



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE PELIDNOTINA (COLEOPTERA:
MELOLONTHIDAE) CON ÉNFASIS EN LA POSICIÓN DE
PLATYRUTELA BATES Y *CHIPITA SOULA*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta

Lourdes Jocelyn Jacinto Estanes

Directores

Dr. Andrés Ramírez Ponce
Dr. Juan José Morrone Lupi

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2021



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE PELIDNOTINA (COLEOPTERA:
MELOLONTHIDAE) CON ÉNFASIS EN LA POSICIÓN DE
PLATYRUTELA BATES Y *CHIPITA SOULA*

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta

Lourdes Jocelyn Jacinto Estanes

Directores

Dr. Andrés Ramírez Ponce

Dr. Juan José Morrone Lupi

Tutores

Dr. Arturo Estrada Torres

Dr. Alejandro Valdez Mondragón

Dra. Sara López Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2021

FINANCIAMIENTO

El trabajo de tesis se realizó en el Laboratorio Regional de Biodiversidad y Cultivo de Tejidos Vegetales (LRCTV), del Instituto de Biología de la UNAM sede Tlaxcala, y el Centro Tlaxcala Biología de la Conducta (CTBC), de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Los recursos para la elaboración de este trabajo provienen del fondo del proyecto: Beca Nacional de Maestría CONACyT 931338, otorgada a Lourdes Jocelyn Jacinto Estanes.

La Maestría en Ciencias Biológicas está registrada en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional y pertenece al Padrón Nacional de Posgrados de calidad (PNPC).



COORDINACIÓN POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que Lourdes Jocelyn Jacinto Estanes realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: “Sistemática filogenética de Pelidnotina (Coleoptera: Melolonthidae) con énfasis en la posición de *Platyrutela* Bates y *Chipita* Soula”.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., ENERO 11 DE 2021

DR. ARTURO ESTRADA TORRES

DR. ANDRES RAMÍREZ PONCE

DR. ALEJANDRO VALDEZ MONDRAGÓN

DRA. BÁRBARA CRUZ SALAZAR

DRA. SARA LÓPEZ PÉREZ



AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT, por la beca de posgrado () otorgada durante la realización de este trabajo

Agradezco a mis codirectores Andrés Ramírez Ponce, Juan José Morrone Lupi y a mi comité integrado por los doctores Arturo Estrada Torres, Alejandro Valdez Mondragón, Sara López Pérez, por sus valiosas aportaciones, dedicación y tiempo de igual manera a la doctora Barbara Cruz Salazar por formar parte de mi jurado, por sus comentarios y aportes.

A Daniel Curoe y Matthias Seidel, así como a las colecciones institucionales: Colección Zoológica, Universidad Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (CEMT), Colección Regional de Entomología Tlaxcala (CRTX), Colección Nacional de Insectos (CNIN), Museo de Historia Natural de Berlín, Zoologisches Museum für Naturkunde der Humboldt Universität, Berlin (ZMHB), Colección Zoológica, Universidad Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (CEMT), por el préstamo de los ejemplares que fueron revisados para desarrollar esta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco de manera infinita a mis padres por apoyarme en cada paso, gracias a ustedes por lo que soy, a mis hermanos Daniel, Verónica y Roció por ser el mejor ejemplo, y el apoyo incondicional que siempre he tenido.

Agradezco a Luis por el cariño, por creer, alentarme, por estar ahí para mí en todo momento y compartir su tiempo.

A mis amigos de siempre Manuel, Eli, Ana, y a los que me encontré en el camino Mario, Salma, Alma, Abraham, Erick Antonio y Romina por su apoyo a la distancia, y por los buenos momentos a su lado.

Agradezco a cada persona que de manera directa o indirecta me ayudo a llegar hasta este momento.

RESUMEN

La subtribu Pelidnotina es un grupo formado por 27 géneros y 420 especies exclusivas de América, con especies ecológicamente importantes como herbívoros, polinizadores y bioindicadores, las cuales exhiben una gran variedad de formas morfológicas, algunas con estructuras hiperdesarrolladas. Muchas de estas especies tienen requerimientos muy especializados de hábitat y son negativamente impactadas por la deforestación, lo que reduce, aísla y pone en riesgo a sus poblaciones. Los Pelidnotinos presentan una complicada taxonomía, ya que de 24 de sus 27 géneros se tiene duda sobre sus afinidades, de 11 su pertenencia a la subtribu y de al menos 5 géneros se tiene en duda su monofilia, sin embargo, a la fecha no existen trabajos filogenéticos que aborden el problema. Un ejemplo son los géneros *Chipita* Soula (Pelidnotina) y *Platyurutela* Bates (Anticheirina) que, a pesar de pertenecer a dos subtribus diferentes, presentan caracteres morfológicos y ecológicos únicos entre los 70 géneros que componen a las dos subtribus. El objetivo del trabajo fue poner a prueba la monofilia de Pelidnotina, y conocer las afinidades evolutivas entre sus géneros, con énfasis en *Chipita* y *Platyurutela*, mediante un análisis filogenético morfológico con 29 géneros y 43 especies, incluyendo seis grupos externos y haciendo pruebas con el mismo peso y pesos implícitos en los caracteres.

Se realizó una búsqueda heurística con 60 terminales y 305 caracteres discretos (211 binarios y 94 multiestado). El análisis con el mismo peso produjo cuatro árboles igualmente parsimoniosos ($L=1683$ $CI=0.174$, $RI=0.543$), a partir de los que se obtuvo un árbol de consenso estricto ($L= 1723$, $IC= 0.175$, $IR= 0.535$), y donde se muestra a Pelidnotina como un grupo polifilético al incluir taxones con distintos ancestros. La búsqueda con pesos implicados ($k=21.005860$) generó un solo árbol con un ajuste de 51.04385, índice de consistencia de 0.171, un índice de retención de 0.523 y una longitud de 1822 ($FIT= 51.04385$, $IC=.171$, $IR=.523$, $L=1822$).

El análisis filogenético muestra que ninguna subtribu de Rutelini es monofilética, por lo que los criterios morfológicos, y definiciones supraespecíficas tienen implicaciones incluso fuera de Pelidnotina. Géneros como *Oogenius* Solier, *Homothermon* Ohaus, y *Chipita* Soula quedan excluidos de Pelidnotina, *Chipita* se ubica dentro de Anticheirina como género hermano

de *Platyrotela* Bates. Los géneros como *Ectinoplectron* y *Catoclastus*, o *Moronius* y *Parhoplognathus*, se observan como grupos hermanos respectivamente, pero fuera de las subtribus principales. Este marco de referencia filogenético aporta evidencia sobre las relaciones de los géneros y su posición a nivel de subtribus, particularmente, con la posibilidad de notables cambios nomenclaturales a nivel de tribus.

Tabla de contenido

| | |
|---|----|
| I. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1.2. Superfamilia Scarabaeoidea | 2 |
| 1.3. Familia Melolonthidae Leach, 1819..... | 4 |
| 1.4. Subfamilia Rutelinae | 4 |
| 1.6. Aspectos generales de la subtribu Pelidnotina (Burmeister 1844)..... | 6 |
| 1.8. Contexto sistemático de la subtribu Pelidnotina | 8 |
| 1.9. Sistemática filogenética..... | 14 |
| II. ANTECEDENTES | 16 |
| III. JUSTIFICACIÓN | 19 |
| IV. HIPÓTESIS..... | 21 |
| V. OBJETIVOS..... | 22 |
| 5.1. General | 22 |
| 5.2. Particulares | 22 |
| VI. MATERIALES Y MÉTODO | 23 |
| 6.1. Ejemplares de estudio..... | 23 |
| 6.2. Muestreo de terminales | 24 |
| 6.3. Análisis morfológico | 27 |
| 6.4. Codificación de caracteres | 35 |
| 6.5 Caracteres morfológicos codificados para análisis filogenético | 36 |
| 6.6. Análisis filogenético..... | 52 |
| VII. RESULTADOS | 54 |
| 7.1. Análisis de caracteres | 54 |
| 7.2. Análisis filogenético..... | 55 |
| 7.4. Análisis por clados en el árbol con pesos implícitos | 61 |
| VIII. DISCUSIÓN..... | 67 |
| IX. CONCLUSIONES | 74 |
| X. REFERENCIAS | 86 |
| XI GLOSARIO | 97 |

I. INTRODUCCIÓN

El orden Coleoptera es un grupo monofilético cuya principal sinapomorfía es que los adultos presentan un par de alas endurecidas llamadas élitros que protegen un segundo par de alas membranosas utilizadas para el vuelo (Costa 2000). Conjuntamente, las alas membranosas y los élitros recubren el abdomen (Ochoa-García y cols. 2019).

Los escarabajos presentan una gran diversidad morfológica, y la mayoría de las especies son tan poco conocidas, que resulta difícil estimar cuántas especies existen realmente (Footit y Adler 2009). La extraordinaria diversidad de los escarabajos se ha atribuido principalmente a la radiación adaptativa de escarabajos herbívoros especializados que se alimentan de la floración de plantas (angiospermas), sin embargo, la evolución de la herbivoría y sus impactos en la diversificación de este grupo siguen siendo poco conocidos (McKenna y cols. 2019).

Su amplia variedad de formas y tamaños se relaciona con la gran diversidad de hábitats y nichos ecológicos que ocupan, ya que han sido sumamente exitosos colonizando diferentes tipos de ecosistemas, desde áreas terrestres hasta cuerpos de agua dulce lo que hace de ellos un grupo de importancia biológica y ecológica fundamental para evaluar la calidad de los ecosistemas y su conservación (Ochoa-García y cols. 2019).

Dentro de sus principales relevancias ecológicas destaca la polinización; plantas de zonas templadas y tropicales son polinizadas principal o exclusivamente por coleópteros (Ollerton, 1999) En algunos ecosistemas como los bosques nublados, más del 45% de las palmeras y las hierbas depende de los escarabajos para la polinización (Footit y Adler 2009). Además, estos insectos tienen un significado cultural para las sociedades de todo el mundo que va desde alimento por su alto contenido proteínico, hasta la ornamentación (Footit y Adler 2009).

Respecto a su diversidad, es el grupo de insectos más diverso, con más de 420,000 especies descritas, que constituye el 25% de todas las especies animales en el planeta (Zhang y cols. 2018). En Latinoamérica se conocen 129 familias, 6,704 géneros y 72,479 especies (Costa

2000). Para México se reconocen 114 familias, lo que equivale al 88.37% de las conocidas para Latinoamérica (Navarrete 2004). A pesar de esta riqueza en la región, el conocimiento que se tiene de los coleópteros mexicanos ha sido contrastante; muchos especialistas se dedican al estudio de algunas pocas familias como Scarabaeoidea, Melolonthidae, Curculionidae, Passalidae, Phengodidae, Cerambycidae y Staphylinidae (Ordóñez 2005), mientras que otras familias como Carabidae, Nitidulidae y Elateridae han recibido poca atención (Navarrete 2004).

1.2. Superfamilia Scarabaeoidea

Según la clasificación propuesta por Endrödi (1966), la superfamilia Scarabaeoidea está representada por las familias Lucanidae, Passalidae, Scarabaeidae, Trogidae y Melolonthidae (Deloya y cols. 2007). Los coleópteros de la superfamilia Scarabaeoidea son un grupo notablemente abundante (Král y Batelka 2017), ya que pertenecen a uno de los grupos más diversos y conocidos del orden Coleoptera (Piera y López 2000). Este grupo incluye aproximadamente 35,000 especies descritas a nivel mundial (Neita 2011), de las cuales 1,713 se han registrado para México (Delgado y Márquez 2006).

De manera recurrente como en tantos otros grupos zoológicos, las familias más diversas representan una mayor dificultad taxonómica y por lo tanto son las menos conocidas a cualquier escala geográfica (Alonso 2015). Sin embargo, la superfamilia Scarabaeoidea es uno de los grandes grupos del orden Coleoptera y uno de los taxones de la clase Insecta mejor conocidos del mundo y de México (Delgado y Márquez 2006). Algunas de las características más importantes que pueden explicar su amplio estudio es que son muy abundantes, contienen muchas de las especies más grandes del mundo, otras con notable desarrollo hipertrofiado en mandíbulas, cuernos, y patas por la selección natural, por lo que han sido un modelo de estudio en estos temas, y también son relativamente fáciles de coleccionar. Muchos grupos presentan colores notablemente llamativos, y además de la importancia ecológica como degradadores de material orgánica y polinización, tienen importancia forestal, médica, pecuaria y agrícola (Morón 2003)

Esta superfamilia muestra una extraordinaria variación de formas, así como una plasticidad ecológica amplia, han colonizado una gran variedad de hábitats, que van desde zonas

áridas hasta selvas tropicales y del nivel del mar a zonas alpinas, y por ello su alimentación, ciclos biológicos y comportamientos son de igual forma variada (Morelli 2000). Dentro de la gran diversidad de hábitos alimenticios destacan los herbívoros, fungívoros, necrófagos coprófagos, saprófagos, carnívoros e incluso algunos son mirmecófilos, termitófilos o ectoparásitos (Král y Batelka 2017). Además, algunos escarabajos de esta superfamilia presentan cuidados parentales y sociabilidad (Jameson y Ratcliffe 2002). Se encuentran en todos los hábitats continentales, insulares y algunos lénticos, excepto ambientes con hielos perennes, y desde el edafón hasta el dosel (Král y Batelka 2017). Su ciclo de vida es usualmente anual o bianual, pocos son bivoltinos o trianales (Král y Batelka 2017).

La gran cantidad de relaciones biológicas que tienen las especies de Scarabaeoidea, su abundancia, diversidad, amplia distribución y buen nivel de conocimiento taxonómico, justifican plenamente las propuestas para emplearlos como indicadores ecológicos y biogeográficos durante estudios básicos o aplicados para evaluar el estado de equilibrio y conservación de los ecosistemas donde son abundantes, o para determinar el valor de importancia de una región como refugio faunístico, parque natural o reserva de la biosfera (Yañes y Morón 2010). Además son modelo en estudios evolutivos sobre diversificación fenotípica, como es el caso de las estructuras hiperdesarrolladas para ilustrar las implicaciones de una aproximación combinada entre la funcionalidad estructural y la historia en el estudio de la adaptación (Moczek 2007), como lo son los escarabajos con cuernos que presentan este tipo de morfologías exageradas y se han utilizado como modelo clave (Álvarez y cols. 2013). Sin embargo, gracias a las estructuras hiperdesarrolladas, su tamaño y rareza, son utilizados en la orfebrería, y muy valorados por los coleccionistas, siendo el tráfico ilegal una de las actividades que más perjudica y pone en riesgo la supervivencia de muchas especies, razone por la cual las poblaciones han disminuido en su ambiente natural, e incluso algunas poblaciones se han extinguido como consecuencia de la sobreexplotación irregular (Constantino 2006).

A pesar de su importancia y diversidad, la información lograda sobre las relaciones de la mayoría de los grupos y sus límites respecto a las especies catalogadas a nivel mundial, pocas veces supera el nivel morfológico descriptivo común para la taxonomía alfa, y con frecuencia las referencias geográfico-ecológicas son imprecisas (Morón 2000).

1.3. Familia Melolonthidae Leach, 1819

Los miembros de esta familia (*sensu* Endrödi, 1966) se caracterizan porque su maza antenal está formada por tres a siete lamelas brillantes con sedas dispersas, los orificios respiratorios de los últimos tres segmentos abdominales están situados cerca del borde superior de los esternitos, el cuerpo es generalmente oval y de colores diversos, entre otras características.

Esta familia presenta una distribución amplia además de una diversidad genérica y específica notable en México (Morón 1994). Se cuenta con registros para 1,179 especies en todas las entidades federativas de México, que representan el 6% de las citadas para el mundo (Morón y cols. 2014), con la mayor diversidad registrada en Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Oaxaca, Puebla y Veracruz (Morón y cols. 2014).

Las subfamilias que componen a Melolonthidae son: Melolonthinae Leach, 1819, Sericinae Kirby, 1837, Hopliinae Latreille, 1829, Euchirinae Hope, 1840, Dynastinae MacLeay, 1819 y Rutelinae MacLeay, 1819 (Cherman y Morón 2014).

1.4. Subfamilia Rutelinae

Estos escarabajos se caracterizan por su forma ovalada, el labro se produce débilmente más allá del ápice del clípeo (excepto en *Anomalacra* [Anomalini]), antena con 9 o 10 segmentos, maza antenal con 3 segmentos, escutelo expuesto, coxa anterior transversal, ápice de la mesotibia con 2 dientes; uñas tarsales en todas las patas movibles de forma independiente, uñas desiguales en longitud o tamaño y con frecuencia débilmente divididas en el ápice, 1 uña de cada par muy reducida (1 uña falta en todas las patas en *Leptohoplia* [Anomalini]), oniquio aplanado lateralmente, pigidio expuesto más allá de los ápices de los élitros (Ohaus 1934, Machatschke 1957, Machatschke 1965).

Rutelinae es la segunda subfamilia más grande de Melolonthidae, después de Melolonthinae, con la mayor riqueza en los trópicos (Da Silva y cols. 2018). A nivel mundial se han reportado 200 géneros y 5,000 especies de Rutelinae agrupadas en siete tribus: Alvarengiini Frey 1975, Anatistini Lacordaire 1856, Anomalini Streubel 1839, Anoplognathini

Macleay 1819, Geniatini Burmeister 1844, Spodochlamyini Machatschke 1965 y Rutelini Macleay 1819 (Neita 2014). En cuanto a su distribución, Spodochlamyini se encuentra solo en América Central y del Sur; Anoplognathini se encuentra en Australia y en el oeste de Centro y Sudamérica; Geniatini se distribuye en América Central y del Sur; Anomalini está ampliamente distribuida y es más diversa en el Viejo Mundo; Adoretini se distribuye exclusivamente en el Viejo Mundo, y Rutelini está ampliamente distribuida, pero es más diversa en el Neotrópico (Ratcliffe y Jameson 2005). Los adultos de la mayoría de estos escarabajos son fitófagos o antófilos, y las larvas se alimentan de las raíces o de la materia orgánica en descomposición (Jameson 1998).

1.5. Tribu Rutelini

La tribu Rutelini es una de las más diversas de la subfamilia Rutelinae, cuenta con cerca de 93 géneros y 994 especies distribuidas en casi todo el mundo (Mondaca y Valencia 2016), de las cuales 685 especies están registradas en América (Morón y Deloya 2002). Los miembros de la tribu poseen hábitos fitófagos, además exhiben una gran variedad de formas morfológicas, incluidas especies con mandíbulas agrandadas y cuernos torácicos que se desplazan hacia atrás, fémures posteriores hipertrofiados y presentan coloraciones llamativas, con tonos metálicos o mate (Jameson y Ratcliffe 2011). Su distribución es casi restringida al Nuevo Mundo. Aproximadamente el 80% de los géneros y 72% de las especies se distribuyen en esta región (Neita 2014).

Las subtribus pertenecientes a Rutelini son: Anticheirina Lacordaire 1856, Areodina Burmeister, 1844, Rutelina MacLeay, 1819, Desmonychina Arrow, 1917, Didrepanephorina Ohaus, 1918, Heterosternina Bates, 1888, Lasiocalina Ohaus, 1918, Oryctomorpha Burmeister, 1844, Parastasiina Burmeister, 1844, y Pelidnotina Burmeister, 1844 (Bouchard y cols. 2011; Ferreira y cols. 2017), con las siguientes distribuciones: Anticheirina Lacordaire se encuentra en el Neotrópico; Aerodina Burmeister en el Nuevo Mundo y África; Rutelina MacLeay, Desmonychina Arrow, Didrepanephorina Ohaus, Heterosternina Bates en el Neotrópico, desde el norte de México hasta Ecuador; Lasiocalina Ohaus, Oryctomorpha

Burmeister, Parastasiina Burmeister y Pelidnotina con distribución restringida al Nuevo Mundo (Smith y Jameson 2001).

1.6. Aspectos generales de la subtribu Pelidnotina (Burmeister 1844)

Los Pelidnotina son un conjunto notablemente heterogéneo y diverso de escarabajos que incluye especies con tonos metálicos espectaculares y estructuras hiperdesarrolladas, por lo que son usualmente conocidos como escarabajos gema, además poseen especies que son ecológicamente importantes como herbívoros, polinizadores y bioindicadores (Morón y cols. 1997) (Fig. 1).



Figura 1. *Chrysina macropus* en una pantalla de trampa de luz, Tehuacán México.

Este grupo está formado por 420 especies pertenecientes a 27 géneros con marcado dimorfismo sexual y notable belleza (Moore y cols. 2017). Algunas especies de los géneros como *Pelidnota* Mac Leay, 1819; *Chrysina* Kirby, 1827; *Plusiotis* Burmeister, 1844 y *Chrysophora* Dejean, 1821 han sido usados en ornamentación y joyería (Moore y Jameson 2013), además de registros de entomofagia por parte de grupos étnicos en México (Ramos y Moreno 2004).

La distribución de Pelidnotina es restringida a América, con una mayor diversidad de especies entre los 1,000 y 2,000 msnm (Morón 1991). Muchas de sus especies tienen

requerimientos de hábitat muy especializados, distribuciones muy restringidas o microendémicas, y como algunas especies son de gran tamaño, es posible que sus ciclos de vida sean bianuales, por ello, son impactadas negativamente por la deforestación y el tráfico, reduciendo y aislando a las poblaciones (Morón 1991).

1.7 Morfología de Pelidnotina

A la fecha los caracteres que definen a la subtribu son: sutura frontoclipeal incompleta en la porción central, falta de membrana en el borde elitral, borde externo de las mandíbulas redondeado o con un dentículo preapical, labro en posición horizontal con respecto al clípeo y sinuado en el ápice; el margen basal del pronoto completo o solo ligeramente interrumpido en la parte media, todas las uñas sencillas, protarsómeros que son subcilíndricos y carecen de sedas ventrales, espolón protibial en posición apical y el espiráculo terminal sobre la sutura pleural, se distinguen por la uña protarsal interna que es más ancha que la uña externa y puede o no poseer un tubérculo interno pequeño (Moore y cols. 2017).

Sus larvas están descritas para muy pocos géneros como *Pelidnota*, *Homonyx* y *Chrysina* (Moore y cols. 2017). De manera general, presentan un cuerpo robusto arqueado, de color blanco lechoso, patas amarillentas dirigidas hacia adelante, tegumento liso, labro asimétrico, antenas con cuatro artejos y mandíbulas ensanchadas y cortas (Morelli 1996), se distinguen por presentar la mandíbula izquierda con tres dientes bien definidos en el área inclusiva (Morón y cols. 1997).

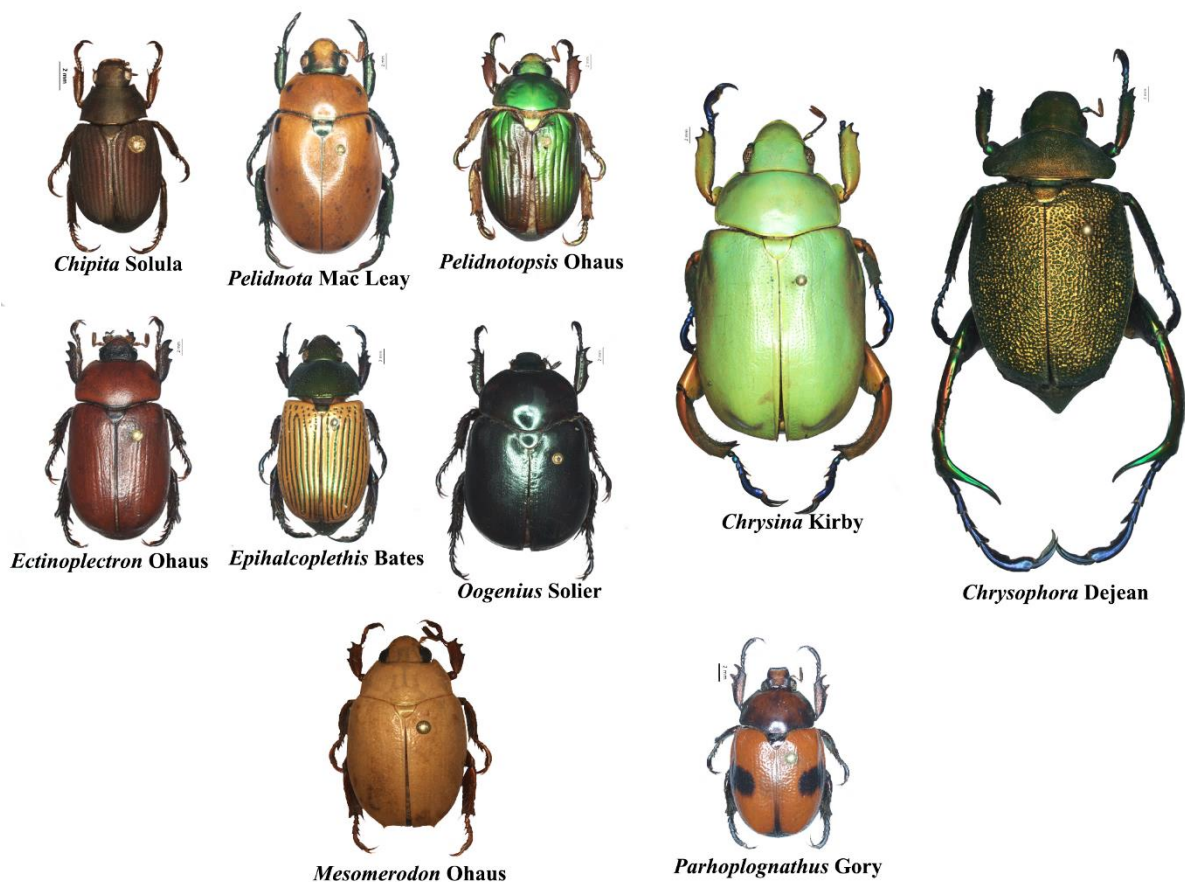


Figura 2. Fotografías de escarabajos pertenecientes a Pelidnotina.

1.8. Contexto sistemático de la subtribu Pelidnotina

Desde la propuesta inicial de Pelidnotina por Burmeister (1844), originalmente denominada Pelidnotidae, se han discutido y dudado ampliamente respecto a las posiciones de varios de sus géneros. En la clasificación inicial se incluyó a cinco géneros, aunque también creó otros grupos en el mismo nivel como Chrysophoridae y Areodidae, géneros que después serían transferidos a Pelidnotidae (Moore y cols. 2017). Las claves de los géneros de Pelidnotina fueron creadas por Bates (1904) y Ohaus (1934b). El trabajo póstumo de Bates (1904) se basó casi exclusivamente en especímenes disponibles para él provenientes del Museo de Historia Natural

de Londres (BMNH). Debido a que esta recopilación no contenía todos los taxones descritos, la revisión y la clave están incompletas. Las claves de los géneros y grupos de especies que proporcionó Ohaus (1934b) no son adecuadas para la identificación confiable de estos escarabajos a nivel de géneros (Moore y cols. 2017).

Posteriormente, en un estudio filogenético enfocado principalmente a Rutelina, Jameson (1998) invalidó la subtribu Pelidnotina, aunque el muestreo fue considerablemente pobre porque fue tratado como uno de los grupos externos, y sólo incluyó a cinco de sus 27 géneros.

En épocas recientes, destaca el trabajo de Soula (2002, 2006, 2008, 2009 y 2010), quien fue un prolífico estudioso del grupo, pero quizá por su formación académica dentro de las ciencias matemáticas, y su falta de formación biológica, sus trabajos han sido ampliamente cuestionables. Sus criterios morfológicos y taxonómicos son altamente subjetivos, tanto que la opinión general es que su propuesta clasificatoria es autoritaria, y por ello, se duda de la validez de muchas de sus especies y géneros descritos (Moore y Jameson 2013, Moore y cols. 2014, 2017).

Problemas posteriores inciden en la taxonomía y posición dudosa de algunos de los géneros. Moore y cols. (2017) mencionan que las descripciones hechas por Soula (2006) carecen de información sobre la clasificación a nivel superior (por ejemplo, *Patatra* Soula, *Pachacama* Soula y *Homeochlorota* Soula, entre otros), ya que no se asignaron claramente a una subtribu de Rutelini en el momento de su descripción. Según diversos autores, los criterios morfológicos y taxonómicos de Soula (2002, 2006, 2008, 2009 y 2010), con los que fundamentó sus clasificaciones se basan en un número muy limitado de especímenes (a menudo solo holotipos), carecen de datos de distribución generalizados y, antes de su muerte en 2012, la mayoría de los holotipos de especies nombradas por él no estaban disponibles para un estudio general porque se depositaron en su colección personal (Moore y cols. 2017). Además, las obras de Soula fueron escritas en un estilo inusual para el trabajo científico, y debido a que su trabajo se publicó en partes, sus tratamientos incluyen una mezcla de muchos géneros que no fueron organizados de manera sistemática. Él mismo reconoció que su clasificación no estaba basada en grupos

monofiléticos, pero quizá mantuvo esta clasificación a la espera de futuros estudios (Moore y cols. 2017).

El consenso general es que Pelidnotina no es un grupo natural, pero el nombre ha preferido mantenerse, y se ha expresado esto tácitamente, como un argumento a favor de la estabilidad nomenclatural (Moore y cols. 2017). Claros ejemplos de la problemática clasificatoria de muchos de los géneros pertenecientes a Pelidnotina son los que se comentan a continuación.

Parhoplognathus Ohaus, 1915. Este género contenía cuatro especies de Brasil y una de México, sin embargo, varios caracteres morfológicos (además de la distribución disyunta), proporcionaron razones para transferir la especie mexicana al nuevo género monotípico *Chipita* Soula (2008). Por otra parte, las similitudes entre *Chipita* (Pelidnotina) y *Platyrutela* Bates (Anticheirina) han generado un problema muy particular, ya que a pesar de que este último pertenece a otra tribu, se considera que las especies de ambos géneros comparten características morfológicas únicas entre los 43 géneros de Anticheirina y los 27 de Pelidnotina, como la protibia con dos dentículos externos, el palpo mandibular con sulcus horizontal, el clípeo cuadrado con el ápice elevado, el pronoto más ancho en la base, y las uñas simples en ambos sexos. Asimismo, ambas especies tienen hábitos psamófilos inusuales, relacionados con el desarrollo de las larvas en los troncos muertos de las dunas costeras de las costas de México y Centroamérica (Morón y cols. 1997; Mora y cols. 2018).



Figura 3. Distribución de los géneros *Parhoplognathus* Gory, *Chipita* Soula y *Platyrutela* Bates.

Homothermon Ohaus, 1898. Este género incluye 4 especies. Según el autor, está estrechamente relacionado con *Thyridium* Burmeister colocándolo en un inicio en la subtribu Anticheirina. En 1904, Bates omite el género y a *H. praemorsus* (Burmeister), que en ese momento estaba clasificado como *Strigidia praemorsus*, a pesar de haber tratado a *Strigidia* como un género válido. En 1918 en el *Coleopterorum Catalogus*, Ohaus lo ubica en la subtribu Pelidnotina. Soula (2008) menciona que el género “se acerca” a Pelidnotina y podría estar relacionado con *Plesiorutela* Jameson. La recomendación es que investigaciones futuras

examinen las relaciones de *Homothermon* dentro de un amplio contexto de los Rutelini (Moore y cols. 2017).

Chalcoplethis Burmeister, 1844. Autores como Bates (1904), Ohaus (1934b) y Hardy (1975) consideran que este género debe incluir un amplio grupo de especies, sin embargo, para Soula (2006), sólo está representado por *C. kirbii* Gray, y erige al género *Epichalcoplethis* para acomodar las dieciséis especies restantes. Las relaciones de estos géneros deben estudiarse y ubicarse dentro del contexto más amplio de los géneros de Rutelini (Moore y cols. 2017).

Plusiotis Bates, 1888. Está compuesto por 22 especies, originalmente separado de *Chrysina* Kirby, con distribución en América Central. Bates (1888) menciona características diferenciales entre ambos géneros como son: en el caso de los machos, un enorme desarrollo de los apéndices posteriores en *Chrysina* (ausente en *Plusiotis*, excepto por una protuberancia en el extremo interno de la coxa posterior, que es desarrollada en mayor grado en los machos). A pesar de la clasificación de Bates, Hawks (2001) sinonimizó *Plusiotis* y *Pelidnotopsis* con *Chrysina*, basado en datos moleculares y morfológicos nunca publicados. Sin embargo, Soula (2008) revalida el género *Pelidnotopsis* afirmando que este género se encuentra filogenéticamente más relacionado con *Pelidnota* que con *Chrysina*, y, sin embargo, pese a toda la evidencia, Moore y Jameson (2013), vuelven a considerar la propuesta de Hawks sin importar la falta de evidencia y rigor científico.

