



RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA SUBTRIBU
RHIZOTROGINA BURMEISTER, 1855 (COLEOPTERA:
MELOLONTHIDAE: MELOLONTHINAE) BASADAS EN
CARACTERES MORFOLÓGICOS

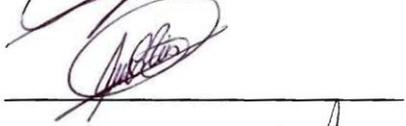
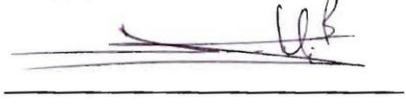
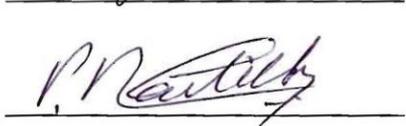
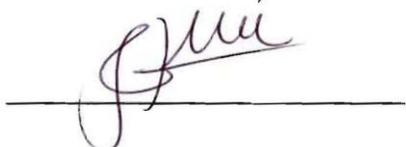
TESIS QUE PRESENTA **BIOL. SARA LARIZA RIVERA GASPERÍN**
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRA EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2012



Aprobación final del documento de tesis de grado:

"Relaciones filogenéticas de la subtribu Rhizotrogina Burmeister, 1855 (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) basadas en caracteres morfológicos"

	Nombre	Firma
Directores:	Dr. Miguel Ángel Morón Ríos	
	Dra. Hortensia Carrillo Ruiz	
Comité Tutorial:	Dr. Sergio Ibáñez Bernal	
	Dr. Juan Márquez Luna	
Jurado:	Dr. Pedro Reyes Castillo	
	Dr. Juan José Morrone Lupi	

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al CONACYT por la beca número 58623, otorgada durante mis estudios de maestría (becario número 250321).

Gracias al INECOL, por aceptarme como estudiante de maestría en su posgrado (Generación 2010-2012).

Agradezco a mis directores de tesis, Doctor Miguel Ángel Morón Ríos y Doctora Hortensia Carrillo Ruiz, por su instrucción, asesoramiento, guía y ejemplo. Gracias por compartir conmigo una parte de su valioso tiempo para poder llevar a cabo este proyecto.

Gracias a mis asesores, Dr. Sergio Ibáñez Bernal y Dr. Juan Márquez Luna, por formar parte de mi comité tutorial, por acompañarme siempre en las revisiones periódicas de mis avances y por enriquecer mi tesis con sus observaciones y correcciones. Gracias también al Dr. Sergio, por compartir conmigo su conocimiento y técnicas para realizar ilustraciones científicas.

Agradezco a los revisores del escrito final de tesis, Dr. Pedro Reyes Castillo y Dr. Juan José Morrone Lupi, especialmente por acceder a revisar mi trabajo durante su periodo vacacional.

Gracias a Tiburcio Láez, por todas las horas invertidas en la obtención de microfotografías. Agradezco también a César Rojas y al Dr. Roberto Arce, por su ayuda en cuestiones de cómputo y material de apoyo en el laboratorio. Gracias a Fernando Escobar por la revisión y comentarios de la lista de caracteres morfológicos y glosario.

Agradezco al personal de posgrado, Dr. Trevor Williams, por su accesibilidad y excelentes consejos; Emma Gómez, por su ayuda constante, durante dos años en todos mis trámites y por responder siempre todas mis dudas y a Enrique Salinas, por su apoyo incondicional durante todas mis presentaciones y seminarios de tesis.

Agradezco también a mis papás Rolando Rivera y Ciria Gasperín, por darme su apoyo en todo momento y alentarme a seguir creciendo profesionalmente. Gracias a Luis Bonilla por compartir esta etapa conmigo. Gracias a mis hermanos, Lupita, Rolando y Juan de Dios y a todos mis amigos por llenar mi vida de risas, Ultimate y diversión.

A mi familia...

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por la Bióloga Sara Lariza Rivera Gasperín, como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias, entre septiembre de 2010 y septiembre de 2012, bajo la supervisión de los Doctores Miguel Ángel Morón Ríos y Hortensia Carrillo Ruiz.

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.

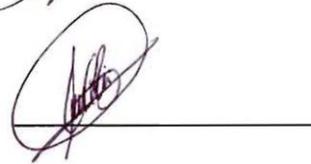
Candidato: Biol. Sara Lariza Rivera Gasperín



Directores de tesis: Dr. Miguel Ángel Morón Ríos



Dra. Hortensia Carrillo Ruiz



ÍNDICE

RESUMEN	8
1. INTRODUCCIÓN	9
2. DESCRIPCIÓN DEL GRUPO	13
2.1. FAMILIA MELOLONTHIDAE	14
2.2. SUBFAMILIA MELOLONTHINAE	15
2.3. TRIBU MELOLONTHINI	16
2.4. SUBTRIBU RHIZOTROGINA	17
2.5. CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE RHIZOTROGINA	18
3. MARCO TEÓRICO	19
3.1 HISTORIA TAXONÓMICA DE RHIZOTROGINA	20
3.2 EL CASO DE <i>PHYLLOPHAGA</i>	21
4. OBJETIVOS	26
4.1. OBJETIVO GENERAL	27
4.2. OBJETIVOS PARTICULARES	27
5. HIPÓTESIS	28
6. MATERIAL Y MÉTODOS	30

6.1. SELECCIÓN DE LOS TAXA	31
6.2. PREPARACIÓN Y DISECCIÓN DE LOS EJEMPLARES	33
6.3. SELECCIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS	34
6.4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO	36
7. RESULTADOS	38
8. DISCUSIÓN	47
9. CONCLUSIONES	55
10. BIBLIOGRAFÍA	58
11. APÉNDICES	66
APÉNDICE I. LISTA DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y SUS ESTADOS CORRESPONDIENTES	67
APÉNDICE II. MORFOLOGÍA GENERAL	107
APÉNDICE III. MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS	110
APÉNDICE IV. CLADOGRAMAS	117
APÉNDICE V. GLOSARIO DE TÉRMINOS ENTOMOLÓGICOS Y FILOGENÉTICOS	121

RESUMEN

Se realizó un análisis filogenético para determinar las relaciones internas entre algunos géneros de la subtribu Rhizotrogina, utilizando caracteres morfológicos de 118 ejemplares adultos. El grupo interno se formó por 31 especies representantes de la subtribu Rhizotrogina, de los géneros *Rhizotrogus*, *Phyllophaga*, *Amphimallon*, *Miltotrogus*, *Heptophylla*, *Cryptotrogus*, *Haplidia*, *Holotrichia*, *Microtrichia* y *Schizonycha*, mientras que el grupo externo se formó por nueve especies de los géneros *Isonychus*, *Anoxia*, *Melolontha*, *Polyphylla*, *Serica*, *Diplotaxis*, *Macroductylus*, *Hoplia* y *Cyclocephala*. El análisis cladístico basado en parsimonia incluyó las 40 especies y 139 caracteres, de los cuales, 128 fueron morfológicos y 11 fueron morfométricos (basados en medidas y proporciones). Se obtuvieron tres árboles igualmente parsimoniosos. El cladograma de consenso estricto (L= 499, IC= 0.26 e IR= 0.54) permite concluir que la subtribu “Rhizotrogina” Burmeister es un grupo polifilético. De acuerdo con este análisis la verdadera subtribu Rhizotrogina, estaría representada por las especies europeas *Rhizotrogus aestivus* (Olivier 1789) y *Amphimallon solstitialis* (Linnaeus 1758). La especie *Phyllophaga (Triodonyx) lalanza* (Saylor 1941), se separa de Rhizotrogina, por lo que a reserva de confirmar las evidencias, se propone la restitución del género *Triodonyx* Saylor, 1942 y la formación de la subtribu “Triodonyxina”. Los géneros *Phyllophaga* Harris, *Holotrichia* Hope y *Microtrichia* Brenske, se agrupan fuera del clado de los verdaderos Rhizotrogina, por lo que después de confirmar evidencias, se propone la denominación de una nueva subtribu llamada “Phyllophagina” para agrupar a dichos géneros. A su vez, los resultados sugieren que los agrupamientos subgenéricos hasta ahora incluidos en *Phyllophaga*, reúnen propiedades que pueden apoyar su reubicación de categoría taxonómica, representando géneros de “Phyllophagina”, la cual podría incluir siete entidades genéricas americanas: *Eugastra* LeConte, *Phytalus* Blanchard, *Chlaenobia* Blanchard, *Trichesthes* Erichson, *Phyllophaga s. str.* Harris, *Listrochelus* Blanchard, y *Tostegoptera* Blanchard, así como dos entidades genéricas asiáticas: *Holotrichia* y *Microtrichia*.

1. INTRODUCCIÓN

La superfamilia Scarabaeoidea o Lamellicornia, es uno de los grupos de insectos más diversos en cuanto a tamaño, forma, coloración y hábitos. Los organismos que comprende dicha superfamilia son comúnmente llamados “escarabajos”. A la fecha se conocen más de 35,000 especies de escarabajos repartidas en todo el mundo y se estima que aún faltan por descubrir cerca de 70,000 especies más, que por sus hábitos y ubicación geográfica han permanecido desconocidos para la ciencia (Brusca y Brusca 2005, Morón 2004). Muchos naturalistas y científicos se han dedicado a coleccionarlos, identificarlos y estudiar sus hábitos y distribución geográfica durante los últimos 200 años (Morón *et al.* 1997). Esto hace a la superfamilia uno de los grupos de coleópteros que mejor se ha estudiado en el mundo y debido a esto, ha tenido una larga historia de cambios y propuestas acerca de su clasificación (Carrillo-Ruiz y Morón 2006).

Kohlmann y Morón (2003), hicieron una revisión histórica del proceso de clasificación y el desarrollo de la sistemática de los Scarabaeoidea, en total compararon 59 esquemas de clasificación desarrollados entre 1735 y 2001. Las diferencias entre varios de estos esquemas de clasificación se acentúan en la posición incierta de grupos con características transicionales y se ha discutido mucho acerca de los niveles taxonómicos que deben ocupar la mayoría de las agrupaciones dentro de la superfamilia. Durante dos siglos, estos grupos han pasado del nivel de subfamilia al de familia, de tribu a subfamilia, de familia a subfamilia, o de serie a familia. Sin embargo, los autores más recientes están de acuerdo en que se trata de un grupo monofilético muy grande (Morón *et al.* 1997).

Actualmente, a nivel mundial se manejan varias clasificaciones supragenéricas para los Scarabaeoidea, y son tres las tendencias o criterios más utilizados. La tendencia más utilizada en Europa es la propuesta por Vladimir Balthasar en 1963, quien considera la existencia de 18 familias, agrupadas en dos superfamilias. En México y parte de Latinoamérica, el esquema de clasificación de Endrödi (1966), ha sido utilizado durante los últimos 35 años, éste incluye cinco familias: Melolonthidae, Scarabaeidae, Passalidae, Lucanidae y Trogidae, agrupadas en una sola superfamilia. Durante mucho tiempo, en Norteamérica, se siguió la propuesta de Janssens (1949), basada en tres familias: Scarabaeidae, Lucanidae y Passalidae; pero, recientemente Jameson y Ratcliffe (2002), han promovido el uso de la propuesta de Lawrence y Newton (1995), la cual incluye 12 familias válidas de Scarabaeoidea en Norteamérica (Carrillo-Ruiz y Morón 2006, Kohlmann y Morón 2003).

Los grupos que forman la familia Melolonthidae han sido estudiados durante 200 años por muchos autores, quienes han sugerido distintas clasificaciones y algunas hipótesis sobre sus relaciones (Coca-Abia 2007, Carrillo-Ruiz y Morón 2006, Ramírez-Ponce y Morón 2009). Sin embargo, debido a las diferentes ideologías que presentan las escuelas de clasificación y a las distintas técnicas y métodos que practican los taxónomos para resolver las relaciones entre los grupos, se han generado propuestas con diversos grados de divergencia (Coca-Abia y Martín-Piera 1991). Por tal motivo, el sistema de clasificación de la familia, ha sufrido cambios en su configuración a lo largo del tiempo. Estos

cambios se han presentado en los niveles taxonómicos supragenéricos, afectando la ubicación o la jerarquía de varios grupos (Coca-Abia 2007, Ahrens *et al.* 2011).

Debido a la enorme riqueza de la familia, superior a las 20,000 especies, para iniciar estudios filogenéticos es recomendable dividirla en grupos pequeños (equivalentes a los niveles convencionales de tribu, subtribu o género), que puedan ser analizados en forma independiente y detallada. En etapas posteriores, los resultados de estos estudios podrán ser ensamblados para proponer una hipótesis filogenética de toda la familia y sus relaciones con otros Scarabaeoidea (M. A. Morón com. pers.).

La subfamilia Melolonthinae reúne al 55 % de las especies de la familia y, uno de sus subconjuntos más diversificados se ha denominado históricamente como subtribu Rhizotrogina, la cual incluye más de 1,000 especies distribuidas en casi todo el mundo y que en apariencia presentan caracteres básicos uniformes, pero con gran diversidad morfológica en las antenas, los tarsos y las estructuras que forman el aparato copulador (Coca-Abia y Martín-Piera 1991, Coca-Abia *et al.* 1993).

En el presente estudio se llevó a cabo un análisis filogenético para determinar las relaciones internas entre algunos géneros representantes de Rhizotrogina y su relación con otros géneros de la familia, utilizando caracteres morfológicos.

2. DESCRIPCIÓN DEL GRUPO

2.1. FAMILIA MELOLONTHIDAE

Los adultos de esta familia se caracterizan por presentar el escapo antenal mucho más corto que el flagelo; la maza antenal es brillante, tiene pilosidad larga y escasa, está formada por tres a siete lamelas capaces de abrirse y cerrarse entre sí como un abanico; los espiráculos abdominales están colocados sobre la región lateral de los esternitos, de tal forma que es posible observar de uno a tres pares de ellos aun cuando los élitros estén plegados (condición *pleurosticti*); la cabeza es proporcionalmente pequeña; el cuerpo es ovalado y robusto, rara vez es aplanado y esbelto, exhibe una amplia gama de colores y su longitud corporal varía entre los tres y 170 mm (Morón 2004); las uñas tarsales están bien desarrolladas, y pueden ser sencillas, bífidas, hendidas, dentadas o pectinadas, con igual o diferente longitud y grosor; es frecuente un acentuado dimorfismo sexual, que es evidente sobre todo con la presencia de proyecciones cefálicas o protorácicas en forma de cuerno, en la hipertrofia de las patas protorácicas o metatorácicas, o en diferencias notables en la coloración, textura y vestidura setífera de las partes dorsales (Morón *et al.* 1997, Morón 2004).

La familia Melolonthidae (*sensu* Endrödi 1966) se encuentra representada en el mundo por más de 20,000 especies, repartidas dentro de ocho subfamilias: Melolonthinae, Hopliinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae, Trichiinae, Valginae y Euchirinae (Morón 2004, Carrillo-Ruiz y Morón 2006).

2.2. SUBFAMILIA MELOLONTHINAE

Los adultos usualmente tienen el cuerpo robusto y semicilíndrico, con las patas proporcionalmente largas y delgadas, aunque también existen especies con el cuerpo esbelto y alargado, con las patas largas y muy finas, y algunas otras con el cuerpo compacto y patas cortas; su coloración abarca desde el negro, pardo, pardo oscuro, pardo rojizo, pardo amarillento, gris, amarillo oscuro, amarillo naranja o amarillo, brillantes y opacos, hasta el blanco o amarillo claro; es frecuente encontrar especies con patrones de coloración contrastante o de textura aterciopelada o escamosa, muy rara vez se observan colores metálicos; las mandíbulas están bien desarrolladas, ocultas bajo los bordes del clípeo; la base del escapo antenal no es visible dorsalmente ya que está cubierta por el borde lateral del clípeo y el ángulo anterior de la frente: los mesoepímeros están completamente cubiertos por la base del húmero elitral: el margen externo de los élitros es recto; presentan metatibias con uno o dos espolones apicales; cada metatarso presenta dos uñas con igual longitud y grosor, con el borde inferior sencillo, dentado, bífido, aserrado o pectinado y el ápice entero o hendido; muchas especies presentan dimorfismo sexual en las proporciones o accesorios de los tarsos y tibias anteriores, así como en los esternitos, placa pigidial y estructura de las antenas; su longitud corporal varía entre cinco y 58 mm (Morón *et al.* 1997).

La subfamilia Melolonthinae cuenta con alrededor de 800 géneros y 12,000 especies solo en el nuevo mundo (Evans 2003, Coca-Abia 2007), dentro de esta subfamilia se agrupan 17 tribus con distribución mundial: Melolonthini,

Macroductylini, Chasmatopterini, Pachydemini, Pachytrichini, Sericini, Sericoini, Diphucephalini, Xylonychini, Liparetrini, Scitalini, Heteronycini, Automoliini, Maechidiini, Phyllotocidiini, Comophini y Systellopini (Morón 2004, Carrillo-Ruiz y Morón 2006).

2.3. TRIBU MELOLONTHINI

Son Melolonthinae cuyos adultos se distinguen por presentar el labro esclerosado, con el borde anterior grueso y generalmente bilobulado, pero queda cubierto por el borde anterior del clípeo en vista dorsal; las mandíbulas están bien desarrolladas, con los bordes exteriores gruesos; las antenas presentan de ocho a diez artejos; la maza antenal tiene longitud muy variable y se forma de tres hasta siete lamelas; tienen seis esternitos abdominales, de los cuales, cuatro o cinco están completamente fusionados entre sí en sus tercios mesiales; las procoxas pueden ser estrechas, prominentes y semicónicas o anchas y transversales; las meso y metatibias presentan dos espolones apicales; las uñas de los tarsos pueden ser sencillas, hendidas, bífidas, dentadas, aserradas, pectinadas o bipectinadas; su talla corporal alcanza desde 5 mm hasta 40 mm; el dimorfismo sexual suele presentarse en las antenas, tarsos y el abdomen (Morón *et al.* 1997).

La tribu Melolonthini, agrupa a las subtribus Rhizotrogina, Melolonthina y Diplotaxina, que juntas reúnen más de 164 géneros y cerca de 5000 especies (Morón *et al.* 1997).

2.4. SUBTRIBU RHIZOTROGINA

Son Melolonthini cuyos adultos se distinguen por presentar las procoxas anchas, proporcionalmente poco prominentes, dispuestas en forma transversal; la placa pigidial es más larga que ancha; el prepigidio y el quinto esternito abdominal están separados por una sutura normalmente completa; el sexto esternito forma la placa anal y está reducido, pero claramente expuesto antes de la abertura anogenital.

Actualmente, Rhizotrogina incluye 76 géneros y cerca de 1770 especies distribuidas en América, Eurasia, Asia y África (Cuadro 1), (Lacroix 2012).

Cuadro 1. Principales géneros que actualmente se encuentran dentro de la subtribu Rhizotrogina.

Género	Distribución
<i>Phyllophaga</i>	América
<i>Amadotrogus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Amphimallon</i>	Eurasia y norte de África
<i>Chioneosoma</i>	Eurasia y norte de África
<i>Eriotrogus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Firminus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Geotrogus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Gnaphalostetha</i>	Eurasia y norte de África
<i>Haplidia</i>	Eurasia y norte de África
<i>Holochelus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Lasiopsis</i>	Eurasia y norte de África
<i>Madotrogus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Monotropus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Pseudoapterogyna</i>	Eurasia y norte de África
<i>Pseudotrematodes</i>	Eurasia y norte de África
<i>Rhizotrogus</i>	Eurasia y norte de África
<i>Tosevskiana</i>	Eurasia y norte de África
<i>Brahmina</i>	Asia
<i>Holotrichia</i>	Asia
<i>Microtrichia</i>	Asia
<i>Schizonycha</i>	África

2.5. CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE RHIZOTROGINA

Reino: Animalia Linnaeus 1758

Phylum: Arthropoda Latreille 1829

Subphylum: Euarthropoda Lankester 1904

Superclase: Mandibulata Snodgrass 1935

Clase: Hexapoda Blainville 1816

Subclase: Pterygota Lang 1888

División: Neoptera Martynov 1923

Subdivisión: Endopterigota Sharp 1898

Orden: Coleoptera Linnaeus 1758

Suborden: Polyphaga Emery 1886

Superfamilia: Scarabaeoidea Latreille 1802

Familia: Melolonthidae Samouelle 1819

Subfamilia: Melolonthinae Leach 1819

Tribu: Melolonthini Leach 1819

Subtribu: Rhizotrogina Burmeister 1855

Tomado de: Smith 2006 y Morón 2004.

3. MARCO TEÓRICO

3.1 HISTORIA TAXONÓMICA DE RHIZOTROGINA

El agrupamiento de las especies parecidas a *Rhizotrogus aestivus* (Olivier 1789), fue propuesto originalmente por Burmeister (1855) con el nombre “Rhizotrogidae” para reunir especies de los géneros *Rhizotrogus* Berthold, 1827, *Monotropus* Erichson, 1847 y *Amphimallon* Berthold, 1827 de Eurasia; *Lasiopsis* Erichson, 1847 y *Trematodes* Faldeman, 1835 de Asia; *Brahmina* Blanchard, 1851 del sureste asiático; *Holotrichia* Hope, 1837 de Asia y el Indopacífico; *Haplidia* Hope, 1837 de Medio Oriente; *Pegylis* Erichson, 1847 y *Schizonycha* Blanchard, 1851 de África; *Enaria* Erichson, 1847 de Madagascar; *Xylonychus* McLeay, 1819 de Australia y *Lachnosterna* Hope, 1837 de América (Lacordaire 1856; Dalla-Torre 1912).

En el transcurso de un siglo se incorporaron cientos de especies a los géneros citados y a otros nuevos y, también se sinonimizaron algunos géneros y se intercambiaron las asignaciones genéricas de varias especies, lo cual propició la ampliación informal de los límites de las diagnósis de los géneros y en consecuencia también trastornaron la definición de “Rhizotrogidae” (Horn 1887, Chapin 1935, Martín-Piera 1985, 1986, Coca-Abia y Martín-Piera 1993). Algunos géneros como *Holotrichia* Hope y *Phyllophaga* Harris, han sido bien estudiados taxonómicamente, pero rara vez se han sometido a un análisis cladístico (Coca-Abia 2007, Morón 1986).

Algunos estudios recientes sobre sistemática de adultos y morfología comparada del aparato reproductor (Coca-Abia y Martín-Piera 1991, Coca-Abia

2002, Coca-Abia *et al.* 1993) y morfología comparada de larvas (Morón, datos no publicados) han brindado indicios de que algunos de los géneros de Rhizotrogina pueden representar grupos polifiléticos. Por ello es necesario profundizar en los estudios sobre las relaciones filogenéticas del grupo, para lograr un esquema de clasificación congruente a nivel mundial.

3.2 EL CASO DE *PHYLLOPHAGA*

El nombre genérico *Phyllophaga* fue propuesto por el Doctor Thaddeus W. Harris en 1827. En este género, él incluyó a las especies neárticas que habían sido incluidas hasta entonces en *Melolontha* Fabricius: *M. quercina* Knoch, *M. hirsuta* Knoch, *M. hirticula* Knoch y *M. balia* Say; pero, debido a que no realizó una definición genérica, autores posteriores ignoraron este nombre y, lo consideraron como un sinónimo o un *nomen nudum* (Morón 1986).

Por lo tanto, F. W. Hope, ignorando este nombre, definió y describió a *Lachnosterna* en 1837 y designó a la especie norteamericana *Melolontha fervida* Fabricius, como especie tipo. En tanto que, C. E. Blanchard, en 1845 dio una breve diagnosis de *Ancylonycha*, (nombre propuesto en 1833 por Dejean sin descripción ni representantes), y que el mismo Blanchard retomó en 1850, considerándolo válido y asignándole 51 especies americanas. Blanchard citó como sinónimos de este género a *Lachnosterna* Hope, *Phyllophaga* Harris y *Melolontha* Fabricius (Morón 1986).

F. W. Erichson, en 1847-48, aceptó como válido el nombre *Ancylonycha* y citó a *Phyllophaga* como sinónimo, omitiendo a *Lachnosterna*; mientras que J. L. LeConte en 1854, ubicó a sus 65 especies nuevas en *Lachnosterna*, diciendo que *Phyllophaga* y *Ancylonycha* carecían de una descripción técnica que definiera sus límites genéricos (Morón 1986).

