RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL GÉNERO DIPLOTAXIS KIRBY (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) BASADAS EN CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL ADULTO

TESIS QUE PRESENTA **HUGO ALEXANDRO PEÑA VÁZQUEZ**
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRO EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2012

INECOL
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

Aprobación final del documento de tesis de grado:

Título de la tesis en comillas:

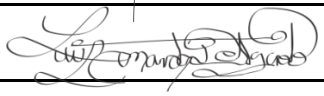
"RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL GÉNERO DIPLOTAXIS KIRBY (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) BASADAS EN CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL ADULTO"

	Nombre	Firma
Director	LEONARDO DELGADO CASTILLO	
Comité Tutorial	LUIS CERVANTES PEREDO	
	JUAN JOSÉ MORRONE LUPI	
Jurado	PEDRO REYES CASTILLO	
	LUIS CERVANTES PEREDO	
	LEONARDO DELGADO CASTILLO	

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por HUGO ALEXANDRO PEÑA VÁZQUEZ como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias entre septiembre de 2009 y agosto del 2011, bajo la supervisión del M. en C. Leonardo Delgado Castillo

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato:	HUGO ALEXANDRO PEÑA	
Director de tesis:	LEONARDO DELGADO	

RECONOCIMIENTOS

El inicio, desarrollo y culminación de mis estudios de maestría fueron satisfactorios de principio a fin gracias al apoyo de una gran cantidad de personas e instituciones. Específicamente me honra haber sido elegido por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT (No. de registro 234543) como becario y por el Instituto de Ecología, A. C. como estudiante de posgrado. Adicionalmente reconozco la participación y la contribución de todas y cada una de las personas que directa o indirectamente formaron parte de mi formación académica en el tiempo que realicé mis estudios.

Un especial reconocimiento a aquellos investigadores, curadores y coleccionistas que contribuyeron proporcionando material para mi investigación: Leonardo Delgado (INECOL, Xalapa), Aléz Bezdek (Branišovská, República Checa), Harry Brailowsky (IBUNAM), Miguel Ángel Morón (INECOL, Xalapa), Antonio De La Mora (UACJ, Cd. Juárez, Chih.), Christopher Marshall (OSAC, Oregon, E.U.A.), Michael C. Thomas (FSCA, Florida, E.U.A.), Daniel Curoe (Palo Alto, California, E.U.A.), Francóis Génier (Ottawa, Canadá).

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, especialmente a mi esposa Marycarmen que con amor y fortaleza es el combustible para que se mantenga la llama de mis ganas de seguir adelante. Mis padres Yolanda y Arnulfo, que no dudan ni un segundo en apoyarme en cada momento de mi vida y darme bases sólidas para luchar siempre, y a mi hermano Martin que siempre me impulsa a seguirle dando guerra a la vida.

A mi director de tesis Leonardo Delgado por su paciencia, entrega y compromiso hacia mi investigación; por fortalecer con sus conocimientos mi pasión por los coleópteros. Por su amistad y apoyo en lo académico y no académico dentro y fuera del instituto.

A Luis Cervantes por su formar parte de mi comité de tesis y siempre estar dispuesto a ayudarme cada vez que lo requería, sus conocimientos contribuyeron a mi formación académica.

A Juan José Morrone que al aceptar el nombramiento como miembro externo de mi comité de tesis, aportó con sus amplios conocimientos a un desarrollo de la misma con mayor calidad.

A Trevor Williams, Bertha Ulloa, Mónica Enríquez y todos los administrativos de posgrado, por su disposición en todo lo referente a lo académico-administrativo del INECOL.

A Josué Méndez por ser un excelente amigo y compañero de locuras mentales más que un simple compañero de vivienda.

A Quiyari Santiago por imprimir sus conocimientos para lograr a una mejor realización del trabajo de investigación y por su amistad tan valiosa.

A Eder Mora y Fernando Escobar "Grillo" por ser amigos de los que pocas veces se pueden encontrar en la vida.

A Arturo y Vero por que con su amistad lograron que la estancia en Xalapa fuera más divertida y llevadera.

A Efraín De Luna y Martin Aluja por que al lograr conseguir el curso de Filogenética de la WHS, contribuyeron a mi formación académica robusteciéndola de manera significativa.

A todos aquellos amigos, investigadores, administrativos, etc. que hicieron posible esta tesis y este posgrado… mil gracias.

A mi esposa, padres y hermano…

dedico esta tesis…

gracias por estar ahí en cuerpo y alma…

en verdad, gracias…

INDICE

RECONOCIMIENTOS	4
AGRADECIMIENTOS	5
DEDICATORIA	6
LISTA DE FIGURAS	8
LISTA DE CUADROS	8
RESUMEN	9
1. INTRODUCCIÓN	10
2. OBJETIVOS	18
3. MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.1. Selección de Taxa	22
3.2. Análisis filogenético	22
4. RESULTADOS	24
4.1. Listado y análisis de caracteres	24
4.2. Relaciones genéricas de Diplotaxis y géneros hermanos de Diplotaxini	46
5. DISCUSIÓN	47
6. CONCLUSIONES	53
BIBLIOGRAFÍA	54
ANEXO I	59

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de la tribu Diplotaxini a nivel mundial. 15
Figura 2. Grupos de especies del género *Diplotaxis* Kirby. 17
Figura 3. Árbol de consenso estricto de 41 árboles igualmente parsimoniosos con medidas de soporte. 51
Figura 4. Árbol de consenso estricto de 41 árboles igualmente parsimoniosos con mapeo de caracteres. 52
Figura 5. Membrana en el borde anterior del pronoto 59
Figura 6. Sutura entre el propigidio y el quinto esternito abdominal visible. 59
Figura 7. Sexto esternito abdominal visible. 59
Figura 8. Dimorfismo sexual en el sexto esternito abdominal visible. 60
Figura 9. Unguitractor protarsal. 60
Figura 10. Estrangulación dorsolateral de la pieza basal del genital masculino. 60
Figura 11. Quilla longitudinal en la cara ventral del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha. 61
Figura 12. Base del escutelo. 61
Figura 13. Dentículos en la base de la protibia. 61
Figura 14. Quillas longitudinales mesotibiales. 62
Figura 15. Carinas transversales en las mesotibias. 62
Figura 16. Carinas transversales en las metatibias. 62
Figura 17. Carinas longitudinales en la cara interna de las metatibias. 63
Figura 18. Dimorfismo sexual en el clípeo. 63
Figura 19. Dimorfismo sexual en la dilatación de los artejos metatarsales. 63
Figura 20. Posición del espolón protibial en machos. 64
Figura 21. Espinas en la región central del ápice de la mesotibia. 64
Figura 22. Proporción de la longitud del mentón respecto a la longitud del prementón. 64
Figura 23. Número de dientes en la galea de la maxila. 65
Figura 24. Diente apical en la lacinia de la maxila. 65
Figura 25. Región anterior de la propleura. 65
Figura 26. Ápice del sexto esternito abdominal. 66
Figura 27. Excavación en el ápice del profémur. 66
Figura 28. Ápice del primer artejo protarsal en las hembras. 66
Figura 29. Espolones mesotibiales en hembras. 67
Figura 30. Extremo basal de la metacoxa adyacente al metatrocánter. 67
Figura 30. Articulación de los dos espolones y tarsos de las metatibias. 67
Figura 31. Espinas en la lacinia de la maxila 68
Figura 32. Margen interno del ápice la protibia 68

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Géneros de Diplotaxini de América 16
Cuadro 2. Géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo 16
Cuadro 3. Listado de ejemplares examinados en el presente trabajo. 20
Cuadro 4. Matriz de caracteres construida para el análisis filogenético. 69

RESUMEN

El género *Diplotaxis* Kirby es uno de los más importantes géneros dentro de la tribu Diplotaxini en lo que a diversidad de especies se refiere, representa aproximadamente el 72% de todas las especies de la tribu en América y el 31% de todas las especies de Diplotaxini en el mundo. Dado que las clasificaciones actuales para el género *Diplotaxis* y géneros hermanos del mismo en Diplotaxini han sido basadas casi exclusivamente en trabajos taxonómicos tradicionales, las relaciones ancestría-descendencia de las mismas no han sido esclarecidas satisfactoriamente, y esto ha traído como consecuencia clasificaciones inconsistentes y en ocasiones se pudieran considerar artificiales, ya sea por emplear pocos caracteres o no darles un tratamiento mas profundo a los mismos. En el presente trabajo se propone darle un tratamiento filogenético y un análisis más profundo de caracteres morfológicos de *Diplotaxis* y algunos géneros representantes de la tribu Diplotaxini para aportar al conocimiento sistemático de estos grupos de coleópteros melolontinos. Empleando 47 especies que incluyen como grupos externos a especies representantes de la tribu Melolonthini (*Phyllophaga dasypoda*) y de la tribu Macrodactylini (*Macrodactylus nigripes*) como mas excluyentes, y a los géneros *Apogonia, Dichececphala* y *Ceratogonia,* Diplotaxinos del viejo mundo, así como *Lyogenis* y *Pachrodema* de América del Sur como representantes de la tribu Diplotaxini, conformando los grupos externos mas incluyentes dentro del análisis. Además de 40 especies del género *Diplotaxis* como el grupo interno. En el análisis filogenético se tomó como principio de optimalidad la parsimonia, se obtuvieron 99 caracteres morfológicos discretos, éste análisis se llevó a cabo en el programa informático TNT.

Del análisis de caracteres morfológicos y el estudio filogenético se obtuvieron 41 árboles igualmente parsimoniosos de 199 pasos (IC=68, IR=71). Se obtuvo un árbol de consenso estricto de 251 pasos.

Las relaciones filogenéticas a nivel genérico resultantes establecen 2 grandes clados principales: uno de ellos representado por los géneros de Diplotaxini del viejo mundo, otro clado representando a los géneros de Diplotaxini de América, los cuales se proponen como subtribus (Apogonina y Diplotaxina) respectivamente. Además se obtuvo una resolución a nivel genérico de *Diplotaxis* como clado hermano de los Diplotaxini de América *Lyogenis* y *Pachrodema*; mientras que a nivel interespecífico en *Diplotaxis* no se logró obtener una resolución satisfactoria.

1. Introducción

Aunque la publicación la obra “El Origen de las Especies” de Darwin (1859) tuvo un impacto directo sobre las actuales tendencias hacia el conocimiento de la evolución, los escritos y memorias no publicados de este autor, marcaron la pauta para que el paradigma del origen e historia de la vida en nuestro planeta se observara desde un punto de vista enfocado a la transformación de los seres vivos y no a la creación de los mismos, éste hecho revolucionó el conocimiento y el quehacer científico además de sentar las bases para que la evolución se observara como una disciplina científica confiable y a la biología se le considerara como una disciplina basada en el método científico, es decir como una verdadera ciencia**.**

Existen en la actualidad diversos métodos que tratan de explicar ésta transformación de las especies biológicas a través del tiempo y organizarlas con base en dicha transformación, sin embargo éstos métodos únicamente logran dar un panorama más o menos amplio de su historia, logrando formular hipótesis que en un sentido u otro revelan solo una parte de la evolución de los seres vivos, ya que esta transformación se da de forma ininterrumpida a través del tiempo y del espacio, y sería más que irreverente asignar leyes o verdades absolutas al respecto (Margulis 2003) .

La cladística desde su origen metodológico y epistemológico puede ser utilizada para organizar cualquier grupo de datos comparativos, sin embargo su aplicación más significativa ha sido en el campo de la sistemática biológica (Kitching, 1998). El entomólogo alemán Willi Hennig, en 1950 buscó un método para explicar de una manera práctica los conceptos de ancestría-descendencia de Darwin, logrando una importante contribución al conocimiento de las relaciones históricas entre las especies. En este sentido, es de suma importancia aplicar las metodologías cladísticas para descifrar de una manera coherente estas relaciones.

El grupo de seres vivos que conjunta al mayor número de especies y que, contrastantemente, ha sido uno de los grupos biológicos que han sido menos estudiados en cuanto a su evolución y a las relaciones filogenéticas entre sus especies, ha sido el orden Coleoptera de la clase Insecta, que reúne alrededor de 360,000 especies reconocidas, clasificadas en más de 170 familias y casi 500 subfamilias distribuidas globalmente (Evans, et al. 2000).

Dentro de este orden, destaca la superfamilia Scarabaeoidea Latreille, que se encuentra conformada por 13 familias, donde la familia Scarabaeidae posee el mayor número de especies con una distribución cosmopolita, habitando todos los tipos de biomas y ecosistemas terrestres

desde el nivel del mar hasta el límite superior de la vegetación, inclusive su éxito adaptativo es tal que existen especies en la región Ártica asociadas a madrigueras de algunos animales (Jameson y Ratcliffe, 2002).

La familia Scarabaeidae es uno de los grupos de coleópteros con más estudios a nivel mundial, desde el punto de vista biológico, ecológico y sistemático (Ahrens, 2006). No obstante aún no se ha llegado a un consenso general en la comunidad científica especializada acerca de su clasificación a nivel supragenérico ni en su filogenia. Este problema surge debido a los distintos métodos, criterios y caracteres empleados para clasificar a este grupo de insectos, además de la carencia, en general, de estudios enfocados al análisis de sus relaciones filogenéticas. Las diferentes propuestas de clasificación datan desde el siglo XVIII con las obras de Linné, Scoppoli, y Fabricius quienes sentaron las bases para las clasificaciones posteriores de estos organismos, hasta las nuevas propuestas taxonómicas del siglo pasado como las de Janssens, Crowson, Balthasar, Endrödi, Scholtz, Lawrence y Newton, todos ellos proponiendo para los taxa supragenéricos de Scarabaeoidea un número variable de familias y subfamilias o un reacomodo de éstas. La elección de la clasificación a seguir ha sido bastante subjetiva, por ejemplo, en Europa principalmente los investigadores han seguido la clasificación de Balthasar (1963) y Scholtz (1995), mientras que en México y el resto de Latinoamérica se ha trabajado bajo la propuesta de Endrödi (1966) y en los Estados Unidos se ha seguido la clasificación de Janssens (1949) y, en los últimos años, la de Lawrence y Newton de 1995 (Kohlmann y Morón, 2003). En la presente investigación nos basaremos en la clasificación de Smith (2006), la que a su vez proviene de la de Crowson (1955) y la de Lawrence y Newton (1995), por ser esta clasificación la más apoyada actualmente, sin que esto quiera decir, por supuesto, que ha terminado la polémica sobre la clasificación taxonómica de estos grupos.

En la clasificación de Smith (2006), la familia Scarabaeidae Latreille, 1802 agrupa a 16 subfamilias existentes, una de las cuales es Melolonthinae Samouelle, 1819 la cual representa el grupo más grande de los Scarabaeidae, con casi 800 géneros y 12,000 especies a nivel mundial, y 122 géneros con casi 2,700 especies en América (Evans, 2003). Sus taxa poseen una distribución cosmopolita. En estado adulto las especies de este grupo se alimentan de hojas y brotes, y en estado larvario de raíces y/o materia orgánica presente en el suelo. Algunos géneros tienen importancia económica, ya que consumen las raíces, el follaje o las flores de varios cultivos agrícolas (Morón, 2004).

La clasificación tribal actual de los Melolonthinae permanece sin un sustento filogenético (Smith y Evans, 2005)**,** además de que se encuentra en un estado elevado de confusión dada la falta de definición y delimitación taxonómica, así como el empleo inconsistente de caracteres para lograrlo (Hardy, 1978; Ratcliffe, 1991). Otra problemática en este contexto se relaciona con la amplia distribución de estos grupos y que por tanto las tendencias clasificatorias tanto en el viejo continente como en América siguen criterios taxonómicos distintos. A nivel global se consideran 28 tribus (Smith, 2006), aunque no se ha realizado un estudio cladístico profundo de todos estos grupos que avale dicha clasificación (Lacroix, 2000; Coca-Abia, 2007). Los primeros intentos de clasificar a los Melolonthinae fueron basados primordialmente en taxa distribuidos en el Viejo Mundo. En 1856 Lacordaire presentó su reconocida clasificación, en la cual caracterizó a tribus, subtribus y otras agrupaciones, incluyendo ya a los géneros descritos del Nuevo Mundo. Posteriormente, LeConte (1856) reconoció para Estados Unidos 11 tribus dentro de la familia "Melolonthidae". Harold (1869) fusiona las tribus propuestas por LeConte en dos únicas tribus dentro de la familia Scarabaeidae, mientras que en el catálogo mundial de Dalla Torre (1912; 1913) se enlistaron y catalogaron todos estos grupos. Con el tiempo el desorden taxonómic**o** se incrementó con la adición de cientos de géneros y especies a estos grupos**,** con el trabajo taxonómico de varios autores de distintas regiones.

Se han realizado muy pocos estudios filogenéticos con los grupos de Melolonthinae, todos ellos basados en caracteres morfológicos de adultos, como el realizado por Ahrens (2006) en el cual analiza la posición taxonómica y las relaciones filogenéticas de la tribu Sericini con respecto a otros linajes de los grupos fitófagos de Scarabaeidae; Katovich (2008) realiza una revisión filogenética de los géneros de la tribu Macrodactylini. Otro trabajo de esta naturaleza aborda las relaciones filogenéticas propuestas para la tribu Hopliini, la cual fue considerada a elevarse a rango de subfamilia en el contexto de otros grupos de la misma jerarquía taxonómica dentro de los Scarabaeidae fitófagos (Carrillo-Ruiz y Morón, 2006), así como los trabajos de Sanmartín y Martin-Piera (2003) que tratan la filogenia de los Pachydeminae paleárticos; y Coca-Abia (2007) que propone algunas relaciones filogenéticas para las tribus más relacionadas con Melolonthini. Sin embargo, la mayoría de las tribus no han sido sujetas de estudios filogenéticos, siendo fundamental la realización de este tipo de análisis para entender las relaciones histórico-evolutivas de estos grupos, lo que permitirá proponer clasificaciones más naturales, esto es que reflejen sus relaciones filogenéticas.

La tribu Diplotaxini Kirby, 1837 a pesar de ser un grupo numeroso en especies y con amplia distribución (Fig. 1), no se ha estudiado ampliamente y a profundidad; esta tribu se compone de ocho géneros y 325 especies en América (Smith y Evans 2005; Smith y Ruiz-Manzanos, 2010) (Cuadro 1, Fig. 1) y 10 géneros con 420 especies descritas en el Viejo Mundo (Bezdek, 2004) (Cuadro 2, Fig. 1). A la fecha no se ha probado que este grupo ni sus géneros sean monofiléticos, y tampoco se cuenta con trabajos taxonómicos que comparen a los géneros tanto de América como del Viejo Mundo.

