



**Universidad Autónoma de Tlaxcala**

---

**Posgrado en Ciencias Biológicas**

**Evolución y ecomorfología del ala metatorácica en  
un grupo de escarabajos fitófagos (Melolonthidae:  
Rutelinae: Anomalini)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**P r e s e n t a**

**Sergio Cuamatzi Molina**

**Director de tesis**

**Doctor Andrés Ramírez Ponce**

Tlaxcala, Tlax.

Marzo, 2021



# Universidad Autónoma de Tlaxcala

---

**Posgrado en Ciencias Biológicas**

**Evolución y ecomorfología del ala metatorácica en  
un grupo de escarabajos fitófagos (Melolonthidae:  
Rutelinae: Anomalini)**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

**Sergio Cuamatzi Molina**

**Comité Tutorial**

Director de tesis: Dr. Andrés Ramírez Ponce

Tutor interno: Dr. Arturo Estrada Torres

Tutor externo: Dr. Juan Francisco Efraín de Luna García

Tlaxcala, Tlax.

Marzo, 2021

## **Financiamiento**

Este trabajo de tesis se realizo en la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Posgrado en Ciencias Biológicas registrado en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional. Padron Nacional de Posgrado (PNP) y en el Laboratorio Regional de Biodiversidad y Cultivo de Tejidos Vegetales (LBCTV), Instituto de Biología, UNAM, sede Tlaxcala; fianciado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología bajo el número de becario: 930183.

## **Autorización**

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta por el apoyo otorgado durante mis estudios en la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante los estudios de maestría (número de becario 930183).

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial. Al Dr. Andrés Ramírez Ponce que me guió a través de cada una de las etapas de esta tesis para alcanzar los resultados que buscaba, por ofrecerme todas las herramientas y el conocimiento necesario, su amistad, confianza y un apoyo incondicional, agradezco sus consejos dentro y fuera de esta tesis. Dr. Juan Francisco Efraín de Luna García, gracias por otorgarme su amplio conocimiento sobre la morfometría, por sus consejos y correcciones oportunas que permitieron mejorar significativamente este trabajo y al Dr. Arturo Estrada Torres, por haberme tenido toda la paciencia del mundo para guiarme durante todo el desarrollo de la tesis, por brindarme cada uno de sus consejos y correcciones que fueron de mucha ayuda para lograr los objetivos de esta tesis y sobre todo por su amistad. La colaboración conjunta de tan importantes y destacadas eminencias de la investigación en las evaluaciones, revisiones e interacciones personales que influyeron de manera significativa en mi formación.

## **Agradecimientos a título personal**

Un sincero agradecimiento al Dr. Andrés Ramírez Ponce quien alimento mi interés por el conocimiento, por acompañarme y tenerme paciencia todos estos años, brindándome su confianza, amistad y su vasta experiencia, por todas las charlas, viajes y las vivencias.

Al Laboratorio Regional de Biodiversidad y Cultivo de Tejidos Vegetales sede Tlaxcala, especialmente al Laboratorio de Entomología por el material y el espacio prestado durante la investigación de esta tesis y al área de Microscopia que fue fundamental para obtención de muestras fotográficas.

A mis compañeros de laboratorio que me brindaron su apoyo, consejo y su agradable compañía en esta etapa.

Y mi familia por su apoyo incondicional, y a mi hija por darme el animo para concluir.

## Resumen

Las alas son una de las innovaciones evolutivas más impresionantes, en los insectos han favorecido una rápida y exitosa radiación, permitieron la colonización de nuevos hábitats y recursos. Son un sistema complejo con muchos factores que afectan su forma y funcionalidad, pueden ser predictoras de adaptaciones a diferentes presiones selectivas y han sido reconocidas históricamente por su valor en taxonomía y filogenia. No obstante, en insectos, los mecanismos evolutivos que moldean su forma son considerablemente inexplorados. Esta tesis examina la evolución de la forma del ala metatorácica en cuatro subtribus y 208 especies de escarabajos de la tribu Anomalini de América y del Viejo Mundo, utilizando análisis de morfometría geométrica con 131 landmarks. Se analizó la variación de la forma con Análisis de Componentes Principales; la forma asociada con la dieta y la taxonomía con Análisis de Variables Canónicas; y la capacidad de vuelo con la relación de aspecto con Análisis de Regresión. Los resultados muestran que, 1) la principal variación se encuentra en las celdas anal y apical, 2) la forma tiene una alta asociación entre subtribus demostrando eventos de convergencia, 3) existen formas particulares para cada gremio trófico, y) se presenta una correlación positiva entre la forma y la relación de aspecto. La variación en la forma del ala, principalmente con la reducción de la celda anal, se correlaciona con el incremento en la capacidad de vuelo; a nivel taxonómico, los patrones de variación del ala es congruente a nivel subtribu, no en géneros, que podría explicarse por deficiencias delimitación de taxones, no obstante, su especificidad morfológica respecto a hábitos de vuelo y alimentación puede indicar que el fenotipo del ala está siendo modulado por las presiones de selección de estos recursos.

# ÍNDICE

I.	INTRODUCCIÓN.....	1
II.	ANTECEDENTES .....	5
	2.1. Utilidad taxonómica.....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
	2.2. La tribu Anomalini.....	11
	2.3. Estudios ecomorfológicos .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>
	2.4. Forma y funcionalidad de las alas en el vuelo .....	13
III.	JUSTIFICACIÓN.....	15
IV.	HIPÓTESIS Y PREDICCIONES .....	16
V.	OBJETIVOS .....	17
	5.1. Objetivo general.....	17
	5.2. Objetivos específicos .....	17
VI.	MATERIALES Y MÉTODOS .....	18
	6.1. Grupo de estudio .....	18
	6.2. Ejemplares .....	18
	6.3 Adquisición de fotografías .....	22
	6.4. Mediciones .....	23
	6.5. Registro de la forma .....	23
	6.6. Análisis con morfometría geométrica .....	29
VII.	RESULTADOS.....	34
	7.1. Análisis Generalizado de Procrustes (AGP).....	34
	7.2. Análisis de Componentes Principales.....	34
	7.3. Análisis de variables canónicas (Grupos taxonómicos).....	37

7.4. Análisis de regresión (forma alar vs capacidad de vuelo) .....	38
7.5. Correlación entre el tamaño del ojo y la forma del ala metatorácica .....	39
7.6. Análisis de variables canónicas (Gremios tróficos).....	41
IX. DISCUSIÓN.....	42
X. CONCLUSIONES.....	49
XI. BIBLIOGRAFÍA.....	50
ANEXOS .....	72

## ÍNDICE DE TABLAS.

<b>Tabla 1.</b> Taxones de Anomalini y distribución geográfica .....	19
<b>Tabla 2.</b> Numero de especímenes por subtribu.....	21
<b>Tabla 3.</b> Descripción de la posición de los puntos de referencia en el ala metatorácica .....	24
<b>Tabla 4.</b> Arreglo de marcas de anclaje y contornos de semimarcas en el ala metatorácica.....	25
<b>Tabla 5.</b> Número de muestras por grupo taxonomico y gremio alimenticio .....	31
<b>Tabla 6.</b> Valores estadísticos del MANOVA asociado al ACV de las alas metatorácicas respecto a las subtribus de Anomalini.....	38
<b>Tabla 7.</b> Valores singulares y correlaciones pareadas para los puntajes PLS entre el Ojo y el Ala metatorácica.....	40
<b>Tabla 8.</b> Valores estadísticos del MANOVA asociada al ACV de las alas metatorácicas respecto a los gremios tróficos en Anomalini .....	41
<b>Tabla 9.</b> Distancias Procrustes entre los tres gremios troficos usadas para el fenograma por UPGMA .....	42

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Principales regiones del ala metatorácica en Coleoptera.....	3
<b>Figura 2.</b> Morfología alar de cuatro familias de Coleoptera. A) Ptilodactylidae, B) Elateridae, C) Sphaeriusidae, D) Ptiliidae.....	3
<b>Figura 3.</b> Filogenia de Anomalini y con optimización de la variación cefálica y tipos de alimentación.....	10
<b>Figura 4.</b> Covariación entre el clípeo y ojos a partir de un PLS.....	11
<b>Figura 5.</b> Disección de ala. 1) Extracción y montaje del ala metatorácica para la obtención del registro fotográfico; 2) Morfología de la base del ala metatorácica; 3) Ala metatorácica extraída y montada.....	22
<b>Figura 6.</b> Puntos de anclaje y nomenclatura de la venación del ala metatorácica para el análisis de morfometría geométrica .....	24
<b>Figura 7.</b> A) Diseño de plantillas para el análisis de la forma del ala. ....	26
<b>Figura 8.</b> A) Superposición Procrustes de la forma del ala con 131 puntos; B) Alineamiento de puntos para para el alineamiento de smimarcas; C) Superposición Procrustes del ala solo utilizando marcas .....	27
<b>Figura 9.</b> Esquema del ala metatorácica con las variables de la RA.....	28
<b>Figura 10.</b> Gradillas de deformacion de la forma del ojo y del ala metatorácica.....	33
<b>Figura 11.</b> Plantillas delgadas de deformación de los primeros cuatro componentes principales.....	35
<b>Figura 12.</b> Variacion de la forma del ala metatorácica en las cuatro subtribus de Anomalini.....	36

<b>Figura 13.</b> Análisis de la forma respecto a subtribus. A) Análisis de variables canónicas. B) Fenograma con UPGMA.....	37
<b>Figura 14.</b> A) Análisis de regresión entre la forma y la capacidad de vuelo, B) regresión entre la forma del ala y la capacidad de vuelo con clasificación alimenticia.....	38
<b>Figura 15.</b> Gráfico de covariación entre los ojos y el ala metatorácica de un análisis de PLS, se representan las formas de los ojos y las alas ubicadas en los extremos de los ejes.....	40
<b>Figura 16.</b> Forma del ala respecto a los gremios tróficos. A) Análisis de variables canónicas. B) Fenograma con UPGMA creado con las distancias Procrustes.....	42

## I. INTRODUCCIÓN

Las alas son una novedad evolutiva en la historia de vida de diversos organismos animales; en los insectos, su origen data en el periodo Carbonífero, y es considerado como un evento fundamental que desencadenó una radiación muy rápida y exitosa y por tal, una diversificación sin precedentes, convirtiéndolos en el grupo animal más diverso y abundante (Grimaldi y Engel, 2005; Madved y cols., 2015). Las alas y el vuelo como una forma de locomoción especializada representan una de las transiciones más impresionantes entre los animales. Esta función permitió explotar nuevos recursos, colonizar fácilmente nuevos espacios, escapar de sus depredadores, encontrar hábitats de manera más efectiva y acceder a recursos diferentes (Grimaldi y Engel, 2005; Dudley y cols., 2007).

Las alas representan numerosas innovaciones en el desarrollo y función, y su evolución generó una amplia variedad de adaptaciones morfológicas en las aves, murciélagos, e insectos pterigotos (Beldade y cols., 2002). Desempeñan diversos papeles, en la biomecánica del vuelo la forma y funcionalidad determina la maniobrabilidad y los costos energéticos del vuelo (Wootton y Kukulova-Peck, 2000), la estabilidad, la capacidad de dispersión y reproducción (Johansson y cols., 2009; Outomuro y Johansson, 2011), y otros, como el cortejo, el camuflaje y el mimetismo, la termorregulación, la protección y la defensa (Engel, 2013).

En los insectos, las alas estructuralmente son evaginaciones que derivan de pliegues del tegumento dorsolateral en los segmentos meso y metatorácicos. Los pliegues son compuestos por dos láminas de finas membranas cuticulares que forman las superficies superior e inferior del ala separadas por engrosamientos tubulares esclerotizados. Las venas forman varillas que proporcionan un soporte eficaz, y además permiten la circulación de hemolinfa que confluye desde el interior del cuerpo y normalmente poseen ramificaciones nerviosas sensoriales (Brusca y cols., 2016).

Diversas características de las alas en los insectos han sido de gran utilidad en análisis taxonómicos y filogenéticos, como la venación, los patrones de plegado y la forma de las celdas

(Dolin, 1975; Roff, 1990; Suzki, 1994, Su y Cols., 2015). Desde la década de los 70's, varios autores han utilizado las alas de los insectos en estudios morfométricos en sistemática y filogenia (Plowright y Stephen, 1973). Al ser bidimensionales, son una estructura excelente para estudiar la variación morfológica, debido a que sus venaciones proporcionan muchos sitios de referencia bien definidos y permite capturar la forma general del ala usando los puntos de origen, terminaciones e intersecciones de cada vena, en el patrón de plegado a lo largo del margen externo, y en los puntos de máxima curvatura convexa (Gumiel, y cols, 2003).

Los coleópteros, con aproximadamente 420,000 especies descritas son el orden de insectos más diverso (Mckenna, y cols, 2015; Slipinski y cols, 2011), presentan un complejo de caracteres determinantes en su éxito evolutivo, en particular, un par de alas delanteras esclerotizadas que les permitió proteger el abdomen y su segundo par de alas membranosas y funcionales al vuelo (Frantsevich, 2011; Haas y cols, 2000). Como órgano de vuelo, las alas metatorácicas deben ser relativamente más grandes que las alas delanteras para ser aerodinámicamente funcional (Haas, Gorb, y Blickhan, 2000), pero al ser más grandes y delgadas son más vulnerables al daño durante la locomoción terrestre, por lo tanto, evolucionaron mecanismos de plegado, para resguardarlas y desplegarlas solo cuando es necesario (Ren y cols., 2017).

En Coleoptera, la morfología del ala metatorácica funcional está definida por cinco áreas o celdas principales y una nervadura que comprende ocho unidades, nombradas de anterior a posterior del ala como: precosta (PC), costa (C), subcosta (Sc), radio (R), medias (M), cúbito (Cu), anal (A) y yugal (J) (Fig. 1). Las venas principales son longitudinales, se extienden desde la base del ala hacia la punta, y se concentran en el margen anterior, mientras que las venas cruzadas de soporte adicionales son puntales transversales, que unen las venas longitudinales para dar un mejor soporte (Fig. 2). En general, son proyecciones cuticulares en forma de aleta, sostenidas por venas tubulares y esclerotizadas (Gullan y Cranston, 2005).

La variación morfológica de esta estructura es notable en la forma de los márgenes inferiores, las celdas internas, el número y disposición de las venas, aunque conservan un patrón general, al menos entre miembros de talla mediana a grande, ya que solo los escarabajos más pequeños

presentan los más dramáticos cambios, por la reducción o ausencia completa de venas y/o celdas (Fedorenko, 2009; Fig. 2).

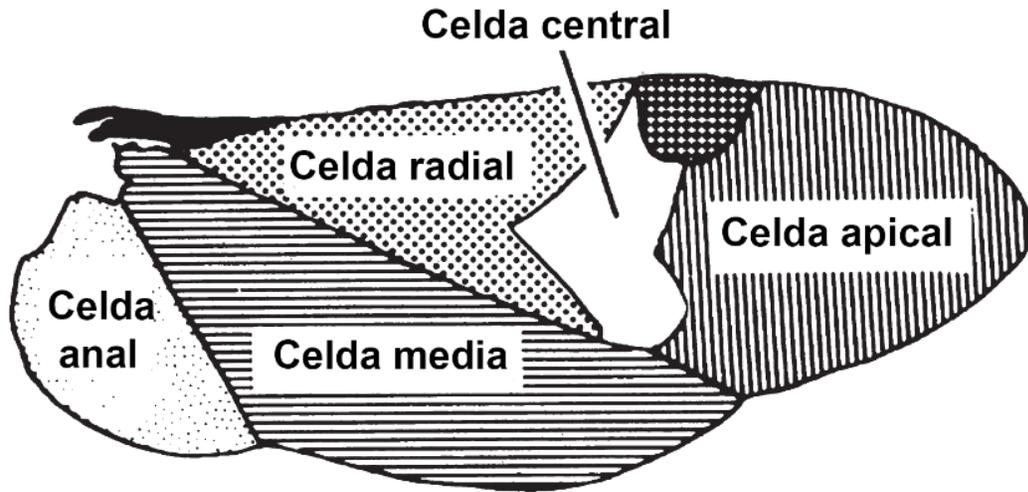


Figura 1. Principales regiones del ala metatorácica en Coleoptera (Modificado de Slipinski y cols., 2013).

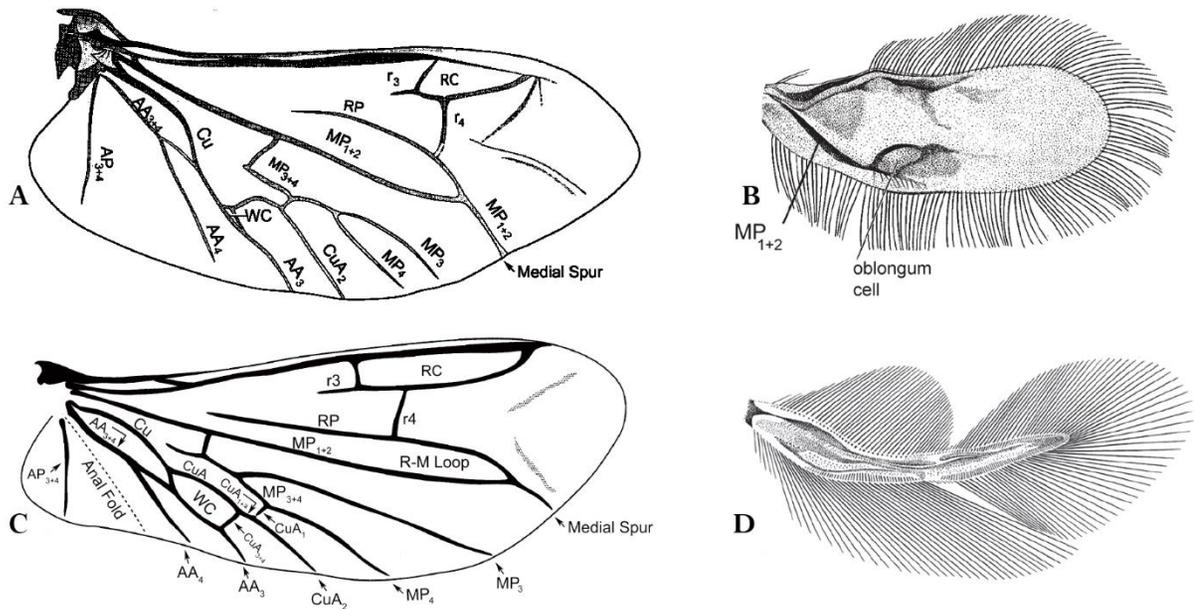


Figura 2. Morfología alar de cuatro familias de Coleoptera. A) Ptilodactylidae, B) Elateridae, C) Sphaeriusidae, D) Ptiliidae (Tomado de Slipinski y cols. 2013).

Los factores dominantes de la evolución de la forma del ala son generalmente desconocidos (Johansson y cols., 2009). Como estructura modelo, el ala metatorácica se ha estudiado en análisis taxonómicos, y generalmente se ha limitado a la presencia o ausencia de caracteres

específicos (Scholtz, 1990), patrones de plegado (Fedorenko, 2009), morfología y función de la articulación del ala y músculos de las alas (Chapman, 1998), el origen, evolución y sucesión de caracteres de las alas traseras (Kukalová-Peck, 1993; Fedorenko, 2009), y con morfometría geométrica, variación morfológica dentro y entre poblaciones y especies (Su y cols., 2015; Rossa y cols., 2017), variación y patrones de cambio como posible respuesta a mecanismos adaptativos y funcionales asociados al ambiente (Ospina-Garcés y cols., 2018), así como el tipo y capacidades de vuelo (Bai y cols., 2011, 2012; Benítez y cols., 2014; 2015; Ren y cols., 2017).

Las alas de los insectos en general, son una estructura ideal para análisis con morfometría geométrica (MG); su forma y variación es fácilmente caracterizable por su coplanaridad, y la variación geométrica de las venas presentan caracteres importantes para el entendimiento de la diversidad fenotípica, que se relaciona con factores ambientales, genéticos, biomecánicos, entre otros (Benítez y cols., 2014). Sin embargo, es considerada como una estructura estable, por ejemplo, respecto de otras estructuras como la genitalia y piezas bucales, que son más adaptativas (Browne y Scholtz, 1995), aunque se ha demostrado que presenta información de valor filogenético para separar y caracterizar géneros y linajes superiores relativamente emparentados (Jameson, 1998; Paucar-Cabrera, 2003).

Por lo expuesto anteriormente, la presente propuesta tiene como objetivo analizar cuantitativa y gráficamente con métodos analíticos de MG el ala metatorácica en *Anomalini* para: 1) describir los patrones de variación general, 2) evaluar la utilidad de la forma del ala metatorácica para discriminar y caracterizar taxones en el nivel de subtribu, 3) calcular la capacidad de vuelo y 4) su relación con los hábitos alimenticios y grupos taxonómicos. Este trabajo es el tercer estudio sobre análisis evolutivo a un nivel por arriba de la especie, ya que los trabajos previos ocupan como grupo modelo a una especie individual (Bai y cols., 2011, 2012).

## II. ANTECEDENTES

En Coleóptera la variación del ala metatorácica se ha empleado para el reconocimiento de especies y géneros (Su y cols, 2015; Rossa y cols, 2017), dimorfismo sexual (Lemic y cols, 2014), hipótesis de modularidad (Benítez y cols, 2014, Ren y cols, 2017), y la evolución y desarrollo considerando factores ambientales y/o funcionales, como la capacidad de vuelo (Bai y cols, 2011, 2012; Ospina-Garcés y cols, 2018; Goczal y cols, 2018; Polilov y cols, 2019). Además de estas contribuciones, se ha sugerido la necesidad de análisis bajo contextos filogenéticos debido a que posiblemente la variación del ala influyan en la evolución de la morfología del cuerpo entero, y puede estar limitada por otras restricciones funcionales y posibles mecanismos de desarrollo que impulsan la evolución de las alas traseras (Bai, y cols, 2012).

### 2.1. Utilidad taxonómica

La morfología del ala tiene gran relevancia para los estudios en sistemática de Insecta pterigota, a partir de los estudios de Comstock (1893, en Su y cols., 2015) sobre nervaduras de alas en insectos en clasificaciones tradicionales (Kunkel, 2004). Actualmente es más frecuente su estudio con técnicas de morfometría geométrica en la identificación de especies, géneros y variación entre poblaciones (Perrard y cols., 2014; Schwarzfeld y Sperling, 2014; Sontigun y cols., 2017; Su y cols., 2015), debido a que la forma del ala exhibe una alta heredabilidad en la naturaleza, y variación estructurada por la evolución (Bitner-Mathé y Klaczko 1999, Moraes y cols., 2004; Perrard y cols., 2014). Las ventajas para su estudio con MG se deben a su coplanariedad, es decir, son estructuras de dos dimensiones y su venación proporciona muchos puntos claramente homólogos para la ubicación de marcas (Gumiel y cols., 2003).

En términos generales, se supone que existe con poca convergencia entre taxones por la deriva genética como principal factor en la evolución de la forma de la nervadura (Perrard y cols., 2014), con ciertas predicciones: a) alas diferentes entre diferentes niveles taxonómicos, b) la

variación intragrupal es menor que la intergrupal en el mismo nivel taxonómico, c) la diferencia de variación (medidos por la forma promedio) es proporcional a su grado de parentesco.

Un aspecto interesante sobre la variación del ala en términos evolutivos es su naturaleza multivariada altamente multidimensional, es decir, no presenta patrones simples de variación (Monteiro y cols, 2002; Mezey y Houle, 2005; Perrard y cols, 2014), lo que incrementa la posibilidad de rutas evolutivas divergentes bajo un modelo de evolución aleatoria, haciendo menos probable la convergencia en el espacio multidimensional (Perrard y cols., 2014).

Por todo lo anterior, el ala es considerada como un marcador estructural generalizado para la identificación de taxones a diferentes niveles en la clasificación (Fedorenko, 2009).

## **2.2. Estudios ecomorfológicos**

La asociación entre la morfología y el hábitat es un tema central en la biología evolutiva, comprende el análisis de la relación entre la forma biológica y su entorno con la finalidad de comprender la contribución entre ambos aspectos (Motta y Kotrschal, 1992), es decir, se centran en establecer las relaciones entre la forma de una estructura y su función dentro de un contexto ecológico (Kaliontzopoulou y cols., 2010).

Desde hace algunas décadas, los estudios sobre la ecomorfología se han realizado para entender el funcionamiento de los organismos dentro de un ambiente dado y las consecuencias ecológicas y evolutivas de la forma biológica a través de la morfología funcional, la fisiología y la biomecánica (Wainwright y Reilly, 1994).

Muchos estudios en un inicio se enfocaron principalmente a caracteres morfológicos, pero en la actualidad se ha logrado integrar aspectos que potencialmente determinan la forma de las estructuras morfológicas, específicamente genéticos, funcionales, ontogenéticos, ecológicos y etológicos (Betz, 2006).