En 1856, T. J. Lacordaire propuso lo contrario, él consideró a *Phyllophaga* y *Lachnosterna* como sinónimos de *Ancylonycha*; además recomendó no usar *Phyllophaga*, porque Latreille (1825) llamó “Phyllophagi” a una de sus “tribus” de Lamellicornia, que abarcaba a los “Melolonthidae” de MacLeay (1819) (Morón 1986).

Por otro lado, H. W. Bates (1888-89), en la Biología Centrali Americana nunca mencionó el nombre de *Phyllophaga* dentro de sus “Rhizotroginae” y describió 54 especies de Mesoamérica, ubicándolas en *Lachnosterna*. La referencia obligada en Estados Unidos durante más de 50 años, fue la revisión de *Lachnosterna* de Norteamérica por G. H. Horn (1887). Él igualmente consideró válido a *Lachnosterna*, dentro del cual, describió más de 40 especies organizándolas en 17 “grupos” (Bates 1888, Morón 1986).

Phytalus, establecido por Erichson en 1847, fue el primer género que abarcó especies phyllophagiformes con uñas bífidas. Éste fue aceptado por Blanchard, Lacordaire y Bates. El otro género que presenta las uñas bífidas o hendidas es *Chlaenobia*, el cual fue definido por Blanchard en 1850 y posteriormente Lacordaire y Gemminger y Harold (1869) lo consideraron válido.

Cerca de dos décadas más tarde, en 1888, Bates consideró a *Chlaenobia* dentro de los Rhizotroginae, e incluso los colocó encabezando a la “subfamilia” (Bates 1888, Morón 1986).

Otro género descrito por Blanchard (1850), fue *Listrochelus*, en el que hizo notar la estructura “denticulada-aserrada” de las uñas (Saylor 1940). Lacordaire en 1856, aceptó el género y modificó la diagnosis agregando algunos caracteres más, así mismo, hizo notar su similitud con *Ancylonycha*. Posteriormente Gemminger y Harold (1869), ubicaron a *Listrochelus* entre *Lachnosterna* y *Phytalus*. A su vez, Bates (1888), situó al género entre *Chlaenobia* y *Phytalus* (Morón 1986).

LeConte en 1856, propuso tres géneros más, afines a *Phyllophaga*, y que comprendían pocas especies: *Eugastra*, *Endrosa* y *Gynnis*. Estos dos últimos fueron sinonimizados por Bates en 1888, bajo *Lachnosterna*; mientras que *Eugastra* fue considerado como un subgénero de *Phyllophaga* por Saylor (1942), después de permanecer 86 años como género (Bates 1888, Saylor 1942, Morón 1986).

En el mismo caso se encuentra *Chirodines*, propuesto por Bates en 1888, que mantuvo su categoría taxonómica durante 54 años, hasta que el mismo Saylor lo bajó al nivel de subgénero en 1942 (Bates 1888, Saylor 1942, Morón 1986).

Saylor propuso a *Triodonyx* en 1942, en éste reunió a tres especies de México y E.U.A., sin embargo, 20 años más tarde, Arnett lo reubicó como

subgénero dentro de *Phyllophaga* (Saylor 1942, Morón 1986, Warner y Morón 1992).

En resumen, *Lachnosterna* se utilizó ampliamente por autores norteamericanos, ingleses y alemanes por cerca de 60 años, mientras que *Phyllophaga* estuvo invalidado y olvidado durante 70 años. Posteriormente, en 1916, D. Glasgow propuso la restitución de *Phyllophaga* como nombre genérico válido para las especies americanas, designando a *Melolontha hirticula* Knoch como especie tipo y, argumentando que aunque Harris no dio una descripción que indicara los límites del género, sí relacionó el nombre con una serie de nombres específicos válidos.

Por último, L. W. Saylor (1940,1942), consolidó el empleo de *Phyllophaga* (*sensu lato*) como entidad genérica, usando el mismo criterio que Glasgow. En éste reagrupa a las especies americanas continentales, inter y extratropicales. Así mismo propuso usar a nivel de subgénero a *Phytalus*, *Eugastra*, *Chlaenobia*, *Listrochelus*, *Tostegoptera*, *Chirodines* y *Phyllophaga sensu stricto* (Saylor 1940, 1942, Morón 1986).

Durante el siglo XX, 21 autores describieron otras 380 especies americanas más, respetando los mismos criterios de separación genérica y reduciendo los nombres por sinonimización, el uso del concepto de subgénero y el uso del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Además, se empezaron a usar caracteres más precisos en la taxonomía de las especies de América, tales como los genitales masculinos y femeninos, estructura del borde laterobasal de las meso

y metatibias, la presencia, forma y número de carinas tibiales externas, el desarrollo de las alas y la presencia de dimorfismo sexual (Morón 1986).

Actualmente en México *Phyllophaga* incluye 8 subgéneros (*Eugastra*, *Phytalus*, *Chlaenobia*, *Listrochelus*, *Tostegoptera*, *Phyllophaga s. str.*, *Trichesthes* y *Triodonyx*), 41 grupos de especies y 369 especies (Coca-Abia *et al.* 1993, Morón 1986, Morón 2003, Morón *et al.* 1997). Lacroix (2012), ha estimado que a nivel mundial existen 790 especies de *Phyllophaga*, restringidas a las regiones Neártica y Neotropical y, que en su mayoría se encuentran en los E.U. A. y México.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

- Proponer una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de la subtribu Rhizotrogina (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) utilizando caracteres morfológicos de adultos que representen a los géneros más diversificados en el mundo.

4.2. OBJETIVOS PARTICULARES

- Identificar las relaciones filogenéticas entre algunas especies de *Phyllophaga* que representen a los subgéneros y principales grupos de especies.
- Analizar las relaciones filogenéticas entre especies representativas del género *Phyllophaga* y otros géneros de Rhizotrogina de Europa, Asia y África.
- Fundamentar la posible condición polifilética en los Rhizotrogina.
- Proponer una actualización en el esquema de clasificación de los Rhizotrogina apoyada en caracteres morfológicos.

5. HIPÓTESIS

H_i La subtribu Rhizotrogina es un grupo polifilético debido a que durante la historia de su estudio taxonómico se han empleado diferentes caracteres morfológicos, aunado a que no existe un método cladístico que los respalde.

H₀ La subtribu Rhizotrogina es un grupo monofilético soportado por caracteres morfológicos sinapomórficos.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. SELECCIÓN DE LOS TAXA

Para seleccionar los taxa, se revisó la colección entomológica del Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz (IEXA) y la colección particular del Dr. Miguel Ángel Morón Ríos, Xalapa, Veracruz, México (MXAL).

Para formar el grupo interno se eligieron 31 especies pertenecientes a la subtribu Rhizotrogina, de las cuales, 19 especies fueron representantes del género *Phyllophaga* y doce especies de los géneros *Amphimallon*, *Rhizotrogus*, *Miltotrogus*, *Heptophylla*, *Cryptotrogus*, *Haplidia*, *Holotrichia* (cuatro especies), *Microtrichia* y *Schyzonycha*. Para el grupo externo se escogieron nueve especies, de los géneros: *Isonychus*, *Anoxia*, *Melolontha*, *Polyphylla*, *Serica*, *Diplotaxis* y *Macroductylus*, convencionalmente incorporados a otras tribus de Melolonthinae; un género representante de la subfamilia Hopliinae (*Hoplia*) y, un representante de Dynastinae del género *Cyclocephala*.

Todas las muestras de las especies contaron con al menos un representante de cada sexo. En algunas especies se observaron series de máximo nueve individuos para conocer la variación de los caracteres y evitar una valoración inadecuada de los mismos. En total se revisaron 118 ejemplares (Cuadro 2).

Cuadro 2. Taxa seleccionados para el análisis filogenético.

	Especie	Subgénero	País	Número de ejemplares
1	<i>Phyllophaga vexata</i> Horn, 1885	<i>Chlaenobia</i>	México (S.L.P.)	2
2	<i>Phyllophaga latipes</i> Bates, 1888	<i>Chlaenobia</i>	México (Ver.)	4
3	<i>Phyllophaga peccata</i> Blackwelder, 1944	<i>Chlaenobia</i>	México (Col.)	2
4	<i>Phyllophaga pruinosa</i> Blanchard, 1851	<i>Phytalus</i>	México (Ver.)	2
5	<i>Phyllophaga trichodes</i> Bates, 1888	<i>Phytalus</i>	México (N.L.)	2
6	<i>Phyllophaga obsoleta</i> Blanchard, 1850	<i>Phytalus</i>	México (Sin.)	2
7	<i>Phyllophaga cristagalli</i> Arrow, 1933	<i>Listrochelus</i>	México (Son.)	2
8	<i>Phyllophaga praesidii</i> Bates, 1888	<i>Listrochelus</i>	México (Col.)	2
9	<i>Phyllophaga nogueirana</i> Morón, 2002	<i>Listrochelus</i>	México (Son.)	2
10	<i>Phyllophaga opaca</i> Moser, 1918	<i>Phyllophaga</i>	México (Son.)	9
11	<i>Phyllophaga dasypoda</i> Bates, 1888	<i>Phyllophaga</i>	México (Ver.)	6
12	<i>Phyllophaga temora</i> Saylor, 1943	<i>Phyllophaga</i>	México (N.L.)	8
13	<i>Phyllophaga setifera</i> Burmeister, 1855	<i>Phyllophaga</i>	México (Sin.)	2
14	<i>Phyllophaga torta</i> LeConte, 1856	<i>Phyllophaga</i>	México (N.L.)	2
15	<i>Phyllophaga lenis</i> Horn, 1887	<i>Phyllophaga</i>	México (Son.)	4
16	<i>Phyllophaga pubicollis</i> Blanchard, 1850	<i>Phyllophaga</i>	México (Ver.)	3
17	<i>Phyllophaga sturmi</i> Bates, 1888	<i>Phyllophaga</i>	México (Ver.)	3
18	<i>Phyllophaga cribrosa</i> LeConte, 1853	<i>Eugastra</i>	E.U.A.	2
19	<i>Phyllophaga lalanza</i> Saylor, 1941	<i>Triodonyx</i>	México (Nay.)	2
20	<i>Amphimallon solstitialis</i> Linnaeus, 1758		República Checa	2
21	<i>Rhizotrogus aestivus</i> Olivier, 1789		Georgia	2
22	<i>Miltotrogus vernus</i> Germar, 1824		Hungría	2
23	<i>Heptophylla picea</i> Motschulsky, 1857		Japón	3
24	<i>Cryptotrogus weisei</i> Kraatz, 1888		Jordania	2
25	<i>Haplidia transversa</i> Fabricius, 1801		Macedonia	2
26	<i>Holotrichia rufollava</i> Brenske, 1894		India	2
27	<i>Holotrichia serrata</i> Fabricius 1787		India	2
28	<i>Holotrichia lata</i> Brenske, 1892		Taiwan	2
29	<i>Holotrichia nigra</i> Redtenbacher, 1868		China	2
30	<i>Microtrichia kawadai</i> Nomura, 1959		Japón	3
31	<i>Schizonycha mimocontinens</i> Pope, 1960		Sudáfrica	2
32	<i>Isonychus piperitus</i> Bates, 1887		México (Ver.)	2
33	<i>Anoxia orientalis</i> Krynicky, 1832		Bulgaria	2
34	<i>Melolontha melolontha</i> Linnaeus, 1758		Italia	2
35	<i>Polyphylla petiti</i> Guérin, 1830		México (Hgo.)	2
36	<i>Serica porcula</i> Casey, 1884		E.U.A.	3
37	<i>Diplotaxis hirsuta</i> Vaurie, 1958		México	2
38	<i>Macroductylus nigripes</i> Bates, 1887		México (Pue.)	2
39	<i>Hoplia squamifera</i> Burmeister, 1844		México (Ver.)	9
40	<i>Cyclocephala lunulata</i> Burmeister, 1847		México (Ver.)	7

Total 118

circulares, se les aplicó una capa al vacío de polvo de oro-paladio y se observaron bajo el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) Jeol JSM- 5600LV, para ver de forma precisa los sensores antenales de 550x a 1800x. Usando los mismos aumentos, se tomaron series de microfotografías de todas las lamelas, para su posterior codificación.

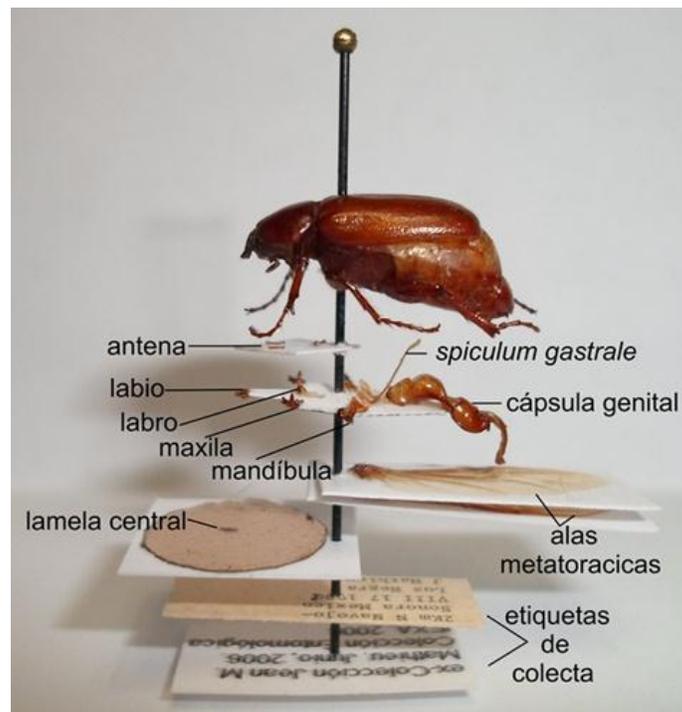


Figura 1. Ejemplo del montaje en seco de *Phyllophaga nogueirana* ♂ para el análisis filogenético. Se muestra el ejemplar de estudio y bajo él las piezas que se disecaron, pinchadas en el mismo alfiler entomológico.

6.3. SELECCIÓN DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

Una vez preparado todo el material, se prosiguió a observar cada ejemplar y sus piezas disecadas bajo el microscopio estereoscópico; se hicieron

Con el fin de evitar confusiones acerca de la morfología de los Melolonthini, en el Apéndice II, se muestran los nombres de las partes del cuerpo de un ejemplar revisado en este estudio y sus abreviaciones.

Cada especie fue revisada nuevamente para observar los caracteres morfológicos seleccionados y elegir entre los estados de carácter propuestos, según las características de las estructuras del cuerpo y de esta forma llenar una matriz de datos morfológicos en Excel 2010 (taxa vs. caracteres morfológicos) (Apéndice III).

Finalmente, se hicieron ilustraciones científicas de la mayoría de los caracteres morfológicos, usando un microscopio con cámara clara Leica MZ 8 (desde 6.3 aumentos hasta 50) y un microscopio Nikon SMZ800 (con 15 y 94.5 aumentos) (Apéndices I y II).

6.4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

La matriz que se elaboró en Excel, se transformó a un archivo nexus en el programa Mesquite, ver. 2.75 (Maddison *et al.* 1997-2001). El análisis cladístico basado en parsimonia se hizo con los programas computacionales WinClada ver. 1.00.08 (Nixon 2002) y NONA ver. 2.0 (Goloboff 1999). El archivo nexus, hecho en Mesquite, se abrió directamente en WinClada. Todos los caracteres fueron tratados como desordenados (optimización de Fitch) y con el mismo peso. Dentro

7. RESULTADOS

Se obtuvieron tres árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 493 pasos, un índice de consistencia de 0.27 y un índice de retención de 0.55. Repitiendo el mismo procedimiento diez veces, se obtuvieron los mismos valores de los estadísticos y los mismos tres cladogramas. El cladograma de consenso estricto (L= 499, IC= 0.26 e IR= 0.54) se muestra en las figuras 192 y 193 parte A y B (Apéndice IV).

En esta hipótesis filogenética, el clado que une al hoplino *Hoplia squamifera* Burmeister con los macrodactilinos *Isonychus piperitus* Bates y *Macroductylus nigripes* Bates (nodo 3), se encuentra soportado por un valor de bootstrap de 89% y dos sinapomorfías: lóbulos laterales del labro anchos y alas membranosas de color ahumado. A su vez, la relación entre *I. piperitus* y *M. nigripes* (nodo 4), se soporta por un valor de bootstrap de 80% y ocho caracteres compartidos: superficie del mentón, cípeo y canto ocular con sedas escamiformes, lóbulo incisivo mandibular muy reducido, borde externo mandibular recto, antena con nueve artejos, parámetros más cortos que el tecto y protibias de las hembras con dos dientes bien definidos.

El nodo 5, donde se segrega la tribu Diplotaxini, representada por *Diplotaxis hirsuta* Vaurie, se encuentra soportado por un valor de bootstrap de 41% y seis sinapomorfías: labio tan largo como ancho o más ancho que largo, galea maxilar amplia, maxilas con cuatro o cinco dientes, lacinia maxilar proyectada, labro en vista lateral con perfil vertical, y formaciones onduladas o crenuladas en el margen lateral del pronoto.

La relación filogenética entre *Amphimallon solstitialis* Linnaeus y *Rhizotrogus aestivus* Olivier (nodo 8), se encuentra soportada por un valor de bootstrap de 47% y siete caracteres compartidos: galea maxilar reducida, borde anterior del clípeo en vista dorsal trapezoidal, frente con superficie irregular, parámetros más cortos que el tecto, carina meso y metatibial completa en machos y protibias con dimorfismo sexual marcado.

El clado que agrupa a las especies *Melolontha melolontha* Linnaeus, *Polyphylla petiti* Guérin, *Cryptotrogus weisei* Kraatz y *Anoxia orientalis* Krynicky (nodo 9), se encuentra soportado por un valor de bootstrap de 63% y tres sinapomorfías: 4º artejo de los palpos maxilares con sedas abundantes, clípeo con contorno subrectangular y falobase-parámetros muy alargados y curvados.

Las especies *P. petiti*, *C. weisei* y *A. orientalis* se encuentran estrechamente emparentadas (bootstrap de 98%, nodo 10), y comparten tres sinapomorfías: palpos maxilares engrosados, lóbulo incisivo mandibular con dientes muy bien marcados y los ángulos apico-laterales del clípeo proyectados.

La relación entre *C. weisei* y *A. orientalis* se encuentra soportada por un valor de bootstrap de 72% (nodo 11) y un conjunto de cinco caracteres compartidos: lóbulo incisivo mandibular sin cuello, lóbulo molar mandibular sin quillas libres, región media del lóbulo molar mandibular semiplano, *spiculum gastrale* con forma de "V" y machos sin espolón protibial.

comparten cuatro caracteres morfológicos: frente punteada, ángulos posteriores del pronoto agudos y proyectados, pigidio femenino convexo y uñas protarsales bífidas o hendidas. Por otro lado, *P. pruinosa* y *P. trichodes* (nodo 18), presentan la base del espolón metatibial externo fusionado. El nodo 19 agrupa a *P. obsoleta*, *P. vexata*, *P. latipes* y *P. peccata* por compartir cuatro caracteres: mentón sin elevaciones laterales, último artejo de los palpos maxilares más corto o similar que los dos anteriores, pronoto con superficie dorsal glabra y placas inferiores glabras.

El clado de las especies del subgénero *Chlaenobia* (*P. vexata*, *P. latipes* y *P. peccata*, nodo 20), se encuentra soportado fuertemente por un valor de bootstrap de 90% y una sinapomorfía para el grupo: cobertura setosa abundante en la región ventral de los tarsos.

P. latipes y *P. peccata* (nodo 21), se relacionan con un valor de soporte de bootstrap de 77% y cuatro caracteres compartidos: ángulos posteriores del pronoto no visibles en vista dorsal y redondeados o plegados hacia el pleurón, pigidio rugoso y espolón metatibial interno más corto, similar o ligeramente mayor que el externo.

En el gran clado del nodo 22, se relacionan las especies que presentan regiones pruinosas en el pronoto. *Phyllophaga dasypoda* Bates y *Holotrichia rufolava* Brenske, se unen en el nodo 23 por tener el último artejo de los palpos maxilares más corto o similar que los dos anteriores y el cuerpo esbelto.

Los taxones que se agrupan en el nodo 24, se relacionan por presentar regiones pruinosas en los esternitos. Por otro lado, *Phyllophaga setifera*

Burmeister y *Phyllophaga lenis* Horn (nodo 25), se encuentran estrechamente relacionadas por tener la placa anal con un proceso agudo o bidentado en su región mesial; este clado se encuentra soportado por un valor de bootstrap de 45%.

Los taxa incluidos dentro del nodo 26, presentan la zona media del prementón cóncava, y el clípeo y parte central de la frente sin vestidura setosa. En este clado se segrega *Phyllophaga temora*, por presentar los ángulos posteriores del pronoto no visibles en vista dorsal, el pigidio femenino con lóbulos y el espolón metatibial fusionado. En el nodo 27, se incluyen las especies que presentan el pronoto, escutelo y región paraocular glabra. Así mismo, en el nodo 28, se forma un clado que agrupa a las especies asiáticas *Microtrichia kawadai* Nomura, *Holotrichia lata* Brenske y *Holotrichia serrata* Fabricius; esta agrupación se encuentra soportada por un valor de bootstrap de 33% y seis caracteres compartidos: *sensillum* del 4º artejo de los palpos maxilares alargado, cinco o más quillas inferiores diagonales en la mandíbula derecha, doce o más quillas libres en el lóbulo molar de la mandíbula izquierda, disco pigidial glabro, *spiculum gastrale* con su porción basal corta y la carina mesotibial incompleta en los machos. La especie japonesa *Microtrichia kawadai*, se segrega del grupo de *Holotrichia* por tener el mentón plano, el lóbulo incisivo mandibular sin muesca, la frente con superficie irregular, la vena yugal uniéndose al margen del ala, la celda basal cerrada entre A1 y A2, una sutura elevada entre el pleurón y el basiesternón, las placas superiores están ausentes en la genitalia femenina y la carina metatibial está ausente en los machos. A su vez, *H. lata* y *H. serrata* (nodo 29), se

ángulos anteriores del pronoto redondeados, pigidio femenino convexo y tecto muy ensanchado.

Las especies agrupadas por Morón (1986) dentro del subgénero *Listrochelus* (*P. nogueirana*, *P. cristagalli* y *P. praesidii*), se asocian con un valor de bootstrap de 28% y comparten una sinapomorfía (nodo 34): uñas protarsales pectinadas o bipectinadas. A su vez, la relación entre *P. cristagalli* y *P. praesidii* (nodo 35), se soporta con un valor de bootstrap de 71% y cinco caracteres compartidos: 4º artejo de los palpos maxilares con *sensillum* alargado y área sensorial diferenciada, superficie elitral setosa, propleura con regiones pruinosas y *spiculum gastrale* con su porción basal corta.

8. DISCUSIÓN

sin muesca, borde externo mandibular recto, vena anal 2 en forma de "T", surco medio en el prepigidio, y carina meso y metatibial incompleta (formando un dentículo en la parte media de su lado externo).

Las relaciones filogenéticas de las especies *Miltotrogus vernus* y *Haplidia transversa*, con los otros grupos que aparecen en la politomía del nodo 16 no son claras, esto puede deberse a la falta de caracteres informativos que permitan romper dicha politomía. Cabe mencionar que Coca-Abia y Martín-Piera (1991), analizaron la morfología y anatomía de la genitalia de varios géneros de Rhizotrogina, entre ellos *Miltotrogus* y *Haplidia*, y encontraron que estos dos géneros están estrechamente relacionados, formando un clado que podría representar un linaje evolutivo primitivo dentro de la subtribu.

Rhizotrogus aestivus, representante de la subtribu Rhizotrogina, asignada por Burmeister en 1855 (Bouchard *et al.* 2011), se agrupa en el nodo 8 junto con *Amphimallon solstitialis*. Estas especies paleárticas comparten siete caracteres: galea maxilar reducida, borde anterior del clípeo en vista dorsal trapezoidal, frente con superficie irregular, parámetros más cortos que el tecto, carina meso y metatibial completa en machos y protibias con dimorfismo sexual marcado; estos caracteres podrían fundamentar las relaciones filogenéticas de los verdaderos Rhizotrogina.

