias. Por lo tanto, llevar a cabo estudios filogenéticos con un muestreo de taxones más completo y con un mayor número de caracteres es fundamental para proponer hipótesis robustas acerca de las relaciones de Palyadini y con ello plantear hipótesis sobre la evolución de la diversidad de patrones de coloración en el grupo.

A diferencia del pasado, cuando las inferencias evolutivas se basaban en árboles filogenéticos generados con apenas algunos fragmentos de ADN (p. ej., Brower, 1996), la secuenciación de nueva generación (NGS) hoy nos brinda acceso a millones de pares de bases y, por lo tanto, la oportunidad de hacer inferencias basadas en hipótesis filogenéticas robustas. Entre estas nuevas estrategias de secuenciación, el enriquecimiento blanco (*'target enrichment'*) de elementos ultraconservados (UCEs) es una opción adecuada por varias razones: es posible trabajar a escalas evolutivas superficiales y profundas ya que tiene una alta tasa de éxito con cantidades de ADN inicial degradado y/o pequeñas, el protocolo de laboratorio es rápido y las herramientas bioinformáticas son transparentes en comparación con otros protocolos de NGS (Zhang *et al.*, 2019).

En ese proyecto utilizamos UCEs para proponer por primera vez una hipótesis filogenómica para Palyadini, con el fin de examinar la evolución de algunos caracteres de color seleccionados (ej.: ocelos) y, al mismo tiempo, determinar si estos caracteres de color proporcionan o no señal filogenética. Con la hipótesis filogenética obtenida, además de mapear los caracteres de color, también será puesto a prueba la existencia de otros grupos de especies en *Opisthoxia* además del “grupo *Metargyria*”.

OBJETIVOS

Objetivo general

Inferir las relaciones filogenéticas dentro de la tribu Palyadini empleando UCEs, para examinar la evolución de caracteres de coloración alar.

Objetivos particulares

A partir de la hipótesis filogenética obtenida:

- 1) Verificar si los caracteres de color seleccionados presentan señal filogenética.
- 2) Poner a prueba la monofilia de los grupos de especies en *Opisthoxia* (Metargyria y Argenticincta).
- 3) Poner a prueba posibles grupos hermanos de Palyadini.



Main Manuscript for

Phylogenomics of the geometrid tribe Palyadini (Lepidoptera: Geometridae) reveal contrasting patterns of phylogenetic signal in wing color characters

Flávia R. Joele^{1,2}, Manoel M. Dias Filho³, Jovana M. Jasso-Martínez⁴, Ivonne J. Garzón-Orduña^{1*}

¹ Departamento de Zoología, Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

² Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio D, 1° Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, C.P. 04510, CDMX, México.

³ Departamento de Ecología e Biología Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, Brazil.

⁴ Department of Entomology, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, 10th St. & Constitution Ave. NW, Washington, DC 20560, U.S.A.

*Ivonne J. Garzón Orduña.

Email: ivonne.garzon@ib.unam.mx

PNAS strongly encourages authors to supply an [ORCID identifier](#) for each author. Do not include ORCIDs in the manuscript file; individual authors must link their ORCID account to their PNAS account at www.pnascentral.org. For proper authentication, authors must provide their ORCID at submission and are not permitted to add ORCIDs on proofs.

Author Contributions: I.J.G.O. developed the research question, F.R.J. and J.M.J.M. performed the research, F.R.J. analyzed data, M.M.D.F. provided material for the research, F.R.J. and I.J.G.O. wrote the manuscript.

Competing Interest Statement: The authors declare no competing interest.

Classification: Biological Sciences, Evolution.

Keywords: Lepidoptera, Geometridae, UCEs, eyespots, homoplasy.

This PDF file includes:

Main Text
Figures 1 to 4
Tables 0

Abstract

Next generation sequencing techniques currently represent a practical and efficient way to infer robust evolutionary hypotheses. Palyadini is a small neotropical tribe of geometrid moths composed of six genera that feature strikingly colorful wings. Here, we investigated patterns of evolution and amount of phylogenetic signal contained in various color characters featured in the wings of members of this tribe by (1) inferring a robust phylogenetic hypothesis using Ultraconserved Elements (UCEs), and afterwards, (2) mapping the morphological characters onto the molecular topology under a parsimonious ancestral character optimization. Our matrix, obtained with 60% completeness, includes 754 UCE loci and 73 taxa (64 ingroup, 9 outgroup). Maximum likelihood and parsimony generated largely identical topologies with strongly supported nodes, except for one node inside the genus *Opisthoxia*. According to our topology, most wing color characters are reconstructed as homoplastic, particularly at the tribe level, but four of seven provide evidence supporting common ancestry at the genus level. Our results emphasize, once again, that no character system is infallible, and that more research is necessary to take our understanding of the evolution of wing color in moths to a level comparable to the knowledge we have of butterflies’.

Significance Statement

Lepidoptera systematists traditionally look at wing color characters with suspicion, preferring genitalia or DNA, as more-trusted sources. Palyadini is a diverse clade, whose colorful wings feature eyespots, one of the most enigmatic color elements in animals. A robust phylogenetic hypothesis allowed us to reveal unexpected patterns of change in the wing color characters featured by its members. Color characters in Palyadini exhibit contrasting patterns of phylogenetic signal, depending on the taxonomic level; putative homologues provided by these characters may be trusted to reflect common ancestry at the genus level, but not at the tribal level, where all are homoplastic. These inferences are clues about the mechanisms generating biodiversity and represent fertile ground from which new questions may be formulated.

Main Text

Introduction

After centuries, the diversity of wing color patterns in Lepidoptera is still a topic of general fascination, attracting the curiosity of laypeople and specialists, inspiring arts, religious beliefs and science (1). Although lepidopteran wing patterns seem at first like kaleidoscopic mosaics of colors (2), multiple authors independently have regarded them as potential sources of phylogenetic signal and attempted to decode these patterns into homologies, by proposing standardized models that identify discrete units later called pattern elements (3, 4). The Nymphalid Ground Plan (NGP) (5, 6) is the most popular of these models and although it was developed based on only one family of butterflies (Nymphalidae), it has been used subsequently to study the color patterns of many other lepidopteran families as well (7, 8). Recently though, the efficiency of the NGP to map and predict color patterns outside Papilionoidea (the superfamily that includes all butterflies) has been called into question (7, 8) and other models, such as the Arctiid Archetype (4), have been suggested as a better choice for identifying homologous pattern elements in some groups of moths.

One of the most studied pattern elements of Lepidoptera wings are eyespots (9, 10), which is defined as “a roughly circular pattern on the wing, with at least two concentric rings or with a single-color disc and a central pupil” (11). Eyespots are conspicuous pattern elements of the NGP, and their condition in the NGP (one eyespot per vein cell) has been treated as the generalized (plesiomorphic) condition of nymphalids (3). It is from this perspective that variation in eyespot shape and number have been extensively studied in Papilionoidea, from a variety of approaches, such as evo-devo (12, 13, 14), ecology (9) and phylogenetics (15, 16).

Eyespots are also featured in other groups of moths, such as silk moths (Saturniidae), and loopers (Geometridae), and although butterfly and moth eyespots usually occur in non-homologous positions (17), it has been shown that they share at least two transcription factors in common, suggesting they are at least “process homologous” (11).

At the core of studies looking at color patterns in different clades is the question of whether similar looking pattern elements are homologous (7), which is to say that a given element has been present in the group since it diverged from a common ancestor. The history of color characters in Lepidoptera has been one of extremes. For centuries, color characters used to be one of the main sources of information in Lepidoptera species-level taxonomy (18, 19, 20), but with time and after the recognition of non-phylogenetic phenomena such as seasonal polyphenism and mimicry, the evidence provided by other character systems, such as genitalia and DNA, cast doubt on taxonomic assignments based on color patterns. By the 21st century, the pendulum had swung to the other extreme, and all color characters were a priori expected to reflect homoplasy (21). However, before condemning all color characters as homoplastic based mostly on the study of butterflies, it is necessary to determine, by studying other groups of moths, how much phylogenetic signal color characters contain and whether this signal varies at different taxonomic levels.

Unlike in the past when evolutionary inferences were based on phylogenetic trees generated with a handful of DNA fragments (22), next generation sequencing (NGS) today provides us to access to millions of base pairs, and thus with the opportunity to make inferences based on robust phylogenetic hypothesis. Among these new sequencing strategies, target enrichment of ultraconserved elements (UCEs) is a suitable option for several reasons: it is possible to work at shallow and deep evolutionary scales since it has a high success rate with degraded or with small amounts of initial DNA, the wet lab protocol is fast and the bioinformatic tools are transparent in comparison to others NGS protocols (23).

Here we used UCEs to propose for the first time a phylogenomic hypothesis for a moth tribe with striking diversity of wing color patterns (Figure 1), in order to examine the evolution of selected color characters and, concomitantly, to determine how much phylogenetic signal these color characters provide. The tribe in question is Palyadini, an exclusively neotropical clade that belongs to the family Geometridae, which was formerly considered to be closely related to butterflies, due to similarities in wing color, size, and shape (24). One of the synapomorphies of Palyadini is the loss of the frenulum-retinaculum wing coupling system present in most ditrysian Lepidoptera (25), but also absent among butterflies, which in the past reinforced the idea that the two groups were closely related. However, a close relationship between Geometridae and Papilionoidea has no longer been supported by Lepidopteran morphology and phylogenetics (26, 27, 28).

Currently, Palyadini is composed of 135 species (29) arranged in six genera (Fig. 1) (25, 30): *Argyrotome* Warren, *Ophthalmoblysis* Scoble, *Opisthoxia* Hübner, *Palyas* Guenée, *Pityeja* Herrich-Schäffer and *Phrygionis* Hübner. More than 60% of Palyadini's species diversity belongs to *Opisthoxia*, a fact that is reflected in the wing color pattern diversity of this genus. Scoble (1995) hinted at the existence of some species groups in *Opisthoxia* (Metargyria and Argenticincta groups) based on wing color similarity, but these hypotheses have not been tested in a phylogenetic context yet.

Results

UCE performance

UCE capture was successful for all specimens regardless of their year of collection. The number of recovered UCE loci per taxon, ranging from 427 to 973 loci, is provided in the Supplementary Material 1. We did not find a strong correlation between the year of collection and the number of UCE loci recovered ($R^2=0.078$), and in fact, the oldest voucher (119 years old) was not the sample with the fewest number of loci (Supplement Material 2).

Phylogenetic relationships

The ML analysis recovered the same fully resolved topologies for all matrices regardless of their completeness value. The trees differed in their UFBoot values for some nodes, but all trees were overall highly supported. The 60% matrix generated the most highly supported tree, with just one node with UFBoot value < 95 (Figure 2). The 50% and 70% completeness topologies had eight and four nodes with UFBoot < 95, respectively. The parsimony analysis with the 60% completeness matrix recovered two most parsimonious trees. The strict consensus

topology was identical to the topology obtained under ML, with the exception of one unresolved node within *Phrygionis* (Supplementary Material 3).

Since the four topologies described above were largely similar, the description of the following results will be based on the ML phylogram recovered by the 60% completeness matrix. Palyadini was corroborated as monophyletic and sister to Plutodini, a relationship supported with the highest bootstrap support (UFBoot=100). Within Palyadini, all genera were recovered as monophyletic except for its type genus *Palyas*, which was recovered as paraphyletic with respect to *Ophthalmoblysis* (UFBoot=99). This *Palyas* + *Ophthalmoblysis* clade was found sister to the remaining genera in the tribe (UFBoot=100). *Opisthoxia* was recovered sister to *Pityeja* (UFBoot=99) and this clade in turn is sister to the remaining genera, *Phrygionis* and *Argyrotope* (UFBoot=97), which were grouped with high bootstrap support (UFBoot=96). The 60% completeness matrix is available as the Supplementary Material 4.

Character mapping

According to the ancestral character optimization (Figures 3 and 4), the presence of a prominent Discal Cell eyespot (character 1) is apomorphic in *Argyrotope* (Fig. 3D), while diffuse eyespots evolved twice independently. On the other hand, the presence of the Rs-M1 eyespot (character 2) is apomorphic in *Opisthoxia* and thus has a single origin in the tribe (Fig. 3E). Therefore its absence in *O. miletia* Druce is inferred as a loss. The M1-M3 eyespot (character 3) evolved three times in Palyadini. This eyespot is present in all species of *Ophthalmoblysis* but it also evolved twice in *Opisthoxia* (Fig. 3F). The M3-Cu1 eyespot (character 4) evolved twice in *Opisthoxia* and is also present in the outgroup genus *Tasta* Guenée (Caberini) (Fig. 3G). The Cu1-Cu2 (character 5) eyespot evolved twice independently in *Opisthoxia* (Fig. 4A). Regarding the color patterns proposed by Scoble (1995), species of *Opisthoxia* featuring the Argenticincta color pattern (character 6), were grouped in a single clade (Fig. 4B). On the other hand, the Metargyria color pattern (character 7) evolved three times independently in the tribe (Fig. 4C): once in *Opisthoxia*, recovering the “Metargyria group” as monophyletic, once in a lineage of *Phrygionis* and a third time in *Pityeja*. Finally, our results also suggest that a species not mentioned by Scoble, *Opisthoxia hybridata* Warren, also belongs in the Metargyria group (Fig. 4C).

Discussion

Museomics and Palyadini Systematics

This study represents the first empirical use of the lepidopteran UCE probes designed by Faircloth *et al.*, (31) for Geometridae, and concomitantly, provides the first phylogenetic hypothesis for Palyadini with a broad taxon sampling. Choosing UCEs as a source of characters facilitated the phylogenomic inference in two ways. First, UCE protocols allowed the inclusion of old museum specimens (23), which largely fail under traditional sequencing techniques, such as Sanger. In this study 75% of the specimens came from museum collections, 1/3 of which were older than 30 years (being some of them more than 100 years old), whereas only 25% were fresh material. Older samples were as efficient as fresh ones in recovering high numbers of UCE loci, and therefore other variables besides age must be influencing DNA quality (e.g., killing agents, method of collection, relaxation and/or preservation post mortem).

Second, the amount of data we were able to recover using UCEs was essential to enable us to generate a robust phylogeny for the tribe. Branch support is the most notable difference between ours and the previous study of New World Geometrid moths based on Sanger sequencing (32) that included seven samples of Palyadini. All but two nodes in their topology featured branch support below 50%, and not surprisingly the topological differences between ours and the Brehm *et al.* (32) tree were precisely on those weakly supported nodes. The main topological differences are the relative relationships of two genera: *Palyas* and *Ophthalmoblysis*. In Brehm *et al.* (32), *Palyas* was recovered as sister to *Opisthoxia* + *Pityeja* and *Ophthalmoblysis* as sister to this clade. In contrast, we recovered the genus *Palyas* paraphyletic with respect to *Ophthalmoblysis*, and this “*Palyas*” + *Ophthalmoblysis* clade as sister to the remaining genera grouped as two sister clades: *Argyrotope* + *Phrygionis* and *Opisthoxia* + *Pityeja* (Fig. 2). Although our taxon sampling of *Palyas* is limited, our results suggest that the tribe’s type genus is

in need of taxonomic revision. Aside from the paraphyly found by the UCE data, the species chosen for this study form two different lineages that differ in color patterns and especially in wing shape.

Regarding the relationship of Palyadini to the outgroups, Plutodini was recovered as more closely related to Palyadini than Caberini and Baptini, as found previously by Brehm *et al.* (32). Hence, the genitalic similarity among Caberini, Baptini and Palyadini, pointed out by Scoble (25) and Pitkin (30), seems to be a result of plesiomorphy or convergence (in the case of Caberini). The sister relationship between Palyadini and Plutodini suggests that the presence of metallic scales is not a synapomorphy for Palyadini, since they are also present in the type genus of this outgroup tribe, *Plutodes*. Some of the color patterns in *Tasta* resemble some Palyadini species in extraordinary fashion, but according to our topology, this similarity is also due to homoplasy.

Contrasting patterns of phylogenetic signal in wing color characters in Palyadini

Historically, the usage of color characters to infer phylogenetic relationships has been controversial in systematics. The existence of mimicry in Lepidoptera represents a challenge to select characters that truly reflect phylogenetic signal and not convergence (22). The morphological characters here explored in Palyadini teach us however, that color patterns should not be ignored a priori, given that at the genus level some of them do provide phylogenetic signal. Before discussing the eyespots, it is important to emphasize why we treat each of them here as a discrete character. In the NGP, the eyespots are all treated as serially homologous to one another and subjected to the same developmental pathways (3). However, since Palyadini are not nymphalids and their color patterns do not correspond to this model, it is not plausible to assume homology between the pattern elements of NGP and those found in Geometridae in general (8), even if they could be “process homologous” at a cellular level, as well as phenotypically similar.

Treating each eyespot as a discrete character gave us more information about the evolution of them in the tribe. The presence of the Discal Cell eyespot in the forewing is clearly apomorphic for *Argyrotope*. The Rs-M1 eyespot is informative as well, and it is a synapomorphy of the most diverse genus in the tribe, *Opisthoxia*. On the other hand, the phylogenetic signal provided by the other three eyespots is more challenging to evaluate, since they are found in multiple parts of the tree: the M1-M3 eyespot is present in all species of *Ophthalmoblysis*, but it also evolved twice in *Opisthoxia*; the M3-Cu1 evolved twice in *Opisthoxia* and is also present in the outgroup genus *Tasta*; likewise the Cu1-Cu2 eyespot also evolved twice independently in *Opisthoxia*. Therefore, just the first three of the five eyespots are informative, at genus level.

The other two characters, the Argenticincta and the Metargyria patterns, clearly provide phylogenetic signal within *Opisthoxia*, since both recovered monophyletic species groups (Fig. 4B, 4C). Our results corroborate Scoble’s (1995) hypothesis regarding the monophyly of the Metargyria species group. However, our results also indicate that another species of *Opisthoxia*, not mentioned by Scoble, *O. hybridata*, also belongs to it. This result implies that the description of the wing color pattern of the Metargyria group within *Opisthoxia* should be either expanded to include species with grayish brown wings, such as those in *O. hybridata*, or reduced, by removing the background wing color as part of its definition. We note that there are other color components that define this pattern that were not mentioned by Scoble. Namely, the yellowish anal part of the hind wing, plus the presence of one to three black spots. In sum, the Metargyria color pattern could be defined as: white or grayish brown wings with diagonal bands, and hindwing’s anal part covered by yellow scales plus the presence of one to three black spots over this area.

Tracing the presence of the Metargyria pattern outside *Opisthoxia*, allowed us to infer that this color pattern is homoplastic at various levels and to extraordinary degrees. Inside Palyadini, the Metargyria pattern is found in one lineage in *Phrygionis* (*P. platinata* (Guenée) Fig. 4C1) and in one species of *Pityeja* (*P. nazada* (Druce) Fig. 4C2) (aside of course, *Opisthoxia metargyria* Fig. 4C3). Outside Palyadini we found that there are several examples of distantly related groups featuring a strikingly similar color pattern. Within Geometridae this color pattern is found in members of the genus *Ourapteryx* Leach (Fig. 4C4 features *O. clara* (Butler)), a large and rather homogenous clade of paleotropical species and also in species in the genus *Myrteta* Walker (Fig. 4C5 features *M. angelica* Butler), an oriental group in the tribe Caberini. The Metargyria color pattern is also found in at least two genera of Uraniidae, Geometridae’s sister family, in *Epiplema*

himala Butler, a southeast Asian species (Fig 4C6), and in *Aorista alodia* (Dognin 1892), a neotropical species (Fig. 4C7), that is likely to be sympatric with any of the Palyadini species featuring this color pattern. Some species in the neotropical genus *Therinia* Hübner, a small group of Saturniidae moths (Fig. 4C8 features *T. transversaria* Druce) also features this color pattern. Finally, and most unexpectedly, this pattern is also found in some butterfly species (featured in Fig. 4C9 is the African map butterfly *Cyrestis camillus* Fabricius). This is just a small sample of similar-looking species we are aware of, but it could be possible that other instances exist, and that are under the radar for us, so to speak. This remarkable convergence of the Metargyria pattern involving different groups of moths, almost all resting with their wings spread in nature, indicates that this pattern probably confers an evolutionary advantage for these species.

The knowledge about the processes that lead to evolutionary convergence in Lepidoptera is far from complete (49). The diversity of wing colors in Palyadini demonstrate that moths' genomes contain sufficient genetic diversity upon which evolutionary forces such as genetic drift, and sexual and natural selection have been able to operate for millions of years. It is the difficult task of evolutionary biologists and population geneticists to tease apart the effect of these forces and to explain the patterns our study has revealed.

Materials and Methods

Taxon sampling

Our taxon sampling comprised a total of 73 specimens, 64 belonging to the ingroup and nine to the outgroup (Supplementary Material 5). For some species, we included up to four specimens to confirm their conspecificity. We included representatives of all genera currently placed in Palyadini, making a special effort to include as many species of *Opisthoxia* as possible. We sequenced 31 specimens assigned to 27 species of *Opisthoxia*, corresponding to 31% of its current species diversity. We also included seven species (12 specimens) of *Argyrotome*, six species (13 specimens) of *Phrygionis*, three species of *Palyas*, three species of *Ophthalmoblysis* and the two recognized species of *Pityeja*. We selected outgroup species from the following four tribes in Ennominae: Baptini, Caberini, Plutodini and Boarmini. The first two tribes have previously been suggested to be closely related to Palyadini based on genitalia characters (25, 30). Plutodini was selected following the results of a recent molecular phylogenetic study of New World geometrid moths (32) which recovered the tribe as sister to Palyadini. Finally, the tribe Boarmini is not closely related to Palyadini (32), thus it was used as a functional outgroup to root the tree (33).