Morón y Nogueira (2016) se refirieron a la falta de datos morfológicos y análisis moleculares publicados para respaldar la sinonimización de *Plusiotis* y *Pelidnotopsis* Ohaus bajo *Chrysina* por Hawks (2001), y revalidan a *Plusiotis*. Sin embargo, en el catálogo más reciente de Pelidnotina, estos argumentos y cambios nomenclaturales se vuelven a omitir validando la sinonimia de Hawks para generar una supuesta estabilidad en el grupo (Moore y cols. 2017).

Eremophygus Ohaus, 1910. Es un grupo heterogéneo, probablemente parafilético (Smith y Jameson 2001) que incluye seis especies muy raras. Tiene posiblemente relaciones de parafilia con los géneros *Oogenius* Solier, 1851, *Microogenius* Gutiérrez, 1951, *Peruquime* Mondaca y Valencia, 2016 y *Lasiocala* Ohaus, 1918, lo que dificulta la comprensión de la

biodiversidad del grupo. En el más reciente catálogo y revisión de géneros de Pelidnotina (Moore y cols. 2017), no se discutió el contexto del mismo dentro de los Rutelini.

Microogenius Gutiérrez, 1951. Previamente estaba considerado como subgénero de *Oogenius* Solier, 1851 debido a la similitud morfológica con algunas de sus especies. Este género posee caracteres morfológicos presentes en géneros de la subtribu Lasiocalina como *Lasiocala* Blanchard, 1851, y *Pseudochlorota* Ohaus, 1905, lo que podría indicar relaciones filogenéticas cercanas entre estos géneros (Mondaca 2019).

Homeochlorota Soula, 2006. Es un género monotípico que, en apariencia morfológica general, podría confundirse con *Chlorota lavicollis* Bates, pero se ha sugerido que se requieren análisis para examinar las relaciones con los géneros *Chlorota*, *Lasiocalina* y *Pelidnota* (Moore y cols. 2017).

Microogenius Gutiérrez, 1951. La historia nomenclatural de este género es bastante complicada. En un principio fue considerado miembro de la subtribu Lasiocalina, y en la actualidad se considera dentro de la subtribu Pelidnotina, en donde al parecer, está estrechamente relacionado con *Eremophygus* y *Oogenius* Ohaus. Moore y cols. (2017) indican que se debe realizar un análisis filogenético para evaluar la validez de este género, así como su relación con *Microogenius*, *Oogenius*, *Eremophygus* y *Lasiocala*.

Neogutierrezia Martínez, 1953. Este género no encaja claramente en ninguna de las subfamilias conocidas de escarabajos fitófagos como están definidas actualmente (es decir, Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae y Cetoniinae). Ocampo y cols. (2010) sugirieron con evidencia molecular que el género está estrechamente relacionado con los miembros de Rutelinae (Scarabaeidae), y por ello se transfirió de Melolonthinae (Pachydemini) a Rutelinae (Rutelini). Sin embargo, por la reciente descripción de *Peruquime* y su comparación con *Eremophygus*, se tienen evidencias morfológicas de considerarlos en Pelidnotina, aunque ambos son géneros atípicos, y su inusual morfología lo convierte en uno de los géneros más extraños de la subfamilia Rutelinae (Mondaca y Valencia 2016).

Homonyx Guérin-Méneville, 1839. Ohaus (1915) comentó sobre la evolución y las afinidades de *Pseudogeniates*, *Parhomonyx* y *Homonyx*, y consideró que *Parhomonyx* era una "etapa intermedia" que "condujo de *Homonyx* a *Pseudogeniates*".

Además de estos problemas taxonómicos existe también un desconocimiento de las relaciones filogenéticas de la mayoría de los géneros. Moore y cols. (2017) mencionan que *Catoclastus* Solier, 1851, *Chrysophora* Dejean, 1821, *Epichalcoplethis* F. Bates 1904, *Homonyx* Guérin-Méneville, 1839, *Hoplopelidnota* F. Bates, 1904, *Oogenius* Solier, 1851, *Pachacama* Soula, 2006, *Patatra* Soula, 2008, *Pelidnota* MacLeay, 1819, *Peruquime* Mondaca & Valencia, 2016, y *Xenopelidnota* F. Bates, 1904 requieren análisis filogenéticos para esclarecer sus relaciones.

1.9. Sistemática filogenética

Dentro de la biología comparada, la sistemática se ha convertido en un campo disciplinario dinámico, con un auge notable y en constante desarrollo, sin embargo, hoy en día la biodiversidad global del planeta es sólo parcialmente conocida, por lo que la construcción de bases de datos de colecciones científicas es necesaria para el entendimiento de la biodiversidad en los ecosistemas y los efectos de los cambios ambientales en la biota (Contreras y cols. 2007).

Muestra de esto son las filogenias, que son útiles para organizar el conocimiento de la biodiversidad y desarrollar una concepción precisa de la totalidad de la historia evolutiva (Baum 2008). Debido a esto, entender y preservar la biodiversidad requiere colaboración y esfuerzos de todas las disciplinas biológicas, no obstante, se pueden documentar todos los elementos de la biodiversidad, pero solo puede formular estrategias para su preservación, cuando los elementos se estudian junto con información sobre sus interacciones, dentro de un marco evolutivo (Brooks, y cols. 1992). Por todo lo anterior una tarea importante en sistemática es el reconocimiento de los grupos monofiléticos (naturales) y el establecimiento de hipótesis de relaciones genealógicas entre ellos (Amat y Escobar 2000), que deben ser traducidas en clasificaciones naturales (Morrone 2013).

La sistemática promueve un panorama general de la biodiversidad; por una parte, identificando, describiendo y nombrando especies y taxones supraespecíficos y por otra, ayudando en la reconstrucción de la historia evolutiva de los seres vivos y promoviendo la interpretación en áreas como la biogeografía, ecología, o paleontología (Morrone 2013). Además, es la base de todos los estudios relevantes sobre biodiversidad, ecología, manejo de plagas, medicina, pesca, etc. (Narendran 2008).

Finalmente, los estudios sistemáticos pueden ser usados para predecir propiedades de taxones nuevos o poco conocidos, promoviendo clasificaciones que permitan generar relaciones filogenéticas (Morrone, 2013), ya que existe la necesidad, así como la posibilidad real para desarrollar un vínculo productivo entre filogenética y biología global (De Luna y cols. 2005). El conocimiento filogenético se expande rápidamente y ahora se puede utilizar para orientar y mejorar estudios, incluidos los de cambio climático global, que conciernen a rasgos funcionales evolucionados de los organismos por lo que también es de gran interés el diseño de las herramientas de filoinformática que son necesarias para aplicaciones prácticas a escala global (Edwards y cols. 2007).

II. ANTECEDENTES

Burmeister (1844) erigió Pelidnotidae para incluir a cinco géneros, aunque también creó otros grupos en el mismo nivel como Chrysophoridae y Areodidae, que después serían transferidos a la primera. Después Bates (1888) describe el género *Platyrotela* dentro de la tribu Rutelini (Scarabaeidae: Rutelinae) y durante más de 100 años no se volvió a generar información adicional sobre este taxón. Más tarde, Bates (1904) y Ohaus (1934) elaboraron claves para los géneros de Pelidnotina, que son considerados como la base de los estudios posteriores (Moore y cols. 2017).

Solís y Morón (1998) redescubren el género *Platyrotela*, así como las larvas de las dos especies, destacan los hábitos amófilos y las adaptaciones de estas larvas para desarrollarse en los trocos arrojados por el mar en las playas arenosas.

Por otra parte, en el mismo año Jameson (1998) realizó un análisis filogenético de la tribu Rutelini enfocado en la subtribu Rutelina utilizando subtribus de Rutelini como grupos externos, en donde encontró que varias subtribus son grupos monofiléticos (*Heterosternina* Bates, 1888 y *Aerodina* Burmeister), pero otras son grupos artificiales, como Pelidnotina (Smith 2006a; Bouchard y cols. 2011). Sin embargo, a pesar de esta situación, Soula (2006, 2008, 2009, 2010) continuó usando estos taxones sin un marco de referencia morfológico, y por ello, su clasificación subtribal de los Pelidnotinos es considerada como intuitiva (Moore y cols. 2017). Dentro de este grupo, Soula describió 5 géneros, cerca de 140 nuevas especies y subespecies con criterios muy heterogéneos.

En el trabajo de 2006 Soula elaboró una clave para los géneros de Pelidnotina basada en las aportaciones de Ohaus, sin embargo, omitió cinco géneros que habían sido descritos por él mismo (*Chipita* Soula, *Epichalcoplethis* Burmeister, *Pachacama*, *Patatra*, y *Sorochoa* Soula), e incluyó géneros que habían sido transferidos fuera de Rutelini o sinonimizados (*Pelidnotopsis* Ohaus, 1915 *Peltonotus* Burmeister, y *Plusiotis* Burmeister) (Moore y Jameson 2013). Adicionalmente, describe al género monotípico *Chipita* (antes *Parhoplognathus mexicanus*) y proporciona información sobre su historia natural (Soula 2008).

Posteriormente, Ocampo y colaboradores (2010) realizaron una revisión y filogenia del género *Neogutierrezia* Martínez 1953, a partir de un análisis filogenético molecular con 23 taxones incluyendo dos especies representativas de *Neogutierrezia* con el fin de aclarar la posición del género, se realizó un análisis filogenético molecular utilizando secuencias de ADNr 28S estructuralmente alineadas (segmentos de expansión D2 y D3) de 23 taxones en Scarabaeoidea, incluidas dos especies representativas de *Neogutierrezia*. Los resultados del análisis de parsimonia molecular indican que el género está estrechamente relacionado con los miembros de Rutelinae por lo tanto el género fue transferido de Melolonthinae a Rutelinae (Rutelini, Pelidnotina).

Tres años más tarde, Moore y Jameson (2013) presentaron aclaraciones a la taxonomía y nomenclatura de varias especies de escarabajos pelidnotinos (Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini), proponiendo nombres de reemplazo para nombres homónimos. Discuten además el estatus de nombres debajo de la categoría de subespecie y proveen una lista de nombres de escarabajos incorrectamente escritos (*lapsus calami*) y una lista de géneros de Pelidnotina *sensu* Soula en sus cuatro volúmenes.

Después, Mondaca y Valencia (2016) describen a *Peruquime* como género y especie nueva en la alta cordillera de los Andes, este es un género atípico, su inusual morfología lo convierte, junto con *Neogutierrezia* Martínez, en uno de los géneros más extraños de la subfamilia Rutelinae, en principio su parecido lo asemeja a representantes de la familia Melolonthidae sin embargo se estima que se trate de convergencias evolutivas resultadas de desarrollarse en ambientes áridos, con una revisión más detallada, características morfológicas lo colocan con los escarabajos Rutelinae.

Así mismo, Mondaca y Valencia (2016) realizan una revisión del género *Oogenius* Solier a partir de un análisis morfológico, donde se amplía su definición genérica y se resuelven algunos problemas nomenclaturales, proporcionando una clave de identificación e ilustraciones que facilitan el reconocimiento de las especies.

Luego, en una investigación profunda del grupo, Moore y cols. (2017) realizaron una sinopsis de los escarabajos Pelidnotinos, revisaron la historia taxonómica, presentaron una clave

para los géneros con un catálogo, datos de distribución, información de tipos con imágenes de los géneros y especies, y siguieron considerando al grupo de escarabajos Pelidnotinos como válido en el sentido de Soula, “para corregir las complicaciones nomenclaturales existentes y estabilizar la clasificación de los Rutelini superiores”, aunque conscientes de su naturaleza no monofilética.

Por otro lado, Mora y cols. (2018) registran al género *Platyrutela* por primera vez para México, extendiendo su distribución hacia el norte de las costas del Pacífico por más de 1000 kilómetros, además resaltan la importancia de la conservación y restauración de vegetación asociada a playas arenosas.

Finalmente, Mondaca (2019) revisó el género *Microogenius* Gutiérrez, en donde ahora se incluyen seis especies, proporcionaron la redescrición del género, con diagnósicos individuales, claves de identificación y registros de distribución para todas las especies conocidas con fotografías de los adultos y de las estructuras morfológicas diagnósicos. Se sinonimizó el género *Eremophygus* Gutiérrez, basado en el holotipo hembra, con el género *Microogenius* (Ohaus), basado en el lectotipo macho. El género *Microogenius* lo registran por primera vez para el altiplano de Chile y Perú con base en ejemplares de una nueva especie que había sido confundida durante mucho tiempo con *Eremophygus lasiocalinus* Ohaus.

Los estudios previos a la subtribu Pelidnotina muestran una gran problemática en cuanto a su clasificación, pues en la mayoría de los casos se desconoce sus relaciones filogenéticas y se duda en muchos otros la pertenencia a la misma subtribu, por lo que es de gran importancia realizar estudios que ayuden a la clarificación de su historia evolutiva.

III. JUSTIFICACIÓN

La sistemática posee un amplio compromiso para documentar la diversidad de los diferentes grupos biológicos. La naturaleza megadiversa justifica una cuidadosa reflexión sobre su valor intrínseco, económico, intangible y cultural (Moreno, 2005).

Esta disciplina se ha convertido en un área de gran importancia para la biología moderna, como mecanismo de deducción o comparación de hipótesis sobre la historia de diversos atributos y especies, así como de funciones, de los procesos genéticos y evolutivos (De Luna, y cols., 2005). Esto es de gran relevancia, ya que permite establecer clasificaciones biológicas naturales, basadas en el reconocimiento de grupos naturales, que son el marco de referencia para cualquier estudio biológico (Alvarado, 1990), pues permite obtener clasificaciones más estables y de mayor valor predictivo (Amat y Escobar, 2000). Estas clasificaciones a su vez, pueden permitir avances en la comprensión de patrones y procesos biogeográficos y ecológicos.

La subtribu Pelidnotina tiene una complicada historia taxonómica a nivel supraespecífico, razón por la cual es considerada como un grupo no monofilético; para algunos investigadores es parafilético (Moore y cols., 2017), y para otros, posiblemente polifilético, por la dudosa posición de muchos de sus géneros (Morón y cols. 2003). Los criterios morfológicos para asignar géneros a este grupo son considerablemente laxos, y los caracteres que definen a la propia subtribu, pueden no ser homologías.

Es por eso que el propósito de este trabajo es realizar un análisis filogenético entre géneros de Pelidnotina y subtribus relacionadas, con el fin de poner a prueba su monofila, y conocer las afinidades evolutivas entre sus géneros.

Este marco de referencia filogenético aportará evidencia sobre las relaciones de los géneros y permitirá conocer la posición de los mismos en el nivel de subtribus, lo que facilitará la comprensión de la evolución de caracteres morfológicos y diferentes patrones de expresión de caracteres homólogos y homoplásicos que han contribuido a lo largo de la inestable historia

taxonómica del grupo, y el efecto que podría tener el ambiente en la expresión de similitudes morfológicas y de hábitat por ejemplo, entre *Chipita* y *Platyrotela*.

De esta manera, se espera poder contribuir en la construcción de un esquema de clasificación más estable, con delimitaciones subtribales y genéricas más precisas, trayectorias evolutivas definidas en las series de transformación, y con implicaciones futuras en estudios sobre patrones biogeográficos, evolución morfológica y molecular, ecología, etología y conservación biológica.

IV. HIPÓTESIS

- La subtribu Pelidnotina no es un grupo monofilético.
- Los géneros *Chipita* (Pelidnotina) y *Platyrutela* (Anticheirina) son taxones hermanos.
- Los géneros *Chipita* y *Platyrutela* pertenecen a Pelidnotina.

V. OBJETIVOS

5.1. General

- Realizar un análisis filogenético de la subtribu Pelidnotina con evidencia morfológica.

5.2. Particulares

1. Poner a prueba la monofilia de Pelidnotina con evidencia morfológica y conocer las relaciones filogenéticas de sus principales géneros, con énfasis en la posición de *Chipita* Soula y *Platyrotela* Bates.
2. Poner a prueba la condición de grupos hermanos de los géneros *Chipita* Soula y *Platyrotela* Bates, así como su ubicación subtribal.
3. Conocer la relevancia de la morfología tradicional en la definición de grupos supraespecíficos en Pelidnotina con fundamento en un esquema filogenético.
4. Elaborar una propuesta clasificatoria actualizada de la subtribu Pelidnotina.

VI. MATERIALES Y MÉTODO

6.1. Ejemplares de estudio

Se obtuvieron 112 ejemplares de *Pelidnotina* y grupos externos de colecciones institucionales y privadas (Tabla 1). Los ejemplares obtenidos fueron reblandecidos con agua caliente en una parrilla eléctrica para hacer las disecciones de los apéndices orales, alas metatorácicas y genitales. Se llevaron a cabo disecciones a un total de 84 ejemplares con ayuda de un microscopio estereoscópico marca ZEISS modelo Stemi 508, Pl 10x/23. Las disecciones se realizaron con el uso de agujas de disección y pinzas entomológicas.

Los genitales y estructuras bucales fueron montados en seco sobre un cartoncillo pegados con goma entomológica, así mismo, los ejemplares se montaron en seco utilizando alfileres entomológicos.

Las fotografías se tomaron con un estereomicroscopio AXIO Zoom.V16 equipado con una AxioCam MRc5 y las imágenes se procesaron con el software ZEN 2012.

Los ejemplares se obtuvieron en préstamo de las siguientes colecciones:

- Colección Regional de Entomología Tlaxcala (CRTX). Laboratorio de Sistemática de Scarabaeoidea., Instituto de Biología, UNAM. En la actualidad esta colección cuenta con aproximadamente 8000 ejemplares en su mayoría representantes de la superfamilia Scarabaeoidea, colectadas principalmente de los estados de Oaxaca, Hidalgo, CDMX, Puebla y Tlaxcala (Mendoza y Ramírez-Ponce, 2018).
- Colección Nacional de Insectos (CNIN). Instituto de Biología, UNAM. Cuenta con más de 270,000 ejemplares. Contiene ejemplares de 98 familias, aproximadamente el 95% es de fauna mexicana, el resto pertenece a especies de Norteamérica y Centroamérica y algunos ejemplares que provienen de África y Australia. La Colección de tipos incluye 322 holotipos, 64 alotipos y 1334 paratipos de 312 especies y 20 familias, todas de especies mexicanas. (Mayorga 2020)
- Museo de Historia Natural de Berlín, Zoologisches Museum für Naturkunde der Humboldt Universität, Berlin (ZMHB). Posee una de las colecciones de escarabajos más

grandes del mundo, y es la colección más grande, rica en especies y más importante de su tipo en Alemania. Hoy comprende 6 millones de ejemplares y 130,000 especies. Además de innumerables escarabajos no preparados, la colección húmeda contiene alrededor de 50,000 larvas y pupas de escarabajos en 1,500 frascos de alcohol (Johannes 2020).

- Colección Zoológica, Universidad Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil (CEMT). Esta colección incluye la mayor colección de insectos secos en el estado de Mato Grosso. Aún posee un alcance regional para la mayoría de los grupos, con la excepción de los Coleópteros pertenecientes a la superfamilia Scarabaeoidea, que tiene un alcance mundial y una gran colección (más de 200,000 muestras preparadas e identificadas y más de 2.5 millones de muestras en preparación) (Sección de Entomología de la Colección Zoológica de la UFMT, Cuiabá).
- Colección entomológica Daniel Curoe (DCC). Su colección se centra principalmente en escarabajos Rutelini con aproximadamente 30,000 ejemplares de México, América Central y América del Sur (Ratcliffe 1998).
- Colección entomológica Matthias Seidel (MSPC). No se cuenta con información publicada.

6.2. Muestreo de terminales

Para este análisis se incluyeron 60 terminales de los cuales, 25 especies de 20 géneros pertenecen a tres subtribus de Rutelini y tres tribus de Dynastinae que integran al grupo externo, y el grupo interno está formado por 21 géneros con 35 especies de Pelidnotina, cuya diversidad total es de 27 géneros (Anexo I).

6.2.1. Selección de grupo externo

La orientación de los cladogramas y la polarización de la transformación de los caracteres están basadas en el criterio del grupo externo (Nixon 1993). La elección natural de grupo externo para el caso de Pelidnotina, son subtribus pertenecientes a Rutelini, como Areodina, Rutelina, Anticheirina para la prueba de la monofilia del grupo. Los cladogramas obtenidos se enraizaron con el género *Xyloryctes* sp de la subfamilia Dynastinae, grupo hermano de Rutelinae (Mckenna

y cols. 2015), además, se utilizaron dos generos más de esta subfamilia para la polarización de caracteres.

Tabla 1. Taxones usados en el análisis filogenético.

| SUBFAMILIA | SUBTRIBU | GÉNERO | DISTRIBUCIÓN | # sp | #sp ob. | |
|-------------------|----------------|------------------------------|-------------------------------|--|---------|---|
| Dynastinae | Oryctini | <i>Xyloryctes</i> Hope | Can-Pan | 13 | 1 | |
| | Pentodontini | <i>Orizabus</i> Fairmaire | EU, Méx | 11 | 1 | |
| | Cyclocephalini | <i>Peltonotus</i> Burmeister | ASIA | 19 | 2 | |
| Rutelinae | GRUPO EXTERNO | Anticheirina | <i>Aequatoria</i> Soula | Neotropical (Sam; Ecu). | 10 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Acraspedon</i> Waterh | Neotropical (Sam; Ecu). | 5 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Anticheira</i> Eschscholtz | Neotropical (Sam). | 5 | 3 |
| | | Anticheirina | <i>Calomacraspis</i> Bates | Méx, Gua, Nic, Pan, Col, Ven, Ecu, Bra | 3 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Chlorota</i> Burmeister | Cric, Gua, Méx | 2 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Dorysthetus</i> Blanchard | Bra | 30 | 2 |
| | | Anticheirina | <i>Macraspis</i> MacLeay | Méx, - Arg, | 42 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Parachlorota</i> Soula | Cric | 2 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Platyrotela</i> Bates | Cric, Gua, Méx | 2 | 1 |

| | | | | | | |
|-------------|---------------|--------------------------|--|------------------------------|-----|---|
| Rutelinae | | Anticheirina | <i>Ptenomela</i> Bates | Neotropical Cam; Sam: Ecu | 22 | 2 |
| | | Anticheirina | <i>Thyridium</i> Burmeister | Col, Ecu | 6 | |
| | | Anticheirina | <i>Thyriochlorota</i> Waterh | Neotropical Sam; Ecu, Car | 20 | 1 |
| | | Anticheirina | <i>Vayana</i> Ohaus | Neotropical (Sam: Ecu). | 3 | 1 |
| | | Areodina | <i>Moronius</i> Grossi y Vaz- de-Mello | Bra | 1 | 1 |
| | | Areodina | <i>Pseudocotalpa</i> Hardy | EU, Méx | 3 | 1 |
| | | Rutelina | <i>Rutela</i> Latreille | EU | 2 | 1 |
| | | Rutelina | <i>Rutelisca</i> Bates | Cam Méx, Gua | 2 | 1 |
| | GRUPO INTERNO | Pelidnotina | <i>Catoclastus</i> Solier | Per. | 3 | 1 |
| | | Pelidnotina | <i>Chalcoplethis</i> Burmeister | Bra | 2 | 2 |
| | | Pelidnotina | <i>Chipita</i> Soula | Méx | 1 | 1 |
| | | Pelidnotina | <i>Chrysina</i> Kirby | Méx, Gua | 113 | 1 |
| | | Pelidnotina | <i>Chrysophora</i> Dejean | Col, Ecu, Per | 1 | 1 |
| | | Pelidnotina | <i>Ectinoplectron</i> Ohaus | Méx | 1 | 1 |
| | | Pelidnotina | <i>Epichalcoplethis</i> Bates | Gua, Bel, Arg, Uru, Pan | 16 | 3 |
| | | Pelidnotina | <i>Homonyx</i> Guerin- <i>Meneville</i> | Arg, Bra, Bol | 14 | 5 |
| Pelidnotina | | <i>Homothermon</i> Ohaus | Bra, Arg | 4 | 2 | |

| | | | | | |
|--|-------------|-----------------------------|----------------------------|-----|---|
| | Pelidnotina | <i>Hoplopelidnota</i> Bates | Bra, Guy, Ven | 1 | 1 |
| | Pelidnotina | <i>Mecopelidnota</i> Bates | Col, Ecu, Per | 8 | 3 |
| | Pelidnotina | <i>Mesomerodon</i> Ohaus | Col, Ecu, Per, Bol | 2 | 1 |
| | Pelidnotina | <i>Oogenius</i> Solier | Arg, Chi | 7 | 2 |
| | Pelidnotina | <i>Parhoplognathus</i> Gory | Bra | 4 | 1 |
| | Pelidnotina | <i>Pelidnota</i> Mac Leay | Méx, Gua, Hon | 194 | 6 |
| | Pelidnotina | <i>Pelidnotopsis</i> Ohaus | Méx | 1 | 1 |
| | Pelidnotina | <i>Plusiotis</i> Burmeister | Méx, Cam | 44 | 1 |
| | Pelidnotina | <i>Sorocho</i> Soula | Col, Ven, Ecu, Bol, Per | 16 | 2 |

("# sp" = especies totales de cada género; "# sp ob" = especies obtenidas. Arg: Argentina, Bra: Brasil, Bel: Belice, Bol: Bolivia, Cam: Centro América, Can: Canadá Chi: Chile, Col: Colombia, Cric: Costa Rica, Ecu: Ecuador, EU: Estados Unidos, Gua: Guatemala, Guy: Guyana, Hon: Honduras, Méx: México, Pan: Panamá, Per: Perú, Sam: Sudamérica, Uru: Uruguay, Car: Carchil).

6.3. Análisis morfológico

Para la codificación de caracteres se utilizaron los criterios morfológicos basados en Morón (1986) y Holloway (2007), tomando en cuenta las estructuras marcadas en las figuras 5-12. Además, la observación y comparación de los ejemplares permitió definir caracteres diagnósticos nuevos o modificados para el análisis.

Para todos los géneros utilizados en el análisis se analizaron estructuras de la morfología externa como: Cabeza, pronoto, escutelo, élitros, proesternón, mesoesternón, proyección meso-metaesternal, metasternón, abdomen, apéndices locomotores, además se realizaron disecciones para evaluar las piezas bucales, alas metatorácicas y genitalia.

Para cada una de las estructuras se realizó una revisión bibliográfica donde se detallan características que son usadas para la descripción morfológica o inferencias filogenéticas, dentro de las cuales hubo estructuras además de las ya utilizadas en el grupo que dieron información adicional, por ejemplo:

a) Piezas bucales. Debido a su naturaleza adaptativa se espera que puedan servir para la separación taxonómica a diferentes niveles, así como proporcionar información acerca de hábitos (Gangwere 1965), ya que estas estructuras, han sido modificadas, adaptándose a diferentes modos de vida y diferentes formas de alimentación en los diversos grupos de insectos modernos (Snodgrass 1928).

b) Patas. Estas estructuras están divididas en trocánter, fémur, tibia, cinco tarsos y uñas, que a su vez tienen estructuras adicionales como sedas o proyecciones que son importantes en todos los niveles de identificación (Martínez 2005).

c) Proyección proesternal. Esta estructura es informativa para la separación de taxones a nivel tribal (Jameson 1997), por ejemplo, en el caso de clados internos de *Pelidnotina* donde presenta un margen basal.

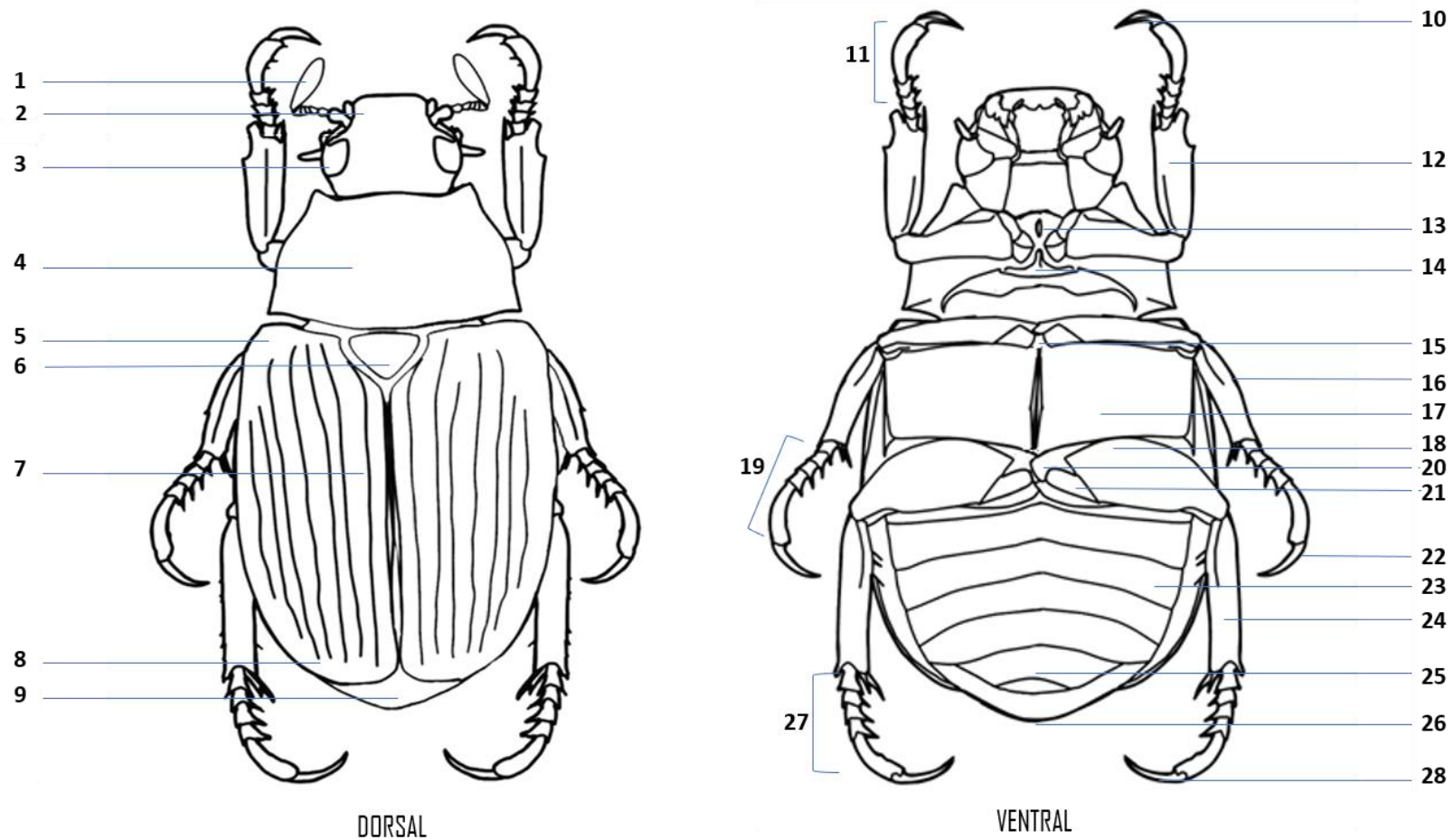


Figura 4. Morfología externa de un coleóptero adulto en vista dorsal y ventral. 1) antenas; 2) clípeo; 3) ojos; 4) pronoto; 5) callo humeral; 6) escutelo; 7) élitros; 8) callo apical; 9 y 26) pigidio; 10, 22 y 28) uñas anteriores, medias y posteriores; 11, 19 y 27) tarsos anteriores, medios y posteriores; 12, 16 y 24) protibia, mesotibia y metatibia; 13) basisternón; 14) proyección proesternal; 15) proyección meso-metaesternal; 17) metasterno; 18) metafémur; 20) metacoxas; 21) metatrocánter; 23) ventritos; 25) placa anal.