Algunas de las especies hasta el momento incorporadas en Melolonthina y Rhizotrogina se agrupan en el nodo 9. Estas especies (*M. melolontha*, *P. petiti*, *C. weisei* y *A. orientalis*) comparten tres sinapomorfías, por lo tanto, los caracteres

lado externo, cobertura setosa escasa en la región ventral de los tarsos y algunas especies pueden presentar la base del espolón metatibial externo fusionado al ápice de la tibia. Este género se encuentra estrechamente relacionado con las especies de "*Chlaenobia*" por presentar las uñas tarsales bífidas o hendidas.

Cabe mencionar que en este estudio, *Phyllophaga obsoleta*, agrupada tradicionalmente dentro del subgénero *Phytalus*, grupo Obsoleta, se separa de "*Phytalus pruinosa*" y "*Phytalus trichodes*" ambas del grupo Pruinosa (Coca-Abia *et al.* 1993, Morón 1986), por no presentar la base del espolón metatibial externo fusionado, sino que se encuentra articulado al ápice de la metatibia, además, comparte cuatro caracteres con las especies representantes del género "*Chlaenobia*", razón por la cual, se agrupa en el clado de estas especies; dichos caracteres son: mentón sin elevaciones laterales, último artejo de los palpos maxilares más corto o similar que los dos anteriores, pronoto con superficie dorsal glabra y placas inferiores glabras. Sin embargo, el valor de soporte de bootstrap para este clado es muy bajo (12%), por lo cual, hace falta revisar nuevos caracteres e incluir algunas especies del grupo Obsoleta, para observar cómo se comportan dentro del cladograma, esperando que *P. obsoleta* finalmente se reagrupe con especies de su mismo grupo y formen un clado hermano al del grupo Pruinosa. Algunas razones para suponer que *Phyllophaga obsoleta* debería emparentarse más con el género *Phytalus* y no con "*Chlaenobia*", es que no presenta la región ventral de los tarsos con una cobertura setosa abundante, carácter sinapomórfico de "*Chlaenobia*".

Con base en el estudio del género *Phyllophaga* realizado por Morón (1986), se esperaba que *Phyllophaga* (s. str.) se ubicara entre los nodos 30-31, sin embargo, en este trabajo no se incluyó la especie tipo del género (*Phyllophaga hirticula* Knoch), por lo que no se puede asegurar la ubicación exacta del mismo. En estudios próximos se continuará con la revisión de la subtribu “Phyllophagina”, incluyendo a *Phyllophaga hirticula*, otras especies de la zona sureste de Estados Unidos de América y especies endémicas de las Antillas para poder precisar la ubicación de todos los géneros previamente propuestos.

Las especies del género “*Listrochelus*” Blanchard, 1851, se agrupan en el clado más terminal del árbol por presentar una carina en el vértice y las uñas protarsales pectinadas o bipectinadas.

9. CONCLUSIONES

pueden apoyar su reubicación de categoría taxonómica, representando géneros de “Phyllophagina”.

De acuerdo con este análisis, “Phyllophagina” podría incluir siete entidades genéricas americanas: *Eugastra*, *Phytalus*, *Chlaenobia*, *Trichesthes*, *Phyllophaga*, *Listrochelus*, y *Tostegoptera*; así como dos entidades genéricas asiáticas: *Holotrichia* y *Microtrichia*.

En estudios próximos se continuará con la revisión de “Triodonyxina”, incluyendo a “*Triodonyx lalanza*” y a todas las especies hasta ahora agrupadas en el subgénero *Triodonyx*: *P. (Triodonyx) gigantissima*, *P. (Triodonyx) woodruffi*, *P. (Triodonyx)*, *nogueirai* y *P. (Triodonyx) bellamyi* (Warner y Morón 1992); así mismo, se continuará con la revisión de “Phyllophagina”, se incluirá en el análisis filogenético a la especie tipo del género *Phyllophaga*, además de especies del este de E.U.A. y especies endémicas de las Antillas, entre otras.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Ahrens, D., M. Scott y A. P. Vogler.** 2011. The phylogeny of monkey beetles based on mitochondrial and ribosomal RNA genes (Coleoptera: Scarabaeidae: Hopliini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60 (2011) 408–415.
- Balthasar, V.** 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Paläarktischen und Orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). Band 1-3. Tschechoslowak Akademie der Wissenschaften, Praha. 287 pp.
- Bates, H. W.** 1888-89. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. 2* (Part 2): 161-416.
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński, y A. B. T. Smith.** 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* 88: 1–972.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca.** 2005. *Invertebrados*. McGraw-Hill. Madrid, España. 960 pp.
- Carrillo-Ruiz, H. y M. A. Morón.** 2006. Study on the phylogenetic relationships of the Hopliids (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 108(3) 619-638.

Chapin, E. A. 1935. Review of the genus *Chlaenobia* Blanchard (Coleoptera: Scarabaeidae). Smithsonian Miscellaneous Collections 94(9): 1-20.

Coca-Abia, M. 2002. Reestablishment of the genus *Trichesthes* Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) based on phylogeny. Journal of the New York Entomological Society 110(1): 95-114.

Coca-Abia, M. 2007. Phylogenetic relationships of the subfamily Melolonthinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Insect Systematic and Evolution 38: 447-472.

Coca-Abia, M. y F. Martín-Piera. 1991. Anatomy and morphology of the genitalia in the subtribe Rhizotrogina (Col. Melolonthidae, Melolonthini): taxonomic implications. In: Zunino, M., X. Bellés y M. Blas (eds.). Advances in Coleopterology. European Association of Coleopterology. Barcelona. pp. 61-78.

Coca-Abia, M. y F. Martín-Piera. 1993. The genus *Haplidia* Hope, 1837 (Coleoptera, Melolonthidae) in the Iberian Peninsula. Nouvelle Revue d'Entomologie (n. s.) 10: 69-77.

Coca-Abia, M., F. Martín-Piera y M. A. Morón. 1993. Anatomía y morfología de la genitalia femenina de las especies mexicanas del género *Phyllophaga* (*sensu*

lato) (Coleoptera: Melolonthidae). Relaciones filogenéticas con otros géneros del área mediterránea. Giornale italiano di Entomologia 6: 263-274.

Dalla-Torre, K. W. 1912. Scarabaeidae: Melolonthinae III. pp 135-290. In: Schenkling, S. (ed.). Coleopterorum Catalogus pars 49, vol. 20. W. Junk publishers. The Hague.

Endrödi, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera: Lamellicornia) I. Teil. Entomologische Abhandlungen Museum Tierkunde, Dresden, Bd. 33: 1-457.

Evans, A. 2003. A checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). Zootaxa 211: 1-419.

Evans, A. V. y A. B. T. Smith. 2009. An electronic checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) Version 3. 353 pp.

Felsenstein, J. 1985 Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 38: 16-24.

Goloboff, P. 1999. NONA ver. 2. Published by the author, Tucumán, Argentina.

Horn, G. H. 1887. Revision of the species of *Lachnosterna* of America north of Mexico. Transactions of the American Entomological Society 14: 209-296.

Jameson, M. L. y B. C. Ratcliffe. 2002. Series Scarabaeiformia Crowson 1960 (= Lamellicornia) Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802. Introduction. pp 1-5. In Arnett, R. H. Jr., M. C. Thomas, P. S. Skelley and J. H. Frank (eds.). American Beetles, Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press, Boca Raton, Florida. 861 pp.

Janssens, A. 1949. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique 25(15): 1-30

Kohlmann, B. y M. A. Morón. 2003. Análisis histórico de la clasificación de los Coleoptera Scarabaeoidea o Lamellicornia. Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 90:175-280.

Lacordaire, J. T. 1856. Histoire naturelle des insectes. Généra des Coléoptères. Vol. 3. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 594 pp.

Lacroix, M. 2012. en <http://hannetons.free.fr>

Lawrence, J. F. y A. F. Newton. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). pp. 779-1006. In: Pakaluk, J. and S. A. Slipinski (eds.) Biology, Phylogeny and

Classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa. Reprinted with permission in: Publicaciones especiales No. 3, Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara.

Maddison, W. y D. Maddison. 1997-2001. Mesquite version 2.75 (build 566)
Copyright (c) W.

Martín-Piera, F. 1985. Los géneros de Melolonthini y las especies ibero-baleares de *Amphimallon* Berthold, 1827, y *Monotropus* Erichson, 1848 (Col., Scarabaeoidea). Graellsia 41: 7-30.

Martín-Piera, F. 1986. Los *Rhizotrogus* Berthold, 1827, ibero-baleares, I. Claves de identificación actualizadas (Col., Scarabaeoidea, Melolonthini). Graellsia 42: 3-18.

Morón, M. A. 1986. El género *Phyllophaga* en México, morfología, distribución y sistemática supraespecífica, (Insecta: Coleoptera). Primera Edición. Publicación 19. Instituto de Ecología. México, D. F. 341 pp.

Morón, M. A. 2003. Diversidad, distribución e importancia de las especies de *Phyllophaga* Harris en México (Coleoptera: Melolonthidae). pp. 1-27. En: Aragón, A., M. A. Morón y A. Marín (eds.). Estudios sobre coleópteros del

suelo en América. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.

Morón, M. A. 2004. Escarabajos, 200 millones de años de evolución. 2ª Ed. Instituto de Ecología, A. C y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. 204 pp.

Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. Publicación especial de la Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. y CONABIO. México. 280 pp.

Nixon, K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.

Ramírez-Ponce, A y M. A. Morón. 2009. Relaciones filogenéticas del género *Anomala* (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). Revista Mexicana de Biodiversidad 80: 357- 394

Saylor, L. W. 1940. Revision of the scarabaeid beetles of the *Phyllophagan* subgenus *Listrochelus* of the United States, with discussion of related subgenera. Proceedings of the United States National Museum 89(3095): 59-130.

Saylor, L. W. 1942. Notes on beetles related to *Phyllophaga* Harris with descriptions of new genera and subgenera. Proceedings of the United States National Museum 92(3145): 157-165.

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.

Warner, W. B. y M. A. Morón. 1992. A revision of the *Phyllophaga* subgenus *Triodonyx* Saylor (Coleoptera: Scarabaeidae). Journal of the Kansas Entomological Society 65(3): 321-340.

11. APÉNDICES

APÉNDICE I. LISTA DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y SUS ESTADOS CORRESPONDIENTES

Labio

1. Margen apical del prementón en vista dorsal. 0) bilobulado (Figs. 2, 3, 6 – 11, 186), 1) recto (Figs. 4, 5).
2. Forma de los ángulos apicolaterales del prementón. 0) redondeados (Figs. 3, 5-7), 1) subcuadrados (Figs. 2, 4, 8, 9, 186).
3. Proporciones del labio. 0) tan largo como ancho o más ancho que largo (Figs. 2 – 11, 186), 1) claramente más largo que ancho.
4. Superficie de la parte media del prementón. 0) cóncava (Fig. 186), 1) plana (Figs. 2, 4, 5, 7 - 11).
5. Vestidura del prementón. 0) setosa (Figs. 2 - 4, 6 – 11, 186), 1) glabra (Fig. 5).
6. Sedas escamiformes en el mentón. 0) ausentes (Figs. 2, 3, 5-9, 11, 186), 1) presentes (Figs. 4,10).
7. Elevaciones laterales en el mentón. 0) ausentes (Figs. 2 - 5, 7, 8, 10), 1) presentes (Figs. 11, 186).
8. Perfil de la superficie del mentón (vista lateral). 0) convexo, 1) plano.

Maxila

9. Dimensión de la galea maxilar. 0) amplia (Figs. 12, 13, 187), 1) reducida (Figs. 14, 15).

10. Número de dientes maxilares. 0) cuatro o cinco (Figs. 12, 187) , 1) seis o más (Figs. 13, 15), 2) un diente (Fig. 14).
11. Longitud de los dientes maxilares. 0) largos (Figs. 12, 13, 187), 1) cortos (Figs. 14, 15).
12. Forma de los dientes maxilares. 0) rectos, 1) semicurvados.
13. Acomodo de la lacinia maxilar. 0) proyectada (Figs. 12 – 14, 187), 1) fusionada con la galea (Fig. 15).
14. Sedas escamiformes en el basiestipe. 0) ausentes (Figs. 12, 15), 1) presentes (Figs. 13, 14).
15. Forma de los palpos maxilares. 0) delgados (Figs. 12, 15, 187), 1) engrosados (Figs. 13, 14).
16. Forma del área sensorial del 4º artejo de los palpos maxilares (“*sensillum*”). 0) circular (Figs. 12 - 14), 1) alargada (Fig. 15).
17. Vestidura del 4º artejo de los palpos maxilares. 0) casi glabro (Figs. 12, 15, 187), 1) con sedas abundantes (Figs. 13, 14).
18. Depresión lateral profunda en el 4º artejo de los palpos maxilares (“área sensorial diferenciada”). 0) ausente, 1) presente.
19. Longitud del último artejo de los palpos maxilares respecto a los dos anteriores. 0) más largo (Figs. 12 – 15), 1) más corto o similar (Fig. 187).

Mandíbula

20. Mandíbulas ocultas bajo los bordes del clípeo en vista dorsal. 0) presente (Figs. 44 - 48, 50, 160 - 162), 1) ausente (Figs. 49, 163).

Labro

31. Fusión del labro con el clípeo. 0) ausente, 1) presente.
32. Forma del borde anterior del labro en vista ventral. 0) escotado (Figs. 35, 36), 1) heterogéneamente bilobulado (Figs. 37, 38), 2) circular (Fig. 39).
33. Vestidura del borde anterior del labro en vista ventral. 0) con sedas libres dirigidas hacia el centro (Figs. 35 - 37), 1) con sedas mezcladas con las sedas de la epifaringe (Figs. 38, 39).
34. Perfil del borde anterior del labro en vista lateral. 0) vertical (Fig. 40), 1) disminuido (Fig. 41).
35. Amplitud de los lóbulos laterales del labro. 0) delgados (Fig. 35 - 37, 39), 1) anchos (Fig. 38).

Antenas

36. Número de artejos antenales. 0) diez (Fig. 42, 189), 1) nueve (Fig. 43).
37. Número de lamelas en el macho. 0) solo tres (Fig. 43, 189), 1) más de tres (Fig. 42).
38. Número de lamelas en la hembra. 0) solo tres, 1) más de tres.
39. Longitud de la maza antenal respecto al funículo en machos. 0) similar o ligeramente más larga (Fig. 43, 189), 1) más del doble de larga (Fig. 42).
40. Dimorfismo sexual en la longitud de la maza antenal. 0) nulo o ligeramente marcado, 1) fuertemente acentuado.

Clípeo

41. Forma del borde anterior del clípeo en vista dorsal. 0) bilobulado o circular (Figs. 44 - 47), 1) rectangular o trapezoidal (Figs. 48 - 50).
42. Forma de los ángulos apico-laterales del clípeo. 0) redondeados (Figs. 44-47, 49, 50), 1) proyectados (Fig. 48).
43. Forma del contorno del clípeo en vista dorsal. 0) subtrapezoidal (Figs. 44-47, 49, 50), 1) subrectangular (Fig. 48).
44. Elevación del borde anterior del clípeo. 0) notable o pronunciada, 1) nula, poco apreciable o disminuida.
45. Grosor del borde anterior del clípeo en vista lateral. 0) grueso (Figs. 51, 52), 1) adelgazado (Fig. 53).
46. Forma de la sutura frontoclipeal. 0) sinuada (Figs. 44 - 47, 49), 1) recta (Fig. 48), 2) trapezoidal (Fig. 50).
47. Continuidad de la sutura frontoclipeal. 0) completa (44 - 47, 50), 1) incompleta (48, 49).
48. Elevación de la sutura frontoclipeal. 0) ausente o atenuada, 1) presente.
49. Vestidura de la superficie del clípeo. 0) glabro (Figs. 44, 46, 49), 1) setoso (Figs. 45, 47, 48, 50).
50. Sedas escamiformes en el clípeo. 0) ausentes (Figs. 44 - 47, 49, 50), 1) presentes (Fig. 48).

Frente

51. Textura de la frente. 0) punteada (Figs. 44, 46, 49), 1) rugoso-punteada (Figs. 45, 47, 48, 50).

- 52. Vestidura del centro de la frente. 0) glabra (Figs. 44, 46, 49), 1) setosa (Figs. 45, 47, 48, 50).
- 53. Vestidura de la región paraocular. 0) glabra (Figs. 44, 46, 49), 1) setosa (Figs. 45, 47, 48, 50).
- 54. Sedas escamiformes en la frente. 0) ausentes (Figs. 44 - 47, 49, 50), 1) presentes (Fig. 48).
- 55. Elevación de la zona paraocular. 0) ausente (Figs. 45 - 49), 1) presente (Figs. 44, 50).
- 56. Relieve de la superficie de la frente. 0) convexa (Figs. 51 - 53), 1) irregular.
- 57. Carina del vértex. 0) ausente (Figs. 45 - 50), 1) presente (Figs. 44, 54, 55).

Ojos

- 58. Distancia interocular (ancho de la frente entre el diámetro de los ojos). 0) angosta, caben menos de 5 diámetros oculares (ojos grandes) (Figs. 44-49), 1) amplia, caben más de 5 diámetros oculares (ojos chicos) (Figs. 50, 54, 55).
- 59. Porción anterior del ojo en vista dorsal. 0) oculta por el canto ocular, 1) visible por delante del canto ocular.
- 60. Vestidura del canto ocular. 0) setoso, 1) glabro.
- 61. Sedas escamiformes en el canto ocular. 0) ausentes (Figs. 44 - 47, 49, 50), 1) presentes (Fig. 48).

Escutelo

- 72. Forma del ápice del escutelo. 0) agudo (Figs. 64 - 66), 1) redondeado (Figs. 67, 68).
- 73. Textura del escutelo. 0) punteada (Figs. 65, 66), 1) lisa (Figs. 64, 68).
- 74. Vestidura del escutelo. 0) glabra (Figs. 64, 66), 1) setosa (Figs. 65, 67, 68).
- 75. Sedas escamiformes en el escutelo. 0) ausentes (Figs. 64 - 66), 1) presentes (Figs. 67 - 68).

Élitros

- 76. Textura elitral. 0) punteada, 1) estriada.
- 77. Vestidura de la superficie elitral. 0) glabra, 1) setosa.
- 78. Sedas escamiformes en los élitros. 0) ausentes, 1) presentes.
- 79. Regiones pruinosas en los élitros. 0) ausentes, 1) presentes.
- 80. Élitros fusionados. 0) ausentes (Figs. 160, 161, 163), 1) presentes (Fig. 162).
- 81. Relieve de la interestría sutural. 0) elevado (Figs. 160 - 162), 1) apenas marcado (Fig. 163).
- 82. Vestidura del margen elitral. 0) setoso (Figs. 69, 71), 1) glabro (Fig. 70).
- 83. Forma del perfil elitral en vista lateral. 0) aplanado (Fig. 69), 1) convexo (Fig. 70), 2) ligeramente deprimido al centro (Fig. 71).

Alas membranosas

- 84. Dimensión de las alas membranosas. 0) desarrolladas, 1) reducidas.
- 85. Color de alas membranosas. 0) ámbar, 1) ahumadas.

- 86. Relación de proporción de largo-ancho de las alas membranosas. 0) cortas (razón menor a 3), 1) largas (razón mayor a 3)
- 87. Forma de la vena mediana. 0) sencilla, 1) ligeramente curvada en el ápice.
- 88. Ápice de la vena yugal (J). 0) terminando antes del margen (Figs. 72, 73, 190), 1) uniéndose al margen (Figs. 74, 75).
- 89. Apreciación de la celda basal. 0) casi cerrada entre A1 y A2 (Figs. 72, 74, 190), 1) cerrada entre A1 y A2 (Figs. 73, 75).
- 90. Forma de la vena anal 2. 0) "Y" (Figs. 73 – 75, 190), 1) "T" (Fig. 72).

Regiones ventrales

- 91. Sutura visible y elevada entre el propleurón y el basiesternón. 0) ausente (Figs. 76, 77, 80 - 82), 1) presente (Figs. 78, 79, 83).
- 92. Sedas escamiformes en la propleura. 0) ausentes (Figs. 76 - 82), 1) presentes (Fig. 83).
- 93. Regiones pruinosas en la propleura. 0) ausentes, 1) presentes.
- 94. Proceso proesternal 0) ausente o muy pequeño (Figs. 76 - 81), 1) bien desarrollado (Figs. 82, 83).
- 95. Dimensión del metaesternón. 0) alargado, 1) corto.
- 96. Sedas escamiformes en los esternitos. 0) ausentes (Figs. 84 - 87), 1) presentes (Figs. 92, 97).
- 97. Regiones pruinosas en los esternitos. 0) ausentes, 1) presentes.
- 98. Placa anal con un proceso agudo o bidentado en su región mesial. 0) ausente (Figs. 84, 85), 1) presente (Figs. 86, 87).

Pigidio

99. Base del prepigidio. 0) expuesto (Figs. 88 - 90), 1) oculto por el ápice de los élitros (Figs. 91 - 93).
100. Surco mesial en el prepigidio. 0) ausente, 1) presente.
101. Vestidura del disco pigidial. 0) setosa (Figs. 88 - 92, 96 - 99), 1) glabra (Figs. 93 - 95).
102. Sedas escamiformes en el pigidio. 0) ausentes (Figs. 88 - 96, 98, 99), 1) presentes (Fig. 97).
103. Relieve del pigidio en hembras. 0) simple (Figs. 101, 102, 104, 105), 1) con lóbulos (Figs. 100, 103, 106).
104. Textura pigidial. 0) punteada, 1) rugosa.
105. Perfil lateral del pigidio masculino. 0) convexo (Figs. 94 - 96), 1) casi plano (Figs. 97 - 99).
106. Perfil lateral del pigidio femenino. 0) convexo (Figs. 100 - 102), 1) casi plano (Figs. 103 - 105), 2) cóncavo (Fig. 106).

Edeago

107. Circunferencia del tecto. 0) continua con la pieza basal (Figs. 116 - 118, 191), 1) muy ensanchado (Figs. 119 - 121).
108. Longitud del tecto respecto a la pieza basal. 0) similar o más largo (Figs. 112 - 115, 191), 1) más corto (Figs. 107 - 111).
109. Expansión de la falobase. 0) ausente (Figs. 112 - 114, 191), 1) presente (Figs. 107 - 111, 115).

130. Dimorfismo sexual en las protibias (diferencia en número de dientes externos, grosor de las tibias o presencia de espolón protibial). 0) discreto o nulo, 1) marcado.

Tarsos

131. Cobertura setosa de la región ventral de los tarsos. 0) escasa (Figs. 152 – 159), 1) abundante (Fig. 151).
132. Número de uñas metatarsales. 0) dos, 1) una.
133. Forma de las uñas metatarsales. 0) ornamentadas, 1) sencillas.
134. Forma de las uñas protarsales. 0) bífidas o hendidas (Figs. 151 - 153), 1) dentadas (Figs. 154 - 156), 2) pectinadas o bipectinadas (Figs. 157 - 159).
135. Forma de las uñas pro y mesotarsales en el macho. 0) similares, 1) diferentes.

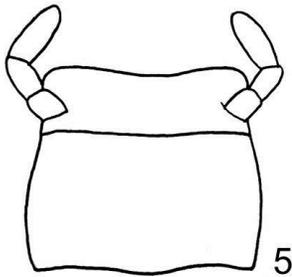
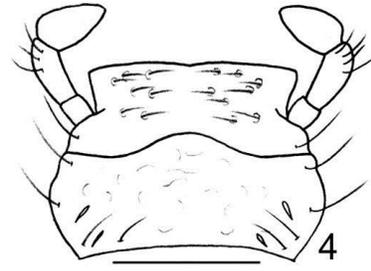
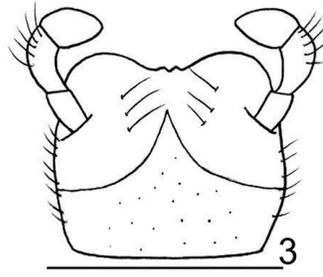
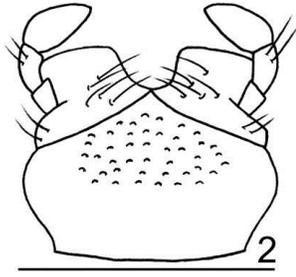
Dimensión corporal

136. Razón corporal (determinado como la longitud total, desde el ápice del clípeo hasta el ápice de los élitros, dividido entre el ancho máximo elitral) 0) robusto (razón menor a 2) (Figs. 160, 161), 1) esbelto (razón de 2 o más) (Figs. 162,163).