All the examined specimens were dry pinned, with the year of collection ranging from 2022 to 1904. The vouchers are deposited in the following collections: Colección Nacional de Insectos (CNIN) in the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM); Coleção taxonômica do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DCBU) of the Universidade Federal de São Carlos (UFSCar); Coleção de Lepidoptera do Museu de Zoologia (ZUEC-LEP) of the Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP); Cornell University Insect Collection (CUIC); Florida Museum of Natural History (FLMNH); Colección de Entomología de la Universidad Javeriana (UJ) and University of Guelph Insect Collection (DEBU). A list of the specimens, their taxonomic classification, collection data, collection voucher, in which collection they are deposited in, DNA voucher, and GenBank accession number are provided in Supplementary Material 5. Photos of each specimen compared with its respective type are available in the Supplementary Material 1.

DNA extraction, UCE data preparation and sequencing

Genomic DNA extraction, library preparation and target enrichment were conducted at the Laboratorio de Biología Molecular de Zoología which is part of the Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO) at the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM). Genomic DNA was extracted from tissue of two to three legs using the DNeasy Blood & Tissue Kit 250 (Qiagen). We followed the manufacturer's protocol, except for the final elution, which was made with less volume (50 to 60µl) than that recommended by Qiagen, to reach a higher concentration of DNA. DNA yield was quantified using a Qubit 4 (Life Technologies) and we used aliquots of 2 to 150 ng in a volume of 100 µl of ultrapure water as input DNA. Further,

DNA was sheared with cycles of 15 seconds on and 90 seconds off in a BioRuptor® Pico sonicator to reach fragments between 400-600 base pairs (bp). Genomic libraries were prepared following the protocol by Branstetter *et al.* (34), using a Kapa HyperPrep kit (Roche) and dual-indexing primers iTru5 and iTru7 (35).

For library UCE enrichment we pooled 6 to 10 libraries at equimolar concentrations and followed the Standard Protocol from MyBaits (version 5.02) available on <https://arborbiosci.com>. We used the Lepidoptera bait set 1.3kv1 (Arbor Biosciences) designed by Faircloth (31) that targets 1,381 UCE loci. The enriched libraries were sent to Admera Health (New Jersey, EEUU) and sequencing was conducted on an Illumina HiSeq 2500 instrument (2x150 rapid run; Illumina Inc. San Diego, CA).

UCE data processing

Raw reads were cleaned and trimmed using Illuminaprocessor wrapper version 2.10 (36), which is available in the software PHYLUCE version 1.7.1 (37). Cleaned reads were then uploaded to the platform Galaxy (<https://usegalaxy.org/>) to assemble the data using rnaSPAdes version 3.9.0.3 (38), employing a k-mer size of 55. UCE loci were extracted from the assembled contigs in PHYLUCE version 1.7.1 (37) using a minimum coverage of 70%. Extracted UCE loci were aligned with MAFFT version 7.130 (39) and the resulting alignments were filtered with Gblocks version 0.91b (40, 41) using the stringency settings (b1 0.5; b2 0.5; b3 12; b4 7). Finally, we constructed three matrices with 50%, 60% and 70% of completeness that recovered 909, 754 and 486 UCE loci, respectively (Supplementary Material 6). All the raw data will be available on the NCBI Sequence Read Archive (Accession numbers will be released after acceptance).

Phylogenomic inferences

We partitioned the data using the SWSC-EN algorithm (42), which divides each UCE locus in three parts, an ultraconserved core and two variable flanking regions. Phylogenomic analyses were carried out for the 50%, 60% and 70% completeness matrixes mentioned above under maximum likelihood (ML) in IQ-TREE2 (43) and with parsimony in TNT version 1.6 (44) for the 60% completeness matrix. Model selection and branch support for ML were both conducted in IQ-TREE2. Selection among models used the option TESTMERGEONLY, which implements the greedy algorithm of PartitionFinder (45) to select the best-fit partitioning scheme by merging partitions to increase model fit. Support for the ML topology was estimated by running 5000 ultrafast bootstrap (UFBoot) replicates (46). In TNT, searches were conducted using the PhylogenomicSearch.run script (47), with a traditional search and level of searching strength of 10. Gaps were treated as missing character states, and all character states were equally weighted. Support for the parsimony tree was calculated by running 1000 jackknife resampling replicates and calculating relative Bremer supports (hold=3000; subopt=200), both ran in TNT.

Character mapping

We selected seven color characters coded from the dorsal wing surface to examine wing pattern evolution in Palyadini (Figure 3A-C). Five of them are eyespots, each one located in a distinct position of the wing, and therefore were treated as independent characters: **1) Discal Cell eyespot** (Fig. 3A), present on the forewing of some species of *Argyrotope*, on top of the cross vein of the discal cell. Among the 14 recognized species of this genus, ten exhibit a prominent eyespot, while four of them just possess a diffuse spot. Therefore, here we code this character as multistate being (0) absence, (1) presence of a prominent eyespot and (2) presence of a diffuse eyespot. **2) Rs-M1 eyespot** (Fig. 3A), present on the hindwing of all but two species of *Opisthoxia*, **3) M1-M3 eyespot** (Fig. 3A), present on the hindwing in all species of *Ophthalmoblysis*, **4) M3-Cu1 eyespot** (Fig. 3A), present on the hindwing in some species of *Opisthoxia*, **5) Cu1-Cu2 eyespot** (Fig. 3A), featured on the hindwing of some species of *Opisthoxia* as well. **6) Argenticincta pattern** (Fig. 3C), this color pattern was proposed by Scoble (1995) for some species of *Opisthoxia*, based on the pattern of the species *O. argenticincta* and is defined as the “presence of a conspicuous off-white costa on the forewing and a white band across the base of the hindwing, which is apparently integrated with a white edging sometimes present on the anal margin of the forewing” (Scoble, 1995 pp. 51). Finally, **7) Metargyria pattern** (Fig. 3B) is a color pattern also proposed by Scoble (1995) for *Opisthoxia*, based on the pattern of

the species *O. metargyria* Walker, defined as “white wings with greyish transverse bands or lines” (Scoble, 1995, pp. 54).

While character 1 was treated as multistate with three character states, characters 2 to 7 were binary with (0) as absent and (1) as present. All seven characters were optimized on our preferred topology using the parsimony ancestral states function in Mesquite version 3.70 (48).

Acknowledgments

This paper serves as a requirement for FRJ obtaining the M.Sc. degree in the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACyT) for funding FRJ with a scholarship. We are particularly indebted to the curators of multiple museums that allowed us access to their collection’s material: Geoff Martin (Natural History Museum, London), Giovanni Fagua (Museo Javeriano de Historia Natural), Andy Warren (Florida Museum of Natural History), Pasi Sihvonen (Finnish Museum of Natural History), Jason Dombroskie (Cornell University Insect Collection), André Freitas (Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas) and Rodolphe Rougerie (Muséum National d’Histoire Naturelle). We also thank Alejandro Zaldívar and his team, especially Ruben Castañeda-Osorio, for laboratory assistance and for providing some of the laboratory reagents, Adolfo Ibarra for his assistance while taking pictures of specimens and to Tanner Matson, Jason Dombroskie, Celeste Martínez and Gaspar Moreno for their help during field-work. We thank Instituto de Biología, Unidad TIC, M.I. David Velázquez and Biól. Alfredo Wong for the access to the HPC infrastructure BEAGLE at the Instituto de Biología (UNAM). We also thank the Instituto de Biología-UNAM, Proyecto Fronteras de la Ciencia 2016-01-1867 - Conacyt. We are grateful to Andy Brower (USDA-APHIS) for providing us with suggestions and corrections on a draft of our manuscript. IJGO’s research is supported by the PAPIIT grant #IA207522. We thank the Willi Hennig Society for making TNT free of charge.

References

1. V. Nazari, Chasing butterflies in medieval Europe. *Journal of the Lepidopterists’ Society*. 68, 223–231 (2014).
2. K. Z. McKenna, A. M. Kudla, H. F. Nijhout, Anterior–Posterior Patterning in Lepidopteran Wings. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 8, (2020).
3. H. F. Nijhout, The development and evolution of butterfly wing patterns. (Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 1991) 322 pp.
4. R. Gawne, H. F. Nijhout, The Arctiid Archetype: A New Lepidopteran Groundplan. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 8, (2020).
5. B. Schwanwitsch, On the groundplan of wing-pattern in nymphalids and certain other families of rhopalocerous butterflies. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 34, 509–528 (1924).
6. F. Süffert, Zur vergleichende Analyse der Schmetterlingszeichnung. *Biologisches Zentralblatt*. 47(7), 385–413 (1927).
7. S. R. Schachat, P. Z. Goldstein, Acronictinae (Lepidoptera: Macroheterocera: Noctuidae) Demonstrate the Variable Role of Wing Venation in the Evolution of the Nymphalid Groundplan. *Insect Systematics and Diversity*. 2, (2018).
8. S. R. Schachat, Symmetry systems on the wings of *Dichromodes* Guenée (Lepidoptera: Geometridae) are unconstrained by venation. *PeerJ*. 8, e8263 (2019).
9. M. Stevens, The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*. 80, 573–588 (2005).
10. V. Debat, N. Chazot, S. Jarosson, P. Blandin, V. Llaurens, What Drives the Diversification of Eyespots in *Morpho* Butterflies? Disentangling Developmental and Selective Constraints From Neutral Evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 8, (2020).
11. A. Monteiro, Alternative models for the evolution of eyespots and of serial homology on lepidopteran wings. *BioEssays*. 30, 358–366 (2008).

12. C. R. Brunetti, J. E. Selegue, A. Monteiro, V. French, P. M. Brakefield, S. B. Carroll, The generation and diversification of butterfly eyespot color patterns. *Current Biology*. 11, 1578–1585 (2001).
13. P. M. Brakefield, Structure of a Character and the Evolution of Butterfly Eyespot Patterns. *Journal of Experimental Zoology* 291, 93–104 (2001).
14. S. R. Schachat, J. C. Oliver, A. Monteiro, Nymphalid eyespots are co-opted to novel wing locations following a similar pattern in independent lineages. *BCM Evolutionary Biology*. 15, (2015).
15. U. Kodandaramaiah, Eyespot evolution: phylogenetic insights from *Junonia* and related butterfly genera (Nymphalidae: Junoniini). *Evolution and Development*. 11, 489–497 (2009).
16. I. J. Garzón-Orduña, K. L. Silva-Brandão, K. Willmott, A. V. L. Freitas, N. Wahlberg, A. V. Z. Brower, Wing pattern diversity in *Eunica* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae): phylogenetic analysis reveals decoupled adaptive trends in dorsal sexual dimorphism and ventral eyespot evolution. *Cladistics* (2023) (under review).
17. A. Monteiro, G. Glaser, S. Stockslager, N. Glansdorp, D. Ramos, Comparative insights into questions of lepidopteran wing pattern homology. *BCM Developmental Biology*. 6, (2006).
18. C. Darwin, The sexual colors of certain butterflies. *Nature*. 21, 237 (1880).
19. A. R. Wallace, The colours of animals and plants. *The American Naturalist*. 11, 713–728 (1877).
20. B. D'abrera, Butterflies Of The Neotropical Region Part IV Nymphalidae (Partim) (Hill House Publishers, 1987) 151pp.
21. W. Li, Q. Cong, J. Shen, J. Zhang, W. Hallwachs, D. H. Janzen, N. V. Grishin, Genomes of skipper butterflies reveal extensive convergence of wing patterns. *PNAS*, 116, 6232–6237 (2019).
22. A. V. Z. Brower, Parallel race formation and the evolution of mimicry in the *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution*. 50, 195–221 (1996).
23. Y. M. Zhang, J. L. Williams, A. Lucky, Understanding UCEs: A Comprehensive Primer on Using Ultraconserved Elements for Arthropod Phylogenomics. *Insect Systematics and Diversity*. 3, (2019).
24. Nijhout HF, Symmetry systems and compartments in lepidopteran wings: the evolution of a patterning mechanism. *Development Supplement*. 225–233 (1994).
25. M. J. Scoble, A review of the moth tribe Palyadini with the description of a new genus (Geometridae: Ennominae). *Systematic Entomology*. 20, 35–58 (1995).
26. N. P. Kristensen, A. Schmidt-Rhaesa, Evolution, Systematics, and Biogeography. (Walter de Gruyter, 1998).
27. N. P. Kristensen, A. W. Skalski, Phylogeny and Palaeontology. *Lepidoptera, moths and butterflies*. 1, 7–25 (1999).
28. A. Y. Kawahara, D. Plotkin, M. Espeland, K. Meusemann, ..., J. W. Breinholt, Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 116, 22657–22663 (2019).
29. Scoble MJ, Geometrid moths of the world: a catalogue. (CSIRO Publishing, Apollo Books, Collingwood and Stenstrup, 1999) 1400 pp.
30. Pitkin LM, Neotropical ennomine moths: a review of the genera (Lepidoptera: Geometridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 135, 121–401 (2002).
31. B. C. Faircloth, Identifying conserved genomic elements and designing universal bait sets to enrich them. *Methods in Ecology and Evolution*. 8, 1103–1112 (2017).
32. G. Brehm, L. Murillo-Ramos, P. Sihvonen, A. Hausmann, ..., N. Wahlberg, New World geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae): Molecular phylogeny, biogeography, taxonomic updates and description of 11 new tribes. *Arthropod Systematics & Phylogeny*. 77, 457–486 (2019).
33. K. C. Nixon, J. M. Carpenter, On outgroups. *Cladistics*. 9, 413–426 (1993).

34. M. G. Branstetter, J. T. Longino, P. S. Ward, B. C. Faircloth, Enriching the ant tree of life: enhanced UCE bait set for genome-scale phylogenetics of ants and other Hymenoptera. *Methods in Ecology and Evolution*. 8, 768–776 (2017).
35. T. C. Glenn, R. Nilsen, T. J. Kieran, J. G. Sanders, N. J. Bayona-Vásquez, J. W. Finger, ... B. C. Faircloth, Adapterama I: universal stubs and primers for 384 unique dual-indexed or 147,456 combinatorially-indexed Illumina libraries (iTru & iNext). *PeerJ*. 7, e7755 (2019).
36. B. C. Faircloth, Illumiprocessor: a trimmomatic wrapper for parallel adapter and quality trimming (2013). Available at <https://github.com/faircloth-lab/illumiprocessor>.
37. B. C. Faircloth, PHYLUCE is a software package for the analysis of conserved genomic loci. *Bioinformatics*. 32, 786–788 (2016).
38. Bushmanova E, Antipov D, Lapidus A, Prjibelski AD (2019) rnaSPAdes: a *de novo* transcriptome assembler and its application to RNA-Seq data. *GigaScience*, 8(9) <https://doi.org/10.1093/gigascience/giz100>
39. K. Katoh, K. Misawa, K. Kuma, T. Miyata, MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*. 30, 3059–3066 (2002).
40. J. Castresana, Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution*. 17, 540–552(2000).
41. G. Talavera, J. Castresana, Improvement of phylogenies after removing divergent and ambiguously aligned blocks from protein sequence alignments. *Systematic Biology*. 56, 564–577 (2007).
42. V. A. Tagliacollo, R. Lanfear, Estimating improved partitioning schemes for ultraconserved elements. *Molecular Biology and Evolution*. 35, 1798–1811 (2018).
43. L. T. Nguyen, H. A. Schmidt, A. von Haeseler, B. Q. Minh, IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*. 32, 268–274 (2015).
44. P. A. Goloboff, M. E. Morales, TNT version 1.6, with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics*, (2023).
45. R. Lanfear, B. Calcott, S. Y. W. Ho, S. Guindon, PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. *Molecular Biology and Evolution*. 29, 1695–1701 (2012).
46. D. T. Hoang, O. Chernomor, A. von Haeseler, B. Q. Minh, L. S. Vinh, UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*. 35, 518–522 (2018).
47. A. Torres, P. A. Goloboff, S. A. Catalano, Parsimony analysis of phylogenomic datasets (I): scripts and guidelines for using TNT (Tree Analysis using New Technology). *Cladistics*. 38, 103–125 (2022).
48. W. P. Maddison, D. R. Maddison, Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70 (2021).
49. C. S. Pinna, M. Vilbert, S. Borensztajn, W. D. Marcillac, F. Piron-Prunier, A. Pomerantz, N. H. Patel, S. Berthier, C. Andraud, D. Gomez, M. Elias, Mimicry can drive convergence in structural and light transmission features of transparent wings in Lepidoptera. *eLife*. 10:e69080, (2021).

Figure legends

Figure 1. Representative species of Palyadini in nature to describe the diversity of wing color patterns. (A) *Ophthalmoblysis* sp., (B) *Ophisthoxia miletia* Druce, (C) *Pityeja histrionaria* Herrich-Schäffer, (D) *Phrygionis polita* Cramer, (E) *Palyas micaceraria* Guenée, (F) *Phrygionis platinata platinata* Guenée, (G) *Pityeja nazada* Druce, (H) *Opisthoxia molpadia* Druce, (I) *Opisthoxia metargyria* Walker, (J) *Opisthoxia asopis* Druce, (K) *Palyas aura* Cramer, (L) *Opisthoxia trimaculata* Warren, (M) *Opisthoxia conjuncta* Herbulot, (N) *Argyrotope melae* Druce,

(O) *Phrygionis privignaria* Guenée. The photos are publicly available on the platform <<https://www.inaturalist.org/>>.

Figure 2. Topology obtained under Maximum Likelihood with a 60% completeness matrix. Red dots indicate the nodes with Ultra-fast Bootstrap below 100. This is our preferred topology (see text for details). The names of the featured species are underlined in the tree. Source of photos: inaturalist.org and boldsystems.org.

Figure 3. Wing color characters of Palyadini examined in this study. (A) Characters 1-5: Eyespots, (B) Character 6: Argenticincta pattern, (C) Character 7: Metargyria pattern. And the most parsimonious ancestral character state reconstruction obtained in Mesquite for color characters 1-4: (D) Discal cell eyespot, featured species: *Argyrotope alba* Druce, (E) R3-M1 eyespot, featured species: *Opisthoxia consequa* Warren, (F) M1-M3 eyespot, featured species: 1. *Ophthalmoblysis* sp., 2. *Opisthoxia trimaculata* Warren, (G) M3-Cu1 eyespot, featured species *Opisthoxia contrariata* Warren. Source of photos: inaturalist.org and boldsystems.org.

Figure 4. Most parsimonious ancestral character state optimizations obtained in Mesquite for color characters 5-7. (A) Cu1-Cu2 eyespot, featured species: *Opisthoxia danaeata* (Walker), (B) Argenticincta pattern, featured species: 1. *Opisthoxia eusiraria* (Oberthür), 2. *Opisthoxia claudiaria* Schaus, (C) Metargyria pattern, featured species: 1. *Phrygionis platinata* Guenée, 2. *Pityjea nazada* Druce, 3. *Opisthoxia metargyria* (Walker). Non-Palyadini taxa: 4. *Ourapteryx clara* (Butler) (Geometridae), 5. *Myrteta angelica* Butler, 6. *Epiplima himala* Butler (Uraniidae), 7. *Aorista alodia* Dognin (Uraniidae), 8. *Therinia transversaria* Druce (Saturniidae), 9. *Cyrestis camillus* Fabricius (Nymphalidae). Source of photos: inaturalist.org and boldsystems.org.

Figure 1.



Figure 2.

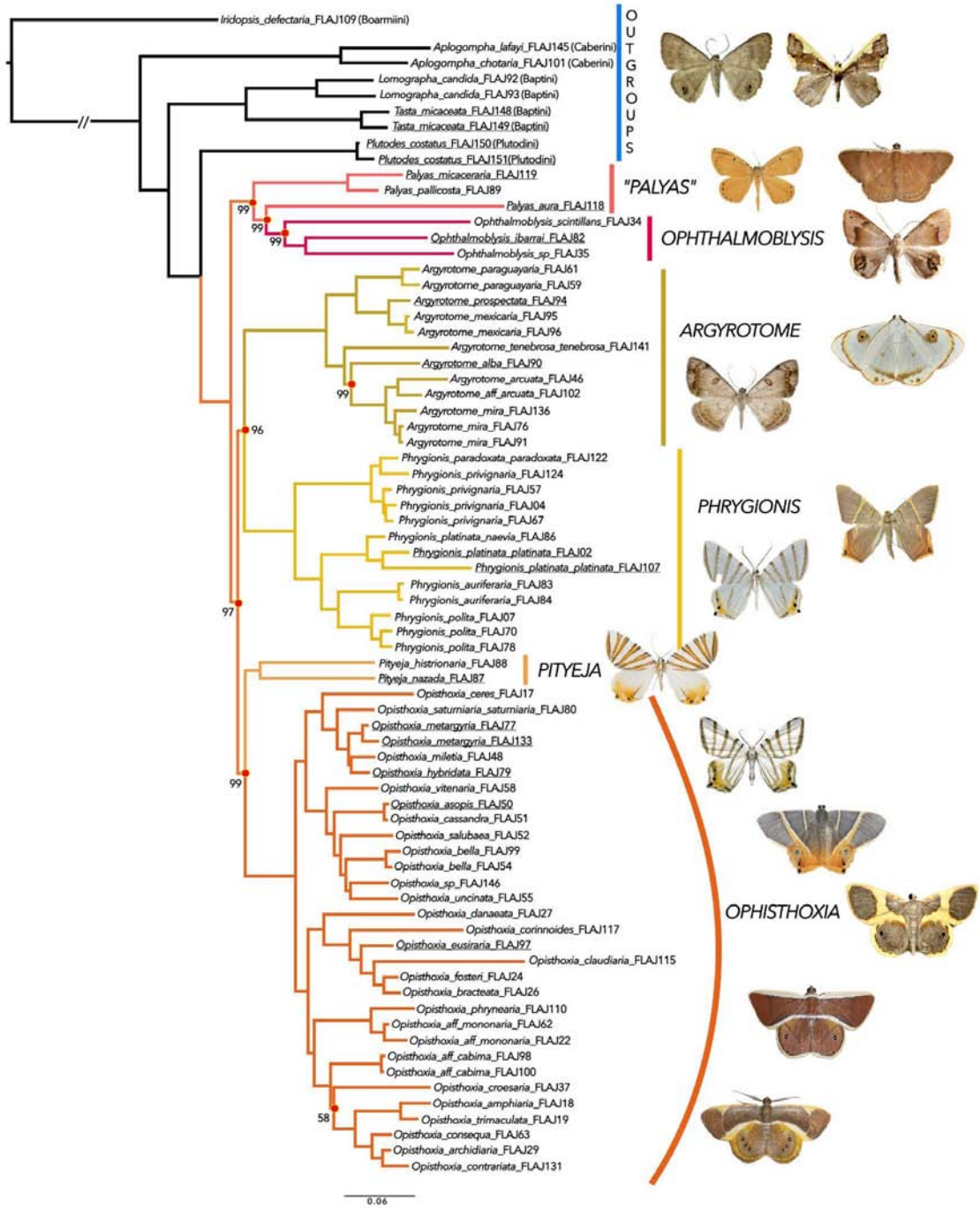


Figure 3.