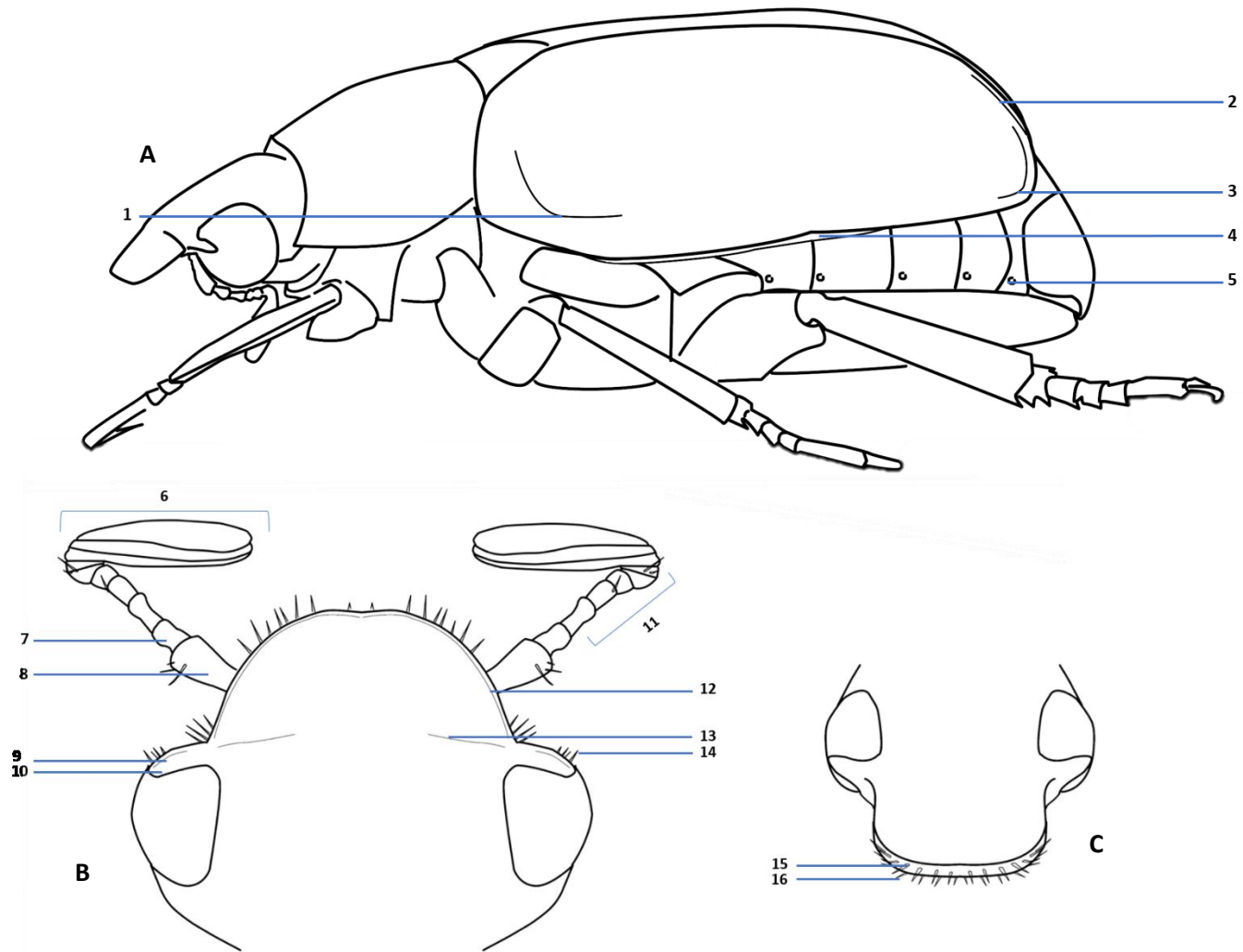


Figura 5. Morfología externa de un coleóptero adulto. A) Vista lateral, B) cabeza en vista dorsal, y C) cabeza en vista fronto-distal. 1) callos humerales; 2) sutura elitral; 3) callo apical; 4) epipleura; 5) espiráculo abdominal; 6) masa antenal; 7) escapo; 8) pedicelo; 9) quilla longitudinal del canto ocular; 10) canto ocular; 11) funículos antenales; 1-4; 12) margen externo del clipeo; 13) sutura frontoclipeal; 14) vestidura del canto ocular; 15) vestidura dorsal del clipeo; 18) vestidura ventral del clipeo.

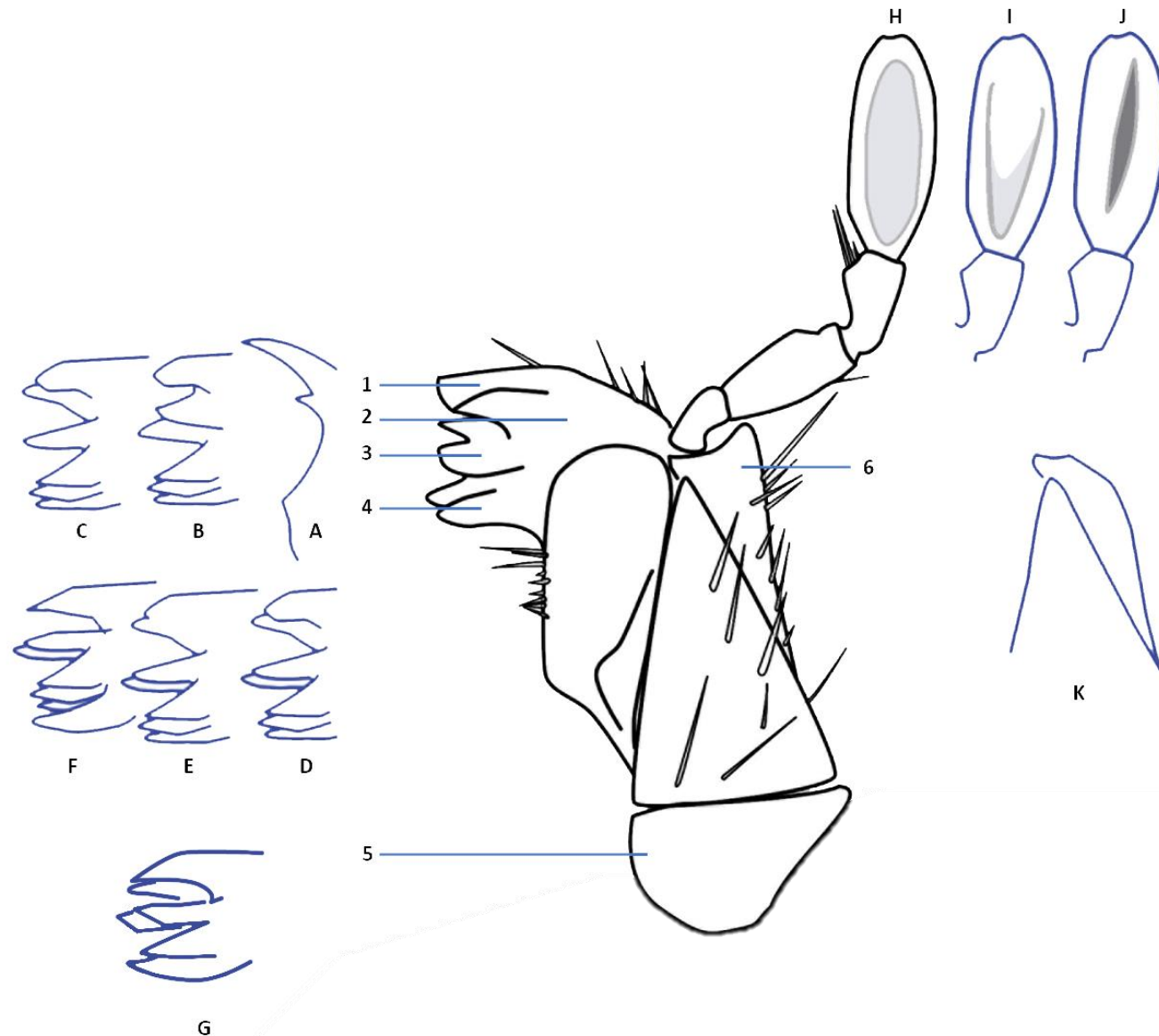


Figura 6. Piezas bucales. Maxila: 1) dientes apicales; 2) lacinia; 3) dientes medios; 4) dientes proximales; 5) esclerito estipital; 6) esclerito estipital IV angulada; Arreglo de dientes. A) 1, 1; B) 1, 2, 3; C) 2, 1, 3; D) 2, 2, 3; E) 2 fusionados, 2, 3; F) 1, 2, 3, 1; G) 2, 2, 2 Surco artejo antenal: H) amplio superficial; I) amplio profundo; J) hendido. K) Esclerito estipital IV, área apical uniforme. Mandíbula: 7) lóbulo del margen externo; 8) denticulo apical; 9) área molar; 10) quillas superiores; 11) quillas transversales medias; 12) quillas inferiores. Lobulación y dentición de mandíbula: L) dos lóbulos, tri-dentada; M) un lóbulo, bi-dentada con dientes separados, N) un lóbulo, bi-dentada con dientes próximos

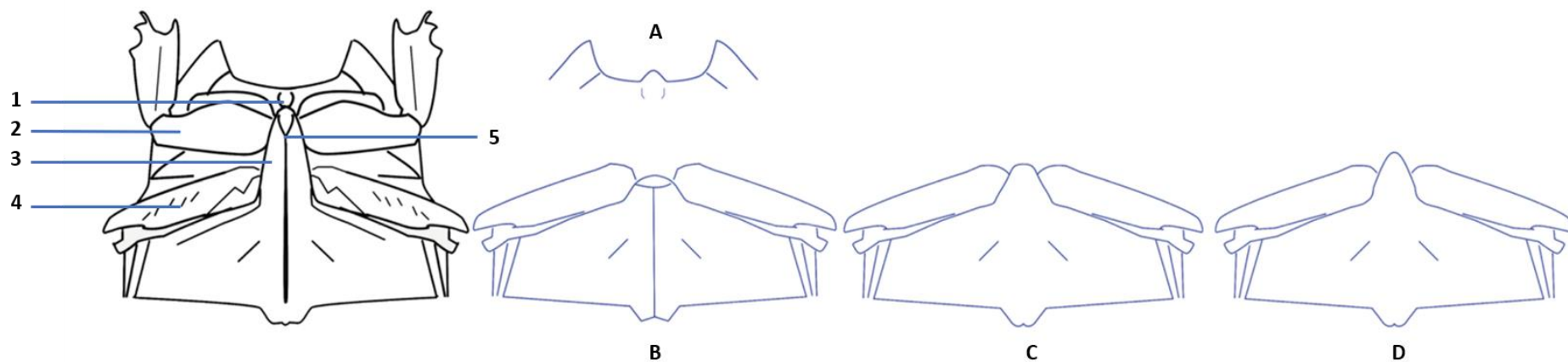


Figura 7. Esternón. 1) Proyección proesternal, quillas; 2) profemur; 3) proyección meso-metaesternal con desarrollo, llegando a las precoxas; 4) metafemur; 5) sutura meso-metaesternal en forma de "Y". Prosternon borde. A) proyectado. Proyección meso-metaesternal. B) antes del borde de las mesocoxas, con sutura en forma recta; C) al borde de las meso-coxas; D) más allá de las mesocoxas.

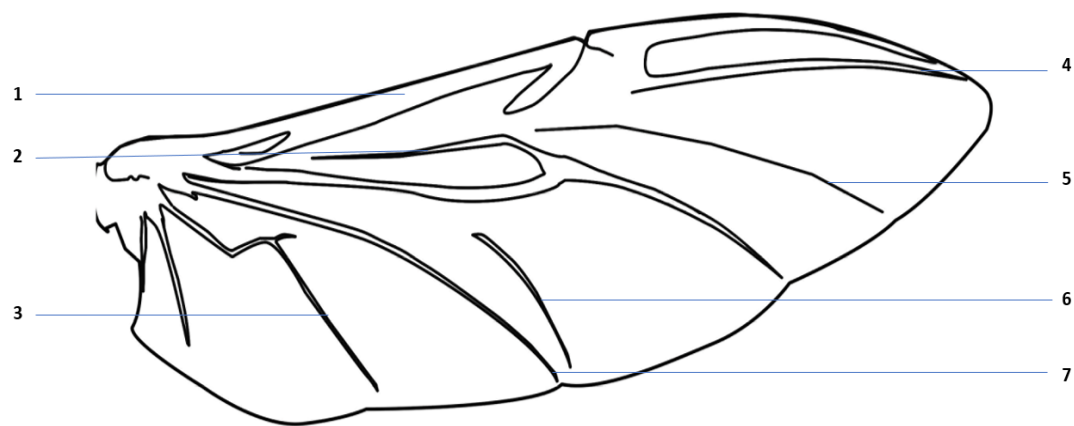


Figura 8. Ala metatorácica mostrando la venación utilizada durante la codificación. 1) radio anterior, 2) radio posterior; 3) 2° vena anal; 4) unión de Radio posterior 3 y Radio posterior 1; 5) radio posterior 2; 6) vena entre cubita anterior y radio posterior 3; 7) vena cubita anterior.

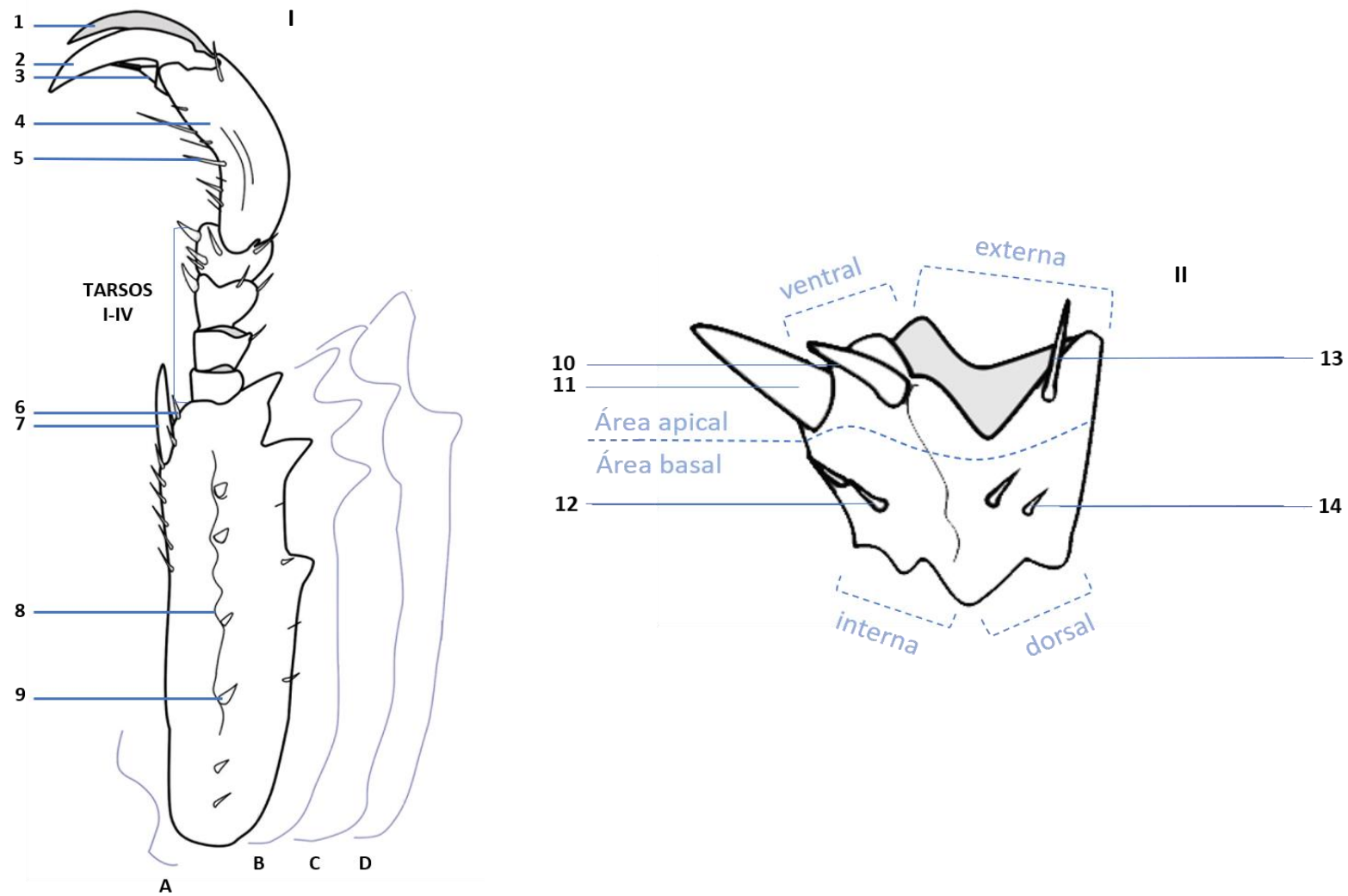


Figura 9. I) Protibia vista dorsal; II) cuarto tarsómero en vista dorsal interna. 1) uña externa; 2) uña interna; 3) oniquio; 4) quinto tarso; 5) sedas internas del 5^o tarso; 6) hileras de sedas del ápice interno; 7) espolón del ápice interno; 8) quilla longitudinal; 9) sedas longitudinales medias. Base interna. A) con sinuada. Margen externo. B) tridentado; C) tridentado, D) bidentado. Cuarto tarso. 10 y 11) Sedas del ápice interno; 12) sedas basal internas; 13) seda dorsal apical; 14) seda dorsal basal.

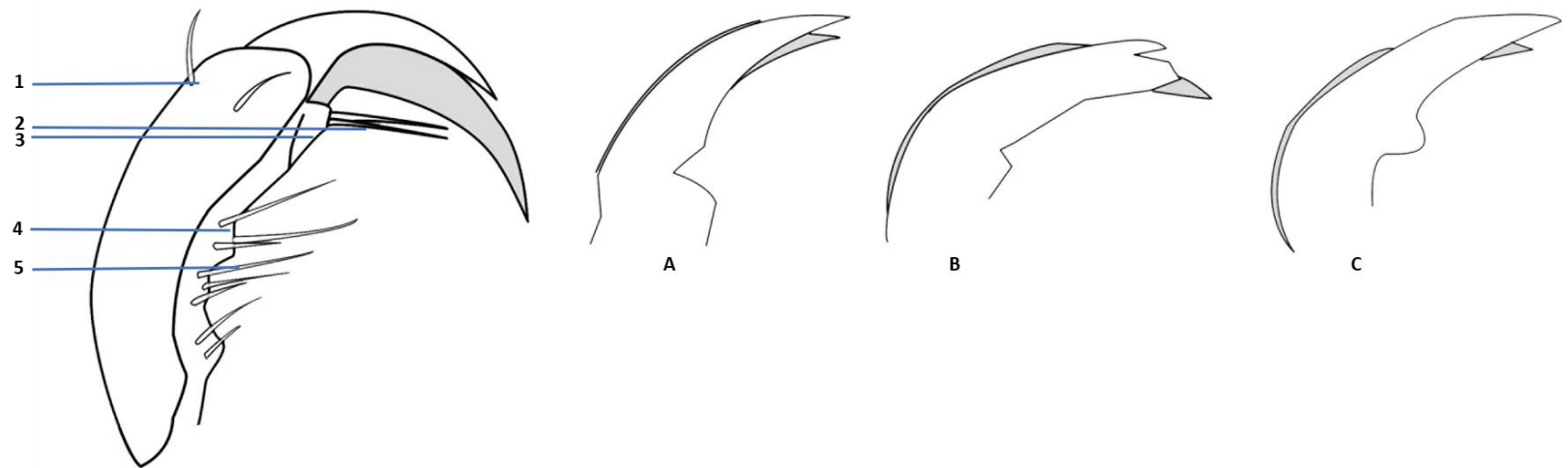


Figura 10. Quinto tarso vista dorsal y Uñas. 1) Sedas dorsales del ápice; 2) sedas del oniquio; 3) oniquio; 4) cara ventral, dentículo mesial; 5) sedas internas del quinto tarso. Uñas. A) simples, B) interna hendida; C) interna dentada.

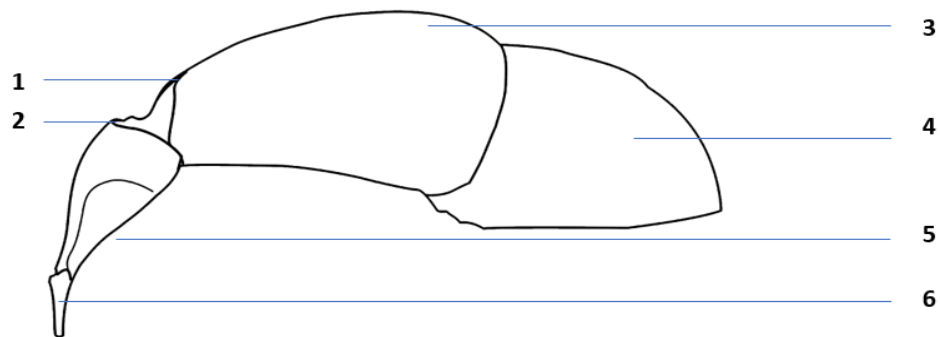


Figura 11. Edeago en vista lateral. 1) borde apical del tecto; 2) borde basal de los parámetros; 3) tecto; 4) base; 5) placa ventral; 6) ápice de los parámetros

6.4. Codificación de caracteres

Se utilizó el programa de Winclada 1.00.08 (Nixon 1999-2002) para la elaboración de la matriz de datos morfológicos, siguiendo la codificación semántica de los caracteres según el criterio de Sereno (2007).

Se establecieron 305 caracteres discretos de los cuales 211 son binarios y 94 multiestado. Se desactivaron 86 caracteres debido a que resultaron no informativos (marcados en amarillo en la matriz del Anexo II). Los caracteres inaplicables se codificaron con “-” y los faltantes con “?”.

La codificación de los estados de carácter para el establecimiento de hipótesis de homología, se realizaron según los criterios de posición y calidad de parecido de Remane (1956).

Algunos de los caracteres fueron tomados de los trabajos de Ramírez Ponce (2012) y Jameson (1998), quienes realizaron análisis filogenéticos para una tribu de la familia Rutelinae (caracteres 153, 169, 171). Los siguientes únicamente fueron tomados del trabajo de Ramírez Ponce (2012): 7, 18, 48, 77, 79, 84, 99, 131, 192, 239, 240, y los recuperados del trabajo únicamente de Jameson (1998) son: 95, 140, 252, 264 y el 276, el resto de los caracteres se proponen por primera vez para el grupo.

Se realizó la siguiente lista de caracteres morfológicos:

6.5 Caracteres morfológicos codificados para análisis filogenético

Cabeza

0. Clípeo, forma general: 0) subtrapezoidal (Fig. 20C), 1) subredondeado (Fig. 20D), 2) subtriangular (Fig. 20E), 3) subrectangular (Fig. 20A, B).
1. Clípeo, borde anterior, forma: 0) entero (Fig. 20B), 1) estrechamente sinuado en el ápice (Fig. 20E), 2) ampliamente sinuado (Fig. 20C).
2. Clípeo, borde exterior, forma: 0) uniforme 1) elevado (Fig. 20A).
3. Clípeo, borde exterior, elevación, extensión: 0) completamente, 1) solo en el ápice (Fig. 20E).
4. Clípeo, margen externo: 0) ausente, 1) presente.
5. Clípeo, margen externo, engrosamiento: 0) solo en los márgenes laterales, 1) completo, 2) solo en el centro.
6. Borde anterior del clípeo, grosor: 0) discreto, 1) notable hacia abajo.
7. Clípeo, superficie: 0) plano, 1) cóncavo, 2) convexo.
8. Clípeo, orientación: 0) hacia el frente (Fig. 20C, D, E y F) 1) hacia abajo (Fig. 20A, y B).
9. Clípeo, superficie, textura: 0) punteada, 1) rugosa y punteada, 2) lisa, 3) estriada.
10. Clípeo, borde externo, vestidura ventral: 0) presente, 1) ausente.
11. Clípeo, borde externo, vestidura ventral: 0) completa, 1) incompleta.
12. Clípeo, borde externo, vestidura mesial: 0) ausente, 1) presente.
13. Clípeo, borde externo, vestidura mesial: 0) completa, 1) incompleta.
14. Clípeo, borde externo, vestidura ventral distal: 0) agrupadas, 1) libres.
15. Sutura frontoclipeal aparente: 0) visible, 1) no visible.
16. Sutura frontoclipeal, desarrollo: 0) incompleto en el centro, 1) completo.
17. Frente, disco: 0) convexo, 1) plano, 2) cóncavo.
18. Frente, disco, protuberancia central: 0) presente (Fig. 18N), 1) ausente (en el caso de Dynastinae se codificaron las hembras).
19. Frente, textura: 0) punteada y rugosa, 1) rugosa, 2) lisa, 3) punteada, 4) estriada.

20. Antenas, escapo, ápice: 0) notablemente abultado (Fig. 21C), 1) uniforme (Fig. 21E).
21. Antenas, pedicelo, forma: 0) redondeada (Fig. 21D), 1) alargada (Fig. 21E).
22. Antenas, pedicelo, superficie, quilla: 0) ausente, 1) presente.
23. Antenas, vestidura en pedicelo, disposición: 0) solo en cara interna, 1) alrededor.
24. Antenas, funículo I vestidura: 0) ausente, 1) presente.
25. Funículo, artejo tercero y cuarto: 0) libres, 1) fusionados.
26. Antenas, funículos del I-III, tamaño: 0) decreciente (Fig. 21A), 1) de igual tamaño (Fig. 21E), 2) variable (Fig. 21C).
27. Antenas, funículos, cara interna, pliegues: 0) presente (Fig. 21C), 1) ausente.
28. Antena, funículo, último y penúltimo artejo, vestidura: 0) ausente, 1) presente.
29. Antenas, maza, longitud respecto al pedicelo y funículo: 0) similar, 1) más corta, 2) más grande.
30. Antenas, maza, forma: 0) corta y ensanchada (Fig. 21D), 1) alargada y delgada (Fig. 21C).
31. Ojos, canto, superficie: 0) irregular (Fig. 21D), 1) uniforme (Fig. 21B).
32. Ojos, canto ocular, superficie: 0) con quilla longitudinal (Fig. 21D), 1) uniforme (Fig. 21B),
33. Ojos, visibilidad delante del canto ocular: 0) no visible, 1) visible (Fig. 1A y B).
34. . Ojos, canto ocular, vestidura: 0) presente (Fig. 21C y D), 1) ausente.
35. Ojos, canto ocular, vestidura, disposición: 0) parte inferior, 1) parte superior, 2) completa.
36. Mandíbulas, dentículos: 0) presentes, 1) ausentes.
37. Mandíbulas, dentículos, número: 0) uno (Fig. 24G), 1) dos (Fig. 24A), 2) tres (Fig. 24B).
38. Mandíbulas, dentículos, diente inferior: 0) simple, 1) bífido.
39. Mandíbulas, dentículos, dos, arreglo: 0) equidistantes (Fig. 24F), 1) el inferior separado (Fig. 24A).
40. Mandíbulas, dentículos, tres, arreglo: 0) equidistantes, 1) el inferior separado (Fig. 24E).
41. Mandíbulas, dentículos, desarrollo: 0) poco desarrollados, 1) bien desarrollados, 2) el proximal muy poco desarrollado.
42. Mandíbulas, margen externo, lóbulos: 0) presente, 1) ausente.

43. Mandíbulas, margen externo, lóbulos, número: 0) uno (Fig. 24F), 1) dos (Fig. 24E).
44. Mandíbulas, área molar, quillas: 0) ausentes, 1) presentes.
45. Mandíbulas, área molar, quillas elevadas: 0) presente, 1) ausente.
46. Mandíbulas, área molar, quillas elevadas, número: 0) de una a tres, 1) de cuatro a seis, 2) de siete a nueve, 3) más de diez.
47. Mandíbulas, área molar, quillas rectas: 0) presente, 1) ausente (Fig. 24G).
48. Mandíbulas, área molar, quillas rectas, número: 0) de una a cinco, 1) de seis a diez, 2) más de diez.
49. Mandíbulas, área molar, quillas inferiores: 0) presente, 1) ausente.
50. Mandíbulas, área molar, quillas inferiores, número: 0) de una a diez, 1) de once a veinte, 2) más de veinte.
51. Maxila, dientes: 0) presentes, 1) ausentes.
52. Maxila, dientes, número: 0) dos, 1) tres, 2) cuatro, 3) seis, 4) siete.
53. Maxila, dientes, arreglo (Fig. 7): 0) 1, 1, 1) 1, 2, 3, 2) 2, 1, 3, 3) 2, 2, 3, 4) 2f, 2, 3, 5) 1, 2, 3, 1, 6) 2, 2, 2.
54. Maxila, dientes apicales, estado: 0) libres (Fig. 25E), 1) fusionados (Fig. 25B).
55. Maxila, dientes medios, estado: 0) libres (Fig. 25C), 1) fusionados (Fig. 25D).
56. Maxila, dientes posteriores, estado: 0) libres (Fig. 25C), 1) fusionados (Fig. 25D).
57. Maxila, dientes, terminación: 0) agudos (Fig. 25E), 1) romo (Fig. 25D).
58. Maxila, dientes, forma: 0) laminares (Fig. 25A), 1) cilíndricos (Fig. 25D).
59. Maxila, lacinia, tamaño respecto al esclerito estipital: 0) sin sobrepasarlo (Fig. 25F), 1) sobrepasándolo (Fig. 25D).
60. Maxila, esclerito estipital IV, área apical: 0) angulada, 1) continua.
61. Maxila, lacinia, margen externo, forma: 0) redondeada, 1) angulada.
62. Maxila segundo artejo, tamaño respecto al tercero: 0) similar (Fig. 25F), 1) una vez más grande (Fig. 25A, B, C, D, y F).
63. Maxila tercer artejo, surco, forma (Fig. 7): 0) amplio profundo, 1) amplio superficial, 2) hendido.
64. Labro, margen externo, forma: 0) redondeado 1) bilobulado (Fig. 26 A y B).
65. Labro, margen externo bilobulado: 0) ligeramente sinuado, 1) redondeados (Fig. 26A).

66. Labro, bordes laterales: 0) esclerosados, 1) poco esclerosados.
67. Submentón, vestidura, cantidad: 0) abundante, 1) escasa.
68. Labio, forma: 0) subtriangular (Fig. 23F), 1) subcuadrangular (Fig. 23D), 2) subtrapezoidal (Fig. 23G), 3) escalonado (Fig. 23C).
69. Labio, mentón, vestidura: 0) presente (Fig. 23A, B, C, E, F y H), 1) ausente.
70. Labio, mentón, vestidura, disposición: 0) solo en los bordes, 1) en todo el mentón.
71. Labio, prementón, vestidura: 0) presente (Fig. 23F), 1) ausente
72. Labio, vestidura, forma: 0) muy abundantes y erectas, 1) moderadamente abundantes e inclinadas, 2) escasas e inclinadas, 3) moderadamente abundantes y erectas.
73. Labio, mentón, surco medio longitudinal: 0) presente (Fig. 23E, F y G), 1) ausente.
74. Labio, prementón, cresta transversal: 0) ausente, 1) presente (Fig. 23G).
75. Labio, prementón hendidura, forma: 0) profunda y alargada, 1) profunda, abarcando la mayoría de la superficie, 2) superficial.
76. Labio, margen anterior, forma: 0) triangular (Fig. 23F), 1) sinuado (Fig. 23A, B, C, D, E y H), 2) bisinuado (Fig. 23G).
77. Labio, mentón, tamaño respecto al prementón: 0) más largo y angosto (Fig. 23F), 1) más largo, 2) similar (Fig. 23A).
78. Labio, proporción de largo contra ancho: 0) más largo que ancho (Fig. 23F), 1) similar (Fig. 23E, G).
79. Labio, reducción del prementón respecto al mentón: 0) notable (Fig. 23F), 1) medianamente reducido (Fig. 23H), 2) poco reducido (Fig. 23A).
80. Labio, textura: 0) punteada, 1) lisa, 2) estriada.

Pronoto

81. Pronoto, forma del borde lateral: 0) redondeada (Fig. 1F y 18N), 1) angulada (Fig. 1A y 18P).
82. Pronoto, borde anterior, forma: 0) uniformemente redondeado (Fig. 18N), 1) sinuado (Fig. 120C, F).
83. Pronoto, borde posterior, área en contacto con el escutelo, forma: 0) convexo, 1) cóncavo, 2) recto.