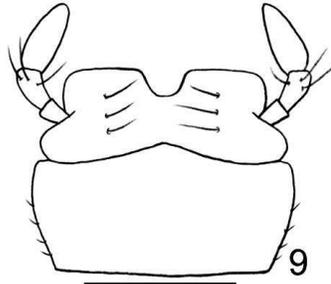
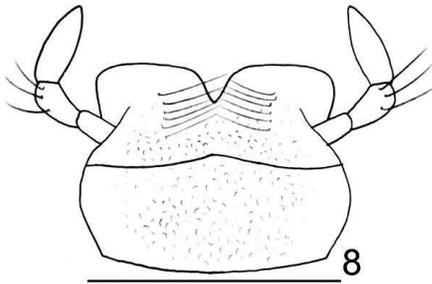
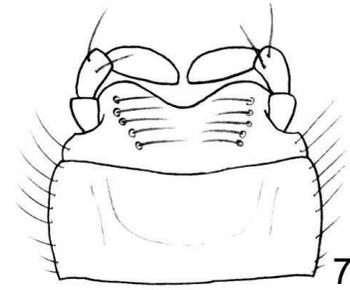
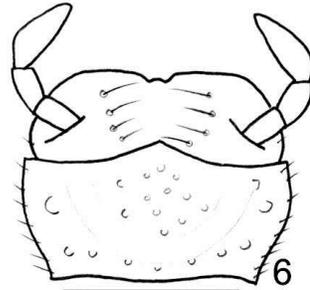
Sensores antenales

137. Porcentaje de sensores basicónicos con respecto al total observado a 550x (en la parte media de la cara interna de la lamela central). 0) de 8% al 50% (Figs. 164 - 167, 172, 173), 1) de 0% al 7% (Figs. 170, 171, 174 - 178), 2) más del 51% (Figs. 168, 169).

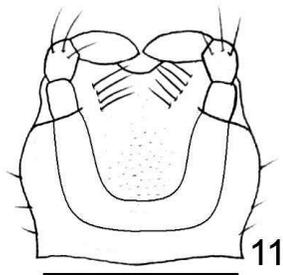
138. Lamela central con superficie estriada. 0) ausente (Figs. 164-177, 179, 180, 182-184), 1) presente (Fig. 178, 181).
139. Cara interna de la lamela central con una línea longitudinal de agujeros grandes e irregulares ("inputs pocket"). 0) ausentes (Figs. 164 - 176, 178, 181 - 184), 1) presentes (Figs. 177, 179, 180).



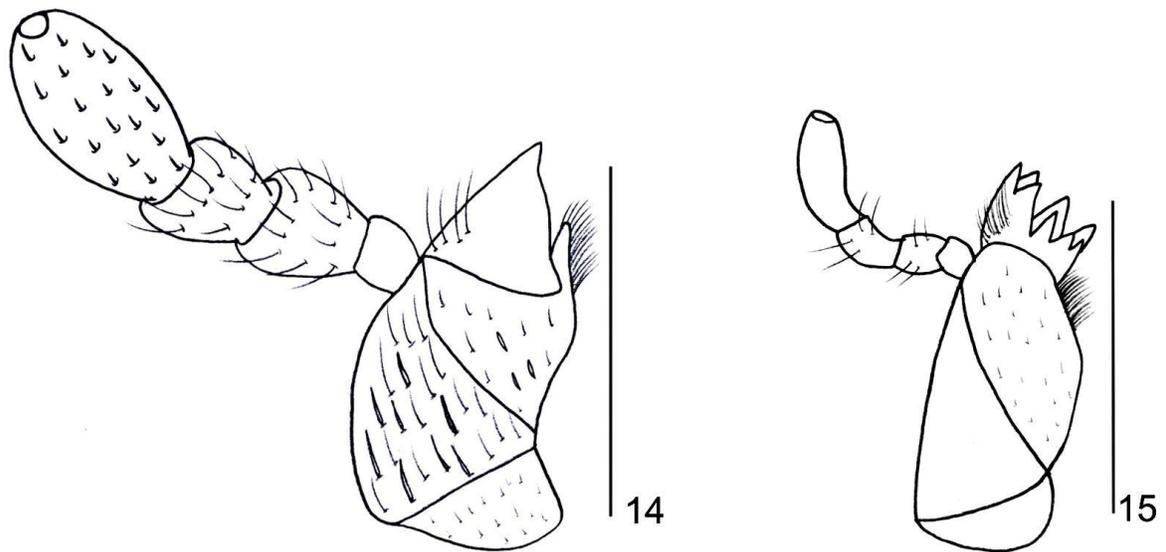
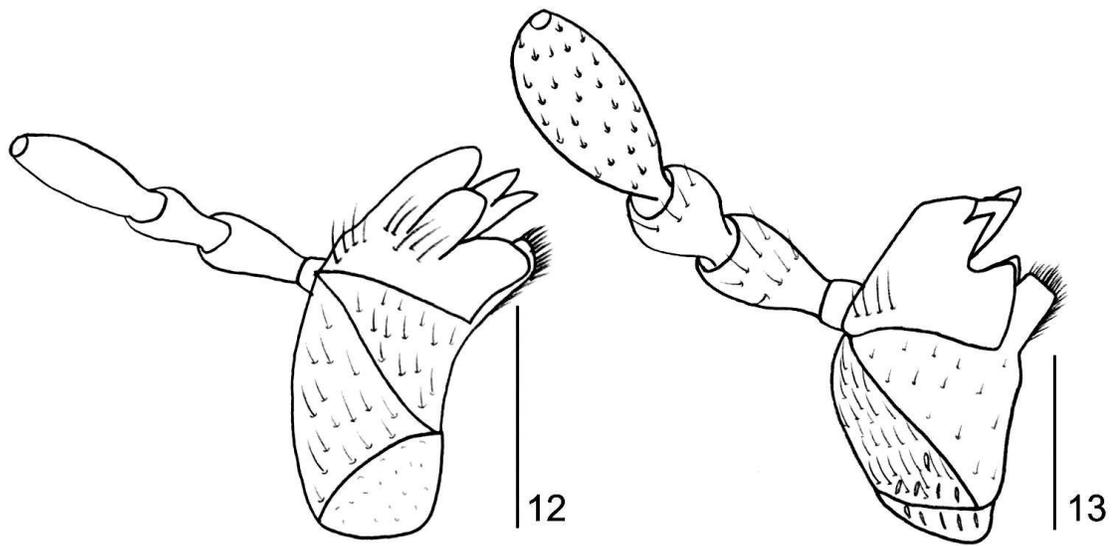
línea= 0.5 mm



Rivera-Gasperín

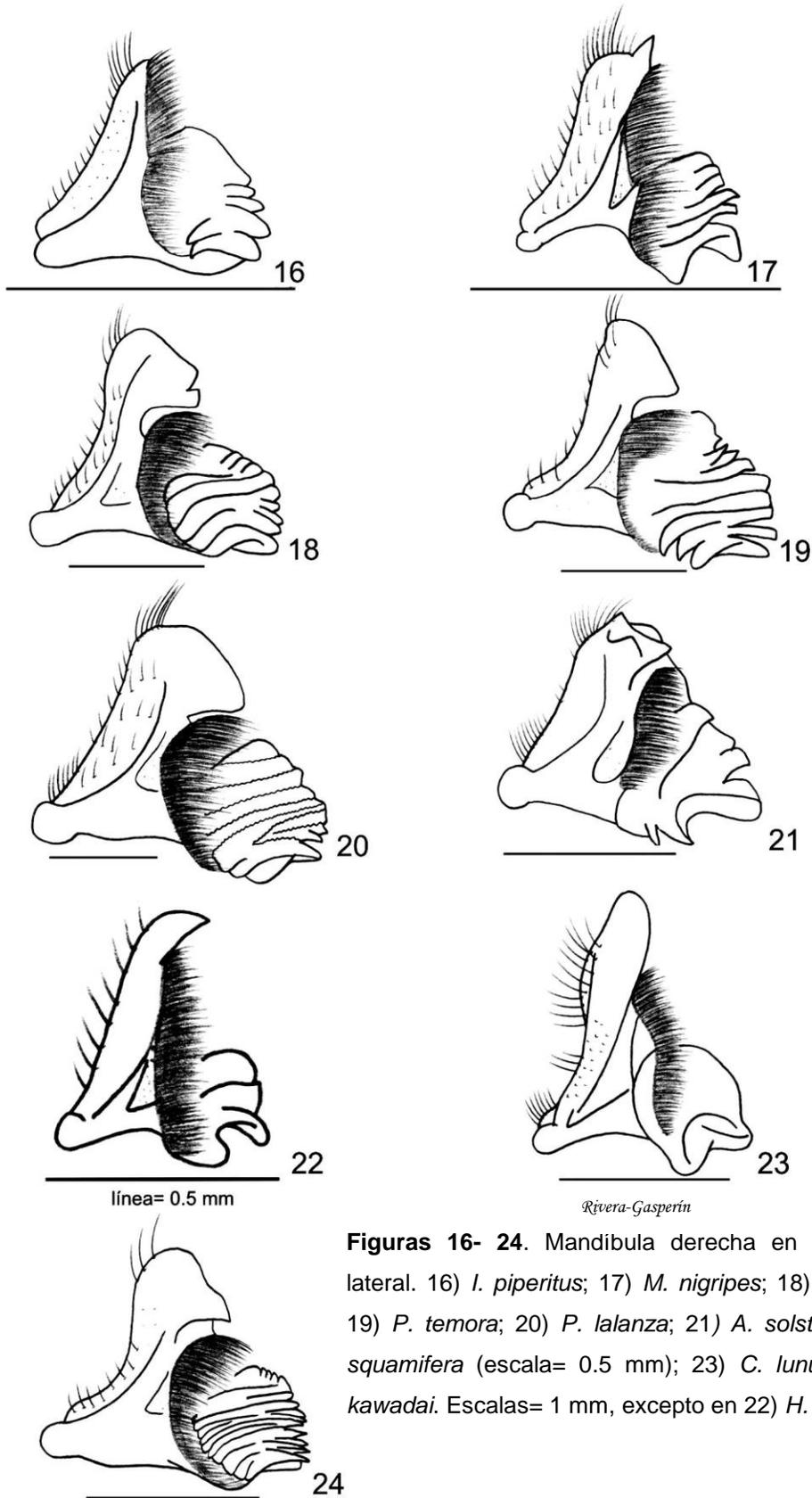


Figuras 2- 11. Labio en vista ventral. 2) *P. vexata*; 3) *S. mimocontinens*; 4) *M. melolontha*; 5) *D. hirsuta* (escala= 0.5 mm); 6) *P. torta*; 7) *P. lalanza*; 8) *P. peccata*; 9) *P. cribrosa*; 10) *P. petiti*; 11) *P. sturmi*. Escalas= 1 mm, excepto en 5) *D. hirsuta*.



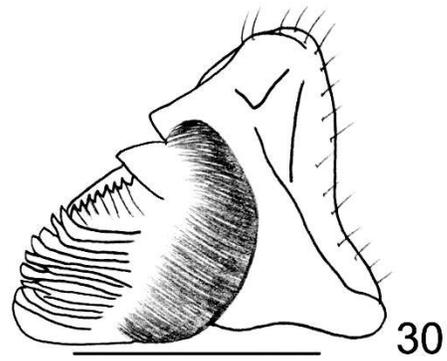
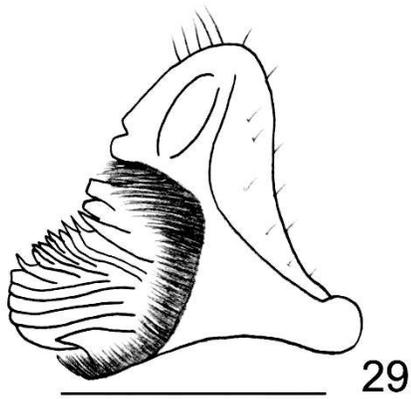
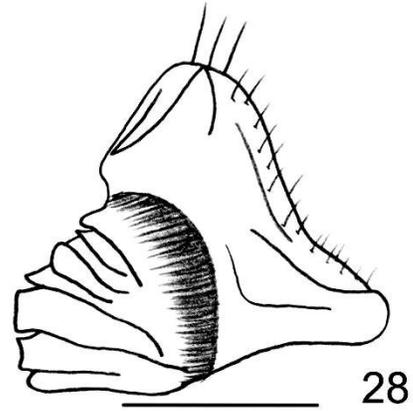
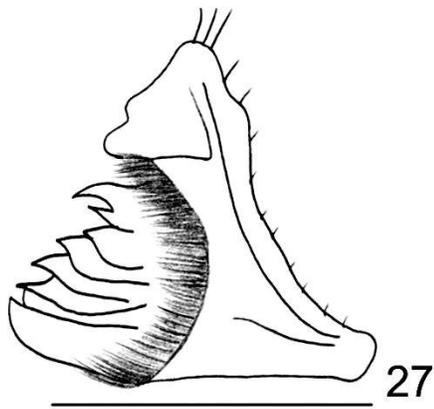
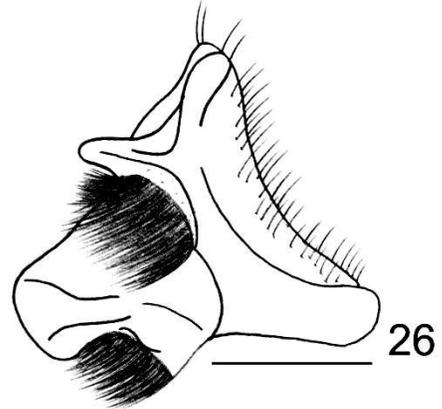
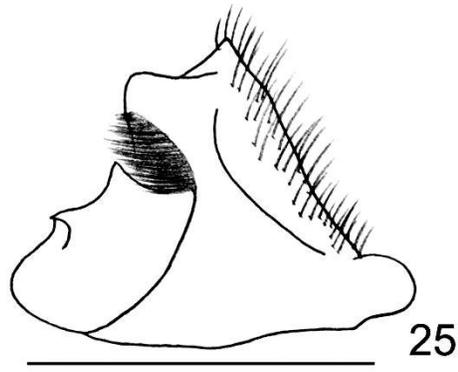
Rivera-Gasparín

Figuras 12- 15. Maxila derecha en vista ventral. 12) *P. torta*; 13) *A. orientalis*; 14) *C. weisei*; 15) *I. piperitus*. Escalas= 1 mm.



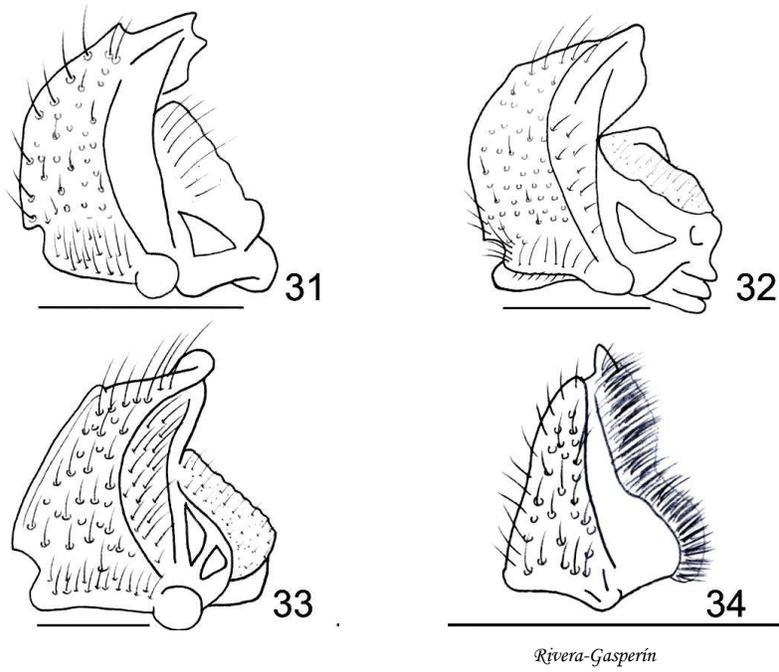
Rivera-Gasperin

Figuras 16- 24. Mandíbula derecha en vista ventro-lateral. 16) *I. piperitus*; 17) *M. nigripes*; 18) *H. rufoflava*; 19) *P. temora*; 20) *P. lalanza*; 21) *A. solstitialis*; 22) *H. squamifera* (escala= 0.5 mm); 23) *C. lunulata*; 24) *M. kawadai*. Escalas= 1 mm, excepto en 22) *H. squamifera*.

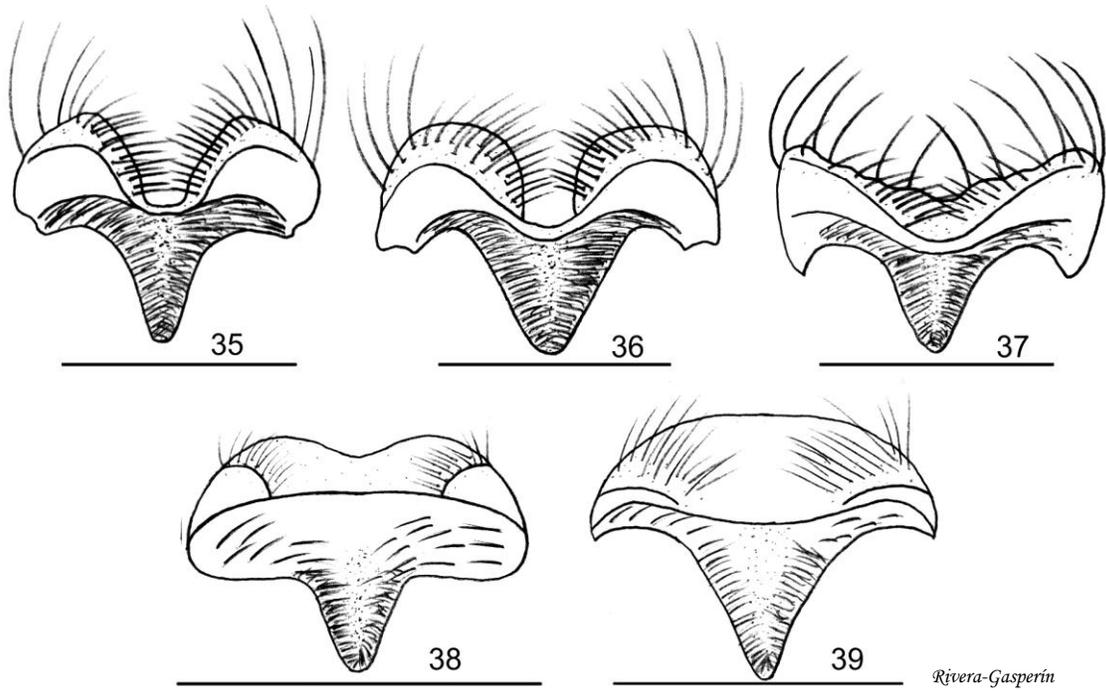


Rivera-Gasparín

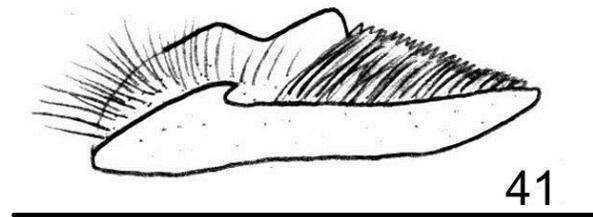
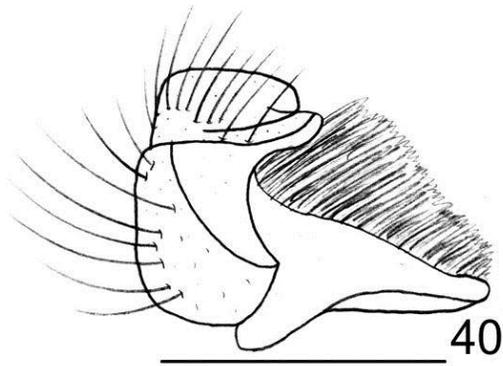
Figuras 25- 30. Mandíbula izquierda en vista ventro-lateral. 25) *C. weisei*; 26) *A. orientalis*; 27) *P. latipes*; 28) *P. cristagalli*; 29) *H. picea*; 30) *S. mimocontinens*. Escalas= 1 mm.



Figuras 31- 34. Mandíbula derecha en vista ventral. 31) *P. obsoleta*; 32) *P. temora*; 33) *P. lalanza*; 34) *M. nigripes*. Escalas= 1 mm.

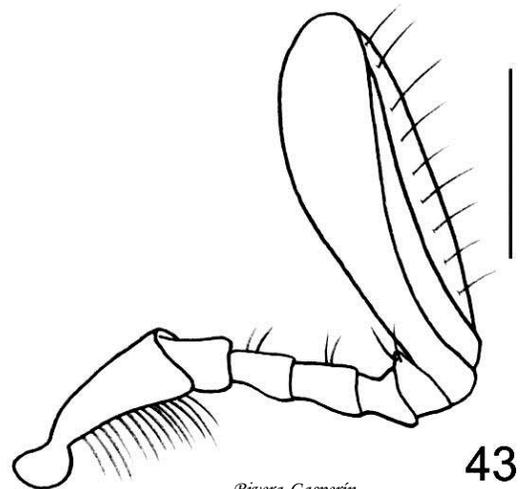
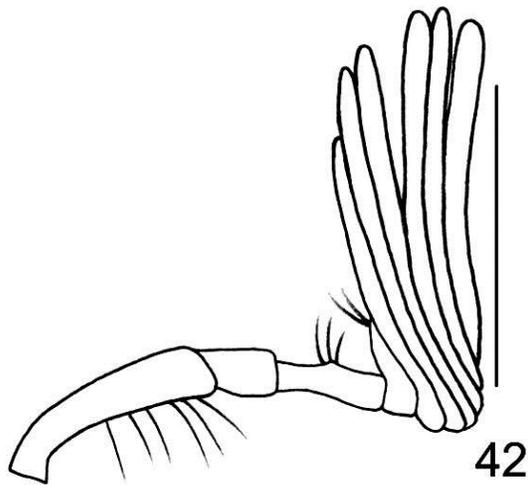


Figuras 35- 39. Labro en vista ventral. 35) *P. praesidii*; 36) *P. pruinosa*; 37) *A. solstitialis*; 38) *I. piperitus*; 39) *C. lunulata*. Escalas= 1 mm.