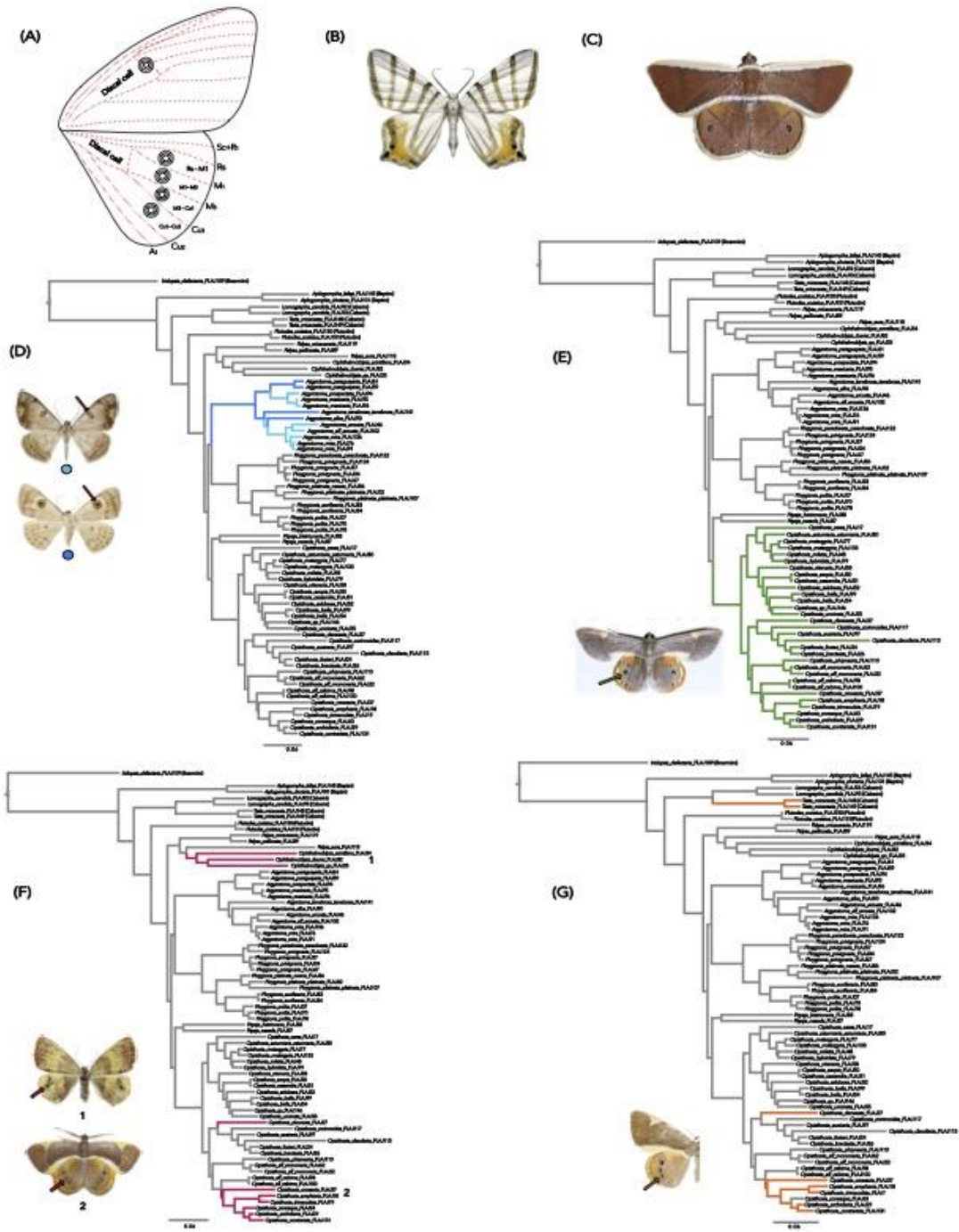
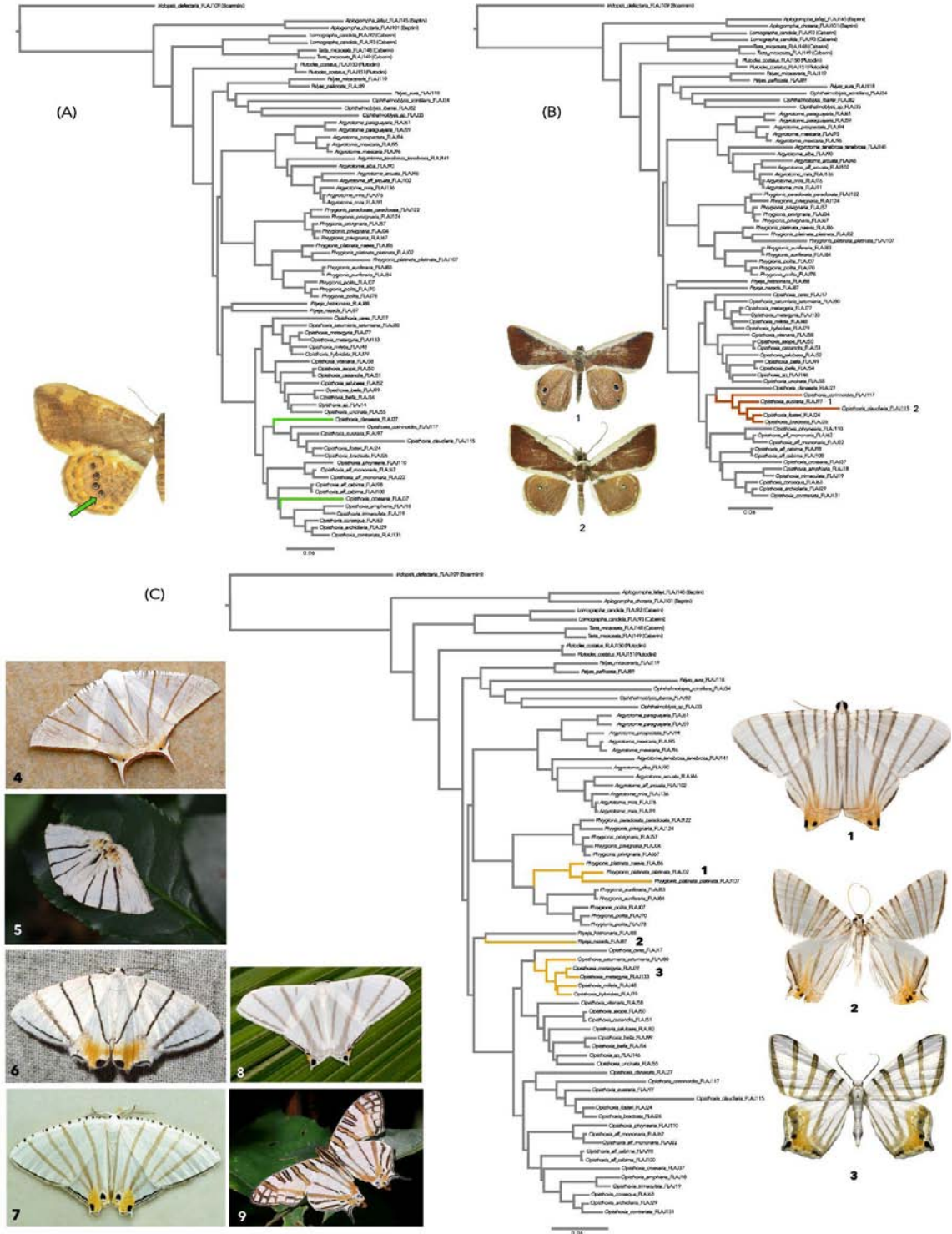


Figure 4.



DISCUSIÓN

Museómica y Sistemática de Palyadini

Este estudio representa el primer uso empírico de las sondas de UCEs para lepidópteros diseñadas por Faircloth et al. (2017) para Geometridae y, al mismo tiempo, proporciona la primera hipótesis filogenética para Palyadini con un amplio muestreo taxonómico. La elección de los UCEs como marcadores facilitó la inferencia filogenómica principalmente de dos maneras. En primer lugar, la naturaleza de los UCEs permite la inclusión de especímenes antiguos provenientes de museos y colecciones (Zhang *et al.*, 2019), los cuales en gran medida fallan con las técnicas de secuenciación tradicionales, como Sanger. En este estudio, el 75% de los especímenes provinieron de colecciones, siendo que un tercio de ellos tenían más de 30 años, y otros incluso tenían más de 100 años, mientras que sólo el 25% fueron ejemplares recolectados recientemente (<20 años). El desempeño de los UCEs fue tal que las muestras más antiguas fueron tan eficientes como las nuevas en recuperar un gran número de loci UCEs. Tal resultado indica que quizás otras variables diferentes a la edad de las muestras deben influir en la calidad del ADN genómico (e.j., agentes para sacrificar los ejemplares, método de recolecta, relajación y/o preservación post mortem).

En segundo lugar, la cantidad de datos recuperados utilizando los UCEs como marcadores fue esencial para permitir generar una filogenia robusta para la tribu. El soporte de las ramas es la diferencia más notable entre esta investigación y el estudio anterior de los geométridos del Nuevo Mundo basado en secuenciación Sanger (Brehm et al., 2019), el cual incluyó siete muestras de Palyadini. La mayoría de los nodos referentes a las relaciones de Palyadini en el trabajo de Brehm et al. (2019) tienen valores de soporte bajos (UFBoot<50) y, no sorprendentemente, las diferencias topológicas entre nuestro y el trabajo de Brehm et al. (2019) residen precisamente en estos nodos débilmente soportados. Las principales diferencias topológicas residen en las relaciones relativas a dos géneros: *Palyas* y *Ophthalmoblysis*. En Brehm et al. (2019), *Palyas* fue recuperado como hermano de *Opisthoxia* + *Pityeja* y *Ophthalmoblysis* como hermano de este clado. Por otro lado, en nuestra topología *Palyas* fue recuperado como parafilético con respecto a *Ophthalmoblysis*, y este clado “*Palyas*” + *Ophthalmoblysis* como hermano de los géneros restantes agrupados como dos clados hermanos: *Argyrotome* + *Phrygionis* y *Opisthoxia* + *Pityeja*. Aunque nuestro muestreo en relación con el género *Palyas* fue incompleto, nuestros resultados sugieren que el género tipo de la tribu necesita una revisión taxonómica. Esto porque a parte de la parafilia encontrada por la topología, las especies elegidas para este estudio forman dos linajes diferentes que se diferencian nítidamente en los patrones de color y especialmente en la forma de las alas.

Con respecto a la relación de Palyadini con los grupos externos, Plutodini fue recuperado más estrechamente relacionado con Palyadini que Caberini y Baptini, lo que coincide con los resultados de Brehm *et al.* (2019). Por lo tanto, la similitud de las genitalias entre Caberini, Baptini y Palyadini, señalada por Scoble (1995) y Pitkin (2002), parece ser una plesiomorfia, resultado de un proceso de convergencia evolutiva. La relación entre Palyadini y Plutodini sugiere que la presencia de escamas metálicas no es

una sinapomorfía para Palyadini, ya que también están presentes en el género tipo de Plutodini, *Plutodes* Guenée. Algunos de los patrones de color en *Tasta* Walker (Caberini) se parecen extraordinariamente a algunas especies de Palyadini, pero según nuestra topología, esta similitud también refleja homoplasia.

Patrones contrastantes de señales filogenéticas en caracteres de color alar en Palyadini

Históricamente, el uso de caracteres de color para inferir relaciones filogenéticas ha sido un tema controvertido en Sistemática. La existencia de mimetismo en Lepidoptera representa un desafío para seleccionar caracteres que verdaderamente reflejen señal filogenética y no convergencia (Brower, 1996). Sin embargo, los caracteres morfológicos aquí explorados en Palyadini nos enseñan que los patrones de color no deben ser ignorados a priori, dado que a nivel de género algunos de ellos sí proporcionan señal filogenética. Antes de discutir acerca de los ocelos, es importante enfatizar por qué los tratamos cada uno como un carácter discreto. En el NGP, los ocelos son tratados como homología seriada y, por lo tanto, se asume que están sometidos a las mismas vías de desarrollo (Nijhout, 1991). Sin embargo, dado que Palyadini no pertenece a la familia Nymphalidae, sus patrones de color no corresponden a este modelo, y por lo tanto no es plausible asumir homología entre los ‘*pattern elements*’ del NGP y los encontrados en Geometridae en general (Schachat, 2019), aunque sean ‘homólogos de proceso’ a nivel celular o fenotípicamente similares.

De hecho, tratar cada ocelo como un carácter discreto nos dio más información acerca de la evolución de ellos en la tribu. La presencia del ocelo en la celda distal de las alas anteriores es claramente una apomorfía para *Argyrotome*. El ocelo Rs-M1 también es informativo y es una sinapomorfía del género más diverso de la tribu, *Opisthoxia*. Por otro lado, la señal filogenética proporcionada por los otros tres ocelos es más difícil de evaluar, ya que se encuentran en múltiples partes del árbol: el ocelo M1-M3 está presente en todas las especies de *Ophthalmoblysis* y por lo tanto es informativo a nivel de género, pero también evolucionó independientemente dos veces en *Opisthoxia*; el ocelo M3-Cu1 evolucionó dos veces en *Opisthoxia* y también está presente en el grupo externo *Tasta*; asimismo, el ocelo Cu1-Cu2 también evolucionó dos veces de forma independiente en *Opisthoxia*. Por lo tanto, tres de los cinco ocelos son informativos, a nivel de género.

Los otros dos caracteres, los patrones de color *Argentincincta* y *Metargyria*, claramente proporcionan señal filogenética dentro de *Opisthoxia*, ya que ambos recuperaron grupos monofiléticos (Fig. 4B, 4C). Nuestros resultados corroboran la hipótesis de Scoble (1995) sobre la monofilia del grupo *Metargyria* en *Opisthoxia*. Sin embargo, nuestros resultados también indican que otra especie, no mencionada por Scoble, *O. hybridata* Warren, también pertenece a ese grupo. Tal resultado implica que la descripción del patrón de color que define el grupo *Metargyria* debería ampliarse para incluir especies con alas de color marrón grisáceo, como las de *O. hybridata*, o reducirse, eliminando el color de fondo del ala como parte de su definición. Observamos que hay otros componentes de color que definen este patrón que Scoble no mencionó: la parte anal del ala posterior amarilla, además de la presencia de uno a tres puntos negros. En resumen, el patrón de color de *Metargyria* podría definirse como: alas blancas o marrón

grisáceo con bandas diagonales y la parte anal del ala posterior cubierta por escamas amarillas, sumado con la presencia de uno a tres puntos negros sobre esta zona.

Rastrear la presencia del patrón *Metargyria* afuera de *Opisthoxia* nos permitió inferir que este patrón de color es homoplástico en varios niveles y en grados extraordinarios. Dentro de Palyadini, el patrón *Metargyria* se encuentra en un linaje de *Phrygionis* (*P. platinata* Fig. 4C1) y en una especie de *Pityeja* (*P. nazada* Fig. 4C2). Fuera de Palyadini encontramos que hay varios ejemplos de grupos lejanamente relacionados que presentan un patrón de color sorprendentemente similar (Fig. 4C). Dentro de Geometridae, este patrón de color se encuentra en miembros del género *Ourapteryx* Leach (Fig. 4C4 presenta *O. clara* Butler 1880), un clado grande y bastante homogéneo de especies paleotropicales y también en especies del género *Myrteta* Walker (Fig. 4C5 presenta *M. angelica* Butler 1881), un grupo oriental de la tribu Caberini. El patrón de color *Metargyria* también se encuentra en al menos dos géneros de Uraniidae, la familia hermana de Geometridae, en *Epiplema himala* (Butler 1880), una especie del sudeste asiático (Fig. 4C6), y en *Aorista alodia* (Dognin 1892), una especie neotropical (Fig. 4C7), que probablemente sea simpátrido con cualquiera de las especies de Palyadini que presentan este patrón de color. Algunas especies del género neotropical *Therinia* Hübner, un pequeño grupo de polillas Saturniidae (la Fig. 4C8 presenta *T. transversaria*) también presenta este patrón de color. Finalmente, y de forma más inesperada, este patrón también se encuentra en algunas especies de mariposas (Fig. 4C9). Esto es solo una pequeña muestra de especies con apariencia similar, seguramente existen otros casos, pero mencionarlos está fuera del objetivo de este estudio. Esta notable convergencia del patrón *Metargyria*, involucrando diferentes grupos de polillas que descansan con las alas extendidas en la naturaleza, indica que este patrón posiblemente confiere una ventaja evolutiva a estas especies.

El conocimiento sobre los procesos que conducen a la convergencia evolutiva en Lepidoptera está lejos de ser completamente comprendido (ej., Pinna et al., 2021). La diversidad de colores de las alas en Palyadini demuestra que los genomas de las polillas contienen suficiente diversidad genética sobre la cual fuerzas evolutivas como la deriva genética, la selección sexual y natural han podido operar durante millones de años. Les queda a los biólogos evolutivos y genetistas de poblaciones la tarea de separar el efecto de estas fuerzas para en últimas explicar los patrones que nuestro estudio ha revelado.

CONCLUSIONES

- La captura de los UCEs fue eficiente para todos los taxa, independientemente de sus edades, indicando que estos marcadores son una buena opción para hacer museómica.
- Obtuvimos una hipótesis filogenética robusta que corrobora la monofilia de Palyadini, así como de sus géneros, con excepción del género tipo *Palyas*, lo cual fue recuperado como parafilético con respecto a *Ophthalmoblysis*. La tribu Plutodini fue recuperada como hermana de Palyadini.
- Cinco de los siete caracteres de color presentaron señal filogenética, indicando que de manera general los caracteres de color no deben ser juzgados a priori como

- homoplásicos, ya que algunos son informativos y brindan información acerca de las relaciones filogenéticas.
- La notable convergencia del patrón *Metargyria* involucrando diferentes grupos de polillas que descansan con las alas extendidas en la naturaleza, indica que este patrón muy probablemente confiere una ventaja evolutiva a estas especies.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Brakefield PM (2001) Structure of a Character and the Evolution of Butterfly Eyespot Patterns. *Journal of Experimental Zoology* 291: 93-104, <https://doi.org/10.1002/jez.1062>

Braun AF (1914) Evolution of the color pattern in the microlepidopterous genus *Lithocolletis*. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (16): 103-171.

Brehm G, Murillo-Ramos L, Sihvonen P, Hausmann A, Schmidt BC, Öunap E, Moser A, Mörtrter R, Bolt D, Bodner F, Lindt A, Parra LE, Wahlberg N (2019) New World geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae): Molecular phylogeny, biogeography, taxonomic updates and description of 11 new tribes. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 77(3): 457-486. <http://www.doi.org/10.26049/ASP77-3-2019-5>

Brunetti CR, Selegue JE, Monteiro A, French V, Brakefield PM, Carroll SB (2001) The generation and diversification of butterfly eyespot color patterns. *Current Biology* 11: 1578-1585. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00502-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00502-4)

Brower AVZ (1996) Parallel race formation and the evolution of mimicry in the *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences *Evolution*, 50: 195-221. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb04486.x>

D'abrera B (1987) Butterflies Of The World. Butterflies Of The Neotropical Region. Part Iv (Nymphalidae, Part.) 151pp.

Darwin C (1880) The sexual colors of certain butterflies. *Nature*, 21, 237.

Debat V, Chazot N, Jarosson S, Blandin P, Llaurens V (2020) What Drives the Diversification of Eyespots in Morpho Butterflies? Disentangling Developmental and Selective Constraints From Neutral Evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00112>

Faircloth BC (2017) Identifying conserved genomic elements and designing universal bait sets to enrich them. *Methods in Ecology and Evolution*, 8: 1103-1112. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12754>

Garzón-Orduña IJ, Silva-Brandão KL, Willmott K, Freitas AVL, Wahlberg N, Brower AVZ (2023) Wing pattern diversity in *Eunica* butterflies (Nymphalidae: Biblidinae):

phylogenetic analysis reveals decoupled adaptive trends in dorsal sexual dimorphism and ventral eyespot evolution. *Cladistics*, <https://doi.org/10.1111/cla.12556>

Gawne R & Nijhout HF (2020) The Arctiid Archetype: A New Lepidopteran Groundplan. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00175>

Henke K (1928). Über die Variabilität Des Flügel-musters Bei *Larentia sordidata* F. und einigen anderen Schmetterlingen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 12: 240-282.