Históricamente la tribu Diplotaxini así como sus géneros actuales han enfrentado diversas modificaciones en su clasificación, número de taxa, así como en su jerarquía taxonómica. Esta tribu fue designada por Kirby en 1837, nominada como Diplotaxidae; a su vez LeConte (1861) incluye dentro de éste grupo únicamente cuatro géneros: *Orsonyx*, *Diazus*, *Diplotaxis* y *Alobus*. Erróneamente el género *Orsonyx* fue descrito basándose en un carácter sexual secundario del macho, siendo la hembra de este supuesto género un *Diplotaxis* típico. El género *Alobus* fue descrito mediante un espécimen único, probablemente anormal, el cual era casi idéntico a la actual especie *Diplotaxis harperi*. Mientras que el género *Diazus*, se describió con una única especie (*Diazus rudis*) basándose en caracteres únicos (9 artejos antenales y uñas tarsales simples), sin embargo de acuerdo con lo mencionado por Fall (1909) en su revisión del género, ésta especie pertenece a *Diplotaxis*, ya que existen algunas otras especies con 9 artejos antenales. Posteriormente, estos cuatro géneros fueron sinonimizados con *Diplotaxis* por Vaurie (1960). La tribu Diplotaxini tiene actualmente como sinónimos las subtribus Lyogenini (Lyogenitae) y Apogoniini (Apogonitae) propuestas por Blanchard (1851), cuyo status fue cambiado, en parte, a subtribu Diplotaxina (Morón *et al*, 1997) dentro de la tribu Melolonthini. Blanchard (1851) en su catálogo incluye a los Apogoniini (Apogonitae) como un grupo de la subfamilia Rutelinae, posteriormente Lacordaire (1856) coloca a los géneros *Apogonia* y *Empecta* dentro de Diplotaxini, clasificación que se mantiene en la actualidad.

Por su parte el género *Lyogenis* es propuesto en 1830 por Guérin-Menéville denominando como tipo a la especie *Lyogenis castaneus*, sin embargo antes de que Guérin asignara dicha especie, en 1822 Escholtz ya había proporcionado una diagnosis taxonómica de esta especie nombrándola *Melolontha palpalis* quedando así como la especie tipo del género *Lyogenis palpalis* Escholtz (Gutiérrez, 1951). Bates (1886) menciona que el género *Lyogenis* representa el punto de conexión entre Diplotaxini y Macrodactylini; este autor también indica

que *Lyogenis* se encuentra estrechamente relacionado con *Diplotaxis* dado que son casi idénticos morfológicamente y considera que no existe razón por la cual separar estos dos géneros tan rigurosamente. Por mucho tiempo, desde su descripción, el género *Lyogenis* fue incluido dentro de la tribu Macrodactylini, sin embargo Evans (2003) finalmente lo coloca dentro de la tribu Diplotaxini, junto con otros cuatro géneros: *Homolyogenis* Gutiérrez, *Homalochilus* Blanchard, *Pachrodema* Blanchard y *Pacuvia* Curtis.

En el Viejo Mundo, la historia con los géneros de Diplotaxini ha sido a su vez un poco accidentada, según lo que menciona Bézdek (2004), esta tribu a pesar de ser numerosa en géneros y especies en gran parte de las zonas tropicales africanas y asiáticas, existe poco conocimiento acerca de sus taxa. El género *Apogonia* Kirby representa el grupo más especioso de Diplotaxini del viejo mundo, con aproximadamente 350 especies ampliamente distribuidas. Dada la amplia distribución de los géneros de Diplotaxini del viejo mundo, el tratamiento taxonómico y cladístico a nivel específico y genérico ha sido relativamente escaso y esporádico la mayoría de ellos realizados principalmente en taxa de África continental. Kolbe (1899) establece tres subgéneros para el género *Apogonia: Catagonia, Ceratogonia* y *Metagonia,* posteriormente Arrow en la publicación de Scott (1940) sinonimiza al subgénero *Catagonia* con el género *Dichecephala* Brenske, 1895. Siete años después el género *Rinchogonia* es acuñado por Arrow (1902). Subsecuentemente, la clasificación a nivel genérico de Diplotaxini del viejo mundo fue cambiando y se fueron agregando más géneros y especies al grupo; Burgeon (1945) eleva a rango genérico a los subgéneros *Ceratogonia, Dichecephala. Metagonia y Rhynchogonia*. Lacroix (1989) realiza la revisión de tres géneros endémicos de Madagascar (*Clypeasta* Fairmaire, *Empecta* Erichson, and *Empectoides* Dewailly); mientras que en el trabajo de este mismo autor (2002), se transfiere los géneros *Brachypholis* Brenske y ~~a~~ *Epipholis* Moser de la tribu Leucopholini Burmeister a Diplotaxini, y a su vez describe el nuevo género *Tanzanipholis* (Bezdek, 2004).

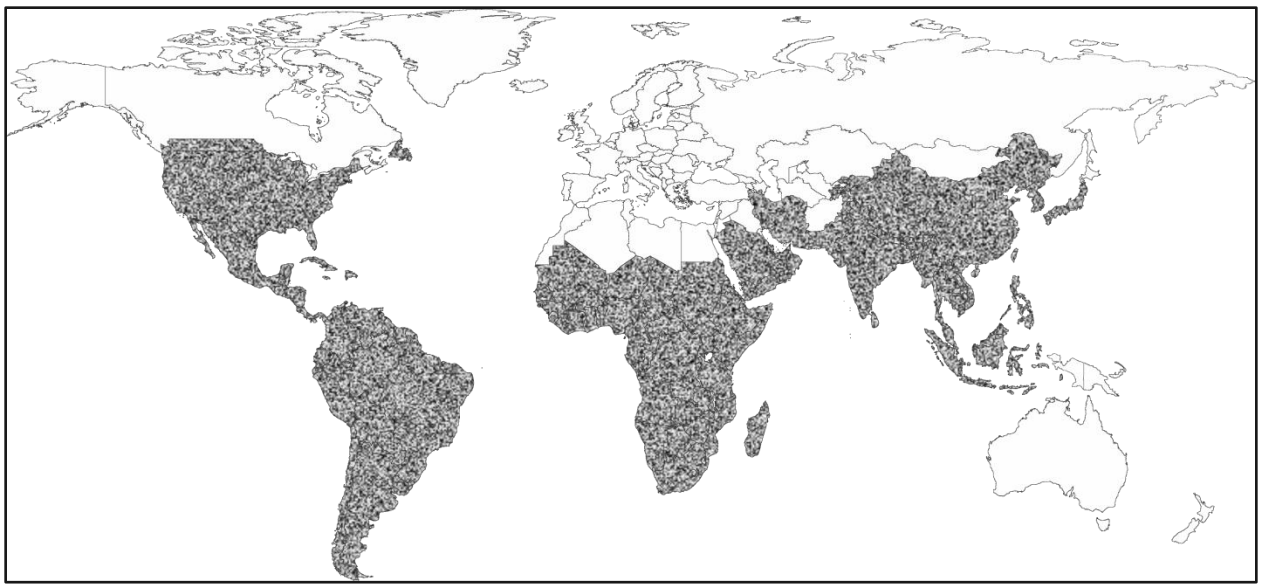


Figura 1. Distribución de la tribu Diplotaxini a nivel mundial. Las áreas punteadas representan las zonas de distribución.

El género *Diplotaxis* fue descrito por Kirby (1837) designando a *tristis* como la única especie del género. Posteriormente varios autores comenzaron incluir más y más especies, y es hasta la revisión realizada por Vaurie (1958; 1960) que éste género alcanza las 220 especies repartidas en 38 grupos, además de siete especies no agrupadas. Actualmente *Diplotaxis* incluye 241 especies, las cuales presentan una distribución Neotropical y Neártica, la mayor parte de sus especies distribuidas en México (ca. 180 spp.) y el suroeste de Estados Unidos, en Guatemala se presentan 20 especies y en su límite de distribución, Panamá, sólo dos (Delgado, 2001; 2011). Este género representa aproximadamente el 72% de todas las especies de la tribu en América y el 31% de todas las especies de Diplotaxini, superado únicamente por el género *Apogonia* Kirby (ca. 350 spp.). La agrupación de especies de *Diplotaxis* propuesta por Vaurie fue basada en algunos caracteres compartidos entre las especies, sin embargo el número de especies por grupo es heterogéneo (Fig. 2), donde los grupos Trapezifera, Frondicola y Brevicollis-Haydeni son los más especiosos (48, 27 y 26 spp respectivamente) representando el 43.5 % del total de las especies del género; el resto de los grupos presentan números de especies variables; 11 de los grupos (4.7%) son monotípicos y el resto (51.8%) poseen de 2 a 13 spp únicamente. El tamaño de sus especies varía de 6 a 14 mm de longitud, de color pardo rojizo a negro, no presentan un dimorfismo sexual muy marcado, son de hábitos nocturnos o crepusculares y son exclusivamente

fitófagas, alimentándose de distintas plantas herbáceas y arbustivas, aunque no se consideran plagas de cultivos de importancia económica (Vaurie, 1958).

Cuadro 1. Géneros de Diplotaxini de América

Género	**Distribución**	**No. spp.**
Diplotaxis Kirby, 1837	Canadá a Panamá	232
Homalochilus Blanchard, 1851	Argentina	2
HomoLyogenis Gutiérrez, 1952	Brasil	1
Lyogenis Guérin-Méneville, 1831	México a Sudamérica	77
Pachrodema Banchard, 1851	Argentina y Chile	9
Pacuvia Curtis, 1844	Chile	2
Pseudodiplotaxis Nonfried, 1894	Brasil	1
PseudoLyogenis Moser, 1919	Argentina y Paraguay	1
8 géneros		325 spp.

Cuadro 2. Géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo

Género	**Distribución (Regiones)**	**No. spp.**
Apogonia Kirby, 1819	Principalmente Oriental y Etiópica	350
Brachypholis Brenske, 1898	Etiópica	2
Ceratogonia Kolbe, 1899	Etiópica	3
Clypeasta Fairmaire, 1904	Madagascar	9
Dichecephala Brenske, 1895	Etiópica	11

Empecta Erichson, 1847	Madagascar	29
Empectoides Dewailly, 1950	Madagascar	3
Epipholis Moser, 1917	Etiópica	1
Idiapogonia Arrow, 1916	Oriental	1
Metagonia Kolbe, 1899	Etiópica	10
Rhynchogonia Arrow, 1902	Etiópica	2
Tanzanipholis Lacroix, 2002	Etiópica	1
12 géneros		420 spp.

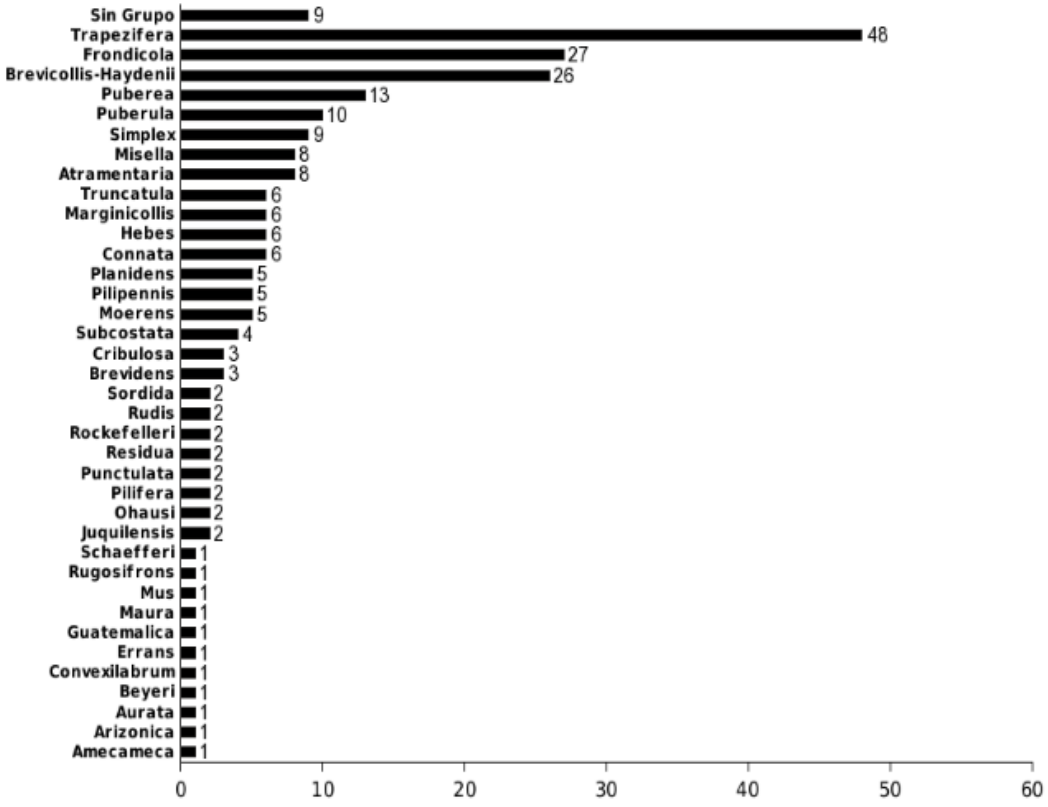


Figura 2. Grupos de especies del género *Diplotaxis* Kirby. El eje de las *x* indica el número de especies.

2. Objetivos

General

Realizar un análisis filogenético del género *Diplotaxis* y algunos géneros de la tribu Diplotaxini basado en caracteres morfológicos del estado adulto.

Particulares

1. Analizar si los géneros agrupados en la tribu Diplotaxini forman un grupo monofilético.
2. Analizar las relaciones filogenéticas de los grupos de especies del género Diplotaxis.
3. Proponer caracteres diagnósticos para los géneros de Dipotaxini analizados basándose en las sinapomorfías obtenidas.

3. Materiales y métodos

Aproximadamente 119 especímenes muertos, secos y montados en alfiler, pertenecientes a 47 especies, fueron examinados (Cuadro 3). Los especímenes examinados para el presente estudio provienen de las siguientes colecciones, ya fuesen a préstamo, donación o intercambio de ejemplares:

- Instituto de Ecología, A. C. (M. A. Morón)
- Colección Entomológica del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México (H. Brailovsky)
- Colección Entomológica de la Universidad Autónoma de Ciudad Juárez (A. De la Mora)
- Colección personal de Ales Bêzdek, Branišovská, República Checa.
- Oregon State Arthropod Collection (OSAC), Oregon, E. U., (Christopher J. Marshall).
- The Museum of Entomology FSCA (Gainesville), Gainesville, Florida, E.U. (Michael C. Thomas).
- Colección personal de Daniel Curoe, Palo Alto California, E. U.
- Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá, (Francóis Génier).
- Colección personal Leonardo Delgado, Ciudad de México.

Los caracteres morfológicos externos, así como la genitalia masculina de ejemplares adultos fueron examinados con un estereoscopio Carl Zeiss modelo Stemi SV6. Las piezas bucales así como la genitalia fueron disectados mediante métodos convencionales. Algunos ejemplares ya contaban con la genitalia masculina previamente disectada y montada en cartoncillo, mientras que a otros especímenes se les realizó la extracción del genital mediante el desprendimiento del abdomen el cual después de la obtención de la pieza se volvió a pegar al cuerpo del organismo. Para la obtención de las partes bucales los ejemplares se colocaron en una cámara húmeda para ablandar los músculos y poder extraer dichas piezas más fácilmente. Algunas de estas estructuras se mantuvieron en microviales, mientras que otras fueron pegadas a etiquetas de cartoncillo y colocadas en el mismo alfiler del ejemplar. Caracteres nuevos o no analizados en trabajos previos se esquematizaron mediante el empleo de fotografías sobre las cuales se realizaron dibujos digitales con la ayuda del software Corel Draw X5™.

Como se mencionó en la Introducción de este trabajo, la clasificación que se sigue aquí es la propuesta por Smith (2006), la que a su vez es modificada en parte de la de Crowson (1955) y la de Lawrence y Newton (1995).

Cuadro 3. Listado de ejemplares examinados en el presente trabajo. NT= Neotropical, NA= Neártica, PT= Paleotropical.

Tribu	**Género**	**Distribución**	**Especie / (especímenes analizados)**	**Posición**
Macrodactylini	*Macrodactylus* Dejean	NT,NA	*Macrodactylus nigripes* (4)	Gpo. Ext.
Melolonthini	*Phyllophaga (s. lato)* Harris	NT, NA	*Phyllophaga dasypoda* (6)	Gpo. Ext.
Diplotaxini	*Apogonia* Kirby *Dichecephala* Brenske *Ceratogonia* Kolbe *Lyogenis* Guérin-Méneville *Pachrodema* Blanchard	PT PT PT NT NT	*Apogonia ventralis* (4) *Dichecephala ovata* (4) *Ceratogonia bicornuta* (3) *Lyogenis palpalis* (4) *Pachrodema abnormis* (2)	Gpo.ext. Gpo. Ext. Gpo. Ext. Gpo. Ext. Gpo. Ext.
	Diplotaxis Kirby	NT, NA	*Diplotaxis aeromicans* (2) *Diplotaxis ambigua* (2) *Diplotaxis atramentaria* (2) *Diplotaxis aurata* (2) *Diplotaxis brevicollis* (2) *Diplotaxis brevidens* (2) *Diplotaxis carinifrons* (2) *Diplotaxis sórdida (2)* *Diplotaxis coenonychoides* (2)	Gpo. Int.