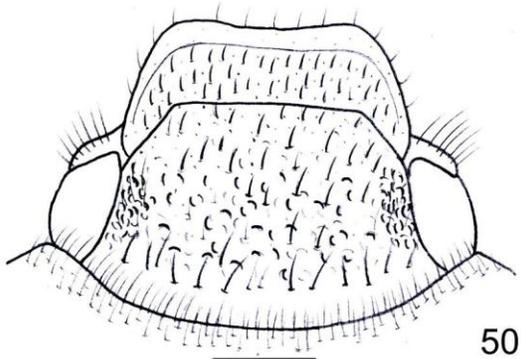
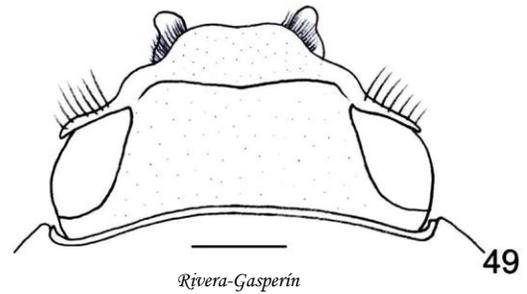
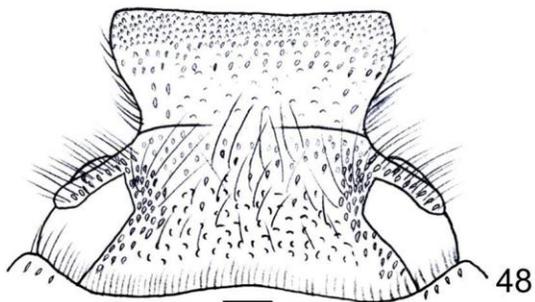
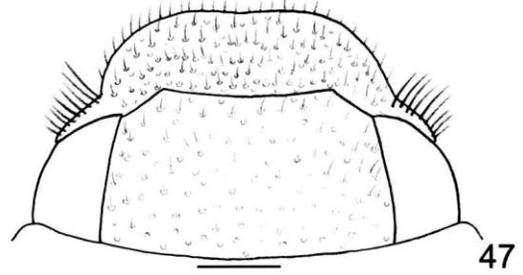
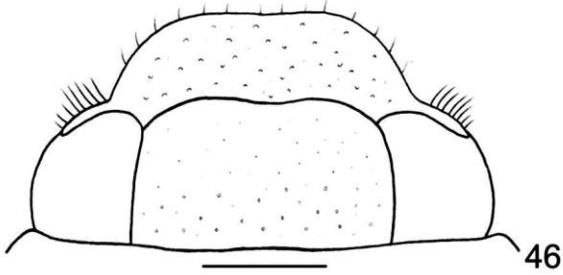
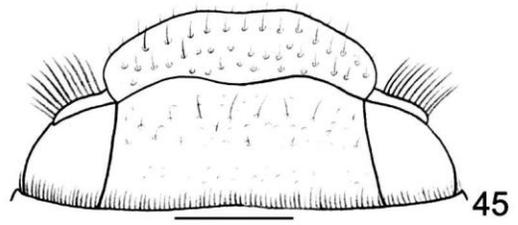
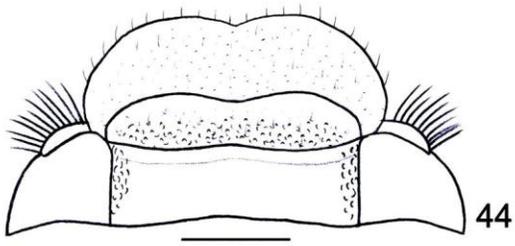
Rivera-Gasperin

Figuras 40 y 41. Labro en vista lateral. 40) *P. torta*; 41) *I. piperitus*. Escalas= 1 mm.

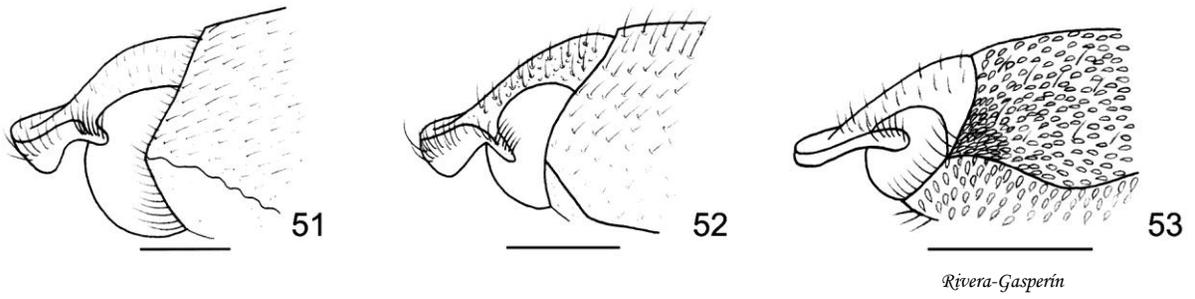


Rivera-Gasperin

Figuras 42 y 43. Antena derecha. 42) *H. picea*; 43) *A. solstitialis*. Escalas= 1 mm.

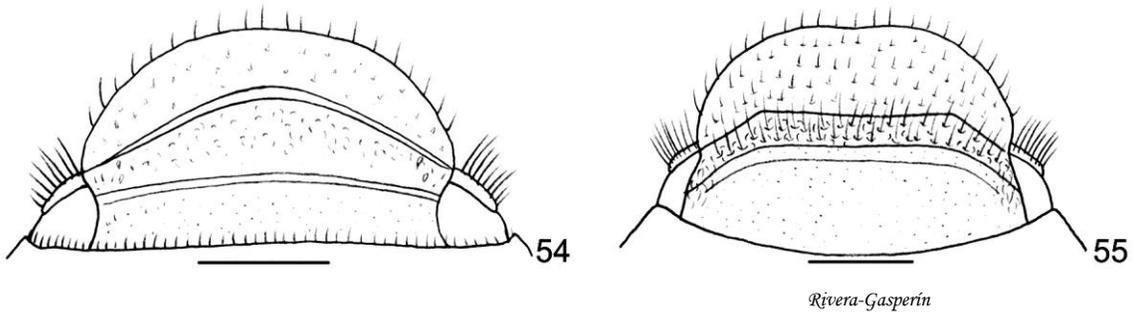


Figuras 44- 50. Cabeza en vista dorsal. 44) *P. cristagalli*; 45) *P. lenis*; 46) *P. peccata*; 47) *P. dasypoda*; 48) *P. petiti*; 49) *C. lunulata*; 50) *A. solstitialis*. Escalas= 1 mm.



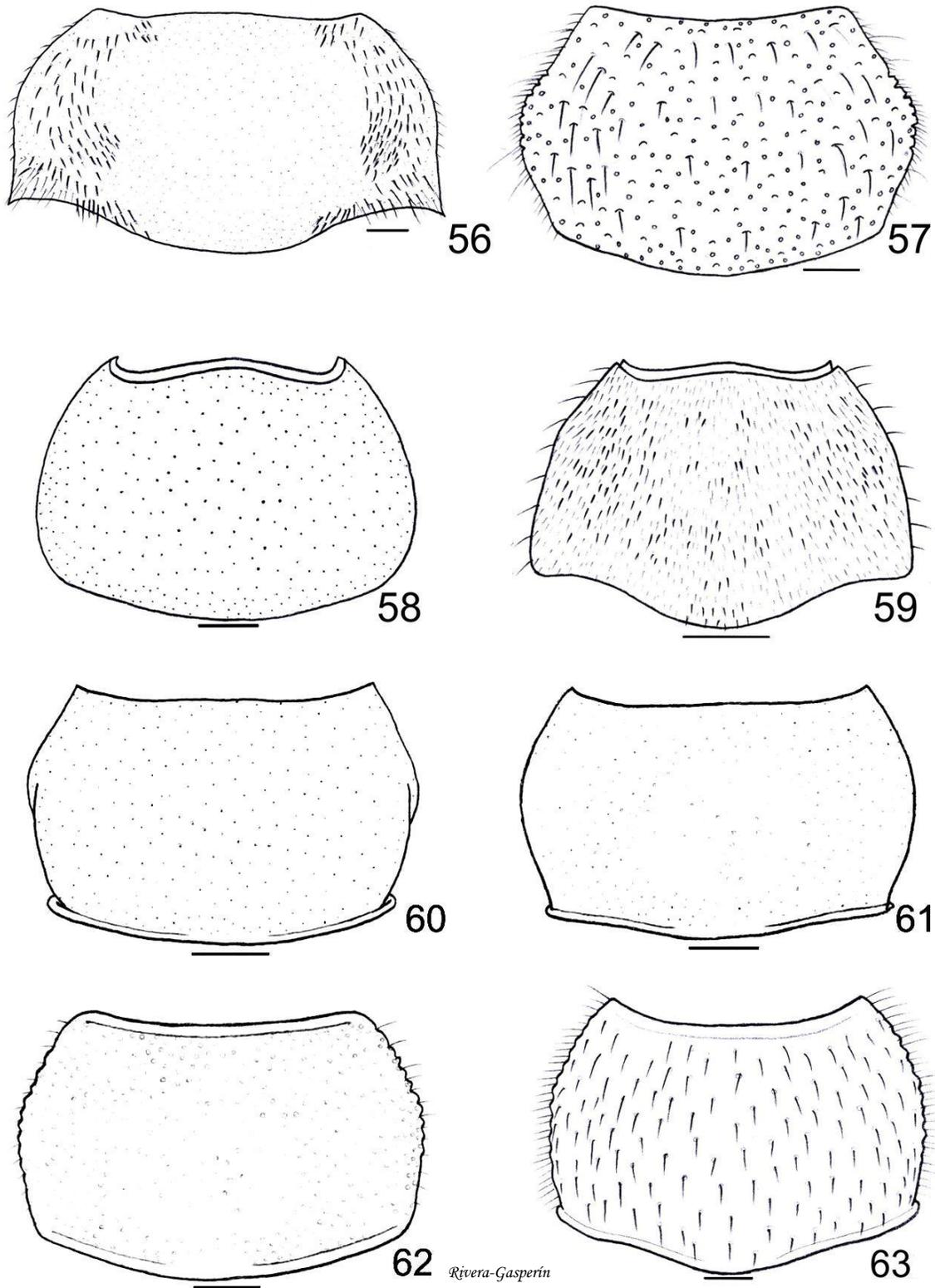
Rivera-Gasperín

Figuras 51- 53. Cabeza en vista lateral. 51) *P. trichodes*; 52) *P. pubicollis*; 53) *H. squamifera*. Escalas= 1 mm.

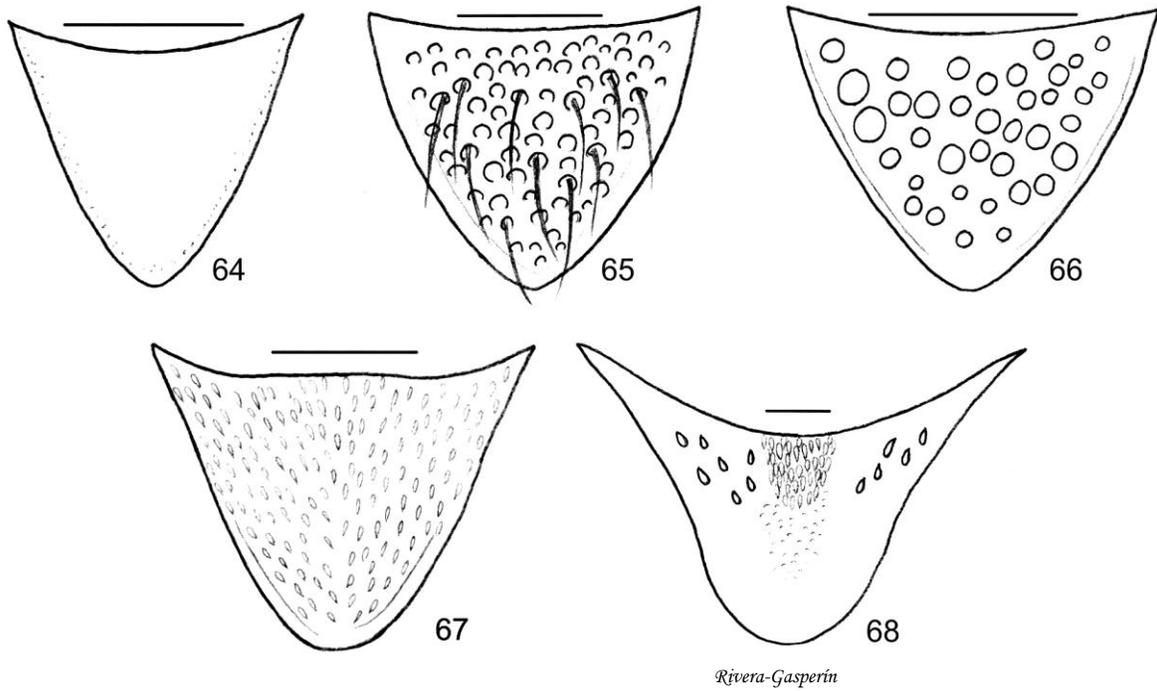


Rivera-Gasperín

Figuras 54 y 55. Cabeza en vista dorsal con detalle de carina del vértice. 54) *S. mimocontinens*; 55) *H. transversa*. Escalas= 1 mm.

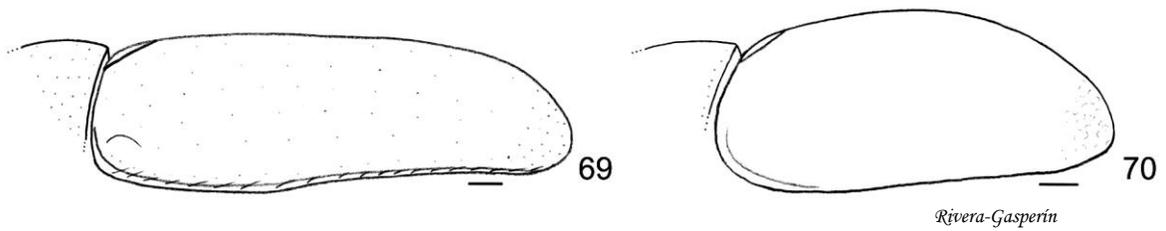


Figuras 56- 63. Pronoto en vista dorsal. 56) *M. melolontha*; 57) *H. rufoflava*; 58) *C. lunulata*; 59) *I. piperitus*; 60) *P. latipes*; 61) *P. peccata*; 62) *P. praesidii*; 63) *P. dasypoda*. Escalas= 1 mm.



Rivera-Gasperin

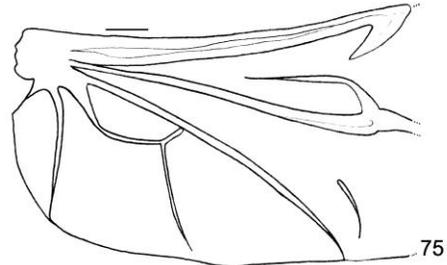
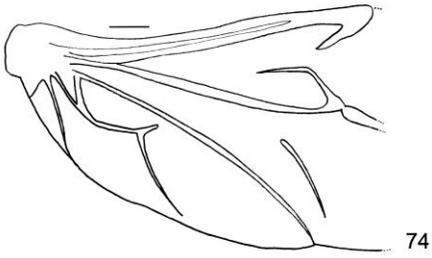
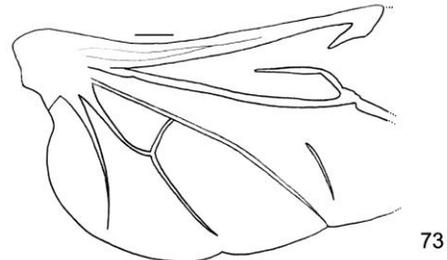
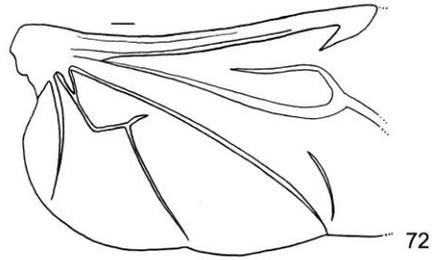
Figuras 64- 68. Escutelo. 64) *R. aestivus*; 65) *M. vernus*; 66) *H. picea*; 67) *C. weisei*; 68) *P. petiti*.
Escalas= 1 mm.



Rivera-Gasperin

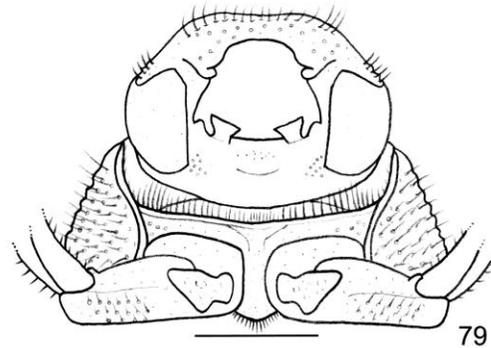
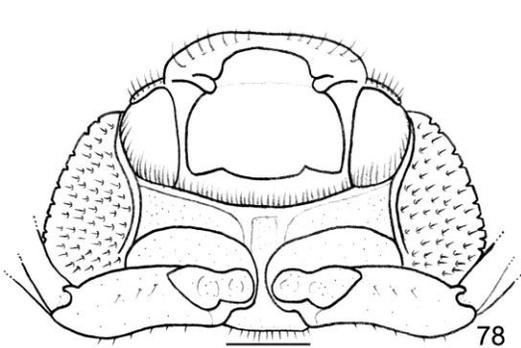
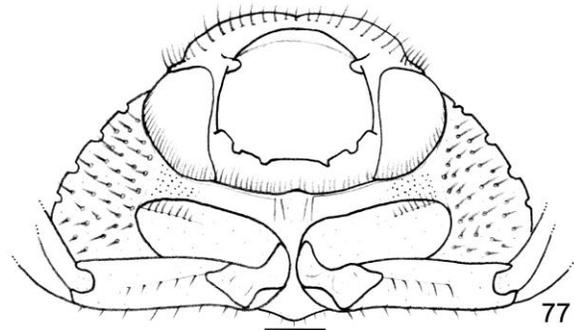
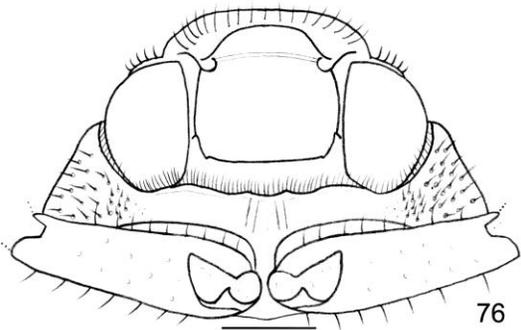


Figuras 69- 71. Élitros en vista lateral. 69) *P. torta*; 70) *P. cribrosa*; 71) *A. solstitialis*. Escalas= 1 mm.



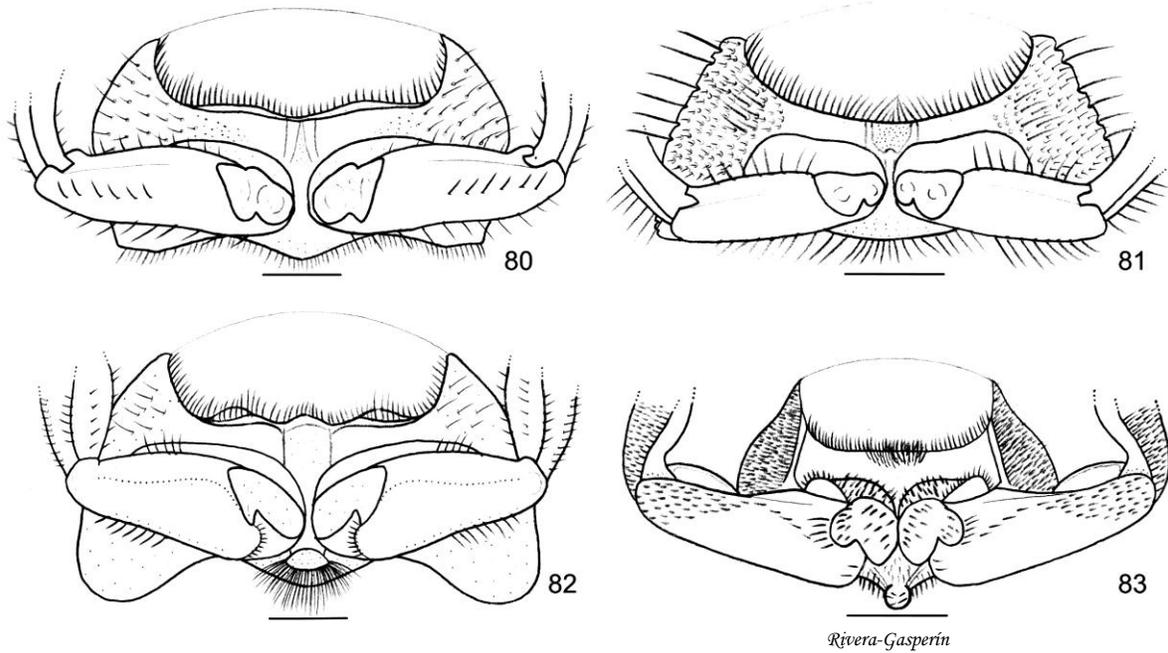
Rivera-Gasperin

Figuras 72- 75. Ala membranosa, con detalle de la vena yugal, vena anal 2 y celda basal. 72) *P. lalanza*; 73) *C. weisei*; 74) *R. aestivus*; 75) *M. kawadai*. Escalas= 1 mm.

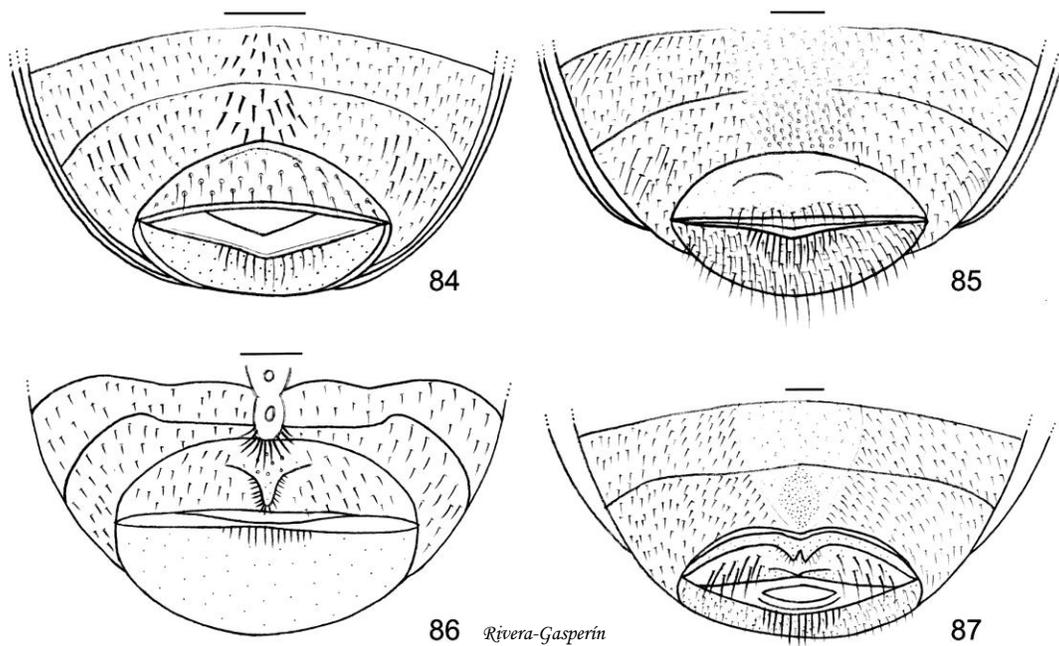


Rivera-Gasperin

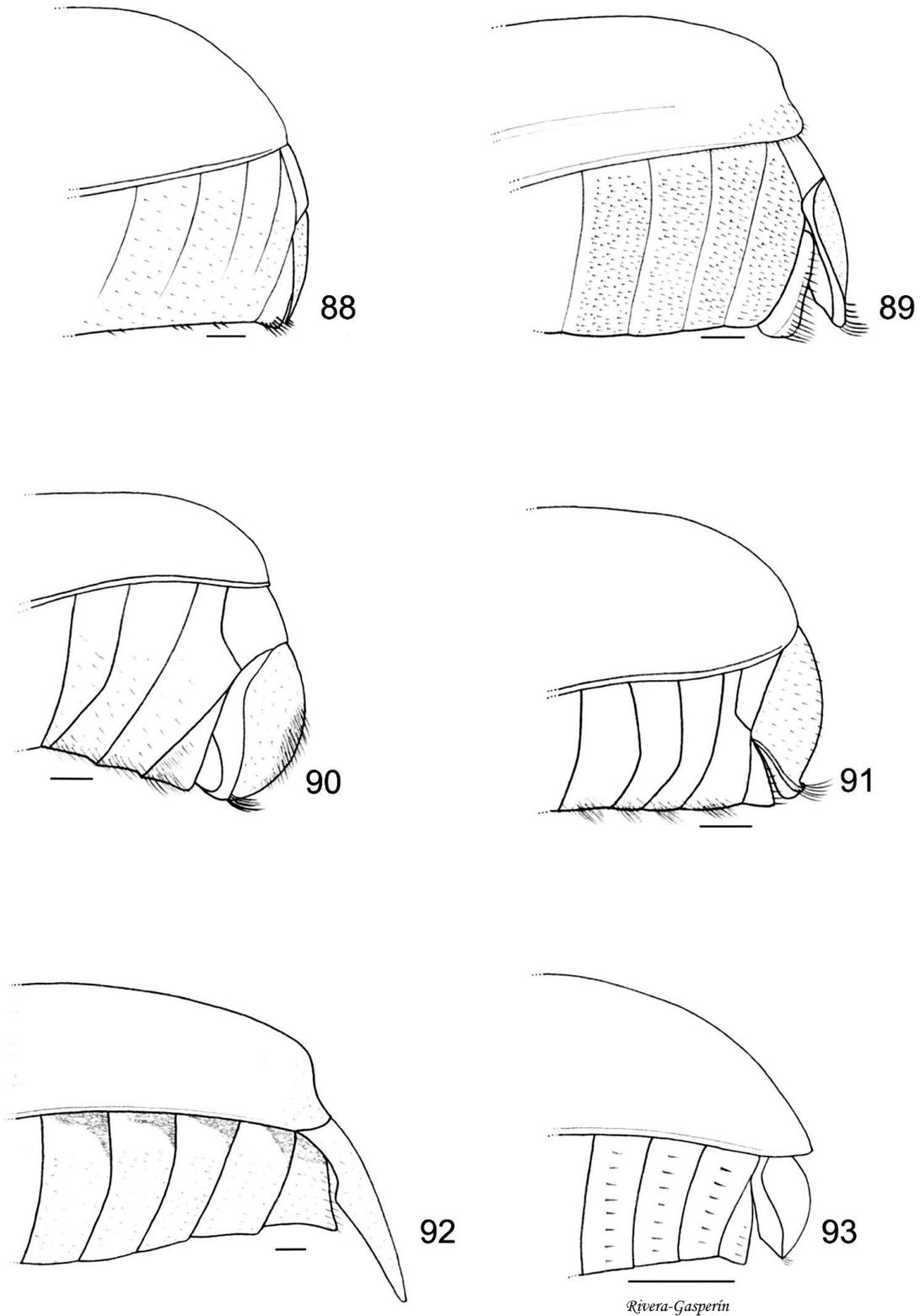
Figuras 76- 79. Cabeza en vista ventral con detalle de la propleura. 76) *P. vexata*; 77) *P. temora*; 78) *M. kawadai*; 79) *D. hirsuta*. Escalas= 1 mm.