Holloway JD (1993) *The moths of Borneo: family Geometridae, subfamily Ennominae*. London, 309 pp.

Holloway JD (1996) The moths of Borneo: family Geometridae, subfamilies Oenochrominae, Desmobathrinae and Geometrinae. *Malayan Nature Journal* 49: 147-326.

Hulst GD (1896) A classification of the Geometrina of North América, with descriptions of new genera and species. *Transactions of the American Entomological Society* 23, 245-386.

Kawahara AY, Plotkin D, Espeland M, Meusemann K, Toussaint EFA, Donath A, Gimnich F, Frandsen PB, Zwick A, dos Reis M, Barber JR, Peters RS, Liu S, Zhou X, Mayer C, Podsiadlowski L, Storer C, Yack JE, Misof B, Breinholt JW (2019) Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(45): 22657-22663. <https://doi.org/10.1073/pnas.1907847116>

Kodandaramaiah U (2009) Eyespot evolution: phylogenetic insights from *Junonia* and related butterfly genera (Nymphalidae: Junoniini). *Evolution and Development* 11, 489-497. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2009.00357.x>

Li W, Cong Q, Shen J, Zhang J, Hallwachs W, Janzen DH, Grishin NV (2019) Genomes of skipper butterflies reveal extensive convergence of wing patterns. *PNAS* 116 (13): 6232-6237, <https://doi.org/10.1073/pnas.1821304116>

Marconato G (2014) Palyadini systematics, state of the art. Pp. 260-261 in: Hausmann, A. (ed.). Proceedings of the eighth Forum Herbulot 2014. How to accelerate the inventory of biodiversity. *Spixiana* 37(2).

McKenna KZ, Kudla AM, Nijhout HF (2020) Anterior–Posterior Patterning in Lepidopteran Wings. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00146>

Monteiro A (2008) Alternative models for the evolution of eyespots and of serial homology on lepidopteran wings. *BioEssays* 30: 358-366. <https://doi.org/10.1002/bies.20733>

Monteiro A, Glaser G, Stockslager S, Glansdorp N, Ramos D (2006) Comparative insights into questions of lepidopteran wing pattern homology. *BCM Developmental Biology* 6: 52. <https://doi.org/10.1186/1471-213X-6-52>

Murillo-Ramos L, Brehm G, Sihvonen P, Hausmann A, Holm S, Ghanavi HR, Öunap E, Truuerk A, Staude H, Friedrich E, Tammatu T, Wahlberg N (2019) A comprehensive molecular phylogeny of Geometridae (Lepidoptera) with a focus on enigmatic small subfamilies. *PeerJ* 7:e7386. <https://doi.org/10.7717/peerj.7386>

Nijhout HF (1991) *The development and evolution of butterfly wing patterns*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 322 pp.

Nijhout HF (1994) Symmetry systems and compartments in lepidopteran wings: the evolution of a patterning mechanism. *Development Supplement*: 225-233.

Nijhout HF (2001) Elements of Butterfly Wing Patterns. *Journal of Experimental Zoology* 291: 213-225.

Pinna CS, Vilbert M, Borensztajn S, Marcillac WD, Piron-Prunier F, Pomerantz A, Patel NH, Berthier S, Andraud C, Gomez D, Elias M (2021) Mimicry can drive convergence in structural and light transmission features of transparent wings in Lepidoptera. *eLife* 10:e69080, <https://doi.org/10.7554/eLife.69080>

Pitkin LM (2002) Neotropical ennomine moths: a review of the genera (Lepidoptera: Geometridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 135: 121-401. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00012.x>

Schachat SR (2019) Symmetry systems on the wings of Dichromodes Guenée (Lepidoptera: Geometridae) are unconstrained by venation. *PeerJ* 8: e8263. <http://doi.org/10.7717/peerj.8263>

Schachat SR, Goldstein PZ (2018) Acronictinae (Lepidoptera: Macroheterocera: Noctuidae) demonstrates the variable role of wing venation in the evolution of the Nymphalid Groundplan. *Insect Systematics and Diversity* 2(2): 1-15. <https://doi.org/10.1093/isd/ixy004>

Schachat SR, Oliver JC, Monteiro A (2015) Nymphalid eyespots are co-opted to novel wing locations following a similar pattern in independent lineages. *BCM Evolutionary Biology* 15, <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0300-x>

Schwanwitsch B (1924) On the groundplan of wing-pattern in nymphalids and certain other families of rhopaloceros butterflies. *Proceedings of the Zoological Society of London* 34: 509-528.

Scoble MJ (1994) A taxonomic revision of the genera *Phrygionis* Hübner and *Pityeja* Walker (Geometridae: Ennominae, Palyadini). *Zoological Journal of the Linnean Society* 3: 99-160. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1994.tb01480.x>

Scoble MJ (1995) A review of the moth tribe Palyadini with the description of a new genus (Geometridae: Ennominae). *Systematic Entomology* 20: 35-58. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1995.tb00082.x>

Scoble MJ (1999) *Geometrid moths of the world: a catalogue*. CSIRO Publishing, Apollo Books, Collingwood and Stenstrup, 1400 pp. <https://doi.org/10.1071/9780643101050>

Skou P, Sihvonen P (2015) *The Geometrid Moths of Europe, Ennominae I*. Brill, 658 pp.

Stevens M (2005) The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80: 573-588. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006810>

Süffert F (1927) Zur vergleichende Analyse der Schmetterlingszeichnung. *Biologisches Zentralblatt* 47(7): 385-413.

Süffert F (1929). Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* 120: 299-383.

Wahlberg N, Wheat CW, Peña C (2013) Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (Butterflies and Moths). *PLoS ONE* 8(11): e80875. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080875>

Wallace AR (1877) The colours of animals and plants. *The American Naturalist*, 11, 713-728.

Zhang YM, Williams JL, Lucky A (2019) Understanding UCEs: A Comprehensive Primer on Using Ultraconserved Elements for Arthropod Phylogenomics. *Insect Systematics and Diversity*, 3(5). <https://doi.org/10.1093/isd/ixz016>

Supporting Information for

Phylogenomics of the geometrid tribe Palyadini (Lepidoptera: Geometridae) reveal contrasting patterns of phylogenetic signal in wing color characters

Flávia R. Joele^{1,2}, Manoel M. Dias Filho³, Jovana M. Jasso-Martínez⁴, Ivonne J. Garzón-Orduña^{1*}

¹ Departamento de Zoología, Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

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

³ Departamento de Ecología e Biología Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, Brazil.

⁴ Department of Entomology, Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, 10th St. & Constitution Ave. NW, Washington, DC 20560, U.S.A.

*Ivonne J. Garzón Orduña.

Email: ivonne.garzon@ib.unam.mx

This PDF file includes:

Figures S2 and S3
Table S5 and S6
Legends for Datasets S1 and S4

Other supporting materials for this manuscript include the following:

Datasets S1 and S4

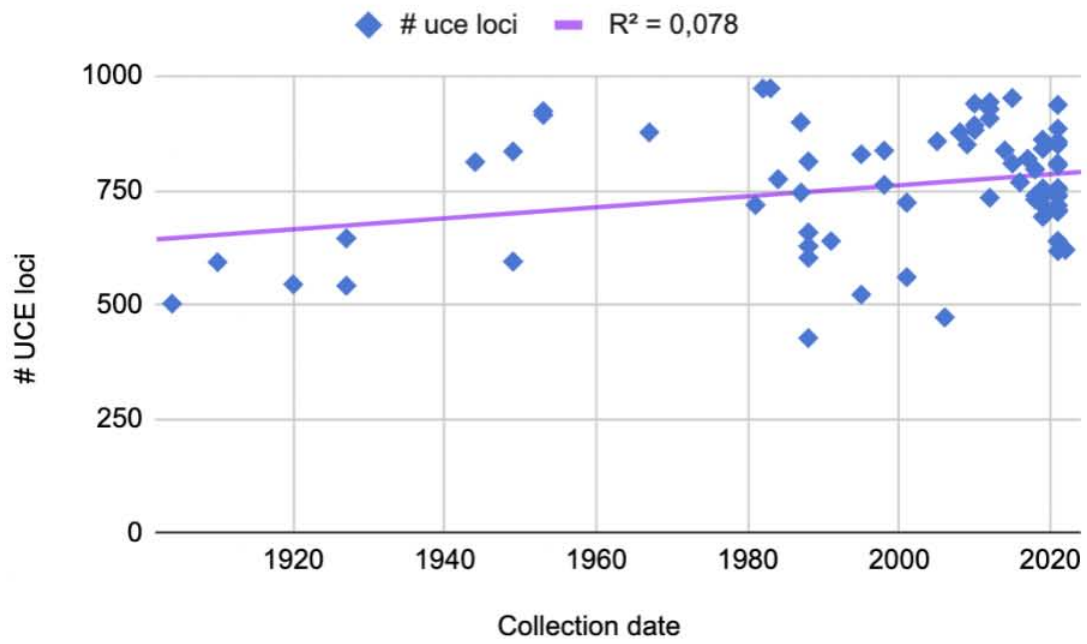


Fig. S2. Linear regression between the number of recovered UCE loci per taxa versus the year of sample collection.

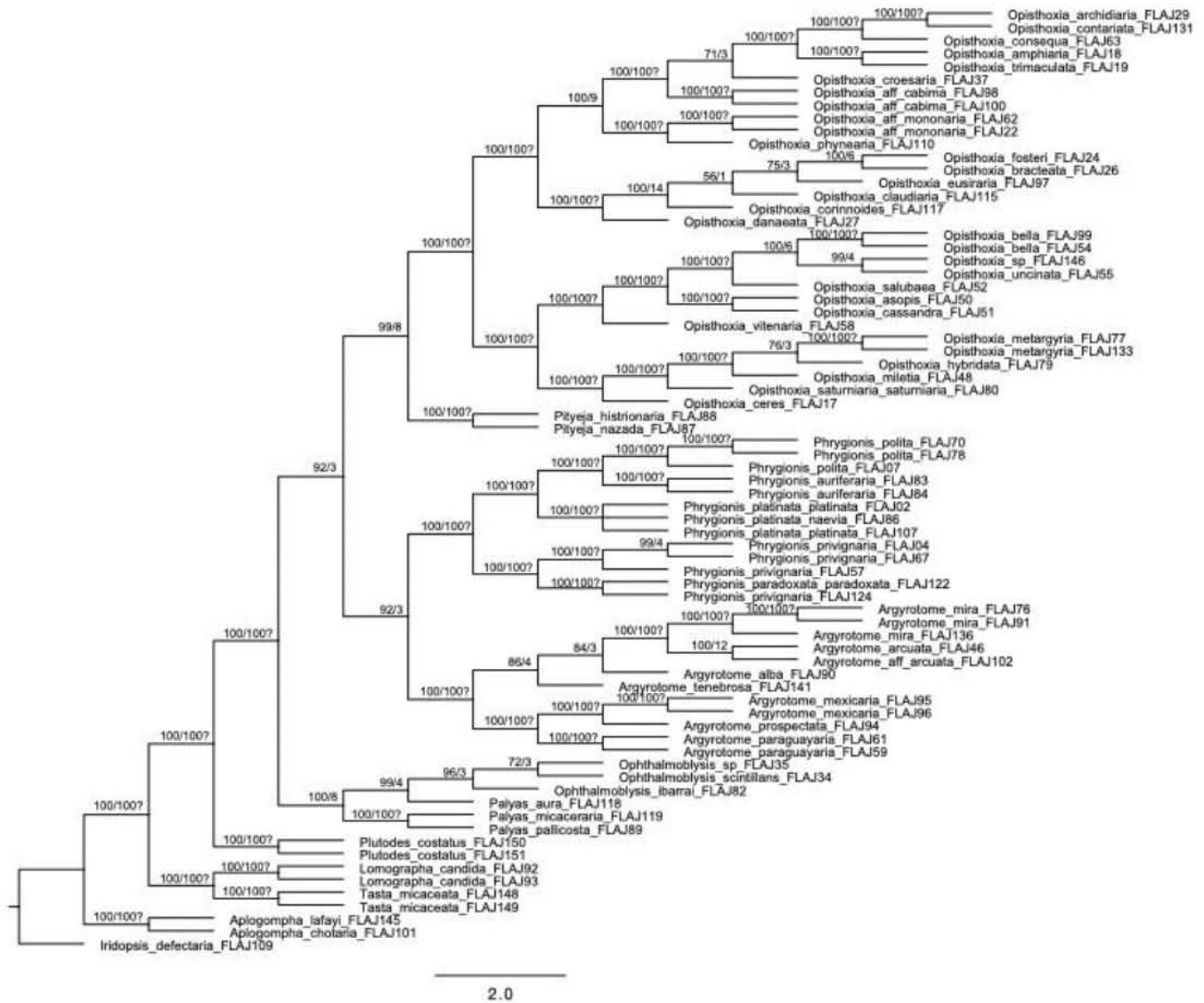


Fig. S3. Strict consensus parsimony topology carried out with the 60% completeness matrix. The node supports refer to Jackknife and Bremer values, respectively.

Table S5. List of the specimens, their taxonomic classification, DNA voucher, collection voucher, in which collection they are deposited in, collection data and GenBank accession numbers (which will be provided upon acceptance). The “-” means that there were no collection vouchers previously assigned. Collection acronyms: Colección Nacional de Insectos (CNIN) in the Instituto de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México; Coleção taxonômica do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DCBU) of the Universidade Federal de São Carlos; Coleção de Lepidoptera do Museu de Zoologia (ZUEC-LEP) of the Universidade Estadual de Campinas; Cornell University Insect Collection (CUIC); Florida Museum of Natural History (FLMNH); Colección de Entomología de la Universidad Javeriana (UJ) and University of Guelph Insect Collection (DEBU).

Tribe	Genus	Species epithet	DNA Voucher	Collection voucher	Collection	Collection data	GenBank Accession No.
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>alba</i> (Druce)	FLAJ90	-	CNIN	Mexico Qto. Tilaco 12/X/2005 Col. A. Ibarra Vázquez	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>arcuata</i> Debauche	FLAJ46	1088	DCBU	Fazenda Sonho do Vovô, Juquitiba, SP, 23.04.1988	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>aff. arcuata</i> Debauche	FLAJ102	11281 GEO 124	ZUEC LEP	BRASIL: SP S. André. 900m Paranaipacaba 23°47'S -46°18'W 13-14 xii 2001 V.O. Becker Col	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>paraguayaria</i> Schaus	FLAJ59	1111	DCBU	São Sebastião, SP, 01.09.2021	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>paraguayaria</i> Schaus	FLAJ61	1113	DCBU	São Sebastião, SP, 10.11.2021	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>mexicaria</i> Schaus	FLAJ96	-	CNIN	Tamaulipas, Gomez Farias Rancho el Cielo. 30-IX-83. M. Garcia.	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>mexicaria</i> Schaus	FLAJ95	-	CNIN	Mexico S L R Xiitilita. 14-15 Septiembre 2012. J. P. Laciette & T. M. Pérez	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>mira</i> (Oberthür)	FLAJ136	CUIC000056004	CUIC	Blumenau, 18 Julho 1953 Sta. Catarina (Brasil) C. Biezanko leg.	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>mira</i> (Oberthür)	FLAJ91	-	CNIN	Colombia: Cundinamarca, Nilo. Via Quinini, 4°20'43"N 74°30'40"W 1405msnm Julio 7, 2019. Trampa de luz. Leg. A. Ardia & J. Noriega	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>mira</i> (Oberthür)	FLAJ76	LEP190306PUJ	UJ	Risaralda, Pueblo Rico, Montezuma Ecologe 5.9km WbN de Pueblo Rico. N 05.23016°W 76.08364°. 2-7 Sept 2018. 1136m. G. Fagua & L. Prada	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>prospectata</i> (Snellen)	FLAJ94	-	CNIN	COLOMBIA: Cundinamarca, Nilo. Vila Quinini, 4°20'43"N 74°30'40"W 1405msnm Julio 7, 2019. Trampa de luz. Leg. A. Ardia & J. Noriega	
Palyadini	<i>Argyrotome</i>	<i>tenebrosa tenebrosa</i> Warren	FLAJ141	CUIC000055959	CUIC	Chaquimayo, S. Peru, 2500-3000 ft., 8.10.'10 H. & C. Watkina 1121	
Palyadini	<i>Ophthalmoblysis</i>	<i>ibarra</i> Garzón-Orduña	FLAJ82	LEP190261CNIN	CNIN	Veracruz, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. 18°35'14"N 95°42'26"W 160m. 27-30.IX.2019, trampa de luz. Leg. I. Garzón-Orduña & A. Ibarra.	
Palyadini	<i>Ophthalmoblysis</i>	<i>scintillans</i> (Warren)	FLAJ34	673	DCBU	Fazenda Sonho do Vovô, Juquitiba, SP, 13.11.1988	
Palyadini	<i>Ophthalmoblysis</i>	<i>sp.</i>	FLAJ35	696	DCBU	Fazenda Sonho do Vovô, Juquitiba, SP, 20.04.1988	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>archidiaria</i> (Oberthür)	FLAJ29	545	DCBU	Estação Ecologica Jataí, Luiz Antonio, SP, 16.04.2015	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>aff. cabima</i> (Schaus)	FLAJ98	CNIN LEP 066055	CNIN	Mexico, Oaxaca. KM60, Carretera Tuxtepec-Oaxaca. Elev. 650m. 17°39'49"N96°24'20"W. Coll. A. Ibarra. 1. XI.1998	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>aff. cabima</i> (Schaus)	FLAJ100	-	CNIN	MEXICO Veracruz. Estación de Biología Los Tuxtlas 18°35'14"N95°42'26"W 160m. IX.27-30.2019. Trampa de luz. Leg. Garzón-Orduña & A. Ibarra	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>aff. mononaria</i> (Schaus)	FLAJ22	1033	DCBU	Parque Estadual Vassununga, Capetinga Oeste, Santa Rita do Passa Quatro, SP, 10.07.2006	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>aff. mononaria</i> (Schaus)	FLAJ62	1114	DCBU	São Sebastião, SP, 31.10.2021	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>amphiaria</i> (Oberthür)	FLAJ18	914	DCBU	Fazenda Canchim, São Carlos, SP, 03.02.1984	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>asopsis</i> (Druce)	FLAJ50	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joelle, C Martinez & G Moreno	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>bella</i> (Butler)	FLAJ99	-	CNIN	V.O.Becker. Est. Biol. Los Tuxtlas. Ver. 15-VI-1981	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>bella</i> (Butler)	FLAJ54	-	CNIN	Arca de noé, Chiapas, 14-16/oct/2021	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>bracteata</i> (Butler)	FLAJ26	1034	DCBU	Serra do Japi, Jundiá, SP, 26.07.2012	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>cassandra</i> Dyar	FLAJ51	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joelle, C Martinez & G Moreno	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>ceres</i> (Oberthür)	FLAJ17	677	DCBU	Fazenda Sonho do Vovô, Juquitiba, SP, 19.04.1988	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>claudiaria</i> Schaus	FLAJ115	CUIC000055927	CUIC	Sapucay Paraguay 7.XII.04 W. Foster	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>consequa</i> Warren	FLAJ63	1115	DCBU	São Sebastião, SP, 12.06.2021	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>contrariata</i> Warren	FLAJ131	CUIC000056049	CUIC	R. Cristal Mayu Chapare, BOLIV. Aug. 28 1949 1000-2000M. Luis E. Pena-G.	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>corinnoides</i> Thierry-Mieg	FLAJ117	CUIC000055945	CUIC	Zanderij I, Bovnn Para Diat, SURINAM April 20, 1927	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>croesaria</i> (Schaus)	FLAJ37	676	DCBU	Fazenda Sonho do Vovô, Juquitiba, SP, 20.04.1988	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>danaeata</i> (Walker)	FLAJ27	1031	DCBU	Reserva Ecológica do IBGE, DF, Km0, BR251, 09.04.1991	
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>eusraria</i> (Oberthür)	FLAJ97	-	CNIN	COLOMBIA: Cundinamarca, Nilo. Vila Quinini, 4°20'43"N 74°30'40"W 1405msnm Julio 7, 2019. Trampa de luz. Leg. A. Ardia & J. Noriega	

Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>fosteri</i> Warren	FLAJ24	1037	DCBU	Serra do Japi, Jundiá, SP, 27.03.2012
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>hybridata</i> Warren	FLAJ79	LEP190302PUJ	UJ	Costa Rica, San Ramón, Reserva Alberto Breres, 2017. Colector: Liliانا Prada.
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>metargyria</i> Walker	FLAJ77	LEP190305PUJ	UJ	Risaralda, Pueblo Rico, Montezuma Ecologde 5.9km WbN de Pueblo Rico. N 05.23016°W 76.08364°. 2-7 Sept 2018. 1136m. G. Fagua & L. Prada
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>metargyria</i> Walker	FLAJ133	CUIC000056031	CUIC	Joinville, 9 Agosto 1953 Sta. Catarina (Brasil) C. Biezanko leg.
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>miletia</i> (Druce)	FLAJ48	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joele, C Martinez & G Moreno
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>phrynearia</i> (Schaus)	FLAJ110	CUIC000055882	CUIC	Barro Colorado Is., C.Z. 22-24 Nov.1944 R.H. Arnett, Jr.
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>salubaea</i> Dyar	FLAJ52	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joele, C Martinez & G Moreno
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>saturniaria saturniaria</i> Herrich-Schäffer	FLAJ80	LEP190303PUJ	UJ	Cundinamarca, Reserva Chicaque, Quebrada El Carmen. 4.617°N 74.3124°W. 02/ago/2016. 2250m D. Cualla
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>sp.</i>	FLAJ146	-	CNIN	MX: Chiapas: Berriozábal, Reserva "La Pera", Trepatroncos campamentos, 16.871°, -93.327° 23-26-VIII-2022, Elev. 1100m coll. IJ Garzón, TA Matson, FR Joele, & JJ Dombroskie
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>trimaculata</i> (Warren)	FLAJ19	194	DCBU	Fazenda Canchim, São Carlos, SP, 15.09.1987
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>uncinata</i> (Schaus)	FLAJ55	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joele, C Martinez & G Moreno
Palyadini	<i>Opisthoxia</i>	<i>viteneria</i> Schaus	FLAJ58	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joele, C Martinez & G Moreno
Palyadini	<i>Palyas</i>	<i>aura</i> Cramer	FLAJ118	CUIC000055963	CUIC	Moengo, Boven Cottioa R. SURYNAM May 13, 1927
Palyadini	<i>Palyas</i>	<i>micaceraria</i> (Guenée)	FLAJ119	CUIC000055954	CUIC	Below R. Putumayo R. Solimões BRAZIL 8 Sept '20 Cornell U. Exped Lot 607 Sub 172
Palyadini	<i>Palyas</i>	<i>pallucosta</i> (Felder & Rogenhofner)	FLAJ89	-	CNIN	MEXICO: Veracruz. Estación Biología Tropical Los Tuxtlas 18°35'14"N 95°42'6"W 160m. ix 27-30 2019, trampa de luz. Leg Garzón-Orduña & A. Ibarra
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>auriferaria</i> Hulst	FLAJ83	6670	FLMNH	End of Pompano Avenue, North of Watsons Hammock, Big Pine Key, Monroe Co., FL. 6/11/2012. Collected by David Fine
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>auriferaria</i> Hulst	FLAJ84	2009-36	FLMNH	FL: Collier Co. Outside W. Entrance Jane's Scenic Drive 26-IV-95 UVBL. R. A. Belmont
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>paradoxata paradoxata</i> (Guenée)	FLAJ122	CUIC000056062	CUIC	GUADELOUPE: Sentier du Matouba 16.048 -61.690: 12 vi 2019: K.A.Austin, J. J. Dombroskie: UV LED light : 644m; JD45872
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>platinata naevia</i> (Druce)	FLAJ86	-	CNIN	Mexico Oax Juan Cuatzospán 18°32'27.13"N 96°44'46.88"O 10 Julio 2010 1700msnm. Col. A. Ibarra V.
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>platinata platinata</i> (Guenée)	FLAJ02	627	DCBU	Fazenda Jacutinga, São Carlos, SP, 13.08.1987
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>platinata platinata</i> (Guenée)	FLAJ107	11301	ZUEC LEP	BRASIL: SP Capão Bonito Intervalos 900m 24°16'S -48°24'W 5-7.xii.2001 V.O.Becker Col
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>polita</i> (Cramer)	FLAJ70	1122	DCBU	São Sebastião, SP, 08.06.2021
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>polita</i> (Cramer)	FLAJ78	LEP190304PUJ	UJ	Risaralda, Pueblo Rico, Montezuma Ecologde 5.9km WbN de Pueblo Rico. N 05.23016°W 76.08364°. 2-7 Sept 2018. 1136m. G. Fagua & L. Prada
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>polita</i> (Cramer)	FLAJ07	514	DCBU	Estação Ecologica Jatai, Luiz Antonio, SP, 22.01.2015
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>privignaria</i> (Guenée)	FLAJ124	CUIC000056044	CUIC	VENEZUELA: Ar. Rancho Grande June 12, 1967 RW Poole, 1100m
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>privignaria</i> (Guenée)	FLAJ04	525	DCBU	Estação Ecologica Jatai, Luiz Antonio, SP, 19.12.2014
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>privignaria</i> (Guenée)	FLAJ57	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joele, C Martinez & G Moreno
Palyadini	<i>Phrygionis</i>	<i>privignaria</i> (Guenée)	FLAJ67	1119	DCBU	São Sebastião, SP, 12.11.2021
Palyadini	<i>Pityeja</i>	<i>histrionaria</i> (Herrich & Schäffer)	FLAJ88	-	CNIN	Mexico Oax Juan Cuatzospán 18°32'27.13"N 96°44'46.88"O 10 Julio 2010 1700msnm. Col. A. Ibarra V.
Palyadini	<i>Pityeja</i>	<i>nazada</i> (Druce)	FLAJ87	-	CNIN	A. Ibarra Matatess de Juarez Oax. 16. IX. 1982
Caberini	<i>Aplogompha</i>	<i>chotaria</i> Schaus	FLAJ101	LEP190363	CNIN	Arca de noé, Chiapas, 14-16/oct/2021
Caberini	<i>Aplogompha</i>	<i>lafayi</i> (Dognin)	FLAJ145	CUIC000055932	CUIC	R. Cristal Mayu Chapare, BOLI. 9 X 1949 1000-2000m Luis E. Pena-G
Baptini	<i>Lomographa</i>	<i>candida</i> Schaus	FLAJ92	-	CNIN	MEXICO: Querétaro. Km 8 car. Agua Zarca - Neblinas elev.1150m, 21°15'14"N 99°4'58"W Coll Vences & Ibarra, 23 VI 1998 CNIN LEP064363
Baptini	<i>Lomographa</i>	<i>candida</i> Schaus	FLAJ93	-	CNIN	MEXICO Chiapas, Campamento Trepatroncos, San Martin Berriozabal 10.8723N -93.3257W. Oct 10-12-2021 Leg. IJ Garzón-Orduña, FR Joele, C Martinez & G Moreno
Baptini	<i>Tasta</i>	<i>micaceata</i> (Walker)	FLAJ148	BC ZSM Lep 12067	DEBU	Indonesia, Simatera Utara, Sumatra sept., Tapanuli selatan, Sipirok 3, 16km NE Sipirok, 1.68333, 99.35, 1300m, 21-Aug-1995, Leg. Sommerer
Baptini	<i>Tasta</i>	<i>micaceata</i> (Walker)	FLAJ149	BC ZSM Lep 18720	DEBU	Philippines, Central Luzon, Aurora; Luzon or., Sierra Madre, 15km W Dibulo, 16.55, 122.217, 650m, 27-Sep-2008, Leg. J. Lourens
Plutodini	<i>Plutodes</i>	<i>costatus</i> Butler	FLAJ150	BC ZSM Lep 39867	DEBU	Bhutan, Mongar, Thebong, 27.2833, 91.3333, 2273m, 26-Oct-2009, Leg. Bezverkhorv
Plutodini	<i>Plutodes</i>	<i>costatus</i> Butler	FLAJ151	BC ZSM Lep 57729	DEBU	Myanmar, Kachin, road Pan Wah/Phemaw, 25.7311, 98.4018, 2260m, 30-Sep-2010, Leg. Langer Loeffler, Naumann
Boarmini	<i>Iridopsis</i>	<i>defectaria</i> Guenée	FLAJ109	-	CNIN	MEX. Huatulco. Parque Nacional Huatulco. 13.IX.2021 Leg. F.R.Joele

Table S6. Summary statistics of different completeness datasets. Gaps were not included as missing data.

Matrix	# loci	# nucleotides	Parsimony informative	% missing data (?)	Locus length mean (bp)	Locus length range
50%	909	15,887,839	136,787	27%	399.93	119-1,051
60%	754	14,069,046	114,267	23%	409.20	119-1,051
70%	486	10,355,315	76,193	18%	439.73	143-1,051

Dataset S1 (separate file). Dataset with photos of each specimen compared with its respective type (when available). The number of recovered UCE loci per specimen is provided.

Dataset S4 (separate file). 60% completeness matrix.

How to read the pages:

Reference specimen

Where is deposited in

Type status

Locality of the reference specimen

Photo of the reference specimen

Label info

Source of the photo

Voucher specimen

recovered UCE loci

Current species name

Locality of the voucher specimen

Photo of the voucher specimen

Voucher number

Label info

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Bolivia



Voucher specimen

recovered UCE loci: 809

Species: *Opisthoxia archidiaria* (Oberthür)

Locality: Brazil



FLAJ29

Estação Ecológica de Jataí
Luiz Antônio, SP
16.4.2015
M. Geraldo col.

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Peru



Voucher specimen

recovered UCE loci: 835

Species: *Opisthoxia contrariata* (Warren)

Locality: Bolivia



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Peru



Voucher specimen

recovered loci: 809

Species: *Ophthalmophora conseqna* (Warren)

Locality: Brazil



FLAJ63

BRAZIL: São Sebastião, SP,
12.06.2021

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil

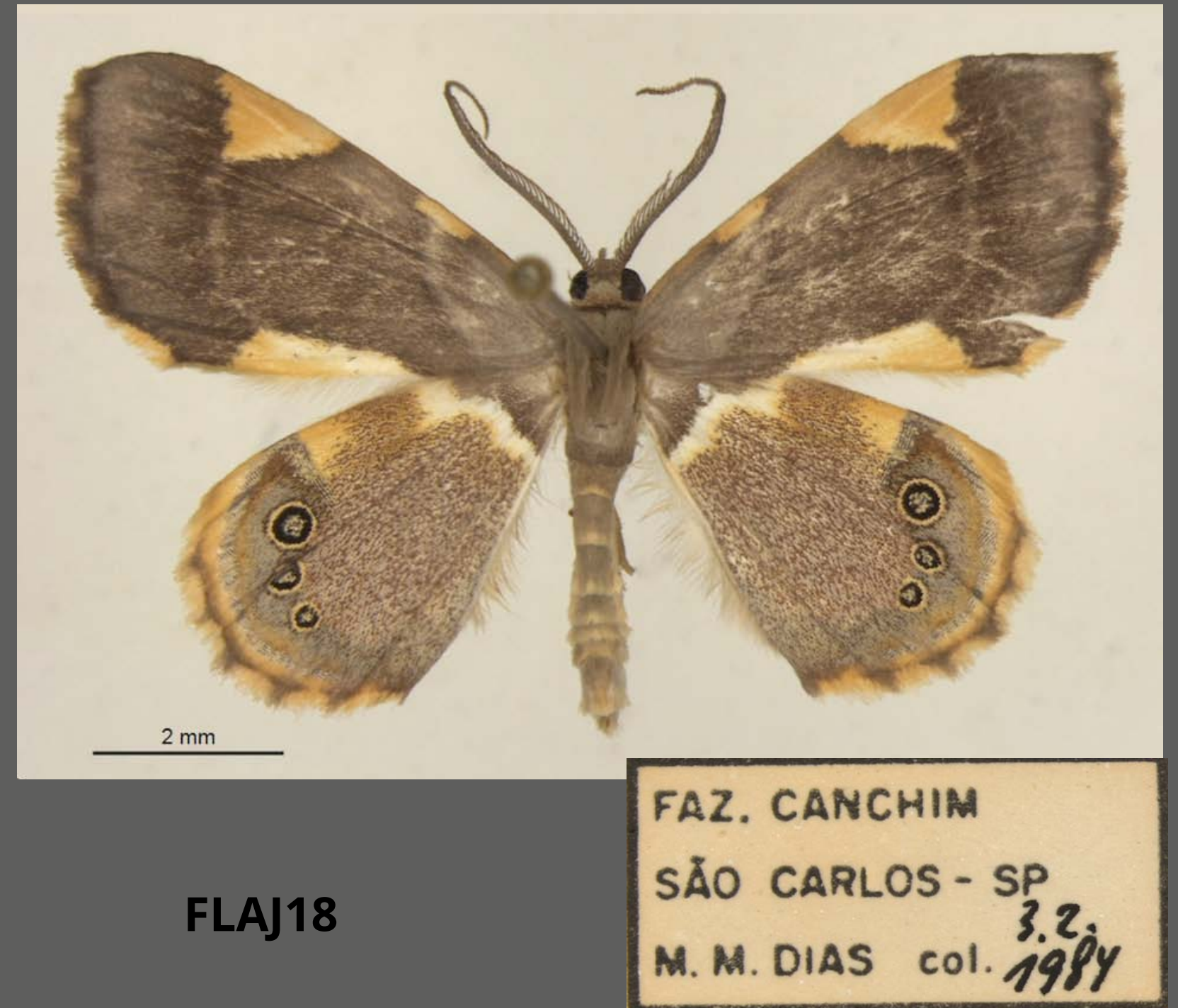


Voucher specimen

recovered UCE loci: 774

Species: *Opisthoxia amphiaria* (Oberthür)

Locality: Brazil



FLAJ18

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Paraguay



Voucher specimen

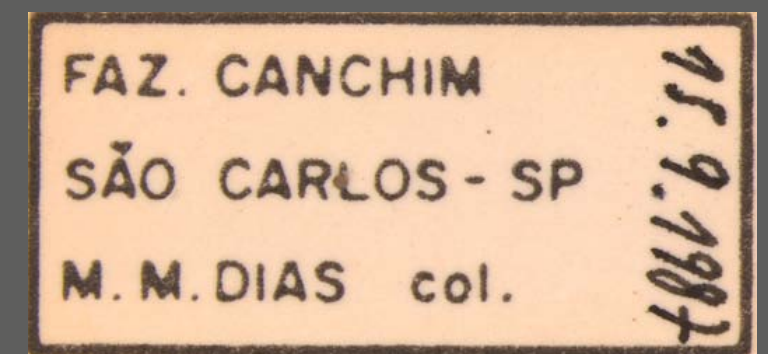
recovered UCE loci: 899

Species: *Opisthoxia trimaculata* (Warren)

Locality: Brazil



FLAJ19

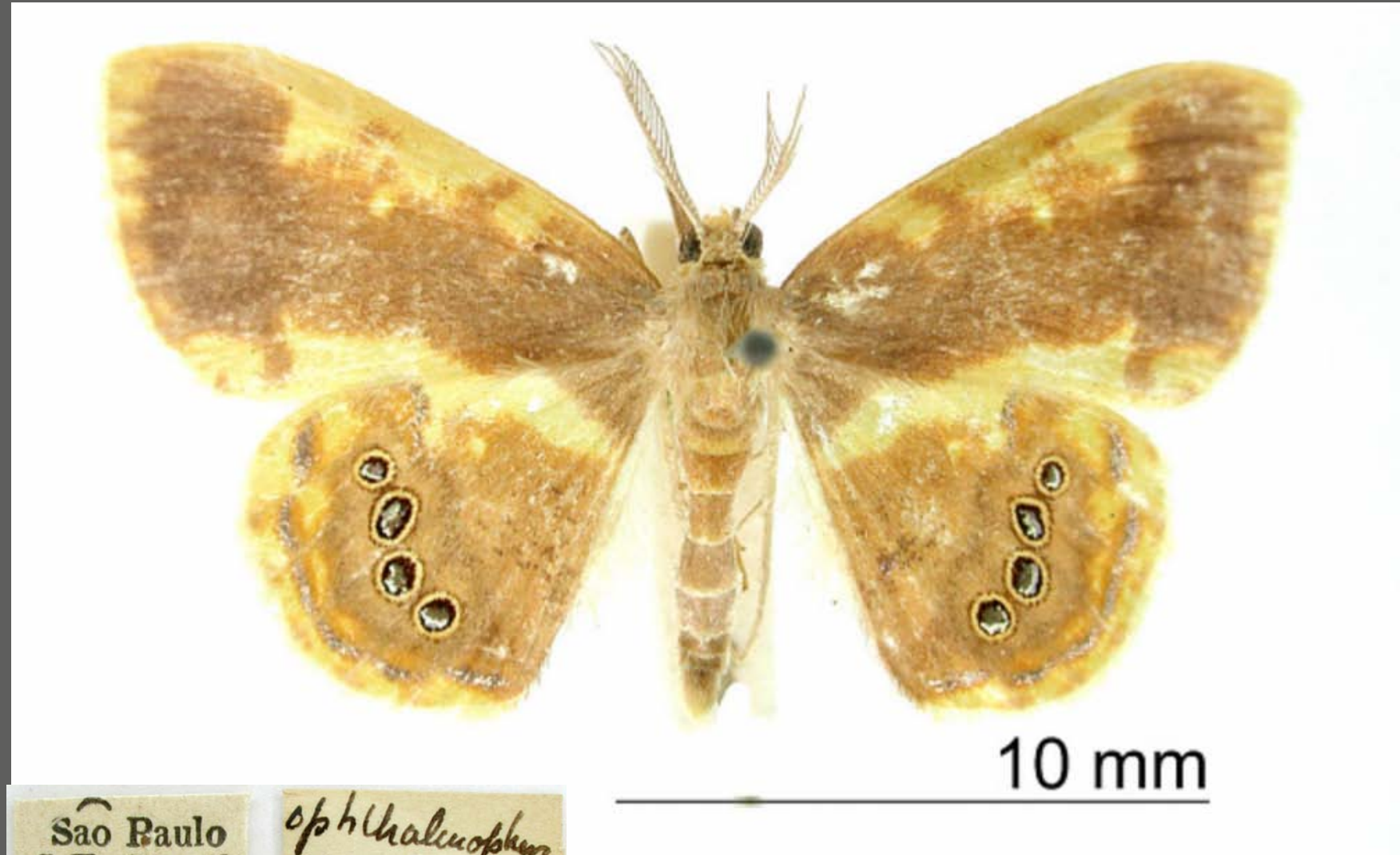


Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Brazil



Sao Paulo
S.E. Brazil.

*Opisthoxia
croesaria
type Schs*

Type
No. 12339
U.S.N.M.

Collection
Wm Schaus

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 813

Species: *Opisthoxia croesaria* (Schaus)

Locality: Brazil



FLAJ37

Juquitiba, SP
BRASIL 20.4.1988
M.M. DIAS col.

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Panama



CabimaPan
May 16 30 .11
August Busck.

Type No.
26548.
U.S.N.M.

Opisthoxia
cabima
Type Schus

Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 762

Species: *Opisthoxia aff. cabima* (Schaus)

Locality: Mexico



MEXICO: Oaxaca
Km 60, Carretera Tuxtepec - Oaxaca
Elev. 650m 17°39'49"N 96°24'20"W
coll. A. Ibarra 1 XI 1998
CNIN LEP 066055

FLAJ98

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Panama



CabimaPan
May 16 30 .11
August Busck.

Type No.
26548
U.S.N.M.

Opisthoxia
cabima
Type Schus

Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 717

Species: *Opisthoxia aff. cabima* (Schaus)

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Suriname



Surinam SAmerica	<i>Opisthoxia</i>
TypeNo. 26549	<i>mononaria</i>
U.S.N.M.	Schaus
Collection WmSchaus	

Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 740

Species: *Opisthoxia aff. mononaria* (Schaus)

Locality: Brazil



FLAJ62

BRAZIL: São Sebastião, SP,
31.10.2021

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Suriname



Voucher specimen

recovered loci: 472

Species: *Opisthoxia aff. mononaria* (Schaus)

Locality: Brazil



Surinam
SAmerica

TypeNo.
26549
U.S.N.M.

Collection
WmSchaus

Opisthoxia
mononaria
Schaus

Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Sta Rita P. Quatro, SP
Pq. Est. Vassununga
Capetinga Oeste 10.7.
M. M. Dias col. 2006

FLAJ22

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Costa Rica



Voucher specimen

recovered UCE loci: 812

Species: *Opisthoxia phrynearia* (Schaus)

Locality: Panama



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Syntype

Locality: Paraguay



Voucher specimen

recovered UCE loci: 907

Species: *Opisthoxia fosteri* Warren

Locality: Brazil



FLAJ24

Reserva Biol. da Serra do Japi
Jundiaí, SP
27.3.2012
A.S. Soares col.

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil



Voucher specimen

recovered UCE loci: 943

Species: *Opisthoxia bracteata* (Butler)

Locality: Brazil



FLAJ26

Reserva Biol. da Serra do Japi
Jundiaí, SP
26.7.2012
A.S. Soares col.

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Brazil



Rio Janeiro.
opisthoxia
claudiararia
Type Schaus
Type
No. 12342
U.S.N.M.
Collection
Wm Schaus

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 502

Species: *Opisthoxia claudiararia* Schaus

Locality: Paraguay



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Peru



Voucher specimen

recovered loci: 841

Species: *Opisthoxia eusiraria* (Oberthür)

Locality: Colombia



Reference specimen

Deposited in MNHN

Type status: Holotype

Locality: Peru



Voucher specimen

recovered loci: 541

Species: *Opisthoxia corinnoides* (Thierry-Mieg)

Locality: Suriname



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Syntype

Locality: Brazil



Voucher specimen

recovered UCE loci: 639

Species: *Opisthoxia danaeata* (Walker)

Locality: Brazil



FLAJ27

Reserva Ecológica do IBGE
Km 0, BR 251, DF
9.4.1991
M. M. Dias col.

Share the document

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Honduras



Voucher specimen

recovered UCE loci: 718

Species: *Opisthoxia bella* (Butler)

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Honduras



Voucher specimen

recovered UCE loci: 805

Species: *Opisthoxia bella* (Butler)

Locality: Mexico



Reference specimen

Voucher specimen

recovered UCE loci: 620

Species: *Opisthoxia* sp.

Locality: Mexico

X



MX: Chiapas: Beriozabal,
Reserva "La Pera", Trepatroncos
campamentos, 16.871°, -93.327°
23-26-VIII-2022, Elev. 1100m
coll. IJ Garzón, TA Matson,
FR Joele & JJ Dombroskie

• FLAJ146

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Costa Rica



TuisCR July '07
2400ft
Collection WmSchaus
Type No. 17599
U.S.N.M.