			Diplotaxis confusa (2) *Diplotaxis corbula* (2) *Diplotaxis cribriceps* (2) *Diplotaxis cribulosa* (3) *Diplotaxis denticeps* (2) *Diplotaxis hebes* (2) *Diplotaxis hirsuta* (3) *Diplotaxis juquilensis* (2) *Diplotaxis knausii* (3) *Diplotaxis marginicollis* (2) *Diplotaxis maura* (2) *Diplotaxis megapleura* (2) *Diplotaxis microchele* (2) *Diplotaxis microtichia* (3) *Diplotaxis misella* (3) *Diplotaxis ohausi* (2) *Diplotaxis pacata* (2) *Diplotaxis pilífera* (3) *Diplotaxis schaefferi* (2) *Diplotaxis simplex* (2) *Diplotaxis squamisetis* (2) *Diplotaxis subangulata* (2) *Diplotaxis subcostata* (3) *Diplotaxis tarascana* (2) *Diplotaxis tarsalis* (3) *Diplotaxis tenebrosa* (3) *Diplotaxis trapezifera* (4) *Diplotaxis tristis* (2) *Diplotaxis truncatula* (2) *Diplotaxis veracruzana* (2)	

			Diplotaxis xalapensis (3)	

3.1. *Selección de Taxa*

GRUPO EXTERNO: Según la literatura consultada, las relaciones filogenéticas entre las tribus de la subfamilia Melolonthinae no han sido analizadas en su conjunto, por tal motivo basándonos en previos análisis filogenéticos de los pocos grupos que han sido analizados, se decidió incluir como los grupos externos hipotéticamente más alejados del género *Diplotaxis* una especie de la tribu Macrodactylini (*Macrodactylus nigripes* Bates) y otra de la tribu Melolonthini (*Phyllophaga dasypoda* Bates). Carrillo-Ruiz y Morón (2006), colocan a Melolonthini como un linaje hermano de *Diplotaxis hirsuta* Vaurie y a Macrodactylini como un grupo más alejado, el análisis de Katovich (2008) señala que la tribu Diplotaxini es grupo hermano de Macrodactylini, mientras que Melolonthini se presenta como un linaje más alejado. Otro trabajo en el que se han evidenciado las estrechas relaciones de Diplotaxini con Melolonthini ha sido el de Coca-Abia (2007), en el cual, sin embargo, no fue incluida la tribu Macrodactylini ya que sólo involucró a una parte de los grupos considerados aquí como melolontinos.

Para los grupos externos más incluyentes, se decidió incluir a cinco géneros de la tribu Diplotaxini con mayor número de especies: dos géneros americanos, *Lyogenis* y *Pachrodema* y tres géneros del viejo mundo, *Apogonia, Dichecephala* y *Ceratogonia* (Cuadro 3).

GRUPO INTERNO: De las 241 especies descritas del género *Diplotaxis*, 40 fueron incluidas en el presente análisis, esta decisión fue tomada basándose en la variación morfológica observada entre las especies del género; se trató de cubrir la mayor parte de dicha variación incluyendo 35 especies representantes de 28 de los 38 grupos de especies propuestos por Vaurie (1958, 1960), además de cinco de las nueve especies no agrupadas (Cuadro 3).

3.2. *Análisis Filogenético*

Los caracteres morfológicos y sus estados obtenidos fueron incluidos en una matriz de caracteres, la cual fue construida en el programa Mesquite (Maddison and Maddison 2009) y analizada en el programa TNT versión 1.1 (Goloboff, et al. 2008). Los estados de caracter fueron discretizados y codificados como binarios (presencia-ausencia) o multiestado; los

caracteres multiestado fueron tratados como no ordenados y sin pesos establecidos *a priori*. El criterio de optimalidad empleado fue el de máxima parsimonia. Para la búsqueda de las topologías más parsimoniosas o los árboles más cortos inicialmente se realizó una búsqueda tradicional con 100 secuencias añadidas al azar (RAS por sus siglas en inglés), seguido de la permutación de ramas TBR (Tree Bisection Reconnection) y almacenando 10 árboles por réplica. Posteriormente, para refinar la búsqueda y analizar la mayor cantidad de re-arreglos posibles, así como obtener las topologías más óptimas, se realizó una búsqueda mediante el algoritmo de la nueva tecnología el cual incluye búsquedas sectoriales, el algoritmo de ratchet, "tree drifting" y "tree fusing". Asimismo, ya que el programa TNT no presenta la función directa para obtener las distintas medidas de ajuste o grados de homoplasia entre las topologías obtenidas (índices de consistencia y retención), los cladogramas obtenidos así como la matriz de caracteres fueron exportados al programa Winclada ver 1.89 (Nixon, 2002) bajo el programa Nona (Goloboff, 1999) y se obtuvieron dichos valores. Dentro de WinClada se realizaron las pruebas de soporte Bootstrap y Jackknife, y en el programa TNT, a su vez, se obtuvieron los valores de soporte de Bremer.

4. Resultados

4.1. ***Listado y análisis de caracteres.*** Como resultado de la observación comparativa de los especímenes adultos estudiados, de los 47 taxa analizados, se obtuvieron 97 caracteres morfológicos: un caracter del plano general del cuerpo; 25 de la cabeza (incluyendo piezas bucales); 18 de la región torácica (exceptuando las patas); 10 de la región abdominal; 35 caracteres de las patas (desde la coxa hasta las uñas tarsales) y 8 de la genitalia masculina. En el listado de los caracteres que a continuación se presenta se incluye su codificación, es decir los estados en que se presenta cada carácter, si resultaron caracteres informativos o no informativos, además, de los caracteres informativos se indican los valores de los índices de consistencia y de retención (IC, IR), y una discusión breve de cada uno de ellos.

Los caracteres que resultaron en sinapomorfías así como la matriz de caracteres obtenida se ilustran en el Apéndice I.

PLANO GENERAL CORPORAL

1. ***Proporción largo ancho del cuerpo:*** (0) menos de 2 veces más largo que ancho; (1) de 2 a 2.5 veces más largo que ancho; (2) más de 2.5 veces más largo que ancho.
   (IC=0.11, IR=0.25). *Macrodactylus nigripes* representa el único taxa del análisis con una distintiva diferencia entre la longitud del cuerpo con respecto a la anchura del mismo (estado 2). Según Fall (1909) uno de los caracteres diferenciales para separar los géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo con los de América es la relación de las proporciones largo-ancho del cuerpo, este autor menciona que los Diploaxini paleotropicales son de cuerpo “ovoide” mientras que los Diplotaxini Americanos presentan cuerpos más alargados. Sin embargo, dicho estado, aunque se presenta de manera constante en los géneros *Apogonia, Dichecephala y Ceratogonia*, algunas especies del género *Diplotaxis* presentan las mismas dimensiones (estado 0). A su vez los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* poseen cuerpos más alargados, pero estas proporciones son compartidas con otras especies de *Diplotaxis* (estado 1).

CABEZA (INCLUYENDO PIEZAS BUCALES)

2. ***Cabeza y pronoto en el mismo plano*****:** (0) no; (1) sí. (Caracter No Informativo).

3. ***Dimorfismo sexual en el clípeo:*** (0) ausente; (1) moderado; (2) acentuado. (IC=1, IR=1). El dimorfismo sexual en la forma del clípeo, presencia de proyecciones en el mismo, entre otros aspectos, es un rasgo constante en ciertos grupos de Scarabaeoidea. En el género *Diplotaxis* éste dimorfismo se presenta prácticamente ausente a excepción de la especie *Diplotaxis xalapensis*, en la cual los machos presentan un ligero dimorfismo en la forma y tamaño del clípeo, esto se presenta como un rasgo derivado autapomórfico para dicha especie, además se observa como un estado intermedio entre la ausencia de dicho dimorfismo sexual como es en el caso del resto de los taxa analizados (estado 0), a excepción del dimorfismo clipeal notablemente visible en los géneros *Dichecephala* y *Ceratogonia* (estado 2), sinapomorfía para el clado conformado por estas dos últimas UT's.
4. ***Canto ocular:*** (0) por debajo y paralelo al clípeo; (1) al mismo nivel y paralelo al clípeo; (2) por debajo y oblicuo con respecto al clípeo. (Caracter No Informativo).
5. ***Proporción ancho-largo del labro:*** (0) labro más de 5 veces más ancho que largo; (1) labro de 2.5 a 5 veces más ancho que largo; (2) labro menos de 2.5 veces más ancho que largo. (IC=0.4 IR=0). En *Macrodactylus nigripes* el labro es caracterizado por ser distintivamente muy ancho y corto (estado 0), mientras que en *Apogonia ventralis* así como en tres especies de *Diplotaxis* (*D. atramentaria*, *D. hirsuta y D. maura*) comparten el las proporciones ancho-largo del labro (estado 2). A su vez *Lyogenis*, *Pachrodema* y la mayoría de las especies de *Diplotaxis* sujetas al análisis (92%) poseen el labro con las mismas proporciones (estado 1).

6. ***Longitud del labro con respecto a la longitud de la cara inferior del clípeo en la línea media:*** (0) labro igual en longitud o menor que la cara inferior del clípeo; (1) labro hasta 1.9 veces más largo que la cara inferior del clípeo; (2) labro el doble o más de largo que la cara inferior del clípeo. (IC=0.1, IR=0.2). Éste caracter fue ampliamente utilizado por Vaurie (1960) en su revisión para diagnosticar algunos grupos de especies del género *Diplotaxis*, sin embargo la variación interespecífica es significativa según lo observado en el presente análisis. Estas proporciones se presentan heterogéneamente distribuidas en todos los géneros analizados.

7. ***Superficie anterior del labro:*** (0) cóncavo; (1) plano. (IC=0.5, IR=0.8). Los tres géneros representantes de la tribu Diplotaxini del Viejo Mundo analizadas comparten el rasgo del labro aplanado con tres especies del género *Diplotaxis* (*D. aeromicans, D. carinifrons y D. squamisetis*) (estado 1), mientras que el resto de los taxa analizados presentan un labro convexo con una variación en sus grados de convexidad (estado 0).

8. ***Margen anterior del labro:*** (0) recto; (1) arqueado. (Caracter no Informativo). La especie *Macrodactylus nigripes* posee un labro con el margen anterior recto, rasgo autapomórfico para dicho taxa (estado 0); mientras que el resto de los taxa presentan un labro con su margen anterior en forma de arco (estado 1).

9. ***Sutura separando el mentón del prementón:*** (0) bisinuada; (1) recta o ligeramente curva; (2) ausente. (Caracter no Informativo). Dentro de la tribu Diplotaxini existe poca variación respecto a la forma de la sutura que separa al mentón del prementón (estado 1). *Phyllophaga dasypoda* representa el taxón con una sutura distintiva con doble sinuación (estado 0); mientras que la especie *Macrodactylus nigripes* carece de tal sutura (estado 2)

10. ***Longitud del mentón en relación con el prementón:*** (0) hasta 3.5 veces más largo que el prementón; (1) más de 3.5 veces más largo que el prementón. (IC=1, IR=1). Un rasgo sinapomórfico del clado que incluye a los dos géneros representantes de la tribu Diplotaxini de Sudamérica (*Lyogenis* y *Pachrodema*). La longitud del mentón en estos dos géneros es significativamente mayor que la del prementón (estado 1). La variación de longitudes de dicha estructura se presenta variable en el resto de los taxa analizados (estado 0), aun así, significativamente menor que en los *Lyogenis* y *Pachrodema*.

11. ***Forma del borde anterior del prementón:*** (0) recto; (1) sinuado; (2) escotado; (3) ampliamente proyectado con escotadura central; (4) dentado medialmente. (IC=0.66, IR=0.5). Un caracter con estados variables, sin embargo esta variación resulta ser constante a nivel genérico; donde sólo algunas especies de *Diplotaxis* presentan estados únicos de este caracter. Éste rasgo no se había estudiado a fondo en el pasado, en el presente trabajo se encontró un cierto patrón de variación a nivel genérico dentro de los taxa analizados.

12. ***Disco del mentón:*** (0) con surco longitudinal; (1) sin surco longitudinal. (Caracter No Informativo).

13. ***Quilla o convexidad transversa del mentón:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

14. ***Mentón y submentón:*** (0) divididos por una sutura; (1) fusionados, sin sutura. (Caracter No Informativo).

15. ***Número de artejos antenales:*** (0) 10; (1) 9. (IC=0.5, IR=0). El número de antenómeros ha sido históricamente para algunos grupos de Coleoptera un caracter de importancia taxonómica y filogenética. Krell (1992) discute la morfogénesis antenal así como su fusión teratológica entre los Scarabaeidae, a su vez evalúa que tan práctico resulta el número de antenómeros como un caracter de valor filogenético (Ahrens, 2006). Dentro de la tribu Diplotaxini la variación en el número de artejos antenales entre 10 y 9 es heterogéneamente distribuido interespecíficamente en los distintos géneros del grupo. En el presente análisis únicamente *Macrodactylus nigripes* (grupo externo) y *Diplotaxis hebes* (grupo interno) presentan 9 artejos antenales, mientras que el resto de los taxa poseen 10 antenómeros.

16. ***Forma del último artejo del palpo maxilar:*** (0) ovalado; (1) ensanchado hacia el ápice. (Caracter No Informativo).

17. ***Superficie dorsal del último artejo del palpo maxilar:*** (0) liso; (1) con una impresión ovalada dorsal; (2) con surco lateral. (IC=0.11, IR=0.27). El grado de homoplasia presente para éste caracter es alto dado que la presencia, así como la forma de una impresión sobre la superficie del último palpómero maxilar se presentan con una variación distribuía heterogéneamente entre las especies de los géneros analizados.

18. ***Superficie ventral del palpiger de la maxila:*** (0) de convexa a plana; (1) cóncava. (Caracter No Informativo).

19. ***Número de dientes en la galea de la maxila:*** (0) 4 dientes enteros; (1) 3 dientes enteros y 2 bífidos; (2) 3 dientes enteros y 1 bífido; (3) 3 dientes enteros; (4) 2 dientes enteros y 1 bífido (5) 1 diente entero y 2 bífidos; (6) 1 diente entero y 1 bífido (7) 3 dientes bífidos. (IC=0.5, IR=0.41). El clado conformado por los géneros de Diplotaxini de América del Sur (*Lyogenis* y *Pachrodema*) se soporta por la presencia de 4 dientes enteros en la galea maxilar (estado 0). Sin embargo, la cantidad, disposición y posición de los dientes de la galea aunque puede ser un caracter importante filogenéticamente para la tribu Diplotaxini, se observó que existe una variación significativa de estados para éste caracter entre las especies de *Diplotaxis*, aproximadamente un 70% de las especies de éste género presentan un diente entero y dos dientes bífidos (estado 5), rasgo que comparten con la especie *Apogonia ventralis*.

20. ***Forma de la galea:*** (0) en forma de corona o pala; (1) bipectinada. (Caracter No Informativo).

21. ***Lacinia de la maxila:*** (0) muy reducida; (1) normal sin dientes; (2) normal con diente apical; (3) muy desarrollada con fuerte diente lateral. (IC=1, IR=1). El clado conformado por los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* se soporta claramente por la presencia de una lacinia maxilar con una forma típica de la tribu Diplotaxini (estado 1) pero con un diente apical bien desarrollado (estado 2). Mientras que en las especies del género *Diplotaxis* dicha estructura dentiforme no se encuentra presente, la lacinia solo se presenta como una estructura ligeramente esclerotizada. Este caracter se propone como un rasgo nuevo y distintivo para separar a los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* de *Diplotaxis* ya que en el análisis cladístico éste rasgo se presenta como sinapomórfico para el clado conformado por los Diplotaxini sudamericanos.

22. ***Espinas en lacinia:*** (0) ausentes; (1) presentes. (IC=1, IR=1). La presencia de espinas en la lacinia se presenta como una sinapomorfía para el género *Diplotaxis* (estado 1). El resto de los géneros de la tribu Diplotaxini así como los demás taxa incluidos presentan únicamente sedas finas en dicha estructura maxilar (estado 0). Éste caracter no se había empleado

anteriormente para distinguir taxonómicamente ni filogenéticamente a los taxa de la tribu Diplotaxini.

23. ***Cara dorsal del ápice del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha:*** (0) inerme; (1) con un diente redondeado; (2) con una quilla longitudinal; (3) con una quilla transversal dentada. (IC=1, IR=1). Son pocos los caracteres infromativos y útiles filogenéticamente para diagnosticar a los géneros de la tribu Diplotaxini. La presencia de una quilla longitudinal en la cara dorsal del lóbulo incisivo de la mandíbula (estado 2) representa una sinapomorfía para el clado de los Diplotaxini del viejo mundo (*Apogonia, Dichecephala y Ceratogonia*). Así como el estado anterior, la presencia de un diente redondeado en el ápice del lóbulo mandibular en cuestión (estado 1) se encuentra como un estado sinapomórfico para los géneros de Diplotaxini Americanos (*Lyogenis, Pachrodema y Diplotaxis*).

24. ***Cara ventral del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha:*** (0) cóncava; (1) casi plana. (Caracter No Informativo).

25. ***Par de quillas longitudinales de la cara ventral del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha:*** (0) las dos enteras; (1) una de ellas bifurcada. (IC=1, IR=1). La cara ventral del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha de los Diplotaxini analizados así como de los representantes de Macrodactylini y Melolonthini, presenta un par de quillas que van de la base hasta el ápice y se presentan homogéneamente enteras (estado 0), sin embargo en las especies representantes de los tres géneros Paleotropicales de la tribu Diplotaxini (*Apogonia, Dichecephala y Ceratogonia*), una de éstas quillas se observa bifurcada hacia la parte basal de dicha estructura (estado 1); estado sinapomórfico que sustenta el clado conformado por estas últimos tres géneros del Viejo Mundo.

REGIÓN TORÁCICA

26. ***Margen anterior del pronoto:*** (0) notablemente cóncavo; (1) ligeramente cóncavo; (2) recto; (3) bisinuado. (IC=0.17, IR=0.26). La forma del margen anterior del pronoto varía ampliamente a nivel interespecífico en el género *Diplotaxis*, dicha variación o clina va desde un margen notablemente cóncavo (estado 0), hasta un margen bisinuado (estado 3). Aun así

se observan en el resto de los géneros analizados un cierto patrón morfológico en la curvatura de éste margen pronotal, sin embargo dada la poca consistencia de este rasgo en las especies del género *Diplotaxis* se obtienen altos índices de homoplasia en el análisis cladístico.

27. ***Base del pronoto:*** (0) redondeada; (1) casi recta. (Caracter No Informativo)

28. ***Margen anterior del pronoto membranoso:*** (0) ausente; (1) presente. (IC=1, IR=1). Caracter sinapomórfico para Diplotaxini ya que todos los representantes de esta tribu incluidos en el presente análisis presentan consistentemente dicha membrana, mientras que los representantes de Melolonthini y Macrodactylini carecen de esta estructura. Kerry Katovich (2008) en su análisis filogenético emplea este caracter y observa que el taxón representante de la tribu Diplotaxini presenta dicha membrana en el margen del pronoto, mientras que se encuentra ausente en su representante de Melolonthini, además del hecho de que en los géneros de Macrodactylini la presencia de esta membrana se presenta de forma inconsistente, por tanto es difícil asumir un estado ancestral de éste rasgo a nivel tribal dentro de la subfamilia Melolonthinae. Históricamente algunos autores (LeConte, 1861; Fall, 1909) entre otros, han diagnosticado a *Diplotaxis* como a otros géneros de Diplotaxini utilizando la presencia de esta membrana como un rasgo compartido a nivel genérico.