Figuras 80- 83. Proyección proesternal. 80) *P. peccata*; 81) *H. picea*; 82) *C. lunulata*; 83) *M. nigripes*. Escalas= 1 mm.

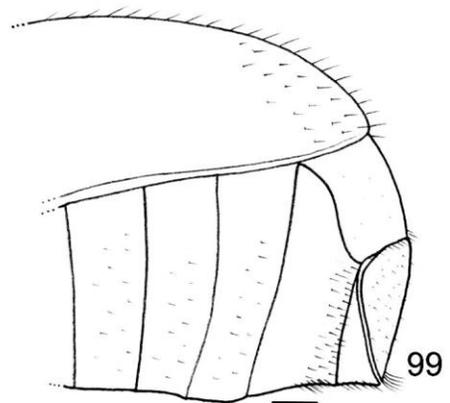
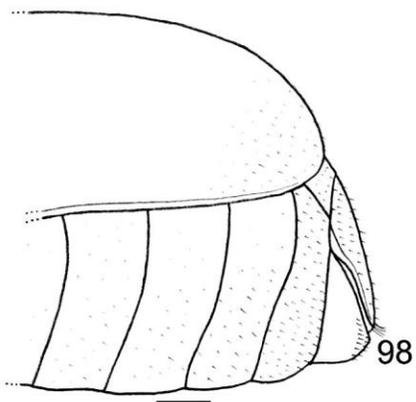
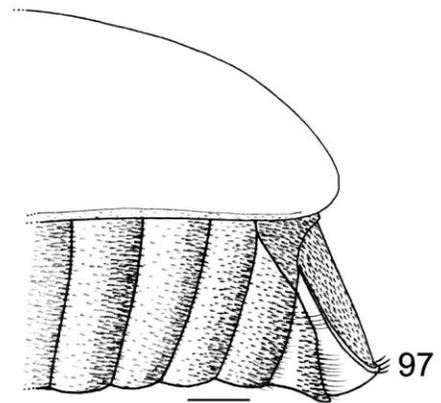
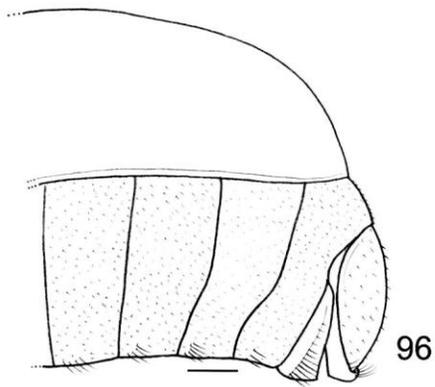
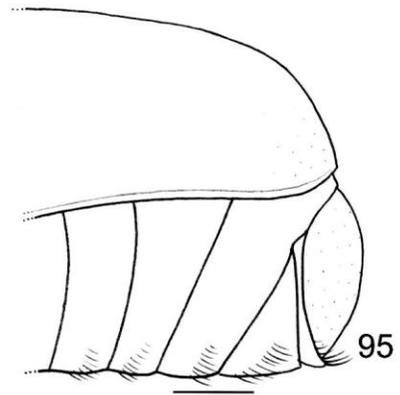
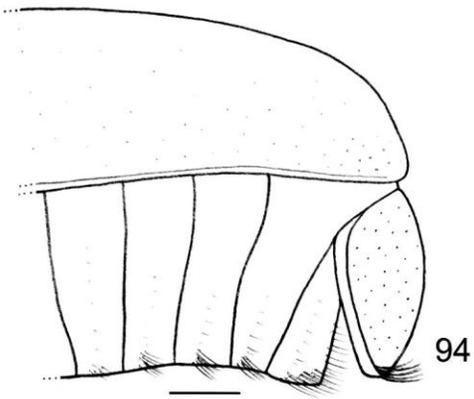


Figuras 84- 87. Abdomen en vista ventral con detalle de los últimos esternitos y la placa anal. 84) *P. vexata*; 85) *P. dasypoda*; 86) *P. cristagalli*; 87) *P. setifera*. Escalas= 1 mm.



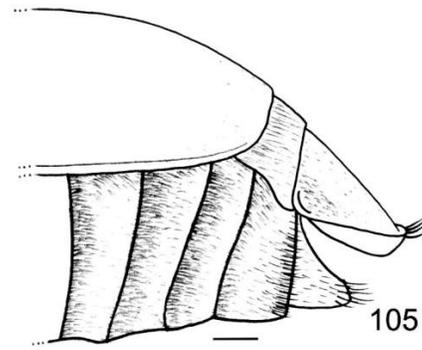
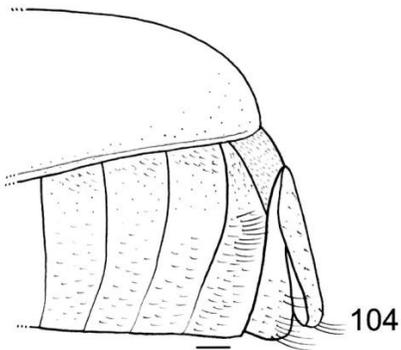
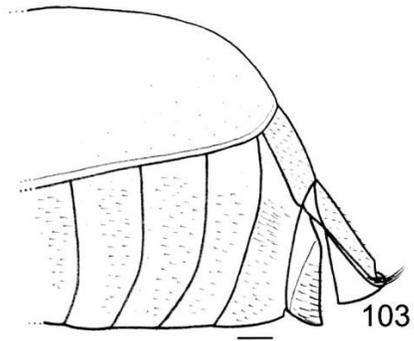
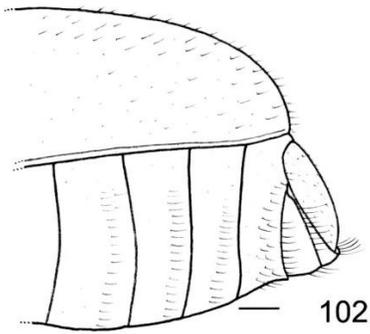
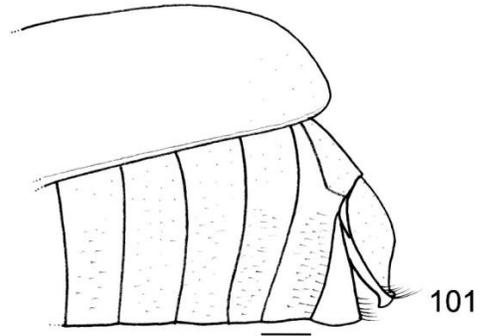
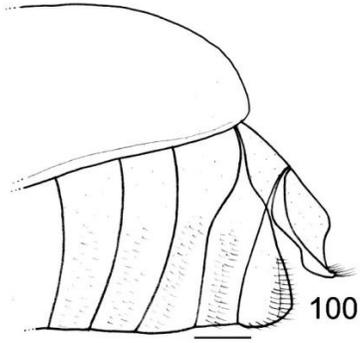
Rivera-Gasparín

Figuras 88- 93. Abdomen en vista lateral con detalle del prepigidio. 88) *P. cribrosa*; 89) *P. sturmi*; 90) *P. praesidii*; 91) *C. lunulata*; 92) *M. melolontha*; 93) *S. porcula*. Escalas= 1 mm.

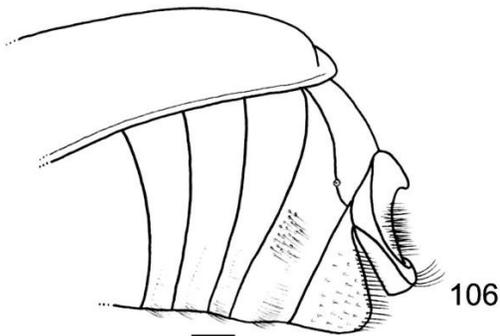


Rivera-Gasperín

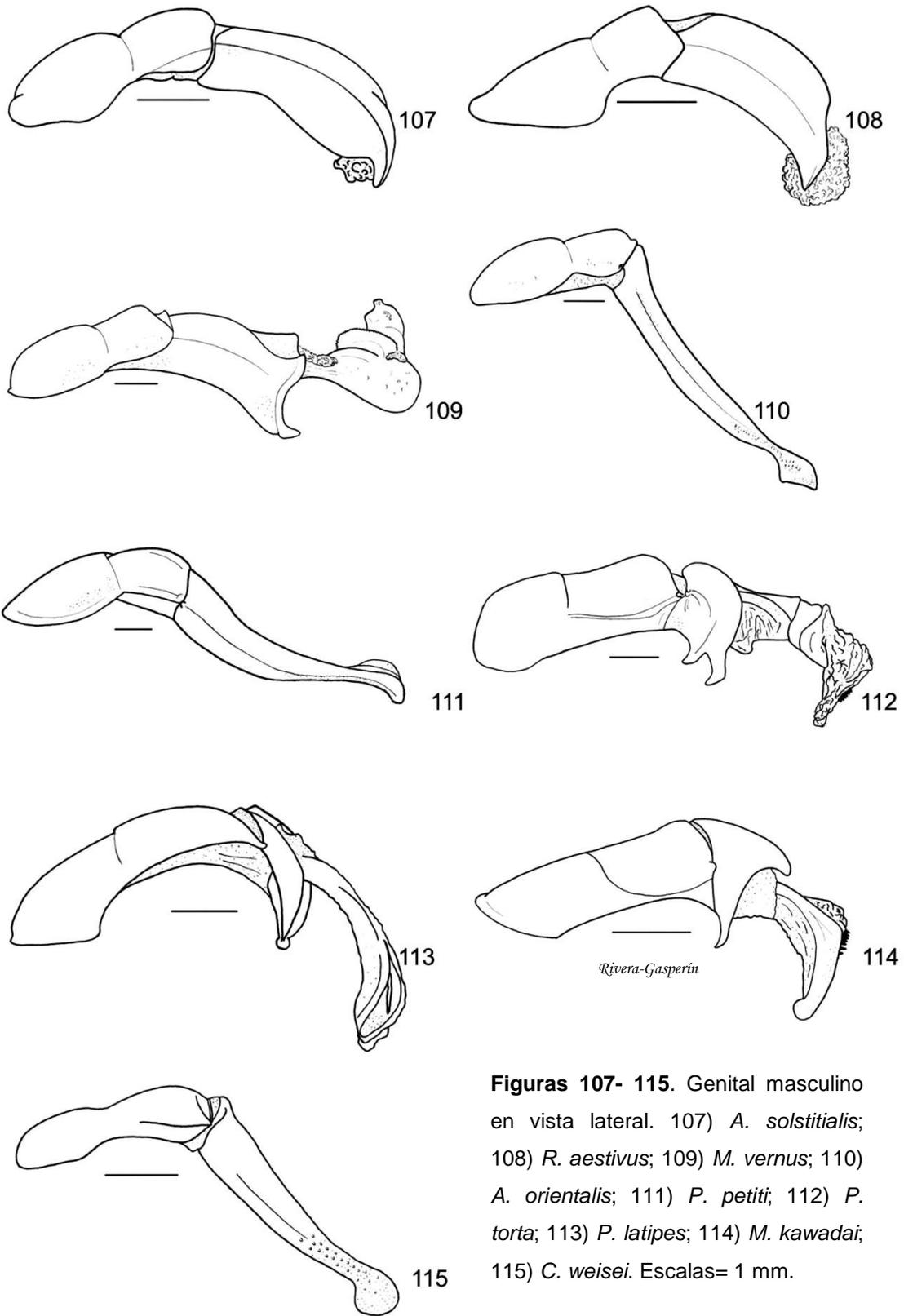
Figuras 94- 99. Abdomen en vista lateral y placa pigidial de machos. 94) *P. latipes*; 95) *P. vexata*; 96) *P. pruinosa*; 97) *C. weisei*; 98) *H. transversa*; 99) *H. rufiflava*. Escalas= 1 mm.



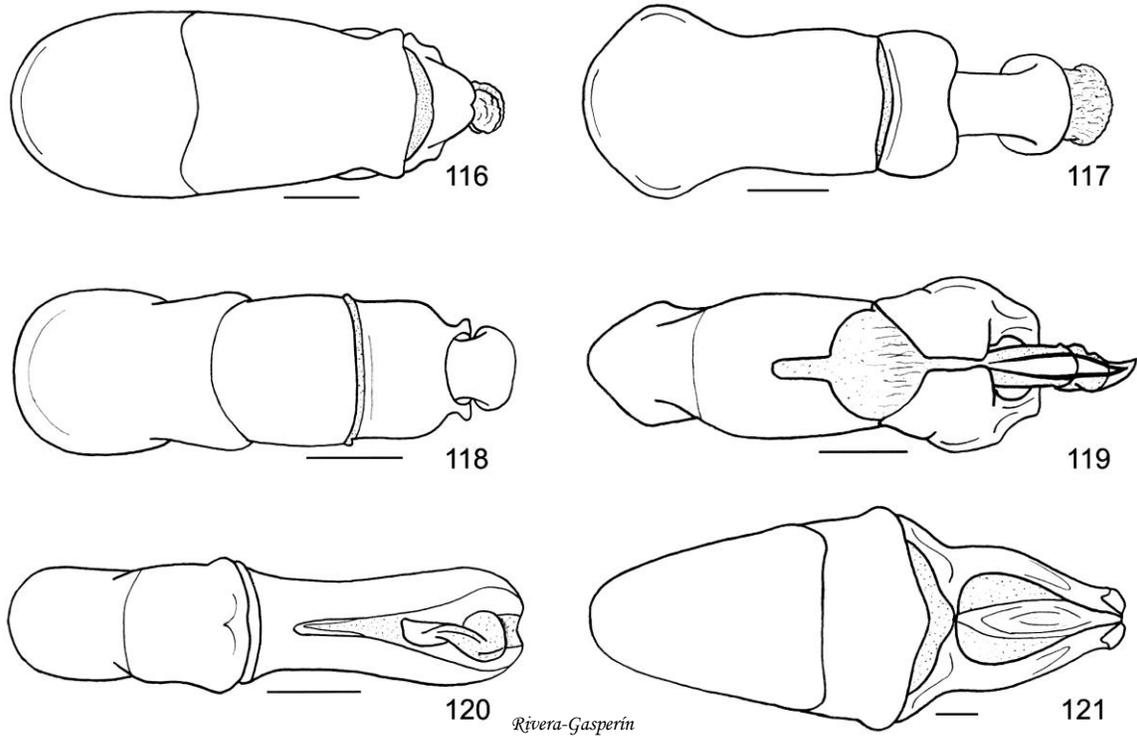
Rivera-Gasparín



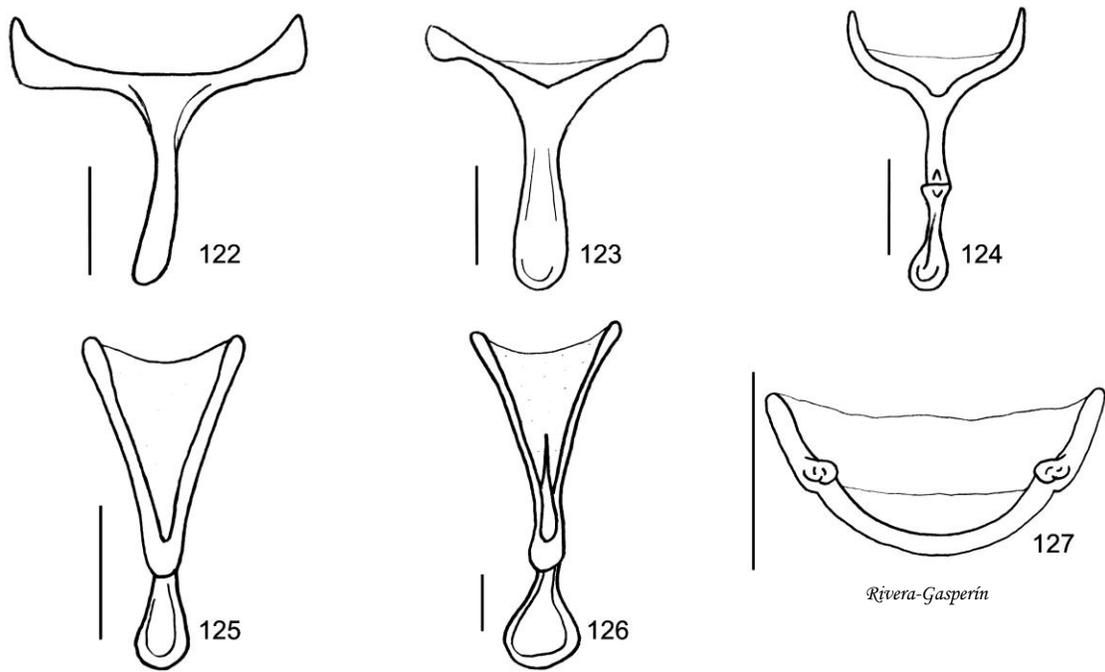
Figuras 100- 106. Abdomen en vista lateral y placa pigidal de hembras. 100) *P. latipes*; 101) *P. vexata*; 102) *H. rufollava*; 103) *P. temora*; 104) *P. torta*; 105) *C. weisei*; 106) *P. peccata*. Escalas= 1 mm.



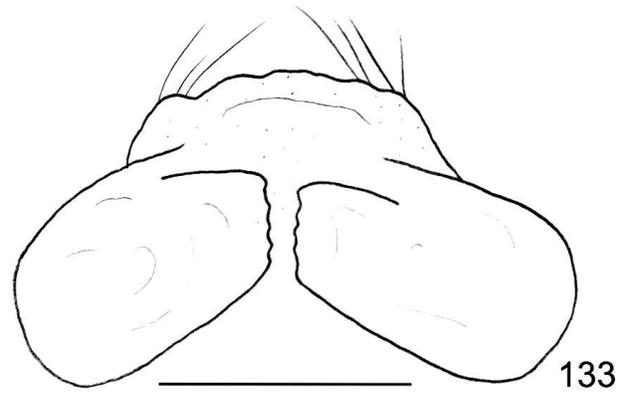
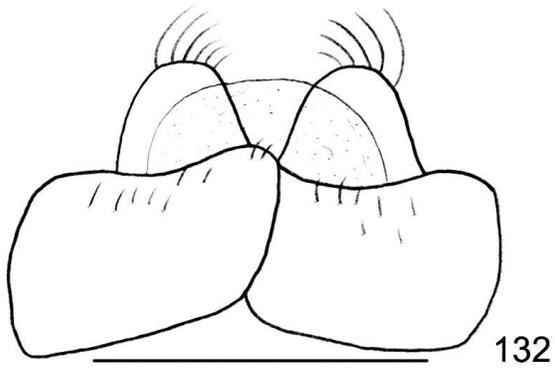
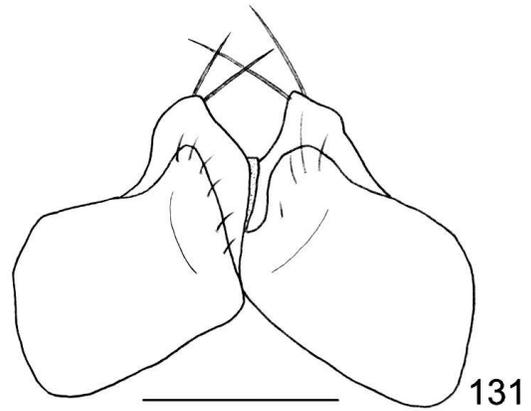
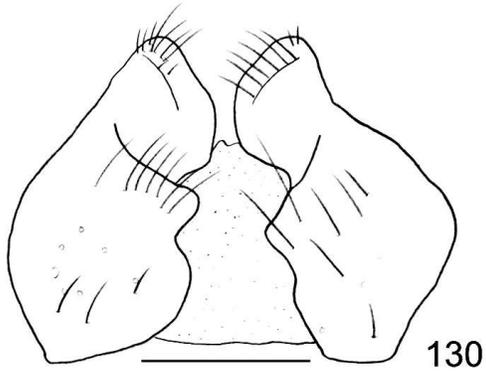
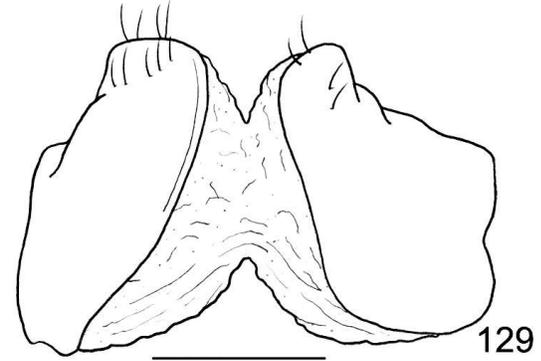
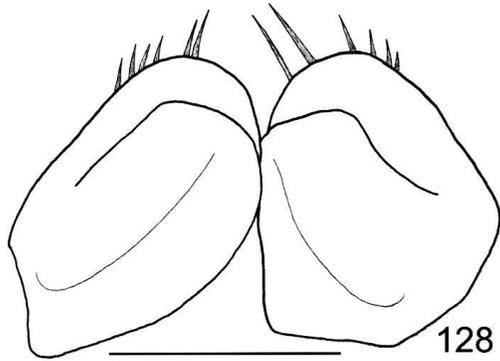
Figuras 107- 115. Genital masculino en vista lateral. 107) *A. solstitialis*; 108) *R. aestivus*; 109) *M. vernus*; 110) *A. orientalis*; 111) *P. petiti*; 112) *P. torta*; 113) *P. latipes*; 114) *M. kawadai*; 115) *C. weisei*. Escalas= 1 mm.



Figuras 116- 121. Vista superior del genital masculino. 116) *P. cristagalli*; 117) *P. temora*; 118) *P. sturmi*; 119) *P. noqueira*; 120) *H. picea*; 121) *M. melolontha*. Escalas= 1 mm.