Opisthoxia uncinata
type Schs

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 885

Species: *Opisthoxia uncinata* (Schaus)

Locality: Mexico



MEXICO: Chiapas, campamento
Trepatroncos, San Martin,
Berriozabal. 16.8723 N -93.3257
W. Octubre 10-12, 2021; Leg. IJ
Garzón-Orduña, FR Joele,
C Martinez & G Moreno.

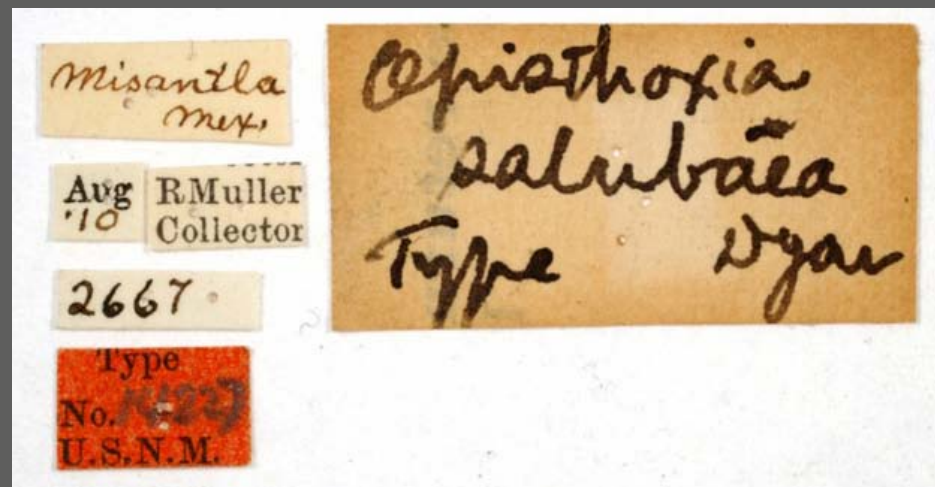
FLAJ55

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Mexico



Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 737

Species: *Opisthoxia salubaea* Dyar

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Panama



Voucher specimen

recovered UCE loci: 850

Species: *Opisthoxia asopis* (Druce)

Locality: Mexico

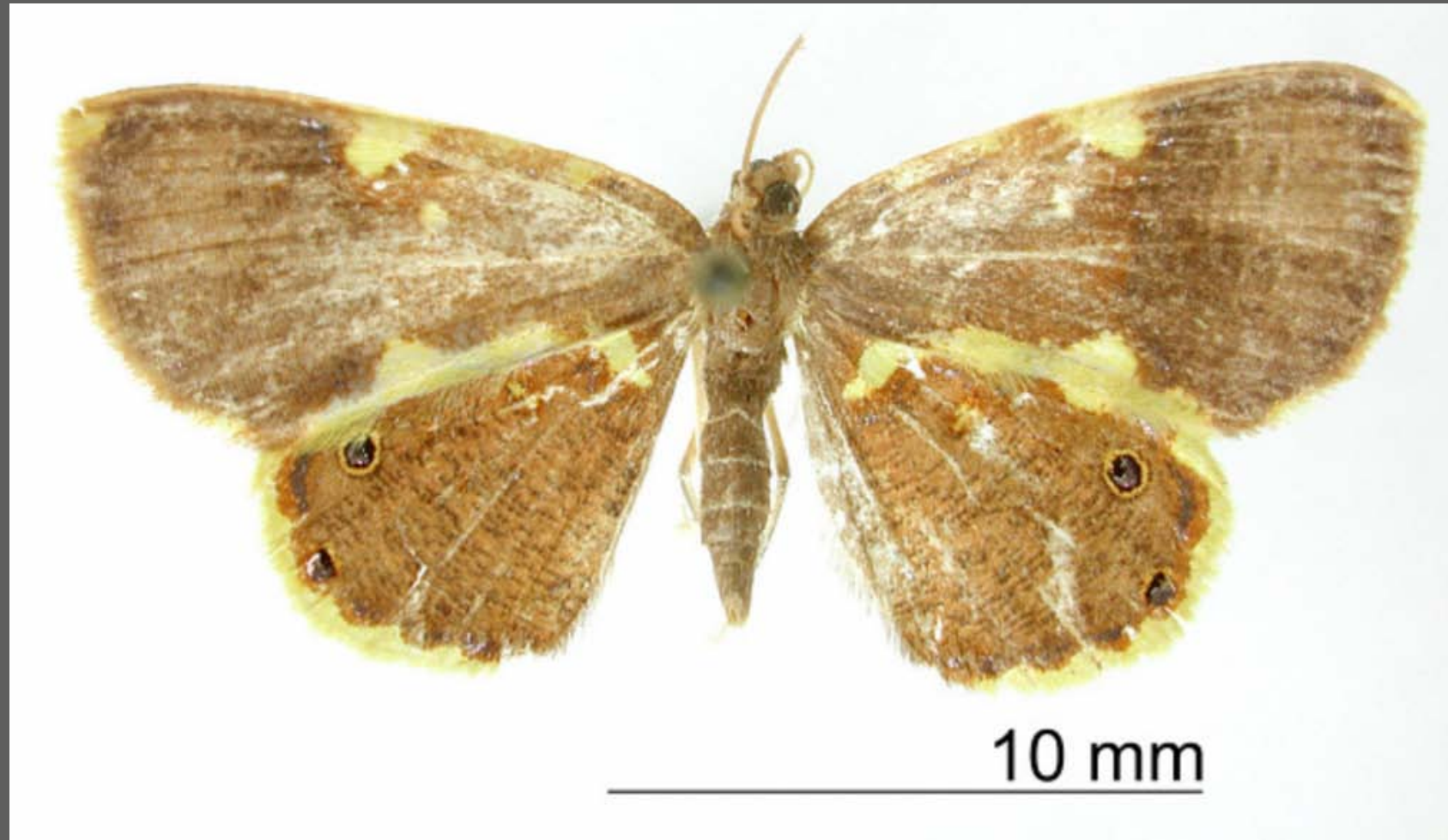


Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Mexico



Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 755

Species: *Opisthoxia cassandra* Dyar

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Mexico



Orizaba
Mex. *Orizaba*
Type No. 26546
U.S.N.M. Collection Wm Schaus
Opisthoxia vitenaria
Type Schaus

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 857

Species: *Opisthoxia vitenaria* Schaus

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Colombia



Voucher specimen

recovered UCE loci: 738

Species: *Opisthoxia metargyria* (Walker)

Locality: Colombia



FLAJ77

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Colombia



Voucher specimen

recovered UCE loci: 923

Species: *Opisthoxia metargyria* (Walker)

Locality: Brazil



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Mexico



Voucher specimen

recovered UCE loci: 937

Species: *Opisthoxia miletia* (Druce)

Locality: Mexico

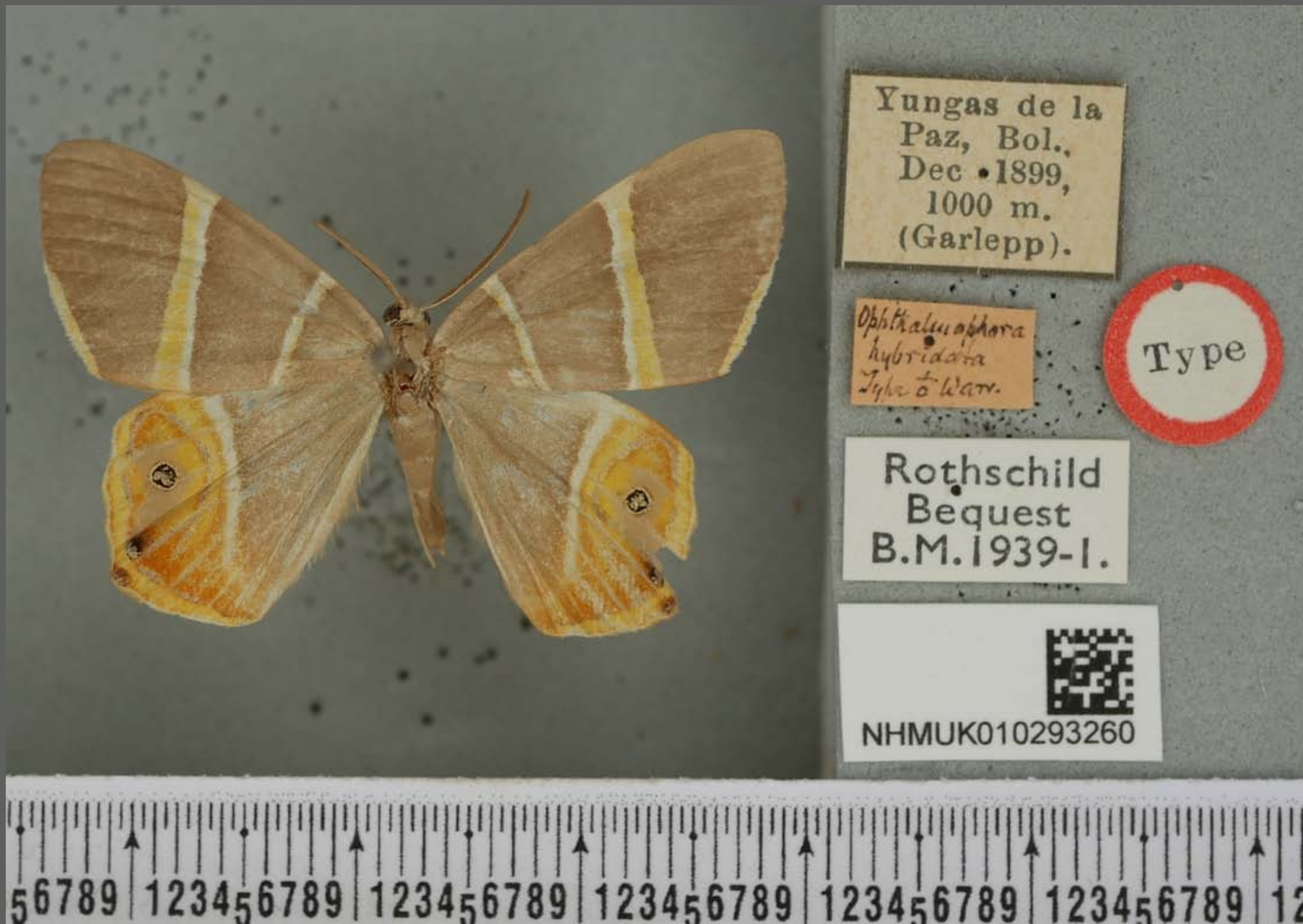


Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: **Bolivia**



Voucher specimen

recovered UCE loci: 819

Species: *Opisthoxia hybridata* (Warren)

Locality: **Costa Rica**



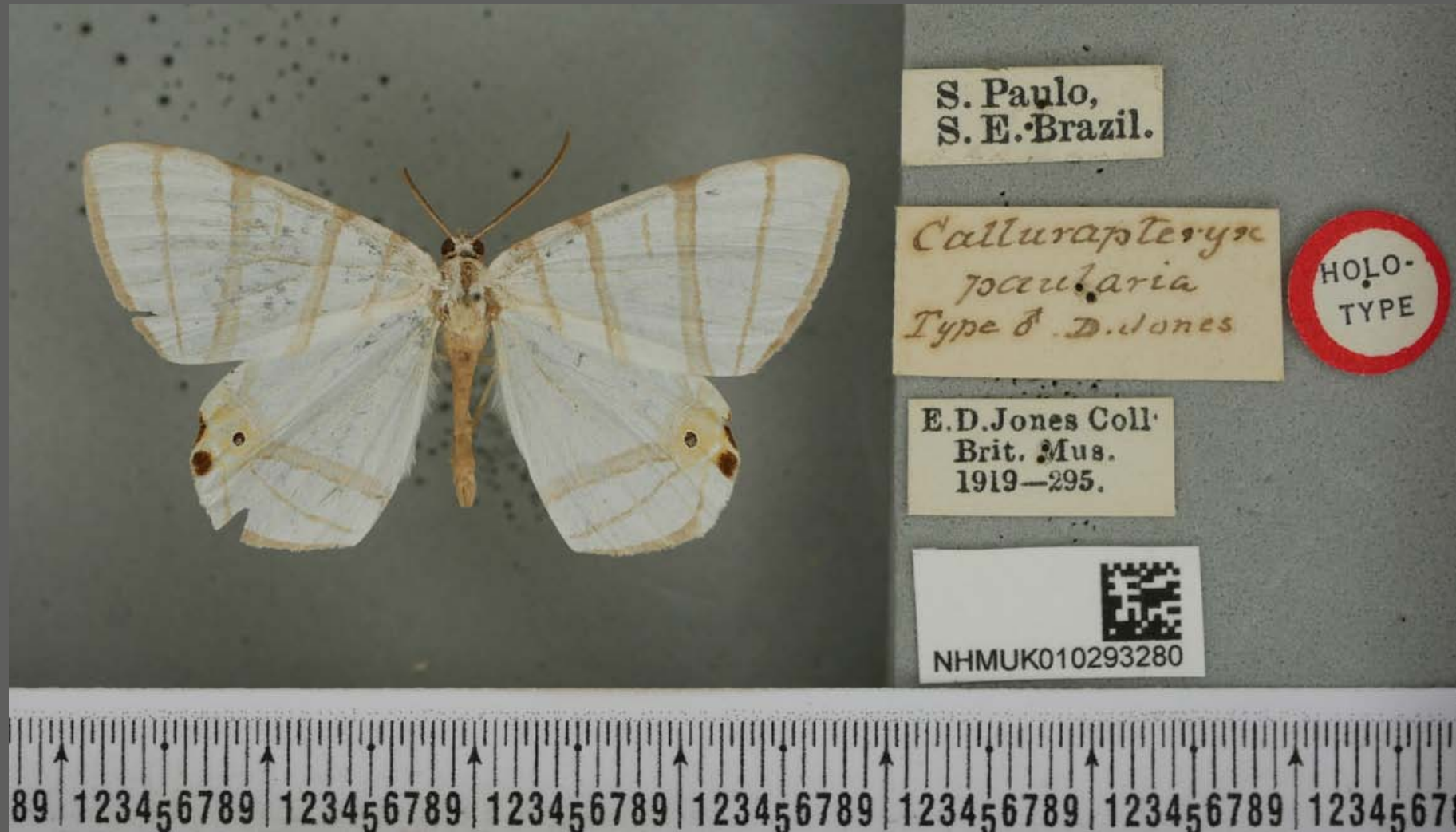
FLAJ79

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil

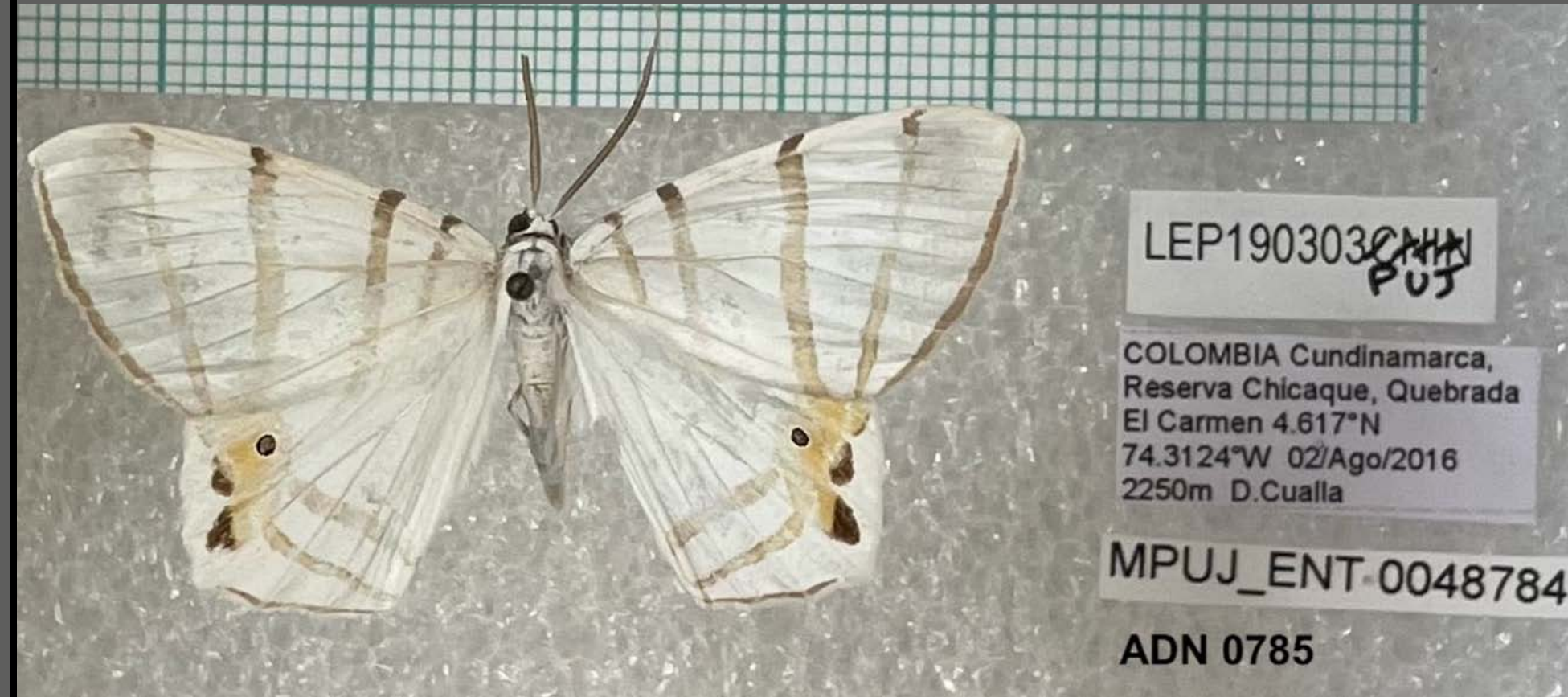


Voucher specimen

recovered UCE loci: 768

Species: *Opisthoxia saturniaria saturniaria* (Herrich-Schäffer)

Locality: Colombia



FLAJ80

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil



Voucher specimen

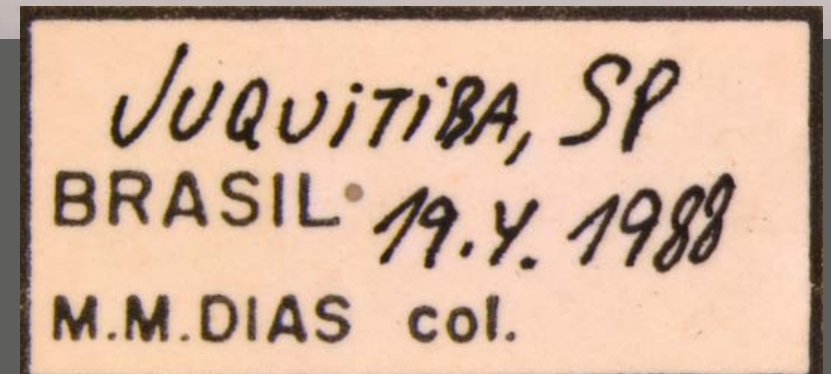
recovered UCE loci: 602

Species: *Opisthoxia ceres* (Oberthür)

Locality: Brazil



FLAJ17



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Paralectotype

Locality: Venezuela



PARA-LECTO-TYPE

*Pityeja
histrionaria*
H. Sch.

Pityeja histrionaria
(Herrich-Schäffer)
det. MJ Scoble, 1993

Geometridae
genitalia slide
No. 14223

BMNH(E) 1377568

Voucher specimen

recovered loci: 892

Species: *Pityeja histrionaria* (Herrich-Schäffer)

Locality: Mexico



Mexico Oax. San
Juan Cuatzospan
18°32'27.13"N
96°44'46.68"O
10 Julio 2010
1700 msnm.
Col.A. Ibarra V.