29. ***Margen lateral del pronoto:*** (0) liso; (1) parcialmente crenado; (2) totalmente crenado. (IC=0.2, IR=0.33). Carrillo-Ruiz y Morón (2006) en su estudio cladístico de la subfamilia Hopliinae mencionan que la especie *Phyllophaga obsoleta* se presenta con el margen lateral del pronoto crenado, mientras que las dos especies de la tribu Diplotaxini incluidas en su análisis (*Lyogenis fuscus* y *Diplotaxis hirsuta*) poseen dicho margen entero o liso. Sin embargo, en nuestro análisis de caracteres observamos que la especie *Phyllophaga dasypoda* comparte esa crenación completa en el pronoto con 7 especies del género *Diplotaxis*. Además se observó que las especies *Lyogenis palpalis* y *Pachrodema abnormis* poseen un pronoto con un margen lateral parcialmente crenado, rasgo que comparte con la especie *Diplotaxis brevidens*, mientras que el resto de los taxa presentan dicho margen liso. Por tanto es difícil asumir el estado ancestral para éste caracter.

30. ***Borde lateral del pronoto:*** (0) completo; (1) incompleto. (Caracter No Informativo).

31. ***Borde posterior del pronoto:*** (0) liso; (1) denticulado. (IC=0.16, IR=0). Vaurie (1960), menciona en su revisión del género *Diplotaxis* que algunas especies de dicho género presentan un borde posterior pronotal denticulado. Sin embargo dada la poca consistencia de dichos estados y el alto grado de homoplasia, este caracter arroja poca información filogenética en el presente análisis.

32. ***Margen anterior del prosterno:*** (0) recto o cóncavo; (1) convexo. (Caracter No Informativo).

33. ***Proceso prosternal en machos:*** (0) corto y adyacente a las procoxas; (1) corto, estrecho y separado de las procoxas; (2) corto, ancho y separado de las procoxas; (3) largo y separado de las procoxas. (Caracter No Informativo).

34. ***Dimorfismo sexual en proceso prosternal:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

35. ***Región anterior de la propleura:*** (0) larga con el margen interno de cóncavo a ligeramente convexo; (1) larga con el margen interno proyectado anteriormente; (2) corta. (IC=1, IR=1). Las especies representantes de los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* poseen una característica convexidad a modo de proyección anterior en la propleura, justo detrás de los ojos (estado 1), representando un estado sinapomórfico para el clado conformado por estos dos géneros de Diplotaxini sudamericanos. En las especies del género *Diplotaxis* así como en el representante de la tribu Melolonthini (*Phyllophaga dasypoda*) este margen se encuentra cóncavo y ligeramente alargado, no así en *Macrodactylus nigripes* que posee un margen notablemente corto.

36. ***Separación de prosterno y propleura:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

37. ***Proceso mesosternal:*** (0) plano o cóncavo; (1) convexo. (Caracter No Informativo).

38. ***Línea transversa de sedas en el mesosterno:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

39. ***Borde del mesepimero y del mesepisterno a nivel del margen elitral:*** (0) angulado; (1) aplanado. (Caracter No Informativo).

40. ***Cubierta setífera del metasterno:*** (0) con sedas cortas; (1) con sedas largas; (2) con escamas. (IC=0.66, IR=0). La variación en longitud de las sedas metasternales en los taxa del presente análisis aunque poca, se presentó de forma poco consistente ya que únicamente dos taxa (*Phyllophaga dasypoda* y *Lyogenis palpalis*) presentaron sedas distintivamente largas (estado 1); mientras que en el resto generalmente se observan sedas poco densas y muy cortas. La especie *Diplotaxis pilífera* posee en la superficie metasternal escamas en vez de sedas, como el resto de las especies del género.

41. ***Impresiones metasternales:*** (0) ausentes; (1) presentes. (IC=0.5, IR=0). *Diplotaxis tenebrosa* comparte la ausencia de dichas impresiones con *Phyllophaga dasypoda*, hecho causal de su alto grado de homoplasia, sin embargo es dudoso dicho estado para la especie *D. tenebrosa* ya que los únicos ejemplares que se pudieron analizar son extremadamente antiguos y es posible que las impresiones en el metasterno hayan desaparecido por desgaste. A su vez el resto de las especies del género *Diplotaxis* poseen éstas distintivas impresiones en la parte central del metasterno, justo a cada lado de la sutura central.

42. ***Estrías elitrales:*** (0) presentes con puntuaciones; (1) presentes sin puntuaciones; (2) ausentes. (Caracter No Informativo). Aun cuando el presente caracter resultó ser no informativo para nuestro análisis, es de importancia señalar que las estrías formadas por puntuaciones en la superficie dorsal de los élitros es un caracter ampliamente utilizado por Vaurie (1960) para diagnosticar y clasificar sus grupos de especies del género *Diplotaxis*, ya que este caracter presenta variación interespecífica en densidad y tamaño de puntuaciones.

En todos los taxa de la tribu Diplotaxini incluidos en el presente análisis se observó la presencia de estrías elitrales formadas por puntuaciones, en *Macrodactylus nigripes* aunque si posee estrías en los élitros, estas no se encuentran formadas por puntuaciones sino por surcos relativamente profundos. Coca-Abia (2007), describe a la especie *Pachrodema abnormis* como una especie carente de estrías elitrales, en nuestro análisis de caracteres se detectó que dicha especie si posee estrías en los élitros formadas por puntuaciones y únicamente el taxón *Phyllophaga dasypoda* carece de dichas estrías, solo posee puntuaciones distribuidas de forma irregular en la superficie elitral.

43. ***Ángulos basales de los élitros:*** (0) redondeados, sin angulación; (1) formando ángulos obtusos o rectos. (Caracter No Informativo).

44. ***Margen externo elitral membranoso:*** (0) presente; (1) ausente. (IC=1, IR=1). La presencia de una membrana en la parte externa del margen elitral es un rasgo consistente en Diplotaxini, a excepción de las especies representantes de los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema*, los cuales carecen de ésta estructura, estado que se presenta como derivado (sinapomórfico) para el clado conformado por éstos géneros. Katovich (2008) incluye éste caracter en su análisis e indica que Diplotaxini (empleando como representante de la tribu al género *Diplotaxis*) presenta dicha membrana en el margen de los élitros, lo cual se contrapone con nuestros resultados ya que actualmente *Lyogenis* y *Pachrodema* pertenecen a la tribu Diplotaxini.

45. ***Base del escutelo:*** (0) descendiendo gradualmente hacia el pronoto; (1) cóncavo en el borde adyacente al pronoto. (IC=1, IR=1). La base del escutelo en varios aspectos ha sido utilizado como un caracter importante desde el punto de vista taxonómico y filogenético. Jameson (1997) emplea este caracter para su análisis filogenético de la subtribu Rutelina, así como Katovich (2008) lo utiliza para diagnosticar los géneros de la tribu Macrodactylini. En el presente análisis la presencia de una fuerte concavidad en la superficie anterior del escutelo inmediatamente detrás del pronoto (estado 1), representa un estado sinapomórfico para separar a los géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo del resto de los géneros de la tribu así

como los géneros representantes de Macrodactylini y Melolonthini, los cuales presentan un descenso gradual posterior-anterior de esta base escutelar (estado 0)

REGIÓN ABDOMINAL

46. ***Esternitos abdominales:*** (0) articulados; (1) fusionados en la parte media. (Caracter No Informativo). En nuestro análisis cladístico el presente caracter no presentó información filogenética contundente, sin embargo cabe señalar que mientras Carrillo-Ruíz y Morón (2006) en su análisis filogenético indican una sinapomorfía para el clado conformado por *Diplotaxis, Phyllophaga* y *Melolontha:* "esternitos abdominales fusionados en la parte media". Según nuestro análisis, para *Diplotaxis* y *Phyllophaga* estos caracteres se presentan con estados contrastantes siendo constante en *Diplotaxis* y en todos los representantes de Diplotaxini la presencia de procoxas cónicas y esternitos abdominales articulados.

47. ***5º esternito abdominal con un área membranosa apical:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

48. ***Longitud del cuarto y quinto esternitos abdominales:*** (0) quinto esternito abdominal más corto o hasta 1/6 más largo que el cuarto; (1) quinto esternito abdominal al menos 1/3 más largo que el cuarto. (Caracter No Informativo). La longitud del 4º esternito abdominal visible y el 5º esternito es notablemente mayor en *Macrodactylus nigripes* (estado 1), dicho caracter es empleado por Kerry Katovich (2008) para diagnosticar a los géneros de la tribu Macrodactylini. En el resto de los taxa de nuestro análisis la longitud del 4º esternito abdominal no sobrepasa más de un sexto de la longitud del 5º esternito (estado 0).

49. ***División del propigidio y del quinto esternito abdominal visible:*** (0) no dividido; (1) dividido. (IC=1, IR=1). Históricamente, la sutura que separa al propigidio y al quinto esternito abdominal ha sido un caracter de gran importancia taxonómica y filogenética para algunos grupos de Melolontinae; LeConte (1856) utiliza este caracter para diagnosticar taxonómicamente al género *Diplotaxis*, sin embargo como lo menciona Vaurie (1960) en la primera parte de su revisión del género *Diplotaxis*, éste no es un rasgo exclusivo del género, sino que lo comparte con otros géneros de la tribu Diplotaxini. Katovich (2008), emplea este

caracter para su análisis filogenético de la tribu Macrodactylini. En el presente análisis de caracteres, la especie *Macrodactylus nigripes* presenta una división parcial entre el propigidio y el quinto esternito abdominal, mientras que en *Phyllophaga dasypoda* estas dos estructuras se encuentran divididas por una sutura completa; a su vez todos los géneros analizados de la tribu Diplotaxini, carecen de dicha sutura. A nivel tribal Diplotaxini presenta consistentemente un propigidio fusionado al quinto esternito abdominal, estado sinapomórfico para proponer a este nivel un sustento válido para delimitar a Diplotaxini como un grupo monofilético.

50. ***Dimorfismo sexual en pigidio:*** (0) ausente o ligero; (1) marcado. (Caracter No Informativo).

51. ***Proporción largo ancho de pigidio en machos:*** (0) al menos 1/5 más ancho que largo; (1) casi tan ancho como largo; (2) más largo que ancho. (IC=0.13, IR=0.3). Un alto grado de homoplasia se presenta en las proporciones de largo-ancho del pigidio. *Macrodactylus nigripes* resultó como el único taxón con una notable diferencia entre dichas proporciones, ya que presenta un pigidio marcadamente más largo que ancho, en el resto de los taxa analizados tales proporciones resultaron ser heterogéneamente distribuidas, hecho que arrojó poca información filogenética para el presente análisis.

52. ***Posición del primer esternito abdominal:*** (0) completamente oblicuo con respecto a los restantes esternitos; (1) parcialmente oblicuo con respecto a los restantes esternitos. (IC=0.5, IR=0.5). La parte posterior de la metacoxa cubre parcialmente el primer esternito abdominal visible en todos los géneros analizados, dicho esternito se oblicua anteriormente y da la apariencia de “meterse” debajo de las placas metacoxales. En los géneros de Diplotaxini sudamericanos (*Lyogenis* y *Pachrodema*) así como en *Phyllophaga dasypoda* esta oblicuidad se da de una forma continua desde el borde posterior del esternito hasta su borde anterior (estado 0), no así en el resto de los taxa donde dicha depresión se presenta únicamente desde la parte media del esternito hacia la parte anterior (estado 1), presentándose incluso una angulación en dicha estructura.

53. ***Posición del sexto esternito abdominal visible:*** (0) parcial o completamente retraído debajo del 5o esternito; (1) completamente expuesto. (IC=1, IR=1). Varios autores (LeConte 1861; Fall 1909; Vaurie 1960) que han diagnosticado a la tribu Diplotaxini a nivel genérico coinciden con el hecho de que el sexto esternito abdominal visible se encuentra parcial o completamente oculto debajo del quinto esternito (estado 0). Este rasgo se presenta constante en todos los géneros de la tribu analizados, representando una sinapomorfía para la tribu Diplotaxini.

54. ***Ápice del 6º esternito abdominal visible:*** (0) entero; (1) emarginado. (IC=1, IR=1). El borde apical del 6º esternito abdominal visible presenta en los géneros (*Lyogenis* y *Pachrodema*) una emarginación distintiva ausente en el resto de los taxa incluidos en el presente análisis cladístico. Dicho rasgo (estado 1) se presenta como una sinapomorfía para el clado de los representantes de la tribu Diplotaxini de América del Sur (*Lyogenis* y *Pachrodema*) y se propone como un caracter significativo para establecer las relaciones filogenéticas de los géneros de la tribu Diplotaxini.

55. ***Dimorfismo sexual en el 6º esternito abdominal visible:*** (0) ausente o escaso; (1) marcado. (IC=1, IR=1). El sexto esternito abdominal visible resultó ser de manera consistente, escasamente o nada dimórfico sexualmente en los taxa representantes de la tribu Diplotaxini, lo cual representa un estado sinapomórfico, mientras que en los géneros externos más excluyentes (*Macrodactylus* y *Phyllophaga*) el dimorfismo sexual es notablemente marcado (estado 1).

APÉNDICES LOCOMOTORES (PATAS)

56. ***Procoxa con carina transversa completa:*** (0) no; (1) sí. (Caracter No Informativo).

57. ***Número de dientes en el borde externo de la protibia:*** (0) tres; (1) dos. (IC=0.33, IR=0.33). La presencia de protibias bidentadas se presenta como un estado compartido entre las especies *Macrodactylus nigripes, Dichecephala ovata, Ceratogonia bicornuta* y *Diplotaxis coenonychoides*, a este nivel no se puede establecer un estado ancestral para el número de dientes externos procoxales dado su alto grado de homoplasia.

58. ***Posición del espolón protibial en hembras:*** (0) en la mitad apical; (1) en la mitad basal; (2) ausente. (Caracter No Informativo).

59. ***Posición del espolón protibial en machos:*** (0) en el tercio apical de la protibia; (1) entre los 2/5 apicales y la mitad de la protibia; (2) ausente. (IC=0.66, IR=0.66). En los géneros americanos de Diplotaxini los machos presentan el espolón de la protibia en el tercio apical de la misma (estado 0), mientras que en *Phyllophaga, Apogonia y Dichecephala* esta estructura se encuentra más hacia la parte media de la tibia (estado 1). Los géneros *Macrodactylus y Ceratogonia* presentan un dimorfismo sexual en éste espolón ya que los machos carecen del mismo.

60. ***Espínulas en la cara ventral de la protibia:*** (0) ausentes; (1) presentes. (IC=0.33, IR=0.33). Únicamente cuatro especies del género *Diplotaxis* presentan espínulas en la cara ventral externa de las tibias anteriores (estado 1), aparentemente se puede tratar de sedas modificadas, ya que el resto de las especies presentan sedas de un espesor normal (estado 0).

61. ***Dentículos en la base de la protibia:*** (0) ausentes; (1) presentes: (IC=1, IR=1). Los géneros representantes de la tribu Diplotaxini paleotropicales dentro del presente análisis resultaron ser los únicos taxa con dentículos en el borde externo de la base de la protibia (estado 1), estado sinapomórfico para el clado conformado por dichos géneros.

62. ***Borde lateral y carina dorsal de la protibia:*** (0) no unidos; (1) unidos. (Caracter No Informativo).

63. ***Quilla continua sobre la cara anterior del profémur:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

64. ***Espolón protibial:*** (0) sin sedas; (1) con sedas. (Caracter No Informativo). La especie *Diplotaxis microtichia* presenta sedas en el espolón de la tibia anterior, dicho rasgo se presenta autapomórfico para dicha especie.

65. ***Ápice del profémur:*** (0) entero; (1) excavado anteroventralmente. (IC=1, IR=1). Los caracteres diferenciales para separar a los géneros de Diplotaxini sudamericanos (*Lyogenis* y *Pachrodema*) del género *Diplotaxis* son consistentes en el presente análisis y con un alto grado de homología. Vaurie (1960) señala algunos caracteres que marcan estas diferencias genéricas, a su vez logró clasificar dentro de *Diplotaxis* algunos taxa previamente posicionados en el género *Lyogenis* gracias a estos caracteres diagnósticos; sin embargo ella indica que es necesario darle un mejor tratamiento sistemático a este género. En nuestra exploración de caracteres se detectó una excavación o muesca redondeada en el borde apical de la tibia anterior (estado 1), dicha excavación permite el paso de una proyección en la parte apical de la protibia durante el movimiento de ésta. Éste estado es sinapomórfico para el clado conformado por *Lyogenis* y *Pachrodema*. En el resto de los taxa sujetos al análisis, el borde apical del profémur se presenta homogéneamente entero (estado 0).

66. ***Ápice del primer artejo tarsal en hembras:*** (0) por detrás o ligeramente sobrepasando el ápice de la protibia; (1) notablemente sobrepasando el ápice de la protibia. (IC=1, IR=1). En algunos grupos de Melolonthinae la modificación de los artejos tarsales en relación a la longitud y dilatación de los mismos ha sido ampliamente utilizado para diferenciar ciertos taxa a distintos niveles taxonómicos. Generalmente en los grupos de Melolonthinae que presentan esta modificación, se observa como un dimorfismo sexual donde los machos poseen protarsómeros dilatados y alargados, mientras que las hembras carecen de esta modificación. En el caso de los géneros de Diplotaxini de Sudamérica (*Lyogenis y Pachrodema*) el primer artejo tarsal en las hembras se presenta notablemente alargado sobrepasando fuertemente el ápice de la tibia anterior; estado sinapomórifico para el clado representado por estos dos géneros.

67. ***Forma del unguitractor protarsal:*** (0) dorsoventralmente ensanchado en la parte media; (1) dorsoventralmente aplanado en forma de placa. (IC=1, IR=1). El unguitractor de los tarsos anteriores es notablemente distinto entre los Diplotaxini y los representantes de las tribus Melolonthini y Macrodactylini. En los géneros de Diplotaxini se presenta ensanchado dorsoventramente (estado 0), estado sinapomórfico para el clado formado por todos los

géneros de la tribu, mientras que en *Macrodactylus nigripes* y en *Phyllophaga* dasypoda dicha estructura se encuentra aplanada en forma de placa (estado 1).