84. Pronoto, borde posterior, área contigua a los extremos del escutelo: 0) continuo, 1) biemarginado (Fig. 18K, R).
85. Pronoto, borde posterior, área contigua a los extremos del escutelo, biemarginación: 0) moderada, 1) pronunciada.
86. Pronoto, superficie, disco, hendidura lateral: 0) ausente, 1) presente.
87. Pronoto, superficie: 0) irregular, 1) regular.
88. Pronoto, superficie, hendidura posterolateral: 0) ausente, 1) presente.
89. Pronoto, textura: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso
90. Pronoto, extremos medios laterales: 0) no elevados, 1) elevados.
91. Pronoto margen basal, extensión: 0) completo, 1) interrumpido en el centro, 2) incompleto desde los lados, 3) solo en los bordes laterales.
92. Pronoto, margen lateral: 0) poco grueso, 1) grueso.
93. Pronoto, margen lateral, forma: 0) quilla, 1) redondeado, 2) plano.
94. Pronoto margen apical, extensión: 0) completo, 1) incompleto en el centro.
95. Pronoto, prominencia central: 0) presente (Fig. 18N), 1) ausente.
96. Pronoto ángulos anteriores: 0) agudos, con el lado externo muy redondeado 1) agudos, 2) obtusos.
97. Pronoto, ángulos posteriores: 0) redondeados (Fig. 18N y Q), 1) subrectangulares.

Escutelo

98. Escutelo: forma: 0) triangular (Figura 1D, H), 1) circular (Fig. 1A, B, C, E, F, G).
99. Escutelo, largo respecto al élitro: 0) no más largos que los callos humerales (Fig. 18 A-H), 1) a la mitad del élitro (Fig. 18P), 2) sobrepasando los callos humerales y antes de la mitad del élitro (Fig. 18J, K, L, R).

Élitros

100. Élitros, estrías: 0) lisos (Fig. 1B, F), 1) punteado (Fig. 1G), 2) punteado al inicio seguido de líneas (Fig. 1E), 3) líneas (Fig. 1A, C), 4) completamente rugoso (Fig. 1H).
101. Élitros, profundidad de estrías: 0) superficiales (Fig. 1D, G), 1) profundas (Fig. 1A, C, E).

- 102. Élitros, estrías, distancia: 0) equidistantes, 1) desigual.
- 103. Élitros, callo apical: 0) discreto, 1) marcado.
- 104. Epipleura largo: 0) hasta el primer esternito abdominal visible, 1) si rebasar las precoxas.
- 105. Epipleura, forma: 0) recta, 1) curva.
- 106. Élitro, borde lateral, forma: 0) continua con el borde del élitro, 1) con quilla.
- 107. Élitro, borde lateral: 0) completo, 1) incompleto en la curva apical, 2) incompleto totalmente.
- 108. Élitros, margen externo de la sutura elitral: 0) continua, redondeada, 1) discontinua, formando un ángulo proyectado anteriormente.
- 109. Élitros, sutura, ápice: 0) al nivel de la superficie (Fig. 1B), 1) elevado sobre la superficie (Fig. 1G).
- 110. Élitros, sutura, ápice, forma: 0) redondeado, 1) espiniforme (Fig. 1G).

Alas metatorácicas

- 111. Alas metatorácicas, margen externo del radio anterior: 0) pegado al margen, 1) cubierta por el margen.
- 112. Alas metatorácicas, desarrollo de radio posterior 2: 0) incompleto, 1) completo.
- 113. Alas metatorácicas, vena anal, terminación: 0) completa, 1) incompleta.
- 114. Alas metatorácicas, 2° vena anal, bifurcación: 0) presente, 1) ausente.
- 115. Alas metatorácicas, 2° vena anal, longitud bifurcación respecto a la 2° vena anal: 0) apenas visible, 1) a la mitad.
- 116. Alas metatorácicas, 2° vena anal, esclerotización: 0) notable, 1) poco notable.
- 117. Alas metatorácicas, 2° vena anal, zona apical: 0) angulada, 1) curvada.
- 118. Alas metatorácicas, vena entre cubita anterior y radio posterior, terminación: 0) angulada, 1) recta.
- 119. Alas metatorácicas, unión entre radio anterior 3 y radio posterior 1, zona apical: 0) ausente, 1) presente

Prosternum

120. Prosternum, basisternón, proyección: 0) presente, 1) ausente.
121. Prosternum, basisternón, quillas: 0) presentes (Fig. 27A, D, E y F), 1) ausentes (Fig. 27B y C).
122. Prosternum, basisternón, quillas, forma: 0) formando un triángulo, 1) paralelas, 2) formando un rombo.
123. Prosternum, basisternón, borde: 0) proyectado (Fig. 27 A, C, D, E y F), 1) entero (Fig. 27B).
124. Prosternum, sutura, notopleural: 0) prosterno por debajo del hipomeron, 1) uniforme (Fig. 27D).
125. Proyección proesternal, forma: 0) proyectada anteriormente (Fig. 27E y F), 1) no proyectada (Fig. 27A y D).
126. Proyección proesternal, forma, en corte transversal en el medio: 0) subcilindrico, 1) plano.
127. Proyección proesternal, tamaño: 0) a la altura de la precoxa, 1) a la altura del trocánter, 2) desarrollo no apreciable.
128. Proyección proesternal, vestidura: 0) presente, 1) ausente.
129. Proyección proesternal, base: 0) uniforme, 1) con borde (Fig. 27D).

Proyección meso metaesternal

130. Proyección meso-metaesternal: 0) no desarrollada (Fig. 19I), 1) desarrollada (Fig. 19D, H, J).
131. Proyección meso-metaesternal, desarrollo: 0) más allá de las meso-coxas 1) al borde de las meso-coxas, 2) llegando a las precoxas, 3) antes del borde de las meso-coxas.
132. Sutura meso-metaesternal: 0) no definida, 1) definida.
133. Sutura meso-metaesternal, posición tomando en cuenta al metasterno, con respecto a las meso-coxas: 0) en el medio, 1) pasando las meso-coxas, 2) al inicio de las meso-coxas.
134. Sutura meso-metaesternal, forma: 0) recta, 1) en “Y”.

Metasternon

135. Metasternon, sutura media metaesternal, definición: 0) marcada y hundida, 1) poco marcada.
136. Metasternon, vestidura central: 0) ausente, 1) presente.
137. Metasternon, vestidura central, distribución: 0) en ambos extremos, 1) solo en el extremo inferior, 2) solo en el extremo superior, 3) en toda el área.
138. Metasternon, vestidura lateral: 0) presente, 1) ausente.
139. Metasternon, vestidura lateral, cantidad: 0) abundante, no permite ver la superficie, 1) pocas, es posible ver la superficie.
140. Metasternon, ápice posterior medio, forma: 0) estrechamente sinuado, 1) ampliamente sinuado, 2) recto.

Abdomen

141. Abdomen, desarrollo: 0) corto (Fig. 19G, I), 1) largo (Fig. 19A-F H, J, K).
142. Abdomen, forma en corte transversal: 0) subtriangular, 1) globular.
143. Abdomen, ventritos, sutura, forma: 0) recta, 1) curva.
144. Abdomen ventritos I-IV, hilera de sedas: 0) presente, 1) ausente.
145. Abdomen, ventritos I-IV, hilera de sedas, extensión: 0) interrumpida en el medio, 1) completa.
146. Abdomen, ventrito V, hileras de sedas: 0) presente, 1) ausente.
147. Abdomen, ventrito V, hileras de sedas, extensión: 0) interrumpida en el centro, 1) completa.
148. Abdomen ventrito V, anchura respecto al IV: 0) uno y medio veces más grande, 1) similar, 2) más del doble, 3) del doble.
149. Abdomen, placa intermedia entre el V ventrito y la placa anal: 0) presente, 1) ausente.
150. Abdomen, placa anal, placa pos-anal: 0) presente, 1) ausente.
151. Abdomen placa anal, margen: 0) ausente, 1) presente.
152. Abdomen placa anal, margen, forma: 0) cóncavo, 1) recto, 2) sinuado.

153. Abdomen, sexto espiráculo abdominal, hendidura: 0) presente, 1) ausente.
154. Abdomen, sexto espiráculo abdominal, hendidura, definición: 0) marcada y hundida, 1) poco marcada.
155. Abdomen, sexto espiráculo abdominal, hendidura, forma: 0) recta hasta el espiráculo, 1) recta sin llegar al espiráculo, 2) rodeando el espiráculo.
156. Abdomen, pigidio, desarrollo, vista dorsal: 0) no sobrepasando el ápice de los élitros, 1) expuesto más allá del ápice del élitro.
157. Abdomen, pigidio, borde externo, vista fronto-distal: 0) redondo, 1) subtriangular.
158. Abdomen, pigidio en vista lateral: 0) redondeado uniforme, 1) notablemente elongado puntiagudo, 2) curvatura en la mitad distal posterior.
159. Abdomen, pigidio en vista ventral, margen en el ápice, forma: 0) aplanada, 1) redondeada.
160. Abdomen, pigidio, margen en el ápice: 0) engrosado, 1) uniforme.
161. Abdomen pigidio, depresión lateral: 0) ausente, 1) presente.
162. Abdomen, pigidio, vestidura: 0) ausente, 1) presente.
163. Abdomen, pigidio, vestidura, composición: 0) toda la superficie, 1) próxima al borde externo, 2) solo en el ápice, 3) solo en el borde lateral.

Apéndices

Anteriores

164. Oniquio: 0) visible, 1) no visible.
165. Oniquio, forma: 0) tubular, 1) laminar.
166. Oniquio, setas: 0) presente, 1) ausente.
167. Oniquio setas, número: 0) tres, 1) dos, 2) una.
168. Oniquio, setas, posición: 0) horizontal, 1) vertical.
169. Uña interna: 0) simples, 1) hendida, 2) dentada.
170. Uña interna simple, terminación vista dorsal: 0) en punta, 1) diagonal.
171. Uña interna hendida: 0) hendidura poco profunda, 1) hendidura profunda.

172. Uña interna, lóbulo basal: 0) ausente, 1) presente (Fig. 22C).
173. Uñas, tamaño respecto al quinto tarso: 0) más cortas, 1) más largas, 2) de igual tamaño.
174. Uña exterior, tamaño respecto a la interior: 0) similar, 1) más grande, 2) más corta.
175. Uñas, vista frontal: 0) cilíndricas 1) deprimidas dorsoventralmente, 2) deprimidas lateralmente.
176. Uñas deprimidas, ángulo: 0) presente, 1) ausente.
177. Uña externa, vista dorsal, dentículo: 0) ausente, 1) presente.
178. Uña externa, vista dorsal, dentículo, posición: 0) próxima al borde exterior, 1) en el medio.
179. Quinto tarso, pliegue interno, vista dorsal: 0) ausente, 1) presente (Fig. 22E y F).
180. Quinto tarso, ápice dorsal, sedas: 0) presente, 1) ausente.
181. Quinto tarso, ápice dorsal, sedas, número: 0) dos, 1) una, 2) cuatro.
182. Quinto tarso, ápice dorsal, dos sedas, separación: 0) cercanas, 1) a cada extremo.
183. Quinto tarso, sedas internas, número de hileras: 0) una, 1) dos, 2) sin acomodo.
184. Quinto tarso, ápice ventral, sedas, número: 0) tres, 1) una, 2) dos.
185. Quinto tarso, medio ventral, sedas: 0) ausentes, 1) presentes.
186. Quinto tarso, medio dorsal, sedas: 0) ausentes, 1) presentes.
187. Quinto tarso, cara ventral, dentículo basal: 0) ausente, 1) presente.
188. Quinto tarso, cara ventral, dentículo mesial: 0) ausente, 1) presente.
189. Cuarto tarso, área ventral: 0) no proyectada (Fig. 22F), 1) proyectada (Fig. 22E), 2) expandida (Fig. 22C).
190. Cuarto tarso, quillas: 0) ausente, 1) presente.
191. Cuarto tarso, ápice interno, sedas: 0) presentes, 1) ausentes.
192. Cuarto tarso, ápice interno, sedas, número: 0) tres, 1) cinco, 2) cuatro, 3) dos.
193. Cuarto tarso, ápice interno sedas, forma: 0) todas en forma de pelo, 1) todas en forma de espina, 2) forma mixta.
194. Cuarto tarso, sedas mixtas, arreglo: 0) solo una espiniforme al centro, 1) solo una sedífera en el extremo, 2) dos sedíferas una en cada extremo y dos espiniformes al centro.

195. Cuarto tarso, sedas basal internas: 0) ausente, 1) presente.
196. Cuarto tarso, sedas basal internas, número: 0) dos, 1) tres 2) cuatro, 3) más de cinco.
197. Cuarto tarso, sedas, ápice externo: 0) presente, 1) ausente.
198. Cuarto tarso, sedas, ápice externo, forma: 0) pelo, 1) espina.
199. Cuarto tarso, sedas, ápice externo, número: 0) dos, 1) cuatro, 2) tres, 3) uno.
200. Cuarto tarso, sedas, externo medio: 0) ausente, 1) presente.
201. Cuarto tarso, sedas dorsales apicales: 0) ausentes, 1) presentes.
202. Cuarto tarso, sedas dorsales número: 0) dos, 1) una, 2) más de cinco.
203. Cuarto tarso, sedas dorsales basales: 0) ausente, 1) presente.
204. Cuarto tarso, sedas ventrales apicales: 0) ausente, 1) presente.
205. Protibia, margen externo, dientes: 0) presente, 1) ausente.
206. Protibia, margen externo, dientes, numero: 0) tres (Fig. 22C, D, E, F, G), 1) dos (Fig. 22A, B).
207. Protibia, margen externo, tres dientes, tamaño: 0) posterior más corto (Fig. 22D), 1) similares (Fig. 22C), 2) diente anterior más grande, 3) diente posterior poco desarrollado (Fig. 22E).
208. Protibia, margen externo, dos dientes, tamaño: 0) posterior más corto, 1) similares, 2) diente anterior más grande.
209. Protibia, dientes, distancia: 0) similar (Fig. 22D), 1) el anterior más separado que el medio y posterior, 2) el posterior alejado del anterior y medio (Fig. 22C).
210. Protibia, espolón del ápice interno, longitud respecto al ápice externo de la protibia: 0) similar (Fig. 22D), 1) más corto (Fig. 22C).
211. Protibia textura: 0) rugosa, 1) estriada, 2) lisa, 3) punteada.
212. Protibia, superficie dorsal interior, sedas: 0) presente, 1) ausente.
213. Protibia, superficie dorsal interior, sedas, forma: 0) sedíferas, 1) espiniforme.
214. Protibia, base interior, muesca: 0) presente (Fig. 22E), 1) ausente.
215. Protibia, quilla longitudinal: 0) presente (Fig. 22A), 1) ausente (Fig. 22E).
216. Protibia, sedas longitudinales medias: 0) presentes, 1) ausentes (Fig. 22E).
217. Protibia, sedas longitudinales medias, forma: 0) sedíferas, 1) espiniforme.

218. Protibia ápice interno, hilera de sedas: 0) presente, 1) ausente
219. Protibia ápice interno, hilera de sedas, posición: 0) sobre el ápice, 1) antes del ápice.

Medias

220. Oniquio, forma: 0) tubular, 1) laminar.
221. Oniquio, setas: 0) presente, 1) ausente.
222. Oniquio, setas, cantidad: 0) tres, 1) dos, 2) una.
223. Oniquio, setas, posición: 0) horizontal, 1) vertical.
224. Uña interna: 0) simples, 1) hendida, 2) dentada.
225. Uña externa, dentículo interno: 0) ausente, 1) presente.
226. Quinto tarso, sedas internas: 0) presentes, 1) ausentes.
227. Quinto tarso, sedas internas, número de hileras: 0) una, 1) dos, 2) sin acomodo.
228. Quinto tarso, sedas internas, número: 0) menos de dos, 1) más de dos.
229. Quinto tarso, sedas dorsales: 0) presentes, 1) ausentes.
230. Quinto tarso, sedas dorsales, numero: 0) dos, 1) una, 2) tres.
231. Quinto tarso, sedas dorsales, forma: 0) sedíferas, 1) espiniformes.
232. Quinto tarso, sedas ventrales: 0) presentes, 1) ausentes.
233. Quinto tarso, sedas ventrales, número: 0) dos, 1) una, 2) tres
234. Quinto tarso, sedas ventrales, forma: 0) sedíferas, 1) espiniformes.
235. Quinto tarso, cara interna, quilla: 0) ausente, 1) presente.
236. Quinto tarso, cara interna, dentículo: 0) ausente, 1) presente.
237. Cuarto tarso, sedas internas apicales: 0) presentes, 1) ausentes.
238. Cuarto tarso, sedas internas apicales, número: 0) cuatro, 1) tres, 2) más de cuatro.
239. Cuarto tarso, sedas internas apicales, forma: 0) todas sedíferas, 1) todas espiniformes, 2) mixtas.
240. Cuarto tarso, sedas mixtas, arreglo: 0) sedíferas a los extremos y espiniformes al centro, 1) solo una sedífera en un extremo las demás espiniformes.
241. Cuarto tarso, sedas internas medias: 0) ausentes, 1) presentes.

242. Cuarto tarso, sedas internas medias, número: 0) dos, 1) una, 2) tres, 3) más de tres.
243. Cuarto tarso, sedas internas medias, posición: 0) horizontales, 1) verticales, 2) sin acomodo.
244. Cuarto tarso sedas internas medias, forma: 0) sedíferas, 1) espiniformes.
245. Cuarto tarso, sedas externas: 0) presentes, 1) ausentes.
246. Cuarto tarso, sedas externas, número: 0) cuatro, 1) dos, 2) tres.
247. Cuarto tarso, sedas externas, forma: 0) sedíferas, 1) espiniformes.
248. Cuarto tarso, ápice de la cara interna: 0) no proyectada, 1) angulada.
249. Mesotibia, carina: 0) presente, 1) ausente.
250. Mesotibia, textura: 0) punteada, 1) estriada, 2) lisa.
251. Mesotibia, ápice: 0) con proceso espinoso, 1) simple.
252. Mesotibia, ápice, proceso espinoso, forma: 0) sedífero, 1) espiniforme.
253. Mesotibia, ápice, proceso espinoso, separación entre sedas: 0) separación del ancho de una, entre cada seda, 1) continuas.
254. Mesotibia, ápice, proceso espinoso, cobertura: 0) completa, 1) incompleta en el centro, 2) solo en el extremo interior.
255. Mesotibia, sedas internas: 0) presentes, 1) ausentes.
256. Mesotibia, sedas internas, forma: 0) sedífero, 1) espiniforme.
257. Mesotibia, sedas internas, cantidad: 0) muchas sin cubrir la mayoría del área, 1) escasas, 2) muchas cubriendo la mayoría del área.
258. Mesofémur, forma: 0) recta, 1) con muesca en el extremo basal exterior, 2) reducida en el extremo basal exterior.
259. Mesofémur, proyección en la zona medio basal: 0) ausente, 1) presente.
260. Mesofémur, sedas dorsales: 0) presentes, 1) ausentes.
261. Mesofémur, sedas dorsales, arreglo: 0) una hilera definida por una quilla, las demás sin orden, 1) tres hileras, 2) dos hileras, 3) sin orden.

Posteriores

262. Oniquio: 0) visible, 1) no visible.

263. Oniquio, forma: 0) tubular, 1) laminar.
264. Oniquio, setas: 0) presente, 1) ausente.
265. Oniquio, setas, cantidad: 0) tres, 1) dos, 2) una.
266. Oniquio, setas, posición: 0) horizontal, 1) vertical.
267. Uña interna: 0) simples, 1) hendida, 2) dentada.
268. Quinto tarso, dentículo: 0) ausente, 1) presente.
269. Quinto tarso, quilla: 0) ausente, 1) presente.
270. Cuarto tarso, ápice de la cara interna: 0) no proyectada, 1) expandida, 2) angulada.
271. Primer tarso, espolón fijo en el ápice exterior, desarrollo: 0) prominente, 1) no desarrollado.
272. Metatibia, carina: 0) presente, 1) ausente.
273. Metatibia, tipo de margen: 0) irregular, 1) uniforme.
274. Metatibia, ápice: 0) con proceso espinoso, 1) simple.
275. Metatibia, ápice, proceso espinoso, separación: 0) separación del tamaño de una entre cada una, 1) continuas.
276. Metatibia, ápice, proceso espinoso, distribución: 0) completa, 1) sin setas en el centro, 2) solo en el extremo interior.
277. Metatibia, ápice proceso espinoso, forma: 0) espiniforme, 1) sedífera.
278. Metafémur, ápice externo: 0) recta, 1) con muesca en área basal externa, 2) reducida en el ápice exterior, 3) proyectado.
279. Metafémur, sedas: 0) presentes, 1) ausentes.
280. Metafémur, sedas, arreglo: 0) dos hileras, 1) en hilera 2) sin acomodo, 3) tres hileras.
281. Metasternon, coxas posteriores, lóbulo interior: 0) de igual tamaño que el lóbulo exterior, 1) al borde del trocánter, 2) rebasando el trocánter, 3) más corto que el lóbulo exterior.
282. Metasternon coxas posteriores, poros sedíferos: 0) presentes, 1) ausentes.
283. Metasternon coxas posteriores, poros sedíferos, acomodo: 0) toda la coxa, 1) en el centro, 2) en el lóbulo externo 3) en el lóbulo interno.

- 284. Metasternon, trocánter, proyección: 0) ausente, 1) presente.
- 285. Metasternon, trocánter poros sedíferos: 0) presentes, 1) ausentes.
- 286. Metasternon, trocánter poros sedíferos, distribución: 0) a lo largo, 1) solo en la parte externa, 2) en el ápice interior, 3) todo el trocánter.

Genitalia

- 287. Capsula genital, forma, vista lateral: 0) angular, 1) recta, 2) curvada.
- 288. Capsula genital, tecto, grosor: 0) uniforme, 1) más ancho en la base.
- 289. Capsula genital, tecto y parameros, fusión parcial: 0) ausente, 1) presente (Fig. 28D y G).
- 290. Tecto, borde apical, vista dorsal, forma: 0) trapezoidal, 1) curva (Fig. 28B y E), 2) sub triangular, 3) recta (Fig. 28C), 4) sinuada.
- 291. Parameros, borde basal, vista dorsal, forma: 0) sinuada cóncava (Fig. 28E y F), 1) sinuada convexa, 2) subtriangular, 3) recta (Fig. 28B).
- 292. Parámeros, estado: 0) libres (Figura, 21G) 1) fusionados (Fig. 28A-F).
- 293. Parámeros, fusión, estado: 0) parcial, sólo en la base (Fig. 28E, F), 1) completo (Fig. 28A, B, C).
- 294. Parámeros, desarrollo: 0) los dos, 1) solo el derecho.
- 295. Parameros: 0) simétricos 1) asimétricos.
- 296. Parámeros, forma: 0) agudos y curvados al final, 1) aplanados y curvos, 2) aplanados terminación recta, 3) proyectados, 4) terminación en forma de flecha.
- 297. Parámeros, disposición: 0) horizontal, 1) vertical.
- 298. Parámeros, vista ventral, vestidura: 0) presente, 1) ausente.
- 299. Placa ventral: 0) presente, 1) ausente.
- 300. Placa ventral, esclerotización: 0) parcialmente, 1) en casi toda el área, 2) apenas visible.
- 301. Placa ventral, ápice, proyectado: 0) ausente, 1) presente.
- 302. Placa ventral y parámetros, fusión: 0) completa, 1) incompleta en el ápice, 2) incompleta desde los lados.

Generalidades

- 303. Cuerpo, forma dorsal: 0) ovalada, 1) redondeada (Fig. 1F), 2) alargada (Fig. 1G)
- 304. Cuerpo, tonalidad metálica: 0) ausente, 1) presente.

6.6. Análisis filogenético

El análisis filogenético se realizó con el método de parsimonia ejecutado en el programa TNT v1.5 (Goloboff y cols., 2008). La matriz de datos se analizó mediante una búsqueda de nuevas tecnologías, como deriva y fusión de árboles implementadas en TNT utilizando búsquedas sectoriales, ratchet, drifting y tree fusing (Goloboff, 1999).

Los caracteres morfológicos fueron tratados como desordenados (optimización de Fitch) y se hicieron pruebas con el mismo peso y con pesado implicado (Goloboff 1993). En el caso de pesos iguales se realizó un árbol de consenso estricto (Fig. 13) y árbol de consenso de mayoría al 65% (Fig.14), para pesos implicados se obtuvo un solo árbol (Fig.15) y finalmente se realizó un árbol de consenso estricto entre los árboles de consenso de mayoría al 65% sin pesos y el árbol con pesos implicados (Fig.16) para corroborar qué clados se recuperaban, para las propuestas de cambios nomenclaturales, se utilizó el árbol de la figura 15.

La optimización ambigua en las series de transformación de los caracteres se resolvió con la transformación acelerada (ACCTRAN), donde los estados en el paso hacia arriba se colocan más cerca de la raíz, favoreciendo las reversiones hacia el estado plesiomórfico en lugar de los paralelismos y convergencias para la explicación de la homoplasia (Agnarsson y Miller, 2008).

Los primeros análisis se realizaron con pesos iguales y bajo resultados múltiples, se calcularon árboles de consenso estricto.

El soporte de las ramas se calculó con técnicas de remuestreo de Bremer (Bremer, 1994); se conservaron 10,000 árboles subóptimos de hasta 15 pasos más largos que los árboles más parsimoniosos y Jackknife (probabilidad de remoción de carácter de $P=50$) para reportar la frecuencia de recuperación de nodos, con 1000 repeticiones. Los valores de Bootstrap y Jackknife se asignaron en los nodos internos tanto del árbol de consenso estricto como en el árbol de consenso de mayoría al 65% (Fig. 7).

Posteriormente se realizaron búsquedas de los árboles más cortos con pesos implicados (Goloboff, 1993), lo que representa una medida en función a la homoplasia de cada carácter, donde los caracteres que muestran más homoplasia influyen menos en los resultados (Morrone 2016). Para esto se calculó el valor de la constante k con el script “setk.run” escrito por Salvador Arias para calcular el valor más apropiado para K a través de la fórmula planteada por Goloboff y cols. (2008a), que afirma que la reducción de la ponderación de los caracteres según su homoplasia produce grupos con más apoyos y resultados más estables.

Para cada análisis se reportó la longitud (L), así como los índices de consistencia (IC) y de retención (IR) de cada cladograma, y en el caso de los análisis con pesos implicados, se reportó también el valor de ajuste (f) (Goloboff, 1993).

VII. RESULTADOS

7.1. Análisis de caracteres

A partir de los ejemplares obtenidos (Tabla 1), 305 caracteres morfológicos fueron revisados en 60 taxones terminales en estado adulto. Los caracteres estudiados están basados en las siguientes estructuras: cabeza, pronoto, escutelo, élitro, alas metatorácicas, mesoesternón, proyección meso-metaesternal, metasterno, abdomen, apéndices, genitalia y generalidades.

El grupo interno estuvo compuesto por 18 géneros de los 27 descritos para Pelidnotina, los nueve faltantes no se encuentran en las colecciones científicas de donde se obtuvieron los ejemplares de préstamo. Se seleccionaron 21 taxones para el grupo externo de los cuales 18 pertenecen a subtribus de Rutelini como son: Aerodina, Macraspidina, y Rutelina, y las tres restantes a las tribus: Cyclocephalini, Pentodontini y Oryctini, pertenecientes a la subfamilia Dinastinae, subfamilia hermana de Rutelinae que pertenece Pelidnotina. El género *Xyloryctes* de la subfamilia Dinastinae fue utilizado para enraizar el árbol.

Se utilizaron tantos caracteres y conjuntos de caracteres cómo fue posible para el análisis, 211 binarios. Sin embargo, algunos de estos no resultaron útiles debido a la variabilidad excesiva o debido a la constancia.

El conjunto completo de datos morfológicos está compuesto por 81 caracteres de la cabeza de los cuales 56 son binarios y 25 multiestado; 17 de pronoto, 12 binarios y 5 multiestado; 2 de escutelo, 1 binario y 1 multiestado; 11 de los élitros con 9 binarios y 2 multiestado; 9 de alas metatorácicas todos binarios; 10 de Prosternum, 8 binarios y 2 multiestado; 5 de la proyección mesometaesternal, 3 binarios y 2 multiestados; 6 del metasternon, 4 binarios y 2 multiestado; 23 del abdomen, 18 binarios y 5 multiestado; 123 de los apéndices anteriores, medios y posteriores, de los cuales 81 son binarios y 42 multiestado; y finalmente 2 en generalidades, 1 binario y 1 multiestado.

7.2. Análisis filogenético

7.3.1. Pesos iguales

La búsqueda heurística bajo pesos iguales produjo cuatro cladogramas igualmente parsimoniosos (L=1813, CI= 0.172, RI=0.526), a partir de los cuales se obtuvo un cladograma de consenso estricto (L=1871, CI= 0.166, RI= 0.507) (Fig. 12), y un árbol de consenso de mayoría al 65% (Fig. 13). La comparación de estos dos cladogramas nos muestra la recuperación de los clados: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 15, y 18 con respecto al árbol con pesos implícitos marcados en cada árbol (Fig. 14).

La topología muestra que ninguna subtribu de Rutelini se recupera como monofilética, y, por ende, las afinidades evolutivas de Pelidnotina tienen implicaciones sobre la estabilidad nomenclatural de las subtribus Areodina y Anticheirina, que se muestran como polifiléticas.

Los valores de soporte de rama resultaron más altos en clados basales y géneros particulares como *Peltonotus*, *Mesomerodon*, *Homothermon*, *Ptenomela* y *Chalcoplethis*.

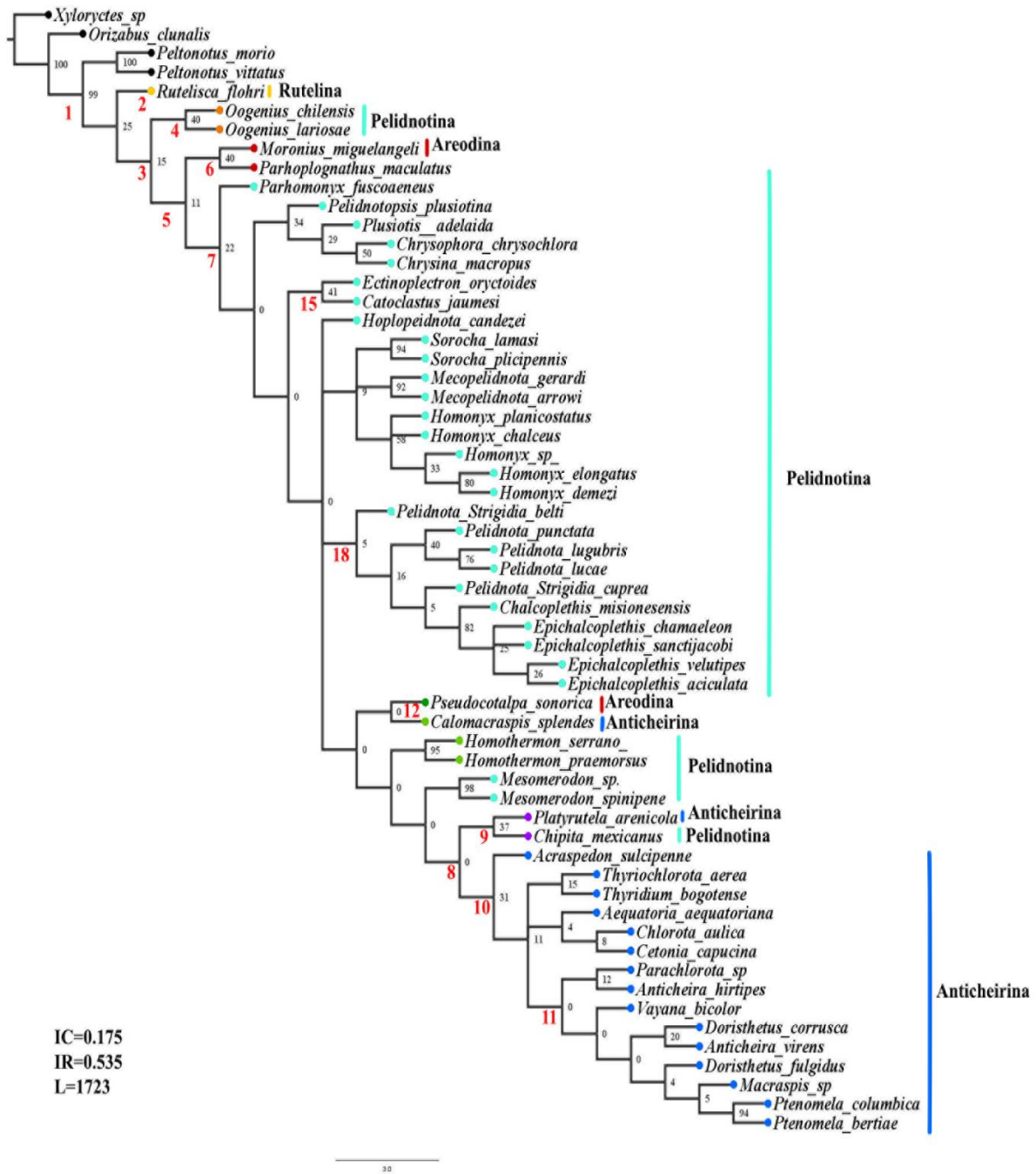


Figura 12. Árbol de consenso estricto sin pesos, con valores de Jackknife a la izquierda y Bremer a la derecha.