La morfometría geométrica permite estudiar la asociación entre la forma y otros tipos de datos, como factores ecológicos, genéticos, biomecánicos u otros relevantes (Monteiro y Nogueira, 2010). Estos análisis ecomorfológicos se enfocan en tratar de encontrar explicaciones adaptativas para formas específicas considerando el entorno externo como la principal causa evolutiva de la morfología observada (Betz, 2006), y asociar estados de carácter con diversos factores, logrando revelar restricciones o factores selectivos que afectan la respuesta fenotípica (Kaliontzopoulou, y cols., 2010).

De los estudios ecomorfológicos empleando la morfometría geométrica destacan principalmente los realizados con vertebrados. Por ejemplo, la evolución del pico de aves (Bright y cols., 2016), la cabeza y estructuras locomotoras en lagartos (Stayton, 2005; Openshaw y Keogh, 2014), y en mamíferos (Figueirido y cols., 2008; Morgan, 2009), patrones macroevolutivos en anfibios (Candioti y Vera, 2006; Sherratt y cols., 2017), y la evolución del cuerpo de peces (Clabaut y cols., 2007; Aguilar-Medrano, 2012; Bower y Piller, 2015).

Sin embargo, para el caso de los insectos solo han recibido atención esporádica en el análisis de variación de la forma y su correlación con diversos factores, y muchos limitados al nivel de especie (Benítez y cols., 2014; Sasakawa, 2016).

Dentro de los análisis ecomorfológicos en insectos, se encuentran los relacionados con estructuras funcionales que determinan la forma del cuerpo por inferencia del hábitat o la alimentación (Orlofske y Baird, 2014; Benítez y cols., 2014; Bai y cols., 2015; Sasakawa 2016; Ramírez-Ponce y Cuamatzi, in prep; Millan y cols., 2018), y otros relacionados con la locomoción, (Johansson y cols., 2009; Breuker y cols., 2010; Inward y cols., 2011; Bai y cols., 2011, 2012; Ospina-Garcés y cols., 2018).

Específicamente los estudios del ala en insectos se han enfocado en el estudio de la especialización del hábitat como un factor importante que afecta los patrones de distribución y diversificación (Rossa y cols., 2017; (Scattolini y cols.,2020), así como la forma (Meresman y cols., 2020), entre otros factores externos (Wang y cols., 2016; Soule y cols., 2020), y que

potencialmente sirve para evaluar la influencia de las variables ecológicas en los rasgos funcionales y de la forma (McCulloch y cols., 2016; Nadal, y cols., 2018).

Diferencias en los patrones de variación de las alas entre grupos cercanamente relacionados han encontrado correlaciones explicativas con caracteres asociados a los hábitos de vuelo (Lau y cols., 2007), distancias de migración (Johansson y cols., 2009) selección sexual (Langellotto y cols., 2000; Guerra, 2011), estrategias de forrajeo (Crall y cols., 2016), forma y tamaño corporal (Homburg y cols., 2017), tamaño de ojos (Ribaky cols., 2011), rigidez del vuelo por venación alar (Combes y Daniel, 2003, a,b), inanición en el desarrollo larval (Brown y cols., 2017), componentes climáticos y geográficos (Feder y cols., 2010; McCauley y cols., 2018), variación altitudinal y latitudinal (Hernández-L y cols., 2010; Sevensson y Waller, 2013), e incluso, temperatura (Pitchers y cols., 2013), así como la especialización a ciertos recursos alimenticios (Jorge y cols., 2011; Nattero y cols., 2015; Jugovic y cols., 2018)

Las alas son consideradas una estructura medular en la evolución y éxito de los insectos, ya que les ha permitido colonizar nuevas áreas, dispersarse rápidamente y explotar nuevos recursos ecológicos (Brown y cols., 2017), y por lo tanto, la forma de las alas son buenos predictores en el estudio de las adaptaciones a diferentes presiones de selección y permiten entender cómo la selección natural moldea los rasgos clave en el desempeño del vuelo y cómo surgen ciertas constricciones adaptativas (Johansson y cols., 2009).

Específicamente en Anomalini, existe un estudio donde se analizó la variación y evolución de la cabeza con MG en un contexto ecomorfológico y filogenético, donde se estudió la correlación entre el clípeo (área de la cabeza de coleóptera situada entre la sutura frontoclipeal y el labro) y los ojos (Ramírez-Ponce y Cuamatzi, en prep.) (Fig. 3), considerando las preferencias alimenticias y el hábitat, así como la covariación con otros rasgos funcionales como el desarrollo del tamaño de ojos y la eficiencia del vuelo.

Los resultados indican que el clípeo es una estructura que no denota selección sexual (no desarrolla cuernos u ornamentos), y al parecer su desarrollo está condicionado por su uso como

una herramienta para buscar refugio o alimento, y que restringe en morfologías extremas, el tamaño de los ojos (Fig. 4). Sin embargo, no se pudo encontrar explicaciones sobre los factores que determinan la variación en el tamaño de los ojos cuando no está asociada al clípeo, pero una posible explicación es que el tamaño de los ojos tenga relación con la capacidad de vuelo y la aerodinámica, es decir, los ojos grandes con mucha visión requerirían alas aerodinámicas en especies nocturnas. Esta posible explicación representa el interés inicial de analizar la variación de la forma del ala y su significado taxonómico, biomecánico y de covariación con otras estructuras.

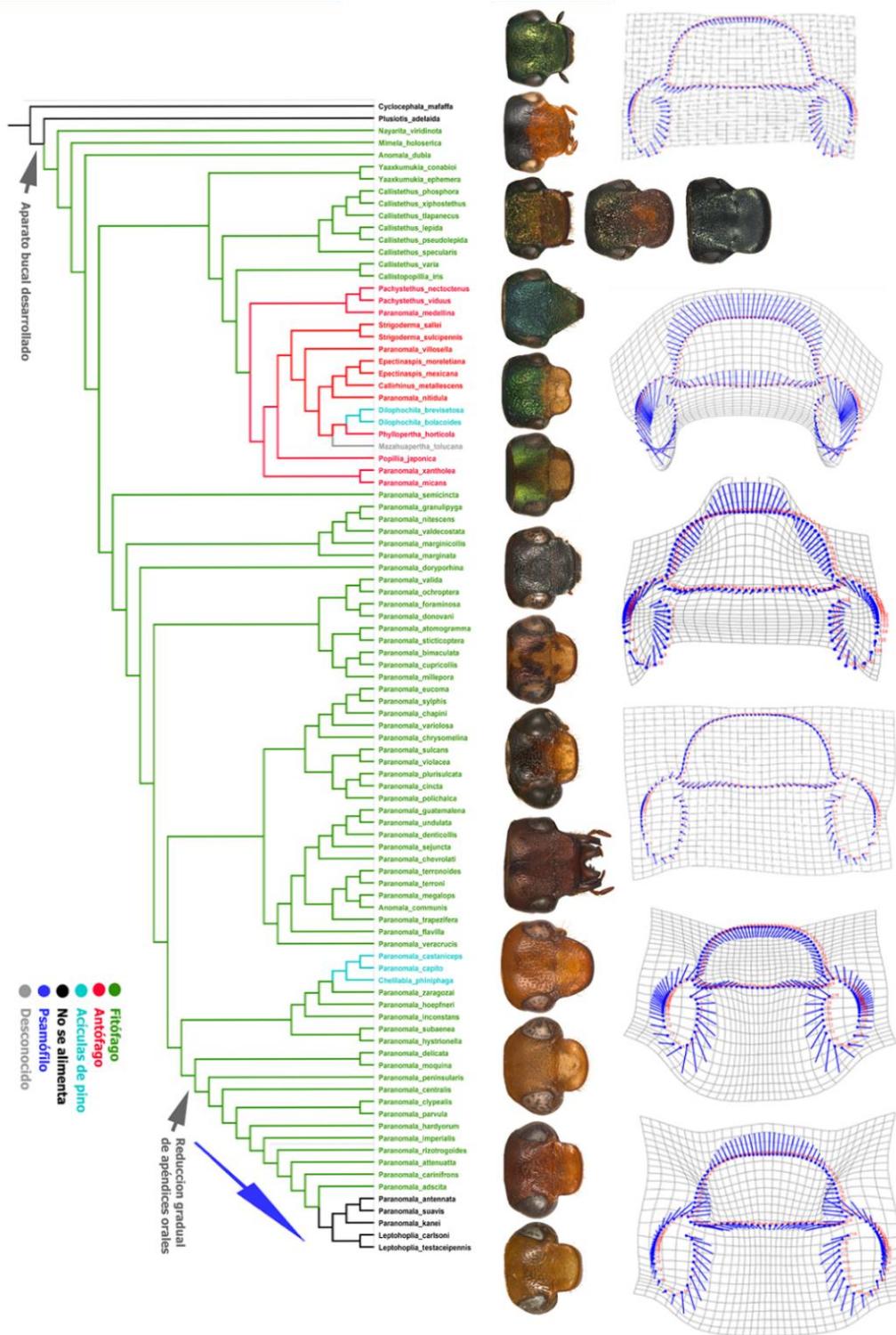


Figura 3. Filogenia de Anomalini y con optimización de la variación cefálica y tipos de alimentación.

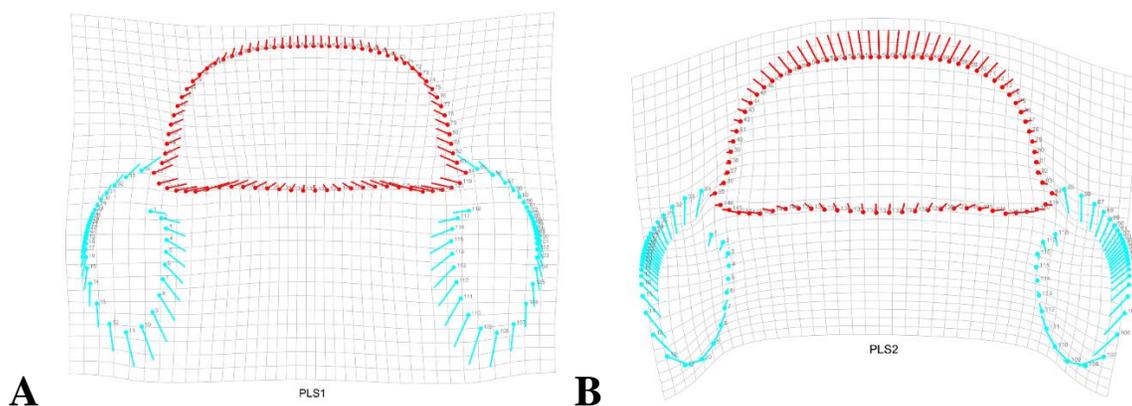


Figura. 4. Covariación entre el clípeo y ojos a partir de un análisis de mínimos cuadrados (PLS).

### 2.3. La tribu Anomalini

La tribu Anomalini es una sección importante de Rutelinae, destaca de entre las 6 tribus que la conforman por ser la más diversa, está formada por seis subtribus, 64 géneros y cerca de 2000 especies descritas (Ramírez-Ponce y Morón, 2009). La tribu Anomalini es tan rica en especies que ostenta una gran diversidad, abundancia, amplia distribución casi cosmopolita y de hábitos alimenticios notablemente diversos, y es considerado como un elemento importante en funciones ecológicas e implicaciones económicas (Ramírez-Ponce y Moron, 2012). A pesar de la importancia ecológica y agrícola de algunos miembros, la tribu es pobremente conocida taxonómicamente (Jameson y cols., 2003).

Anomalini es un grupo con extraordinaria diversidad morfológica, reflejo de su elevada diversidad específica, ocupación de ambientes heterogéneos, así como hábitos alimenticios y preferencias ecológicas diversas. Presenta retos considerables en cuanto a su taxonomía, con la mayoría de sus géneros y subtribus mal definidos morfológicamente (Morón y Nogueira, 2002; Jameson y cols., 2003). La morfología externa ha sido estudiada de manera satisfactoria a nivel de taxonomía alfa, aunque el análisis comparativo fuera de propósitos locales o regionales es necesario para interpretar caracteres homoplásicos y afinidades genealógicas con el propósito de lograr una clasificación más estable y natural (Ramírez-Ponce y Morón, 2009).

Poco se sabe sobre la morfología alar en esta tribu, pues tan sólo se ha descrito de manera aislada para unos pocos taxones (v.g. Ramírez-Ponce, 2015), y ha sido usada en inferencias filogenéticas a nivel de tribu (Jameson y cols., 2007; Ramírez-Ponce y Morón, 1999) o subfamilia (Jameson, 1997), con muy pocos caracteres codificados, posiblemente por considerarse de poco valor taxonómico a nivel específico, o bien, por la fragilidad de la estructura y complejidad del doblez (Kukalová-Peck y Lawrence, 1993). En términos generales, es una estructura bien desarrollada, con todas las venas y celdas presentes como en la mayoría de Melolonthidae.

En Anomalini se ha sugerido que Anisopliina, al tener rangos geográficos pequeños, como muchos otros escarabajos fitófagos, son malos voladores (Micó y cols., 2009), aunque esto puede generalizarse para todas las subtribus. Cambios en la morfología a nivel de géneros sólo se ha reportado en el desarrollo de algunas venas, forma del margen basal interradyal y desarrollo del lóbulo basal (Ramírez-Ponce, 2012) así como pigmentación alar oscura como y un pobre desarrollo de la celda anal en especies diurnas, como una posible señal visual durante el vuelo e incremento en la capacidad de vuelo, respectivamente (Ramírez-Ponce, com. pers.).

Los análisis de morfología comparada realizados han generado información útil para reconocer afinidades filogenéticas entre géneros Americanos y del Viejo Mundo (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), definir y describir géneros (Ramírez-Ponce y Morón, 2012a; 2012 b; 2012c; Ramírez-Ponce, 2015; Ratcliffe y cols., 2018; Ramírez-Ponce y cols., 2020), y análisis de variación morfológica de diversas estructuras (Ramírez-Ponce y Alvarado “en prep”; Ramírez-Ponce y Cuamatzi “en prep”), a un nivel de detalle y muestreo como nunca antes se había logrado.

Estos estudios han permitido reconocer patrones de variación en las alas metatorácicas que a primera vista pueden estar asociados con las preferencias alimenticias, hábitos y capacidad de vuelo, con reservas sobre su significado a nivel taxonómico de subtribus.

Respecto a la alimentación de estos escarabajos comprende al grupo de consumidores primarios, con diversas especializaciones: los que consumen sólo follaje (fitófagos), los que aprovechan partes florales (antófilos), los que obtienen alimento de los tejidos de tallos y ramas (caulófagos), los que ingieren secreciones dulces producidas en diferentes tejidos de la planta (melifagos) (Morón y cols., 2010), y los que están asociados con la polinivoría y la graminivoría (estenófagos) (Micó, 2001).

Además, hay especies con una actividad de vuelo marcadamente diurna, que corresponde a la mayoría de grupos especializados en flores y polen, y otros estrictamente nocturnos, que en su mayoría son fitófagos estrictos, o bien, especies que no se alimentan en estado adulto por presentar apéndices orales vestigiales.

#### **2.4. Forma y funcionalidad de las alas en el vuelo**

Funcionalmente, las diferencias en la biomecánica, aerodinámica y desempeño son atribuidas a las diferencias en la morfología del ala (Dudley, 2000), es decir, los requerimientos funcionales del vuelo activo pueden ser considerados como predictores de las adaptaciones a diferentes presiones de selección (Johanson y cols., 2009; Bai y cols., 2011). Entre las variables más importantes para cuantificar la capacidad de vuelo destaca la Relación de Aspecto (RA), que afecta la maniobrabilidad y velocidad; valores bajos reflejan una alta maniobrabilidad y una baja velocidad de vuelo. Esta variable se obtiene al medir la longitud del ala de punta a punta y el área superficial del ala, lo que permite determinar la funcionalidad y parámetros cinemáticos de vuelo (Fedorenko, 2009).

Algunas cualidades condicionantes para un vuelo eficiente se manifiestan en diversos cambios corporales, como la agudeza visual, que, en insectos, por tener ojos compuestos, depende de la cantidad de omatidios y el tamaño (Land, 1997). La capacidad de detectar y evitar obstáculos, así como controlar maniobras de aterrizaje, se regula mediante el uso de señales derivadas del movimiento de la imagen que se genera en los ojos durante el vuelo (Bhagavatula y cols., 2011),

y por lo tanto, la capacidad de navegación tiene una relación directa con el tamaño del ojo (Moller y Erritzoe, 2010).

En este sentido, las alas de los insectos son particularmente útiles, ya que a la luz de la diversidad ecológica y el comportamiento entre los taxones ricos en especies y extendidos geográficamente, pueden mostrar una gran variedad de formas (Johansson y cols., 2009), y aunque la aerodinámica del vuelo en insectos se ha estudiado ampliamente (Dudley, 2000), su conocimiento en escarabajos y las medidas cuantitativas de la eficiencia dependiente de forma alar, es aún muy limitado.

### **III. JUSTIFICACIÓN**

El propósito de esta investigación se enfoca al reconocimiento y descripción de caracteres adaptativos y patrones de variación morfológica del ala metatorácica de *Anomalini*, una estructura que no ha sido analizada a detalle, pero que pueden aplicarse sobre la taxonomía, evolución y sistemática del grupo implementando métodos analíticos de la Morfometría Geométrica.

Con el análisis de la morfometría geométrica se espera lograr un mejor conocimiento y resolución de procesos que han favorecido su diversificación, así como su valor como estructura diagnóstica en la taxonomía y sistemática supraespecífica, además de la identificación de patrones morfológicos y ecológicos que puedan resolver las hipótesis sobre los cambios en la forma del ala metatorácica y su asociación con otros posibles factores causales.

Uno de los aspectos más notables dentro del grupo, es su inestabilidad taxonómica, incluso a nivel subtribal por la incongruencia en la importancia de estructuras diagnósticas tradicionales, por lo que el reconocimiento de trayectorias de variación dentro y entre subtribus permitirá definir caracteres importantes dentro de ala de manera objetiva.

#### **IV. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

- H1. El ala metatorácica en Anomalini presenta variación morfológica de significancia taxonómica en el nivel de subtribu.
- P1. Los análisis de Variables Canónicas presentarán ejes discriminatorios significativos a nivel de subtribus.
  
- H2. Las alas con la relación de aspecto más elevada corresponden a especies con el tamaño de ojos mayor.
- P2. Las especies con ojos grandes presentan la relación de aspecto más alta.
  
- H3. El ala metatorácica en Anomalini presenta variación morfológica entre grupos con hábitos alimenticios diferentes.
- P3. Los análisis de Variables Canónicas presentarán ejes discriminatorios significativos entre grupos alimenticios.

## V. OBJETIVOS

### 5.1. Objetivo general

Analizar la forma y los patrones de variación del ala metatorácica de la tribu Anomalini en un contexto taxonómico, ecológico y cinemático, asociando su variación morfológica con los grupos taxonómicos subtribales, el tipo de alimentación y la capacidad de vuelo.

### 5.2. Objetivos específicos

1. Utilidad taxonómica: Describir los patrones de la variación morfológica del ala metatorácica en las subtribus de Anomalini.
2. Utilidad taxonómica: Analizar la correlación entre la variación morfológica del ala metatorácica en Anomalini con las categorías taxonómicas a nivel de subtribu.
3. Contexto cinemático: Calcular la capacidad de vuelo del ala metatorácica en Anomalini definida por la relación de aspecto (RA).
4. Contexto ecomorfológico: Analizar la correlación entre la capacidad de vuelo y la variación morfológica del ala metatorácica en Anomalini, y el efecto de la contribución de la celda anal sobre la capacidad de vuelo.
5. Contexto ecomorfológico: Analizar la covariación entre la variación morfológica del ala metatorácica en Anomalini y el tamaño de los ojos.
6. Ecomorfología: Analizar la correlación entre la variación morfológica del ala metatorácica en Anomalini y grupos ecológicos definidos por preferencias alimenticias.

## VI. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1. Grupo de estudio

Anomalini es un grupo de escarabajos cosmopolita, notablemente diverso y de taxonomía compleja (Jameson y cols., 1997). Es tribu más importante de Rutelinae por ser la más rica de las 6 tribus que componen la subfamilia (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), donde se han descrito cerca de 2000 especies, 6 subtribus, más de 64 géneros en el mundo y 17 géneros con cerca de 300 especies en América (Morón y Nogueira 1998; 2002). De todos los géneros de esta tribu, *Paranomala* Samouelle es el género americano más diverso de Anomalini con unas 200 especies (Morón y Ramírez-Ponce, 2012). Por sus hábitos alimenticios, algunas especies pueden llegar a convertirse en plagas agrícolas durante el estado de larva, al consumir raíces de diversos cultivos, o bien, en estado adulto al defoliar plantas ornamentales y frutales (Morón, 2010). Aunque la mayoría de las especies son fitófagas, hay algunas que se han especializado en la antófagia, en acículas de *Pinus* spp, e incluso, especies que en estado adulto no se alimentan por tener los apéndices bucales muy reducidos y no funcionales (Jameson y cols., 2003). En este estudio se analizaron las alas metatorácicas de 206 especies pertenecientes a 51 géneros de 3 subtribus que componen a Anomalini con distribución en América y el Viejo Mundo (Tabla 1).

Para los análisis de variación entre grupos taxonómicos el nivel de comparación fue el de tres subtribus; para el cálculo de la RA, correlación entre capacidad de vuelo y forma del ala y covariación entre capacidad de vuelo y tamaño de ojos fue a nivel de especie, y para la correlación entre forma del ala y dieta fue definido por tres gremios tróficos.

### 6.2. Ejemplares

Para este estudio se fotografió el ala trasera de 206 especímenes pertenecientes a las cuatro subtribus que componen la tribu Anomalini (Tabla 1).

Tabla 1. Taxones de Anomalini y distribución geográfica.

SUBTRIBU	GÉNERO	EJEMPLARES	DISTRIBUCIÓN	EJEMPLARES POR SUBTRIBU
ANISOPLIINA BURMEISTER, 1844	<i>Anisoplia</i>	2	Paleártico	12
	<i>Anthoplia</i>	1	Paleártico	
	<i>Brancoptia</i>	1	Paleártico	
	<i>Callirhinus</i>	2	Neotropical	
	<i>Chaeteroptia</i>	2	Paleártico	
	<i>Rhinyptia</i>	3	Oriental, Paleártico, Afrotropical	
	<i>Tropiorryncus</i>	1	Oriental, Paleártico	
ANOMALINA STREUBEL, 1839	<i>Adoretosoma</i>	3	Paleártico, Oriental	163
	<i>Anomala</i>	32	Paleártico, Oriental, Afrotropical, Neotropical, Australiano (introducido)	
	<i>Balanogonia</i>	3	Neotropical (Mexico)	
	<i>Blitopertha</i>	1	Paleártico	
	<i>Callistethus</i>	11	Oriental, Paleártico, Neotropical	
	<i>Cyriopertha</i>	2	Paleártico	
	<i>Epectinaspis</i>	3	Neotropical	
	<i>Exomala</i>	4	Paleártico	
	<i>Hontoriela</i>	1	Paleártico	
	<i>Hoplopus</i>	1	Paleártico	
	<i>Leptohoplia</i>	2	Neártico	
	<i>Mazahuapertha</i>	1	Neotropical	
	<i>Megapertha</i>	1	Oriental	
	<i>Micranomala</i>	1	Oriental	
	<i>Micropertha</i>	1	Paleártico	
	<i>Mimela</i>	8	Paleártico, Oriental	
	<i>Moroniella</i>	1	Neotropical	
	<i>Nayarita</i>	2	Neotropical	
	<i>Pachystethus</i>	3	Neotropical	
	<i>Paranomala</i>	63	Neártico, Neotropical, Paleártico, Oriental	
	<i>Phyllopertha</i>	3	Paleártico, Oriental	
	<i>Pseudosinghala</i>	2	Paleártico, Oriental	
	<i>Singhala</i>	2	Oriental	
<i>Spinanomala</i>	2	Paleártico, Oriental		

	<i>Strigoderma</i>	4	Neotropical	
	<i>Stomanomala</i>	1	Afrotropical, Paleártico	
	<i>Xochicotitlia</i>	3	Neotropical	
	<i>Yaaxkomukia</i>	2	Neotropical	
<b>DOLIPHOCHILINA OHAUS, 1918</b>	<i>Dilophochila</i>	3	Neotropical	3
<b>POPILINA OHAUS, 1918</b>	<i>Callistopopilla</i>	2	Paleártico	28
	<i>Dactylopopilia</i>	1	Paleártico	
	<i>Dicranoplia</i>	1	Paleártico	
	<i>Glenopopilia</i>	1	Oriental	
	<i>Gnatholabis</i>	2	Afrotropical	
	<i>Ischnopopilia</i>	3	Paleártico	
	<i>Macropopilia</i>	1	Oriental	
	<i>Malaia</i>	5	Oriental	
	<i>Melanopopilia</i>	1	Paleártico	
	<i>Nannopopilia</i>	2	Afrotropical	
	<i>Pharaonus</i>	2	Paleártico	
	<i>Popilia</i>	2	Paleártico, Oriental	
	<i>Spilopopilia</i>	1	Paleártico, Oriental	
	<i>Trichopopilia</i>	1	Afrotropical	
	<i>Tribopertha</i>	3	Paleártico	

Se analizó una muestra de 3 de individuos como mínimo y un máximo de 163 individuos por subtribu que dependió de la disponibilidad de ejemplares en museos (Tabla 2). Se analizaron adultos machos debido a que la variación de forma y tamaño del cuerpo en este sexo registran los cambios ecológicos y morfológicos más complejos (Benítez y cols., 2013). Además, en la tribu Anomalini existe un fuerte dimorfismo sexual en muchas estructuras, y se ha registrado la ausencia de vuelo en hembras de numerosas especies.