68. ***Margen interno del ápice de la protibia:*** (0) entero o liso; (1) denticulado con sedas; (2) denticulado con espinas. (IC=1, IR=1). A nivel genérico, los caracteres filogenéticamente informativos que separan a *Diplotaxis* del resto de los géneros del presente análisis son pocos, sin embargo el margen interno apical de las tibias anteriores en nuestro grupo interno presenta unas excavaciones que forman una dentición marcada con la presencia de espinas, posiblemente sedas modificadas (estado 2), estado sinapomórfico para el clado conformado por el género *Diplotaxis*. En *Phyllophaga dasypoda* dicha dentición se encuentra presente, aun así carente de espinas, en su lugar se encuentran sedas largas (estado 1). En el resto de los taxa dicho margen interno se presenta de liso sin denticiones (estado 0).

69. ***Dimorfismo sexual en profémur:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

70. ***Separación de las mesocoxas:*** (0) estrecha; (1) ancha. (Caracter No Informativo).

71. ***Posición del espolón más grande de la mesotibia en hembras:*** (0) situado internamente; (1) situado externamente. (Caracter No Informativo).

72. ***Espinas en la región central del ápice de la mesotibia:*** (0) de distinto tamaño y grosor; (1) del mismo tamaño y grosor. (IC=1, IR=1). El tamaño, forma, posición y disposición de las espinas apicales de las tibias mesotorácicas son caracteres ampliamente utilizados para diagnosticar taxonómica y filogenéticamente a diversos grupos de Scarabaeoidea. (Ahrens 2006) emplea caracteres que incluyen estas estructuras en su análisis filogenético de la tribu Sericini. En el clado conformado por los géneros de Diplotaxini americanos, se expresan dichas espinas homogéneas en longitud y grosor (estado 1), estado sinapomórfico para los Diplotaxini americanos (*Diplotaxis, Lyogenis* y *Pachrodema*), mientras que en el resto de los taxa analizados existe una diferencia evidente en estos dos atributos de las espinas apicales de la mesotibia (estado 0).

73. ***Quillas longitudinales de la mesotibia:*** (0) ausentes; (1) presentes. (IC=1, IR=1). Las tibias medias de los Diplotaxini americanos poseen la característica de dar la apariencia semicilíndrica, ya que no poseen estructuras ni modificaciones anguladas en su longitud como carinas o quillas (estado 0), mientras que en los géneros Paleotropicales de la tribu, se observan consistentemente dos quillas longitudinales que van desde la base hasta el ápice (estado 1), esta presencia de quillas representa una sinapomorfía para el clado de los géneros representantes de Diplotaxini del Viejo Mundo.

74. ***Número de carinas transversas de las mesotibias:*** (0) dos carinas; (1) una carina; (2) sin carinas. (IC=1, IR=1). Kerry Katovich (2008) indica en su análisis filogenético de la tribu Macrodactylini que tanto las tribus Diplotaxini y Melolonthini presentan una sola carina transversa en las tibias mesotorácicas, sin embargo según nuestro análisis de caracteres los géneros *Apogonia*, *Ceratogonia* y *Dchecephala* representantes de Diplotaxini del Viejo Mundo resultaron ser los únicos géneros de la tribu unicarinados en las mesotibias, (estado 1), estado sinapomórfico para el clado conformado por éstos tres géneros paleotropicales; mientras que los géneros americanos de Diplotaxini así como el representante de Melolonthini (*Phyllophaga dasypoda*) presentan dos carinas en las tibias medias (estado 0).

75. ***Espolones mesotibiales en hembras:*** (0) contiguos; (1) separados. (IC=1, IR=1). En las hembras de los géneros sudamericanos de Diplotaxini (*Lyogenis* y *Pachrodema*) los espolones de las tibias medias se encuentran ampliamente separados entre sí, permitiendo el paso libre de los tarsómeros (estado 1), este rasgo se presenta como sinapomórfico para el clado conformado por estos dos géneros neotropicales. Éste caracter aparentemente ha sido poco explorado y cabe resaltar que es evidente la característica separación de estos escleritos y su potencial aporte para diagnosticar filogenéticamente a los Diplotaxini.

76. ***Dimorfismo sexual en espolones mesotibiales:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo). La especie *Diplotaxis pilífera* presenta en los machos una ausencia de los espolones de la mesotibia, estado autapomórfico para dicha especie.

77. ***Dimorfismo sexual en engrosamiento de pro y mesotarsos:*** (0) ausente; (1) presente. (IC=0.2, IR=0.33). El engrosamiento o dilatación de los tarsómeros medios y anteriores es un caracter ampliamente utilizado para separar taxa de Diplotaxini a nivel genérico en interespecífico. Diversos autores (Gutiérrez 1951; Vaurie 1960; Bezdek 2004) han diagnosticado a algunos grupos de la tribu en base a este caracter; desafortunadamente la poca consistencia de éste y el alto grado de homoplasia del mismo, no arroja información filogenética suficiente para nuestro análisis.

78. ***Dimorfismo sexual en engrosamiento de metatarsos:*** (0) ausente; (1) presente. (IC=1, IR=1). La presencia de una marcada dilatación en los tarsómeros metatarsales (estado 1) se resuelve como un estado de caracter consistente en los géneros *Ceratogonia y Dichecephala*, estado sinapomórfico para estos representantes del grupo hermano del género *Apogonia*.

79. ***Extremo basal de la metacoxa adyacente al metatrocánter:*** (0) emarginado y no prolongado; (1) emarginado y prolongado; (2) excavado. (IC=1, IR=1). El margen posterior basal de la metacoxa el cual se articula con el metatrocánter presenta una variación significativa entre los Diplotaxini y los grupos externos a la tribu. (Ahrens 2006) en su análisis filogenético a nivel genérico de la tribu Sericini, emplea este caracter para diferenciar a sus taxa analizados, a su vez Patricia Vaurie (1960) en su revisión del género *Diplotaxis* menciona que uno de los caracteres diferenciales para separar al género *Lyogenis* de *Diplotaxis* es la presencia de dicho extremo basal metacoxal extendido posteriormente en el género sudamericano *Lyogenis* (estado 1). Según nuestro análisis tanto *Diplotaxis* como *Phyllophaga* presentan dicha extremo metacoxal sin prolongación evidente (estado 0). Mientras que en *Macrodactylus nigripes* esta estructura presenta una excavación en la metacoxa adyacente al trocánter (estado 2). En los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* éste extremo de las coxas posteriores se encuentra fuertemente extendido o proyectado posteriormente.

80. ***Dimorfismo sexual en carinas transversales de las metatibias:*** (0) ausente; (1) presente: (Caracter No Informativo).

81. ***Número de carinas transversas en las metatibias:*** (0) sin carinas; (1) una carina; (2) dos carinas. (IC=1, IR=1). Las carinas presentes en la superficie externa de las tibias metatorácicas se presentan de forma consistente en sus distintos estados dentro de los géneros representantes de los clados resultantes en el presente análisis. En los géneros Paleotropicales de Diplotaxini (*Apogonia*, *Dichecephala y Ceratogonia*) se observó una sola carina metatibial transversa en todos los ejemplares analizados (estado 1), estado sinapomórfico para dicho grupo, mientras que en los géneros representantes de Diplotaxini de América, así como en la especie *Phyllophaga dasypoda* se observaron dos carinas en dicha estructura (estado 2). Coca-Abia (2007) indica en su trabajo sobre la filogenia de la subfamilia Melolonthinae que la especie *Diplotaxis tristis* no presenta carina transversa en las metatibias, sin embargo nuestro análisis de caracteres muestra que esta especie así como el resto de las especies del género presentan dos carinas metatibiales transversas.

82. ***Dos carinas longitudinales en la superficie interna de las metatibias:*** (0) ausentes; (1) presentes. (IC=1, IR=1). La presencia de un par de carinas desde la base hasta el ápice en la cara interna de las tibias posteriores es un estado sinapomórfico para el clado conformado por los género Paleotropicales de Diplotaxini analizados: *Apogonia*, *Dichecephala y Ceratogonia* (estado 1), mientras que en el resto de los taxa dicha superficie metatibial se presenta sin carinas visibles (estado 0). La presencia de estas carinas longitudinales en los géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo se puede establecer como un estado importante para diagnosticar filogenéticamente a los Diplotaxini.

83. ***Dimorfismo sexual en espolones metatibiales:*** (0) ausente; (1) presente. (Caracter No Informativo).

84. ***Articulación de los dos espolones y tarsos de las metatibias:*** (0) cada uno en cavidades independientes; (1) espolones en una cavidad y tarsos en otra cavidad; (2) en una misma cavidad con espolones contiguos; (3) en una en una misma cavidad con espolones separados. (IC=1, IR=1). El presente caracter presenta importancia filogenética en diversos grupos de Scarabaeidae, varios autores lo han empleado para analizar algunas de las tribus de la subfamilia Melolonthinae. Dirk Ahrens (2006) en su análisis de los Sericini, lo utiliza para

diagnosticar la tribu a nivel genérico, a su vez Katovich (2008) diagnostica a los géneros de Macrodactylini utilizando este caracter en su análisis; este autor indica que sus taxa representantes de la tribu Diplotaxini y de Melolonthini presentan los espolones metatibiales contiguos y en un mismo nivel, sin embargo nuestro análisis de caracteres indican que en los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* éstos espolones articulados en una misma cavidad se encuentran notablemente separados entre sí (estado 3), estado sinapomórfico para el clado representado por éstos géneros, mientras que en *Phyllophaga dasypoda* estas estructuras aunque contiguas se encuentran en cavidades articulares independientes (estado 0). En el género *Diplotaxis* y los géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo se observan dichos espolones contiguos y en la misma cavidad articular que el primer metatarsómero (estado 1).

85. ***Superficie de la metacoxa:*** (0) ligeramente convexa o plana; (1) cóncava. (Caracter No Informativo).

86. ***Anillo de sedas blancas en la base de los metatarsómeros:*** (0) ausentes; (1) presentes. (Caracter No Informativo).

87. ***Uñas de los tres pares de patas en los machos:*** (0) los tres pares de patas con uñas de forma similar; (1) el primer par de patas con uñas distintas a las de los dos pares posteriores. (Caracter No Informativo).

88. ***Forma de las uñas en las hembras:*** (0) claramente dentadas; (1) hendidas o bífidas; (2) enteras. (IC=0.5, IR=0). Dentro de los grupos de especies del género *Diplotaxis* propuestos por Patricia Vaurie (1960) existe algunos grupos que característicamente poseen especies con uñas claramente dentadas (estado 0), a su vez la especie *Phyllophaga dasypoda* presenta también éste diente ungueal, sin embargo es difícil establecer si dichos dientes son homólogos en estos grupos dada el alto grado de homoplasia que resultó en nuestro análisis cladístico.

89. ***Escotadura apical de las uñas en las hembras:*** (0) extendiéndose más allá del tercio apical; (1) extendiéndose hasta el tercio apical. (Caracter No Informativo).

GENITAL MASCULINO

90. ***Simetría de los parámeros del genital masculino:*** (0) asimétricos; (1) con simetría bilateral. (Caracter No Informativo). Patricia Vaurie (1960) en su revisión del género *Diplotaxis* indica que uno de los diferenciales para separar el género *Apogonia* de *Diplotaxis* es la presencia de parámeros genitales masculinos irregulares o asimétricos (estado 0). En el presente análisis el género *Apogonia* resultó ser el único taxón analizado con dicho estado de caracter, lo cual se presenta como una autapomorfía para éste Diplotaxini Paleotropical.

91. ***Ápice de los parámeros del genital masculino:*** (0) separados; (1) fusionados. (Caracter No Informativo). Los parámeros o lóbulos laterales del genital masculino en *Phyllophaga dasypoda* se observan claramente fusionados en su región apical, no así el resto de los taxa analizados que presentan dichas estructuras separadas entre sí en el ápice.

92. ***Parámeros del genital masculino en vista frontal:*** (0) alargados y no paralelos; (1) alargados y paralelos sin procesos laterales; (2) alargados y paralelos en forma de flecha; (3) cortos y en forma de anillo; (4) cortos y ensanchados. (IC=0.8, IR=0.75). Vaurie (1960) emplea a los parámeros genitales como caracteres diagnósticos para diferenciar taxonómicamente a sus grupos de especies del género *Diplotaxis*. Según lo observado en el presente estudio cada género analizado posee una morfología característica de los parámeros del genital masculino en vista frontal. Los individuos de las especies *Macrodactylus nigripes* y *Phyllophaga dasypoda* en su genital masculino presentan unos parámeros cortos en forma de anillo separados entre sí en su parte apical (estado 3). En los géneros de Diplotaxini las diferencias de dichas estructuras es notable, observándose en el género *Apogonia* unos parámeros visiblemente asimétricos y con un aspecto piramidal irregular, mientras que en los géneros *Dichecephala y Ceratogonia* sus parámeros genitales son cortos y ensanchados hacia el ápice. En los géneros Americanos de Diplotaxini los parámeros genitales presentan una morfología en general similar, sin embargo en *Lyogenis* y *Pachrodema* se observan

estas estructuras con procesos apicales agudos que le dan una apariencia de “flecha” (estado 2), mientras que en las especies de *Diplotaxis* analizadas no se presentan éstos procesos a excepción de la especie *Diplotaxis juquilensis* que si los posee.

93. ***Estrangulación dorsolateral de la pieza basal del genital masculino:*** (0) ausente; (1) ligera. (IC=1, IR=1). La falobase o pieza basal del genital masculino en diversos aspectos es un caracter importante para diferenciar los grupos de Melolonthinae; en los últimos años, diversos autores (Sanmartín and MARTÍN PIERA 2003; Ahrens 2006; Coca-Abia 2007) han empleado ésta estructura para establecer las relaciones filogenéticas de algunos grupos a nivel supragenérico de la subfamilia Melolonthinae. En los géneros de Diplotaxini las diferencias en dicha estructura son poco marcadas, sin embargo todos las unidades terminales de la tribu analizadas en el presente estudio carecen de una estrangulación que va de lado a lado en la cara dorsal de la pieza basal del genital masculino (estado 0), a diferencia de los dos grupos externos a Diplotaxini (*Macrodactylus* y *Phyllophaga*) que si poseen dicha estrangulación (estado 1).

94. ***Saco interno del genital masculino:*** (0) membranoso y no ornamentado; (1) visiblemente esclerotizado y ornamentado. (Caracter No Informativo).

95. ***Pieza basal del genital masculino:*** (0) cóncava; (1) con gibosidades; (2) igualmente convexo. (Caracter No Informativo).

96. ***Región ventral de la pieza basal del genital masculino:*** (0) membranosa; (1) parcialmente esclerosada. (Caracter No Informativo).

97. ***Base de los parámeros:*** (0) dividida trasversalmente; (1) entera. (Caracter No Informativo). La base de los parámeros en *Apogonia ventralis* presenta una surco característico que divide en dos sublóbulos a cada uno de ellos. Estado autapomórfico para ésta especie de Diplotaxini Paleotropical.

4.2. *Relaciones genéricas de Diplotaxis y géneros hermanos de Diplotaxini*

En el presente análisis cladístico, se obtuvieron 41 árboles igualmente parsimoniosos de 199 pasos (IC=68, IR=71). Se obtuvo un árbol de consenso estricto de 251 pasos colapsando 29 nodos con bajo soporte o inconsistentes en los tres árboles iniciales (Fig. 3), este mismo árbol se presenta (Fig. 4) con su respectivo mapeo de caracteres. De los 97 caracteres analizados, 47 resultaron ser no informativos algunos por presentar un alto nivel de homoplasia y otros por resultar como autapomórficos.

5. Discusión

Las relaciones filogenéticas de los distintos géneros representantes de la tribu Diplotaxini no se habían establecido satisfactoriamente en el pasado, de hecho el presente análisis representa el primer tratamiento cladístico a nivel genérico de la tribu a profundidad. Como se describió en la Introducción del presente trabajo, la tribu Diplotaxini ha resultado, al igual que otras agrupaciones de la subfamilia Melolonthinae y de la misma superfamilia Scarabaeoidea, ser un grupo en el que se le han ido adicionando géneros con el único criterio de compartir unos cuantos caracteres. En este sentido, la tribu Diplotaxini, como actualmente conjuntada, carece de una diagnosis precisa, pero además se desconoce no sólo si los géneros que la integran realmente pertenecen a esta agrupación, sino también si hay otros grupos que están relacionados con estos taxa.

Con base en lo anterior, y ante la imposibilidad de realizar un estudio más incluyente que tomara en cuenta a la mayoría de las 28 tribus a nivel mundial de la subfamilia Melolonthinae, el presente trabajo fue planeado inicialmente para conocer las relaciones filogenéticas al interior del género *Diplotaxis*, sin embargo conforme avanzó el desarrollo del trabajo se comenzó a observar que esta tarea requeriría de un análisis más profundo, pero al mismo tiempo empezaron a revelarse ciertas relaciones con los géneros que se habían propuesto como grupos externos. De esta manera, se comenzó también a trabajar en la búsqueda de caracteres nuevos, i. e. caracteres que no habían sido utilizados previamente en la agrupación de estos taxa.

Es así que se obtuvo un árbol de consenso estricto (Figs. 3 y 4, ver Resultados), el que incluye las 42 especies del género *Diplotaxis* representantes de la mayoría de los grupos de especies de este género, cinco géneros de la tribu Diplotaxini (dos de América y tres del Viejo Mundo) y dos géneros de las tribus Melolonthini y Macrodactylini. En este árbol, se rescatan 6 clados principales:

Clado 1 (Tribu DIPOTAXINI). Conformado por los seis géneros incluidos de la tribu Diplotaxini según la actual clasificación (Figs. 3 y 4) y es soportado por valores de soporte Bremer de 3, Bootstrap de 93%, Jackknife de 96%, y por 6 sinapomorfías: la presencia de una membrana en el margen anterior del pronoto (Fig. 5), la ausencia de una sutura entre el propigidio y el quinto esternito abdominal (Fig. 6) , el sexto esternito abdominal visible parcial o completamente retraído debajo del quinto esternito (Fig. 7), un dimorfismo sexual escaso o ausente en el sexto esternito abdominal visible (Fig. 8), el unguitractor protarsal

dorsoventralmente ensanchado (Fig. 9) y por último la ausencia de una estrangulación dorsolateral de la pieza basal del genital masculino (Fig. 10).