21:05

Disectado por
Flavia R. Joele

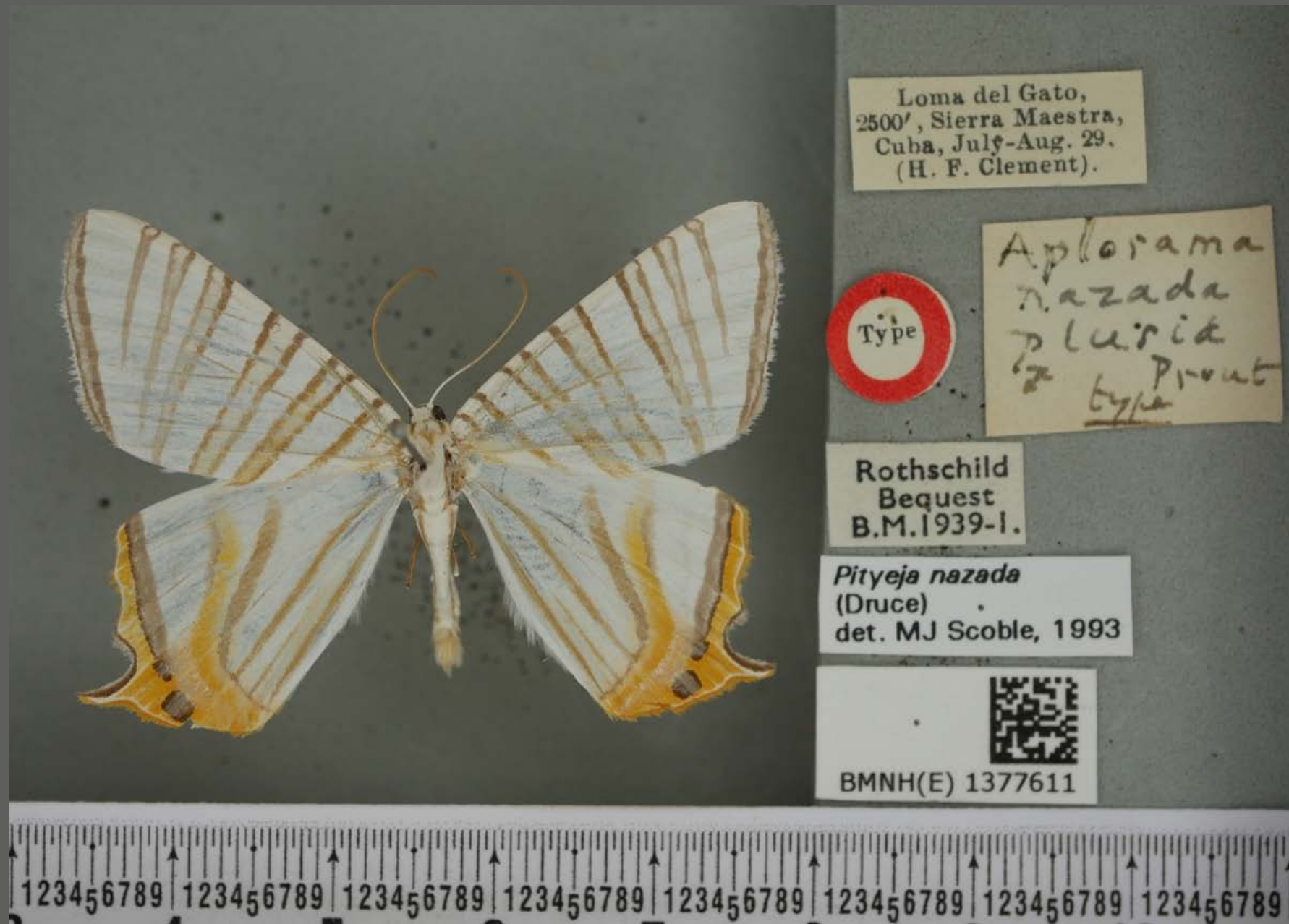
FLAJ88

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Cuba



Voucher specimen

recovered UCE loci: 973

Species: *Pityeja nazada* (Druce)

Locality: Mexico

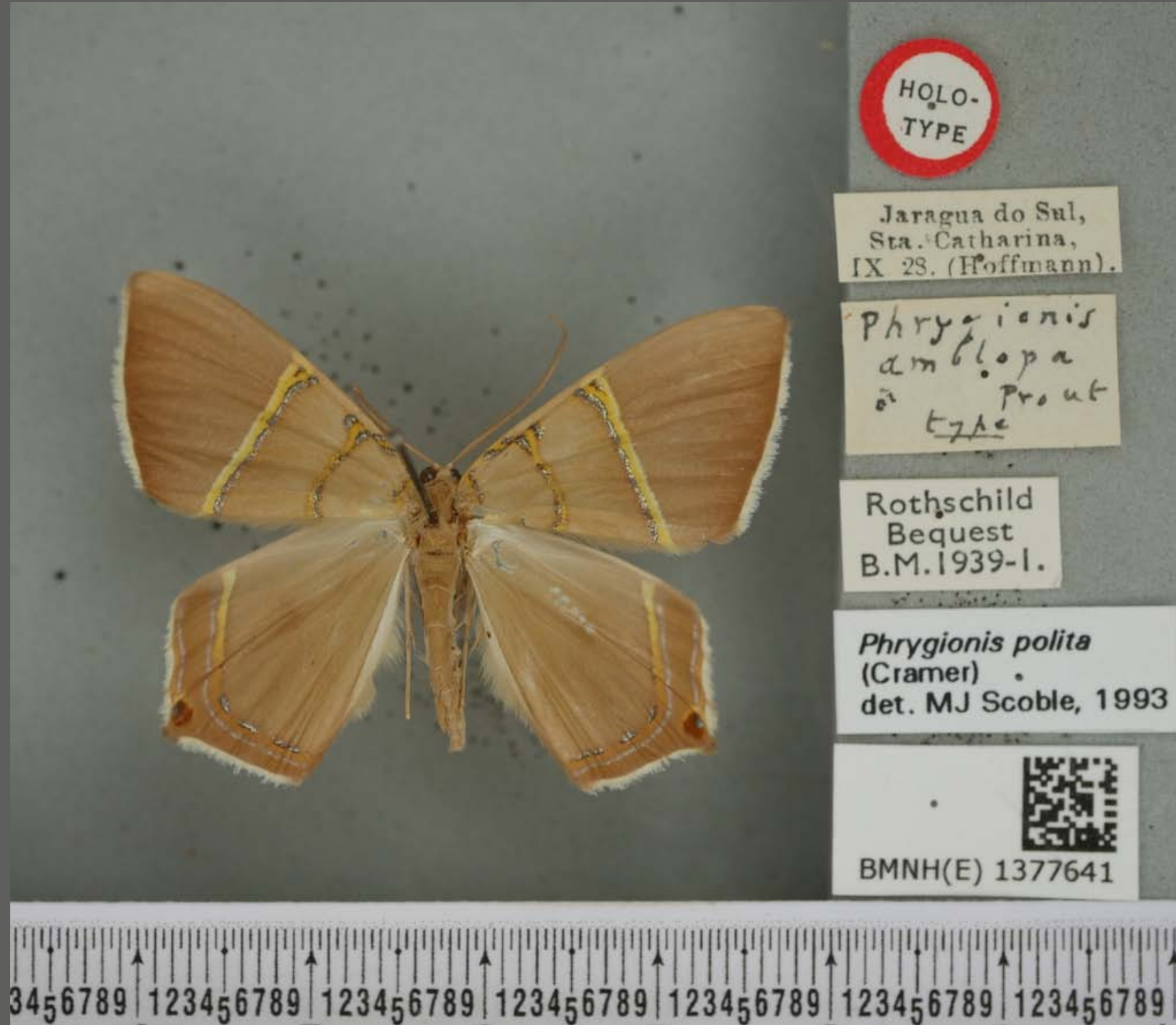


Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil



Voucher specimen

recovered UCE loci: 617

Species: *Phrygionis polita* (Cramer)

Locality: Brazil



FLAJ70

BRAZIL: São Sebastião, SP
, 08.06.2021

Reference specimen

Deposited in Oxford

Type status: Holotype

Locality: Colombia



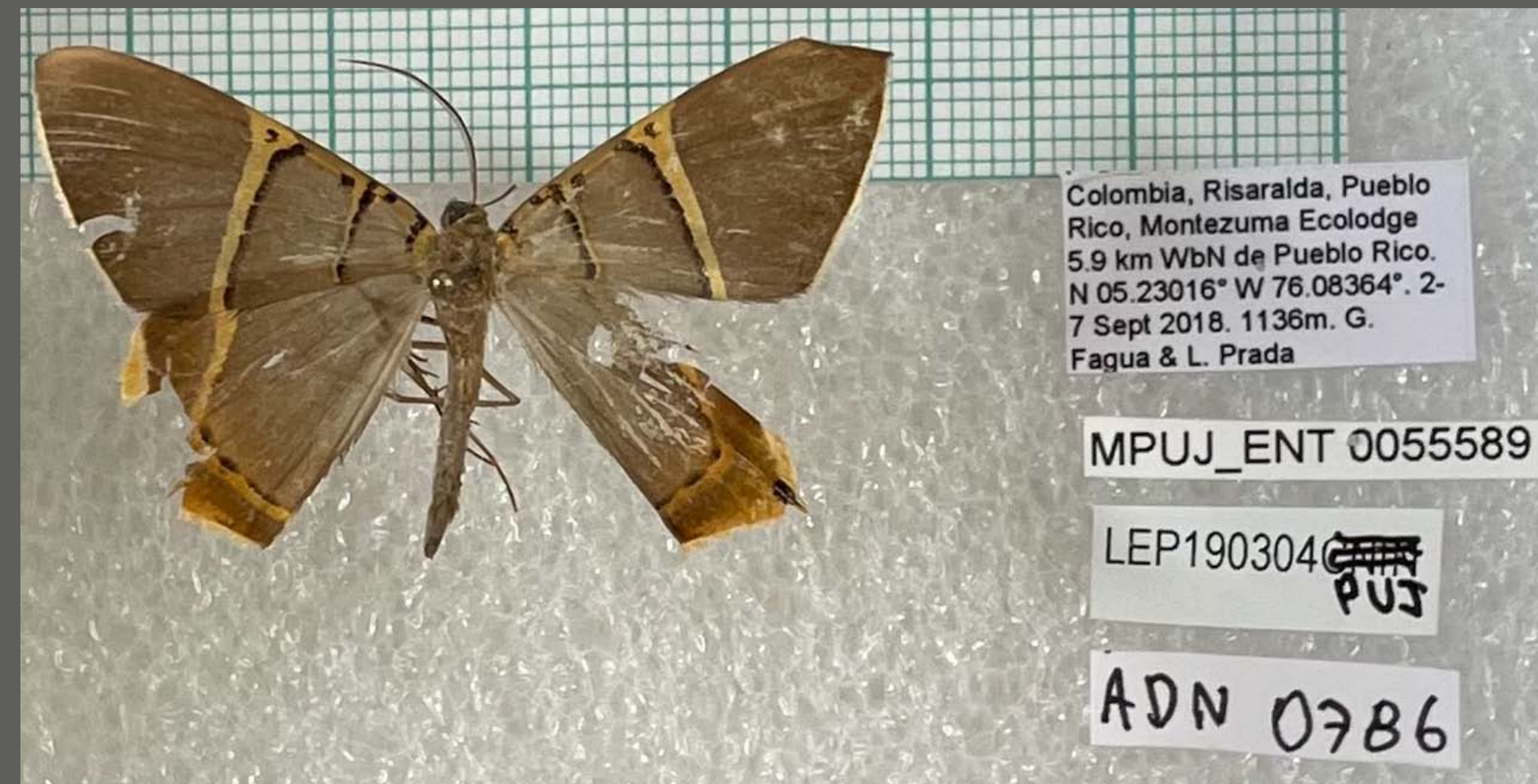
Photo available on <https://oumnh.ox.ac.uk/collections-online#/item/oum-catalogue-4891>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 730

Species: *Phrygionis polita* (Cramer)

Locality: Colombia



FLAJ78

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Non-type

Locality: Brazil



Voucher specimen

recovered UCE loci: 952

Species: *Phrygionis polita* (Cramer)

Locality: Brazil



FLAJ07

Estação Ecológica de Jataí
Luiz Antônio, SP
22.1.2015
M. Geraldo col.

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Bahamas



Voucher specimen

recovered UCE loci: 734

Species: *Phrygionis auriferaria* Hulst

Locality: USA



FLAJ83

End of Pompano Avenue,
North of Watsons
Hammock, Big Pine Key,
Monroe Co., FL
6/11/2012
Collected by David Fine

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Bahamas



Voucher specimen

recovered UCE loci: 829

Species: *Phrygionis auriferaria* Hulst

Locality: USA



FLAJ84

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil

Voucher specimen

recovered UCE loci: 745

Species: *Phrygionis platinata platinata* (Guenée)

Locality: Brazil



FLAJ02

Faz. JACUTINGA 138.
S. CARLOS, SP 1987
U. FERNANDES COL.

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil

Voucher specimen

recovered UCE loci: 560

Species: *Phrygionis platinata platinata* (Guenée)

Locality: Brazil



FLAJ107

ZUEC
LEP 11301

B R A S I L: SP
Capão Bonito
Intervalos, 900m
24°16'S-48°24'W
5-7. xii. 2001
V.O. Becker Col

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Lectotype

Locality: Brazil



Voucher specimen

recovered UCE loci: 940

Species: *Phrygionis platinata naevia* (Druce)

Locality: Mexico

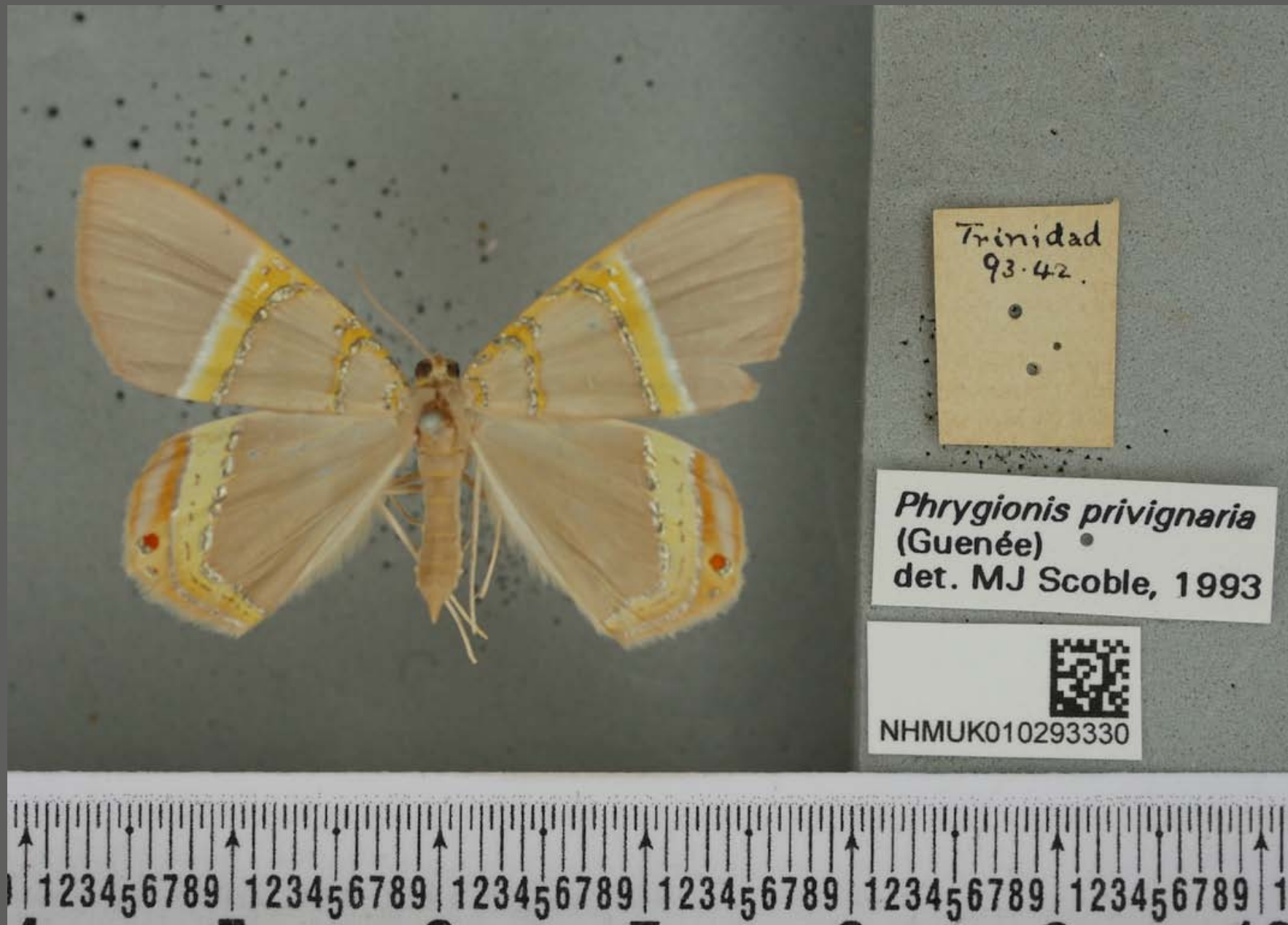


Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Non-type

Locality: Trinidad



Voucher specimen

recovered UCE loci: 837

Species: *Phrygionis privignaria* (Guenée)

Locality: Brazil



FLAJ04

Estação Ecológica de Jataí
Luiz Antônio, SP
19.12.2014
M. Geraldo col.

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Venezuela



Voucher specimen

recovered UCE loci: 639

Species: *Phrygionis privignaria* (Guenée)

Locality: Brazil



FLAJ67

BRAZIL: São Sebastião, SP,
12.11.2021

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Venezuela



Voucher specimen

recovered UCE loci: 717

Species: *Phrygionis privignaria* (Guenée)

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: **Dominica**



Voucher specimen

recovered UCE loci: 754

Species: *Phrygionis paradoxata paradoxata* (Guenée)

Locality: **Guadeloupe**



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Venezuela



Voucher specimen

recovered UCE loci: 877

Species: *Phrygionis privignaria* (Guenée)

Locality: Venezuela



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Peru

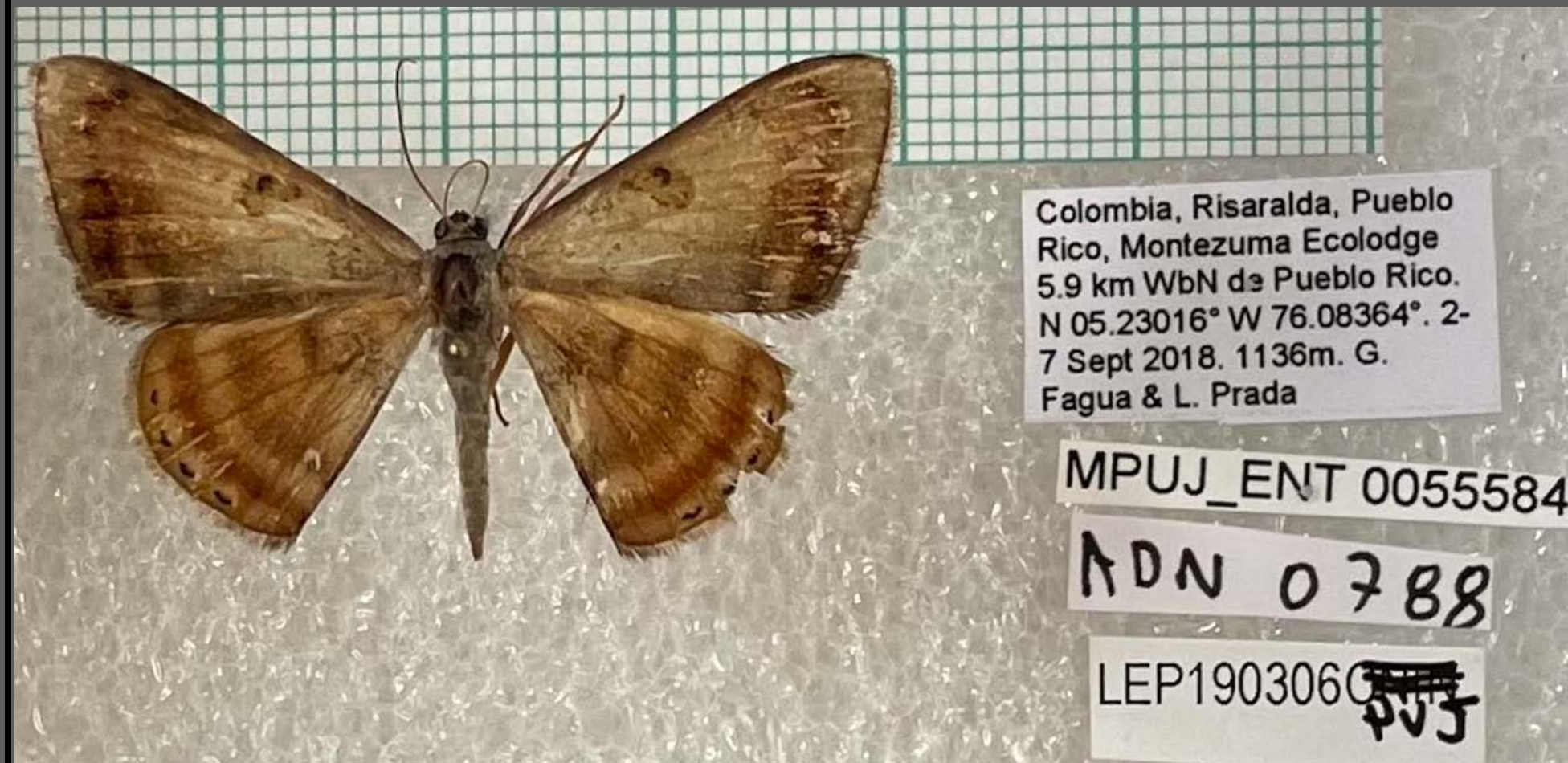


Voucher specimen

recovered UCE loci: 796

Species: *Argyrotome mira* (Oberthür)

Locality: Colombia



FLAJ76

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Peru



Voucher specimen

recovered UCE loci: 740

Species: *Argyrotome mira* (Oberthür)

Locality: Colombia



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Peru



Voucher specimen

recovered UCE loci: 915

Species: *Argyrotome mira* (Oberthür)

Locality: Brazil



Reference specimen

Deposited in Bavarian State Collection of Zoology (ZSM)

Type status: Non-type

Locality: Brazil



Photos available on
<https://www.boldsystems.org/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 658

Species: *Argyrotope arcuata* Debauche

Locality: Brazil



FLAJ46

JURVITIBA, SP
BRASIL 23.V.1988
M.M.DIAS col.