Para el estudio mi minimos cuadrados parciales se fotografiaron los ojos de 99 especies pertenecientes a tres subtribus que componene la tribu Anomalini (Anexo III). Se analizaron los mismos 99 ejemplares utilizados en el análisis del ala.

Tabla 2. Muestreo de especímenes por subtribu.

Subtribu	Número total de géneros por subtribu	Número de géneros por subtribu analizados	% de los géneros por subtribu analizados	N muestras por subtribu
<b>Anisopliina Burmeister, 1844</b>	9	7	77.7	12
<b>Anomalina Streubel, 1839</b>	36	28	77.7	163
<b>Popiliina Ohaus, 1918</b>	18	15	83.33	28
<b>Total</b>	63	50	79.68	203

Las muestras de los organismos se obtuvieron de las siguientes colecciones:

- LBCTV. Laboratorio Regional de Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM. México.
- CNIN. Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM, México.
- NMPC. Museo Natural de Praga, República Checa.
- NHMB. Museo de Historia Natural de Basilea, Suiza.
- MNHNP. Museo de Historia Natural de París, Francia.
- MXAL. Colección personal Miguel Ángel Morón, México.
- DDC. Colección personal Daniel Curoe, México.
- LLDC. Colección personal Leonardo Delgado, México.

Los ejemplares obtenidos en seco se disectaron para extraer las alas metatorácicas. Para ello se reblandecieron sumergiéndolos en un recipiente con agua caliente (80° Celsius) en intervalos de 30 segundos a 1 minuto con el fin de lograr el ablandamiento de los músculos y extraer las alas, piezas bucales y/o reacomodar apéndices (Morón y Terrón, 1988). La extracción del ala se realizó siguiendo el siguiente procedimiento:

- 1.- Para extirpar el ala metatorácica se elevó el élitro izquierdo dejando visible la unión del ala con el tórax.
- 2.- Se realizó un corte dividiendo la placa humeral de la tégula, el axilar 1, 2, 3 y las placas medias que unen el ala al tórax, y por ende separar el ala del resto del cuerpo.
- 3.- El ala extraída se preparó extendiéndola en una placa de hoja opalina y fijada con goma entomológica (Fig. 5).

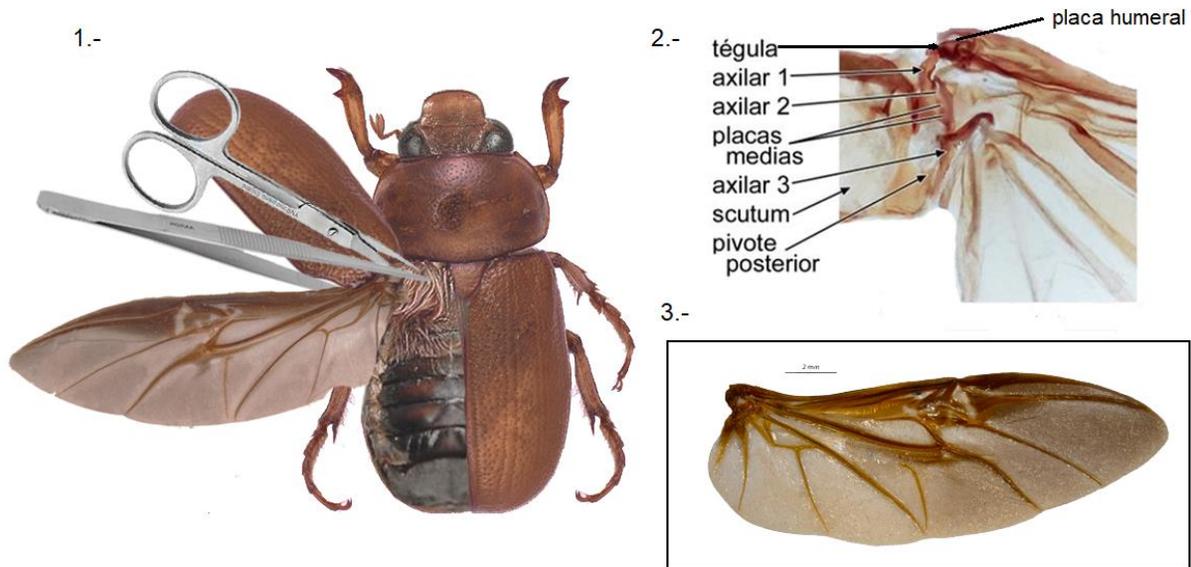


Figura 5. Disección de ala. 1) Extracción y montaje del ala metatorácica para la obtención del registro fotográfico; 2) Morfología de la base del ala metatorácica (modificado de Equihua-Martínez 2015); 3) Ala metatorácica extraída y montada, tratamiento en photoshop para obtener propiedades métricas.

### 6.3. Adquisición de fotografías

Las 206 imágenes de las alas metatorácicas y las 99 imágenes del ojo se capturaron utilizando una cámara AxioCam modelo 506 adaptada un microscopio estereoscópico multifocal Carl Zeiss AXIO Zoom V. 16 ubicado en el Área de Microscopia del Laboratorio Regional de Biodiversidad y Cultivo de Tejidos Vegetales sede Tlaxcala.

## **6.4. Mediciones**

Las fotografías se trataron con el software Adobe Photoshop 13.0.1. para eliminar impurezas y recopilar los datos métricos (longitud y área). Las propiedades métricas se compilaron de la siguiente manera: 1.- Definición de escala. 2.- Selección del contorno del ala. 3.- Extracción de medidas en una tabla con datos métricos (imagen, escala, perímetro, área, ancho y largo).

## **6.5. Registro de la forma**

### **Ala**

Sobre cada imagen del ala se localizaron 22 puntos anatómicos o marcas (“landmarks”), como el inicio de una vena, o la intercepción de venas (Fig. 6). Las marcas se definieron bajo criterios de homología a la posición relativa y para una cobertura adecuada de la forma que represente repetibilidad y coplanaridad (Zelditch y cols., 2012).

La ubicación de los puntos de referencia se eligieron en base al extremo o intersección de las venas así como en la zona más aguda de la curvatura del contorno inferior del ala. La descripción de la posición de las marcas siguió la nomenclatura de Fedorenko (2009) (Tabla 3). Para los contornos, se dibujaron peines y abanicos con el software MakeFan (Sheets, 2002), para distribuir homogéneamente la distancia entre las semi-marcas. Se dibujaron 12 peines y tres abanicos sobre los 15 contornos del margen del ala y las venaciones (Fig. 7), para registrar 109 semi-marcas (Tabla 4). En total la configuración del ala consistió de 131 puntos.

Las coordenadas Cartesianas 2D se obtuvieron con el programa TPS.dig V. 2.22 (Rohlf, 2015) y se usaron funciones del programa TPS.utils V 1.61 (Rohlf, 2015) para la administración de imágenes y archivos de datos.

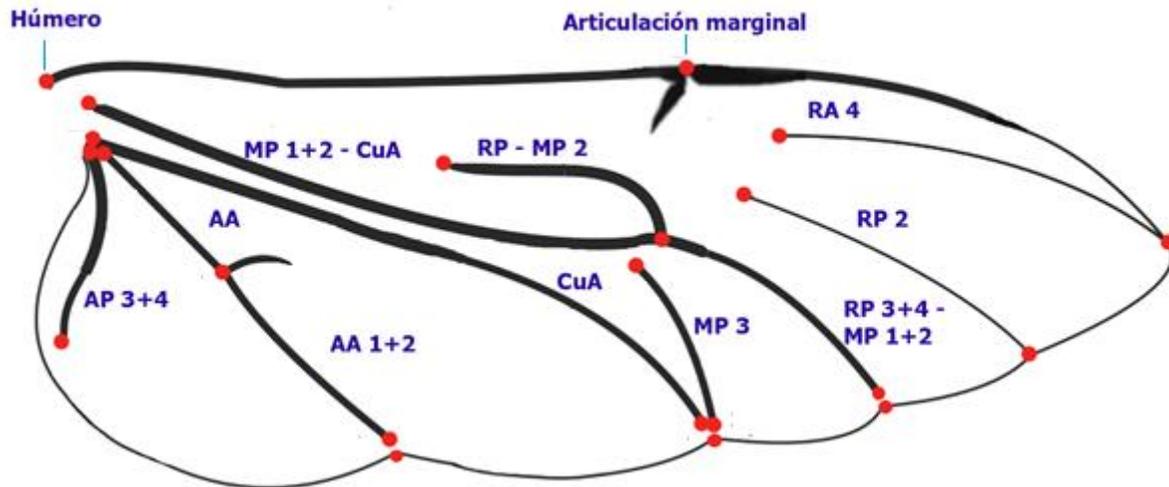


Figura 6. Puntos de anclaje y nomenclatura de la venación del ala metatorácica para el análisis de morfometría geométrica. Abreviaturas: Radio anterior (RA), Radio posterior (RP), Media posterior (MP), Cubito anterior (CuA), Anal anterior (AA), Anal posterior (AP), “+” indica venas fusionadas, “-” indica extensión de la vena. Puntos rojos indican las 22 marcas.

Tabla 3. Descripción de la posición de los 22 puntos de referencia en el ala metatorácica.

Marcas	Posición
1	Punto proximal anterior de la placa del húmero
2	Articulación marginal
3	Punto proximal del RA 4
4	Punto distal del Radio RA 4
5	Punto proximal del RP 2
6	Punto distal del RP 2
7	Punto proximal de MP 1+ 2 -CuA
8	Punto posterior de RP-MP2
9	Cruce de R4 y RP – MP 2
10	Punto distal de RP 3+4- MP 1+2
11	Punto anterior de la MP 3
12	Punto posterior de la MP 3
13	Punto proximal anterior del CuA
14	Punto distal posterior del CuA

<b>15</b>	Punto Proximal de AA
<b>16</b>	Cruce del AA y AA 1+2
<b>17</b>	Punto distal de AA1+2
<b>18</b>	Punto anterior del AP 3+4
<b>19</b>	Punto posterior de AP 3+4
<b>20</b>	Punto cóncavo del contorno en la media de la celda apical
<b>21</b>	Punto cóncavo del contorno entre la celda apical y la celda media
<b>22</b>	Punto cóncavo del contorno entre la celda media y la celda anal

Tabla 4. Contornos (15) en el ala metatorácica para registrar las 109 semi-marcas. Los números de contornos corresponden a los de la figura 7.

<b>Contorno</b>	<b>Inicio de anclaje (marca)</b>	<b>Plantilla</b>	<b>N. de semi-marcas</b>	<b>Terminación de anclaje (marca)</b>
<b>1</b>	Proximal anterior de la placa del humero	Peine	9	Articulación marginal
<b>2</b>	Articulación marginal	Abanico	18	Máxima curva cóncava del contorno en la media de la celda apical
<b>3</b>	Máxima curva cóncava del contorno en la media de la celda apical	Abanico	6	Máxima curva cóncava del contorno entre la celda apical y la celda media
<b>4</b>	Máxima curva cóncava del contorno entre la celda apical y la celda media	Peine	7	Máxima curva cóncava del contorno entre la celda media y la celda anal
<b>5</b>	Máxima curva cóncava del contorno entre la celda media y la celda anal	Abanico	13	Terminación de la celda anal cerca de la placa humeral
<b>6</b>	Proximal de la vena RA 4	Peine	6	Distal de la vena RA 4
<b>7</b>	Proximal de la vena RP 2	Peine	7	Distal de la vena RP 2
<b>8</b>	Proximal de la vena MP 1+2 - CuA	Peine	7	Intersección de la vena R 4, RP-MP 2
<b>9</b>	Posterior de la vena RP-MP2	Peine	4	Intersección de la vena R 4, RP-MP 2
<b>10</b>	Intersección de la vena R 4, RP-MP 2	Peine	7	Distal de la vena RP 3+4- MP 1+2
<b>11</b>	Anterior de la vena MP 3	Peine	4	Posterior de la vena MP3
<b>12</b>	Proximal de la vena CuA	Peine	4	Distal de la vena CuA
<b>13</b>	Proximal de la vena AA	Peine	3	Intersección de la vena AA – AA 1+2
<b>14</b>	Intersección de la vena AA – AA 1+2	Peine	4	Distal de la vena AA 1+2
<b>15</b>	Anterior de la vena AP 3+4	Peine	4	Posterior de la vena AP 3+4

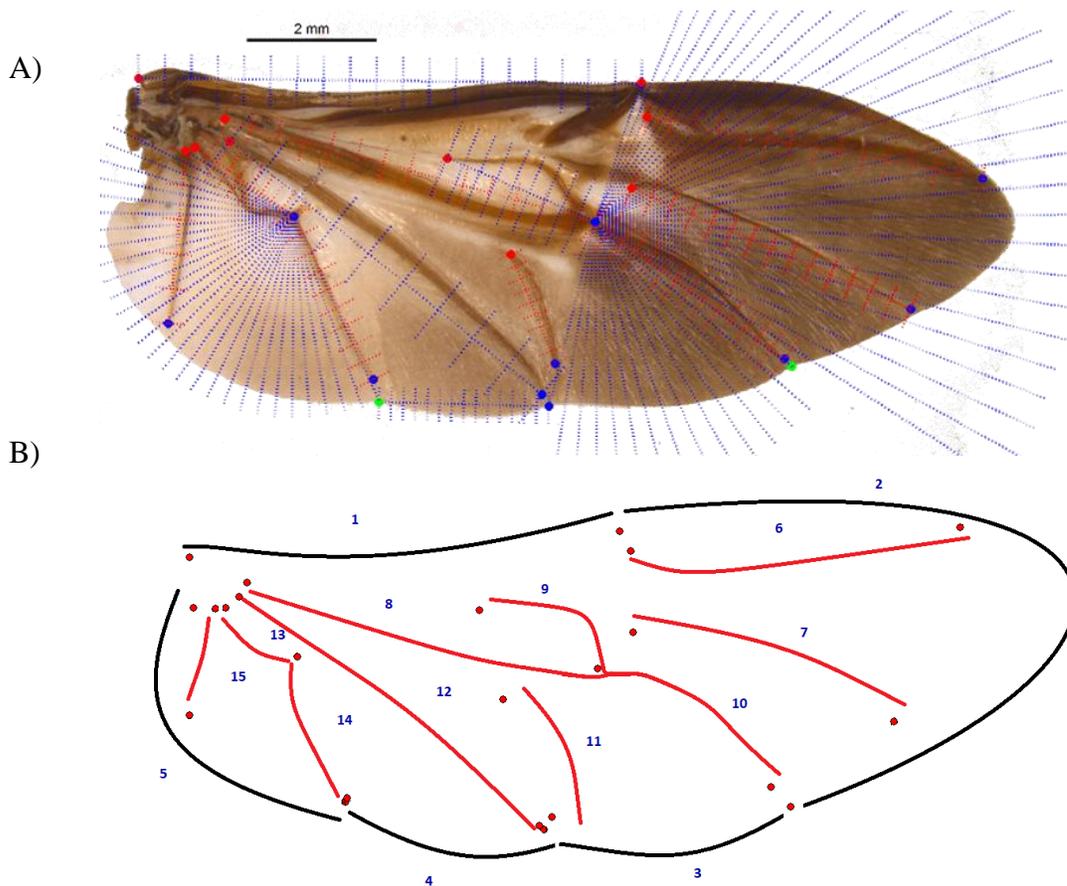


Figura 7. Plantillas en el ala metatorácica. A) Diseño de plantillas para el análisis de los contornos en la forma del ala. Los puntos de colores representan el anclaje de peines o abanicos, inicio, intersección o final de una vena o en ángulos convexos sobre el contorno. B) Numeración y representación de los 15 contornos del ala. Estos numeros corresponden a las descripciones en la Tabla 4.

Las muestras de las formas con contornos complejos requieren de un diseño de muestreo con una gran densidad de puntos, pero un gran número de puntos sobre los contornos pueden generar un problema metodológico identificado estadísticamente como hiperdimensionalidad (De Luna, 2020), y en el ala, los 109 semimarcas son excesivos puesto que las variables se duplican a 218 para cada ala. Para resolver este problema metodológico hay al menos dos alternativas. Se pueden reducir el numero de semi-marcas utilizando Semiland (Sheets, 2014) y un protocolo de alineamiento donde se definen las semi-marcas y los puntos auxiliares de manera alternada para

su eliminación (De Luna, 2020). Otra alternativa es la reducción de variables posterior a la superposición durante el análisis estadístico PCA, dónde se aplica en la opción “PCA reduction” en el programa CVAGen (Sheets, 2014). En este estudio se optó por reducir el número de semi-marcas en la superposición y alineamiento.

Para el análisis de regresión entre la relación de aspecto y la forma, sólo se usaron sólo las 22 marcas en el software MorphoJ dado que este programa no contienen métodos para el análisis de semi-marcas (Klingenberg, 2011).

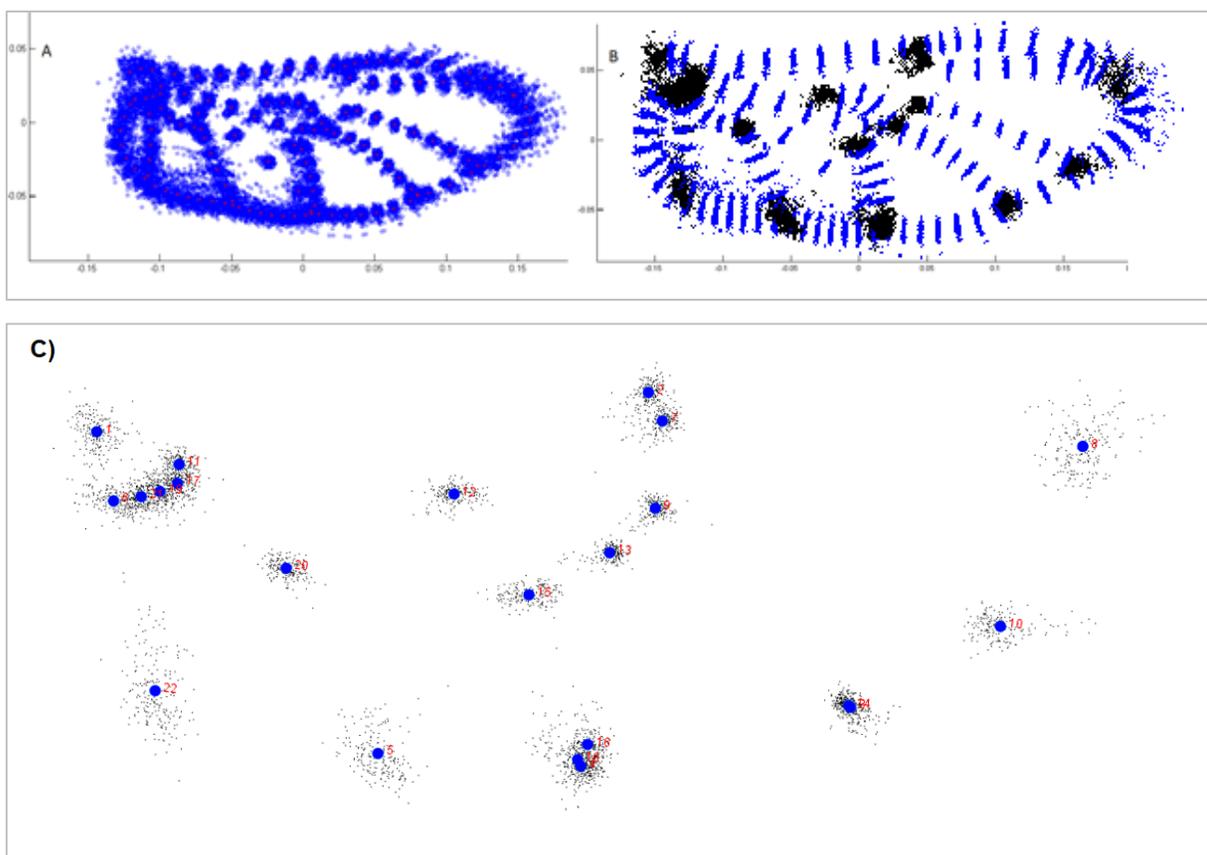


Figura 8. A) Superposición Procrustes de la forma del ala con 131 puntos usando CoordGen; B) Segunda superposición para el alineamiento de semi-marcas usando SemiLandMark Aligment (marcas en negro, semi-marcas en azul); C) Superposición Procrustes del ala solo con 22 marcas con MorphoJ.

## Ojo

Sobre cada imagen del ojo se definieron 2 marcas y 32 semimarcas. Las marcas se definieron bajo criterios de homología a la posición relativa y cobertura adecuada, y los landmarks se colocaron en la intersección del canto ocular y el inicio del clípeo. Para el contorno, se dibujó un abanico con el software MakeFan (Sheets, 2002), con un diseño final de 34 puntos (Fig. 9, Anexo III).

Las coordenadas Cartesianas 2D se obtuvieron con el programa TPS.dig.2.22 (Rohlf, 2015) y se usaron funciones del programa TPS.utils. V 1.61 (Rohlf, 2015) para la administración de imágenes y archivo de datos.

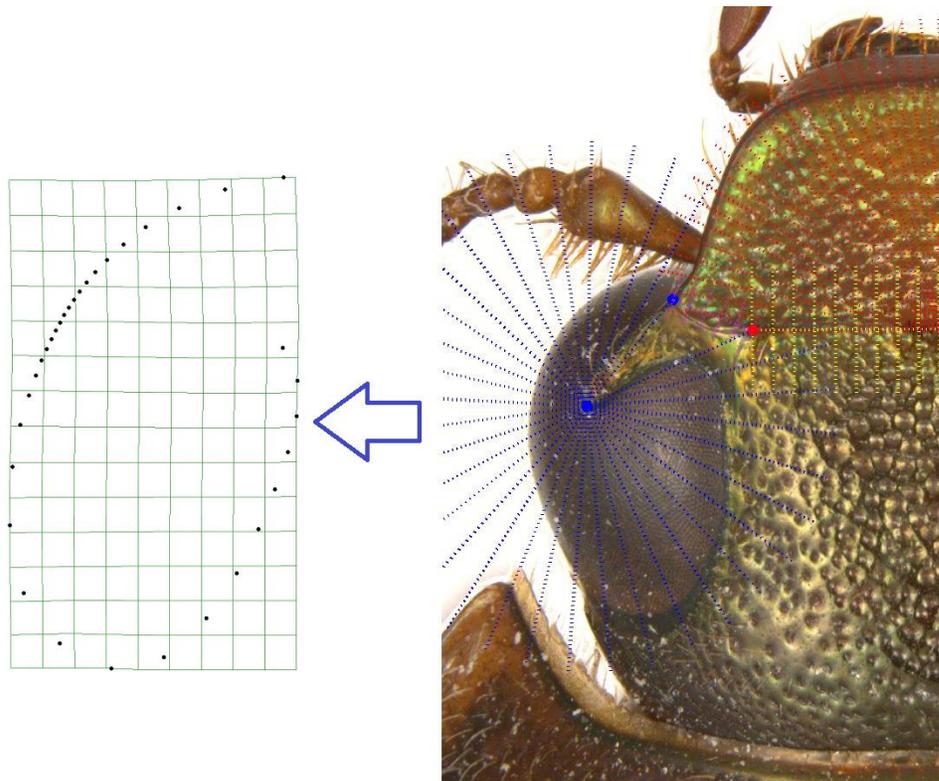


Figura 9. Diseño de plantillas en el ojo.

## 6.6. Análisis con morfometría geométrica

El estudio de la variación de la forma alar y su relación con otros factores, se desarrollaron con los programas de la serie IMP8 (Sheets, 2001) que incluye: a) **análisis de componentes principales** (con PCAGen; Sheets, 2014), que genera una reducción de dimensiones y explora la estructura total de la nube de datos, b) **análisis de variables canónicas** (con CVAGen; Sheets, 2014), que explora las diferencias entre grupos definidos *a priori*, c) **análisis de mínimos cuadrados parciales** (con PLSMaker; Sheets, 2014), para la evaluar la existencia de correlación entre la forma de dos estructuras o sus partes, además de d) **análisis de regresión multivariable** (con MorphoJ; Klingenberg, 2011), que explora los cambios de las partes corporales correlacionando los cambios de una variable dependiente con una variable independiente, (Zelditch y cols., 2004; Slice, 2007). Finalmente, la variación y la dirección de cambio de la forma alar se visualizó mediante la función de “Thin Plate Splin” (Bookstein, 1991), donde los puntos representan la forma promedio, mientras que las líneas y gradillas expresan la dirección e intensidad relativa de la deformación de las estructuras.