Clado 2 (Subtribu APOGONINA). Incluye a los tres géneros representantes de la Tribu Diplotaxini del Viejo Mundo (*Apogonia, Dichecephala y Ceratogonia*) (Figs. 3 y 4), grupo hermano del clado de los Diplotaxini de América, el cual se soporta por valores de Bremer de 3, Bootstrap de 98%, Jackknife de 100%, y 7 sinapomorfías: la presencia de una quilla longitudinal bifurcada en la cara ventral del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha (Fig. 11), la base del escutelo cóncava en el borde adyacente al pronoto (Fig. 12), la presencia de dentículos en la base de la protibia (Fig. 13), mesotibias con quillas longitudinales (Fig. 14), mesotibias con una sola carina transversa (Fig. 15), metatibias unicarinadas transversalmente (Fig. 16) y la presencia de dos carinas longitudinales en la superficie interna de las metatibias (Fig. 17).

Clado 3. Representado por dos géneros de Diplotaxini del Viejo Mundo (*Ceratogonia y Dichecephala*), clado derivado del clado principal No. 2 (Subtribu Apogonina). Se presenta como un clado hermano del género *Apogonia* (Fig. 3 y 4), con valores de soporte Bremer de 2, Bootstrap 98%, Jackknife de 96% y soportado por dos sinapomorfías: la presencia de un marcado dimorfismo sexual en el clípeo (Fig. 18) y el dimorfismo sexual en la dilatación de los artejos tarsales de las patas metatorácicas (Fig. 19).

Clado 4 (Subtribu DIPLOTAXINA). Formado por los géneros de la tribu Diplotaxini de América (Fig. 3 y 4), se resuelve como el grupo hermano de los géneros representantes de Diplotaxini del Viejo Mundo; este clado presenta valores de soporte Bremer de 1, Bootstrap del 54%, Jackknife de 64% y soportado por 2 sinapomorfías: machos con espolones protibiales en el tercio apical de la protibia (Fig. 20) y la presencia de espinas en la región central del ápice de la mesotibia del mismo tamaño y grosor (Fig. 21).

Clado 5. Los géneros representantes de la tribu Diplotaxini de Sudamérica (*Lyogenis* y *Pachrodema*) (Fig. 3 y 4) conforman este clado hermano del género *Diplotaxis,* y presenta valores de Bremer de 3, Bootstrap del 100%, Jackknife del 100%, es soportado por 11 sinapomorfías: el mentón más de 3.5 veces más largo que el prementón (Fig. 22), la presencia de 4 dientes enteros en la galea de la maxila (Fig. 23), la lacinia maxilar con un diente apical (Fig. 24), la región anterior de la propleura larga con el margen interno proyectado anteriormente (Fig. 25), la ausencia de una membrana en el margen elitral externo, el ápice del sexto esternito abdominal visible claramente emarginado (Fig. 26), la presencia de una excavación en el ápice

del profémur (Fig. 27), las hembras con el ápice del primer artejo protarsal notablemente sobrepasando el ápice de la protibia (Fig. 28), las hembras con espolones mesotibiales separados entre sí (Fig. 29), el extremo basal de la metacoxa adyacente al metatrocánter emarginado y prolongado posteriormente (Fig. 30), así como metatarsómeros en una misma cavidad con espolones separados (Fig. 31)**.**

Clado 6. Incluye al género *Diplotaxis* y todas sus especies incluidas en el análisis (Fig. 3 y 4); este clado se soporta con valores de soporte Bremer de 1, Bootstrap de 54%, Jackknife 52% y dos sinapomorfías: presencia de espinas en la lacinia de la maxila y la presencia del margen interno de la protibia denticulado y con espinas.

Las relaciones filogenéticas a nivel interespecífico dentro del clado No. 6 conformado por el género *Diplotaxis* no fueron resueltas satisfactoriamente ya que al realizar el muestreo de caracteres se revelaban pocos patrones morfológicos estables y se observó una gran heterogeneidad significativa en esos caracteres, por tanto fue imposible establecer estados de caracter que fuesen consistentemente contrastantes entre si. Aun cuando Vaurie (1958, 1960) analiza y provee de combinaciones de caracteres diagnósticos para diferenciar entre las distintas especies de *Diplotaxis* y organizarlas en grupos de especies basada en dichas combinaciones, en el presente trabajo no fue posible establecer una utilidad adecuada de éstos para codificarlos de tal forma que nos dieran información viable para nuestro análisis.

Lo valores de Boostrap, Jacknife y Bremer correspondientes a cada rama de los clados principales obtenidos (Fig 3.) soportan de manera robusta las relaciones filogenéticas propuestas, ya que estos se encuentran dentro de los límites estadísticos de confiabilidad. Asimismo es pertinente considerar que, el presente análisis se puede tomar como un punto de partida para delimitar filogenéticamente a estos grupos y es necesario profundizar aún mas y en futuros trabajos sería necesario incluir algunos otros taxa, por ejemplo al menos un representante de la tribu Pachydemini, grupo que en un análisis preliminar de la subfamilia Melolonthinae se ha relacionado con Diplotaxini (Coca-Abia, 2007), además de incluir otros géneros de Diplotaxini como *Pacuvia* de América y el género *Empecta* de Madagascar.

La problemática taxonómica de estos grupos merece la atención adecuada, y basados en los resultados obtenidos y en los linajes rescatados en nuestro análisis, se propone el designar al clado No. 2 con el nombre de Apogoniina y al clado No. 4 con el de Diplotaxina, asignándoles preliminarmente la categoría de subtribu dentro de la tribu Diplotaxini. En esta propuesta

únicamente se retoma el nombre de Apogoniina propuesto por Blanchard, (1851), quedando Diplotaxina como la subtribu nominotípica, la cual agruparía no sólo a *Diplotaxis*, sino también a los géneros *Lyogenis* y *Pachrodema* y posiblemente a los restantes de esta tribu presentes en Sudamérica.

Es claro y del conocimiento de muchos que la subfamilia Melolonthinae es un grupo de coleópteros enorme, de hecho el más diverso de Scarabaeoidea y su clasificación taxonómica actual obedece más a agrupaciones artificiales y no a propuestas acerca de sus relaciones filogenéticas. Por tanto es imperativo continuar con más análisis de esta naturaleza, incluyendo cada vez más grupos y tipos de caracteres, además de definir a estos grupos de una manera precisa y mediante diagnosis profundas para lograr una delimitación adecuada de los mismos.

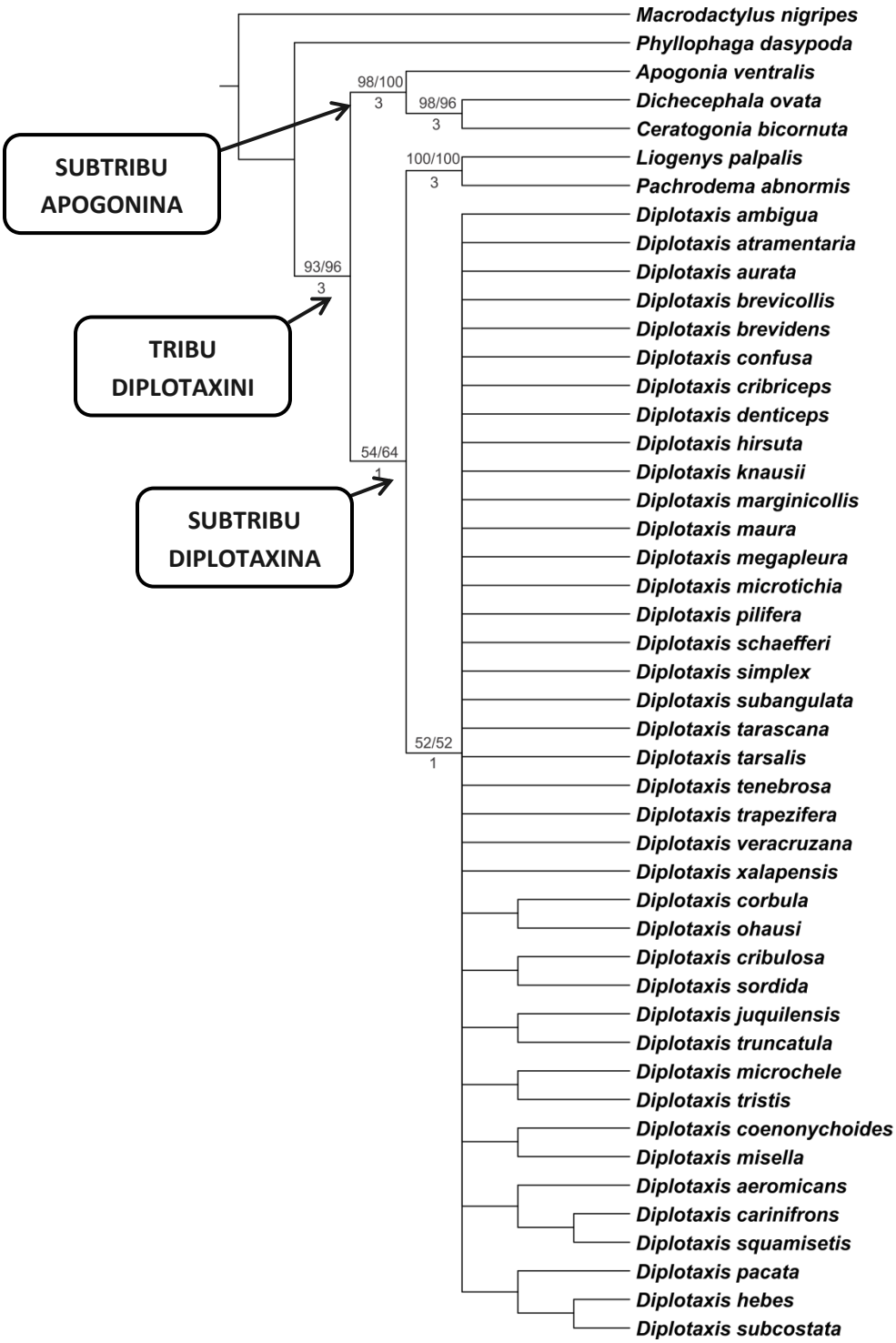


Figura 3. Árbol de consenso estricto de 41 árboles igualmente parsimoniosos (L=251, IC=0.5, IR=0.4) mostrado en la parte superior de cada rama valores de soporte Bootstrap y Jackknife (B/J) y en la parte inferior valor de soporte Bremer.

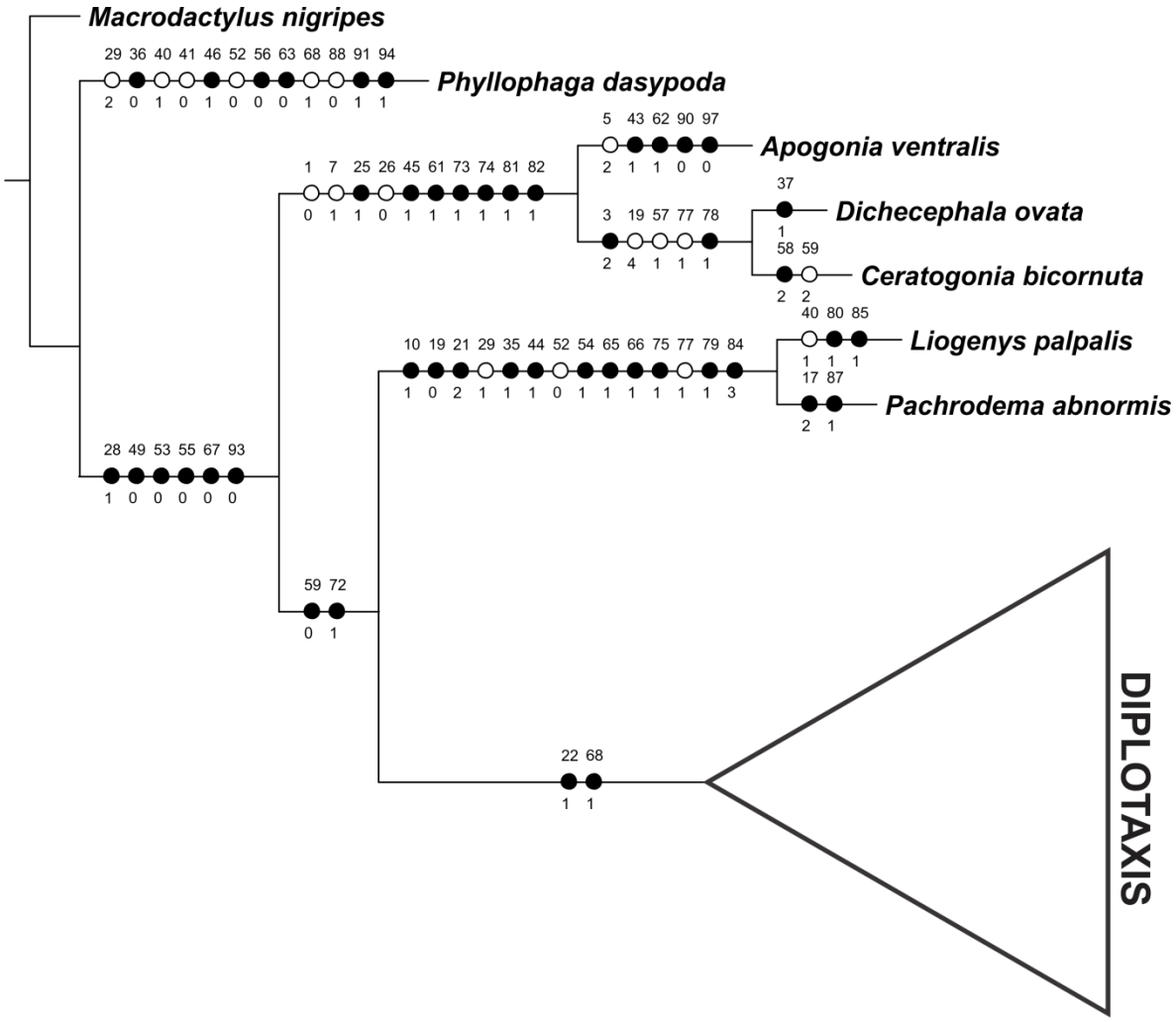


Figura 4. Árbol de consenso estricto de 41 árboles igualmente parsimoniosos (L=251, IC=0.5, IR=0.4) con mapeo de caracteres. Los números de la parte superior indican el número de caracter y la parte inferior el estado de caracter; los círculos negros pertenecen a las sinapomorfías de cada clado. El clado del género *Diplotaxis* se muestra colapsado para indicar las relaciones de éste con respecto al resto de los géneros.

6. Conclusiones

1. Investigaciones como la presente logran dar una luz a la problemática actual sobre la clasificación de los distintos grupos taxonómicos de la subfamilia Melolonthinae.
2. Es considerablemente importante realizar muestreos y análisis de caracteres adecuados y a profundidad para que éstos provean información relevante para lograr esclarecer las relaciones filogenéticas de algún grupo biológico.
3. Gracias a que el análisis de caracteres en el presente trabajo se realizó de una forma minuciosa se lograron establecer algunos patrones morfológicos que resultaron en información relevante para establecer linajes bien y robustamente delimitados.
4. Para lograr resolver satisfactoriamente las relaciones interespecíficas dentro del género *Diplotaxis* sería pertinente continuar con más muestreos de caracteres con el objeto de obtener mayor información filogenética que pudiese esclarecer dichas relaciones.
5. Existen suficientes evidencias morfológicas para proponer una hipótesis filogenética de algunos géneros representantes de la tribu Diplotaxini y así avalar una parte de la actual clasificación genérica de la misma.
6. Aun cuando existe simpatría y sincronía entre los géneros de Diplotaxini sudamericanos y el género *Diplotaxis* existe suficiente diferenciación morfológica para establecer la separación en dos linajes monofiléticos.
7. Los géneros de Diplotaxini Paleotropicales estudiados representan un grupo monofilético bien diferenciado de sus géneros hermanos americanos.
8. Gracias al presente estudio es posible afirmar que aun con la complejidad morfológica que presentan éstos grupos de coleópteros, se puede esclarecer parte de sus relaciones filogenéticas y es factible proponer agrupaciones taxonómicas menos artificiales.
9. Con la información obtenida en el presente trabajo se puede decir que al nivel del presente análisis, los clados resueltos y sus sinapomorfías representan una clara muestra de que es posible con suficiente dedicación y objetividad proporcionar evidencias evolutivas a nivel morfológico, y así lograr poco a poco disminuir la problemática actual de estos grupos de coleópteros.
10. Actualmente los avances tecnológicos y la creación de nuevos y más potentes algoritmos computacionales nos permiten realizar este tipo de análisis de una manera más profunda rápida y confiable.

Bibliografía

Ahrens, D. 2006. The phylogeny of Sericini and their position within the Scarabaeidae based on morphological characters (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology* 31(1): 113-144.

Arrow, G. 1902. On rutelid and melolonthid beetles from Mashonaland and East Africa. The *Annals and Magazine of Natural History* 7(9): 89–101.

Bates, H. W. 1886-1890. Biologia Centrali Americana. volume2, parte 2. *F. D. Godmanand O. Salvin (eds.)*

Bezdek, A. 2004. Catalogue of Diplotaxini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) of the Old World. *Zootaxa* 463: 1-90.

Bezdek, A. 2004. Revision of the genus Ceratogonia Kolbe, 1899 (Scarabaeidae: Melolonthinae: Diplotaxini). *Annales Zoologici* 54(4): 797-801.

Blanchard, É. 1851. Catalogue de la Collection Entomologique du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Classe des insectes. Ordre des Coléoptères 2.

Burgeon, L. 1945. Les Diplotaxina du Congo belge (Coleopt. Scarab. Melolonthinae). *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines* 39: 1–23.

Carrillo-Ruiz, H., Morón, M. Á. 2006. Study on the phylogenetic relationships of the hopliids (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 108: 619-638.

Coca-Abia, M. 2007. Phylogenetic relationships of the subfamily Melolonthinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Insect Systematics*; *Evolution* 38(4): 447-472.

Dalla Torre, K. W. 1912. Scarabaeidae: Melolonthinae III. Coleopterorum Catalogus, 49.: 271-284.

Dalla Torre, K. W. 1913. "Scarabaeidae: Melolonthinae IV." Coleopterorum Catalogus 50: 291-450.

Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. New York: *D. Appleton*.