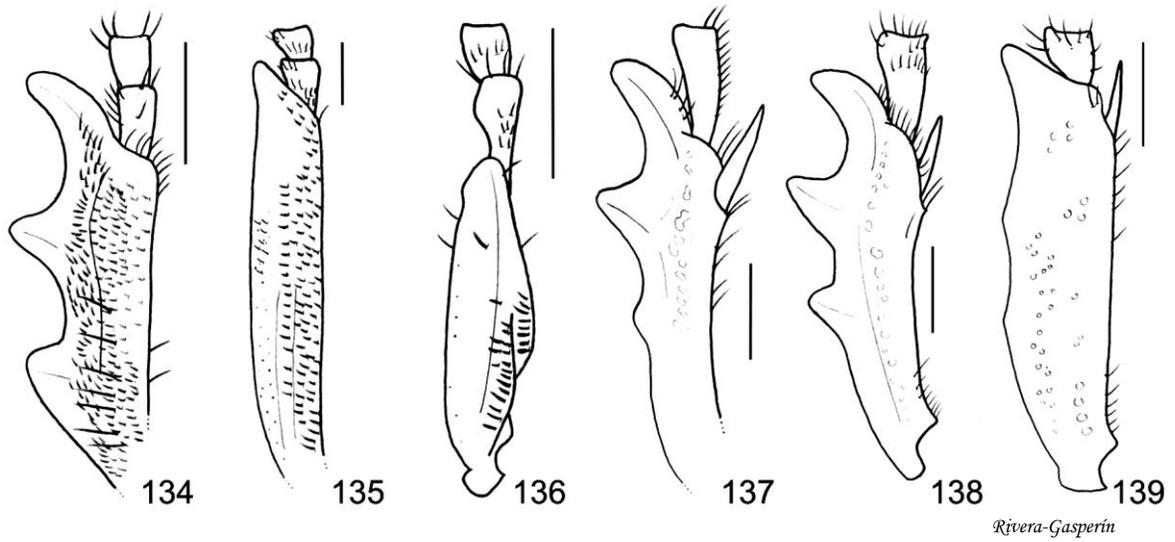


Figuras 122- 127. Spiculum gastrale. 122) *P. cristagalli*; 123) *P. cribrosa*; 124) *R. aestivus*; 125) *H. picea*; 126) *A. orientalis*; 127) *C. lunulata*. Escalas= 1 mm.

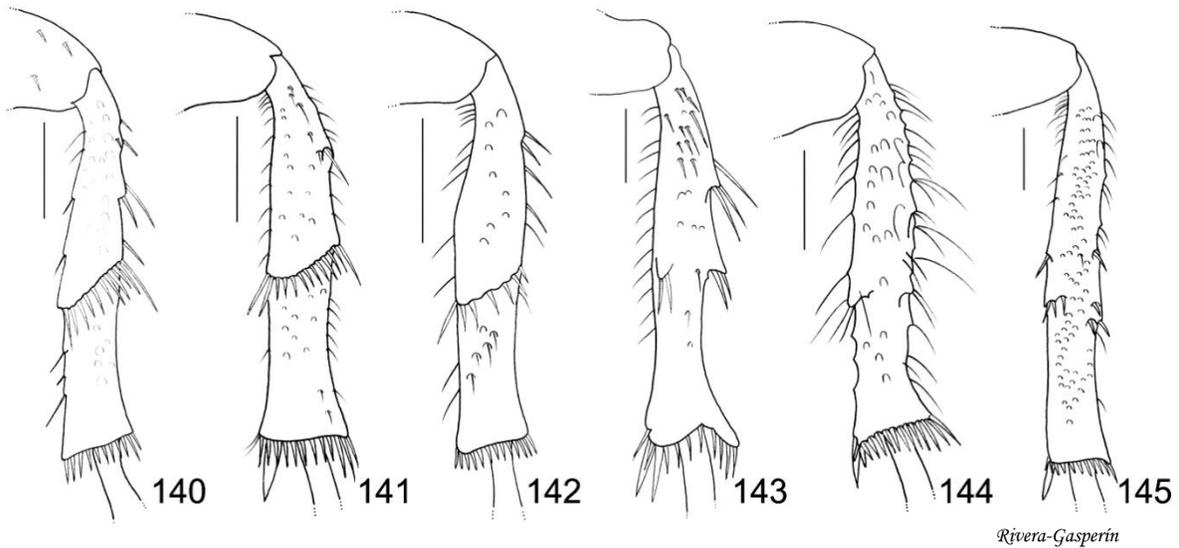


Rivera-Gasparín

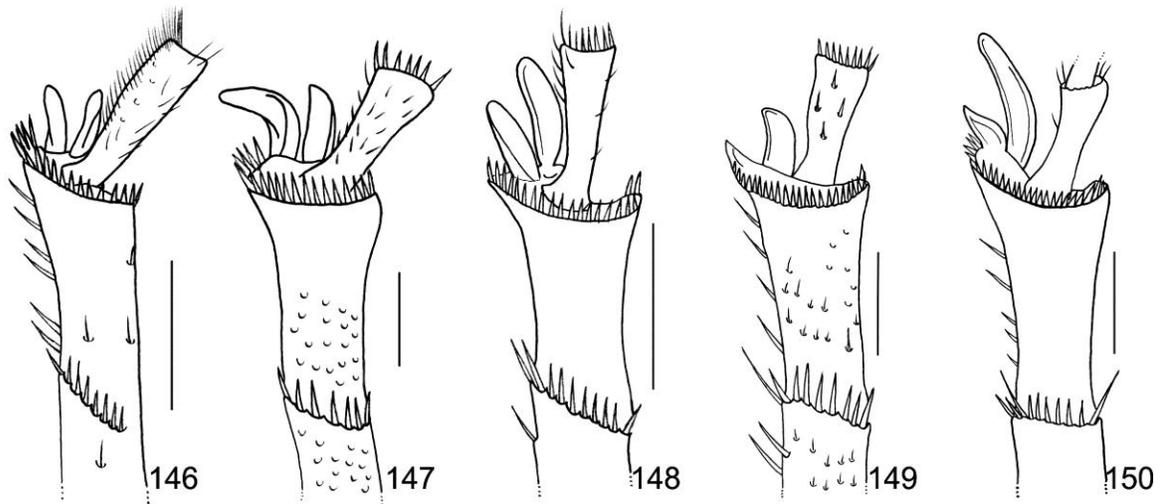
Figuras 128- 133. Placas genitales femeninas. 128) *P. obsoleta*; 129) *P. setifera*; 130) *C. weisei*; 131) *P. pruinosa*; 132) *P. nogueirana*; 133) *R. aestivus*. Escalas= 1 mm.



Figuras 134- 139. Ápice de la protibia izquierda en vista dorsal. 134) *C. weisei*; 135) *A. orientalis*; 136) *M. nigripes*; 137) *P. setifera*; 138) *P. torta*; 139) *A. solstitialis*. Escalas= 1 mm.

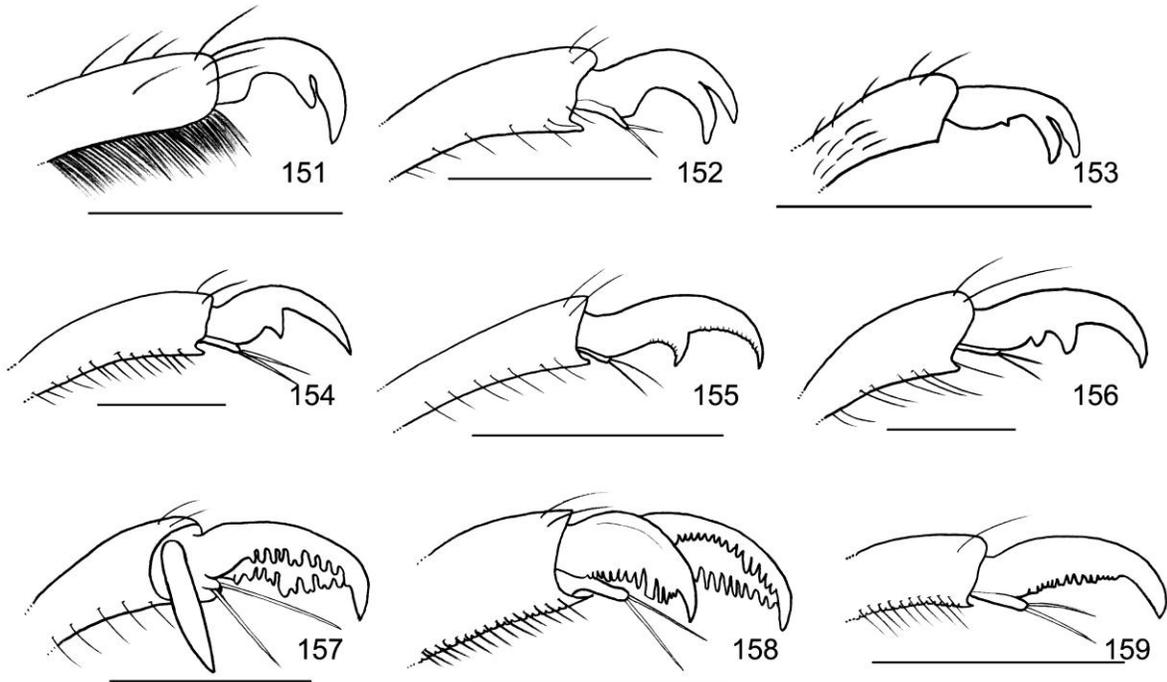


Figuras 140- 145. Mesotibias izquierdas en vista ventral. 140) *P. obsoleta*; 141) *P. lenis*; 142) *R. aestivus*; 143) *P. lalanza*; 144) *M. vernus*; 145) *M. melolontha*. Escalas= 1 mm.



Rivera-Gasparín

Figuras 146- 150. Metatibias derechas, con detalle de los espolones metatibiales. 146) *P. latipes*; 147) *P. torta*; 148) *P. vexata*; 149) *P. trichodes*; 150) *P. temora*. Escalas= 1 mm.



Rivera-Gasparín

Figuras 151- 159. Quinto protarsómero izquierdo con detalle de la cobertura setosa y uñas. 151) *P. peccata*; 152) *P. pruinosa*; 153) *I. piperitus*; 154) *P. dasypoda*; 155) *P. lenis*; 156) *P. lalanza*; 157) *P. cristagalli*; 158) *P. praesidii*; 159) *P. nogueirana*. Escalas= 1 mm.

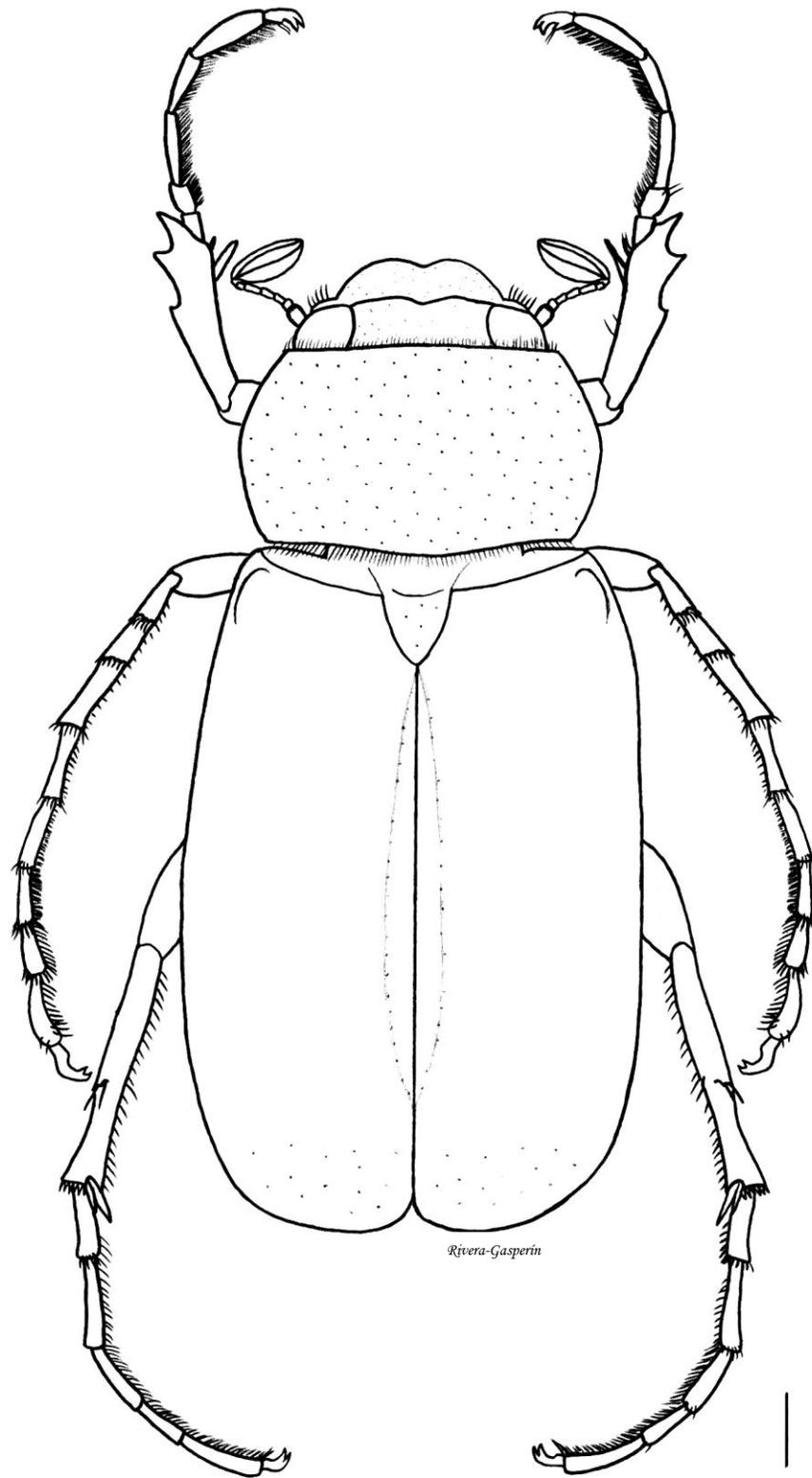


Figura 160. Hábito de *Phyllophaga vexata* ♂ (Horn 1885). Escala= 1 mm.

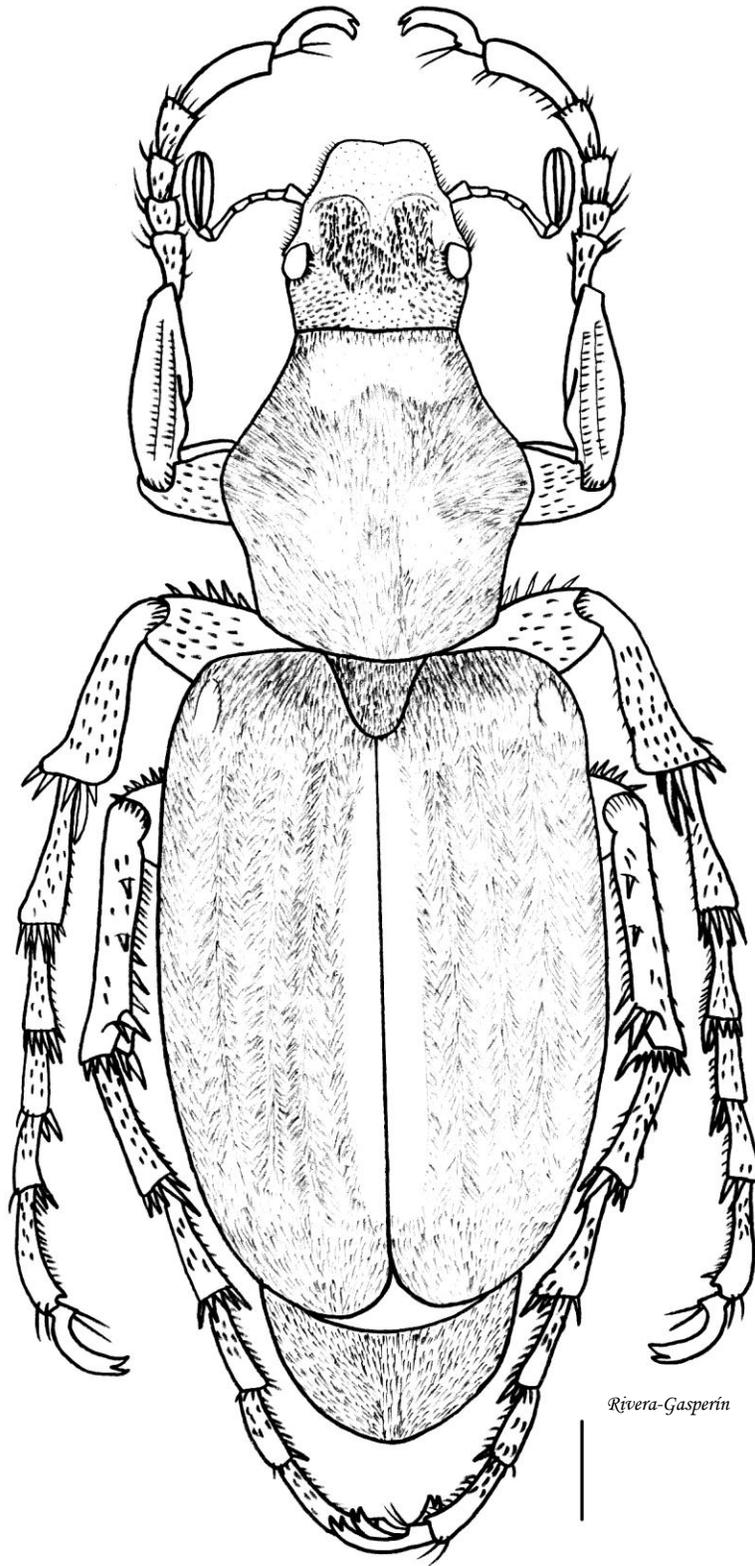
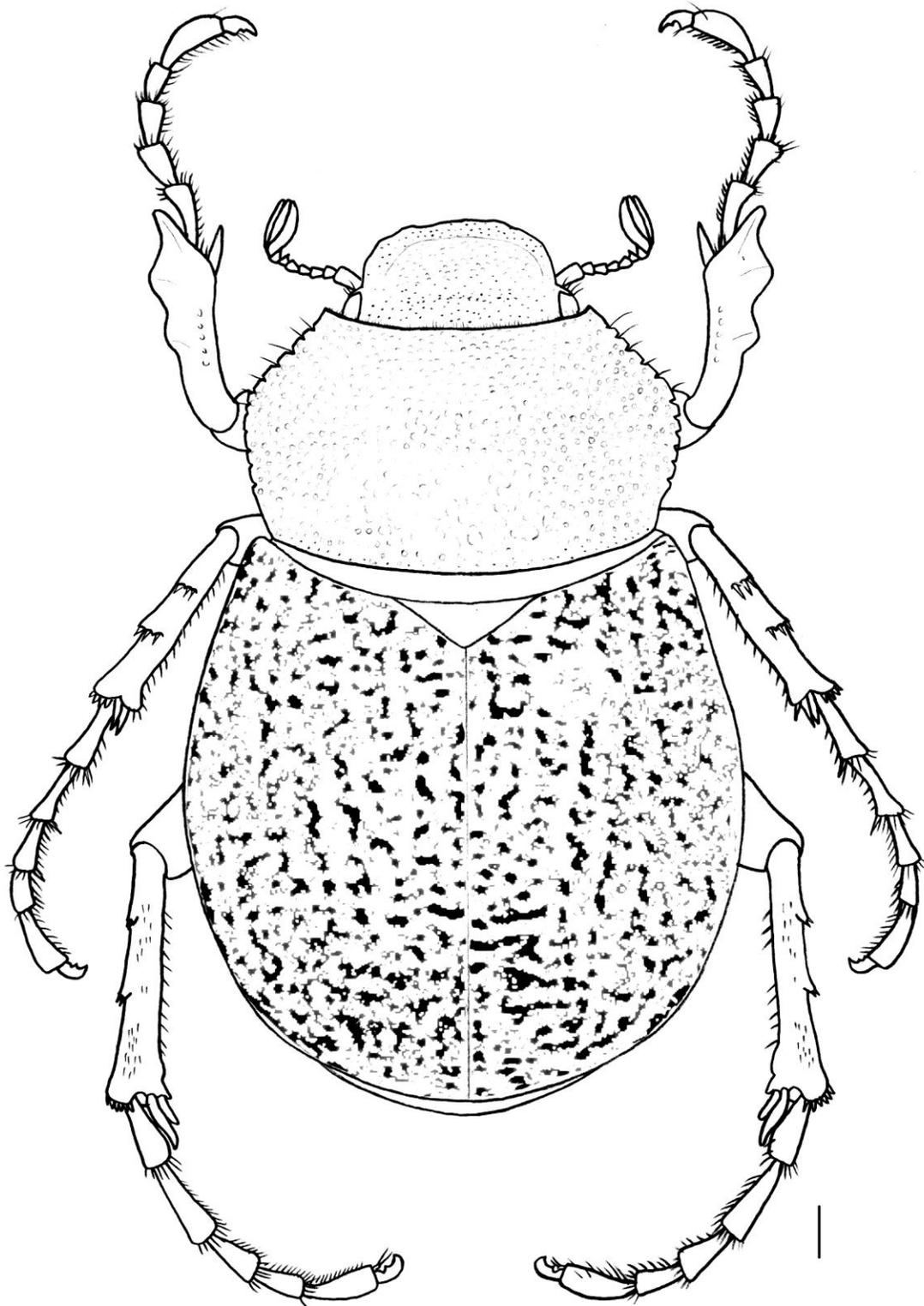
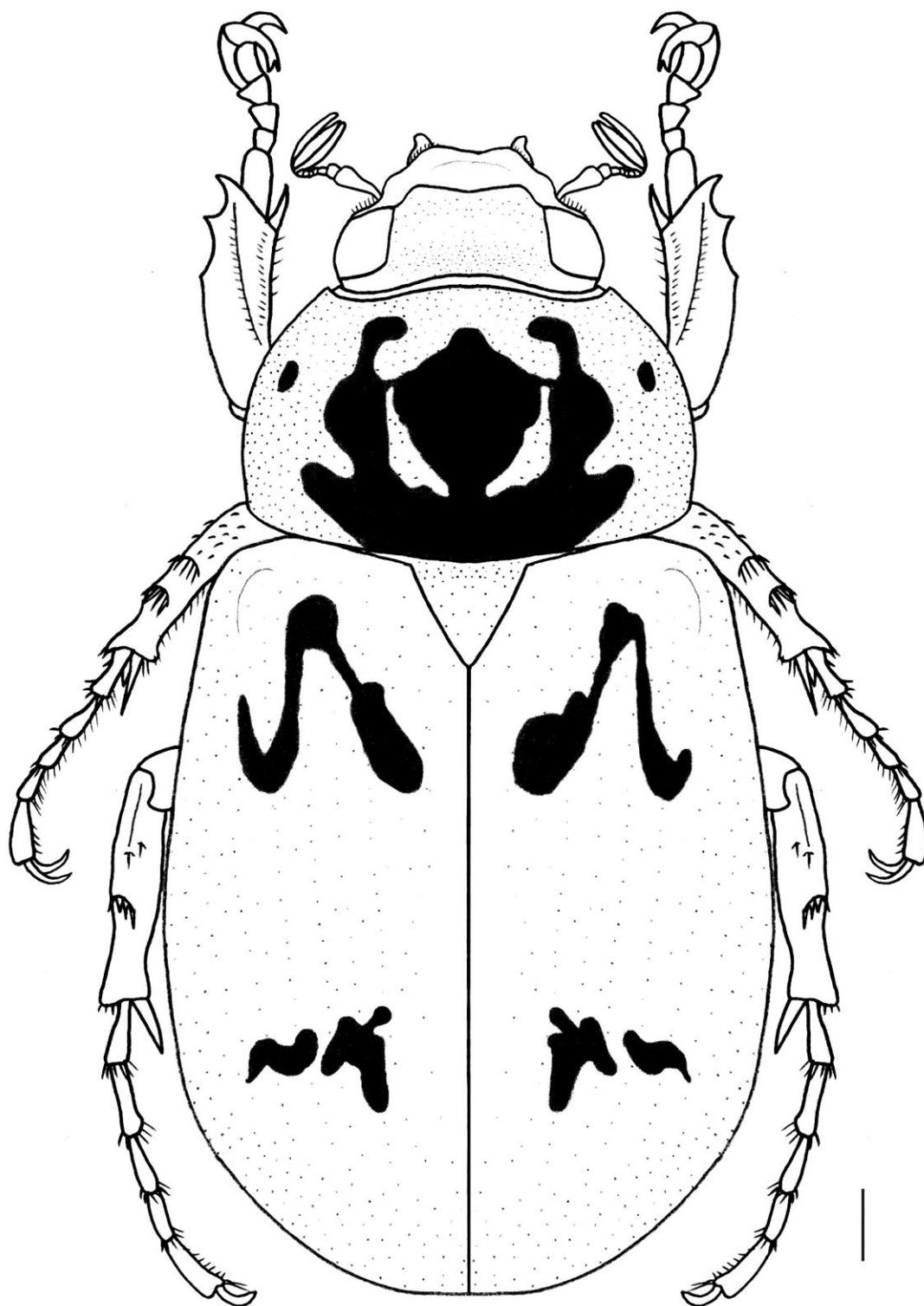


Figura 161. Hábito de *Macroductylus nigripes* ♂ Bates 1887. Escala= 1 mm.