### a) Análisis de componentes principales (ACP)

*Patrones de variación alar.* El Análisis de Componentes Principales se realizó con el propósito de ordenar y explorar la variación morfológica de los individuos, y por otro lado, disminuir la dimensionalidad de los datos. Los componentes son combinaciones lineales de las variables XY que covarían y son independientes entre sí, ordenan y dan cuenta de distintos porcentajes de varianza en orden decreciente, mostrando las variaciones más frecuentes de muestra (Zelditch y cols., 2004). Este análisis se realizó utilizando el software PCAGen ingresando un total de 131 pares de coordenadas superpuestas y alineadas registradas en 206 muestras del ala metatorácica de los escarabajos de la tribu Anomalini.

## **b) Análisis de variables canónicas (AVC)**

*Comparación taxonómica y por grupos tróficos.* El Análisis de variables Canónicas se llevó a cabo para diferenciar y maximizar la separación entre grupos definidos *a priori* (López, 2015). Se realizaron comparaciones con los grupos definidos *a priori* taxonómicamente por 3 subtribus y ecológicamente por 6 gremios tróficos (Anexo II).

Este análisis genera transformaciones lineales para la separación de grupos (Zelditch y cols., 2004), por lo que, requiere que las muestras estén clasificadas en grupos mutuamente excluyentes, para conocer si los grupos previamente establecidos difieren entre sí y en qué forma (Strauss, 2010), donde la primera variante canónica es la dirección en la cual los grupos se discriminan de forma más efectiva (Charlin y Hernández, 2016).

Este programa analiza la forma con base en puntajes de la deformación parcial encontrando el conjunto de ejes con la mayor capacidad posible para discriminar dos grupos o más y calculando los puntajes de deformación parcial a una referencia común seguido de un Manova, que al determinar los distintos ejes en el CVA calcula las puntuaciones de las variables canónicas de todas las muestras ingresadas. En las estimaciones de la validez de los ejes, se usan las distancias de Mahalanobis para la asignación de especímenes cargados a uno de los grupos definidos *a priori* (Sheets, 2006).

*Análisis de ecomorfología alimenticia.* Para el análisis de correlación de la forma del ala en relación al tipo de alimentación, se utilizaron 178 muestras de la forma del ala. La N total se reduce a causa de la falta de información sobre la categoría alimenticia a la que pertenecen los ejemplares omitidos para este análisis. La clasificación alimenticia *a priori* se definió en 3 grupos a partir de la búsqueda en artículos y sitios web que describieran o ilustraran su alimentación (Tabla 5).

Tabla 5. Número de muestras por grupo taxonomico y gremio alimenticio.

Gremio alimenticio	N por gremio alimenticio	N por grupo taxonomico
Fitófago	130	116 Anomalina
		11 Popillina
		3 Doliphochiliina
Antófago	36	29 Anomalina
		7 popilina
Anteras de pasto	12	12 Anisopliini

### c) Cálculo de la Relación de Aspecto (RA)

*Capacidad de vuelo.* La relación de aspecto es un valor determinado por la geometría del ala, que permite determinar la capacidad de vuelo que, de acuerdo a sus características geométricas, predice de acuerdo a la forma, la eficiencia y el desempeño del vuelo (Bai y cols., 2012). Por ejemplo: alas largas y delgadas presentan una tendencia a una alta relación de aspecto, dando más elevación y permitiendo un vuelo de resistencia sostenida, estabilidad y menos arrastre, mientras que, alas cortas y anchas muestran una relación de aspecto baja, lo que significa más resistencia inducida y menos estabilidad, aunque mayor maniobrabilidad (Science Learning Hub, 2019).

La relación de aspecto (RA) se define matemáticamente como el cuadrado de la envergadura del ala dividida por el área del plano del ala como lo indica la siguiente ecuación:

$$RA = \frac{b^2}{S}$$

donde b es la distancia de ala de punta a punta del ala, y S es el área del ala (Norberg y Rayner, 1987; Hall, 2019) (Fig. 9).

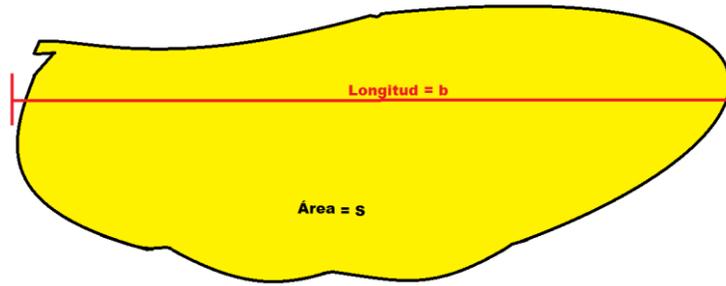


Figura 9. Esquema del ala metatorácica con las variables de la RA.

Para obtener los parámetros escalares del ala metatorácica (área, largo y ancho), se empleó el software Adobe Photoshop CS6 Extended, que cuenta con herramientas métricas para calcular mediciones de objetos digitales (Anexo III).

#### **d) Análisis de regresión multivariable**

*Relación forma-vuelo.* El Análisis de Regresión Múltiple es un método que permite evaluar la influencia que se produce entre una variable Y y un conjunto de variables independientes ( $X_1$ ,  $X_2$ , ...  $X_n$ ) (Rodríguez-Jaume y Mora, 2001), como lo que podemos encontrar entre la forma y una variante funcional o ambiental (Bookstein, 1991). Esta técnica permite visualizar la relación entre las variables de forma, tamaño y otras variables, mediante una gráfica bivariada de dispersión de puntos y estimar su correlación (Zelditch y cols., 2004). Puesto que la forma se regresa en la variable de interés como una asociación estadística entre la forma y la variable que se está modelado (O'Higgins y cols., 2010), se usó para la evaluación de cómo la forma afecta la capacidad de vuelo, considerando a la forma del ala (coordenadas Procrustes) como variables dependientes y la relación de aspecto como variable predictora. Este análisis se realizó con el software Morpho J, donde se emplearon solo las 22 marcas y los valores de la relación de aspecto de cada una de las alas.

### e) Análisis de Mínimos Cuadrados Parciales

El Análisis de Mínimos Cuadrados Parciales (PLS, Partial Least Squares), se utiliza para estudiar los patrones de covariación e integración entre dos o más conjuntos de variables (Bookstein, 1991), además es análogo del análisis de modularidad (Marquéz, 2008). Su utilidad radica en que al menos uno de dos o más conjuntos de variables contienen componentes de la forma (Klingenberg, 2011), y el otro puede ser además de morfológico, datos experimentales, información ecológica u otras variables de la forma (Puschel, 2014). Utiliza una descomposición de valores de la matriz de covarianzas entre dos conjuntos de variables para extraer pares de ejes PLS para cada conjunto, (Rohlf y Corti, 2000). Se usó el programa PLSMaker (Sheets, 2002) para analizar, mediante el algoritmo de mínimos cuadrados de dos bloques, si la forma de los ojos esta correlacionado con el ala metatorácica cuando no hay una correlación con el clípeo (Fig. 10).

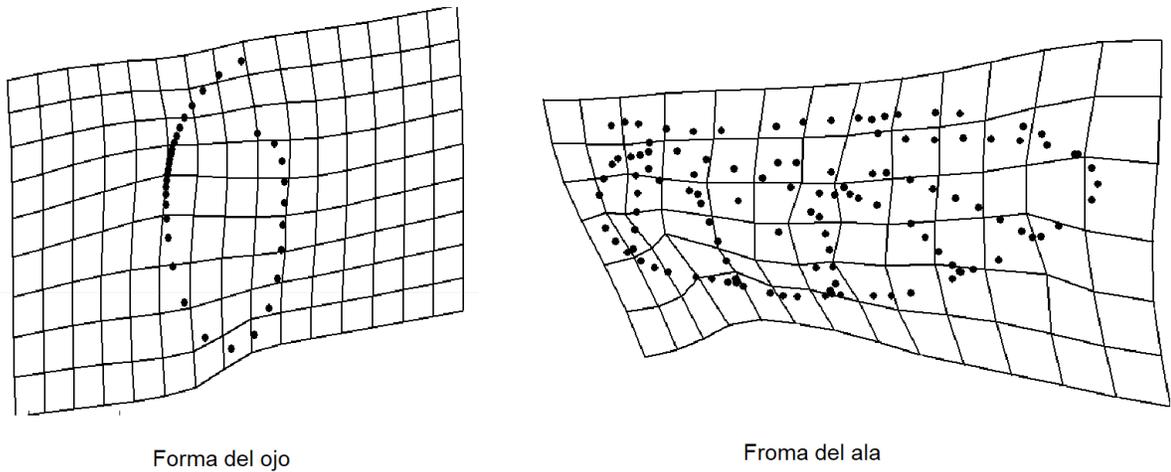


Figura 10. Gradillas de deformación de la forma del ojo y del ala metatorácica. Gradillas de deformación obtenidas del programa PLSMarker (plot data).

## **VII. RESULTADOS**

### **7.1. Análisis Generalizado de Procrustes (AGP)**

Se generó una superposición y alineamiento de las coordenadas, donde las formas se centran, rotan, escalan y son sobrepuestas de manera que las distancias cuadradas entre las marcas sean mínimas, y a su vez, poder obtener el cálculo de la forma consenso y tamaño centroide (Bookstein, 1991). Con este procedimiento se eliminaron las diferencias y efectos de tamaño, obteniendo el espacio de las configuraciones de todas las formas posibles que comparten similitud y la información pura de la forma (Zelditch y cols., 2012). Por otro lado, después de la superposición y alineamiento, los residuos se analizaron de cada punto de referencia respecto a la configuración de la forma centroide en el espacio multivariado para detectar diferencias y reflejar las variaciones de la forma a partir del análisis de las distancias Procrustes (Bookstein, 1998). Finalmente, se exploraron los patrones obtenidos de los datos que se lograron visualizar con respecto a la configuración consenso, mediante un algoritmo llamado “Deformación de Placas Delgadas” o TPS (Thin Plate Spline) (Bookstein, 1991), permitiendo visualizar y describir patrones de variación entre los individuos y diferenciaciones entre grupos, a través de las deformaciones de la forma sobre una rejilla digital (Zelditch y cols., 2004).

### **7.2. Análisis de Componentes Principales**

La varianza acumulada para los tres primeros componentes reúnen el 73.97 % de la varianza total (CP1= 47.32%, CP2= 11.84%, CP3= 8.61%, CP4= 6.2%).

El CP1 expresa un patrón de deformación caracterizado por el desarrollo significativo de la región proximal y del área anal, y por otro lado, la notable reducción de la región distal con una contracción de la parte media y superior del ala, que proporciona una forma general ovoide y ancha (Fig. 11).

El CP2 muestra considerable desarrollo del área proximal (celda anal y yugal), y cambios parciales en el área media con crecimiento hacia la región distal, además de ensanchamiento

evidente en el área apical y sobre el margen inferior. Este tipo de alas muestra un patrón ligeramente alargado y ancho.

El CP3 exhibe un desarrollo muy marcado en el área apical, donde el ala se estrecha y alarga, y la reducción se manifiesta en el margen inferior de la zona distal sin modificación del área media. Por otro lado, se observa un desarrollo del área anal, media y radial.

El CP4 muestra una reducción considerablemente amplia en la mitad de área anal, donde las venas y áreas se reducen y se deslizan hacia arriba.

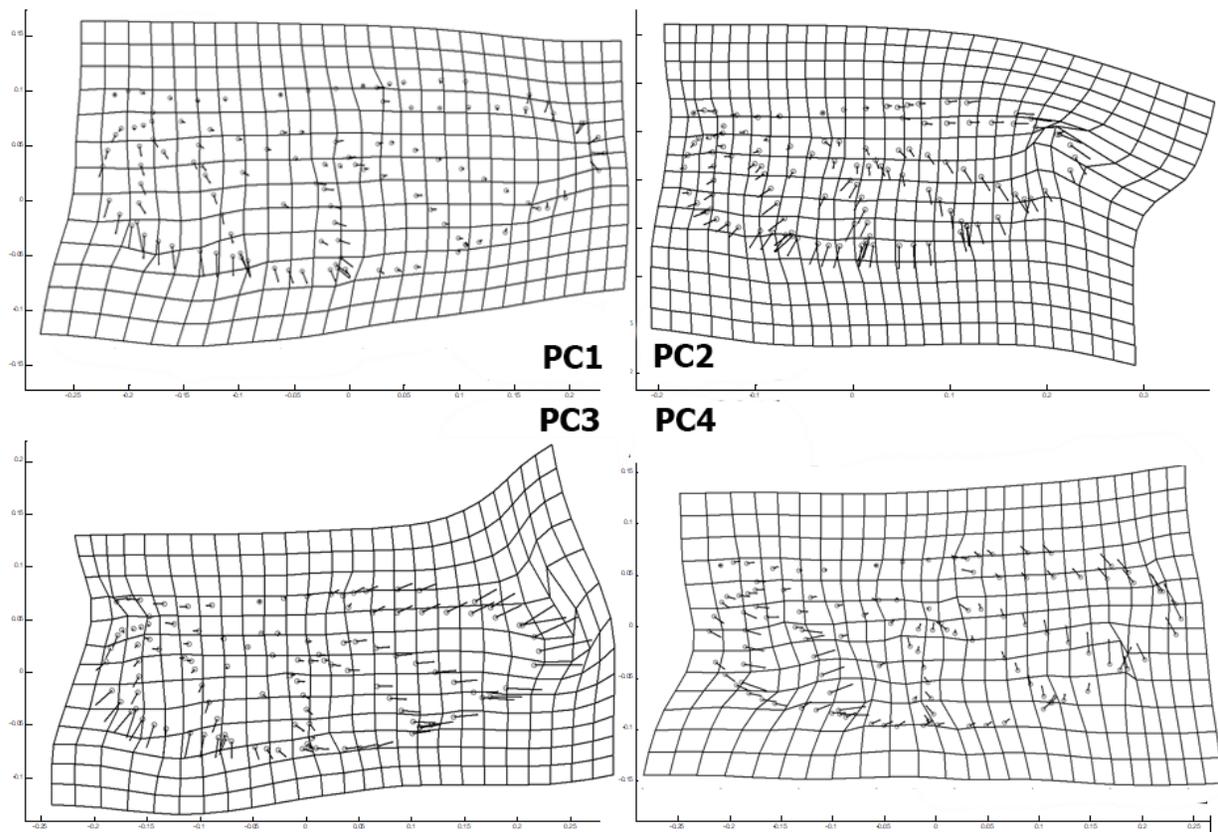


Figura 11. Plantillas delgadas de deformación de los primeros cuatro componentes principales.

En el morfoespacio los grupos a nivel de subtribus ocuparon un espacio sobrepuesto respecto a los dos primeros componentes (Fig. 12), por lo que no es posible distinguir patrones de variación que se correspondan con los grupos taxonómicos.

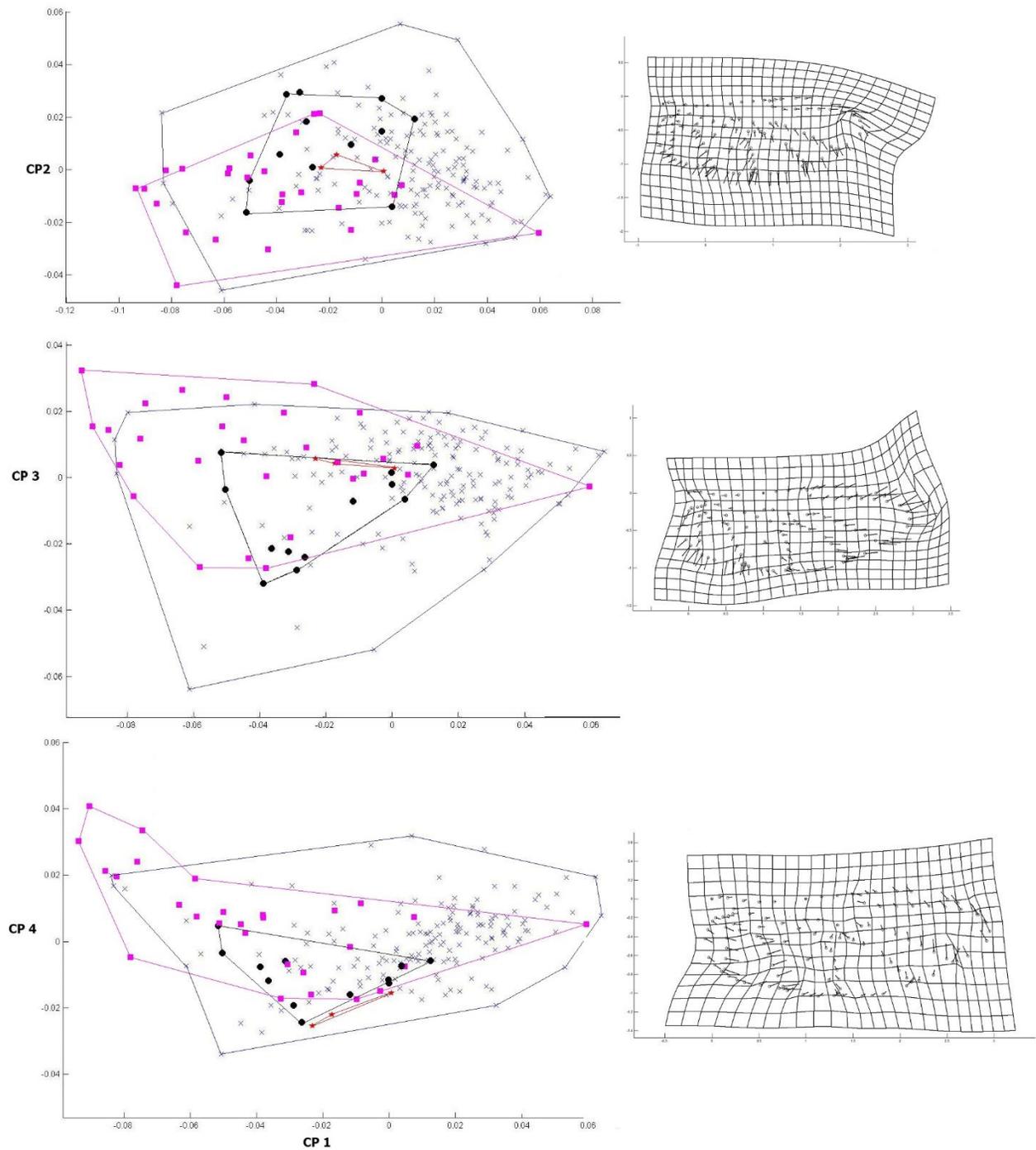


Figura 12. Variación de la forma del ala metatorácica en las cuatro subtribus de Anomalini (círculos: Anisopliina; cruz: Anomalina; estrella: Dipochilina; cuadro: Popilliina). Morfoespacio resultante del programa PCAGen y editadas con Adobe Photoshop.

### 7.3. Análisis de variables canónicas (Grupos taxonómicos)

*Utilidad taxonomica de la forma del ala.* La forma del ala respecto a las tres subtribus en Anomalini resultó diferente, con dos ejes estadísticamente significativos (Fig. 13, Tabla 6).

Respecto a la similitud fenotípica de la forma del ala, Anomaliina y Anisopliina son más parecidas entre si, siendo la forma del ala de Popilliina la más diferente (Fig. 13 B).

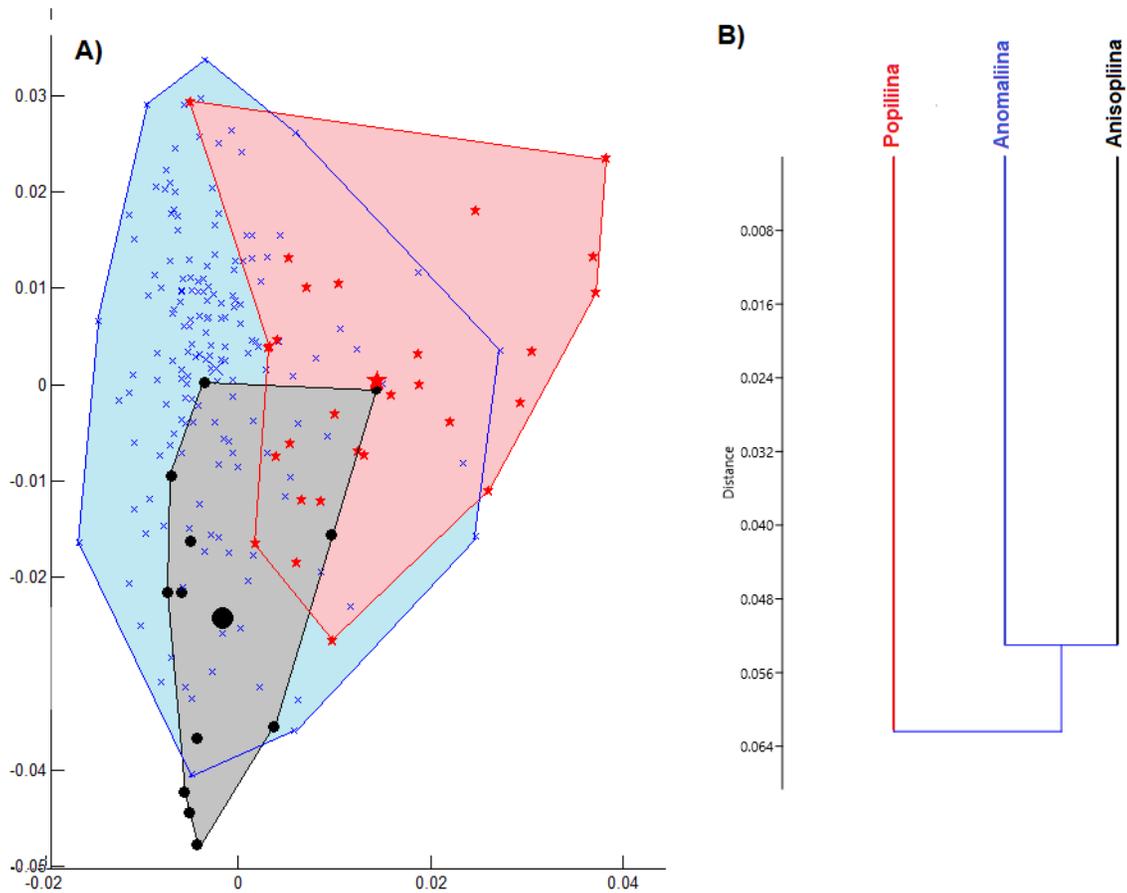


Figura 13. Análisis de la forma del ala respecto a tres subtribus. A) Análisis de Variables Canónicas (círculo negro: Anisopliina (n=12); cruz azul: Anomaliina (n=163); estrella roja: Popilliina (n=28); B) Fenograma con UPGMA creado con el programa PAST. (Morfoespacio (fig. 13a) y fenograma (fig. 13b) editado con Adobe Photoshop 13.1.)

Tabla 6. Valores estadísticos del MANOVA asociada al AVC de las alas metatorácicas respecto a las subtribus de Anomalini.

Eje	Wilk's $\lambda$	X <sup>2</sup>	d.f.	P
Eje 1	0.5325	125.3982	6	<2.22045e-16
Eje 2	0.8497	32.4138	2	9.15008e-08

#### 7.4. Forma alar y capacidad de vuelo

*Ecomorfología de la forma del ala y vuelo.* La forma del ala mostró una fuerte correlación con la capacidad de vuelo, medida a partir de la relación de aspecto (Fig. 14), con un porcentaje de predicción del 79.8% ( $p < 0.0001$ ). la forma del ala influye directamente en la relación de aspecto, se muestran patrones en la regresión, donde, las especies con alas cortas, redondeadas y una celda anal reducida presentan la relación de aspecto más baja, las alas grandes y con celdas anales anchas presentan poseen una relación de aspecto con valores medios, y las alas alargadas y delgadas muestran una relación de aspecto muy alta en comparación con el resto de las muestras.