Delgado, L. 2001. A new Mexican species of Diplotaxis Kirby (Coleoptera, Melolonthidae, Melolonthinae) of the puberula group. *Mitteilungen-schweizerische entomologische gesellschaft* 74(1/2): 139-142.

Delgado, L. 2011. A New Species of the Genus Diplotaxis Kirby, 1837 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae: Diplotaxini) from Northeastern Mexico. *Coleopterists Bulletin* 65(2): 189-191.

Evans, A. V. 2003. A checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Zootaxa* 211: 1-458.

Evans, A. V., Bellamy, C. L., Watson, L. C. 2000. An inordinate fondness for beetles. *University of California Press.*

Fall, H. 1909. Revision of the species of Diplotaxis of the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 35(1): 1-97.

Goloboff, P. 1999. NONA ver. 2.0. PA Goloboff, Publicado poe el autor. Tucumán, Argentina.

Goloboff, P. A., Farris, J. S., Nixon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774-786.

Gutiérrez, R. 1951. El género Lyogenis en Chile. *Revista Chilena de Entomologia* 1: 129-145.

Hardy, A. R. 1978. Placement of the genus Benedictia Sanderson (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists' Bulletin*: 67-70.

Harold, E. 1869a. Scarabaeidae.In: M. Gemminger and E. Harold (eds.). Catalogus Coleopterorum Hucusque Descriptorum Synonymicus et Systematicus. Vol. 4. E. H. Gummi; Munich. p. 979-1346.

Jameson, M. L. 1997. Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the Rutela generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 14: 1-183.

Ratcliffe, B.C., Jameson, M.L., Smith, A.B.T. 2002. ScarabaeidaeLatreille1802, chapter34. In: AmericanBeetles.Volume2. R.H.Arnett, M.C.Thomas, P.E. Skelley and J.H.Frank (eds.). *CRCPress*, BocaRaton, FL.

Katovich, K. 2008. A generic-level phylogenetic review of the Macrodactylini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Insecta Mundi*, 23: 1-78.

Kirby, W. Richardson, S. J. 1837. The insects, Printed and published by Josiah Fletcher.

Kitching, I. J. 1998. Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis, *Oxford University Press*, USA.

Kolbe, H. 1899. Ueber neue oder wenig bekannte Arten der Melolonthiden-Gattung Apogonia aus Africa. *Entomologische Nachrichten* 25: 39-60.

Krell, F. T. 1992. Verschmelzung von Antennomeren (Symphysocerie) als Regelfall bei Temnorhynchus repandus Burmeister, 1847, sowie phylogenetische, taxonomische, faunistische und nomenklaturische Anmerkungen zu diversen Taxa dieser Gattung (Coleoptera. Scarabaeoidea, Melolonthidae, Dynastinae, Pentodontini). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 39(4,5): 295-367.

Lacordaire, J. T. 1856. Histoire Naturelle des Insectes. Genera des Cole´opte`res, vol. 3. *Librairie Encyclope´dique de Roret, Paris, France.*

Lacroix, M. 2002. Noveaux Melolonthidae afrotropicaux (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Coléoptères* 8: 153-168.

Lacroix, M. 1989. Insectes Coléoptères Melolonthidae (1-re partie). Faune de Madagascar 73 (1). *Muséum national díHistoire naturelle, Paris*, 302.

Lawrence, J., Newton, A. F., et al. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera: with selected genera, notes, references and data on family-group names, Museum i Instytut Zoologii PAN. In: Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. J. Pakalukand S. A. Slipinski(eds.). *MuzeumiInstytut Zoologii PAN*, Warszawa, Poland.

LeConte, J. L. 1856a. Synopsis of the Melolonthidae of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (series2)* 3:225–288.

LeConte, J. 1861. Classification of the Coleoptera of North América. *Smith. Misc. Coll 3*(1-208): 209-278.

Maddison, W. P. Maddison, D. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, Version 2.75.

Margulis, L. (2003). UNA REVOLUCIÓN en la evolución. *colecció honoris causa universitat de valéncia*.

Morón, M. A. 1997. Melolonthinae. Diagnosis, generalidades, hábitos y distribución. (205-264 pp.). En: Morón, M. A., Ratcliffe, B. C. y C. Deloya. Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I Melolonthidae. *Conabio y Sociedad Mexicana de Entomología*. 280 pp.

Nixon, K. 2002. WinClada ver. 1.00. 08. Publicado por el autor, Ithaca, NY.

Ratcliffe, B. C. 1991. The scarab beetles of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* (USA).

Sanmartín, I. Martin Piera, F. 2003. First phylogenetic analysis of the subfamily Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae): the Palearctic Pachydeminae. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 41(1): 2-46.

Scott, H. 1940. Entomological expedition to Abyssinia, 1926-7. Coleoptera, Scarabaeidae. *Journal of Natural History Series 11* 6(31): 1-26.

Smith, A. B. T. 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. *Coleopterists Society Monograph* 5: 144-204.

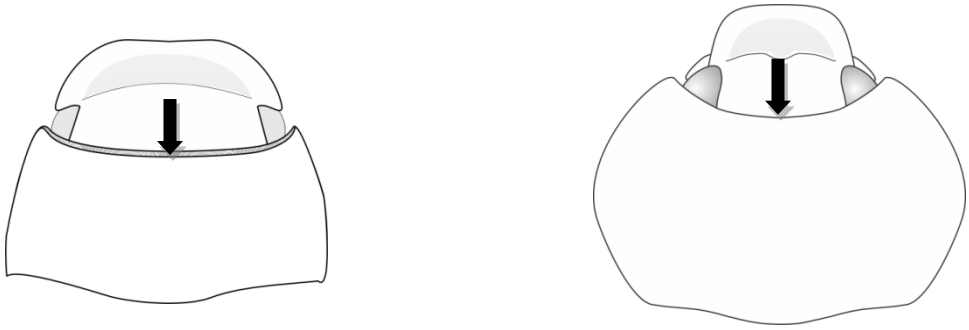
Smith, A. Evans, A. 2005. A supplement to the checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) with notes on their tribal classification. *Zootaxa* 1032: 29-60.

Smith, A. B. T., Ruiz-Manzanos, E. 2010. Taxonomy and Classification of the South American Genus *PseudoLyogenis* Moser (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae: Diplotaxini). *The Coleopterist Bulletin* 64: 272-276.

Vaurie, P. (1958). A Revision of the Genus Diplotaxis (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae) Part I, *American Museum of Natural History*, *New York* 15(5): 263-396.

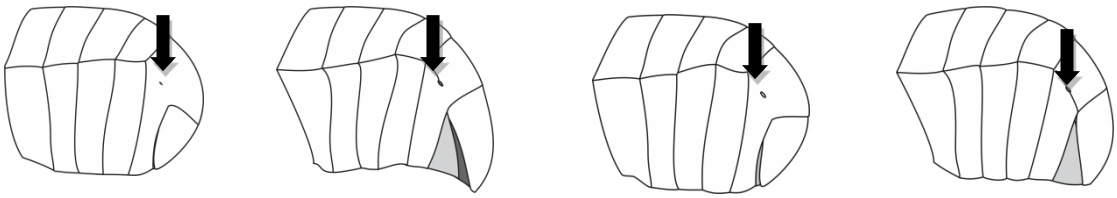
Vaurie, P. (1960). A Revision of the Genus Diplotaxis (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae) Part II, *American Museum of Natural History*, *New York* 120(2): 161-434.

ANEXO 1



(a) ***(b)***

Figura 5. Membrana en el borde anterior del pronoto. *(a) Diplotaxis tristis (presente). (b) Phyllophaga dasypoda (ausente).*

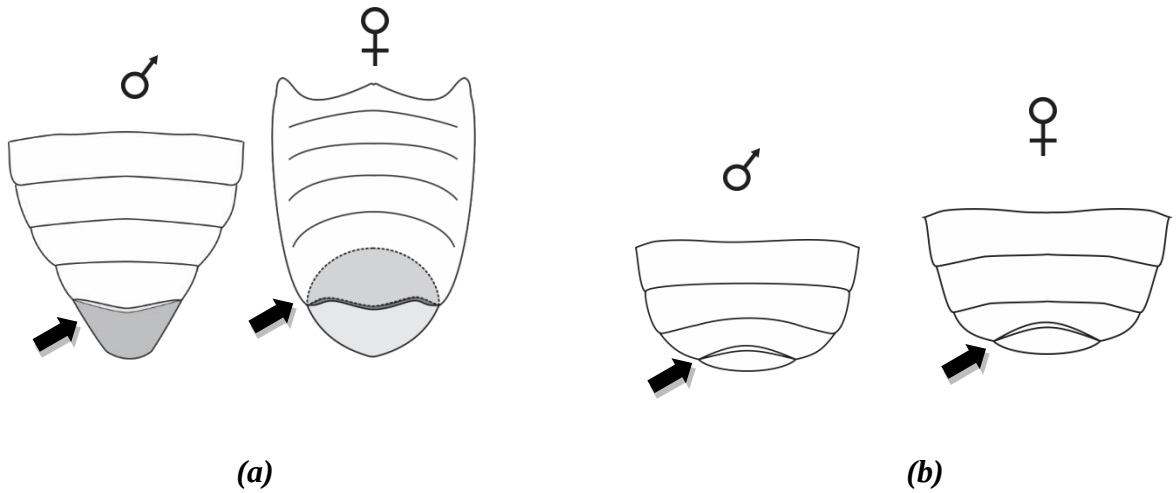


(a) ***(b)*** ***(c)*** ***(d)***

Figura 6. Sutura entre el propigidio y el quinto esternito abdominal visible. *(a) Apogonia ventralis (ausente); (b) Macrodactylus nigripes (parcial); (c) Diplotaxis microchele (ausente); (d) Phyllophaga dasypoda (completa).*

(a) ***(b)***

Figura 7. Sexto esternito abdominal visible. *(a) Apogonia ventralis (parcial o completamente retraído debajo del quinto esternito); (b) Macrodactylus nigripes (completamente expuesto).*

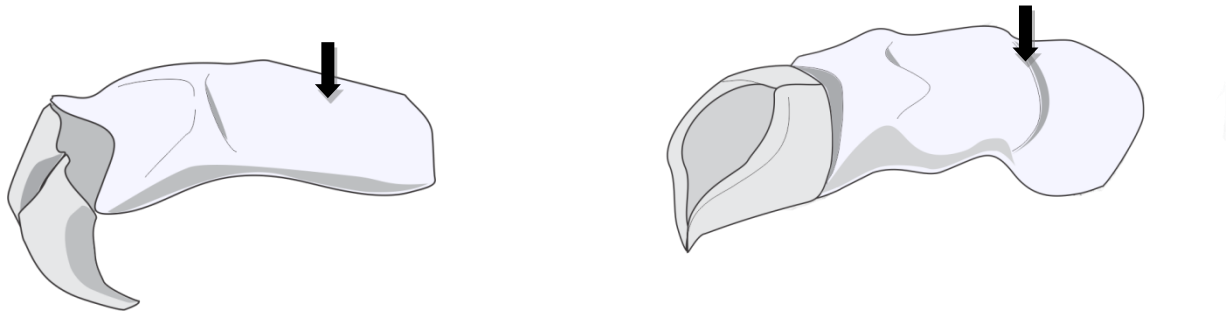


(a) ***(b)***

Figura 8. Dimorfismo sexual en el sexto esternito abdominal visible. *(a) Macrodactylus nigripes (marcado); (b) Diplotaxis microtichia (escaso o ausente).*

(a) ***(b)***

Figura 9. Unguitractor protarsal. *(a) Diplotaxis pacata (ensanchado dorsoventralmente); (b) Phyllophaga dasypoda (en forma de placa).*

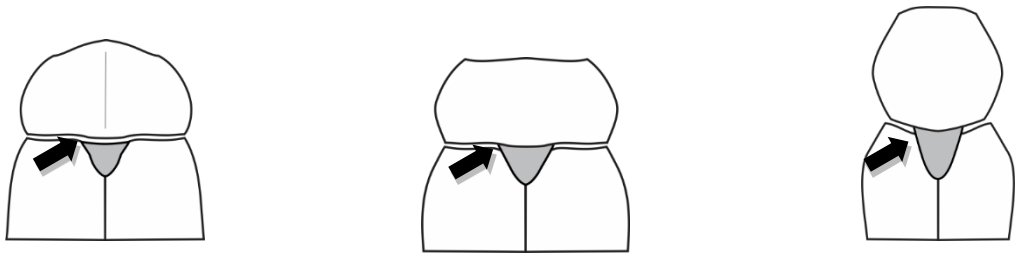


(a) ***(b)***

Figura 10. Estrangulación dorsolateral de la pieza basal del genital masculino. *(a) Pachrodema abnormis (ausente); (b) Phyllophaga dasypoda (presente).*

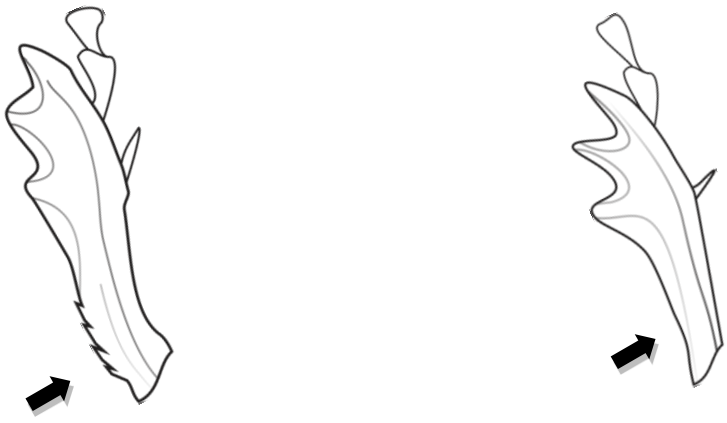
(a) ***(b)***

Figura 11. Quilla longitudinal en la cara ventral del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha. *(a) Apogonia ventralis (bifurcada); (b) Phyllophaga dasypoda (continua).*



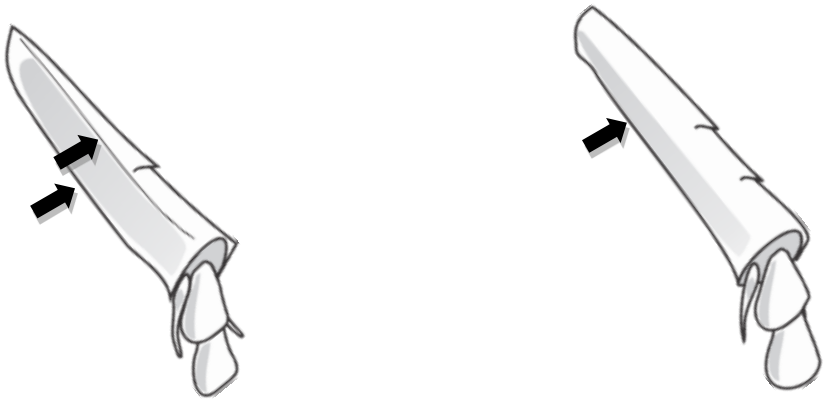
(a) ***(b)*** ***(c)***

Figura 12. Base del escutelo. *(a) Ceratogonia bicornuta (cóncava en el borde adyacente al pronoto); (b) Diplotaxis knausii (descendiendo gradualmente hacia el pronoto); Macrodactylus nigripes (descendiendo gradualmente hacia el pronoto).*



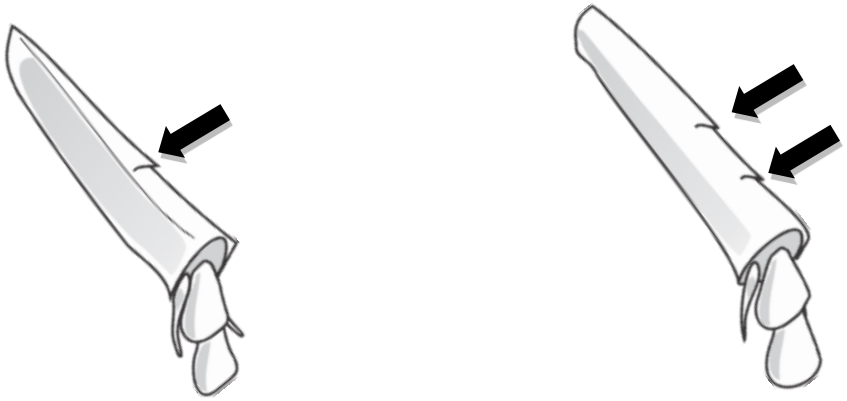
(a) ***(b)***

Figura 13. Dentículos en la base de la protibia. *(a) Apogonia ventralis (presentes); (b) Diplotaxis tristis (ausentes).*



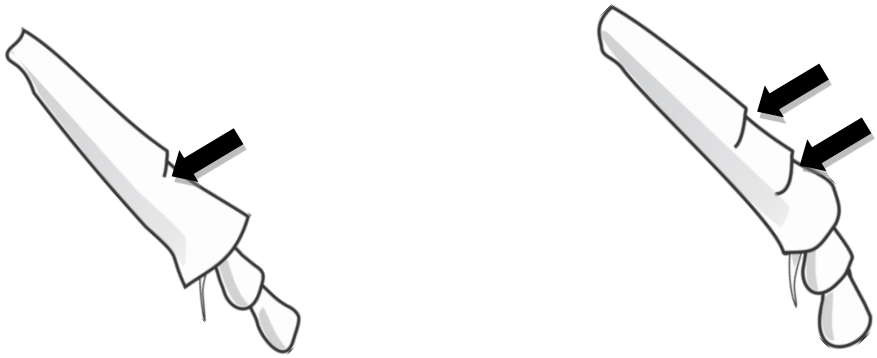
(a) ***(b)***

Figura 14. Quillas longitudinales mesotibiales. *(a) Dichecephala ovata (presentes); (b) Diplotaxis hirsuta (ausentes).*



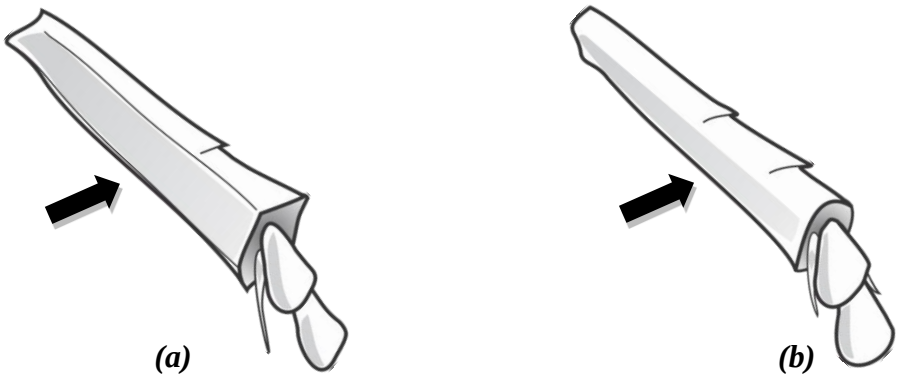
(a) ***(b)***

Figura 15. Carinas transversales en las mesotibias. *(a) Dichecephala ovata (unicarinada); (b) Diplotaxis hirsuta (bicarinada).*