Reference specimen

Deposited in Bavarian State Collection of Zoology (ZSM)

Type status: Non-type

Locality: Brazil



Photos available on
<https://www.boldsystems.org/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 723

Species: *Argyrotome aff. arcuata* Debauche

Locality: Brazil



FLAJ102

ZUEC
LEP 11281

GEO 124

BRASIL: SP
S. André. 900m
Paranapiacaba
23°47'S-46°18'W
13-14. xii.2001
V.O. Becker Col

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Mexico



Voucher specimen

recovered UCE loci: 857

Species: *Argyrotome alba* (Druce)

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Bolivia



Voucher specimen

recovered UCE loci: 593

Species: *Argyrotome tenebrosa tenebrosa* Warren

Locality: Peru



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Mexico



10 mm



Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 928

Species: *Argyrotope mexicaria* Schaus

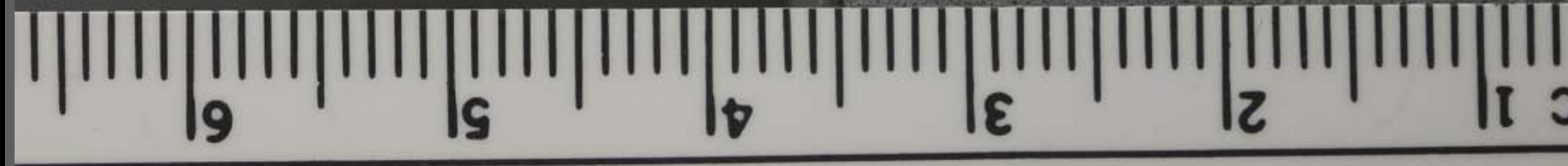
Locality: Mexico



México S.L.P. Xilitilla
14-15 Septiembre 2012
J.P. Laclette & T.M. Pérez

Argyrotope prospecta

FLAJ95



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Mexico



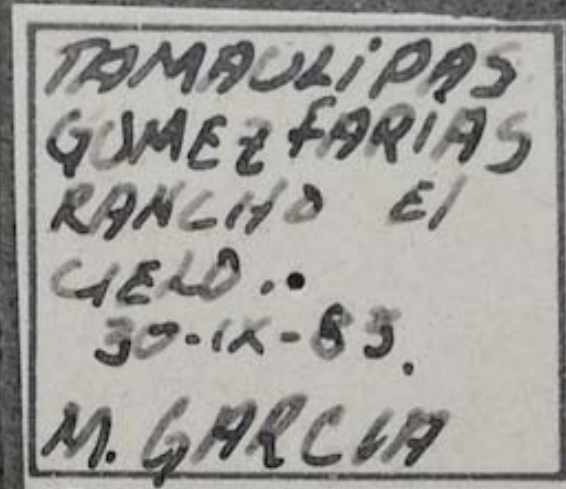
Photos available on <https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 973

Species: *Argyrotope mexicaria* Schaus

Locality: Mexico



FLAJ96

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Non-type

Locality: Bolivia



Voucher specimen

recovered UCE loci: 861

Species: *Argyrotome prospectata* (Snellen)

Locality: Colombia



Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Paraguay



Paraguay
S.America

Dognin
Collection

Type No.
33264
U.S.N.M.

Argyrotope
paraguayaria
Type Schus

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 708

Species: *Argyrotope paraguayaria* Schaus

Locality: Brazil



FLAJ61

BRAZIL: São Sebastião, SP,
10.11.2021

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Paraguay



Paraguay
S America

Dognin
Collection

Type No.
33264
U.S.N.M.

Argyrotope
paraguayaria
Type Schaus

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 639

Species: *Argyrotope paraguayaria* Schaus

Locality: Brazil



FLAJ59

BRAZIL: São Sebastião, SP,
01.09.2021

Reference specimen

Deposited in CNIN

Type status: Holotype

Locality: Mexico



Photo available in
Garzón-Orduña (2019)

Voucher specimen

recovered UCE loci: 692

Species: *Ophthalmoblysis ibarrae* Garzón-Orduña

Locality: Mexico



MEXICO: Veracruz. Estacion de
Biología Tropical Los Tuxtlas
18°35' 14"N 95°4'26"W 160m. ix
27-30 2019, trampa de luz. Leg.
Garzón-Orduña & A. Ibarra

LEP190261CNIN

Genitalia
19-07

FLAJ82

Reference specimen

X

Voucher specimen

recovered UCE loci: 628

Species: *Ophthalmoblysis* sp.

Locality: Brazil



FLAJ35

JUQUITIBA, SP
BRASIL 20.V.1988
M.M.DIAS col.

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Locality: Brazil

Type status: Holotype



Voucher specimen

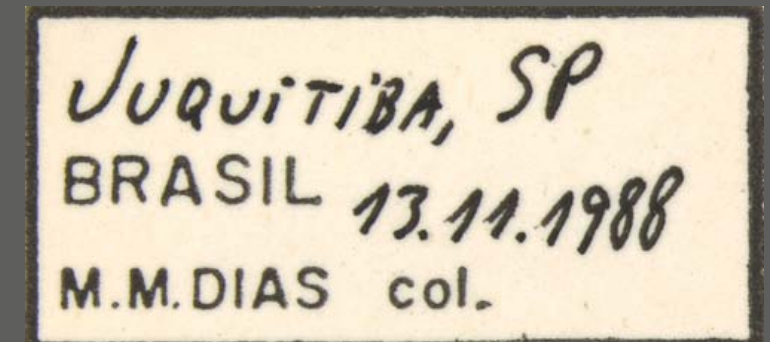
recovered UCE loci: 427

Species: *Ophthalmoblysis scintillans* (Warren)

Locality: Brazil



FLAJ34



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Syntype

Locality: Cayenne



Voucher specimen

recovered UCE loci: 645

Species: *Palyas aurata* (Cramer)

Locality: Suriname



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Holotype

Locality: Brazil



Voucher specimen

recovered UCE loci: 544

Species: *Palyas micacaria* (Guenée)

Locality: Brazil



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Non-type

Locality: Cayenne



Voucher specimen

recovered UCE loci: 737

Species: *Palyas pallicosta* (Felder & Rogenhofer)

Locality: Mexico



Reference specimen

Available in BOLDSYSTEMS

Type status: Non-type

Locality: China



Photo available in
<https://www.boldsystems.org/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 850

Species: *Plutodes costatus* (Butler)

Locality: Bhutan



FLAJ150

Sample ID: BC ZSM Lep 39867
Process ID: GWOSE581-10
Project: GWOSE
Institution Storing: SNSB, Zoologische Staatssammlung Muenchen
Field ID: BC ZSM Lep 39867
Museum ID: BC ZSM Lep 39867
Collection Code: SNSB-ZSM-LEP

Country: Bhutan
Province/State:
Region/County:
Sector: Mongar
Exact Site: Thebong
Lat/Lon: 27.2833, 91.3333
Elevation: 2273 m

Collector: Bezverkhov
Date Collected: 26-Oct-2009

Reference specimen

Available in BOLDSYSTEMS

Type status: Non-type

Locality: China



Photo available in
<https://www.boldsystems.org/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 882

Species: *Plutodes costatus* (Butler)

Locality: Myanmar



FLAJ151

Sample ID: BC ZSM Lep add 57729
Process ID: GWOST488-11
Project: GWOST
Institution Storing: SNSB, Zoologische Staatssammlung Muenchen
Field ID: BC ZSM Lep add 57729
Museum ID: BC ZSM Lep add 57729
Collection Code: SNSB-ZSM-LEP

Country: Myanmar
Province/State: Kachin
Region/County:
Sector:
Exact Site: road Pan Wah-Phemaw
Lat/Lon: 25.7311, 98.4018
Elevation: 2260 m

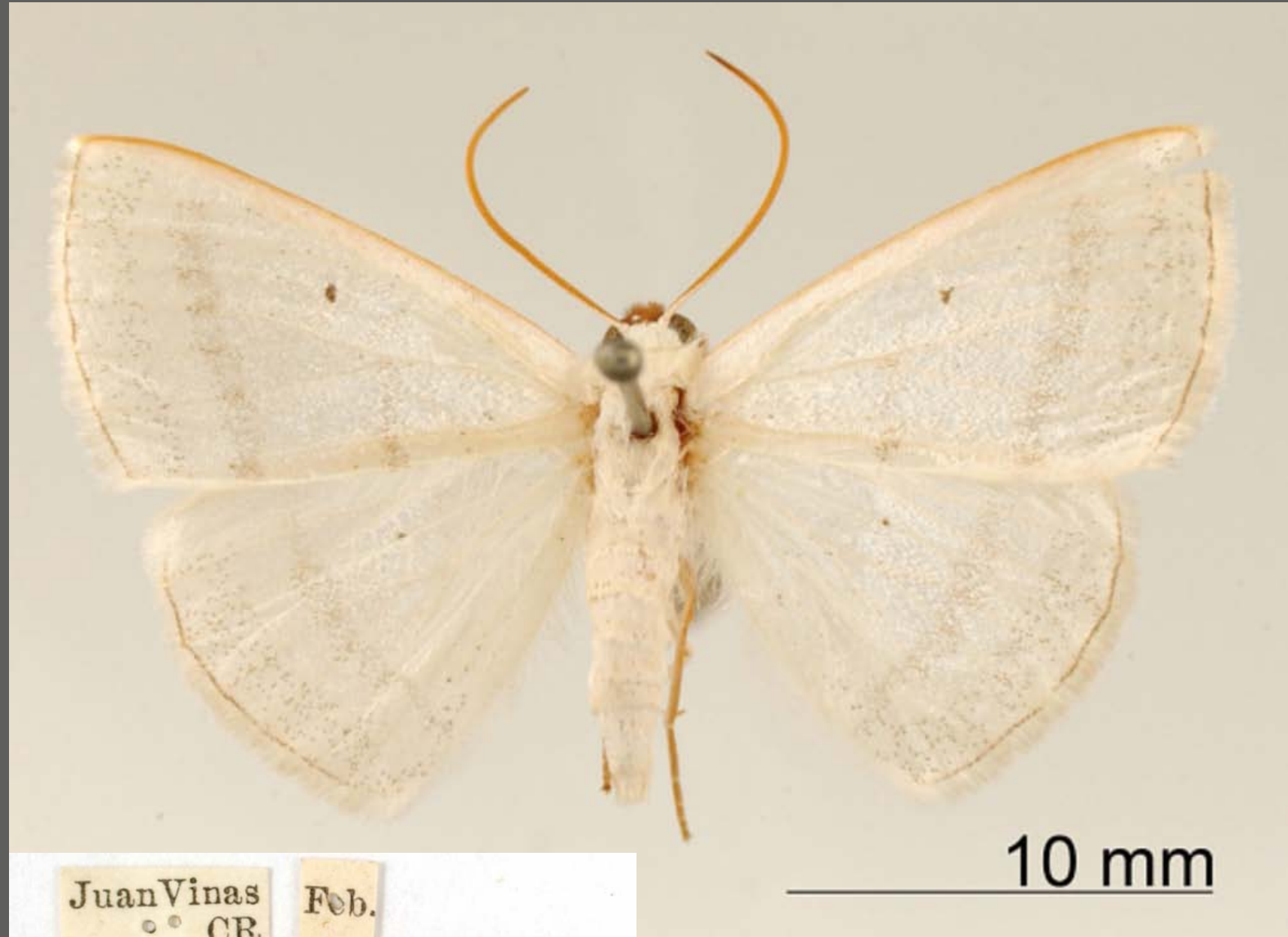
Collector: Langer Loeffler, Naumann
Date Collected: 30-Sep-2010

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Costa Rica



Juan Vinas
CR
Feb.

Bapta
Candida
type 3ds

Type No.
17422
U.S.N.M.

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 837

Species: *Lomographa candida* (Schaus)

Locality: Mexico



MEXICO: Querétaro
Km 8 carr. Agua Zarca -Neblinas
Elev. 1150m 21°15'14"N99°4'58"W
coll. Vences & Ibárra 23 VI 1998
CNIN LEP 064363

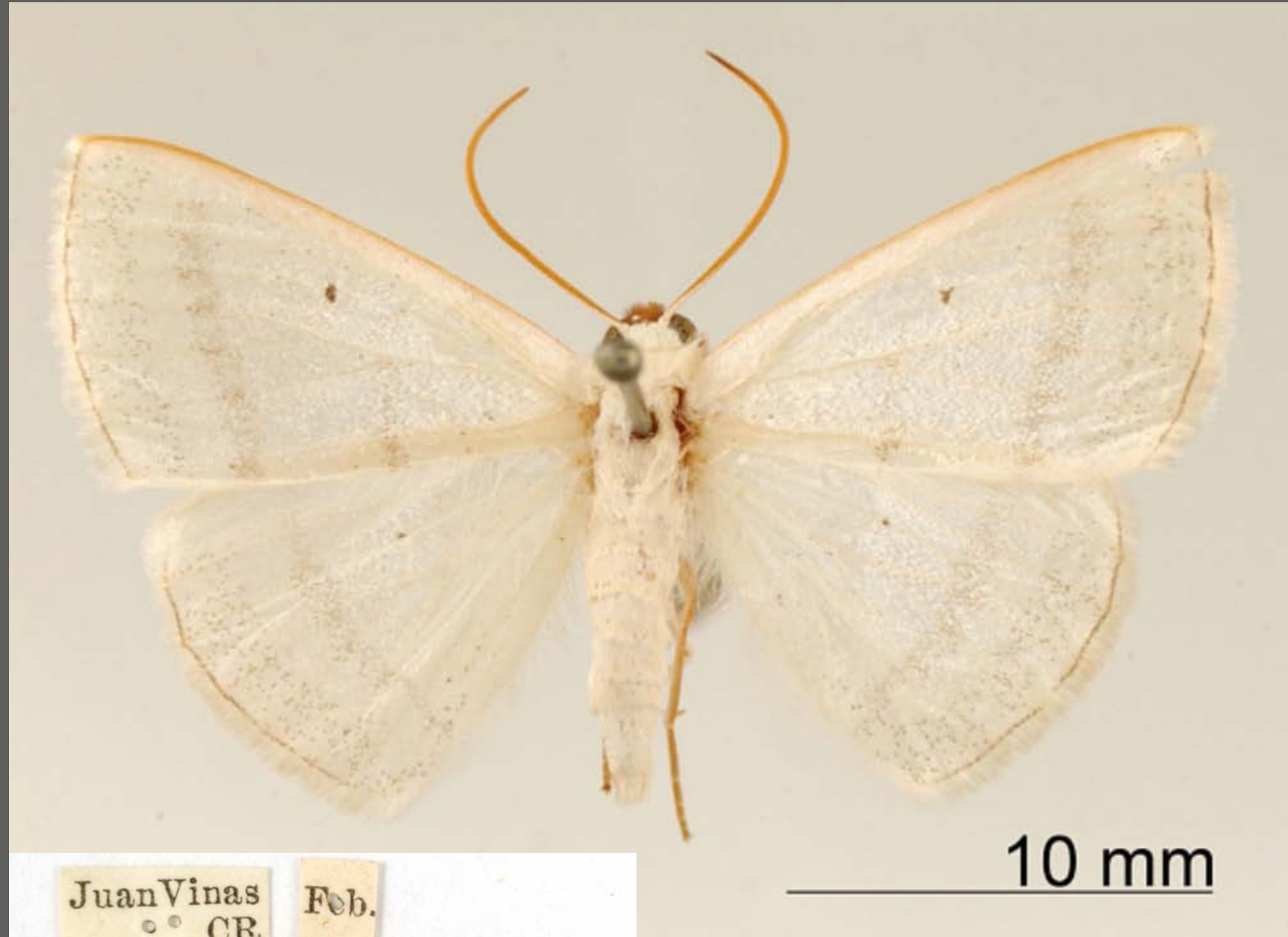
FLAJ92

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Costa Rica



Juan Vinas
CR
Feb.

Bapla
Candida
type 3ds

Type No.
17422
U.S.N.M.

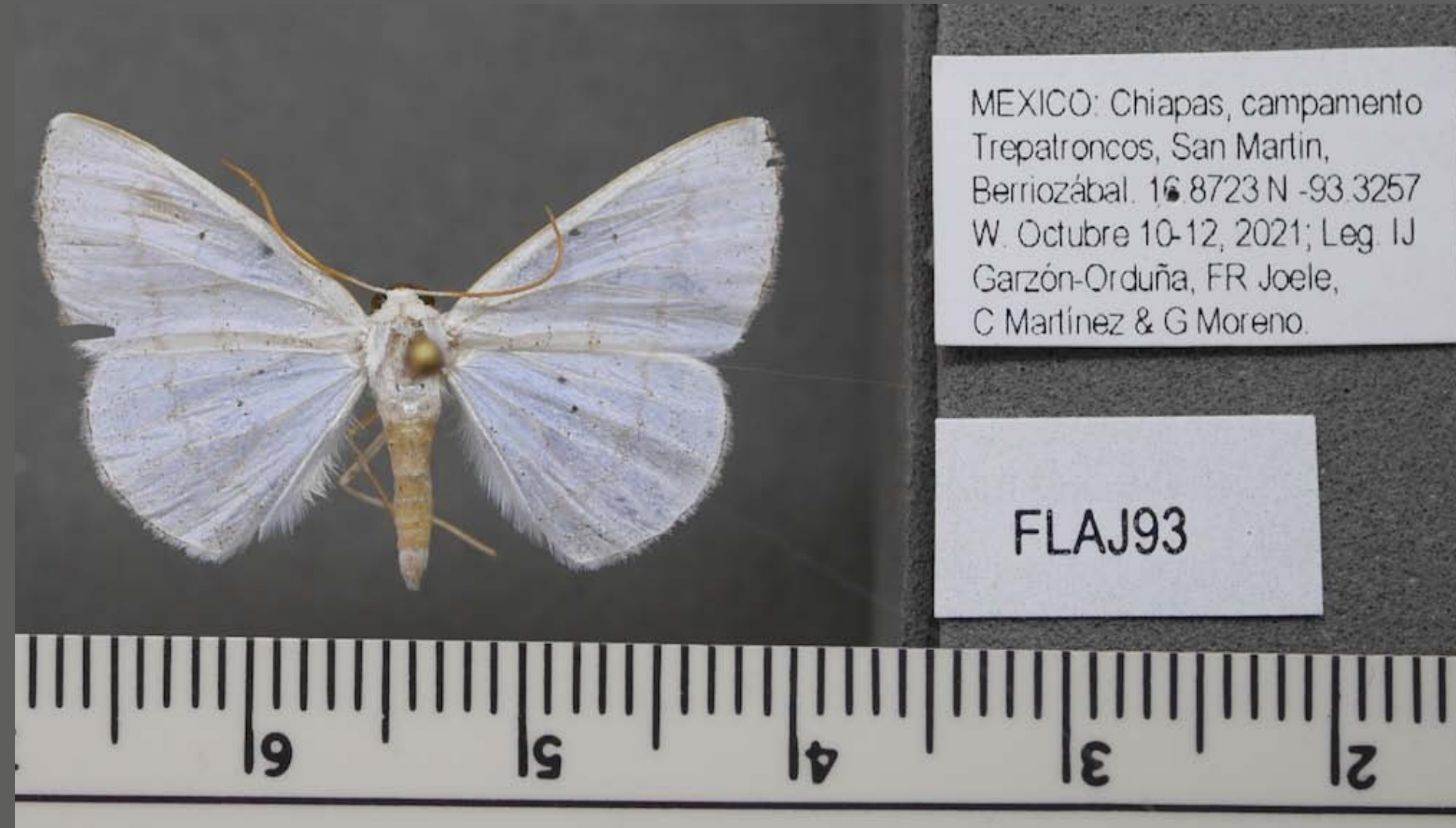
Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 705

Species: *Lomographa candida* (Schaus)

Locality: Mexico



Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Type

Locality: Borneo



Voucher specimen

recovered UCE loci: 522

Species: *Tasta micaceata* Walker

Locality: Indonesia



FLAJ148

Sample ID: BC ZSM Lep 12067
Process ID: GWORA729-08
Project: GEAAE
Institution Storing: ZSM Collection of Manfred Sommerer
Field ID: BC ZSM Lep 12067
Museum ID: BC ZSM Lep 12067
Collection Code: ZSM Lepidoptera

Country: Indonesia
Province/State: Sumatera Utara
Region/County: Sumatra sept.
Sector: Tapanuli selatan
Exact Site: Sipirok 3, 16 km NE Sipirok
Lat/Lon: 1.68333, 99.35
Elevation: 1300 m

Collector: Sommerer
Date Collected: 21-Aug-1995

Reference specimen

Deposited in NHMUK

Type status: Type

Locality: Borneo



Voucher specimen

recovered UCE loci: 877

Species: *Tasta micaceata* Walker

Locality: Philippines



FLAJ149

Sample ID:	BC ZSM Lep 18720
Process ID:	GWORI784-09
Project:	GWORI
Institution Storing:	SNSB, Zoologische Staatssammlung Muenchen
Field ID:	BC ZSM Lep 18720
Museum ID:	BC ZSM Lep 18720
Collection Code:	SNSB-ZSM-LEP

Country:	Philippines
Province/State:	Central Luzon
Region/County:	Aurora; Luzon or.
Sector:	Sierra Madre
Exact Site:	15 km W Dibulo
Lat/Lon:	16.55, 122.217
Elevation:	650 m

Collector:	J. Lourens
Date Collected:	27-Sep-2008

Reference specimen

Published in Brehm *et al.* 2019

Type status: Syntype

Locality: Ecuador



Voucher specimen

recovered UCE loci: 594

Species: *Aplogompha lafayi* (Dognin)

Locality: Bolivia



R. Cristal Mayu
Chapare, BOLI
1949
1000-2000 M.
Luis E. Pena-G.

Aplogompha
lafayi
Dogn.

CUIC
000055932

FLAJ145

Reference specimen

Deposited in Smithsonian

Type status: Type

Locality: Mexico



Jalapa,
Mex.

*Aplogompha
chotaria*
type - Schaus

Type
No. 12346
U.S.N.M.

Collection
WmSchaus

Photos available on
<https://collections.nmnh.si.edu/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 703

Species: *Aplogompha chotaria* Schaus

Locality: Mexico



Reference specimen

Available in BOLDSYSTEMS

Type status: Non-type

Locality: USA



Photo available in
<https://www.boldsystems.org/>

Voucher specimen

recovered UCE loci: 752

Species: *Iridopsis defectaria* (Guenée)

Locality: Mexico