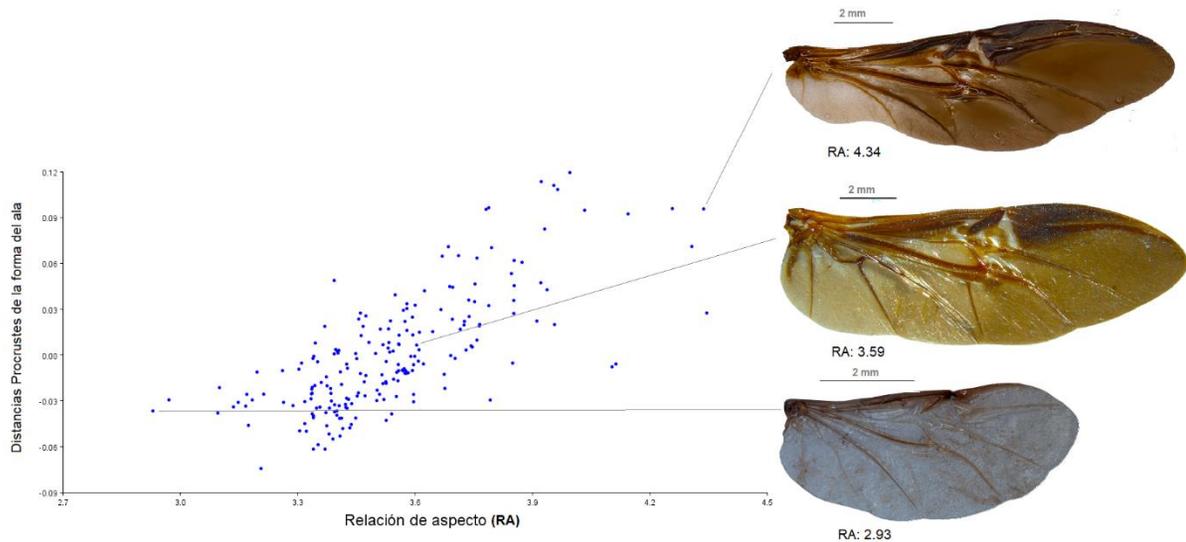


Figura 14. Análisis de regresión entre la forma alar y la capacidad de vuelo. La nube de puntos muestra la posición de la forma del ala de 206 especies, en la gráfica se localizan los valores de la relación de aspecto más baja (RA: 2.93), un valor medio (RA=3.59) y alto (RA: 4.34), (Gráfica de regresión obtenida del software MorphoJ 1.06 (Klingenberg, 2011)).

La máxima capacidad de vuelo de las muestras analizadas (RA= 4.345) corresponde a alas delgadas, alargadas, y con el área anal muy reducida, mientras que las de menor capacidad (RA= 2.930) se caracterizan por alas cortas y notablemente anchas sobre el área anal y a lo largo de la celda media.

### **7.5. Correlación entre el tamaño del ojo y la forma del ala metatorácica**

*Integración.* La proporción más importante de la covariación entre el ojo y el ala se representa en el PLS1 (Fig. 15) con un total de covarianza de dos bloques de 83.24%, y un coeficiente de correlación moderado pero significativo, 0.442 ( $P < 0.0001$ , con 1000 permutaciones), seguido del PLS2 con una covariación de 9.79 % con un coeficiente de correlación de 0.3891 ( $P = 0.046$ , con 1000 permutaciones) (Tabla 7).

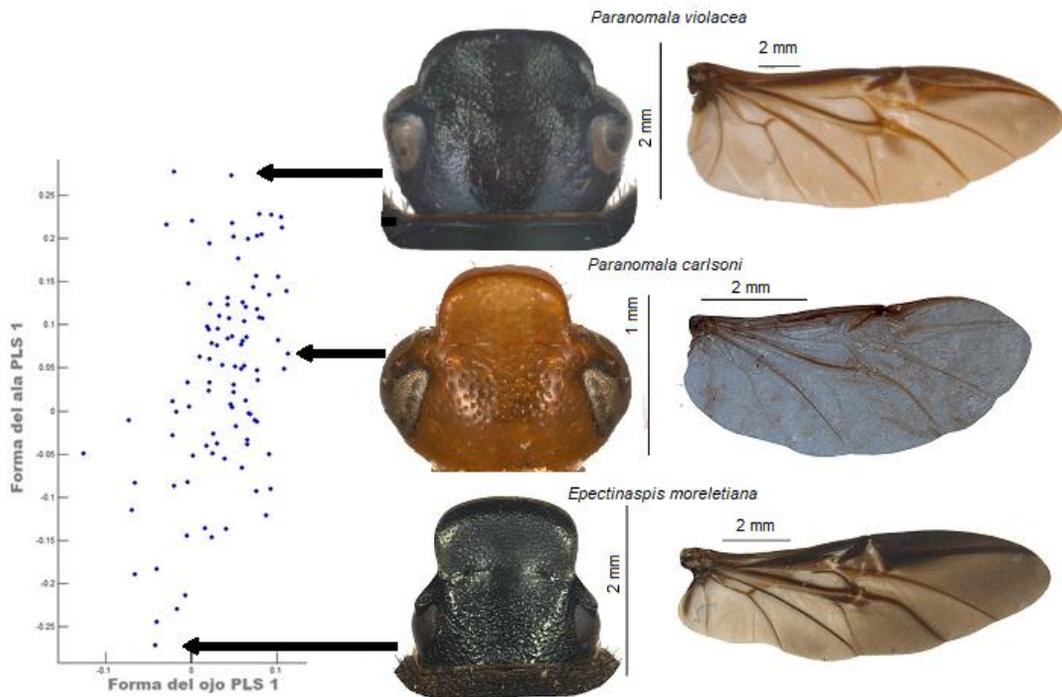


Figura 15. Gráfico de covariación entre el ojos y el ala metatorácica de un análisis de PLS, se representan las formas de los ojos y las alas ubicadas en los extremos de los ejes. (Gráfica obtenida del programa PLSMarker).

Tabla 7. Valores singulares y correlaciones pareadas para los puntajes PLS entre el Ojo y el Ala metatorácica.

	VALOR SINGULAR	% COVARIACIÓN TOTAL	CORRELACIÓN	VALOR P
PLS1	0.1287	83.24	0.4422	0.001
PLS2	0.0441	9.79	0.3891	0.046
PLS3	0.0294	4.35	0.3981	0.008
PL4	0.0172	1.48	0.3846	0.044

La covariación entre la forma del ojo y la forma del ala se expresa como una baja asociación, que corresponde a un ala delgada y alargada (con reducción de la celda anal) y ojos muy pequeños (ej. *Epectinaspis moreletiana*), y de manera opuesta, alas muy anchas y proporcionalmente cortas (con desarrollo completo de la celda anal) con ojos notablemente grandes (ej. *Paranomala carlsoni* y *P. violacea*) (Fig. 15).

## 7.6. Análisis de variables canónicas (Gremios tróficos)

*Ecomorfología de la forma del ala y alimentación. c*

Tabla 8. Valores estadísticos del MANOVA asociada al AVC de las alas metatorácicas respecto de los tres gremios tróficos en Anomalini.

C	WILK'S $\lambda$	X <sup>2</sup>	D.F.	P
EJE 1	0.6109	85.7634	6	$p < 2.29334e-16$
EJE 2	0.8340	31.5896	2	$p < 1.3817e-07$

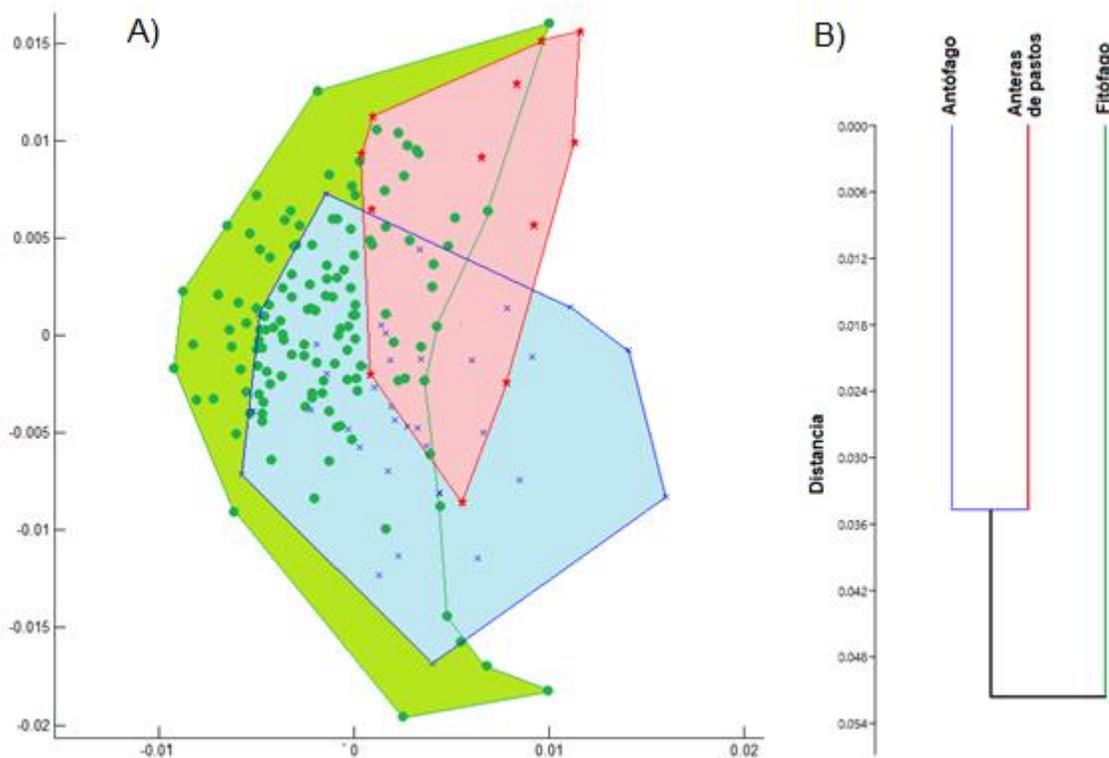


Figura 16. Forma del ala respecto a los tres gremios tróficos. A) Análisis de variables canónicas, obtenido del programa CVAGen (Sheets, 2002). Los tres gremios tróficos son:

fitofagos (círculos verdes, n=130), antofagos (equis azules, n=36) y anteras de pastos (estrellas rojas, n=12); B) Fenograma con UPGMA creado con las distancias Procrustes en el programa PAST (Morfoespacio y fenograma editado con Adobe Photoshop 13.0.1).

Tabla 9. Distancias Procrustes entre los tres gremios tróficos usadas para el fenograma por UPGMA.

	<i>Fitófago</i>	<i>Antófago</i>	<i>Anteras de pastos</i>
<i>Fitófago</i>	0	0.032649	0.038409
<i>Antófago</i>	0.032649	0	0.024191
<i>Anteras de pastos</i>	0.038409	0.024191	0

## IX. DISCUSIÓN

El análisis del ala metatorácica es de gran importancia dentro del contexto evolutivo y aerodinámico (Bai y cols., 2012), ya que es considerada como una de las más notables novedades evolutivas que permitió a diversos grupos de animales, colonizar nuevos ambientes, y por tanto radiar (Dudley y cols., 2007; Medved y cols., 2015). Además, su forma y tamaño están altamente relacionadas con la capacidad de vuelo y tiene implicaciones funcionales en términos ecológicos (Salcedo y cols., 2019).

En insectos, debido a la inigualable diversidad taxonómica y morfológica, los patrones de variación y diversificación de las alas son considerados como uno de los fenómenos más notables debido a que intervienen una gran multitud de procesos ecológicos e históricos, que determinan y modulan su forma y tamaño (Benítez y cols., 2014). Recientemente se ha planteado que los cambios en las propiedades mecánicas del ala por la disposición de las venas, favoreció la diversificación de los escarabajos (Meresman y cols., 2020).

El presente estudio muestra evidencia de la gran variabilidad morfológica del ala metatorácica dentro de Anomalini (Fig. 12), lo cual es de esperarse debido a que la tribu, no sólo es diversa en cuanto al número de especies y taxones supraespecíficos, sino que además, presenta una gran cantidad de hábitos y preferencias alimenticias, donde seguramente, el ala es un elemento determinante para su desempeño ecológico, ya que esta variación morfológica es resultado de la presión selectiva de factores como el patrón de plegado, la dispersión o la búsqueda de alimento (Johansson, 2009).

En términos generales, los patrones de variación del ala en la tribu Anomalini se centran en las celdas anal y yugal, así como en la longitud general, por un lado, el incremento de la longitud se corresponde con un detrimento en la anchura y viceversa (Fig. 11). Estas expresiones morfológicas se relacionan con las consideraciones más generales sobre aerodinámica en cualquier sistema vivo o construido (Tennekes, 2009), pues, a fin de cuentas, la forma y proporciones determinan la capacidad de vuelo (Dudley, 2002). Por ejemplo: alas largas y delgadas presentan una tendencia a una alta relación de aspecto, dando más elevación y permitiendo un vuelo de resistencia sostenida, estable y menos arrastre, mientras que las alas cortas y anchas muestran una relación de aspecto baja, lo que significa más resistencia inducida y menos estabilidad, aunque mayor maniobrabilidad (Science Learning Hub, 2019).

Los patrones de variación complejos en Anomalini se corresponden con otros estudios en escarabajos, donde se ha demostrado que presiones selectivas variables actúan de manera no uniforme en diferentes regiones del ala, por la diferenciación en el estilo de vuelo (Bai y cols., 2012; Meresmann y cols., 2020). Para Anomalini en específico, estos cambios en el estilo de vuelo pueden deberse a la preferencia alimenticia, como se aborda adelante.

Un aspecto interesante en la variación de la morfología del ala en Anomalini es la plasticidad de la celda anal y yugal (Fig. 14), que no se ha analizado en ningún grupo de Coleóptera. Sin embargo, es posible que sea una adaptación para reducir la fricción durante el vuelo, ya que todos los coleópteros, al tener el primer par de alas endurecido, lo deben de tener abierto para

extender las alas metatorácicas, con lo que se reduce significativamente la aerodinámica y aumenta la fricción entre ambos pares de alas (Fedorenko, 2009).

En este sentido, la reducción de las celdas proximales podría permitir el desarrollo de un vuelo activo disminuyendo la fricción con los élitros y permitiendo además, mantenerlos relativamente cerrados para aumentar la aerodinámica, característica que ha sido asociada con recursos efímeros como las flores (Meresman y cols., 2020).

Una estrategia alterna que ha sido documentada y analizada en un contexto filogenético dentro de los escarabajos fruteros quienes presentan uno de los más eficientes vuelos en Coleóptera (Šípek y cols., 2016), en donde los élitros tienen una amplia escotadura basal que les permite tener un vuelo eficiente con los élitros casi cerrados. Estos argumentos favorecen los resultados aquí expuestos, ya que los escarabajos con las celdas proximales reducidas, presentan la RA más elevada y coinciden con hábitos antófagos (Fig. 14).

Existen elementos para considerar que la clasificación supraespecífica de esta tribu está basada en el criterio de autoridad (Casey, 1915; Potts, 1974), caracteres homoplásicos y falta de comparación a gran escala entre faunas de diferentes lugares, y por ello, mucho del conocimiento generado ha servido de manera parcial, pues los estudios se han basado en objetivo de alcance local o regional (Morón y Nogueira, 1997; Ramírez-Ponce y Morón, 2012).

A pesar de que Anomalini es un taxón con notables problemas taxonómicos, y donde muchos de sus géneros no están adecuadamente definidos, y se duda sobre la validez y composición de las subtribus, el patrón de discriminación de la forma alar a este nivel de análisis (subtribu), mostró un buen resultado en cuanto a la especificidad morfológica alar (Fig. 11). Sin embargo, debido a que no todos los géneros pudieron tener un muestreo adecuado, se desconoce la relevancia de esta estructura a nivel genérico, lo cual representa un reto que dista por resolverse, ya que muchos de estos géneros se relacionan con otros géneros en situaciones de para o polifilia (Ramírez-Ponce y Morón, 2009).

Respecto a la forma específica del ala metatorácica a nivel de subtribu, Popilliina (Fig. 11, PC4), distribuida principalmente en Asia, muestra la forma más diferente, con celdas anales muy pequeñas en comparación con otras alas, además de ser muy largas y delgadas. Es un grupo principalmente antófago (Morón y Aragón, 2003), y la forma del ala diferencial puede ser una respuesta adaptativa por estas preferencias alimenticias, pues está ampliamente documentado que la divergencia de los escarabajos se asocia con la especiación de diferentes recursos alimentarios (Ahrens y cols., 2014), y por lo tanto, la especialización a diferentes recursos ha promovido la diversificación de la morfología alar (Meresman y cols., 2020). En el otro extremo, Anomalina que es considerado como un taxón “basurero”, presenta la mayor variación en morfología y relación de aspecto, que es debido principalmente a su posible naturaleza polifilética, donde se reúnen más de 1000 especies de todas partes del mundo son un criterio morfológico mínimo objetivo, y cuya principal regla para su inclusión es la difícil asignación en otros grupos de la tribu (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), así que es posible que pese a la especificidad encontrada en la forma para este grupo, su división en otras subtribus y arreglos hacia taxonómicos otras, permita el reconocimiento de patrones de variación más definidos, con correspondencia, por ejemplo, en otros caracteres morfológicos propuestos y distribución geográfica.

Un elemento adicional a la especialización de la alimentación en flores (*vs* fitófago generalista) es que representa un reto en cuanto al desempeño de vuelo, pues supone un área mucho menor del recurso donde se tiene que controlar la dirección y maniobrabilidad para el aterrizaje exitoso (Brown y cols., 2017), debido a que las especies que consumen hojas, potencialmente podrían aterrizar en cualquier parte del follaje (Fig. 14. B).

La única subtribu que tiene un estudio evolutivo es Anisopliina, circunscrita a la región del Mediterráneo y que presenta una alta especialización a la ingesta de polen y granos inmaduros de pastos (Mico y cols., 2001; Micó y cols., 2009). Como otros grupos de escarabajos fitófagos, se consideran como voladores poco eficientes, con un rango de distribución geográfico pequeño y alta especialización alimenticia, que además se expresan en otras modificaciones como apéndices bucales y patas (Jameson y cols., 2007). La similitud de la forma del cuerpo entre esta

subtribu y *Dilophochiliina* (endémica del Nuevo Mundo y especializada en ingesta de acículas de pino) (Morón y Howden, 2001), es particularmente interesante debido a la distribución geográfica disyunta, aunque es posible de que se trate de subtribus hermanas (Ramírez-Ponce, obs. pers.), pero con hábitos alimenticios son muy diferentes. De las subtribus de *Anomalini*, éstas son las menos diversas (Machatschke, 1957) y las que presentan el cuerpo más alargado. Sin embargo, no fue posible analizar a *Dilophochiliina* por el reducido número de muestras, aunque las capacidades de vuelo expresadas por su RA se encuentran dentro del rango de valores similar (*Anisopliia* rango RA: 3.31-3.853; *Dilophochiliina* rango RA: 3.579-3.695), por lo que su similitud en su desempeño aerodinámico (y posiblemente su forma alar) puede ser resultado de un tipo de vuelo condicionado por la forma corporal y no por sus hábitos alimenticios (Benitez y Puschel, 2014).

Estos resultados podrían favorecer la hipótesis de una posible mezcla de linajes entre el Viejo y el Nuevo Mundo (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), pues algunos de los géneros exclusivos de México, han sido considerados como elementos relictuales que podrían representar a linajes antiguos con taxones hermanos el Viejo Mundo (Morón y Nogueira, 1997; Ramírez-Ponce y Morón, 2009; Ramírez-Ponce, 2015). Por ejemplo, algunos géneros monotípicos o poco diversos de la fauna de México como *Mazahuaertha* Bates, *Nayarita* Morón y Nogueira, *Dilophochila* Bates, no ha sido posible vincularlos con el resto de la fauna americana debido a su morfología atípica respecto a la propia fauna continental (Morón y Nogueira, 1997; Ramírez-Ponce y Morón, 2009).

La especificidad de la forma del ala a nivel de subtribus es un elemento adicional que favorece la explicación por una especialización del hábitat que se relaciona con la alta multidimensionalidad expresada como patrones de variación complejos (Perrard y cols., 2014), y que favorece la divergencia morfológica en el espacio multidimensional. Por lo tanto, la morfología en este caso, resulta un componente esencial para la caracterización de taxones a altos niveles en la clasificación, y demuestra la relevancia del análisis de ejemplares antiguos de colección, donde no es posible el estudio de ADN.

Sin lugar a dudas, especializaciones diversas y otros patrones de hábitos alimenticios, han influido de manera bilateral en la locomoción y obviamente en las capacidades de vuelo (Moller y Erritzoe, 2010). Por ello, los resultados del Análisis de Variables Canónicas que discriminan tres grupos de acuerdo a sus preferencias alimenticias (Fig. 16), es favorable bajo el esquema de una especialización de la forma alar para la explotación de estos recursos (Bai y cols., 2015). El patrón general es que un diverso grupo con preferencias alimenticias a la ingesta de hojas (géneros *Paranomala*, *Callistethus*, *Anomala*, *Mimela*, entre otros) está separado de las especies que se alimentan de flores (géneros como *Strigoderma*, *Callirhinus*, *Epectinaspis*, *Popillia*, *Anisoplia*, *Balanogonia*, *Blitopertha*, *Brancoptia*, *Exomala*), las primeras caracterizadas por alas cortas y anchas, y las segundas por alas largas, delgadas y con la celda anal reducida. (Fig. 16. B),

Respecto a la relación de forma y función entre ojos y alas, se ha documentado en estudios sobre agudeza visual, que los insectos con diferentes estilos de vida tienen cambios notables en la morfología ocular que influye en la dirección de vuelo y búsqueda de alimento, y está determinada por el ángulo de los interommatidiales, la calidad óptica de los fotorreceptores y las dimensiones de rbdom, así como la velocidad de movimiento, que se traduce en ojos grandes (Land, 1997), y que es más evidente en especies nocturnas (fitófagas) que pueden ver colores, controlar el vuelo y el aterrizaje de manera muy eficiente (Tocco y cols., 2019), debido a que han evolucionado para captar la mayoría de la poca luz disponible (Warrant, 2017).

En Anomalini se presentan dos estrategias que se relacionan con un vuelo eficiente: 1) las especies diurnas que tienen la mayor relación de aspecto, y 2) un grupo de especies nocturnas, que presentan los ojos más grandes.

En el primer caso, como se mencionó previamente (Fig. 14), la especialización a la antofagia presenta retos en cuanto a maniobrabilidad por el espacio reducido que representan una flor para dirigir el vuelo y aterrizar. Se ha documentado que en los insectos que vuelan cerca del follaje, y especialmente los que se alimentan de flores, ocurre un desenfoque que resultará en una modificación del ángulo de aceptación efectiva alrededor del ecuador del ojo, es decir, un

incremento de la agudeza visual en esa área, conocida como hipótesis del terreno (Land, 1997). Dada la evidencia previa, la ausencia de ojos grandes en estas especies puede explicarse, porque optimizan la luz del día durante la búsqueda de alimento. No obstante, la reducción del tamaño de los ojos no necesariamente conlleva la pérdida de capacidad visual, como se ha documentado en la miniaturización de ojos compuestos en Lepidóptera e Hymenóptera, donde a pesar de la pérdida de tamaño ocular, no existe reducción del número de células o tipos de células fotorreceptoras (Makarova y cols., 2015).

Para el caso de los insectos nocturnos, los que presentan la mayor capacidad visual también se corresponden con la presencia de ojos desproporcionadamente grandes (Fig. 15). La ocurrencia de ojos más grandes en especies nocturnas respecto a diurnas dentro del mismo género ha sido documentada en Hymenoptera y Lepidoptera, con incremento de casi el doble de tamaño ocular, entre 25-30 veces de incremento de sensibilidad óptica y 2000 facetas de más (Greiner, 2006; Warrant, 2008). Las teorías más aceptadas para explicar esta estrategia de alimentación y reproducción nocturna argumentan la reducción de competencia, parasitismo o depredación como explicaciones (Warrant, 2008) .

La limitación de la luz en la noche ha favorecido la evolución de ojos proporcionalmente más grandes (Warrant, 2008), que son reconocidos como ojos especializados en sensibilidad luminosa (Kelber y cols., 2006), y que probablemente intervienen en el control del vuelo (Berry y cols., 2007). Para la covariación aquí documentada, donde especies nocturnas con el mejor desempeño de vuelo tienen los ojos con el tamaño más extremo, esta es la mejor explicación.

## X. CONCLUSIONES

Este estudio aporta las primeras evidencias sobre patrones de variación morfológica con fundamento en relaciones estadísticas entre la forma del ala, la taxonomía, la ecología y el desempeño locomotor.

El ala metatorácica de Anomalini presenta un amplio rango de variación morfológica, con mayor variación en la celda anal, media y apical.

El patrón de variación en el ala es congruente con las categorías taxonómicas a nivel de subtribus y hábitos alimenticios; Popilliina presenta la RA más elevada con hábitos especializados a la antófaga, y Anomalina tiene una amplia variación en forma y RA como posible resultado de su taxonomía mal definida.

En Anomalini se presentan dos estrategias de vuelo eficiente: 1) con la mayor RA e ingesta especializada en flores, y 2) fitófagos que presentan alas con las celdas yugales y los ojos más grandes. En el primer caso la ingesta de flores puede ser la causa de la eficiencia del vuelo, y en el segundo caso, el desarrollo coordinado de incremento de vuelo eficiente y capacidad visual favorecen el vuelo en condiciones de oscuridad.