Figura 13. Árbol de consenso de mayoría al 65% con valores de Bremer a la izquierda y Jackknife a la derecha.

7.3.2 Pesos implicados

El análisis de pesos implicados a diferentes valores en la constante de concavidad permitió comparar distintos ajustes según la severidad para tratar la homoplasia (Tabla 2). El valor final de la constante k fue calculado con el script “setk.run” ($k=21.005860$) obteniendo 1 solo árbol (Fig. 14) con un ajuste de 51.04385, índice de consistencia de 0.171, un índice de retención de 0.523 y una longitud de 1822.

Tabla-2. Clados recuperadas en los análisis de pesos iguales y pesos implicados con distintos valores de k , empleando TNT, donde se muestra el número de árboles obtenidos por análisis la longitud el ajuste, el índice de consistencia (IC) y el índice de retención (IR).

| Análisis | Árboles | longitud | Ajuste | CI | RI | Clados recuperados respecto al árbol de la figura 15 | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|---------|----------|-----------|-------|-------|--|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|
| | | | | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Pesos iguales | 4 | 1813 | 1813 | 0.166 | 0.507 | | X | X | X | | | | | X | | X | | X | X |
| Pesos implicados ($k=1$) | 1 | 2009 | 186.717 | 0.155 | 0.464 | | | | X | | | | | | | | | X | |
| Pesos implicados ($k=2$) | 1 | 1868 | 161.46254 | 0.166 | 0.508 | | | | X | | | | | | X | | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=3$) | 1 | 1844 | 143.05884 | 0.169 | 0.516 | | | | X | | | | | | X | X | X | X | |
| Pesos implicados ($k=4$) | 1 | 1838 | 128.95473 | 0.169 | 0.518 | | | | X | | | | X | | X | | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=5$) | 1 | 1829 | 117.6215 | 0.17 | 0.521 | | | | X | | | | X | X | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=6$) | 1 | 1821 | 108.29385 | 0.17 | 0.521 | X | | | X | | | | X | | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=7$) | 1 | 1829 | 100.45587 | 0.17 | 0.521 | X | | | X | | | | X | | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=8$) | 1 | 1821 | 93.75442 | 0.17 | 0.521 | X | X | X | X | | | | X | | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=9$) | 1 | 1829 | 87.94515 | 0.17 | 0.521 | X | X | X | X | | | | X | | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=10$) | 1 | 1826 | 82.86688 | 0.17 | 0.522 | X | X | X | X | | | | X | | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=15$) | 1 | 1826 | 64.46006 | 0.17 | 0.522 | X | X | X | X | | | | X | | X | X | X | X | X |
| Pesos implicados ($k=21.005860$) | 2 | 1822 | 51.04385 | 0.171 | 0.523 | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X |

Al comparar con el árbol de consenso estricto (Fig. 12) con diferentes valores de concavidad, la mayoría de los clados se recuperan, sin embargo, la posición de los géneros *Pseudocotalpa*, *Calomacraspis* y *Homothermon* varía.

El análisis de remuestreo simétrico corresponde a los valores de Bremer y Jackknife en el árbol de pesos iguales, teniendo valores más altos los géneros *Peltonotus*, *Mesomerodon*, *Homothermon*, *Ptenomela* *Chalcoplethis*, y siendo diferente en el género *Homonyx* que obtuvo un valor más alto en el remuestreo simétrico (Fig.14).

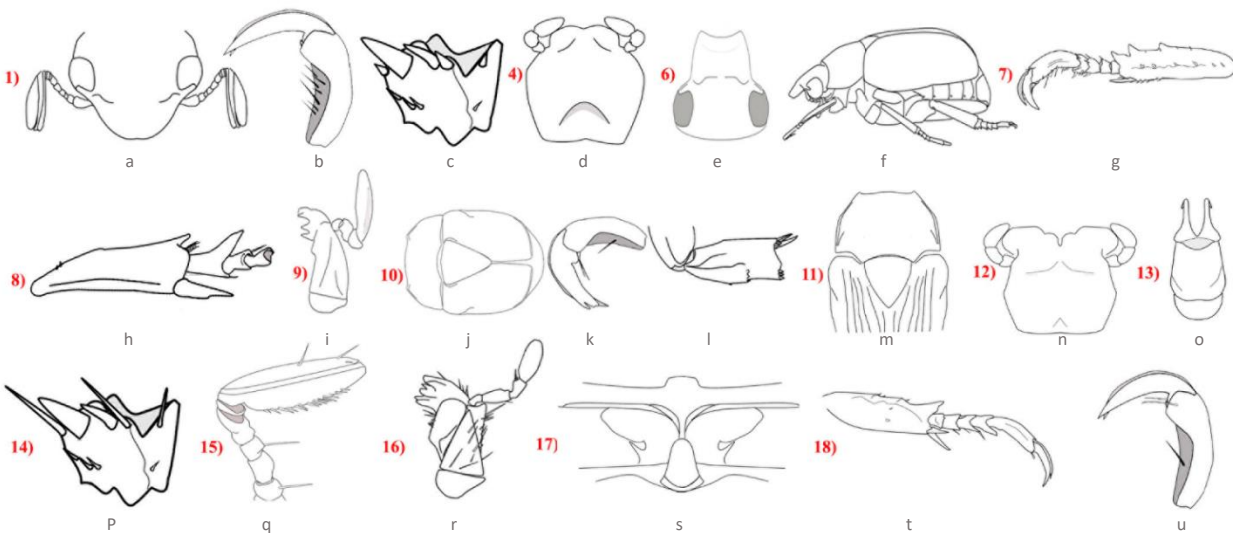
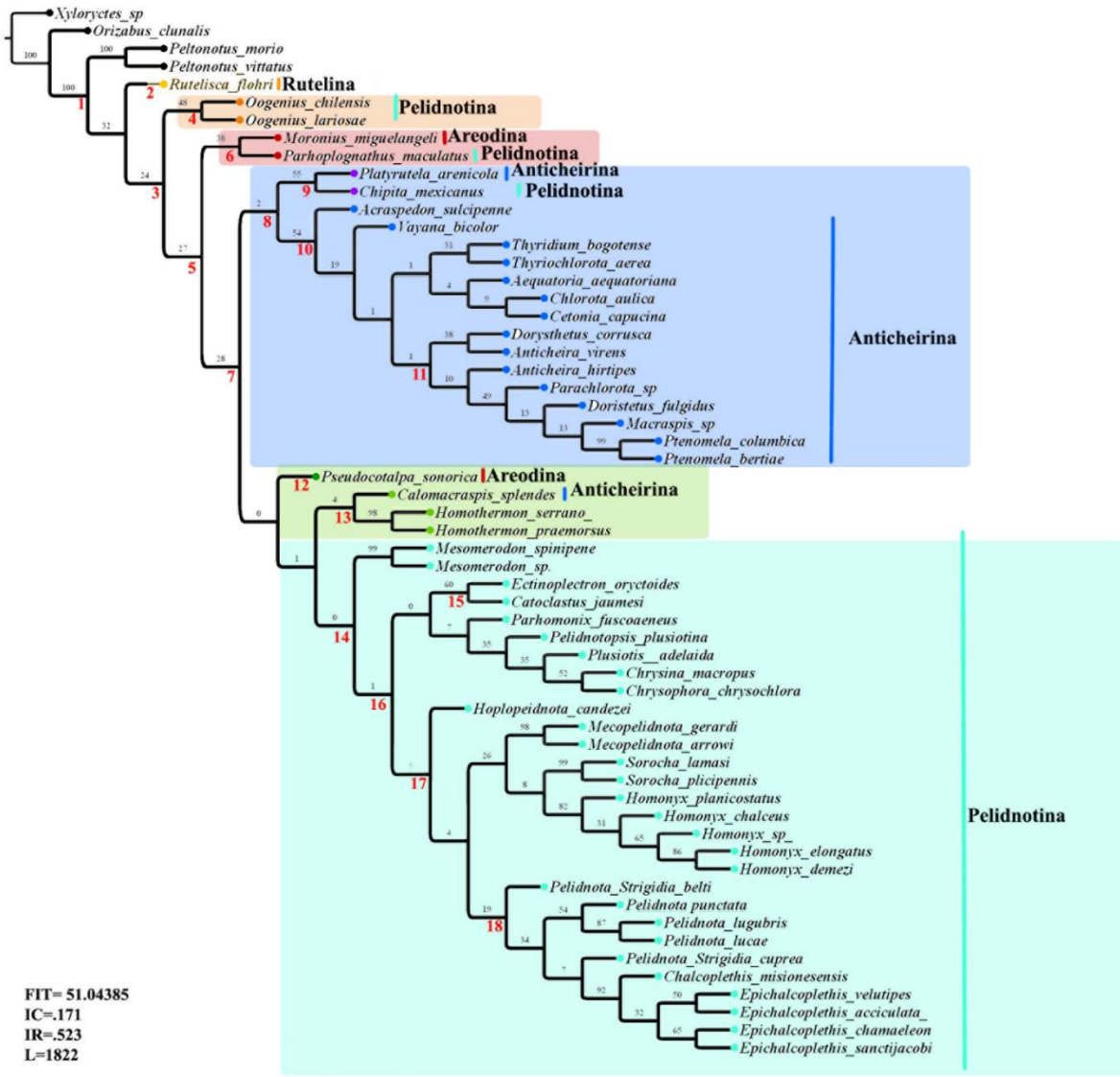


Figura 14. árbol con pesos implícitos ($k=21.005860$) con valores de remuestreo simétrico; Las sinapomorfias son representadas a manera de esquema en la parte inferior, representando cada clado según la numeración en rojo; a) cabeza; b), k) y u) quinto pretarso con sedas internas y uñas; c), p) cuarto tarso con acomodo de sedas internas y dorsales, d), n) labio; e) cabeza y clípeo; f) cuerpo vista lateral; g) protibia; h), l) y t) metatibia con proceso espinoso; i), r) maxila; j) cuerpo vista dorsal; m) pronoto escutelo y callos humerales; o) edeago vista dorsal; q) antenas; s) proesternón.

7.4. Análisis por clados en el árbol con pesos implícitos

En el caso del análisis filogenético se pudieron observar estados de carácter sobre piezas bucales como sinapomorfías fuertes para todos clados, como fueron mandíbulas, maxilas y labio (Las relaciones y clados se refieren a la figura 14).

GRUPO EXTERNO

Homologías de los géneros *Xyloryctes*, *Orizabus* y *Peltonotus*

Estos géneros pertenecen a la subfamilia Dynastinae, por lo que se muestran con relaciones filogenéticas cercanas, con las siguientes sinapomorfías: Clípeo con vestidura ventral completa en el borde externo (11: 0); clípeo con vestidura mesial en el borde externo ausente (12: 0); clípeo con vestidura ventral distal en el borde externo agrupadas (14:0); frente con protuberancia central presente (18:0); labio con mentón más largo y angosto con respecto al prementón (77:0); pronoto con prominencia central presente(95:0); quinto tarso con menos de dos sedas internas (228:0); ápice de la Mesotibia con proceso espinoso sedífero (252:0); primer tarso con espolón fijo en el ápice exterior prominente (271:0).

El género *Peltonotus* en un inicio se describió dentro de Pelidnotina, sin embargo, Jameson (1997) lo transfirió a la subfamilia Dynastinae presentando evidencias filogenéticas de su cercanía con esa subfamilia. En este trabajo la posición de *Peltonotus* es la misma descrita por Jameson, soportado por las siguientes sinapomorfías: sutura notopleural por debajo del hipomeron (124:0); cuarto tarso con sedas internas apicales, en forma de seda (239:0).

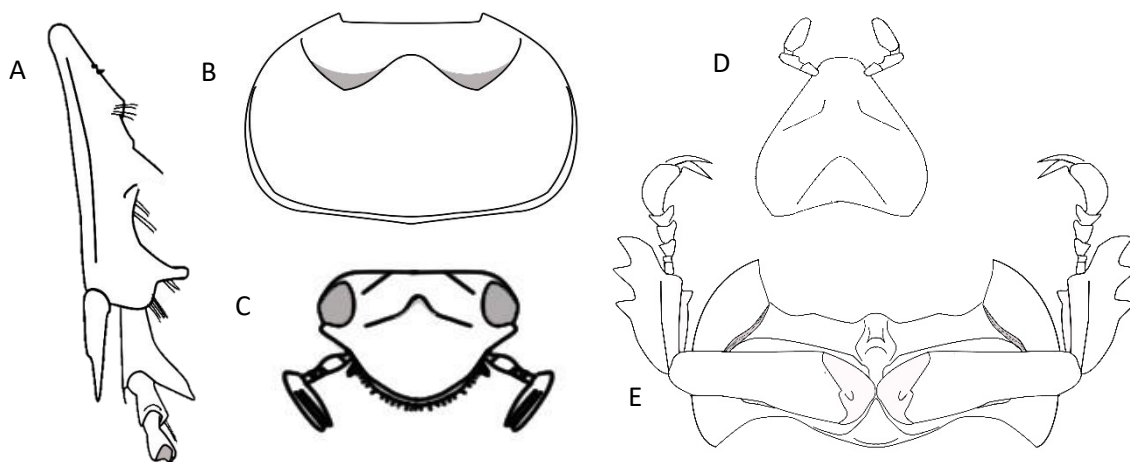


Figura 16. Sinapomorfías que respaldan al grupo externo. A) mesotibia; B) pronoto, C) cabeza; D) labio; E) prosternon.

GRUPO INTERNO

Clado 1) Rutelini

Rutelini MacLeay es una de las tribus más diversas de la subfamilia Rutelinae (Mondaca y Valencia 2016), los géneros de la tribu Rutelini se distinguen del grupo externo por presentar los siguientes caracteres: frente, disco, sin protuberancia central (18:1); quinto tarso con más de una hilera de sedas internas (227:1, 2); cuarto tarso, sedas internas apicales, todas espiniformes, o mixtas (239:1,2); mesotibia, ápice con proceso espinoso espiniforme.

Clado 2) Rutelina

El análisis muestra a esta subtribu sin agruparse dentro de un clado, sin embargo, se observa como subtribu hermana de Anticheirina y Pelidnotina, en el trabajo de Jameson 1998, Anticheirina resulta no monofilética pero las agrupaciones de los géneros de esta subtribu se muestran cercanos a Rutelina, lo que corresponde con los resultados aquí mostrados.

Clado 3) *Oogenius* → *Epichalcolethis*

El carácter que soporta a este clado es: labio, con forma subcuadrangular (68:1), subtrapezoidal (68:2) o escalonado (68: 3) a diferencia de *Rutelisca* y los géneros del grupo externo que presentan subtriangular (68:0), cuarto tarso, ápice interno con sedas, todas en forma de espina (193:1), o forma mixta (193:2) y oniquio, con setas, posición: vertical (266:1) con excepción de los géneros *Acraspedon* y *Macraspis*.

Clado 4) *Oogenius*

Este género se considera monofilético, sin embargo, su posición dentro la subtribu Pelidnotina ha generado muchas dudas, ya que su morfología lo acerca a los géneros *Lasiocala*, *Eremophygus* y *Microogenius* (Mondaca 2016), por lo que se había propuesto que un análisis con estos géneros sería necesario para comprender sus relaciones filogenéticas (Moore y cols. 2017). En el análisis las especies del género se posicionan fuera de la subtribu Pelidnotina y el carácter que soporta este clado es: labio con el prementón respecto al mentón medianamente reducido (79:1).

Clado 5) *Moronius* → *Epichalcoplethis* Este clado está soportado por: submentón, con vestidura escasa (67:1) y prementón del labio poco reducido, con respecto al mentón (79:2).

Clado 6) *Moronius* + *Parhoplognathus*

Este clado está representado por dos géneros de diferentes subtribus, *Moronius* (Areodina) y *Parhoplognathus* (Pelidnotina); no obstante, el análisis filogenético los muestra como taxones hermanos soportados por las siguientes homoplasias: superficie del clípeo cóncava (7:1) y hendidura ausente en el sexto espiráculo abdominal (153:1).

La posición de las sedas en los tarsos fue importante para sostener clados en las subtribus Anticheirina y Pelidnotina.

Clado 7) Anticheirina+ Pelidnotina

Ambas subtribus no se reconocen como monofiléticas (Jameson 1998), en el análisis se muestran como subtribus hermanas y la sinapomorfía que la respalda es: diente posterior de la protibia, alejado del anterior y medio (209:2), y similar (209:0) en casos como *Aequatoria*, *Dorysthetus*, *Hoplopelidnota*, *Ectinoplectron*, *Catoclastus*, *Homonyx* y *Chalcoplethis*.

Clado 8) *Platyrotela* - *Chipita*

Estos géneros comparten características tanto ecológicas, como morfológicas, a pesar de estar clasificados en subtribus diferentes (Anticheirina y Pelidnotina, respectivamente). En un inicio se creía que tenían características únicas, pero al realizar una revisión a fondo se comprobó que muchos de estos caracteres están compartidos con más géneros de la subtribu Pelidnotina. La sinapomorfía que soporta este clado es: tercer artejo maxilar hendido (63:2).

Clado 9) Anticheirina

Esta subtribu es la más rica en especies de las subtribus de Rutelini, y ha sido considerada como no monofilética (Moore y cols. 2014). En este análisis filogenético se agrupan todos sus géneros (con excepción de *Calomacraspis*, y la inclusión de *Chipita*), por lo que su naturaleza es polifilética. Está soportado por las siguientes sinapomorfías: mandíbulas, con

el área molar con más de diez quillas rectas (48:2) y proyección mesometaesternal llegando a las precoxas (131:2).

Clado 10) *Acraspedon* → *Ptenomela*

Este clado está conformado por géneros de la subtribu Anticheirina, soportado por las siguientes sinapomorfías: Escutelo sobrepasando los callos elitrales (99:2); uña interna hendida (169:1); uña interna hendida profundamente (171:1); metatibia con proceso espinoso sin setas en el centro (276:1).

Clado 11) *Dorysthetus* → *Ptenomela*

Este clado incluye al género tipo de Anticheirina: *Anticheira*, y la sinapomorfía que lo respalda es: pronoto, biemarginado en área contigua a los extremos del escutelo, en el borde posterior (84:1).

12) *Pseudocotalpa*

Esta hipótesis señala que Aerodina es hermana de Pelidnotina. Comparten caracteres como: la forma del labio, subtrapezoidal (68:2) y mentón del labio de tamaño similar respecto al prementón (77:2).

Clado 13) *Calomacraspis*+ *Homothermon*

El género *Homothermon* ha tenido una clasificación confusa, se duda de sus afinidades pues Ohaus (1898) postuló que el género estaba estrechamente relacionado con *Thyridium* Burmeister y lo colocó en la subtribu Anticheirina, sin embargo, es omitido en las clasificaciones posteriores por Bates (1904), y Soula en 2008 menciona que se aproxima a la subtribu Pelidnotina (Moore y cols. 2017). En el análisis se agrupa con el género *Calomacraspis* de la subtribu Anticheirina por caracteres como: mesotibia, con carina ausente al igual que el resto de los géneros de Anticheirina (249:1), por otro lado, comparten sinapomorfías con los géneros de Pelidnotina como son: parámetros simétricos (295:0) a diferencia de Anticheirina que los presenta asimétricos.

Clado 14) Pelidnotina

Es un grupo monofilético, debido a los errores nomenclaturales que ha presentado este grupo a lo largo de su historia, no se sabe los géneros que pertenecen a la subtribu (Moore y cols. 20017), en el análisis se observa como polifilética y, excluye los géneros: *Oogenius*, *Parhoplognathus* y *Chipita*. La sinapomorfía principal que da soporte a este clado es: cuarto tarso, con arreglo de sedas mixtas (sedas sedíferas a los extremos y espiniformes al centro (240:0).

Clado 15) *Ectinoplectron* + *Catoclastus*

La siguiente sinapomorfía respalda el clado: funículo con el artejo tercero y cuarto fusionados (25:1)

Clado 16) *Ectinoplectron* → *Epichalcoplethis*

La sinapomorfía que respalda el clado es: maxila con esclerito estipital IV angulado en el área apical (60:0).

Clado17) *Hoplopelidnota* → *Epichalcoplethis*

En este clado se encuentra el género tipo de Pelidnotina *Pelidnota punctata* por lo que la subtribu podría estar estrictamente representado por estos géneros. La sinapomorfía que respalda el clado es: proyección proesternal con borde en la base (129:1).

Clado 18) *Pelidnota* → *Chalcoplethis* y *Epichalcoplethis*

El análisis los muestra como géneros estrechamente relacionados *Chalcoplethis* y *Epichalcoplethis* comparten caracteres como: metasternon, ápice posterior medio ampliamente sinuado (140:1); abdomen con el ventrito V de más del doble con respecto al ventrito IV (148:2); oniquio con setas ausentes (264:1). Ambos géneros mantienen una relación estrecha con el género Pelidnotina soportada con las siguientes sinapomorfías: vestidura ausente en la proyección proesternal (128:1). Quinto tarso, ápice dorsal, con una seda (181:1), quinto tarso, ápice ventral, con una seda (184:1) y ápice de la metatibia con

proceso espinoso simple (274:1) este carácter está presente también en los géneros *Homothermon*, *Ectinoplectron* y *Sorochoa*.

VIII. DISCUSIÓN

Los resultados aquí presentados muestran que muchas de las relaciones son consistentes con estudios filogenéticos previos y con las hipótesis de relación anteriormente basadas en evaluaciones de caracteres morfológicos fuera de un contexto filogenético. Sin embargo, para muchos de los géneros de Pelidnotina, se tenía absoluto desconocimiento sobre sus afinidades por la extrema variación morfológica de la mayoría de sus géneros. A continuación, se discute cada clado, tomando en cuenta la Figura 14:

Clado 1) Rutelini

Rutelini MacLeay es una de las tribus más diversas de la subfamilia Rutelinae (Mondaca y Valencia 2016). A lo largo de la historia de la tribu, se han utilizado varias agrupaciones subtribales, pero generalmente sin definición ni diagnóstico o, como máximo, con diagnósticos que proporcionaron poca información para su identificación, muestra de esto son Bates (1888) y Ohaus (1934), quienes proporcionaron definiciones vagas y diagnósticos sólo para algunas subtribus, y algunos de estos diagnósticos se basaron en caracteres que muchas veces no eran constantes en todos los géneros de las subtribus (Jameson 1998). Los géneros de la subtribu Rutelini se distinguen del grupo externo por presentar los siguientes caracteres: frente, disco, sin protuberancia central (18:1) y, quinto tarso con más de una hilera de sedas internas (227:1, 2), cuarto tarso, sedas internas apicales, todas espiniformes, o mixtas (239:1,2), y un ápice de la mesotibia con proceso espinoso espiniforme (252:1) a diferencia de los géneros pertenecientes al grupo externo que presentan quinto tarso con solo una hilera de sedas internas (227:0);y cuarto tarso con sedas internas todas sedíferas (239:0).

Clado 2) Rutelina

La clasificación de esta subtribu es inestable, desde su descripción inicial por Ohaus (1934), no se logró describir adecuadamente y delimitar claramente, resultando en confusión sobre los límites genéricos de taxones en el grupo y en inestabilidad con la subtribu. Bates (1904) señaló la relación cercana de Pelidnota y Rutela (Moore y cols. 2017), y esta idea fue corroborada basado en análisis filogenéticos de Rutelinae de Jameson (1998). En esta filogenia, las subtribus Anticheirina, Pelidnotina y Rutelina se muestran como hermanas, al

compartir caracteres como: clípeo con vestidura mesial (11:1) incompleta en el centro y dorsal (12:1) presente, por otra parte, a diferencia de Anticheirina y Pelidnotina que presentan en el cuarto metatarso el ápice de la cara interna angulada (270:2), Rutelina presenta el cuarto metatarso con el ápice de la cara interna no proyectada (270:2), la forma de labio en Rutelina presenta una forma subtriangular (68:0) y en las otras dos subtribus la forma varía entre subrectangular (68:1), subtrapezoidal (68:2) o redondeada (68:3).

Clado 3) *Oogenius* → *Epichalcoplethis*

El análisis filogenético demostró que varias agrupaciones de la tribu Rutelini no son grupos monofiléticos como se puede observar por la unión de géneros de diferentes subtribus, los caracteres que soportan a este clado son: Labio, con forma subcuadrangular (68:1), subtrapezoidal (68:2) o escalonado (68:3) a diferencia de Rutelisca y los géneros del grupo externo que presentan subtriangular (68:0), cuarto tarso, ápice interno con sedas, todas en forma de espina (193:1), o forma mixta (193:2) y oniquio, con setas, posición: vertical (266:1) con excepción de los géneros *Acraspedon* y *Macraspis*, el resto de los géneros tanto del grupo externo como *Rutelisca* presentan las sedas en forma horizontal (266:0).

Clado 4) *Oogenius*

La exclusión del género *Oogenius* de Pelidnotina es también relevante para la definición de la subtribu, ya que el carácter que lo diferencia con el resto de pelidnotinos es el prementón medianamente reducido con respecto al mentón (79:1), pues en el resto de los géneros de Pelidnotina se encuentra poco reducido (79:0), además de diferir en otros caracteres morfológicos como: funículos antenales con pliegues en la cara interna (27:0), abdomen con desarrollo corto (141:0) y, cuerpo, con forma dorsal ovalada (303:1). En algunos aspectos morfológicos, las especies que conforman este género se asemejan a aquellas pertenecientes a los géneros *Lasiocala* Blanchard y *Microogenius* Gutiérrez (Rutelinae: Rutelini), los caracteres que comparten son: la forma corporal, canto ocular corto y ancho, antenas pequeñas compuestas por 10 antenómeros, y edeago con los parámetros simples y fusionados (Mondaca 2016). Se requieren análisis filogenéticos que incluyan los géneros *Microogenius*, *Eremophygus* y *Lasiocala* para comprender mejor la composición de las relaciones de género y grupo hermano (Moore y cols. 2017).

Clado 5) *Moronius* → *Epichalcoplethis*

Este clado agrupa a las subtribus Areodina, Anticheirina y Pelidnotina, es importante resaltar que ninguna se consideraba monofilética (Jameson 1998, Grossi y Vaz-de-Mello 2015). Jameson (1998) menciona que la subtribu Areodina está más relacionada con la subtribu Anomalini que con la tribu Rutelini, aunque en el análisis se incluyen solo dos géneros los cuales no muestran relaciones cercanas, y Areodina y Pelidnotina se separan por la sutura frontoclipeal, que en caso de Pelidnotina es incompleta en el centro y en Areodina es completa.

Clado 6) *Moronius* + *Parhoplognathus*

En este clado se agrupan géneros de dos subtribus: Areodina (*Moronius*) y Pelidnotina (*Parhoplognathus*). De la subtribu Areodina se duda sobre su monofilia (Grossi y Vaz-de-Mello 2015), y el género *Parhoplognathus*, a pesar del supuesto parecido con los géneros *Chipita* y *Platyrutela*, no muestra relación con estos, como en algún momento se planteó su cercanía directa. *Parhoplognathus* es morfológicamente similar a géneros de la subtribu Areodina, diferenciándose de estos por una sutura frontoclipeal incompleta en el centro al igual que el resto de los géneros de Pelidnotina, sin embargo, se desconocen las relaciones entre grupos hermanos (Moore y cols. 2017). Este clado se agrupa por caracteres como: un clípeo cóncavo (7:1) a diferencia de los demás géneros Pelidnotina que presentan un clípeo plano o convexo (7:1,2) y una hendidura ausente en el sexto espiráculo abdominal (153:1).

Clado 7) Anticheirina+ Pelidnotina

Ambas subtribus se han considerado como Rutelini, pero ninguna es monofilética, Jameson 1998 propone eliminarlas, no obstante, en este análisis, los géneros de la subtribu Anticheirina se agrupan en su mayoría, y son cercanos a Pelidnotina. El análisis muestra a las subtribus como subtribus hermanas con esta sinapomorfía que apoya al clado: dientes de la protibia, dientes, con el posterior alejado del anterior y medio (209:2).

Clado 8) *Platyrutela* – *Chipita*

La posición de estos géneros dentro de la subtribu Anticheirina, resultó sorprendente, sin embargo, las características tanto morfológicas como ecológicas compartidas ya suponían una relación cercana entre ambos géneros, a pesar de que muchos caracteres diagnósticos como son: protibia con 2 dientes externos (206:1), clípeo subrectangular (0:3), y en declive (8:1), y uñas simples en todas las patas (169:0), (224:0) (267:0), están compartidos con otros géneros de las subtribus Pelidnotina y Anticheirina. El tercer artejo maxilar hendido (63:2) es único entre *Chipita* y *Platyrutela*, a diferencia del resto de los géneros que lo presentan amplio profundo (63:0) o superficial (63:1) (Fig. 6J).

Clado 9) Anticheirina

El conocimiento sobre la historia de vida de Anticheirina es escaso (Carvalho y cols.2019). En este análisis filogenético se agrupan todos los géneros de Anticheirina (con excepción de *Calomacraspis*, y la inclusión de *Chipita*), por lo que su naturaleza es polifilética. Dentro de los caracteres que posicionan a *Chipita* y *Platyrutela* en Anticheirina están el clípeo subcuadrangular (0:3), mesotibia sin carina (249:1) y parámetros asimétricos (295:1). El clado en general está soportado por sinapomorfías como: mandíbulas, con el área molar con más de diez quillas rectas (48:2) a diferencia de Pelidnotina que en su mayoría presentan de una a cinco (48:0) o de seis a diez (48:1), y proyección mesometaesternal llegando a las precoxas (131:2) con excepción de *Chipita* que presenta proyección mesometaesternal antes del borde de las mesocoxas (131:3), y a diferencia de los otros géneros para los que la proyección mesometaesternal está más allá de las mesocoxas (131:0), o al borde de estas (131:1).

Este clado incluye al género tipo de Anticheirina, *Anticheira*, y la sinapomorfía que lo respalda es: pronoto, biemarginado en área contigua a los extremos del escutelo, en el borde posterior (84:1). Este estado de carácter también está presente en *Calomacraspis*, a diferencia del resto de los géneros incluidos en este análisis que tienen un área contigua a los extremos del escutelo continua (84:0).

12) *Pseudocotalpa*

La posición de *Pseudocotalpa* es interesante pues esta hipótesis señala a la subtribu Aerodina como hermana de Pelidnotina, sin embargo, será necesario incluir más géneros de Aerodina

para corroborarlo, pues presenta caracteres compartidos que solo están en géneros de Pelidnotina como son: forma de labio subtrapezoidal (68:2) que está presente también en los géneros: *Catoclastus*, *Pelidnotopsis*, *Plusiotis*, *Chrysina*, *Chrysophora*, *Mecopelidnota* y *Sorocho*, mentón del labio, de tamaño similar respecto al prementón (77:2), presente también en los géneros *Calomacraspis*, *Homothermon*, *Hoplopelidnota*, *Parhomonyx*, *Pelidnota*, *Plusiotis*, *Chrysina*, *Chrysophora*, *Mecopelidnota*, *Sorocho* y *Homonyx*.