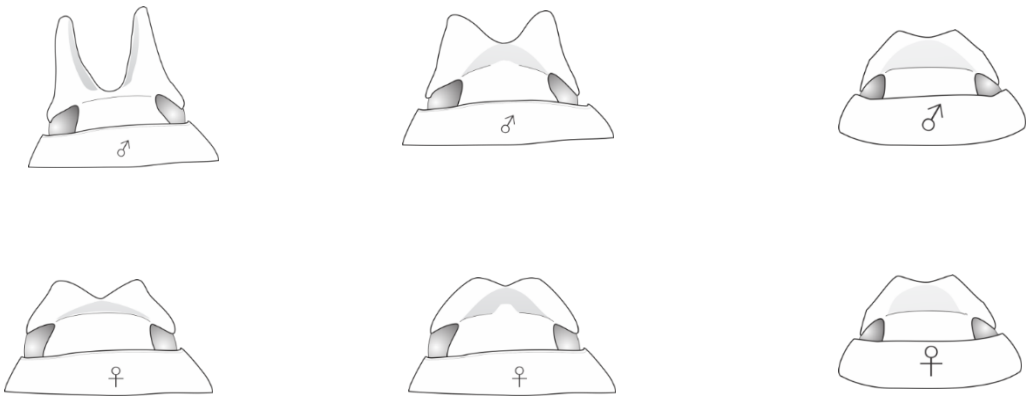
(a) ***(b)***

Figura 16. Carinas transversales en las metatibias. *(a) Ceratogonia bicornuta (unicarinada); (b) Diplotaxis tarsalis (bicarinada).*



(a) ***(b)***

Figura 17. Carinas longitudinales en la cara interna de las metatibias. *(a) Apogonia ventralis (dos carinas); (b) Diplotaxis trapezifera (unicarinadas).*



(a) ***(b)*** ***(c)***

Figura 18. Dimorfismo sexual en el clípeo. *(a) Ceratogonia bicornuta (marcado). (b) Dichecephala ovata (marcado); (c) Diplotaxis trapezifera (ausente o escaso).*

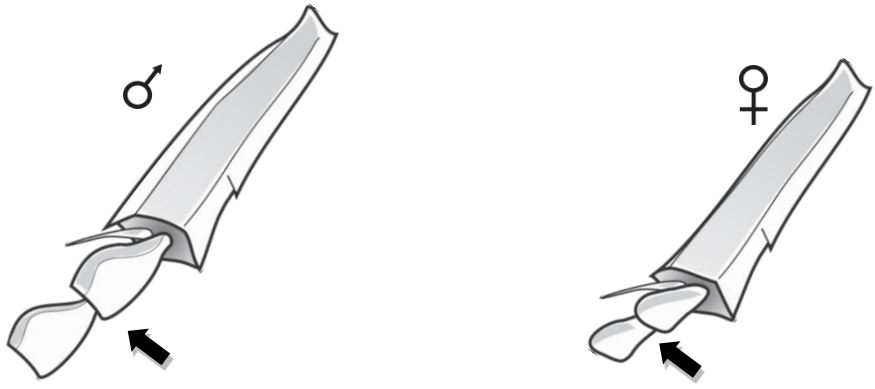
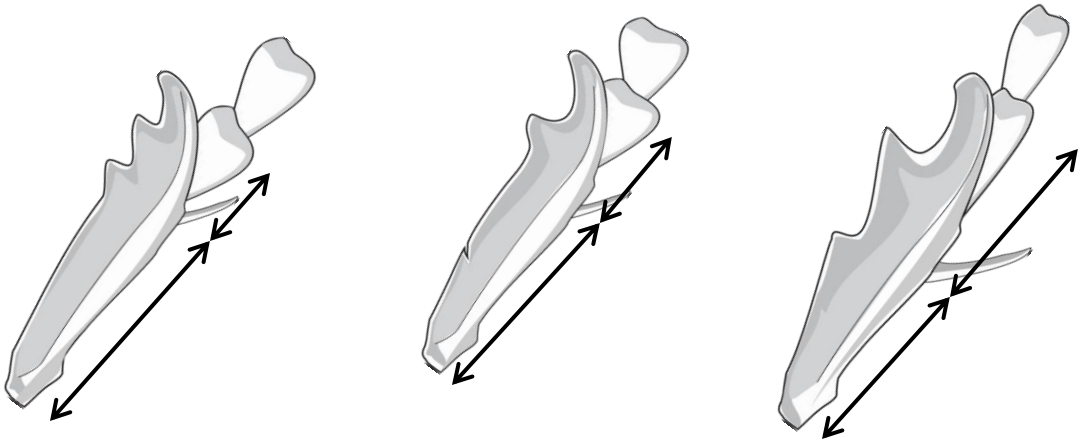


Figura 19. Dimorfismo sexual en la dilatación de los artejos metatarsales. *Ceratogonia bicornuta (♂♀).*



(a) ***(b)*** ***(c)***

Figura 20. Posición del espolón protibial en machos. *(a) Lyogenis palpalis (tercio apical); (b) Dichecephala ovata (tercio apical); (c) Phyllophaga dasypoda (entre los 2/5 apicales y la mitad de la protibia).*

(a) ***(b)***

Figura 21. Espinas en la región central del ápice de la mesotibia. *(a) Pachrodema abnormis (del mismo tamaño y grosor); (b) Phyllophaga dasypoda (de distinto tamaño y grosor).*

(a) ***(b)***

Figura 22. Proporción de la longitud del mentón respecto a la longitud del prementón. *(a) Lyogenis palpalis (mentón 3.5 veces mas largo que el prementón); (b) Phyllophaga dasypoda (mentón menos de 3.5 veces mas largo que el prementón).*

(a) ***(b)***

Figura 23. Número de dientes en la galea de la maxila. *(a) Pachrodema abnormis (4 dientes enteros); (b) Macrodactylus nigripes (3 dientes enteros y dos bífidos).*

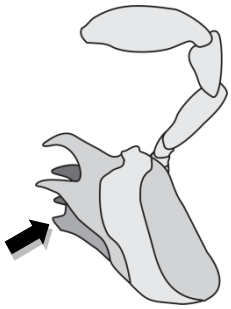
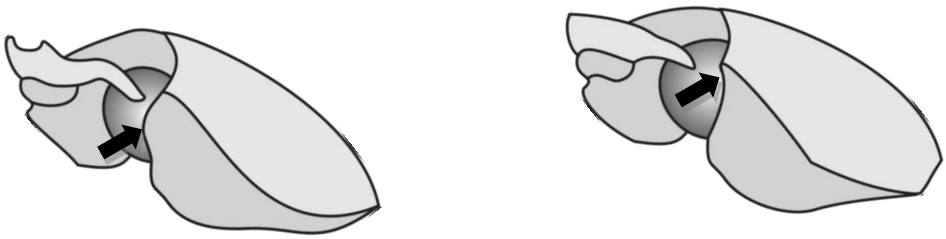


Figura 24. Diente apical en la lacinia de la maxila. *Lyogenis palpalis (presente).*



(a) ***(b)***

Figura 25. Región anterior de la propleura. *(a) Lyogenis palpalis (larga con el margen interno proyectado anteriormente); (b) Diplotaxis truncatula (larga con el margen interno de cóncavo a ligeramente convexo).*

(a) ***(b)***

Figura 26. Ápice del sexto esternito abdominal. *(a) Pachrodema abnormis (claramente emarginado); (b) Diplotaxis knausii (entero).*

(a) ***(b)***

Figura 27. Excavación en el ápice del profémur **(Pfmr=profémur; Ptb=protibia)**. *(a) Pachrodema abnormis (presente); (b) Diplotaxis coenonychoides (ausente).*

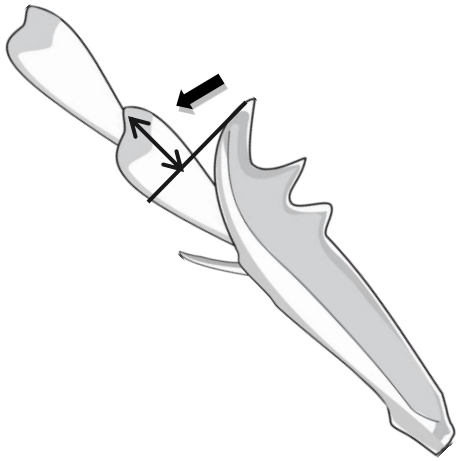
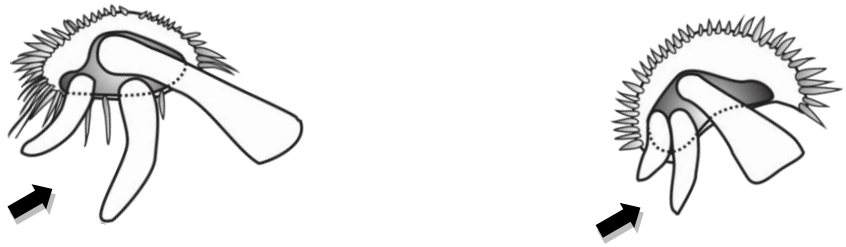
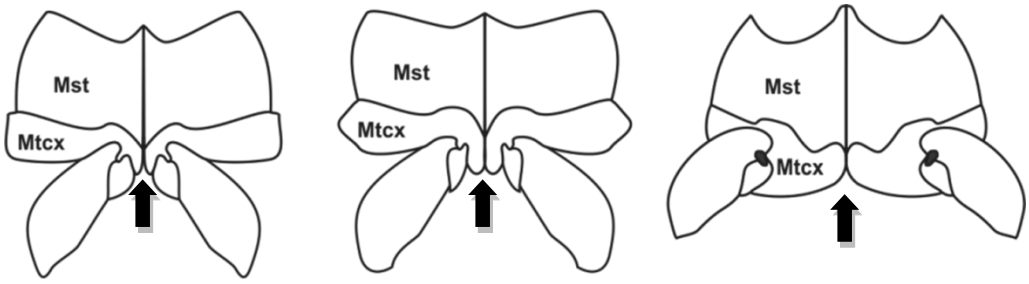


Figura 28. Ápice del primer artejo protarsal en las hembras. *Lyogenis palpalis ♀ (notablemente sobrepasando el ápice de la protibia).*



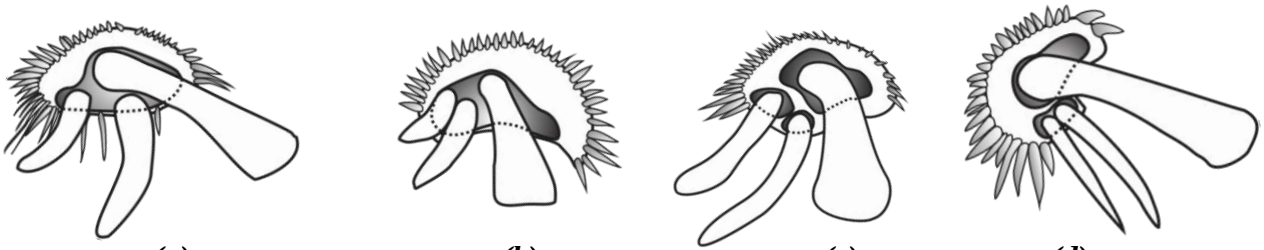
(a) ***(b)***

Figura 29. Espolones mesotibiales en hembras. *(a) Pachrodema abnormis ♀ (separados entre si; (b) Diplotaxis tristis ♀ (contiguos).*



(a) ***(b)*** ***(c)***

Figura 30. Extremo basal de la metacoxa adyacente al metatrocánter. **(Mst=mesosterno; Mtcx=metacoxa)** *(a) Diplotaxis maura (emarginado y no prolongado); (b) Lyogenis palpalis (emarginado y prolongado posteriormente); (c) Macrodactylus nigripes (excavado).*

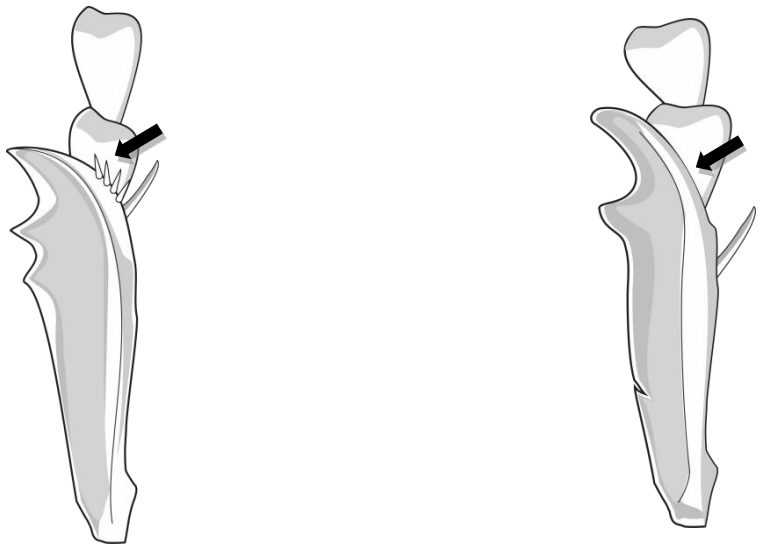


(a) ***(b)*** ***(c)*** ***(d)***

Figura 30. Articulación de los dos espolones y tarsos de las metatibias. *(a) Pachrodema abnormis (en una misma cavidad con espolones separados); (b) Diplotaxis tristis (en una misma cavidad con espolones contiguos); (c) Phyllophaga dasypoda (cada uno en cavidades independientes). (d) Macrodactylus nigripes (espolones en una cavidad y tarsos en otra cavidad).*

(a) ***(b)***

Figura 31. Espinas en la lacinia de la maxila. *(a) Diplotaxis hirsuta (presentes); (b) Lyogenis palpalis (ausentes).*



(a) ***(b)***

Figura 32. Margen interno del ápice de la protibia. *(a) Diplotaxis microtichia (denticulado con espinas); (b) Dichecephala ovata (entero o liso).*

Cuadro 4. Matriz de caracteres construida para el análisis filogenético.

Número de caracter	*111111111122222222223333333333444444444455555555556666666666777777777788888888889999999* *123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567*
Macrodactylus nigripes	21020100200001100111000102100101312101101100001111211011112000100010111002000020001101011103102 11
Phyllophaga dasypoda	10001101001110001020303001002000200000010200010010001010001000000011000000000000200000001131110 1
Apogonia ventralis	00012211103110000050102010010000000100001010100000110001001011100000000011000000110200010000000 00
Dichecephala ovata	00211011104110000040102010010000000110001000100000110001101010100000000011001100110200010104000 01
Ceratogonia bicornuta	00211011104110000040102010010000000100001000100000110001122010?000000001100110011020001010400001
Lyogenis palpalis	10011101111110001000201001011000001100011001000000100101000000101100000100101011200310010102000 01
Pachrodema abnormis	10011101111110002000201001011000001100001001000000100101000000101100000100101012003001101020000 01
Diplotaxis aeromicans	00011211101110000050111003010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000 01
Diplotaxis ambigua	10011101101110001050111001010000000100001000000000011000100000010000100010000000020020001010100 01
Diplotaxis atramentaria	00012201101110001050111003010000000100001000000000011000100000010000100010000000020020001010100 01
Diplotaxis aurata	10011101101110000050111003010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000 01
Diplotaxis brevicollis	10011201101110001050111000010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200000101000 01
Diplotaxis brevidens	10011101101110001040111001011010000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000 01
Diplotaxis carinifrons	00011211101110000050111001012000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000 01
Diplotaxis coenonychoides	10011101101110001040111003010000000100001000000000011000110000010000100010000000200200010101000 01
Diplotaxis confusa	10011001101110000040111003010000000100001000000000011000100000010000100010000000200200010101000 01
Diplotaxis corbula	00011101101110001050111003012010000100001000000000011000100000010000100010000000200200010101000 01
Diplotaxis cribriceps	00011101101110000050111001010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000 01
Diplotaxis cribulosa	00011101102110001030111001012000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000 01

Diplotaxis denticeps	10011101101110000050111003010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis hebes	00011201101110100040111001010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis hirsuta	00012101101110000050111001012000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis juquilensis	00011101101110000050111003010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010102000001
Diplotaxis knausii	10011101102110001030111001010010000100001000000000010001000000100001000100001000200200010101000001
Diplotaxis marginicollis	00011201101110001050111001010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis maura	00012201101110000050111003010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis megapleura	10011001101110000050111001010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis microchele	10011201101110001050111001010000000100001000000000010001000100100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis microtichia	10011101101110001050111001010010000100001000000000110001000100110001000100001000200200010101000001
Diplotaxis misella	10011101101110001040111003010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis ohausi	00011101101110001050111003010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis pacata	00011201101110001040111001010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis pilifera	10011001101110001040111001010000100100021000000000010001000000100001000100011000200200010101000001
Diplotaxis schaefferi	00011101101110000050111001010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis simplex	00011201101110000050111003010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis sordida	00011101102110001070111000012000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis squamisetis	00011211102110000050111003012000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis subangulata	00011101101110001060111001010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis subcostata	00011201101110000040111001010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis tarascana	10011001101110001050111001010000000100001000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis tarsalis	10011101101110011050111001010010000100001000000000010001000100100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis tenebrosa	00011001101110001040111000012010000100000000000000010001000000100001000100000000200200010101000001
Diplotaxis trapezifera	10011001101110000050111001010000000100001000000000110001000000100001000100000000200200010101000001

Diplotaxis tristis	1001120110111000105011100101000000010000100000000001000100010010000100010000000020020001010100001
Diplotaxis truncatula	0001110110111000005011100301000000010000100000000001000100000010000100010000000020020001010100001
Diplotaxis veracruzana	0001100110111000005011100101000000010000100000000001000100000010000100010000000020020001010100001
Diplotaxis xalapensis	1011100110111000005011100301000000010000100000000001000100000010000100010000000020020001010100001