Las hipótesis y explicaciones aquí planteadas pueden ser un buen punto de partida para entender los procesos ecológicos y evolutivos que ha permitido a Anomalini colonizar las diferentes regiones biogeográficas en las que se encuentra.

Finalmente, otros elementos analíticos son necesarios para corroborar los patrones que aquí se han encontrado, además que permitirá integrar mejor las posibles explicaciones con un marco conceptual más completo, como por ejemplo, mejor conocimiento de los límites supraespecíficos, análisis de la variación cefálica, análisis de modularidad e integración morfológica del ala y otras estructuras y filogenias.

## XI. BIBLIOGRAFÍA

- Ackermann, R. R. (2005). Ontogenetic integration in the hominoid face. *Journal Human Evolution*, 48(2), 175-197.
- Adams, D. C. (2016). Evaluación de la modularidad en datos morfométricos: retos con el coeficiente RV y una nueva medida de prueba. 7, 585 - 572.
- Adams, D. C., y Funk, D. (1997). Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.*, 1(46), 180-94.
- Adams, D. C., y Nistri, A. (2010). Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae). *BMC Evolutionary Biology*, 10, 1-10.
- Adams, D. C., y Rohlf, F. (2000). Ecological character displacement in Plethodon: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceedings of the National Academy of Science*, 8(97), 4106-11.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 1(24), 7 - 14.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Ital. J. Zool*(71), 5-16.
- Aguilar-Medrano, R. (2012). Ecomorfología y evolución de la familia Pomacentridae (Labroidae: Perciformes) en el Pacífico Oriental (Tesis Doctoral). La Paz, Baja California Sur, México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, S.C.
- Aguilar-Medrano, R. (2013). Body shape evolution of Chromis and Azurina species (Perciformes, Pomacentridae) of the eastern Pacific. *Animal Biology*, 63(2), 217 - 232.
- Ahrens, D., Schwarzer, J., y Vogler, A. P. (2014). The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1-10.

- Alfaro, M., Bolinck, D., y Wainwright, P. (2004). Evolutionary dynamics of complex biomechanical systems: an example using the four-bar mechanism. *Evolution*, 58, 495-503.
- Alibert, P., Moureau, B., Dommergues, J., y David, B. (2001). Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zoologica Scripta*, 30(4), 299-311.
- Altshuler, D. L., y Srinivasan, M. V. (2018). Comparación del vuelo guiado visualmente en insectos y aves. *Fronteras en neurociencia*. doi:10.3389/fnins.2018.00157
- Angelini, D. R., y Kaufman, T. C. (2005). Comparative developmental genetics and the evolution of arthropod body plans. *The Annual Review of Genetics*(39), 95-119.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 347-361.
- Aytekin, M. A., Terzo, M., Rasmont, P., y Çağatay, N. (2007). Landmark based geometric morphometric analysis of wing shape in *Sibiricobombus* Vogt (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latreille). *Annales de la Société entomologique de France* , 95-102.
- Bai, M., Butel, R. G., Song, K.-Q., Liu, W.-G., Malqin, H., Li, S., . . . Yang, X.-K. (2012). Evolutionary patterns of hind wing morphology in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Arthropod Structure y Development*, 41, 505-513.
- Bai, M., Li, S., Yuanyuan, I., Yang, H., Tong, Y., y Yang, X. (2015). Mandible evolution in the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) and adaptations to coprophagus habits. *FRONTIERS IN ZOOLOGY*, 12(1), 1-10.
- Bai, M., McCullough, E., Song, K.-Q., Liu, W.-G., y Yang, X.-K. (2011). Evolutionary constraints in hind wings shape in chinese dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Plos one*, 6(6), e21600. doi:10.1371/journal.pone.0021600.
- Baiocco, M., Bonato, L., Cardini, A., y Fusco, G. (2017). Shape variation of prey-catching structures in geophilomorph centipedes: a preliminary investigation using geometric morphometrics. *Zoologischer Anzeiger*, 268, 11-18.
- Baracchi, D., Dapporto, L., y Turillazzi, S. (2011). Relevance of wing morphology in distinguishing and classifying genera and species of Stenogasterinae wasps. *Contributions to Zoology*, 80(3), 191-199.

- Barajas, R. M., Romero, F. d., Rodríguez, A. S., y Nava, P. S. (2014). *Análisis ecomorfológicos y estudios de caso en México* (Primera ed.). Estado de México: Universidad Autónoma del Estado de México.
- Beldade, P., Koops, K., y Brakefield, P. M. (2002). Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution . *Nature*(416), 844-847.
- Benítez de la Fuente, H., Vidal, M., Briones, R., y Jerez, V. (2010). Sexual Dimorphism and Morphological Variation in Populations of *Ceroglossus Chilenisch* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera, Carabidae). *Journal of the Entomological Research Society*, 12(2), 89-95.
- Benitez, H. A., y Puschel, y. T. (2014). Modelando la varianza de la forma: Morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *Int. J. Morphol*, 3(32), 998 - 1008.
- Benítez, H. A., Avaria-Llautureo, J., Canales-Aguirre, C. B., Jerez, V., Parra, L. E., y Hernández, C. E. (2013). Evolution of sexual size dimorphism and its relationship with sex ratio in carabid beetles of Genus *Ceroglossus* Solier. *Current Zoology*, 59(6), 769-777.
- Benítez, H. A., Lemic, D., Bazok, R., Gallardo-Araya, C. M., y Mikac, K. M. (2014). Evolutionary directional asymmetry and shape variation in *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae): an example using hind wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111, 110-118.
- Benítez, H. A., Parra, L. E., Sepulveda, E., y Sanzana, M. J. (2011). Geometric Perspectives of Sexual Dimorphism in the Wing Shape of Lepidoptera: the Case of *Synneuria* sp. (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of the Entomological Research Society*, 13(1), 53-60.
- Benítez, H. A., Pushel, T., Lemic, D., Cacija, M., Kozina, A., y Bazok, R. (2014). Ecomorphological variation of the wireworm cephalic capsule: Studying the interaction of environment and geometric shape. *PLoS ONE*, 9(7), e102059.
- Berry, R. P., Warrant, E. J., y Stange, G. (2007). Form vision in the insect dorsal ocelli: An anatomical and optical analysis of the Locust Ocelli. *Vision research*, 1382-1393.
- Bertin, A., David, B., Cezilly, F., y Alibert, P. (2006). Quantification of sexual dimorphism in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) using outline approaches. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 523-533.

- Betz, O. (2006). Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology . *GIESSEN*, 409-416.
- Bhagavatula, P. S., Claudinos, C., Ibbotson, M. R., y Srinivansan, M. V. (2011). Guia de señales de flujo óptico Vuelo en aves. *Biología actual*, 21(21), 1794-1799.
- Bitner-Mathé B. C., y Klaczko L. B. (1999). Heritability, phenotypic and genetic correlations of size and shape of *Drosophila mediopunctata* wings. *Heredity* 83(6): 688–696. doi:10.1046/j.1365-2540.1999.00606.x
- Blanke, A. (2018). Analysis of modularity and integration suggest evolution of dragonfly wing venation mainly in reponse to functional demands. *Journal of Royal Society Interface*(15), 1-10.
- Bloom, D. D., Fikáček, M., y Short, A. E. (2014). Clade Age and Diversification Rate Variation Explain Disparity in Species Richness among Water Scavenger Beetle (Hydrophilidae) Lineages. *PLoS ONE*, 9(6), e98430.
- Bookstein, F. L. (1982). Foundations of Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 451-470.
- Bookstein, F. L. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science*, 181-242.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press.
- Bookstein, F. L. (1998). A hunder years of morphometrics. *Acta Zoologica*, 44, 7 - 59.
- Bower, L., y Piller, K. (2015). Shaping up: a geometric morphometric approach to assemblage ecomorphology. *Journal of Fish Biology*, 87, 691-714.
- Bravi, R., y Benítez, H. A. (2013). Left–right asymmetries and shape analysis on *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae). *Acta Oecologica*, 52, 57-62.
- Breuker, C. J., Gibbs, M., Van Dongen, S., Merckx, T., y Van Dyck, H. (2010). The use of geometric morphometrics in studying butterfly wings in an evolutionary ecological context. En A. M. Elewa (Ed.), *Morphometrics for Nonmorphometricians* (págs. 271-287). Minia: Springer-Verlag.
- Bright, J. A., Marugan-Lobón, J., Cobb, S. N., y Rayfield, E. J. (2016). The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *PNAS*, 113(19), 5352-5357.

- Brown, S., Soroker, V., y Ribak, G. (2017). Effect to larval growht conditions on adult body mass and long-distance flight endurance in a wood-boring beetle: Do smaller beetles fly better? *Journal of insect physiology*, 327-335.
- Browne, D., y Scholtz, C. (1995). Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology*, 145-173.
- Brusca, R. C., Moore, W., y Shuster, S. M. (2016). Phylum Arthropoda: The Hexapoda: Insects and Their Kin. En *Investebrates* (págs. 847-870). Arizona: Sinauer Associates, Inc.
- Bullen, R., y McKenzie, N. (2007). Bat wing airfoil and planform structures relating to aerodynamic cleanliness. *Australian Journal of Zoology*, 55(4), 237-247.
- Candioti, M., y Vera, F. (2006). Ecomorphological guilds in anuran larvae: an application of geometric morphometric methods. *British Herpetological Society*, 16(2), 149-162.
- Casey, T. (1915). A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoniinae. En *Memoirs on the Coleoptera* (pág. 394). Lancaster: The New Era Printing Company.
- Catalano, S. A., Goloboff, P. A., y Giannini, N. P. (2010). Morfometría filogenética (I): el uso de datos de referencia en un marco filogenético. *Cladistics*, 26(5), 539-549.
- Chapman, R. F. (1998). Wings and flight. En *The Insects Structure and Function* (págs. 185-218). Ney York : Cambridge.
- Charlin, J., y Hernández, M. I. (2016). Morfometría geométrica y representaciones rupestres: explorando las aplicaciones de los métodos basados en landmarks. *Arquelología* , 22(1), 103-125.
- Clabaut, C., Bunje, P. M., Salzburger, W., y Meyer, A. (2007). GEOMETRIC MORPHOMETRIC ANALYSES PROVIDE EVIDENCE FOR THE ADAPTIVE CHARACTER OF THE TANGANYIKAN CICHLID FISH RADIATIONS. *Evolution*, 61(3), 560-578.
- Claude, J., Pritchard, P., Tong, H., Pardis, E., y Auffray, J.-C. (2004). Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: A geometric morphometric Assessment. *Systematic Biology*, 53(6), 933-948.

- Day, S. y. (2000). Measuring dimensions: the regulation of size and shape. *Development*(127), 2977-2987.
- Dolin, V. (1975). Wing venation of clicl beetles (Coleoptera, Elateridae) and its importance form taxonomy of the family. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1618-1663.
- Dudley, R. (2000). *The biomechanics of insect flight: form, function, evolution*. Princeton, NJ : Princeton University Press.
- Dudley, R. (2002). Insect Diversity and Flight . En R. Dudley, *The Biomechanics of insect Flight: Form, Function, Evolution* (págs. 13-15). New Jersey: Princeton University Press.
- Dudley, R., Byrnes, G., Yanoviak, S. P., Borrell, B., Brown, R. M., y McGuire, J. A. (2007). Gliding and the Functional Origins of Flight: Biomechanical Novelty or Necessity? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 179-201.
- Dujardin, J., Le Pont, ..., y B. M. (2003). Diferenciación geográfica versus interespecífica de moscas de arena (Diptera: Psychodidae): un análisis de datos de referencia. *Bull Entomol Res*, 87-90.
- Dujardin, J.-P. A., Kaba, D., y Henry, y. A. (2010). The exchangeability of shape. *BioMed Central*(3), 1 - 7.
- Emlen, D. (2001). Cost and diversification of exaggerated animals structures. *Science*(291), 1534-1536.
- Emlen, D. J., Lavine, L. C., y Ewen-Campen, B. (2007). On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *PNAS*, 104(1), 8661-8668.
- Emlen, D. J., Marganelo, J., Ball, B., y Cunningham, C. W. (2005). Diversity In The Weapons of Sexual Selection: Horn Evolution in the Beetle Genus Onthophagus (Coloptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59(5), 1060-1084.
- Engel, M., Davis, S., y Prokop, J. (2013). Insects wings: The evolutionary development of nature first flyers. En A. B. Minelli, *Arthropod Biology an Evolution* (págs. 269-298). Berlín: Springer.
- Erwin, D. H. (2007). Disparity: Morphological pattern and developmental contex. *Paleontology*, 50(1), 57 - 73.

- Evans, K. M., Waltz, B. T., Tagliacollo, V. A., Sidlauskas, B. L., y Albert, y. J. (2016). Fluctuations in evolutionary integration allow for big brains and disparate faces. *Scientific reports*(7), 1 - 10.
- Evans, M. (2004). Limits on the evolution of tail ornamentation in birds. *American Naturalist*, 163, 341-357.
- Fedorenko, D. N. (2009). Evolution of the Beetle hind wing, with special reference to folding (Insects, Coleoptera). *Pensoft Publishers*.
- Fedorenko, D. N. (2009). Evolution of the hind wing in coleoptera (The wings as a whole). En D. N. Fedorenko, *Evolution of the beetle hind wing, with special reference to folding (Insecta, Coleoptera)* (págs. 119-139). Moscú: PENSOFT.
- Fernández, M. V., Cassini, G. H., y Bona, P. (2014). Variación morfológica craneana en Caiman (Alligatoridae, Caimaniidae): Estudio morfogeométrico de la ontogenia de las especies Caiman latirostris y Caiman yacare. *Cs Morfol*, 16, 16-30.
- Figueirido, B., Palmqvist, P., y Pérez-Claros, J. (2008). Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology*, 70-80.
- Fink, W. L., y Zelditch, M. L. (1996). Historical patterns of developmental integration in piranhas. *American Zoologist*, 1(36), 61-69.
- Frantsevich, L. (2011). Mechanisms modeling the double rotation of the elytra in beetles (Coleoptera). *Journal of Bionic Engineering*, 8(4), 395–405.
- Gamboa, M., y Arrivillaga, J. (2010). Análisis morfométrico de cuatro especies simpartidas del género Anacroneuria (Plecoptera: Perlidae). *Limnetica*, 29(2), 247-256.
- García, Z., y Sarmiento, C. E. (2012). Relación entre el tamaño corporal y las estructuras relacionadas con el vuelo en las avispas sociales neotropicales (Polistinae, Vespidae, Hymenoptera). *Zoomorphology*, 131(1), 25-35.
- Goswami, A., y Polly, D. (2010). Methods for Studing Morphological Integration and Modularity. *The Paleontological Society Papers*, 213-243.
- Goswami, A., y Polly, D. P. (2010). The Influence of Modularity on Cranial Morphological Disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *PLoS ONE*, 5(3), e9517.

- Greiner, B. (2006). Adaptations for nocturnal vision in insect apposition eyes. *International review of cytology*, 1-46.
- Grimaldi, D., y Engel, M. S. (2005). En D. Grimaldi, y M. S. Engel, *Evolution of the Insects* (págs. 156-160). New York, USA: Cambridge University Press.
- Grimaldi, D., y Engel, M. S. (2005). Insects Take to the Skies. En *Evolution of the Insects* (págs. 155 -160). USA: Cambridge.
- Grimaldi, D., y Engel, M. S. (2005). Morphology of insects . En *Evolution of the insects* (págs. 128-130). Nwe York: Cambridge .
- Gullan, P., y Cranston, P. (2005). External anatomy: Wings. En *The insects: An outline of entomology* (págs. 41-45). Victoria, Australia: Blackwell.
- Gumiel, M., Catalá, S., Noireau, F., d. A., García, A., y Dujardin, J. (2003). Wing geometry in *Triatoma infestans* (Klug) and *T. melanosoma* Martínez, Olmedo y Carcavallo (Hemiptera: Reduviidae). *Systematic Entomology*, 173-179.
- Haas, F., Gorb, S., y Blickhan, R. (2000). The function of resilin in beetle wings. *Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences*, 267, 1375-1381.
- Hájek, J., y Fikáček, M. (2010). Taxonomic revision of the *Hydroporus bodemeyeri* species complex (Coleoptera: Dytiscidae) with a geometric morphometric analysis of body shape within the group. *Journal of Natural History*, 27-28.
- Hall, N. (02 de 07 de 2019). *Wing Geometry Dedinitions* . Obtenido de National Aeronautics and Space Adniminstration : <https://www.grc.nasa.gov/www/k-12/airplane/geom.html>
- Hoekstra, H. (2006). Genetics, development and evolution of adaptative pigmentation in vertebrates. *Heredity*, 97, 222 - 234.
- Hughes, M., Gerber, S., y Wills, M. A. (2013). Clades reach highest morphological disparity early in their evolution. *PNAS*, 110(34), 13875-13879;.
- Inward, D. J., Davies, R. G., Pergande, C., Denham, A. J., y Vogler, A. P. (2011). Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions. *Journal of Biogeography*, 38(9), 1668-1682.
- Jablonski, D. (2008). Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution*, 62(4), 715-739.

- Jameson, M. L., Mico, E., y Galante, E. (2007). Evolution and phylogeny of the scarab subtribe Anisopliina (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Anomalini). *Systematic Entomology*, 429 - 449. doi:10.1111/j.1365-3113.2006.0038.x
- Jameson, M. L., Paucar-Cabrera, A., y Solís, A. (2003). Synopsis of the New World Genera of Anomalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) and Description of a New Genus from Costa Rica and Nicaragua. *Systematics*, 96(4), 415-432.
- Johansson, F., Soderquist, M., y Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the the Linnean Society*, 97(2), 362-372.
- Kaboli, M., Aliabadian, M., Guillaument, A., Roselaar, C., y Prodon, R. (2007). Ecomorphology of the wheatears (género *Oenanthe*) . *Ibis*, 149, 792-805.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., y Llorente, G. (2010). Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(6), 1234-1244.
- Kaliontzopoulou, A., Carretero, M. A., y Llorente, G. A. (2007). Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* lizards. *Journal of Morphology*, 268(2), 152-165.
- Kelber, A., Warrant, E. J., Pfaff, M., Wallén, R., Theobald, J. C., y Raguso, R. A. (2006). Light intensity limits foraging activity in nocturnal and crepuscular bees. *Behavioral Ecology*, 63-72.
- Kendall, D. G. (1977). Diffusion of shape. *Advances in Applied Probability*, 9(3), 428 - 430.
- Kijimoto, T., Pespeni, M., Beckers, O., y Moczek, A. P. (2013). Beetle horns and horned beetles: emerging models in developmental evolution and ecology. *WIREs Developmental Biology*, 2, 405-418.
- Klingenberg, C. P. (2008). Morphological integration and developmental modularity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, 115-132.
- Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution y Development*, 11(4), 405 - 421.

- Klingenberg, C. P. (2011). MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- Klingenberg, C. P. (29 de August de 2012). *Guide to Geometric Morphometrics in MorphoJ*. Recuperado el January de 2017, de [www.auburn.edu/gmguide/Geometric\\_Morphometrics\\_Guide.html](http://www.auburn.edu/gmguide/Geometric_Morphometrics_Guide.html)
- Klingenberg, C. P. (2013). Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), 15-24.
- Klingenberg, C. P. (2014). Study morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of The Royal Society*(369), 1-9.
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, Shape, and Form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev Genes Evol*(226), 1 - 25.
- Klingenberg, C. P., y Gidaszewski, N. A. (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, 59(3), 245-261.
- Klingenberg, C. P., y Marugán-Lobón, y. J. (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: Analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic biology*, 62(4), 591 - 610.
- Klingenberg, C. P., y Monteiro, L. R. (2005). Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*, 678-688.
- Klingenberg, C. P., Debat, V., y Roff, D. A. (2010). Quantitative genetics of shape in cricket wings: Developmental integration in a functional structure. *Evolution*, 64(10), 1 - 17.
- Kukalová-Peck, J., y J., L. (1993). Evolution of the hind wing in Coleoptera . *The Canadian Entomologist*, 125, 181-285.
- Kunkel JG (2004) Wing discrimination projects.  
[http://marlin.bio.umass.edu/biology/kenkel/wing\\_discrim.html](http://marlin.bio.umass.edu/biology/kenkel/wing_discrim.html)
- Laffont, R., Firmat, C., Alibert, P., David, B., y Saucedo, S. M. (2011). Biodiversity and evolution in the light of morphometrics: From patterns to processes. *General palaeontology*(10), 133-142.
- Land, M. F. (1997). Visual acuity in insects . *Annual review of Entomology*, 147-177.

- Lavine, L., Gotoh, H., Brent, C. S., Dworkin, I., y Emlen, D. J. (2015). Exaggerated trait growth in insects. *Annual Review of Entomology*, 60, 453 - 472.
- Lawing, M. A., y Polly, D. P. (2009). Geometric Morphometrics: Recent Applications to the Study of Evolution and Development. *Journal of Zoology*, 1-11.
- Lawrence, J. F., y Ślipinski. (2013). Adult Morphology (Hind wings). En J. F. Lawrence, y Ślipinski, *Australian Beetles (Morphology, Classification and Keys)* (págs. 46-51). Australia : CSIRO.
- Lemic, D., Benítez, H. A., y Bazok, R. (2014). Intercontinental effect on sexual shape dimorphism and allometric relationships in the beetle pest *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 203-206.
- Lieberman, D. E. (2008). Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evolutionary Anthropology*, 17, 55-68.
- Lieberman, D. E., McBratney, B. M., y Krovitz, G. E. (2002). The evolution and developmental of cranial form in *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(3), 1134-1139.
- Lin, H.-T., Ros, I. G., y Biewener, A. A. (2014). A través de los ojos de un pájaro: modelando el vuelo de obstáculos guiando visualmente. *Journal of the Royal Society*, 1-12.
- López, G. A. (2015). Morfometría geométrica: el estudio de la forma y su aplicación en biología. *Temas de Ciencia y Tecnología*, 19, 53-59.
- Luna, E. D. (2020). Integrando análisis morfométricos y filogenéticos: de la sistemática fenética a la morfometría filogenética. *Acta botánica mexicana*, 127(1640). doi:10.21829/abm127.2020.1640
- Madved, V., Marde, J. M., Fescemeyer, H. W., Der, J. P., Liu, J., Mahfooz, N., y Popadic, A. (2015). Origin and diversification of insect wing: Insights from a neopteran insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 12(52), 15946-15951.
- Magniez-Jannin, F., David, B., L., D. J., Su, Z. H., Okada, T. S., y Osawa, S. (2000). Analysing disparity by applying combined morphological and molecular approaches to French and Japanese carabid beetles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71(2), 343-358.

- Makarova, A., Polilov, A., y Fischer, S. (2015). Comparative morphological analysis of compound eye miniaturization in minute Hymenoptera. *Arthropod Structure y Development*, 21-32.
- Marchetti, K., Price, T., y Richman, A. (1995). Correlates of wing morphology with foraging behaviour and migration distance in the genus *Phylloscopus*. *Journal os Avian Biology*, 26(3), 177-181.
- Meresman, Y., Husak, J., Ben-Shlomo, R., y Ribak, G. (2020). Morphological diversification has led to inter-specific variation in elastic wing deformation during flight in scarab beetles. *Royal Society Open Science*, 1-13.
- Micó, E. B. (2001). *Los escarabeidos antófilos de la península Ibérica (Col.: Scaraboidea: Hopliinae, Rutelidae, Cetonidae): taxonomía, filogenia y biología*. Tesis doctoral, Universidad de Alicante, Alicante.
- Millan, C., Fornel, R., y Moreira, G. R. (2018). Phenotypic plasticity in *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) mandibles induced by different host plants (Passifloraceae). *Revista Colombiana de Entomología*, 12-31.
- Minelli, A. (2003). *The Development of Animal Form* (Primera ed.). Cambridge, United Kingdom: Cambridge.
- Mitteroecker, P., y Bookstein, F. (2008). The Evolutionay Role of Modularity and Integration in the Hominoid Cranium. *Evolution* , 62(4), 943-958.
- Mitteroecker, P., y Gunz, P. (2009). Advances in Gometric Morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2), 253-247.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S., y Schaefer, K. (2013). A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24, 59-66.
- Moczek, A. (2006). Integration micro- and macroevolution of development through the study of horned beetles. *Heredity*, 97, 168-178.
- Moczek, A. P. (2009). The Origin and Diversification of Complex Traits Through Micro- and Macroevolution of Development: Insights from Horned Beetles. *Current Topics in Developmental Biology*, 86, 135-160.