Clado 13) *Homothermon* Ohaus

La posición de *Homothermon* como el género hermano del resto de Pelidnotina es interesante considerando su historia taxonómica y morfología inusual que lo vincularon con la subtribu Anticheirina (Ohaus, 1898), Pelidnotina (Ohaus, 1918), o bien, como un grupo próximo a Pelidnotina (Soula, 2008), pero sin una propuesta de ubicación incluso en un contexto amplio de Rutelini (Moore et al., 2017). A la luz de esta propuesta, el significado de su morfología podemos reinterpretarla; carece de las sinapomorfías que definen a Anticheirina (mandíbulas con el área molar con más de diez quillas rectas (48:2), *Homothermon* tiene de una a cinco quillas rectas (48:0), y la proyección mesometaesternal no llega a las precoxas (131:2), así como otros caracteres distintivos como: escutelo no más grande que los callos humerales (99:0) a diferencia de Anticheirina que los sobrepasa (99:2), presenta además uña interna simple (169:0) y no hendida como los géneros de Anticheirina.

Clado 14) Pelidnotina

Debido a los errores nomenclaturales que ha presentado este grupo a lo largo de su historia, no se sabe los géneros que pertenecen a la subtribu, y desde su descripción inicial han existidos cambios nomenclaturales, pues los límites taxonómicos no están bien definidos (Moore y cols. 20017). Con el presente análisis, esta subtribu excluye los géneros: *Oogenius*, *Parhoplognathus* y *Chipita*, al carecer de sinapomorfías que soportan a Pelidnotina como son: cuarto tarso, sedas mixtas, con arreglo de solo una sedífera en un extremo las demás espiniformes (240:1), el género *Oogenius* a diferencia de Pelidnotina presenta pliegues en la cara interna del funículo antenal (27:0), mandíbulas, área molar, sin quillas elevadas (45:1), labio, reducción del prementón respecto al mentón medianamente reducido (79:1) a diferencia de Pelidnotina que lo tiene poco reducido (79:2), desarrollo corto del abdomen

(141:0), pigidio, con borde externo en vista fronto-distal redondo (157:0) y la forma del cuervo en vista dorsal redondeada (303:1), el género *Parhoplognathus*. Tiene un clípeo con superficie cóncava (7:1), y en el caso de *Chipita*, a diferencia del resto de Pelidnotina la proyección meso-metaesternal, tiene un desarrollo antes del borde de las meso-coxas (131:3). La sinapomorfía principal que da soporte al clado 14 es: cuarto tarso, con arreglo de sedas mixtas (sedas sedíferas a los extremos y espiniformes al centro (240:0).

Clado 15) *Ectinoplectron* + *Catoclastus*

Estos géneros tienen en común una apariencia similar a *Homonyx*, sin embargo, se conoce muy poco acerca de sus relaciones filogenéticas y su historia natural (Moore y cols. 2017), por lo que el resultado de esta clado es relevante ya que ofrece información para aclarar las relaciones filogenéticas de estos géneros. La siguiente sinapomorfía respalda el clado: Funiculo con el artejo tercero y cuarto fusionados (25:1) a diferencia del resto de Pelidnotinos que no presentan esta fusión (25:0).

Clado 18) Pelidnota → *Chalcoplethis* y *Epichalcoplethis*

El género *Chalcoplethis* en un inicio se consideró como *Pelidnota* por Ohaus (1934b), Bates (1904), y Hardy (1975), e incluía un amplio grupo de especies, sin embargo, según lo circunscrito por Soula (2006), *Chalcoplethis* incluye solo a *C. kirbii kirbii* Gray y *C. kirbii misionensesis* Soula, excluyendo al resto de las especies en el género *Epichalcoplethis* (Moore y cols. 2017). *Chalcoplethis* y *Epichalcoplethis* comparten caracteres como: metasternon, ápice posterior medio ampliamente sinuado (140:1); abdomen con el ventrito V de más del doble con respecto al ventrito IV (148:2); oniquio ausente de setas (264:1). Ambos géneros mantienen una relación estrecha con el género *Pelidnota* soportada con las siguientes sinapomorfías: vestidura ausente en la proyección proesternal (128:1), Quinto tarso, ápice dorsal, con una seda (181:1), quinto tarso, ápice ventral, con una seda (184:1) ápice de la metatibia con proceso espinoso simple (274:1) este carácter está presente también en los géneros: *Homothermon*, *Ectinoplectron* y *Sorocho*.

Algunos hallazgos fueron inesperados, como la exclusión del género *Chipita* de Pelidnotina para ser incluido en Anticheirina como género hermano de *Platyrotela*, debido a

la diferencia en el acomodo de sedas apicales internas del cuarto tarso, pues para el caso de *Pelidnotina*, el arreglo es de dos sedas sedíferas al centro y dos espiniformes al extremo, y para *Chipita* y muchos de los géneros de *Anticheirina*, el acomodo es de una seda en forma sedífera al extremo y las demás espiniformes. Este carácter no se había evaluado en el grupo de estudios, no obstante, mostró información relevante para su posición filogenética.

Los caracteres como el número de quillas rectas en el área molar de las mandíbulas (48), tamaño del prementón con respecto al mentón (79), forma del área apical del esclerito estipital de la maxila (60), forma de surco en el tercer artejo maxilar, surco, forma (63), se refieren a piezas bucales las cuales no habían sido consideradas para la diagnosis del grupo y aportaron información para la separación de clados a nivel genérico y subtribal, como el de *Oogenius*, *Chipita* y *Platyrotela*, *Anticheirina*, y *Pelidnotina*.

Los caracteres como: profundidad de hendidura en la uña (171), número de sedas en el ápice interno del cuarto tarso (192), arreglo de sedas mixtas en el cuarto tarso (240), se refieren a estructuras de las patas, como uñas y sedas del cuarto tarsómero, las uñas son caracteres que ya se han tomado en cuenta para describir a *Pelidnotina* y dan información relevante para el grupo a nivel subtribal.

IX. CONCLUSIONES

Después de analizar un extenso conjunto de caracteres y un amplio muestreo de taxones de Rutelini, se encontró evidencia para considerar que la subtribu Pelidnotina es polifilética, ya que el resultado del análisis morfológico no es consistente con la clasificación tradicional del grupo, por lo que algunos de sus géneros como *Oogenius*, *Parhoplognathus* y *Chipita* pertenecen a Anticheirina o posiblemente representen a subtribus nuevas. Se recomiendan los cambios clasificatorios basados en las hipótesis de las relaciones filogenéticas del cladograma resuelto con pesos implícitos (Fig. 14):

Los géneros *Oogenius*, *Parhoplognathus* y *Homothermon* no pertenecen a Pelidnotina en sentido estricto y pueden representar subtribus nuevas.

Chipita y *Platyrotela* son géneros hermanos y pertenecen a la subtribu Anticheirina.

Rutelinae MacLeay, 1819

Rutelini Macleay 1819

Moronius Grossi y Vaz-de-Mello, 2015, *incertae sedis* (Anteriormente en Aerodina)

Oogenius Solier, 1851, *incertae sedis* (Anteriormente en Pelidnotina)

Parhoplognathus Ohaus, 1915, *incertae sedis* (Anteriormente en Pelidnotina)

Anticheirina Lacordaire, 1856.

Platyrotela Bates, 1888, **ubic, nov.**

Chipita Soula, 2008, **ubic, nov.**

Acraspedon Arrow, 1899

Aequatoria Arrow, 1899

Anticheira Eschscholtz, 1818

Chlorota Burmeister, 1844

Dorysthetus Blanchard, 1851

Macraspis MacLeay, 1819

Parachlorota Soula, 2002a

Ptenomela Bates, 1888

Thyridium Burmeister, 1844

Thyriochlorota Ohaus, 1915

Vayana Ohaus, 1915

Pelidnotina, Burmeister, 1844

Catoclastus Solier, 1851

Chalcoplethis Burmeister, 1844

Chrysina Kirby, 1828

Chrysophora Dejean, 1821

Ectinoplectron Ohaus, 1915

Epichalcoplethis F. Bates, 1904

Eremophygus Ohaus, 1910

Homeochlorota Soula, 2006

Homonyx Guérin-Méneville, 1839

Homothermon Ohaus, 1898

Hoplopelidnota F. Bates, 1904

Mecopelidnota F. Bates, 1904

Mesomerodon Ohaus, 1905

Microogenius Gutiérrez, 1951

Neogutierrezia Martínez, 1953

Oogenius Solier, 1851

Pachacama Soula, 2006

Parhomonyx Ohaus, 1915

Patatra Soula, 2008

Pelidnota MacLeay, 1819

Peruquime Mondaca & Valencia, 2016

Pseudogeniates Ohaus, 1910

Sorocho Soula, 2006

Xenopelidnota F. Bates, 1904

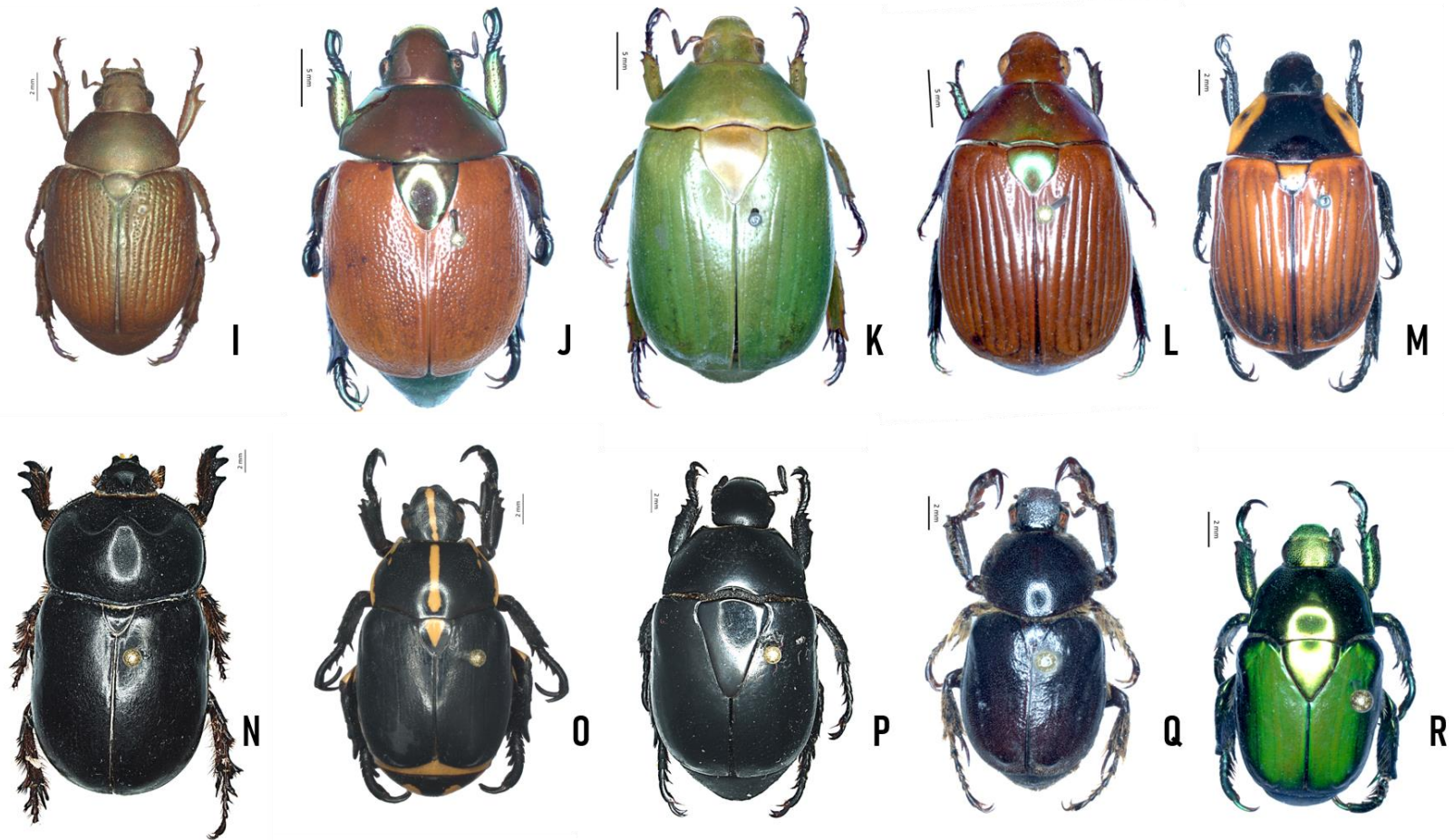


Figura 18: Cuerpo en vista dorsal. I) *Platyrutela arenicola*; J) *Aequatoria aequatoriana*; K) *Anticheira hirtipens*; L) *Vayana bicolor*; M) *Acraspedon sulcipenne*; N) *Xyloryctes* sp.; O) *Rutela lineolata*; P) *Macraspis* sp.; Q) *Peltonotus morio*; R) *Calomacraspis splendens*.

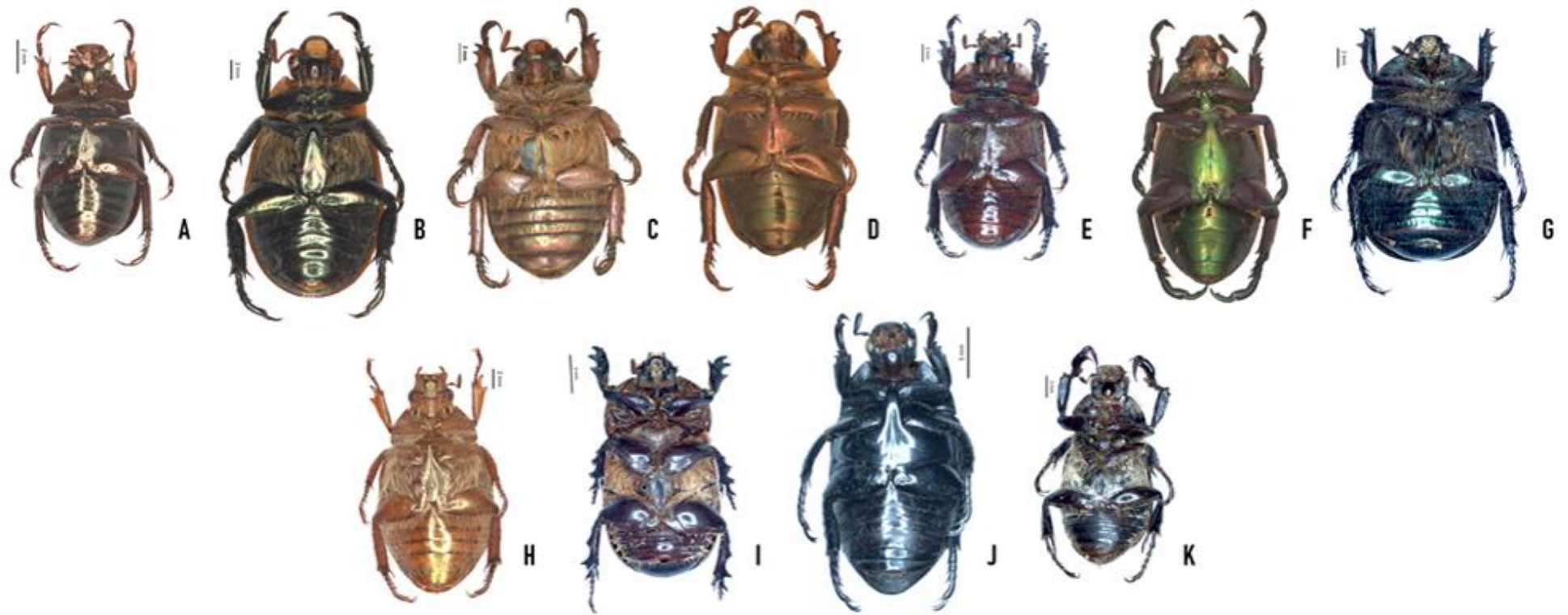


Figura 19: Cuerpo en vista ventral. A) *Chipita mexicana*; B) *Pelidnota punctata*; C) *Pelidnotopsis plusiotina*; D) *Mesomerodon sp.*; E) *Ectinoplectron oryctoides*; F) *Chalcoplethis sanctijacobi*; G) *Oogenius chilensis*; H) *Platyrutela arenicola*; I) *Xyloryctes sp.*; J) *Macraspis sp.*; K) *Peltonotus morio*.

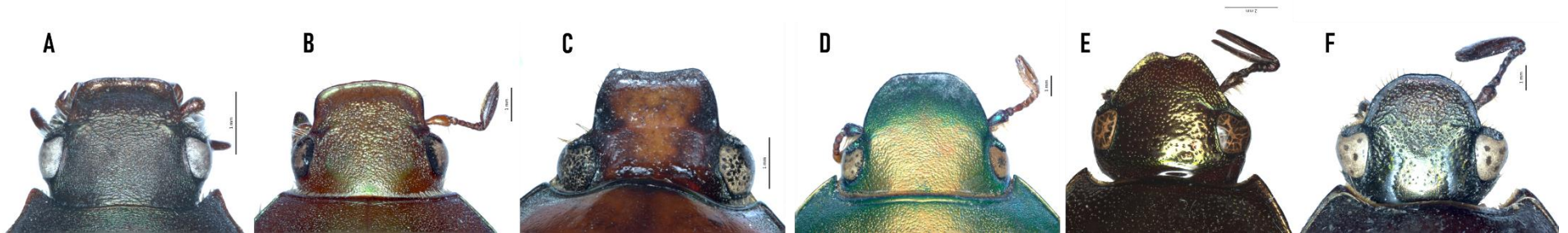


Figura 20: Cabeza: A: *Chipita mexicana*; B: *Platyrutela arenicola*; C: *Parhoplognathus maculatus*; D: *Chrysina macropus*; E: *Epichalcoptethis velutipes*; F: *Mecopelidnota Girardi*.

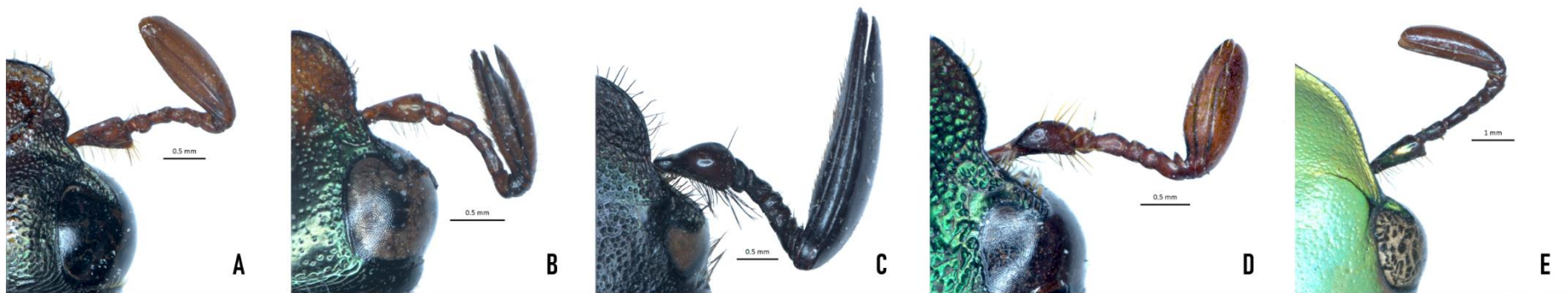


Figura 21: Antenas: A: *Homonyx sp.*; B: *Strigidia belti*; C: *Oogenius lariosae*; D: *Catoclastus jaumesi*; E: *Chrysina macropus*.

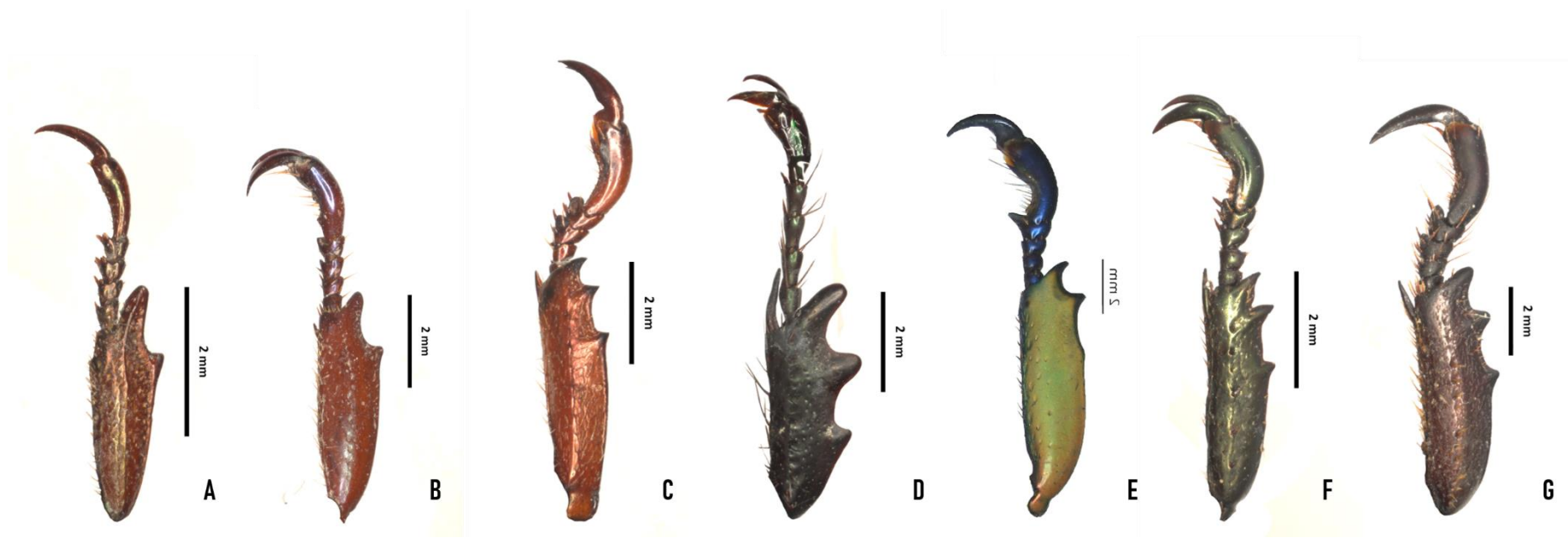


Figura 22: Protibia: A: *Chipita mexicana*; B: *Platyrutela arenicola*; C: *Epichalcoplethis oryctoides*; D: *Oogenius chilensis*; E: *Chrysin macropus*; F: *Sorocha plicipennis*; G: *Mecopelidnota Girardi*.

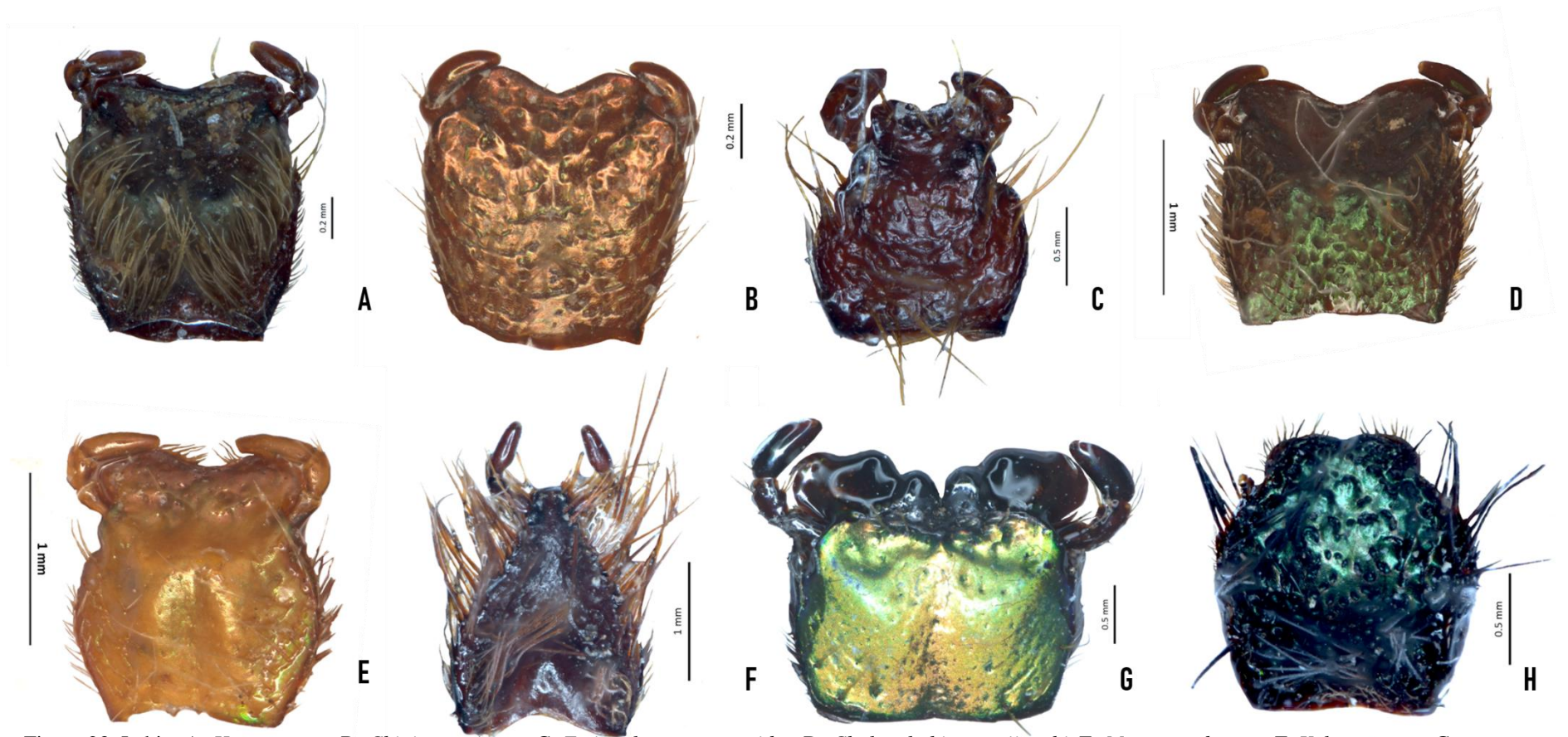


Figura 23; Labio: A: *Homonyx* sp.; B: *Chipita mexicana*; C: *Ectinoplectron oryctoides*; D: *Chalcoplethis sanctijacobi*; E: *Mesomerodon* sp.; F: *Xyloryctes* sp.; G: *Chrysinia macropus*; H: *Oogenius chilensis*.

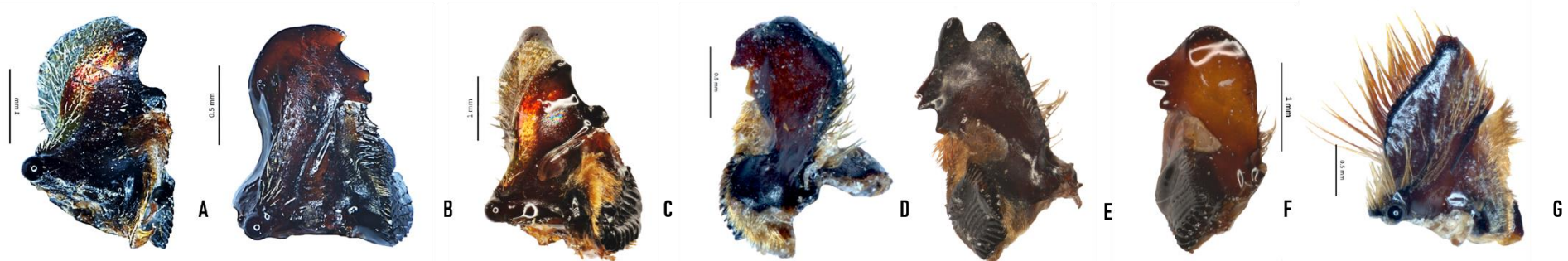


Figura 24: Mandíbula: A: *Plusiotis Adelaida*; B: *Parhoplognathus maculatus*; C: *Plusiotis Adelaida*; D: *Homonyx sp.*; E: *Chalcoplethis sanctijacobi*; F: *Mesomerodon sp.*; G: *Xyloryctes sp.*

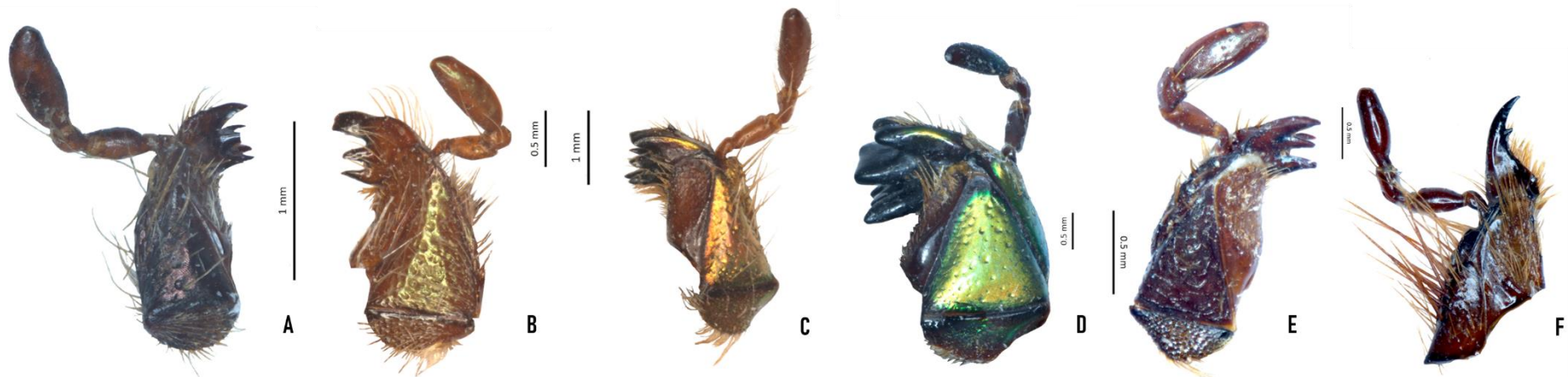


Figura 25: Maxilas: A: *Parhoplognathus maculatus*; B: *Platyrutela arenicola*; C: *Plusiotis Adelaida*; D: *Chrysina macropus*; E: *Homonyx sp.*; F: *Xyloryctes sp.*

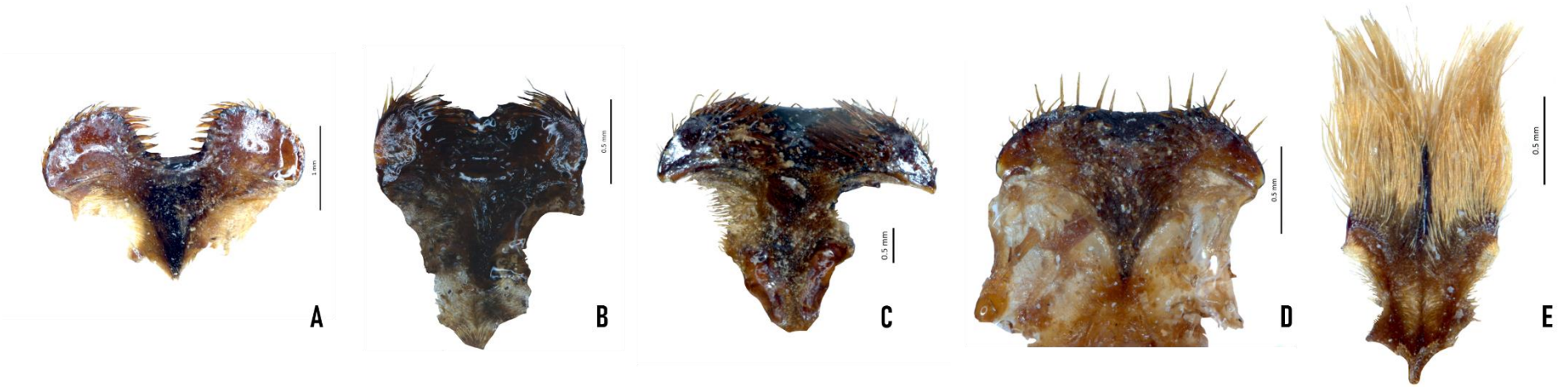


Figura 26: Labro: A: *Plusiotis Adelaida*; B: *Parhoplognathus maculatus*; C: *Chrysina macropus*; D: *Homonyx sp.*; E: *Xyloryctes sp.*