- Moczek, A. P., y Nagy, L. M. (2005). Diverse developmental mechanisms contribute to different levels of diversity in horned beetles. *Evolution y Development*, 7(3), 175-185.
- Moczek, A. P., y Nijhout, H. F. (2004). Trade-offs during the development of primary and secondary sexual traits in a horned beetle. *The American Naturalist*, 163(2), 184-191.
- Moller, A. P., y Erritzoe, J. (2010). Distancias de vuelo y tamaño del ojo en aves. *Etología*, 116(5). doi:10.1111/j.1439-0310-2010.01754.x
- Monteiro, L., y Nogueira, M. (2010). Radiaciones adaptativas, especialización ecológica y la integración evolutiva de estructuras morfológicas complejas. *Evolution*, 724-743.
- Moraes, E. M., Spersola V. L., Prado P. R. R., Costa L. F. y Sene F. M. (2004) Divergence in wing morphology among sibling species of the *Drosophila buzzatii* cluster. *Journal of Zoology Systematics Evolutionary Research* 42: 154–158. doi:10.1111/j.1439-0469.2004.00256.x
- Morgan, C. C. (2009). Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): Form, function and phylogeny. *Mammalian Biology*, 74(6), 497-506.
- Morón, M. A. (2001). Larvas de Escarabajos del Suelo en México (Coleoptera: Melolonthidae). *Acta Zoológica Mexicana*(1), 111-130.
- Morón, M. A. (2004). *Escarabajos, 200 millones de años de evolución* (Segunda ed.). Xalapa , Veracruz, Mexico: INSTITUTO DE ECOLOGIA.
- Morón, M. A. (2010). Diversidad y distribución del complejo "gallina ciega" (Coleoptera: Scarabaeoidea) . *Plagas del suelo en México*, 51-76.
- Morón, M. Á. (2010). Larvas de Escarabajos del Suelo en México (Coleoptera: Melolonthidae). *Acta Zoológica Mexicana*, n.s(1), 111-130.
- Morón, M. Á., y Aragón, A. G. (2003). Importancia ecológica de las especies de Coleoptera Scarabaeoidea. *Dugesiana*, 10(1), 13-29.
- Morón, M. A., y Nogueira, G. (2002). Adiciones y actualizaciones en los Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae) de la Zona de Transición Mexicana. *Folia Entomológica Mexicana*, II(41), 31-56.
- Morón, M. A., y Ramírez-Ponce, A. (2012). Mesoamerican genera of Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae): A brief review. *Trends in Entomology*, 8, 97 - 98.

- Morón, M. A., y Terrón, R. A. (1988). Preparación del material en el campo - Montaje y Conservación. En M. A. Morón, y R. A. Terrón, *Entomología Práctica* (págs. 59-70). México D.F.: Instituto de Ecología, A. C.
- Morón, M. A., Rodríguez del Bosque, L., Aragon, A., y Ramírez-Salinas, C. (2010). Biología y hábitos de Coleópteros Escaraboideos. En L. Rodríguez del Bosque, y M. Morón, *Plagas del suelo* (págs. 65-82). México: Mundi Prensa México.
- Motta, P., y Kotrschal, K. (1992). Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. *Netherlands Journal of Zoology*, 42(3), 400-415.
- Müller, G. B., y Newman, S. A. (2003). *Origination of Organismal Form* (Primera ed.). London, England: The Vienna Series in Theoretical Biology.
- Nijhout, H. F., y Elmen, y. D. (1998). Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (95), 3685-3689.
- O'Higgins, P., Cobb, S. N., Fitton, L. C., Gröning, F., Phillips, R., Liu, J., y Fagan, M. J. (2010). Combinando morfometría geométrica y simulación funcional: un conjunto de herramientas emergente para análisis funcionales virtuales. *Journal of Anatomy*, 218(1), 3-15.
- Ober, K. A., y Connolly, C. T. (2015). Geometric morphometric and phylogenetic analyses of Arizona Sky Island populations of *Scaphinotus petersi* Roeschke (Coleoptera: Carabidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(1), 107-118.
- Openshaw, G. H., y Keogh, y. J. (2014). Head shape evolution in monitor lizards (*Varanus*): interactions between extreme size disparity, phylogeny and ecology. *Journal of Evolutionary Biology*(27), 363 - 373.
- Orlowski, J. M., y Baird, D. J. (2014). A geometric morphometric approach to establish body-shape trait criteria for aquatic insects. *Freshwater Science*, 33(3), 978-994.
- Ortega-Hernández, J., Janssen, R., y Budd, G. E. (2017). Arthropod Structure y Development. *ELSEVIER*, 46, 354 - 379.
- Ospina-Garcés, S. M., Escobar, F., Baena, M. I., y Davis, A. L. (2018). Do dung beetles show interrelated evolutionary trends in wing morphology, flight biomechanics and habitat preference? *Evolutionary Ecology*, 32(6), 663-682.

- Outomuro, D., y Jhoansson, F. (2011). The effects of latitude, body size, and sexual selection on wing shape in a damselfly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 263-274.
- Outomuro, D., Adams, D. C., y Jhoansson, F. (2013). Wing shape allometry and aerodynamics in Calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology*, 113-118.
- Oyston, J. W., Hughes, M., Wagner, P. J., Gerber, S., y Wills, M. A. (2015). What limits the morphological disparity of clades? *Interface Focus*, 5, 20150042.
- Painting, C. J., y Holwell, G. I. (2013). Exaggerated trait allometry, compensation and trade-offs in the New Zealand giraffe weevil (*Lasiornychus barbicornis*). *PLOS ONE*, 8(11), e82467.
- Paucar-Cabrera, A. (2003). Systematic and Phylogeny of the Genus *Epectinaspis* Blanchard (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) and Description of a New Genus of Anomalini from Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 3-60.
- Peña, D. (2002). El análisis de datos multivariantes. En *Análisis de datos multivariantes* (págs. 13-14). Madrid : University Carlos III.
- Pereira-da-Conceicao, L. L., Benítez, H. A., y Barber-James, H. (2019). Disentangling wing shape evolution in the African mayfly, Teloganodidae (Ephemeroptera). *Zoologischer Anzeiger*, 280, 30-41.
- Plowright, R., y Stephen, W. (1973). Evolutionary relationships in northern European *Bombus* and *Psithyrus* species (Apidae: Hymenoptera). *Canadian Entomologist*, 733-743.
- Polilov, A. A., Reshetnikova, N. I., Petrov, P. N., y Farisenkov, S. E. (2019). Wing morphology in featherwing beetles (Coleoptera: Ptiliidae): Features associated with miniaturization and functional scaling analysis. *Arthropod Structure y Development*, 56-70.
- Potts, W. (1977). Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae 2. An annotated checklist of *Anomala* for the United States and Canada. *Pan-Pacific Entomologist*, 53, 34-42.
- Pretorius, E. (2005). Using geometric morphometrics to investigate wing dimorphism in males and females of Hymenoptera - A case study based on the genus *Tachysphex* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae: Larrinae). *Australian Journal of Entomology*, 44(2), 113-121.

- Pretorius, E., y Scholtz, C. H. (2001). Geometric morphometrics and the analysis of higher taxa: a case study based on the metendosternite of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 35-50.
- Puschel, T. (2014). Modularidad e integracion en craneos humanos: un enfoque morfométrico geométrico. *Int. J. Morphol*, 32(1), 299-304.
- Ramírez-Ponce, A. (Julio de 2012). Sistemática supraespecífica del género *Paranomala* Casey en Norte y Centroamérica (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini). *Tesis Doctoral*. D.F., Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramírez-Ponce, A. (2015). *Moroniella*, un nuevo género americano de Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae). *Dugesiana*, 261-266.
- Ramírez-Ponce, A., y Moron, M. A. (2009). Relaciones filogenéticas del género *Anomala* (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*(80), 357-394.
- Ramírez-Ponce, A., y Morón, M. A. (2012). Revision of *Bucaphallanus*, a New Subgenus of *Paranomala* (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini) With Description of Six New Species From Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 781-803.
- Ramírez-Ponce, A., y Morón, M. A. (2012). Revision of the genus *Pachystethus* Blanchard with description of three new species from Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Anomalini). *Zootaxa*, 1-24.
- Ramírez-Ponce, A., Delgado, L., y Soto, Y. (2020). A new species of *Epectinaspis* Blanchard (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) from Guatemala and rediscovery of *Balanogonia constricta* Paucar-Cabrera. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 1-8.
- Ratcliffe, B. C., Jameson, M. L., y Zorn, C. (2018). *Ganganomala* Saltini Ratcliffe, Jameson y Zorn, un nuevo género y especie de Anomalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) de Bangladesh y Nepal, con una circunscripción revisada de la tribu. *The Coleopterists Bulletin*, 72(4), 717-735.
- Ren, J., Bai, M., Yang, X.-K., Zhang, R.-Z., y Ge, S.-Q. (2017). Geometric morphometrics analysis of the hind wing of leaf beetles: proximal and distal parts are separate modules. *Zookeys*, 131-149.

- Richardson, R. K. (2013). Ecomorphology and Mating Behavior of Two Species of Night-stalking Tiger Beetles, *Omus audouini* and *O. dejeanii*. *PhD Thesis*. Portland State University.
- Rodríguez-Jaume, M. J., y Mora Catalá, R. (2001). Análisis de regresión múltiple. En M. J. Rodríguez-Jaume, y R. Mora Catalá, *Técnicas de investigación social II* (págs. 3-17). Alicante: RUA.
- Roelants, K., Haas, A., y Bossuyt, F. (2011). Anuran raditions and the evolution of tadpole morphospace. *Proceedings of the National Academy of Science* , 108(21), 8731 - 8736.
- Roff, D. A. (1990). The evolution of flightlessness in insects. *Ecological monographs*, 60(4), 389-421.
- Rohlf, F. J., y Corti, y. M. (2000). Use of two-block Partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic biology*, 49(4), 740 - 753.
- Rohlf, F. L. (2015). The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 26, 1-4.
- Rohlf, F., y Marcus, L. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology y Evolution* , 8(4), 129-132.
- Rohlf, J. F., y Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, 49(4), 740-753.
- Rohlf, J., Schutz, H., y Krieger, J. (30 de May de 2007). *Guide To geometric morphometrics*. Recuperado el 2016, de <http://life.bio.sunysb.edu/morph>
- Romiti, F., Redolfi De Zan, L., Piras, P., y Carpaneto, G. M. (2017). Shape variation of mandible and head in *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae): a comparison of morphometric approaches. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(4), 836-851.
- Roth, V., y Mercer, J. (2000). Morphometrics in development and evolution. *American Zoologist*(40), 801-810.
- Salcedo, M. K., Hoffmann, J., Donoughe, S., y Mahadevan, L. (2018). Size, shape and structure of insects wings. *bioRxiv*. doi:doi.org/10.1101/478768
- Sanger, T. J., Mahler, D. L., Abzhano, A., y Losos, J. B. (2012). Roles for modularity and constraint in evolution of cranial diversity among *Anolis* Lizards. *Evolution*, 66(5), 1525-1542.

- Sanger, T. J., Sherratt, E., McGlothlin, J. W., Brodie III, E. D., Losos, J. B., y Abzhanov, A. (2013). Convergent evolution of sexual dimorphism in skull shape using distinct developmental strategies. *Evolution*, 67(8), 2180-2193.
- Sasakawa. (2016). Utility of geometric morphometrics for inferring feeding habit from mouthpart morphology in insects: tests with larval Carabidae (Insecta: Coleoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 394-409.
- Scholtz, C. (1990). Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea. *Journal of Natural History*, 24, 1027-1066.
- Scholtz, G., y Edgecombe, G. D. (2006). The evolution of arthropod heads: reconciling morphological, developmental and palaeontological evidence. *Development Genes and Evolution*, 216, 395 - 415.
- Science Learning Hub. (02 de Julio de 2019). *Curious Minds*. Obtenido de The University of Waikato: <https://www.sciencelearn.org.nz/resources/302-wing-aspect-ratio>
- Schlick-Steiner, B. C., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., Crozier, R. H., y Steiner, F. M. (2007). Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following discovery. *Trends in Ecology and Evolution*, 22:391–92
- Schwarzfeld, M. y Sperling, F. A. H. (2014). Species delimitation using morphology, morphometrics, and molecules: definition of the *Ophion scutellaris* Thomson species group, with descriptions of six new species (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Zookeys*, 462, 59-114.
- Serrano Guzmán, M. F., Pérez Ruiz, D. D., Torrado Gómez, L. M., y Hernández, N. D. (2017). Residuos inertes para la preparación de ladrillos con material reciclable: una práctica para protección del ambiente. *Industrial Data*, 20 (1), 131 - 138.
- Sheets, D. H. (25 de Julio de 2006). *CVAGen MAnual*. Obtenido de IMP: CVAGen8: <https://www3.canisius.edu/~sheets/CVAGenManual.htm>
- Sheets, H. D. (2002). Using the MakeFan6 image processing Tool. [sheets@canisius.edu](mailto:sheets@canisius.edu).
- Sheets, H. D. (2002). What Is IMP. Buffalo, NY: [sheets@canisius.edu](mailto:sheets@canisius.edu).
- Sherratt, E., Vidal-García, M., y Keogh, J. S. (2017). Adult frogs and tadpoles have different macroevolutionary patterns across the Australian continent. *Nature Ecology y Evolution*, 1, 1385-1391.

- Šípek, P., Fabrizi, S., Eberle, J., y Ahrens, D. (2016). A molecular phylogeny of rose chafers (Coleoptera Scarabaeidae: Cetoniinae) reveals a complex and concerted morphological evolution related to their flight mode. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 163-175.
- Slice, D. E. (2005). Modern Morphometrics. En *Modern Morphometrics in Physical Anthropology* (págs. 1 - 45). New York: Kluwer Academic Publishers.
- Slice, D. E. (2007). Geometric Morphometric. *Annual Review Anthropology*(36), 261-281.
- Soto, V. A., Lira, J., y de Luna, E. (2011). Morfometría geométrica y filogenia en Rhodniini (Hemiptera, Reduviidae) de Venezuela. *Acta Zoológica mexicana*, 87-102.
- Srinivasan, M. V., y Zhang, S. (2004). Cálculos visuales del motor en insectos. *Revisión anual de neurociencia*, 27, 679-696.
- Stayton, C. T. (2005). Morphological evolution of the lizard skull: A geometric morphometrics survey. *Journal of Morphology*, 263(1), 47-59.
- Strauss, R. E. (2010). Discriminating Groups of Organisms. En A. Elewa (Ed.), *Morphometrics for Nonmorphometricians* (págs. 73-91). Berlín: Springer.
- Su, J., Guan, K., Wang, J., y Yang, Y. (2015). Significance of hind wing morphology in distinguishing genera and species of cantharid beetles with a geometric morphometric analysis. *Zookeys*, 11-25.
- Suzki, K. (1994). Comparative morphology of the hindwing venation of the Chrysomelidae (Coleoptera). En P. Jolivet, M. Cox, y E. Petitpierre, *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. (Vol. 50, págs. 337-354). Dordrecht: Springer.
- Talarico, F., Brandmayr, P., y Giglio, A. (2010). Morphometry of eyes, antennae and wings in three species of Siagona (Coleoptera, Carabidae). *ZooKeys*, 100, 203-214.
- Talarico, F., Romeo, M., Massolo, A., Brandmayr, P., y Zetto, T. (2007). Morfometria e morfologia degli occhi in tre specie di Carabus (Coleoptera, Carabidae) in relazione alle caratteristiche dell' habitat. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(1), 33-38.
- Tasuta, H., Mizota, K., y Akimoto, S.-I. (2001). Allometric Patterns of Heads and Genitalia in the Stag Beetle *Lucanus maculifemoratus* (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94(3), 462-466.

- Templin, R. J. (2000). The spectrum of animal flight: insects to pterosaur. *Progress in Aerospace Sciences*, 36, 393-436.
- Tennekes, H. (2009). Wings According to Size. En H. Tennek, *The Simple Science of Flight: From Insects to Jumbo Jets* (págs. 1-32). Massachusetts: The MIT Press.
- Tocco, C., Dacke, M., y Byrne, M. (2019). Eye and wing structure closely reflects the visual ecology of dung beetles. *Journal of Comparative Physiology*, 211-221.
- Tokita, M., Yano, W., James, H. F., y Abzhanov, A. (2018). Cranial shape evolution in adaptive radiations of birds: comparative morphometrics of Darwin's finches and Hawaiian honeycreepers. *Philosophical Transactions*, 372, 1-17.
- Tomoyasu, Y., Ohde, T., y Clark-Hachtel, C. (2017). What serial homologs can tell us about the origin of insects wings. *F1000Research*(6), 10.12688/f1000research.10285.1.
- Torcida, S., y Perez, I. S. (2012). Analisis de Procrustes y el estudio de la variación morfológica. *Revista Argentina de Antropología Biológica*, 14(1), 131-141.
- Toro, M. V., Soto, G. M., y Gualdames, y. I. (2010). Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *Int. J. Morphol*, 4(28), 977-990.
- Vermeij, G. J., y Dudley, R. (2000). Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(4), 541-554.
- Vigoreaux, J. O. (2006). Muscle Systems Design and Integration. En *Nature's Versatile Engine: Insect Flight Muscle Inside and Out* (págs. 230-239). New York: Springer Science + Business Media.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *OIKOS*, 116, 882-892.
- Voelker, G. (2001). Morphological correlates of migratory distance and flight display in the avian genus *Anthus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(4), 425-435.
- Wagner, G. P., y Mezey, J. G. (2004). The role of genetic architecture constraints in the origin of variational modularity. En G. Schlosser, y G. P. Wagner (Edits.), *Modularity in developmental and evolution* (págs. 338 - 358). Chicago.

- Wagner, G. P., Pavlicev, M., y Cheverud, J. M. (2007). The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, 8, 921 - 931.
- Wainwright, C., y Reilly, M. (1994). Ecological morphology: integrative organism biology. *University of Chicago Press*.
- Wainwright, P. C. (1991). Ecomorphology: Experimental Functional Anatomy for Ecological Problems. *Integrative and Comparative Biology*, 31(4), 680-693.
- Wainwright, P. C. (2007). Functional versus morphological diversity in macroevolution. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 381 - 401.
- Wainwright, P., Alfaro, M., y Bolnick, D. H. (2005). Many-to-one mapping of form to function: a general principle in organismal design. *Integrative and Comparative Biology*, 45, 256-262.
- Warrant, E. J. (2008). Seeing in the dark: vision and visual behaviour in nocturnal bees and wasps. *The Journal Experimental Biology*, 1737-1746.
- Warrant, E. J. (2016). Las notables capacidades visuales de los insectos nocturnos: visión al límite con ojos pequeños y cerebros diminutos. *Philosophical Transactions B*, 1-13.
- Wasik, R. B., Rose, D. J., y Moczek, A. P. (2010). Beetle horns are regulated by the Hox gene, sex combs reduced, in a species- and sex-specific manner. *Evolution y Development*, 4(12), 353-362.
- Webster, M., y Sheets, y. H. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. En J. A. Hunt (Ed.), *The Paleontological Society Papers* (Vol. 16, págs. 163-188). Chicago: The Paleontological Society.
- Wootton, R. J., y Kukulova-Peck, J. (2000). Flight adaptation in Paleozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological reviews*, 129-167.
- Young, M. T., Brusatte, S. L., Ruta, M., y De Andrade, M. B. (2010). The evolution of Metriorhynchoidea (mesoeucrocodylia, thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158(1), 801-859.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., y Sheets, y. H. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer* (Second ed.). San Diego, USA: Elsevier Inc.

- Zinetti, F., Dapporto, L., Vanni, S., Margrini, P., Bartolozzi, L., Chelazzi, G., y Ciofi, C. (2013). Application of molecular genetics and geometric morphometrics to taxonomy and conservation of cave beetles in central Italy. *Journal of Insect Conservation*, 921-932.
- Zúñiga-Reinoso, Á., y Benítez, H. A. (2015). The overrated use of the morphological cryptic species concept: An example with *Nyctelia* darkbeetles (Coleoptera: Tenebrionidae) using geometric morphometrics. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 47-53.

## ANEXOS

**Anexo I.** Protocolo de alineamiento para determinar marcas, semi-marcas y puntos auxiliares.

Archivos de texto de cuatro columnas, donde:

- a) La primera columna identifica la curva en la que se encuentra el punto homologo.
- b) La segunda columna es la posición ordinal de un punto a lo largo del margen, sin embargo parten de los puntos de referencia como el primer punto de la curva.
- c) La tercera curva hace referencia de la posición ordinal de un punto en el archivo TPS.
- d) La cuarta curva indica si el punto corresponde a una marca tipo:
  - I o punto de referencia designado (0). – los puntos de referencia pueden iniciar con los puntos de referencia a pesar de que los puntos de anclaje fueran listados en la curva 0, es decir, la misma marca puede anclar dos o mas curvas.
  - Semi-marca designada (1).
  - Punto auxiliar (2).

Columna 1	Columna 2	Columna 3	Columna 4

0	1	1	0	0	11	81	0	0	21	125	0
0	2	12	0	0	12	89	0	0	22	128	0
0	3	32	0	0	13	94	0	0	23	131	0
0	4	40	0	0	14	102	0	1	1	1	0
0	5	48	0	0	15	103	0	1	2	2	1
0	6	63	0	0	16	108	0	1	3	3	1
0	7	64	0	0	17	109	0	1	4	4	1
0	8	71	0	0	18	114	0	1	5	5	1
0	9	72	0	0	19	115	0	1	6	6	1
0	10	80	0	0	20	120	0	1	7	7	2

1	8	8	1	3	5	36	1	6	1	64	0
1	9	9	1	3	6	37	1	6	2	65	1
1	10	10	1	3	7	38	2	6	3	66	1
1	11	11	1	3	8	39	1	6	4	67	1
1	12	12	0	3	9	40	0	6	5	68	1
2	1	12	0	4	1	40	0	6	6	69	1
2	2	13	1	4	2	41	1	6	7	70	1
2	3	14	1	4	3	42	2	6	8	71	0
2	4	15	2	4	4	43	1	7	1	72	0
2	5	16	1	4	5	44	1	7	2	73	1
2	6	17	1	4	6	45	1	7	3	74	1
2	7	18	2	4	7	46	2	7	4	75	1
2	8	19	1	4	8	47	1	7	5	76	1
2	9	20	1	4	9	48	0	7	6	77	1
2	10	21	2	5	1	48	0	7	7	78	1
2	11	22	1	5	2	49	1	7	8	79	1
2	12	23	1	5	3	50	1	7	9	80	0
2	13	24	1	5	4	51	1	8	1	81	0
2	14	25	1	5	4	52	2	8	2	82	1
2	15	26	2	5	6	53	1	8	3	83	1
2	16	27	1	5	7	54	1	8	4	84	1
2	17	28	1	5	8	55	1	8	5	85	1
2	18	29	2	5	9	56	1	8	6	86	1
2	19	30	1	5	10	57	1	8	7	87	1
2	20	31	1	5	11	58	1	8	8	88	1
2	21	32	0	5	12	59	2	8	9	94	0
3	1	32	0	5	13	60	1	9	1	89	0
3	2	33	1	5	14	61	1	9	2	90	1
3	3	34	2	5	15	62	1	9	3	91	2
3	4	35	1	5	16	63	0	9	4	92	1

9	5	93	1	11	4	106	1	13	6	120	0
9	6	94	0	11	5	107	1	14	1	120	0
10	1	94	0	11	6	108	0	14	2	121	1
10	2	95	1	12	1	109	0	14	3	122	1
10	3	96	1	12	2	110	1	14	4	123	1
10	4	97	2	12	3	111	1	14	5	124	1
10	5	98	1	12	4	112	1	14	6	125	0
10	6	99	1	12	5	113	1	15	1	126	0
10	7	100	1	12	6	114	0	15	2	127	1
10	8	101	1	13	1	115	0	15	3	128	1
10	9	102	0	13	2	116	1	15	4	129	1
11	1	103	0	13	3	117	1	15	5	130	1
11	2	104	1	13	4	118	2	15	6	131	0
11	3	105	1	13	5	119	1				

**Anexo II.** Lista de subtribus, especies y gremio trófico.

<b>Subtribu</b>	<b>Especie</b>	<b>Gremio trófico</b>
Anomalina	<i>Adoretosoma atritarse</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Adoretosoma fulviventre</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Adoretosoma signaticolle</i>	Fitófago
Anisopliina	<i>Anisoplia agricolla</i>	Anteras de pasto
Anisopliina	<i>Anisoplia signata</i>	Anteras de pasto
Anomalina	<i>Anomala angusta</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala antiqua</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala ausonia</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala bengalensis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala bilunata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala blaisei</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala calcarata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala delavayi</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala dubia</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala ebenina</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala edentula</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala esaki</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala formaminosa</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala lactyclipea</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala osmanlis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala parallela</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala peaeclara</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala pleuritica</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomal praecoxalis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala rufiventris</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala sapa</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala sibocolii</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala solida</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomal stictioptera</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala testaceipes</i>	Antófago
Anomalina	<i>Anomala tibialis (Paranomala)</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala varicolor</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala varicolor b</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala varivestis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala viridisericia</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Anomala viridisericia b</i>	Fitófago