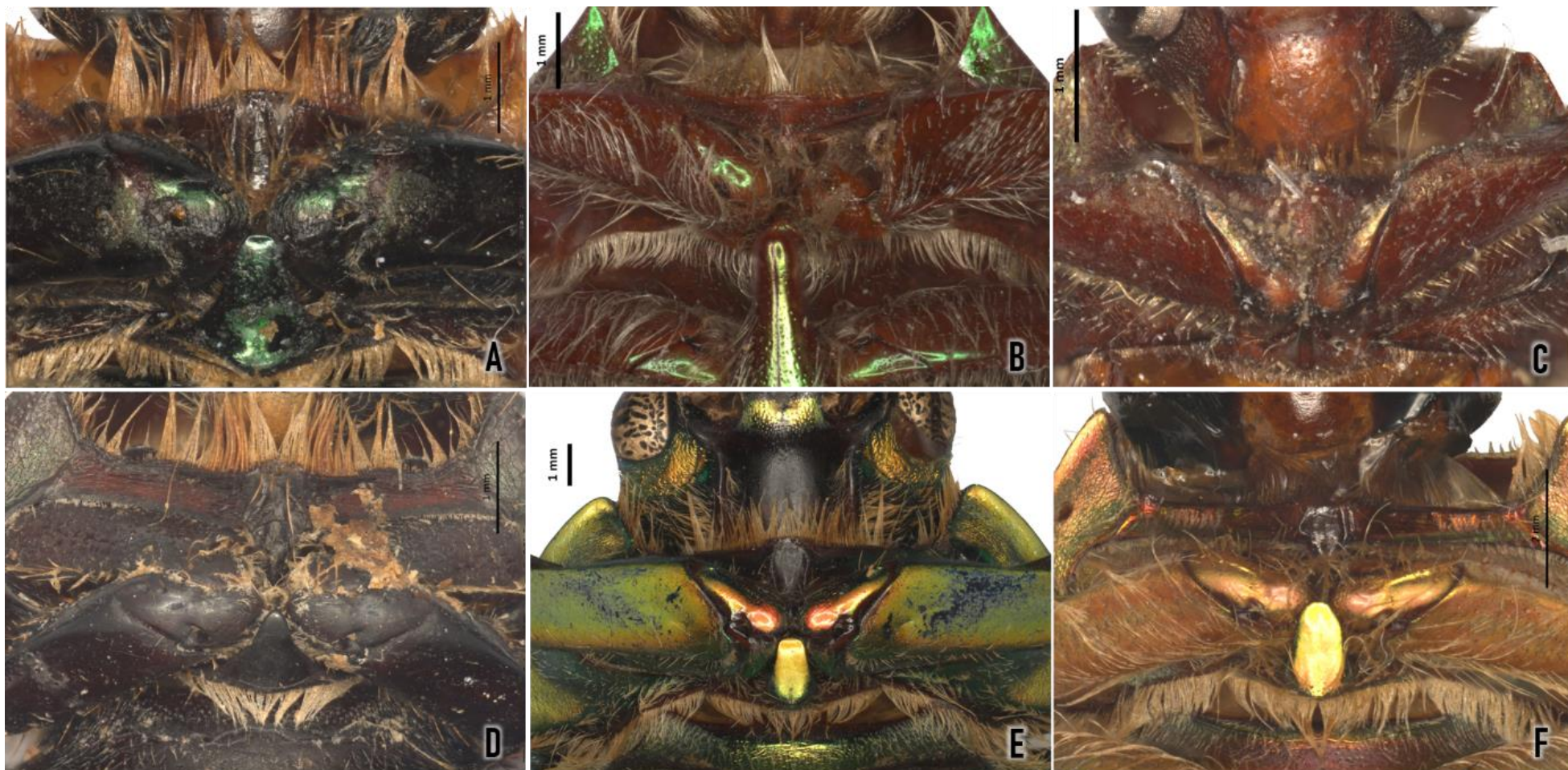


Figura 27: Basisternón: *Pelidnota punctata*; B: *Platyrutela arenicola*; C: *Chipita mexicana*; D: *Pelidnota lugubris*; E: *Chrysina macropus*; F: *Plusiotis adelaida*

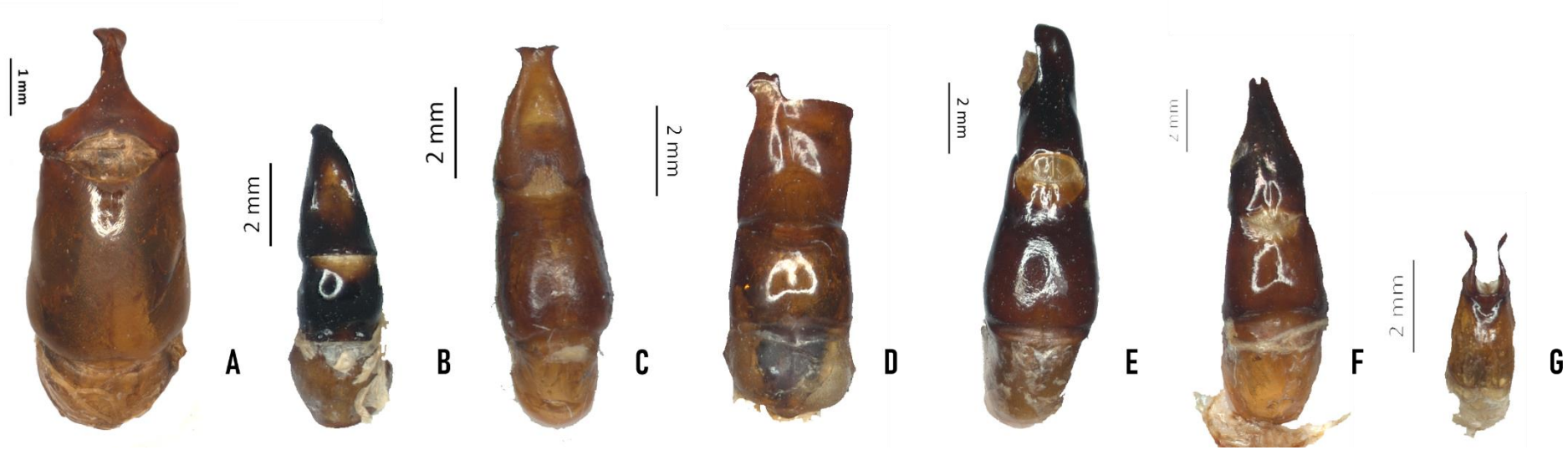


Figura 28: Edeago: A: *Mesomerodon* sp.; B: *Oogenius lariosae*; C: *Pelidnota punctata*; D: *Platyrutela arenicola*; E: *Chlorota áulica*; F: *Chrysina macropus*; G: *Strigidia cuprea*.

X. REFERENCIAS

- Alonso Z. 2015. Manual clase Insecta Orden Coleoptera. Revista IDE@ - SEA 55: 1–18.
- Agnarsson I, Miller JA. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN. Cladistics 24: 1032-1038.
- Alvarado R. 1989. Sistemática, taxonomía, nomenclatura, nuevos avances en esos campos del saber. Revista TRAZOS 7: 3-39. ISSN: 02IH19SX
- Álvarez HA, Carrillo-Ruiz H, Morón MA. 2013. Horns Positive Allometry in a Mexican Population of *Strategus Aloeus* (L.) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Dynastinae). Entomotropica 28 (2): 87–94.
- Amat G, Escobar F. Capacidad nacional de investigación en sistemática biológica en Colombia y breve reseña del estado actual del conocimiento taxonómico del orden Coleoptera. En: Martin-Piera F, Morrone JJ, Melic A (Eds). Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000.m3m: Monografías tercer milenio 1: 137-144.
- Arita T. 2016. La extinción de especies en: Crónicas de la extinción, la vida y la muerte de las especies animales. Editorial Fondo de Cultura Económica. México.
- Bates F. 1888. Pectinicornia y Lamellicornia. In Biología Central- americana, Godman FD, Salvin O (eds.). Editorial Taylor and Francis. Londres.
- Bates F. 1904. Revision of the subfamily Pelidnotinae of the coleopterous family Rutelidae, with descriptions of new genera and species. Transactions of the Entomological Society of London: 249-276 pp.
- Baum D. 2008. Lectura de un árbol filogenético: el significado de los grupos monofiléticos. Educación en la naturaleza 1 (1):190.

- Bouchard P, Bousquet Y, Davies AE, Alonso ZMA, Lawrence JF, Lyal CHC, Newton AF, Reid CAM, Schmitt M, Ślipiński SA, Smith ABT. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* 88: 1–972.
- Bravo C, Castillo C, Contreras R, Cuevas C, Esquivel M, Gernandt S, Gil G. 2007. Diversidad evolutiva. En: *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*. Contreras R, Cuevas C, Goyenechea I, Iturbe U (eds.). Editorial Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México. Pp. 147.
- Brooks DR, Mayden RL, McLennan DA. 1992. Phylogeny and Biodiversity: Conserving Our Evolutionary Legacy. *Trends in Ecology & Evolution* 7 (2): 55–59.
- Burmeister H. 1844. *Handbüch der Entomologie (Coleoptera Lamellicornia Anthobia et Phyllophaga Systellochela)*. Volumen 4. Berlin, Germany.
- Caballero L, Pérez S. 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 45-56.
- Carvalho, T., Duarte, P., Fuhrmann, J., y Grossi, P. (2019). Description of the last larval instar and pupa of *Chlorota paulistana* Ohaus, 1912 (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Rutelini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 63(3), 245-249. Epub September 05, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2019.05.002>
- Cherman A, Morón MA. 2014. Validación de la familia Melolonthidae. *Acta Zoológica Mexicana* 30(1): 201–220.
- Constantino LM. 2006. Biocomercio sostenible de insectos: estado actual, perspectivas y dificultades del mercado en Colombia con especial referencia en coleoptera y lepidoptera. XXXIII Congreso Sociedad Colombiana de Entomología SOCOLEN. Julio 26-28. Manizales, Colombia. Pp: 35-49.
- Contreras-Ramos A, Cuevas-Cardona C, Goyenechea I, Iturbe U. 2007. *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*. Editorial Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. ISBN: 970-769-099-2

- Costa, C. 2000. Estado de conocimiento de los coleópteros neotropicales. En: Martin-Piera F, Morrone JJ, Melic A (Eds). Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000.m3m: Monografías tercer milenio 1:99-114.
- Da Silva FA, Almeida LM, Bravo F, Grossi PC. 2018. A checklist of Rutelinae MacLeay, 1819 (Coleoptera, Melolonthidae) of Bahia, Brazil. *Biota Neotropica* 18(2), e20170476. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2017-0476>
- De Luna E, Guerrero JA, Chew-Taracena T. 2005. Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica* 15(3): 351-370. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972005000300010&lng=es&tlng=es
- Delgado L, Márquez J. 2006. Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 22(2): 57-108.
- Deloya C, Parra-Tabla V, Delfín-González H. 2007. Fauna de Coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al Bosque Mesófilo de Montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el Centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology* 36 (1): 5-21. <https://dx.doi.org/10.1590/S1519-566X2007000100002>
- Edwards EJ, Still CJ, Donoghue MJ. 2007. The Relevance of Phylogeny to Studies of Global Change. *Trends in Ecology & Evolution* 22(5): 243–49.
- Ferreira A, Almeida L, Bravo F, Grossi P. 2017. A checklist of Rutelinae MacLeay, 1819 (Coleoptera, Melolonthidae) of Bahia, Brazil. *Biota Neotropical* 18(2): e20170476.
- Footitt RG, Adler PH (Eds.). 2009. *Insect Biodiversity: Science and Society*. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK. 632 pp.
- Gangwere SK. 1965. The structural adaptations of mouthparts in Orthoptera and Allis. *revista española de entomología* 41(1): 67-85.

- Goloboff P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83–91.
- Goloboff P. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: Solutions for composite optima. *Cladistics*. 15: 415-428.
- Goloboff P, Farris J, Nixon K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 59: 774-786.
- Hawks D. 2001. Taxonomic and nomenclatural changes in *Chrysina* and a synonymic checklist of species (Scarabaeidae: Rutelinae). *Occasional Papers of the Consortium Coleopterorum* 4: 1-8.
- Holloway BA. 2007. Lucanidae (Insecta: Coleoptera). *Fauna of New Zealand* 61. Editorial Manaaki Whenua Press. New zealand. 254 pp.
- Jameson M. 1998. Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the Rutela generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 14: 1-184.
- Jameson ML, Ratcliffe BC. 2002. Series Scarabaeiformia Crowson 1960 (=Lamellicornia) Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802. Introduction. En: Arnett RH Jr, Thomas MC, Skelley PS, Frank JH (eds.). *American Beetles Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press, Boca Raton. México. Pp. 1-5.
- Jameson M, Ratcliffe B. 2011. The Neotropical Scarab Beetle Tribe Anatistini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae). *Volumen* 26. 100 pages. Order ID: B-26-1
- Johannes F. 01 de julio del 2020. Collections. Museum für Naturkunde Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung. <https://www.museumfuernaturkunde.berlin/de/research/collections/recent-invertebrates/kaefer-und-faecherfluegler>
- Král D, Batelka J. 2017. Order Coleoptera, superfamily Scarabaeoidea. *Arthropod fauna of the UAE*. 6. 78-168.

- Mata M, Manríquez M, Aguilar O, Sánchez R. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta universitaria* 25(2): 3-19.
<https://dx.doi.org/10.15174/au.2015.690>
- Martínez C. 2005. Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia. 546 p.
- Mayorga MMC. 01 de Julio del 2020. Coleoptera. Colección Nacional de Insectos CNIN (http://www.ibiologia.unam.mx/colecciones/insectos/centro_insec.htm).
- Machatschke JW. 1957. Genera Insectorum de P. Wystmann. Fasc. 199-B. Coleoptera Lamellicornia, Scarabaeidae, Rutelinae, Anomalini. Ed. Mercurius, Anvers, Bélgica. Fasc. 199C: 1-145
- Machatschke, J. W. 1965. Coleoptera Lamellicornia. Fam. Scarabaeidae, Subfam. Rutelinae, Section Rutelinae Orthochilidae. Genera Insectorum, Fasc. 199C: 1-145.
- Mckenna DD, Farrell BD, Caterino M, Farnum CW, Hawks DC, Maddison DR, Seago AE, Short AZ, Newton AF, Thayer MK. 2015. Phylogeny and Evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: Forest Litter as a Stepping Stone for Diversification of Nonphytophagous Beetles. *Systematic Entomology* 40(1): 35–60.
- McKenna DD, Shin S, Ahrens D, Balke M, Beza-Beza C, Clarke DJ, Donath A, Escalona HE, Friedrich F, Letsch H, Liu S, Maddison D, Mayer C, Misof B, Murin PJ, Niehuis O, Peters RS, Podsiadlowski L, Pohl H, Scully ED, Yan EV, Zhou X, Ślipiński A, Beutel RG. 2019. The Evolution and Genomic Basis of Beetle Diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 116(49): 24729–37.
- Mendoza A, Ramírez-Ponce P. 2018. Estado del conocimiento de los coleópteros lamellicornios (Scarabaeoidea) para el estado de Tlaxcala, México. 1er Congreso de la Asociación Mexicana de Sistemática de Artrópodos AMXSA. pp84

- Mendoza R. 2012. Aportes de la filogenética a la investigación médica. *Revista Médica Herediana* 23 (2): 119-127.
- Moczek AP. 2007. Pupal Remodeling and the Evolution and Development of Alternative Male Morphologies in Horned Beetles. *BMC Evolutionary Biology* 7(6): 151.
- Mondaca J, Valencia G. 2016. Nuevo género y especie de Rutelini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) de los Andes peruanos. *Insecta Mundi* 0473: 1-10.
- Mondaca J. 2019. Revisión del género *Microogenius* Gutiérrez (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini), con descripción de dos nuevas especies altoandinas. *Insecta mundi* 0694: 1-23.
- Moore MR, Jameson ML. 2013. Taxonomic and Nomenclatural Changes in the Pelidnotine Scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *The Coleopterist Bulletin* 67(3): 377-387.
- Moore MR, Jameson ML, Paucar-Cabrera A, 2014. Taxonomic and nomenclatural changes in the anticheirine scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *Insecta Mundi*. 0392: 1-20. <http://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/893>
- Moore M, Jameson M, Garner B, Audibert C, Smith A. 2017. Synopsis of the pelidnotine scarabs (Coleoptera, Scarabaeidae, Rutelinae, Rutelini) and annotated catalog of the species and subspecies. *Zookeys* 666: 1-349.
- Mora A, Ramírez P, Escobar H. 2018. First Record of the genus *Platyurutela* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) for México. *The Coleopterists Bulletin* 72 (2): 368-370.
- Morelli E. 1996. Descripción de la larva y de la pupa de *Homonyx chalcea* Blanchard, 1850 (Coleoptera: Scarabaeidae, Rutelinae). *Acta Zoológica Mexicana (N. S.)* 68: 53–60.
- Morelli E. 2000. Diversidad, distribución temporal y trófica, y patrones de nidificación de un agregado de especies de escarabeidos coprófagos (Coleoptera) en un campo natral

pastoreado (Cerro Colorado, Depto. De Florida). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Uruguay, Uruguay.

- Morón MA, Nogueira G, Rojas-Gómez CV, Arce-Pérez R. 2014. Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) En México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85 (SUPPL): 298–302. <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31834>
- Morón M. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica. Editorial Instituto de Ecología, México, D.F. 20:1-341.
- Morón M. 1991. Larva and pupa of *Aegidium cribratum* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Orphninae). *Coleopterists Bulletin* 45: 360-367.
- Moron M. A.1994.FaunadeColeópteraLamellicorniaenlas montañas del noreste deHidalgo, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 63: 7-59
- Morón M, Ratcliffe B, Deloya C. 1997. Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera, Lamellicornia Vol. I. México: CONABIO Y Sociedad Mexicana de Entomología, A.C. 280 pp.
- Morón RMA. 2000. Atlas de los Coleoptera Scarabaeoidea de México. Segunda parte. Instituto de Ecología, A. C. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. K005. México D.F.
- Morón M, Aragón G, Carrillo R. 2013. Introducción al conocimiento de los escarabajos de Puebla. En M. A. Morón (eds.). Fauna de escarabajos del estado de Puebla. Coatepec, Veracruz. 7 pp.
- Morón M, Deloya C. (2002). Observaciones sobre el ciclo de vida de *Pelidnota (Pelidnota) virescens* Burmeister, 1844 (Coleoptera: Melolonthidae; Rutelinae). *Acta zoológica mexicana (n.s.)* 85: 109-118. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372002000100006&lng=es&tlng=.](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372002000100006&lng=es&tlng=)
- Morón MA, Nogueira G. 2016. Revisión del grupo de especies “lecontei” de *Plusiotis* (s. str.) (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 58: 6–27.

- Morrone J. 2001. Sistemática, biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. 1ª edición. Editorial UNAM, México, D.F.
- Morrone JJ. 2013. Sistemática fundamentos, métodos, aplicaciones. 1ª edición. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Morrone J. 2016. El lenguaje de la cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM, México, D.F.
- Morrone J, Cigliano M, Crisci J. 1992. Cladismo y Diversidad Biológica. Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Asociación Ciencia Hoy 4 (21): 1-12.
- Narendran TC (2008) The importance of systematics. Resonance 5(6):60–68.
- Navarrete JL. 2004. Catálogo de autoridad de Histeridae, Hydraenidae y Erotylidae (Coleoptera) de México. Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. BE004. México D. F.
- Neita-Moreno JC. 2011. Escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) del departamento del Chocó, Colombia. Revista Biodiversidad Neotropical 1 (1): 17-27.
- Neita-Moreno. 2014. A new species of the genus *Macraspis* Macleay (Scarabaeidae «Pleurosticti»: Rutelinae: Rutelini) from Colombia. Revista Biodiversidad Neotropical 4 (1): 28-32.
- Nixon K, Carpenter J. 1993. On outgroups. Cladistics 9: 413-426.
- Nixon K. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. Cladistics 15: 407-414.
- Ocampo FC, Ruiz-Manzanos E, Marvaldi AE. 2010. Systematic revision, cladistics and biogeography of the genus *Neogutierrezia* Martínez (Coleoptera: Scarabaeidae) and its phylogenetic placement in Rutelinae based on structural alignment of 28S rDNA sequences. Invertebrate Systematics 24 (1) 81-111.

- Ochoa-García D, Fernández JA, Jiménez-Hernández VS, Camargo-Sanabria AA, Hernández-Cumplido J, Espinoza JR. 2019. Diversidad de Coleoptera (Insecta) en dos comunidades vegetales del rancho Teseachi, Chihuahua, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 35: 1–13. <https://doi.org/10.21829/azm.2019.3502213>
- Ohaus F. 1934. Coleoptera Lamellicornia. Fam. Scarabaeidae, Subfam. Rutelinae. T.1: Tribus Rutelini. *Genera Insectorum*, Fasc. 199A.
- Ollerton J (1999) La evolución de las relaciones polinizador-planta en los Artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España)* 26: 741-758
- Pérez E, Urría C. 2009. Entendiendo la biodiversidad. *Revista encuentro con la biología* 2 (123): 1-2.
- Ratcliffe B. 01 de junio de 1998. Museo de la Universidad de Nebraska- Lincoln State- Division de Entomología. Scarab Workes. <http://unsm-ento.unl.edu/workers/DCuroe.htm>
- Ratcliffe BC, Jameson ML. 2005. SCARABAEIDAE. Generic Guide to New World Scarab Beetles <http://www.museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Overview/RutelinaeO.html>
- Ramírez Ponce A. 2012. Sistemática supraespecífica del género *Paranomala casey* en norte y centroamérica (coleoptera: melolonthidae: rutelinae: anomalini). Tesis de doctorado en ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-Ponce A, Curoe DJ. 2017. Description of a new *Plusiotis* jewel scarab species from Oaxaca, México (Coleoptera: Melolonthidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88 (4), 820-823.
- Ramos J, Moreno JM. 2004. Los Coleoptera Comestibles de México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología* 75(1): 149–83.
- Reyes M, Martínez M. 2001. La plasticidad de las plantas. *Elementos* 41: 39-43.
- Snodgrass, Robert E. 1928. "Morphology and evolution of the insect head and its appendages." *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 81 (3):1–158.

- Sereno, P. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23:1–23.
- Smith ABT, Jameson ML. 2001. *Eremophygus bicolor* (Gutiérrez) (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini): A New Tribal and Generic Placement for the Bolivian Scarab *Platycoelia bicolor* (Gutiérrez) (Anoplognathini). *The Coleopterists Bulletin* 55(1): 103–6.
- Smith A. 2006a. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and current classification. *The Coleopterist Society Monograph* 5: 144-204.
- Solís A, Morón M. 1998. Neotropical Genus *Platyurutela* Bates (Coleoptera: Melolonthidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91 (3): 269-278.
- Soula, M. 2002. Rutelini 2. In: *Les Coléoptères du Nouveau Monde*. Canterbury, Hillside Books. v.26, pt.1, p.1-102p.
- Soula M. 2006. *Les Coléoptères du Nouveau Monde. Volume 1 : Rutelini 1. Révision des Pelidnotina 1 et des Lasiocalina. Une révision des genres Strigidia, Chalcoplethis, Epichalcoplethis, Sorocha, Lasiocalina. Minilasiocala, Pseudochlorota, Homeochlorota, Pachacama* (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelini: Pelidnotina et Lasiocalina). Besoiro: Supplément au Bulletin de liaison de l'Association Entomologique pour la Connaissance de la Faune Tropicale. AECFT, Saintry, 176 pp.
- Soula M. 2008. *Les Coléoptères du Nouveau Monde. Volume 2: Rutelini 2. Révision des Pelidnotina 2. Révision des genres: Parhoplognathus, Chipita n. gen., Heteroplelidnota, Homothermon, Hoplopelidnota, Mesomerodon, Mecopelidnota, Patatra n. gen.* (Coleoptera: Scarabaeidae, Rutelinae, Rutelini). Besoiro: Supplément au Bulletin de liaison de l'Association Entomologique pour la Connaissance de la Faune Tropicale. AECFT, Saintry, 40 pp.
- Soula M. 2009. *Les Coléoptères du Nouveau Monde. Volume 3: Rutelini 3. Révision des Pelidnotina 3. Photos de toutes les espèces de Lagochile. Une révision des genres Pelidnota, Ectinoplectron, Pseudogeniates, Xenopelidnota* (Coleoptera: Scarabaeidae:

- Rutelinae: Rutelini: “Pelidnotina”). Besoiro: Supplément au Bulletin de liaison de l'Association Entomologique pour la Connaissance de la Faune Tropicale. AECFT, Saintry, 137 pp.
- Soula M. 2010. Les Coléoptères du Nouveau Monde. Rutelini 4. Révision des Pelidnotina 4 Besoiro, Supplément 4: 1–65.
- Yañes-Gomez G, Moron MÁ. 2010. Fauna de coleópteros Scarabaeoidea de Santo Domingo Huehuetlán, Puebla, México: Su potencial como indicadores ecológicos. *Acta Zoológica Mexicana* 26(1): 123-145.
- Zhang SQ, Che LH, Li Y, Liang D, Pang H, Ślipiński A, Zhang P. 2018. Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communication* 9, 205.

XI GLOSARIO

AUTAPOMORFIA: Es un estado apomorfico presente en único taxón. Caracteres evolucionados (Morrone, 2016).

CARACTERES: Un carácter es cualquier atributo (morfológico, molecular, etológico, ecológico, biogeográfico, etc.) que podamos observar en un organismo, cuyas diferentes manifestaciones se denominan estados (Morrone, 2016).

CARACTERES MULTIESTADO: Son aquellos que presentan más de dos estados en su serie de transformación y cuyas relaciones o conexiones de transformación de un estado a otro pueden ser de dos tipos (Caballero y Pérez, 1999).

CARACTERES BINARIOS: Aquellos que están constituidos por dos estados. Son los de codificación más simple pues automáticamente constituyen un par ordenado (Caballero y Pérez, 1999).

CLADÍSTICA: Es la metodología aplicada por la sistemática filogenética, busca reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejen. El cladismo descansa sobre el axioma fundamental de que, en la naturaleza, como resultado de la evolución, existe un orden que se manifiesta en las similitudes de los caracteres. (Morrone y cols., 1992).

CLADOS: Para referirnos a un grupo monofilético (Arita, 2016).

CONVERGENCIA EVOLUTIVA: Proceso por el cual algunas especies no relacionadas desarrollan características análogas que modifican estructuras, para adaptarse a formas de vida parecidas (Bravo y cols., 2007).

FILOGENÉTICA: En un contexto filogenético, los distintos grupos reconocidos en una clasificación deben reflejar relaciones genealógicas, es decir que todos los taxones habrán de ser grupos monofiléticos. (Morrone, 2016).

HOMOLOGÍA Y HOMOPLASIA: Caracteres homólogos son estructuras o rasgos que tienen el mismo origen. La homología puede definirse como una comunidad de origen de rasgos (Pérez y Urría 2009).

INFERENCIA FILOGENÉTICA: Implica el desarrollo de hipótesis sobre los patrones de relación, buscando aquel que mejor explique las evidencias disponibles (Morrone, 2016).

MONOFILÉTICO: Incluye todos los descendientes de un ancestro común (Morrone, 2001)

PARAFILÉTICO: Cuando no se incluyen algunos de los descendientes del ancestro común

PARSIMONIA: Es el criterio metodológico adoptado por el cladismo para decidir, en un análisis filogenético que presenta incongruencias entre los caracteres, cuál de las cladogramas posibles, el llamado árbol más corto, constituye la construcción más probable que es representativa de la filogenia del grupo. El principio de parsimonia sostiene la explicación más simple es preferible a las más complejas, es decir, aquella que requiera un menor número de cambios evolutivos, permitiendo tanto las reversiones como las convergencias de los caracteres (Caballero y Pérez, 1999).

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS: Son las características que determinan que una población tenga una determinada distribución geográfica (Mata y cols., 2015).

PLASTICIDAD ECOLÓGICA: La plasticidad es un mecanismo que favorece a las especies ante condiciones heterogéneas, lo que hace que éstas respondan positivamente a la selección natural, definida como la preservación de las variaciones útiles y la eliminación de las nocivas; en términos generales es la descendencia con modificación. Es una medida de la cantidad o proporción en que la expresión de las características de la forma cambia por efecto de la variación ambiental (Reyes y Martínez, 2001).

PLESIOMORFÍA: Es aquel carácter que surge primero en el tiempo, ya que se halla o se infiere que se hallaba en el antecesor del grupo de estudio (Morrone, J. 2016)

APOMORFÍA. Es aquel carácter que surge a partir del estado plesiomorfo, es decir que resulta de una transformación del carácter dentro del grupo en estudio (Morrone, 2016)

SIMPLESIOMORFÍA. Es un estado plesiomórfico presente en dos o más taxones (Morrone, J. 2016).

AUTAPOMORFÍA. Es un estado apomórfico presente en un único taxón (Morrone, J. 2016).

SINAPOMORFÍA. Es un estado apomórfico compartido por dos o más taxones (Morrone, 2016).

en el antecesor del grupo en estudio

POLIFILÉTICO: Es el grupo integrado por los descendientes de distintas líneas ancestrales (Morrone y cols., 1992).

SINONIMIA: Se refiere a la existencia de más de un nombre científico para un mismo taxón (Alvarado, 1989)

SISTEMÁTICA: Se encarga de producir hipótesis comprobables de las relaciones genealógicas entre grupos monofiléticos de organismos. Como metodología está basado completamente sobre la descendencia común, ósea la genealogía estricta

Consiste en intentar representar en la clasificación no solo la ramificación de las líneas filogenéticas sino también su posterior divergencia y esto se puede hacer indicando en la disposición de distintos taxones si se han vuelto, o no, radicalmente diferentes de los que deberían ser sus grupos hermanos, por la invasión de un nuevo nicho o zona adaptativa (Bravo y cols., 2007).

TAXÓN: Un grupo taxonómico de cualquier rango, como una especie, familia o clase (Mendoza, 2012).

TAXÓN HERMANO: Es el taxón que está más cercanamente emparentado con otro (Mendoza, 2012).

TOPOLOGÍA: Aspecto de un árbol filogenético (Caballero y Pérez, 1999).

ANEXO I. Géneros y especies utilizados para realizar el análisis morfológico

| Ejemplares | Número de ejemplares |
|------------------------------------|-----------------------------|
| <i>Catoclastus jaumesi</i> | 2 |
| <i>Chalcoplethis sanctijacobi</i> | 3 |
| <i>Chalcoplethis misionensesis</i> | 2 |
| <i>Chipita mexicanus</i> | 3 |
| <i>Chrysina macropus</i> | 1 |
| <i>Chrysophora chrysochlora</i> | 2 |
| <i>Ectinoplectron oryctoides</i> | 4 |
| <i>Epichalcoplethis aciculata</i> | 2 |
| <i>Epichalcoplethis chamaeleon</i> | 1 |
| <i>Epichalcoplethis velutipes</i> | 2 |
| <i>Homonyx chalceus</i> | 1 |
| <i>Homonyx demezi</i> | 1 |
| <i>Homonyx elongathus</i> | 2 |
| <i>Homonyx planicostatus</i> | 1 |
| <i>Homonyx sp</i> | 2 |
| <i>Homothermon praemorsus</i> | 2 |
| <i>Homothermon serrano</i> | 2 |
| <i>Hoplopelidnota candezei</i> | 1 |
| <i>Mecopelidnota arrowi</i> | 1 |
| <i>Mecopelidnota Girardi</i> | 2 |
| <i>Mesomerodon spinipene</i> | 2 |
| <i>Mesomerodon sp.</i> | 3 |
| <i>Oogenius chilensis</i> | 2 |
| <i>Oogenius lariosae</i> | 2 |
| <i>Parhomonyx fuscoaeneus</i> | 2 |
| <i>Parhoplognathus maculatus</i> | 1 |

| | |
|---------------------------------|---|
| <i>Pelidnota lucae</i> | 2 |
| <i>Pelidnota lugubris</i> | 2 |
| <i>Pelidnota punctata</i> | 1 |
| <i>Strigidia cuprea</i> | 2 |
| <i>Strigidia belli</i> | 2 |
| <i>Pelidnotopsis plusiotina</i> | 1 |
| <i>Plusiotis adelaida</i> | 1 |
| <i>Sorochoa plicipennis</i> | 2 |
| <i>Sorochoa lamasi</i> | 2 |
| <i>Aequatoria aequatoriana</i> | 1 |
| <i>Acraspedon sulcipenne</i> | 2 |
| <i>Anticheira hirtipes</i> | 1 |
| <i>Anticheira virens</i> | 2 |
| <i>Calomacraspis splendens</i> | 2 |
| <i>Cetonia capucina</i> | 4 |
| <i>Chlorota aulica</i> | 2 |
| <i>Dorysthetus corrusca</i> | 2 |
| <i>Dorysthetus fulgidus</i> | 1 |
| <i>Macraspis</i> sp | 2 |
| <i>Moronius miguelangeli</i> | 2 |
| <i>Orizabus clunalis</i> | 2 |
| <i>Parachlorota</i> sp. | 1 |
| <i>Peltonotus morio</i> | 1 |
| <i>Peltonotus vittatus</i> | 1 |
| <i>Platyrutela arenicola</i> | 3 |
| <i>Pseudocotalpa sonora</i> | 3 |
| <i>Ptenomela bertiae</i> | 2 |
| <i>Ptenomela columbica</i> | 2 |
| <i>Rutela lineola</i> | 2 |

| | |
|-----------------------------|---|
| <i>Rutelisca flohri</i> | 2 |
| <i>Thyridium bogotense</i> | 2 |
| <i>Thyriochlorota aerea</i> | 2 |
| <i>Vayuana bicolor</i> | 1 |
| <i>Xyloryctes sp</i> | 3 |

ANEXO II MATRIZ Y EJEMPLARES DEPOSITARIOS

A continuación, se reproduce la matriz de caracteres analizada donde se enlistan los estados de carácter por terminal, se subrayan en amarillo los caracteres que fueron desactivados.

| | 00 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 |
|-----------------------------------|-------|--------------------------------------|--|---------------------------------------|-------------------------------------|--|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| [0. Xyloryctes sp | 000-0 | 00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 | 00001-1 | -1-00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 | 00000000000000000000000000000000 |
| [1. Catoclastus jaumesi | 22101 | 1020101101000100010110112000000020- | 10110000000000000000000000000000 | 020- | 10110000000000000000000000000000 | 03100000101011120103001110220110-0001 | 00000100010101001 | 10220110-0001 | 00000100010101001 | 0001010101001 | 0001010101001 |
| [2. Chalcoplethis sanctijackobi | 22101 | 102000110100010001010011010001-020- | 11011000000000000000000000000000 | 020- | 11011000000000000000000000000000 | 03100000100101101300030111112\$1110-0101 | 00000111001000011 | 1001010100001 | 1100101010000 | 100101010000 | 100101010000 |
| [3. Chalcoplethis misionerensis | 22101 | 02030110100010001000010011001-020- | 120110101000031000001001010010103011 | 111201110-101000011 | 1001010100003100000100101010103011 | 111201110-101000011 | 1001010100001 | 1100101010000 | 1100101010000 | 1100101010000 | 1100101010000 |
| [4. Chipita mexicanus | 32101 | 1021101101000110100100110111002020- | 12--100021-031000001010210110102101 | 102211\$0-010200000101002100111211 | 0001102101-010221200110-0101001111 | 2100101112100101000201 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [5. Chrysina macropus | 00101 | -12000111100013110000010110001-0101- | 21-1-?????03311111100110012010-010221 | 200110-0101001111 | 2100101112100101000201 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [6. Chrysochloa chrysochloa | 02101 | 11200011110001300001001010000020101- | 01-10002000361111110101110120103010221 | 200110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [7. Ectinoplectron oryctoides | 20101 | 1020101111002100011010110000000020- | 1001100011-02?000000001111030101001110 | 10120110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [8. Epichalcoplethis acciculata | 21101 | 102000110100010001000010211001-020- | 120110101000031000001001011130103011 | 1112\$1110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [9. Epichalcoplethis chamaeleon | 22101 | 1020\$0110100010001000010211001-020- | 02011000100031000001001010130003011 | 1112\$1110-1110000011 | 10010101000031000001001010130003011 | 1112\$1110-0101 | 000001110010101011 | 1001010101011 | 1001010101011 | 1001010101011 | 1001010101011 |
| [10. Epichalcoplethis velutipes | 21101 | 102000110100010001000010210001-020- | 100110101000031000001001010130003011 | 1112\$1110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [11. Homonyx chalceus | 22101 | 1020101101000100010102100100001020- | 10011000000003100000101011110100011 | 121201110-0110000001010011110011 | 1001010100003100000101011110100011 | 121201110-0110000001010011110011 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [12. Homonyx demezi | 20101 | 1020101101000100010102100100101020- | 100110001000310000010101?2110100011 | 121201110-0111000001010011110011 | 1001010100003100000101011110100011 | 121201110-0111000001010011110011 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [13. Homonyx elongatus | 20101 | 1020101101000100010102100100101020- | 1201100000003100000101011110100011 | 121201110-0111000001010011110011 | 1001010100003100000101011110100011 | 121201110-0111000001010011110011 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [14. Homonyx planicostatus | 00101 | 1020301101000100010102100100001020- | 1001100000003100000101011120003011 | 121201110-0110000001 | 1001010100003100000101011120003011 | 121201110-0110000001 | 0000011100111100111 | 1001010100001 | 1100101010000 | 1100101010000 | 1100101010000 |
| [15. Homonyx sp | 00101 | 1020301101000100010102100100101020- | 1001100000003100000101011110100011 | 121201110-0111000001010011110011 | 1001010100003100000101011110100011 | 121201110-0111000001010011110011 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [16. Homothermon praemorsus | 20101 | 10203011010001100010102100110000020- | 00011-000000310000011000-1-30003001 | 121201110-0101010001 | 21001010-0101010001 | 21001010-0101010001 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [17. Homothermon serrano | 00101 | 1020101101001100010102110110100020- | 00011-000000310000011000-1-30003001 | 121201110-0101010101 | 21001010-0101010101 | 21001010-0101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [18. Hocolopeidnota candezei | 00101 | 10201011010001000101001001000020100- | 1001-0000003100000100??11-10102?0- | 120201010-101000001 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [19. Mecopelidnota arrowi | 12101 | 1020001101000100010002102100002020- | 02011-10100003100000101??11-20103011 | 121201110-101000011 | 100101010101 | 100101010101 | 000001110010101111 | 1001010101111 | 1001010101111 | 1001010101111 | 1001010101111 |
| [20. Mecopelidnota girardi | 00101 | 1020101101000100010002112100100020- | 02011010101031000001011111120103011 | 121201110-101000011 | 100101010101 | 100101010101 | 000001111010101111 | 1001010101111 | 1001010101111 | 1001010101111 | 1001010101111 |
| [21. Mesomerodon spinipene | 10111 | -0200011110001300100001021101020100- | 0001010100003100000111111130002001 | 10210110-01010111000101100011 | 100101010101 | 100101010101 | 00000111000101100011 | 0000010100011 | 0000010100011 | 0000010100011 | 0000010100011 |
| [22. Mesomerodon sp. | 10111 | -0200011110001300100001021101020100- | 000101000003100000111111130002002 | 10210110-01010101000101100011 | 1001010000031000001011111130002002 | 10210110-01010101000101100011 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [23. Oogenius chilensis | 30101 | 11201011010001000100020100110021---- | -1-01-1-1-??-1-001-010101010000- | 10100010-01010000101001000101001011 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [24. Oogenius laviosus | 30101 | 11201011010001000100020121110020101- | 200110000003100000100101010100002 | 110100010-01010000010100100001010010 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [25. Parhomonix fuscoaneus | 10101 | 1100301101000110010000100000000101- | 200101001-00000100000000000000000000 | 10010100000310000010101110103011 | 1202\$0010-0101 | 1202\$0010-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [26. Parhoplognathus maculatus | 32101 | 1010001101-00130010000112110100020- | 001-10-0000031000001111?111-10103002 | 120201110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [27. Pelidnota lucae | 02101 | 1020101111000130010100100?0012020- | 100110001000310000010101010103001 | 111211110-0101000011 | 100101010101 | 100101010101 | 00000111001010101 | 10010101010101 | 10010101010101 | 10010101010101 | 10010101010101 |
| [28. Pelidnota lugubris | 22101 | 102010111100013001010010000011020- | 1001100010003100000101011110103001 | 111211110-01010000010100101010101 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [29. Pelidnota puntata | 02101 | 102000111100013001000010011001-0100- | 0011000100031000001011111110103002 | 1112\$1110-0101001111 | 100101010101 | 100101010101 | 0000011110010101 | 10010101010101 | 10010101010101 | 10010101010101 | 10010101010101 |
| [30. Pelidnota (Strigidia) cuprea | 02101 | 102030111100013101000010211011-020- | 0001100010-03100000101010010103001 | 111211110-0101000011 | 100101010101 | 100101010101 | 0000011100210100011 | 0000010100011 | 0000010100011 | 0000010100011 | 0000010100011 |
| [31. Pelidnota (Strigidia) belli | 01101 | 102010111100013101010010210011-020- | 010110000000310000010111111010310211 | 1201110-0101000001 | 100101010101 | 100101010101 | 00000110010-1000101 | 00000110010-1000101 | 00000110010-1000101 | 00000110010-1000101 | 00000110010-1000101 |
| [32. Pelidnotopsis plusiotina | 12101 | 11200011110001000000021001001020101- | 100100011-03110111000??1101201010021 | 121200110-111000001 | 100101010101 | 100101010101 | 000001210010101000 | 000001210010101000 | 000001210010101000 | 000001210010101000 | 000001210010101000 |
| [33. Plusiotis adelaida | 02101 | 11200011010001301000021001001010111- | 2001020-000034100101001110120003?021 | 1200110-1110001011 | 100101010101 | 100101010101 | 0000011100011100011 | 0000011100011100011 | 0000011100011100011 | 0000011100011100011 | 0000011100011100011 |
| [34. Sorochoa plicipennis | 02101 | 1020001101000130010002100100102020- | 000110000000310000010001120103011 | 121201110-100000011 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [35. Sorochoa lamasi | 02101 | 020001101000130010002102100102020- | 02011000000031000001010101120003011 | 121201110-100000011 | 100101010101 | 100101010101 | 000000001110000-100101 | 000000001110000-100101 | 000000001110000-100101 | 000000001110000-100101 | 000000001110000-100101 |
| [36. Aequatoria aequatoria | 30111 | -20\$1-10100013001010011010111-0101- | 2011020202031000110110010-0-30003000 | 11221000-010101101 | 110110-000100 | 110110-000100 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [37. Acraspedon sulcipenne | 30111 | -20101101000130010100110111102000- | 0011????00031000001100101-10103002 | 110201110-011002-1111002100000211 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [38. Anticheira hirtipes | 100-0 | 00021-11100013001-10011011101-000- | 0011010200031001000101100130103000 | 11221021001010111012101010011110 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 |
| [39. Anticheira virens | 30111 | -20001101000130010100102111011-0101- | 201100020103100000110000-0-3000300 | 1112210011010101111110110111-11010111 | 100101010101 | 100101010101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110-0101 | 0000010002100110 |

| | 110 | 120 | 130 | 140 | 150 | 160 | 170 | 180 | 190 | 200 | 210 |
|-----------------------------------|---------------------------|--|-------------------|--|--------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| [0. Xyloryctes sp | 0000000010 | -00000000 | -0000000000 | -0000000000 | 00000000000000 | 000000000000 | 000000000000 | 000000000000 | 000000000000 | 000000000000 | 000000000000 |
| [1. Catoclastus jaumesi | 01000110101020001000110 | -01300010101010100000101101 | 0101100-0020 | -11000112001021002010000000 | -000000000000 | -000000000000 | -000000000000 | -000000000000 | -000000000000 | -000000000000 | -000000000000 |
| [2. Chalcolethis sanctijackobi | 010000011100000111111010 | 0110-011100000211010021120111 | 0011-00-0020 | -0001-11000010002100000000 | -001-20301100100 | | | | | | |
| [3. Chalcolethis misionerensis | 01001-001110000011111010 | 0110-0011010101210010021120011 | 0011-00-0220 | -11001-1200002100211000000000 | -001-00301100100 | | | | | | |
| [4. Chipita mexicanus | 00001-11110-0101000130 | -10-0101110000010100001101101 | 0001101-0020 | -10100112000000001-0-00000-0-01-0-1110100000 | | | | | | | |
| [5. Chrysina macropus | 1110010111010111000131 | 0010-0101010101300110000110011 | 0102-00-0020 | -101001120010110000-0-00000-0-003-21200010000 | | | | | | | |
| [6. Chrysophora chrysochlora | 1000000101101110110131 | 0010-1-1100010131010121110011 | 0001--1-00000 | -0-000112000111021-0-00001000-003-21001110110 | | | | | | | |
| [7. Ectinoplectron oryctoides | 01000011110-1111010110 | -0130101100101010100020000001 | 20101101-0202 | -0-000111000021002010000000 | -0-00000000100000 | | | | | | |
| [8. Epichalcolethis acciculata | 010000101010000111111010 | 0110-0111010100210110021120011 | 00101100-1220 | -10000111000021002010000000 | -001-20100100100 | | | | | | |
| [9. Epichalcolethis chamaeleon | 01000010101000011110101 | 0100-0111010100211100021120011 | 0011--00-0220 | -0-001-1100011102220-00000-0-001-20300100100 | | | | | | | |
| [10. Epichalcolethis velutipes | 010000101110000111111010 | 0110-0111010100200100021120111 | 00011--01-1220 | -0-002-11001021002011000000 | -0-001-20500100100 | | | | | | |
| [11. Homonyx chalceus | 110101101110001012--0-0 | -121110000111010101010001121111 | 20101000-0220 | -10000112000021002011000000 | -0-000-00300100101 | | | | | | |
| [12. Homonyx demezi | 010101101110001012--0-0 | -1100001110101310110001121011 | 20101000-0220 | -0-00011200001002221000000 | --001-20300100100 | | | | | | |
| [13. Homonyx elongatus | 110101101110001012--0-0 | -1100001110101311110021121111 | 20102-00-0020 | -0-000112000010022100000110 | -001-20300100100 | | | | | | |
| [14. Homonyx planicostatus | 110101101110001012--0-0 | -1100001110000000100021121101 | 20101100-0220 | -0-000112000021002010000000 | -0-001-20300100100 | | | | | | |
| [15. Homonyx sp | 110101101110001012--0-0 | -01100001110101310110001121011 | 20102-00-0220 | -0-000112000021002010000000 | -0-001-00300100100 | | | | | | |
| [16. Homothermon praemorsus | 000100101110001110001010 | 0110301010101010110101011 | 1120110??000-0220 | -0-0001120000200020100000110 | -001-20300001-01 | | | | | | |
| [17. Homothermon serrano | 000100001110001110001010 | 0110-0101010101000010101120001 | 3011--00-0220 | -1101--11000121002010000000 | -0-001-20300100001 | | | | | | |
| [18. Hoplopeidnota candezei | 11000110001000111101110 | 11300010001000100-0020120111 | 0????01-0220 | -0-001-120000010020?0000100 | -000-00100100001 | | | | | | |
| [19. Mecopelidnota arrowi | 01010111011000111101110 | --1110001010101011100021120101 | 00001101-0220 | -0-00011200002100201300200 | -01000-20100000000 | | | | | | |
| [20. Mecopelidnota girardi | 11010111011000111101100 | --111000101010001010001120101 | 00001101-0222 | -0-00011210002100201200200 | -01001-20100000001 | | | | | | |
| [21. Mesomerodon spinipene | 11010011010101111001010 | 002010101000001010110120111 | 0001000-0220 | -0-10011200001102220-00000-00001-20100100001 | | | | | | | |
| [22. Mesomerodon sp. | 11010011010101111001010 | 002010101000001010110120111 | 0001001-0222 | -11000112001021002011000000 | -00000-20101000000 | | | | | | |
| [23. Oogenius chilensis | 00000011110-01012--131 | 000130100100101000000001000101 | 0001100-0200 | -0-00011200000002210-00000-00000-00300100001 | | | | | | | |
| [24. Oogenius lauiosi | 00001-11110-01?1000131 | 000130000100101001000001000101 | 000101-00221 | 10-000112000120021-1100000-00000-00300-100101 | | | | | | | |
| [25. Parhomonix fuscoaneus | 101000001110001012--0-0 | -113000110000031010000010010131 | ---01-0221 | 10-00001200112000211100000-00001-20500100000 | | | | | | | |
| [26. Parhoplognathus maculatus | 1100010011001110000110 | 11300011000-0010001--0101101 | 20101100-0020 | -0-000112000010001-0-00000-00000-01300110001 | | | | | | | |
| [27. Pelidnota lucae | 11000000111010111111110 | -1130101110101010000120100001 | 1011--01-0222 | -1000001100102002211200000-00000-20300100100 | | | | | | | |
| [28. Pelidnota lugubris | 10010100111000111111110 | 0110-0101110101010000020100101 | 0111--01-0022 | -1000101100102000211100000-00000-20300100100 | | | | | | | |
| [29. Pelidnota punctata | 1000000011101011111110 | 0101-0101110101010000010100011 | 0001101-0002 | -10001-1100002100201100000-00000-20000100000 | | | | | | | |
| [30. Pelidnota (Strigidia) cuprea | 00000010010101011111110 | 0110-0101010011011-01310010101120110 | 20101101-0020 | -11001-1100002102201200000-00000-2030000010? | | | | | | | |
| [31. Pelidnota (Strigidia) belli | 1001010000101011110110 | 0100-00011101010000110101310110001121101 | 0010100-0220 | -0-001-12000021022010000000 | -00000-20300100000 | | | | | | |
| [32. Pelidnotopsis plusiotina | 011001011010001102--131 | -01130001100101010110001100001 | 0101101-0220 | -10001-1100102101200-00000-00000-20300110000 | | | | | | | |
| [33. Plusiotis adelaida | 11000101111010111100110 | 01130001010101300110001120011 | 0102-00-0220 | -1100112110021010-1300000-00000-20000100000 | | | | | | | |
| [34. Sorocha plicipennis | 1101011101100011101011 | 12110-0001110001000100021121111 | 0101101-0222 | -1010011200102100201100000 | -00000-20300100101 | | | | | | |
| [35. Sorocha lamasi | 010101110110001110111 | 12110-0101110001010100021121111 | 20101101-0202 | -0-10011200102100201100000-00001-20300100101 | | | | | | | |
| [36. Aequatoria aequatoriana | 010100001011000111000121 | 1010-0101010000001010021110101 | 0001101-10221 | 00-00012200000103251200000-00000-00500100001 | | | | | | | |
| [37. Acraspedon sulcipenne | 00010000111020111000121 | 1010-0101010010100000021120011 | 000101-11222 | -0-000112001021001-1100000-00000-20300110001 | | | | | | | |
| [38. Anticheira hirtipes | 001100010111-11010001211 | 1111010100000101000001120101 | 000102--0200 | -0-00012200000002221000000-001---0000100000 | | | | | | | |
| [39. Anticheira virens | 0011000010111-11010001211 | 110-1-010101011000000001121101 | 000101-10222 | -0-00011200002100??1200000-00003-20300110101 | | | | | | | |
| [40. Calomacraspis splendens | 000100001110200??0?0?1211 | 110-0121010000310010001120111 | 11---01-0222 | -0000011201002100201100000-0001-0-0100110100 | | | | | | | |
| [41. Cetonia capucina | 00110001011010111000121 | 1010-0121010001100020021120101 | 0010101-10221 | 00-00012200002103111300000-00000-20100110001 | | | | | | | |
| [42. Chlorota aulica | 001000010110201110001011 | 100-0101010000000000000001120011 | 000101-10221 | 00-0001220000200031-1300000-00000-20100110001 | | | | | | | |
| [43. Dorysthetus corrusca | 00010010010101012--1211 | 110-1-010101011000000001121101 | 000101-10221 | 00-00012200002102211000000-00003-20500110101 | | | | | | | |
| [44. Doristetus fulgidus | 00110000010101112--1211 | 1010-1-01010101100000001121101 | 0002-2--0020 | -0-00012200000002211100000-00001-00300110100 | | | | | | | |
| [45. Macraspis sp | 0010000001111-0110001200 | -10-1-01010001100010011120101 | 2000101-10222 | -0-001-2100002102201100000-00000-20300111100 | | | | | | | |
| [46. Moronius miguelangeli | 01100011110101012--111 | 00013012100101000001--0000100 | -0101100-0020 | -0-000112000010001-1000000-00002-01300110000 | | | | | | | |
| [47. Orizabus clunalis | 0100000010-00000010-0-00 | -0000100000000000000000001100 | -0001000-0020 | -0-000022000000000-0000000-00000-10000001000 | | | | | | | |
| [48. Parachlorota sp | 001?000001020111000121 | 1010-01010100000001010021120001 | 000102--0200 | -0-0000220000000022110000000-00000-20300010x10 | | | | | | | |
| [49. Peltonotus morio | 10001--1110-00010000-0- | -113010110010110000001120101 | 000001000-0121 | 10-0000?201?0210---130010120101-1-0300100001 | | | | | | | |
| [50. Peltonotus vittatus | 00001--1110-00010?0?0-0- | -113010110010110000001121101 | 20001000-0121 | 10-0000?201?-210---130010120101-1-0300100000 | | | | | | | |
| [51. Platyrutela arenicola | 00010011110-110100012111 | 10-0001010000010000001120001 | 0101100-0220 | -110011200112102220-00000-0001-0-12000000000 | | | | | | | |
| [52. Pseudocolpa sonora | 1001001111010111010111 | 0100-0001010101010101010120101 | 010111-00220 | -0-000112001121001-0-00000-00000-21301110100 | | | | | | | |
| [53. Ptenomela bertiae | 001100000101-11?12--121 | 0110-010101010101100000001120101 | 000101-10221 | 00-00011200002000211300000-011---0100100x00 | | | | | | | |
| [54. Ptenomela columbica | 00110000011?111200121 | 0010-0101010101100000001120101 | 000101-10221 | 00-00011200002100211200000-01003-20100100x00 | | | | | | | |
| [55. Rutelisca flohri | 01000000010101?1000111 | 001130001000101100000001100101 | 2000101-00220 | -0-0??-?????00010-0-00200-?001-20300110000 | | | | | | | |
| [56. Thyridium bogotense | 0001000001021110001211 | -112012101000010000001120101 | 1010101-11221 | 00-000112001021031-1000000-00003-20000110100 | | | | | | | |
| [57. Thyriochlorota aerea | 0001000001021110001212 | 1130121010000100010101120101 | 000101-10221 | 00-000112000000032510000300-00003-20100110001 | | | | | | | |
| [58. Uaywana bicolor | 001100000110101?12--1211 | 110-0121110101100000001121101 | 2000101-10221 | 00-000120000021002?1000000-00003-20300110000 | | | | | | | |

| | ■220 | ■230 | ■240 | ■250 | ■260 | ■270 | ■280 | ■290 | ■300 |
|-----------------------------------|----------|---------------------|---------------------------|------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|------------|------------|
| [0. Xyloryctes sp | 00000000 | 0000000000000000 | 0-- | 0000000000000000 | 0000000000000000000000 | 00000010 | 0000000000000000 | 0000000000 | 0000000000 |
| [1. Catoclastus jaumesi | 10110101 | 100000010002011- | 00 | 101020110000100 | 30101101021 | 0000101 | 0220200100021100 | 0401000101 | 01 |
| [2. Chalcopelethis sanctijackobi | 11--0001 | 100001000002000-- | 01 | 101010100002002011- | 00001001 | --- | 012020011001111 | 0101010101 | |
| [3. Chalcopelethis misionerensis | 11--0001 | 100001000002111- | 00 | 10101010100000002011- | 00021001 | --- | 200101002100211000401000101 | | |
| [4. Chipita mexicanus | 10100001 | 100000000002110- | 00 | 1001101000010030101101021 | 1100001 | 022010001001111 | 1101011200 | | |
| [5. Chrysina macropus | 102-0001 | 10000000100200-- | 01 | 10100010000010030102-01021 | 10000031 | -3011011012011 | 0101010101 | | |
| [6. Chrysophora chrysochlora | 11--0001 | 1000000010010-- | 01 | 10110011000110021---- | 110211000001 | 1-21-01- | 100231000001000101 | | |
| [7. Ectinoplectron oryctoides | 10110001 | 100000000002011- | 00 | 10100011000010020101100021 | 011--- | 010010011001111 | 0401000100 | | |
| [8. Epichalcopelethis acciculata | 102-0001 | 10000000000200-- | 01 | 1010101010001002011- | 00021101 | --- | 012010011001111 | 0101010101 | |
| [9. Epichalcopelethis chamaeleon | 11--0001 | 10100100000200-- | 01 | 1010001010001002011- | 00021001 | --- | 01201001????????????????? | | |
| [10. Epichalcopelethis velutipes | 11--0001 | 100000001002011- | 01 | 10101010100001002011- | 01021101 | --- | 012010011014111 | 0101010101 | |
| [11. Homonyx chalceus | 102-0001 | 100000000002011- | 00 | 1010001100001002011- | 0002100000201 | 0020100100002110002011- | 0001 | | |
| [12. Homonyx demezi | 102-0001 | 100000010002011- | 00 | 1000001100010020102-00121 | 0000201 | 0320100\$????????????????? | | | |
| [13. Homonyx elongatus | 102-0001 | 100000010002010- | 00 | 10000011000110020102-00121 | 0000201 | 0020100\$????????????????????? | | | |
| [14. Homonyx planicostatus | ?--0001 | 101000001002010- | 00 | 10100011100100020102-01021 | 0000201 | 0010100\$000111000201000001 | | | |
| [15. Homonyx sp | 102-0001 | 100000010002011- | 00 | 10100011100110020102-00121 | 0000201 | 00201001000111000201000001 | | | |
| [16. Homothermon praemorsus | 11--0001 | 100000001002010- | 00 | 100101010000120021---- | 01001101 | --- | 002010002001111 | 0-01011201 | |
| [17. Homothermon serrano | 11--0001 | 10100100100200-- | 01 | 10111010100120021---- | 01021101 | --- | 011010012001211 | 0201011201 | |
| [18. Hlopeidnota candezei | ?????0- | ----- | ??? | 1001000120031---- | 010210101201 | 0220100\$????????????????? | | | |
| [19. Mecopelidnota arrowi | 10110001 | 100000000002013- | 00 | 10100011000020030101100121 | 0000201 | 0220100\$0202010004011- | 0001 | | |
| [20. Mecopelidnota girardi | 10110001 | 100000000002013- | 00 | 10100011100000030101100121 | 00002000210100\$0202110004011- | 0001 | | | |
| [21. Mesomerodon spinipene | 10100001 | 100000001002010- | 00 | 10100011000020030101101021 | 1101001 | 0210100\$0200111- | 0201010001 | | |
| [22. Mesomerodon sp. | 10100001 | 100000001002010- | 00 | 1010101011000021030101101021 | 1101001 | 012010010200011 | 0201011001 | | |
| [23. Oogenius chilensis | 00110001 | 10000000000210-- | 01 | 10000011000010030001100001 | 0101001 | 0120200\$100231000401020111 | | | |
| [24. Oogenius laviosi | 00110001 | 10000000100210-- | 01 | 10000011000010030001101001 | 0101001 | 022010001002311- | 0201010110 | | |
| [25. Parhomonix fuscoaeenus | 11--0001 | 100000001002013- | 00 | 10000011000011002011- | 010211101001 | 01201001001411000401011201 | | | |
| [26. Parhoplognathus maculatus | 10110001 | 1000000010010-- | 01 | 10000010000120000101100101 | 0101001 | 01102001000130-00001010000 | | | |
| [27. Pelidnota lucae | 11--0001 | 101001001002010- | 00 | 101010201100011002011- | 01021001 | --- | 011010021001111 | 0401020101 | |
| [28. Pelidnota lugubris | 11--0001 | 101001001002011- | 00 | 1010100011000110021---- | 01021001 | --- | 012010011001111 | 0401020100 | |
| [29. Pelidnota puntata | 10110001 | 101001000002010- | 00 | 10100011000110020101100021 | 001--- | 012010012001111 | 0401020100 | | |
| [30. Pelidnota (Strigidia) cuprea | 10100001 | 101001000002010- | 00 | 10101010100120020101000121 | 101--- | 21-201001001470- | 00011000001 | | |
| [31. Pelidnota (Strigidia) belli | 10010001 | 102002001002012- | 00 | 10101010100120020101101021 | 000020201 | 1010011013311- | 0101020101 | | |
| [32. Pelidnotopsis plusiotina | 10110001 | 10000000100200-- | 01 | 10100010000010030102-01021 | 0100001 | 021000031201111??? | 01010101 | | |
| [33. Plusiotis adelaida | 102-0001 | 100000001002013- | 00 | 10101010000010030102-01021 | 0101001 | 02200003101331??? | 401010201 | | |
| [34. Sorocha plicipennis | 10110001 | 100000001002011- | 00 | 10102011100110030101100021 | 001--- | 1002010010002111- | 0201020001 | | |
| [35. Sorocha lamasi | 10110001 | 100000001002011- | 00 | 10102011100120030101100021 | 000020200 | 0101010211000001020001 | | | |
| [36. Aequatoria aequatoriana | 00100001 | 10000000100210-- | 01 | 1001101011--20020001100021 | 1000102 | 02201001100311101501010101 | | | |
| [37. Acraspedon sulcipenne | 00100001 | 100000001002110- | 00 | 10110010100120030001001021 | 1000101 | 00201001100010-01-11010101 | | | |
| [38. Anticheira hirtipes | 00102001 | 100000000002011- | 00 | 10100011100010020001120021 | 0000001 | 02201000????????????????? | | | |
| [39. Anticheira virens | 00-0002 | 10000000000??1? | ? | 101010111000200300??? | 000211000101 | 00201001000131101-01010101 | | | |
| [40. Calomacraspis splendens | 11--0001 | 10000000100200-- | 01 | 10111001000100031---- | 010211101001 | 0200100\$100101000401010001 | | | |
| [41. Cetonia capucina | 10110001 | 100000000002110000 | 1001100100030101100021 | 1000001 | 02201000200111000301000101 | | | | |
| [42. Chlorota aulica | 00110001 | 10000000000210-- | 01 | 101010100000030001100001 | 1000102 | 02101001120111101501010101 | | | |
| [43. Dorysthetus corrusca | 10110001 | 10000000000210-- | 01 | 10011010100110030001100001 | 1000102 | 01201001010131101401010101 | | | |
| [44. Doristetus fulgidus | 10112001 | 100000000002111- | 00 | 10010010100110020001120001 | 1000102 | 01201001????????????????? | | | |
| [45. Macraspis sp | 00102001 | 1000000000021132001 | 0112010100110020001020021 | 0000101 | 01201001200031100401010001 | | | | |
| [46. Moronius miguelangeli | 10010001 | 100000001001-132001 | 00000110002000001100001 | 0101001 | 02300001000231000201010001 | | | | |
| [47. Orizabus clunalis | 00100000 | 0000000000000000 | 0-- | 010002000000100200010000001 | 010101 | 10300000001331000011000000 | | | |
| [48. Parachlorota sp | 00102001 | 10000000000210-- | 01 | 100110010100110030101120021 | 1000101 | 0220100\$????????????????? | | | |
| [49. Peltonotus morio | 00000000 | 10200-000020-- | 01 | 10010001000000000001 | 01010x1 | 0200000001013101011010000 | | | |
| [50. Peltonotus vittatus | 00100000 | 100000000020-0-- | 01 | 10002x100001000001000001 | 01010x1 | 0200000101131001011010000 | | | |
| [51. Platyrutela arenicola | 00110001 | 10000000100210-- | 01 | 10112011000020030001101101 | 1100001 | 02201000101101101101010201 | | | |
| [52. Pseudocotalpa sonora | 00101001 | 1020000010010-- | 01 | 1001001000000030101111001 | 1101001 | 00102000111101000401020101 | | | |
| [53. Ptenomela bertiae | 00112001 | 100000000002102200 | 101110100100030101120021 | 1000100 | 000201000200211001301020101 | | | | |
| [54. Ptenomela columbica | 00102001 | 100000000002111- | 00 | 1011001010011002010121021 | 1000101 | 00201000200231001301010101 | | | |
| [55. Rutelisca flohri | 00102001 | 10000000000210-- | 01 | 100010000000030001020001 | 010001 | 020000000211111- | 0201000100 | | |
| [56. Thyridium bogotense | 10110001 | 100000001002110100 | 100110100110030101101021 | 1000101 | 0020100\$000211101-01010101 | | | | |
| [57. Thyriochlorota aerea | 00100001 | 100000000002110100 | 0111010100100030101100021 | 1000100 | 00220100\$2013111- | 0201010101 | | | |
| [58. Uaywana bicolor | 00100001 | 10000000011-11- | 00 | 1001101010120020101100021 | 1000100 | 012010012002111- | 1201010101 | | |