Anomalina	<i>Anomala viriditestacea</i>	Fitófago
Anisopliina	<i>Anthoplia floricola</i>	Anteras de pasto
Anomalina	<i>Balanogonia constricta</i>	Antófago
Anomalina	<i>Balanogonia constricta b</i>	Antófago
Anomalina	<i>Balanogonia freudei</i>	Antófago
Anomalina	<i>Blitopertha lineolata</i>	Antófago
Anisopliina	<i>Brancoptia leucaspis</i>	Anteras de pasto
Anomalina	<i>Callistethus aegrus</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus auronitens</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus chontalensis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus gemmulis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus lepidus</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus lubricus</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus pseudolepida</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus pyropygus</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus sp. 2</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus tlapanecus</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Callistethus tumidicauda</i>	Fitófago
Anisopliina	<i>Callirhinus metallescens a</i>	Anteras de pasto
Anisopliina	<i>Callirhinus metallescens b</i>	Anteras de pasto
Popiliina	<i>Callistopopillia iris</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Callistopopillia separata</i>	Fitófago
Anisopliina	<i>Chaetopteroptia segetum</i>	Anteras de pasto
Anisopliina	<i>Chaetopteroptia segetum</i>	Anteras de pasto
Anomalina	<i>Cyriopertha arcuata</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Cyriopertha glabra</i>	Desconocido
Popiliina	<i>Dactylopopillia virescens</i>	Desconocido
Popiliina	<i>Dicranoptia deserticola</i>	Desconocido
Doliphochilina	<i>Dilophochila bolacoides</i>	Acículas de pino
Doliphochilina	<i>Dilophochila howdenorum</i>	Acículas de pino
Doliphochilina	<i>Dilophochila miahutleca</i>	Acículas de pino
Anomalina	<i>Epectinaspis costarica</i>	Antófago
Anomalina	<i>Epectinaspis mexicana</i>	Antófago
Anomalina	<i>Epectinaspis moreletiana</i>	Antófago
Anomalina	<i>Exomala campestris</i>	Antófago
Anomalina	<i>Trichopertha hirtella</i>	Antófago
Anomalina	<i>Exomala orientalis</i>	Antófago
Anomalina	<i>Exomala pallidipennis</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Gleonopopillia nagaii</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Gnatholabis hirsuta</i>	Desconocido

Popiliina	<i>Gnatholabis suturalis</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Hontoriella elaphocera</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Hoplopus atriplicis</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Ischnopopillia exarata</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Ischnopopillia lateralis a</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Ischnopopillia lateralis b</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Lepthoplia testceipennis</i>	No se alimentan
Popiliina	<i>Macropopillia arrowi</i>	Desconocido
Popiliina	<i>Malaia gnomonica</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Malaia gnomonica bicolor</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Pseudomalaia tagala</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Malaia vestita</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mazahuapertha tolucana</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Megapertha massageta</i>	Desconocido
Popiliina	<i>Melanopopillia praefica</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Micranomala cingalensis</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Micropertha variabilis</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Mimela holosericea</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mimela nana</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mimela novo sp.</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mimela ohausi</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mimela pectoralis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mimela rugatipennis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Mimela splendens</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala nitidula/Moroniella</i>	Antófago
Popiliina	<i>Nannopopillia ludificans</i>	Desconocido
Popiliina	<i>Nannopopillia viridula</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Nayarita viridinota a</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Nayarita viridinota b</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Pachystethus Nectoctenus</i>	Antófago
Anomalina	<i>Pachystethus viduus</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala adscita</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala antennata</i>	No se alimentan
Anomalina	<i>Paranomala atomograma</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala attenuatta</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala bimaculata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala bimaculata b</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala capito</i>	Acículas de pino
Anomalina	<i>Paranomala capito Loberas</i>	Acículas de pino
Anomalina	<i>Paranomala carlsoni</i>	Fitófago

Anomalina	<i>Paranomala carinifrons</i>	No se alimentan
Anomalina	<i>Paranomala carinifrons</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala castaniceps</i>	Acículas de pino
Anomalina	<i>Paranomala cavifrons</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Paranomala centralis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala chapini</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala chevrolati</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala chrysomelina</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala cincta</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala clypealis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala communis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala corcovada</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Paranomala cribriceps</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Paranomala cupricollis</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala delicata</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala denticollis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala doryporhina</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala eucoma</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala foraminosa</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala granulipyga</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala hardyorum</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala hoepfneri</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala hystriionella</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala imperialis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala inbio</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Paranomala inconstans</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala kanei</i>	No se alimentan
Anomalina	<i>Paranomala marginata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala medellina</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala medellina b</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala megalops</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala micans / Xochicotlia</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala micans b / Xochicotlia</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala millepora</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala moquina</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala nitescens</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala ochroptera</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala parvula</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala peninsularis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala phiniphaga</i>	Acículas de pino

Anomalina	<i>Paranomala plurisulcata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala polichalca</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala pronoto largo</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala sejuncta</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala semicincta</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala sylphis 1</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala sylphis 2</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala sticticoptera</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala suavis</i>	No se alimentan
Anomalina	<i>Paranomala subaenea</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala sulcans</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala trapezifera</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala terroni</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala terronoides</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala undulata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala valdecostata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala variolosa</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala veracruzis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala villosella / Strigoderma</i>	Antófago
Anomalina	<i>Paranomala violacea</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Paranomala xantholea / Xoxhicotlia</i>	Antófago
Popiliina	<i>Pharaonus fasciculatus</i>	Antófago
Popiliina	<i>Pharaonus semenovi</i>	Antófago
Anomalina	<i>Phyllopertha carinicollis</i>	Antófago
Anomalina	<i>Phyllopertha horticola</i>	Antófago
Anomalina	<i>Phyllopertha humeralis</i>	Antófago
Popiliina	<i>Popillia flavofascia</i>	Antófago
Popiliina	<i>Popillia japonica</i>	Antófago
Anomalina	<i>Pseudosingala dalmanni</i>	Desconocido
Popiliina	<i>Pseudomalaiia tagala</i>	Desconocido
Anomalina	<i>Pseudosingala transversa</i>	Desconocido
Anisopliina	<i>Rhinyptia indica</i>	Anteras de pasto
Anisopliina	<i>Rhinyptia nigrifrons</i>	Anteras de pasto
Anisopliina	<i>Rhinyptia reflexa</i>	Anteras de pasto
Anomalina	<i>Singhala helleri</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Singhala tenella</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Spinanomala dentipennis</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Spinanomala leopoldi</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Spilopopillia sexguttata</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Strigoderma ngabe</i>	Antófago

Anomalina	<i>Strigoderma sallei</i>	Antófago
Anomalina	<i>Strigoderma sulcipennis</i>	Antófago
Anomalina	<i>Stomanomala subcostata</i>	Fitófago
Popiliina	<i>Tribopertha aegyptiaca</i>	Antófago
Popiliina	<i>Tribopertha quedenfeldti</i>	Antófago
Popiliina	<i>Tribopertha quedenfeldti b</i>	Antófago
Popiliina	<i>Trichopopillia dorsalis</i>	Desconocido
Anisopliina	<i>Tropiorrynchus orientus</i>	Anteras de pasto
Anomalina	<i>Yaaxkumukia moroni</i>	Fitófago
Anomalina	<i>Yaaxkumukia ephemera</i>	Fitófago

**Anexo III.** Parametros para calcular la relación de aspecto.

ESPECIES	long. alas cm	area de ala cm2	Relacion de aspecto
Adoretosoma atritarse	1.174	0.376	3.666
Adoretosoma fulviventre	0.9	0.225	3.600
Adoretosoma signaticolle	0.919	0.226	3.737
Anisoplia agricolla	1.465	0.62	3.462
Anisoplia segetum /Chaeteroplia	1.318	0.502	3.460
Anisoplia signata	1.261	0.448	3.549
Anomala angusta	1.55	0.675	3.559
Anomala ausonia	1.686	0.827	3.437
Anomala bengalensis	2.573	1.962	3.374
Anomala formaminosa	1.255	0.464	3.394
Anomala antiqua	1.835	1.009	3.337
Anomala bilunata	1.178	0.405	3.426
Anomala blaisei	1.415	0.555	3.608
Anomala calcarata	1.47	0.617	3.502
Anomala lactyclipea	2.016	1.218	3.337
Anomala delavayi	2.172	1.313	3.593
Anomala dubia	1.394	0.588	3.305
Anomala ebenina	1.462	0.571	3.743
Anomala edentula	2.783	2.107	3.676
Anomala esaki	2.56	1.919	3.415
Anomala osmanlis	1.781	0.945	3.357
Anomala parallela	2.456	1.76	3.427
Anomala plaeclara	2.194	1.363	3.532
Anomala pleuritica	1.811	0.982	3.340
Anomal praecoxalis	1.868	1.01	3.455
Anomala rufiventris	2.398	1.687	3.409
Anomala sapa	1.866	1.009	3.451
Anomala sibocolii	2.606	2.015	3.370
Anomala solida	1.657	0.812	3.381
Anomal stictioptera	1.816	0.97	3.400
Anomala testaceipes	2.129	1.286	3.525
Anomala tibialis (paranomala)	1.882	1.05	3.373
Anomala varicolor	1.663	0.802	3.448
Anomala varicolor b	1.62	0.791	3.318
Anomala varivestis	1.872	0.98	3.576
Anomala viridisericia	1.75	0.857	3.574

Anomala viridisericia b	1.786	0.9	3.544
Anomala viriditestacea	1.889	1.012	3.526
Anthoplia floricola	1.132	0.358	3.579
Balanogonia constricta	0.917	0.228	3.688
Balanogonia constricta b	0.85	0.208	3.474
Balanogonia freudei	0.663	0.123	3.574
Blitopertha lineolata	0.992	0.251	3.921
Blitopertha orientalis / Exomala	1.138	0.364	3.558
Brancoplia leucaspis	1.212	0.425	3.456
Callirhinus metallescens a	1.057	0.29	3.853
Callirhinus metallescens b	0.804	0.172	3.758
Callistethus aegrus	1.098	0.376	3.206
Callistethus auronitens	2.024	1.227	3.339
Callistethus chontalensis	1.774	0.886	3.552
Callistethus gemmulis	1.297	0.53	3.174
Callistopopillia iris	1.467	0.544	3.956
Callistethus lepidus	1.431	0.569	3.599
Callistethus lubricus	1.758	0.856	3.610
Callistethus pseudolepida	1.737	0.815	3.702
Callistethus pyropygus	1.738	0.84	3.596
Callistopopillia separata	1.156	0.378	3.535
Chaetopteropia segetum	1.29	0.494	3.369
Callistethus sp. 2	2.213	1.313	3.730
Callistethus tlapanecus	1.59	0.703	3.596
Callistethus tumidicauda	1.674	0.826	3.393
Cyclocephala mafaffa	1.867	0.935	3.728
Cyriopertha glabra	1.577	0.746	3.334
Dactylopopillia virescens	1.354	0.492	3.726
Dicranoplia deserticola	1.101	0.279	4.345
Dilophochila howdenorum	1.095	0.335	3.579
Dilophochila miahutleca	0.963	0.251	3.695
Dilophochila bolacoides	0.983	0.263	3.674
Epectinaspis costarica	1.22	0.411	3.621
Epectinaspis mexicana	1.111	0.329	3.752
Epectinaspis moreletiana	1.091	0.309	3.852
Exomala carpestgus	1.189	0.41	3.448
Exomala pallidipennis	1.118	0.389	3.213
Gleonopopillia nagaii	1.34	0.414	4.337
Gnatholabis hirsuta	1.087	0.322	3.669
Gnatholabis suturalis	0.934	0.236	3.696

Hontoriella elaphocera	1.32	0.562	3.100
Hoplopus atriplicis	1.376	0.565	3.351
Ischnopopillia exarata	1.185	0.4	3.511
Ischnopopillia lateralis	1.227	0.419	3.593
Ischnopopillia lateralis 1	1.231	0.4	3.788
Paranomala testceipennis	0.631	0.134	2.971
Macropopillia arrowi	2.278	1.548	3.352
Malaia gnomonica	0.793	0.166	3.788
Malaia gnomonica bicolor	0.765	0.148	3.954
Malaia vestita	0.741	0.14	3.922
Mazahuapertha tolucana	0.82	0.201	3.345
Megapertha massageta	1.21	0.431	3.397
Melanopopillia praefica	1.467	0.583	3.691
Micranomala cingalensis	0.715	0.153	3.341
Micropertha variabilis	0.843	0.205	3.467
Mimela holosericea	1.942	1.107	3.407
Mimela novo sp.	1.084	0.329	3.572
Mimela nana	1.378	0.528	3.596
Mimela ohausi	1.96	1.077	3.567
Mimela pectoralis	1.793	0.935	3.438
Mimela rugatipennis	1.477	0.647	3.372
Mimela splendens	2.694	2.047	3.545
Nannopopillia ludificans	0.855	0.197	3.711
Nannopopillia viridula	0.797	0.168	3.781
Nayarita viridinota a	2.03	1.21	3.406
Nayarita viridinota b	1.94	1.112	3.385
Pachystethus Nectoctenus	1.137	0.344	3.758
Pachystethus viduus a	1.206	0.399	3.645
Paranomala capito Loberas	1.64	0.786	3.422
Paranomala carinifrons	1.19	0.424	3.340
Paranomala carlsoni	0.79	0.213	2.930
Paranomala chevrolati	1.482	0.626	3.509
Paranomala adscita	1.196	0.407	3.515
Paranomala antennata	0.879	0.244	3.167
Paranomala atomograma	1.874	1.057	3.322
Paranomala attenuatta	0.615	0.116	3.261
Paranomala bimaculata a	2.359	1.633	3.408
Paranomala capito	1.63	0.769	3.455
Paranomala carinifrons	1.19	0.424	3.340
Paranomala castaniceps	1.516	0.681	3.375

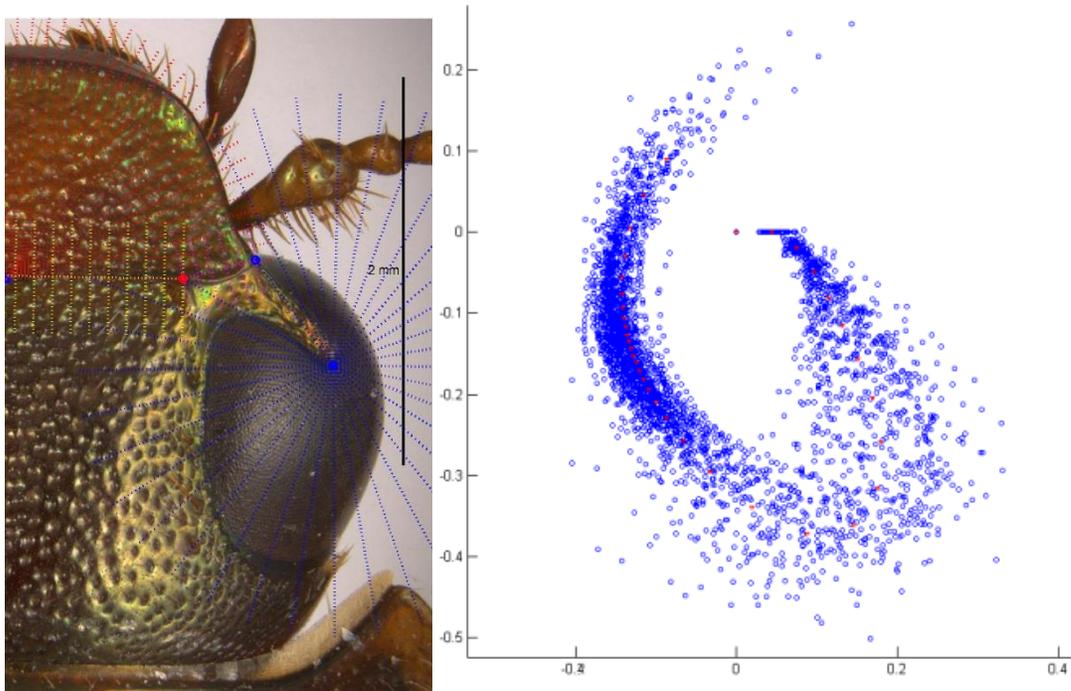
Paranomala cavifrons	1.175	0.414	3.335
Paranomala centralis	0.937	0.28	3.136
Paranomala chapini	1.474	0.573	3.792
Paranomala communis	1.81	1.025	3.196
Paranomala bimaculata a	2.359	1.633	3.408
Paranomala micans b	1.321	0.496	3.518
Paranomala villosella	0.907	0.227	3.624
Paranomala sticticoptera	1.816	0.97	3.400
Paranomala cincta	1.497	0.633	3.540
Paranomala foraminosa	1.255	0.464	3.394
Paranomala hardyorum	1.196	0.462	3.096
Paranomala imperialis	1.2	0.436	3.303
Paranomala inbio	1.415	0.567	3.531
Paranomala inconstans	2.147	1.344	3.430
Paranomala megalops	1.523	0.659	3.520
Paranomala medellina	1.059	0.312	3.594
Paranomala medellina b	1.105	0.342	3.570
Paranomala ochroptera	1.487	0.648	3.412
Paranomala sejuncta	1.596	0.716	3.558
Paranomala semicincta	1.58	0.697	3.582
Paranomala sulcans	2.336	1.33	4.103
Paranomala trapezifera	1.292	0.472	3.537
Paranomala valdecostata	2.001	1.126	3.556
Paranomala veracruzis	1.194	0.413	3.452
Paranomala violacea	1.956	1.132	3.380
Paranomala chrysomelina	1.104	0.35	3.482
Paranomala clypealis	1.101	0.346	3.503
Paranomala corcovada	1.046	0.303	3.611
Paranomala cribriceps	0.911	0.232	3.577
Paranomala cupricollis	2.084	1.268	3.425
Paranomala delicata	1.53	0.712	3.288
Paranomala denticollis	1.28	0.459	3.569
Paranomala doryporhina	1.533	0.652	3.604
Paranomala eucoma	1.376	0.545	3.474
Paranomala granulipyga/ Calistethus	1.397	0.583	3.348
Paranomala hoepfneri	1.676	0.809	3.472
Paranomala hystrionella	1.109	0.299	4.113
Paranomala kanei	1.086	0.372	3.170
Paranomala marginata	1.362	0.482	3.849
Paranomala micans	1.215	0.415	3.557

<i>Paranomala millepora</i>	1.785	0.941	3.386
<i>Paranomala moquina</i>	1.287	0.493	3.360
<i>Paranomala nitescens</i>	1.002	0.295	3.403
<i>Paranomala nitidula/Moroniella</i>	1.634	0.744	3.589
<i>Paranomala parvula</i>	1.251	0.469	3.337
<i>Paranomala peninsularis</i>	1.206	0.436	3.336
<i>Paranomala phiniphaga</i>	1.355	0.549	3.344
<i>Paranomala plurisulcata</i>	1.526	0.687	3.390
<i>Paranomala polichalca</i>	1.466	0.626	3.433
<i>Paranomala pronoto largo</i>	1.32	0.469	3.715
<i>Paranomala sylphis 1</i>	1.37	0.501	3.746
<i>Paranomala sylphis 2</i>	1.22	0.456	3.264
<i>Paranomala suavis</i>	0.927	0.273	3.148
<i>Paranomala subaenea</i>	1.013	0.291	3.526
<i>Paranomala terroni</i>	1.556	0.707	3.425
<i>Paranomala terronoides</i>	1.546	0.683	3.499
<i>Paranomala undulata</i>	1.277	0.459	3.553
<i>Paranomala variolosa</i>	1.52	0.675	3.423
<i>Paranomala xantholea</i>	1.133	0.342	3.753
<i>Pharaonus fasciculatus</i>	1.052	0.311	3.559
<i>Pharaonus semenovi</i>	0.917	0.238	3.533
<i>Phyllopertha carinicollis</i>	1.278	0.424	3.852
<i>Phyllopertha horticola</i>	1.109	0.329	3.738
<i>Phyllopertha humeralis</i>	1.265	0.425	3.765
<i>Pleopertha arcuata</i>	1.536	0.741	3.184
<i>Plusiotis adelaida</i>	3.61	3.653	3.568
<i>Popillia flavofascia</i>	1.28	0.426	3.846
<i>Popillia japonica</i>	1.21	0.389	3.764
<i>Pseudomalaia tagala</i>	0.854	0.184	3.964
<i>Pseudomalaia tagala b</i>	0.792	0.157	3.995
<i>Pseudosingala dalmanni</i>	0.88	0.201	3.853
<i>Pseudosingala transversa</i>	0.684	0.116	4.033
<i>Rhinyptia indica</i>	1.776	0.932	3.384
<i>Rhinyptia nigrifrons</i>	1.256	0.456	3.460
<i>Rhinyptia reflexa</i>	1.165	0.41	3.310
<i>Singhala helleri</i>	0.944	0.262	3.401
<i>Singhala tenella</i>	0.565	0.0812	3.931
<i>Spinanomala dentipennis</i>	1.05	0.296	3.725
<i>Spilopopillia sexguttata</i>	0.868	0.177	4.257
<i>Spinanomala leopoldi</i>	1.165	0.347	3.911

<i>Strigoderma sallei</i>	0.759	0.139	4.144
<i>Strigoderma ngabe</i> +	1.094	0.309	3.873
<i>Strigoderma sulcipennis</i>	1.344	0.476	3.795
<i>Stomanomala subcostata</i>	1.162	0.407	3.318
<i>Tribopertha aegyptiaca</i>	0.92	0.215	3.937
<i>Trichopertha hirtella</i> /subgen <i>Exomala</i>	1.148	0.306	4.307
<i>Trichopopillia dorsalis</i>	0.975	0.258	3.685
<i>Tribopertha quedenfeldti</i> b	1.014	0.261	3.939
<i>Tribopertha quedenfeldti</i>	1.001	0.28	3.579
<i>Tropiorrynchus orientus</i>	1.525	0.683	3.405
<i>Yaaxkumukia moroni</i>	1.668	0.789	3.526
<i>Yaaxkumukia ephemera</i>	1.562	0.715	3.412

### Anexo III

Lista de especies, muestra de ojos de Anomalini para análisis de mínimos cuadrados parciales (PLS).



Plantilla de la cabeza de Anomalini y Superposición Procrustes del ojo.

Anomala antiqua
Anomala ausonia
Anomala dubia
Anomala esaki
Anomala edentula
Anomala solida
Anomala tibialis
Anthoplia floricola
Callirhinus metallescens a
Callirhinus metallescens b
Callistethus auronitens
Callistethus chontalensis
Callistethus lepidus
Callistethus pseudolepida
Callistethus sp. 2
Callistethus tlapanecus
Callistopopillia iris
Dilophochila miahutleca
Dilophochila bolacoides
Dilophochila howdenorum
Epectinaspis costarica
Epectinaspis mexicana
Epectinaspis moreletiana
Blitopertha orientalis
Mazahuapertha toluca
Mimela holosericea
Moroniela nitidula
Nayarita viridinota a
Nayarita viridinota b
Pachystethus Nectoctenus
Pachystethus viduus
Paranomala adscita
Paranomala antennata

Paranomala attenuata
Paranomala bimaculata a
Paranomala capito
Paranomala carinifrons
Paranomala carinifrons 2
Paranomala carlsoni
Paranomala castaniceps
Paranomala centralis
Paranomala chapini
Paranomala chevrolati
Paranomala chrysomelina
Paranomala cincta
Paranomala clypealis
Paranomala communis
Paranomala corcovada
Paranomala cribriceps
Paranomala cupricollis
Paranomala delicata
Paranomala denticollis
Paranomala doryporhina
Paranomala eucoma
Paranomala granulipyga
Paranomala hardyorum
Paranomala hoepfneri
Paranomala hystrionella
Paranomala imperialis
Paranomala inbio
Paranomala inconstans
Paranomala kanei
Paranomala marginata
Paranomala megalops
Paranomala millepora
Paranomala moquina

Paranomala nitescens
Paranomala ochroptera
Paranomala parvula
Paranomala peninsularis
Paranomala phiniphaga
Paranomala plurisulcata
Paranomala polichalca
Paranomala pronoto largo
Paranomala sejuncta
Paranomala semicincta
Paranomala sticticoptera
Paranomala suavis
Paranomala subaenea
Paranomala sulcans
Paranomala sylphis 1
Paranomala sylphis 2
Paranomala terroni
Paranomala terronoides
Paranomala testaceipennis
Paranomala trapezifera
Paranomala undulata
Paranomala valdecostata
Paranomala variolosa
Strigoderma violacea
Phyllopertha horticola
Popillia japonica
Strigoderma ngabe +
Strigoderma sallei
Strigoderma sulcipennis
Strigoderma villosela
Xochicotlia xhantolea
Yaaxkumukia ephemera
Yaaxkumukia moroni