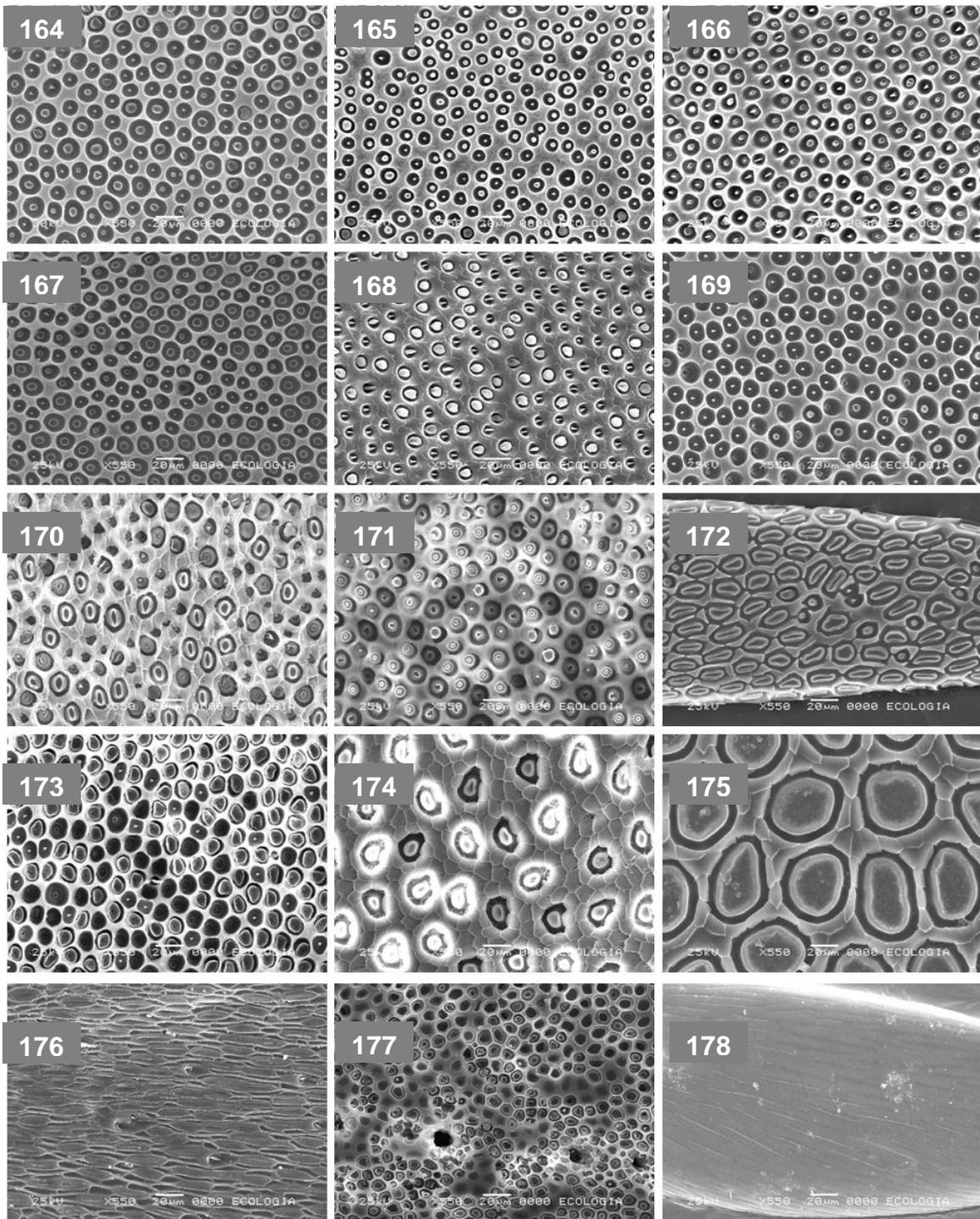
Rivera-Gasparín

Figura 162. Hábito de *Phyllophaga cribrosa* ♂ (LeConte 1853). Escala= 1 mm.

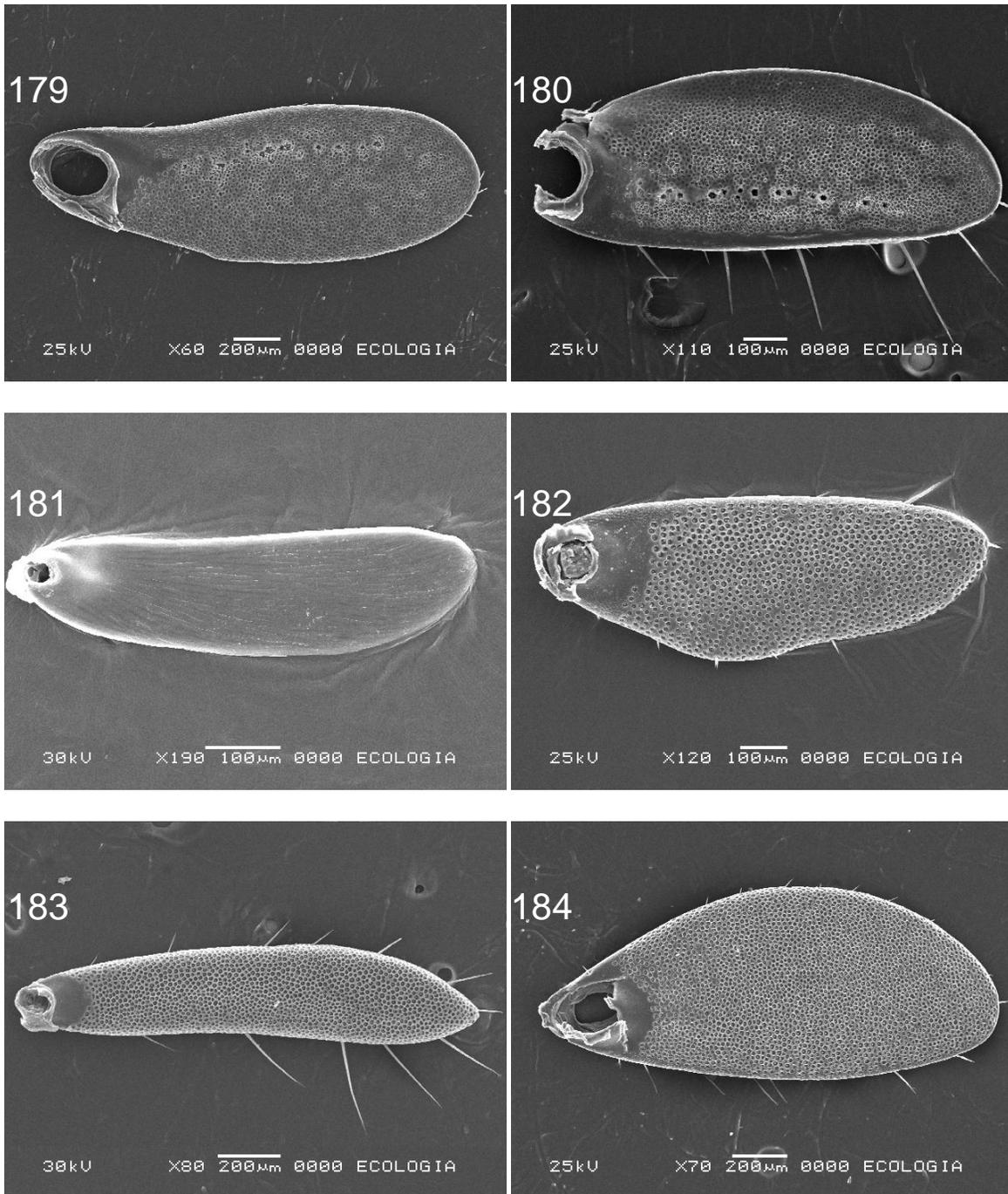


Rivera-Gasperín

Figura 163. Hábito de *Cyclocephala lunulata* ♂ Burmeister 1847. Escala= 1 mm.



Figuras 164- 178. Sensores antenales. Detalle de la región central de la cara interna en la lamela central a 550x (Microfotografía obtenida con MEB). 164) *P. trichodes*; 165) *P. temora*; 166) *P. setifera*; 167) *P. sturmi*; 168) *P. cribrosa*; 169) *P. lalanza*; 170) *A. solstitialis*; 171) *M. vernus*; 172) *H. picea*; 173) *H. rufiflava*; 174) *M. melolontha*; 175) *P. petiti*; 176) *M. nigripes*; 177) *C. lunulata*; 178) *S. porcula*.



Figuras 179- 184. Cara interna de la lamela central. Microfotografías obtenidas con el Microscopio Electrónico de Barrido (Todas las microfotografías presentan su propia escala y número de aumentos). 179) *A. orientalis*; 180) *C. lunulata*; 181) *S. porcula*; 182) *P. opaca*; 183) *P. latipes*; 184) *P. lalanza*.

APÉNDICE II. MORFOLOGÍA GENERAL

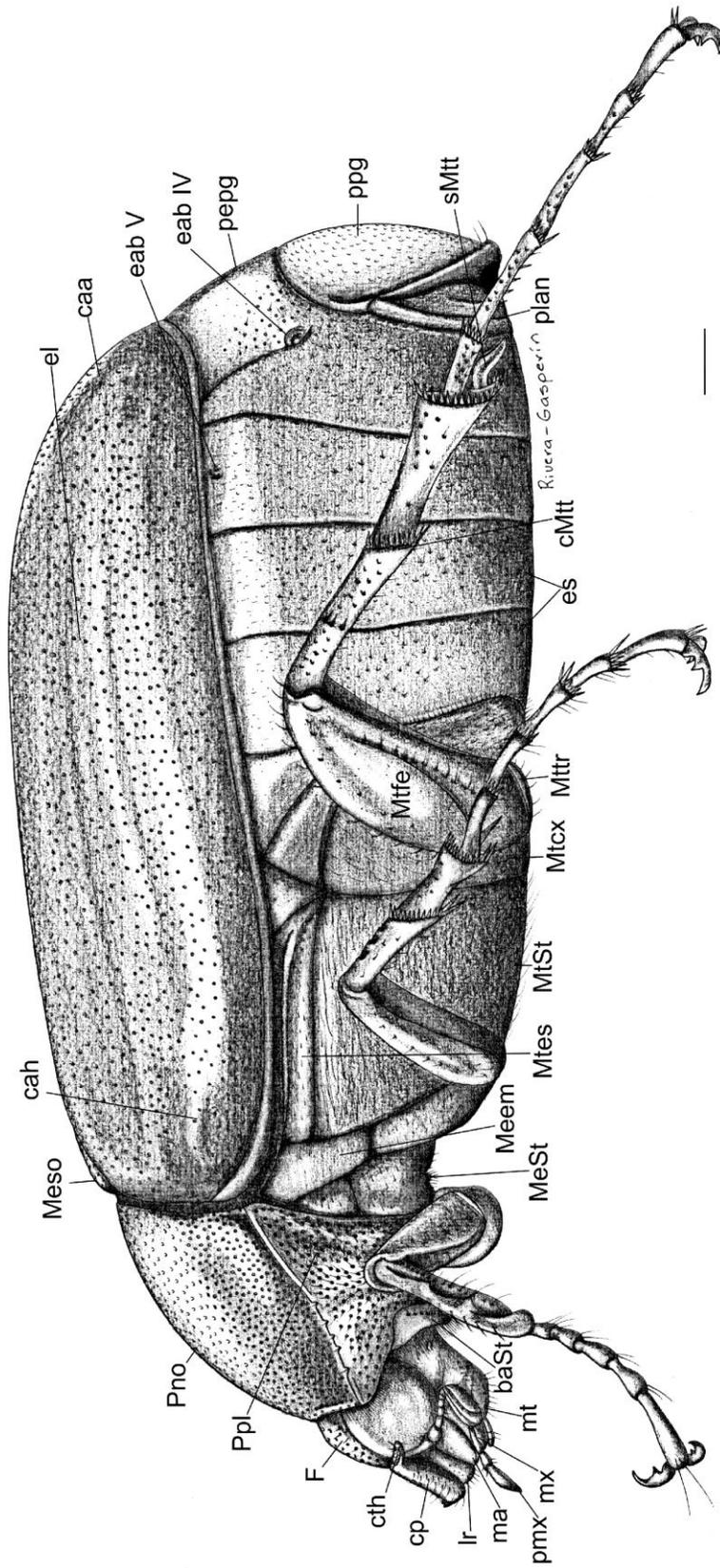
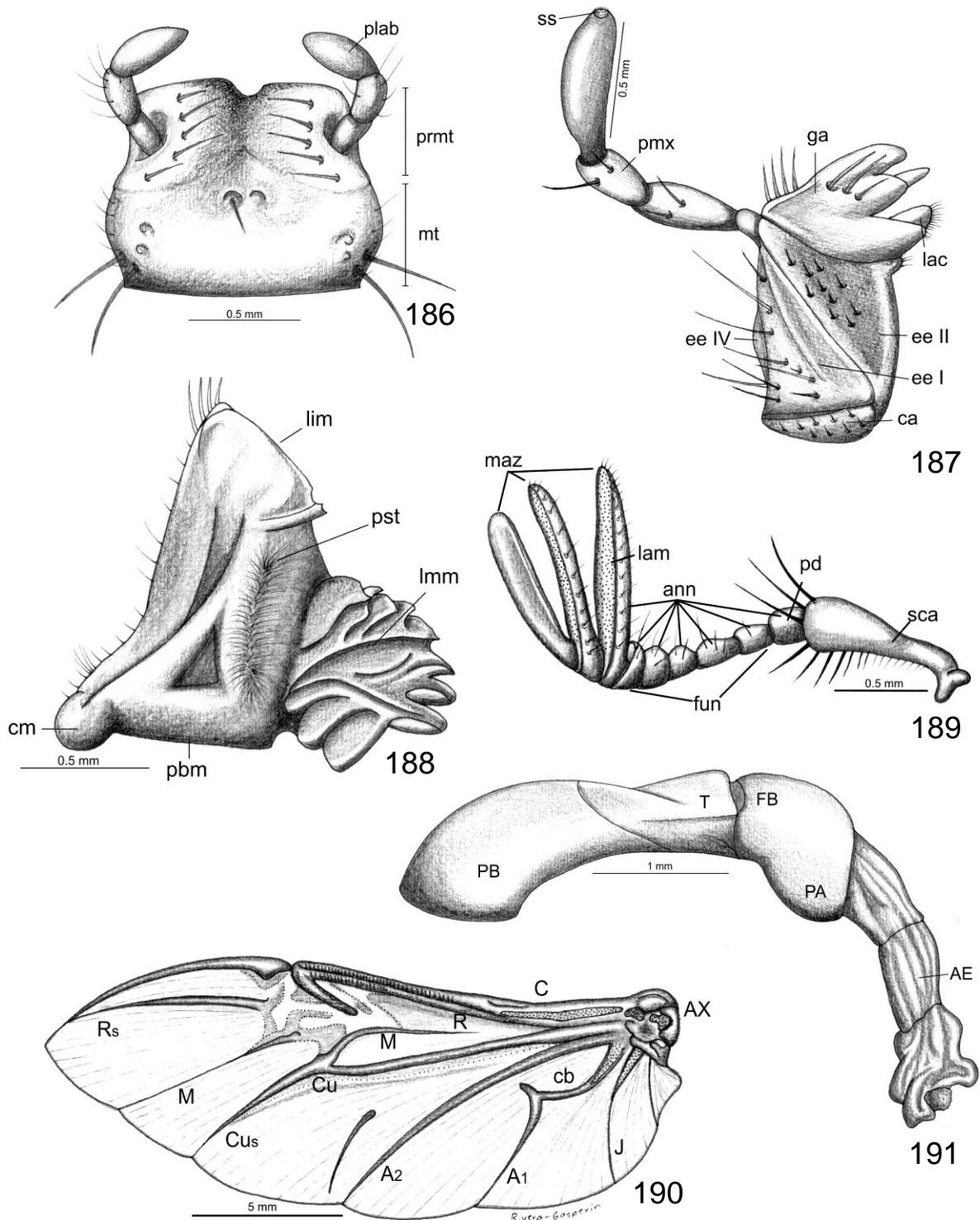


Figura 185. *Phyllophaga (Phyllophaga) opaca* ♂ (Moser 1918) en vista lateral. Línea de escala= 1 mm.
 Código de abreviaturas en la página 109.



Figuras 186- 191. *Phyllophaga opaca* ♂. 186) Vista ventral del labio; 187) Vista ventral de la maxila derecha; 188) Vista ventral de la mandíbula derecha; 189) Vista dorsal de la antena izquierda; 190) Vista dorsal del ala metatorácica izquierda; 191) Vista lateral de la cápsula genital masculina. Líneas de escala= 0.5 mm, 1 mm y 5 mm. Código de abreviaturas a continuación.

Cuadro 4. Código de abreviaturas.

a = ala metatorácica	M = vena mediana
A1 = vena anal I	ma = mandíbula
A2 = vena anal II	maz = maza
AE = edeago	MEB = Microscópio Electrónico de Barrido
ann = antenómero	Meem = mesoepímero
AX = escleritos axilares	Meso = mesoescutelo
baSt = basiesternón	MeSt = mesoesternón
bst = basiestipe	mt = mentón
C = vena costal	Mtcx = metacoxa
ca = cardo	Mtes = metaepisterno
caa = callo apical	Mtfe = metafémur
cah = callo humeral	MtSt = metaesternón
cb = celda basal	Mtr = metatrocanter
cm = cóndilo mandibular	mx = maxila
cMtt = carina metatibial	PA = parámero
cp = clípeo	PB = pieza basal
cth = canto ocular	pbm = pieza basal mandibular
Cu = vena cubital	pd = pedicelo
Cus = sector cubital	pepg = prepigidio
eab V = quinto estigma abdominal	PI = placa inferior
eab VI = sexto estigma abdominal	plab = palpo labial
ee I = esclerito estipital I	plan = placa anal
ee IV = esclerito estipital IV	pmx = palpo maxilar
eell = esclerito estipital II	Pno = pronoto
el = élitro	PP = proceso púbico
es = esternito	ppg = placa pigidial
F = frente	Ppl = propleurón
FB = falobase	prmt = prementón
fun = funículo	PS = placa superior
ga = galea	pst = prosteca
J = vena yugal	R = vena radial
lac = lacinia	Rs = sector radial
lam = lamela	sca = escapo
lim = lóbulo incisivo mandibular	SMtt = espolón metatibial
Imm = lóbulo molar mandibular	ss = <i>sensillum</i>
lr = labro	T = tecto

APÉNDICE III. MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Phyllophaga vexata</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Phyllophaga latipes</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Phyllophaga peccata</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga opaca</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Phyllophaga temora</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga setifera</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga torta</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lenis</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Phyllophaga cribrosa</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miltotrogus vernus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heptophylla picea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cryptotrogus weisei</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Haplidia transversa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia rufoflava</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Holotrichia lata</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Holotrichia serrata</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Holotrichia nigra</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microtrichia kawadai</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Schizonycha mimocontinens</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Isonychus piperitus</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Anoxia orientalis</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Melolontha melolontha</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Polyphylla petiti</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Serica porcula</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diploptaxis hirsuta</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macroductylus nigripes</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Hoplia squamifera</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1

Especie	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
<i>Phyllophaga vexata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga latipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga peccata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga opaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga temora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga setifera</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga torta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga cribrosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>Amphimallon solstitialis</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Miltotrogus vernus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>Heptophylla picea</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cryptotrogus weisei</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Haplidia transversa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>Holotrichia rufoflava</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia lata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Holotrichia serrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia nigra</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microtrichia kawadai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Schizonycha mimocontinens</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
<i>Isonychus piperitus</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Anoxia orientalis</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Melolontha melolontha</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polyphylla petiti</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Serica porcula</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Diplotaxis hirsuta</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macroductylus nigripes</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Hoplia squamifera</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Cyclocephala lunulata</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Especie	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
<i>Phyllophaga vexata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga latipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga peccata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga opaca</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga temora</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga setifera</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga torta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga lenis</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Phyllophaga cribrosa</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miltotrogus vernus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Heptophylla picea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptotrogus weisei</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Haplidia transversa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Holotrichia rufolava</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Holotrichia lata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Holotrichia serrata</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Holotrichia nigra</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Microtrichia kawadai</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Schizonycha mimocontinens</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Isonychus piperitus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Anoxia orientalis</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Melolontha melolontha</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Polyphylla petiti</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Serica porcula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Diploptaxis hirsuta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Macroductylus nigripes</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Hoplia squamifera</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Especie	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
<i>Phyllophaga vexata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga latipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga peccata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga opaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga temora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga setifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllophaga torta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga lenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga cribrosa</i>	0	1	1	1	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Miltotrogus vernus</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heptophylla picea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptotrogus weisei</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Haplidia transversa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Holotrichia rufoflava</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia lata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Holotrichia serrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Holotrichia nigra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Microtrichia kawadai</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Schizonycha mimocontinens</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Isonychus piperitus</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Anoxia orientalis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Melolontha melolontha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Polyphylla petiti</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Serica porcula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Diplotaxis hirsuta</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macroductylus nigripes</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Hoplia squamifera</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyclocephala lunulata</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0

Especie	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
<i>Phyllophaga vexata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0
<i>Phyllophaga latipes</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga peccata</i>	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	0	0
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	?	0	0	0
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Phyllophaga opaca</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga temora</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga setifera</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Phyllophaga torta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lenis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga cribrosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	?	?	?	0	0
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Miltotrogus vernus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Heptophylla picea</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cryptotrogus weisei</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Haplidia transversa</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Holotrichia rufoflava</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Holotrichia lata</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	?	?	?	0	0
<i>Holotrichia serrata</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	?	?	1	1	0	0	0
<i>Holotrichia nigra</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Microtrichia kawadai</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>S. mimocontinens</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	?	?	0	0	1	0	0
<i>Isonychus piperitus</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0
<i>Anoxia orientalis</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Melolontha melolontha</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	0	0
<i>Polyphylla petiti</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Serica porcula</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	2	0	?	0	0	0
<i>Diploptaxis hirsuta</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Macroductylus nigripes</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	1	0
<i>Hoplia squamifera</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	?	1	0	0	1	0	1	1
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0

Especie	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139
<i>Phyllophaga vexata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga latipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga peccata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga opaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Phyllophaga temora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga setifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga torta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga lenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phyllophaga cribrosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Miltotrogus vernus</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Heptophylla picea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptotrogus weisei</i>	-	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Haplidia transversa</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia rufoflava</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Holotrichia lata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia serrata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Holotrichia nigra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>Microtrichia kawadai</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>S. mimocontinens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Isonychus piperitus</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Anoxia orientalis</i>	-	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Melolontha melolontha</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Polyphylla petiti</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Serica porcula</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Diplotaxis hirsuta</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Macroductylus nigripes</i>	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Hoplia squamifera</i>	-	0	0	1	1	1	0	-	-	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1

APÉNDICE IV. CLADOGRAMAS

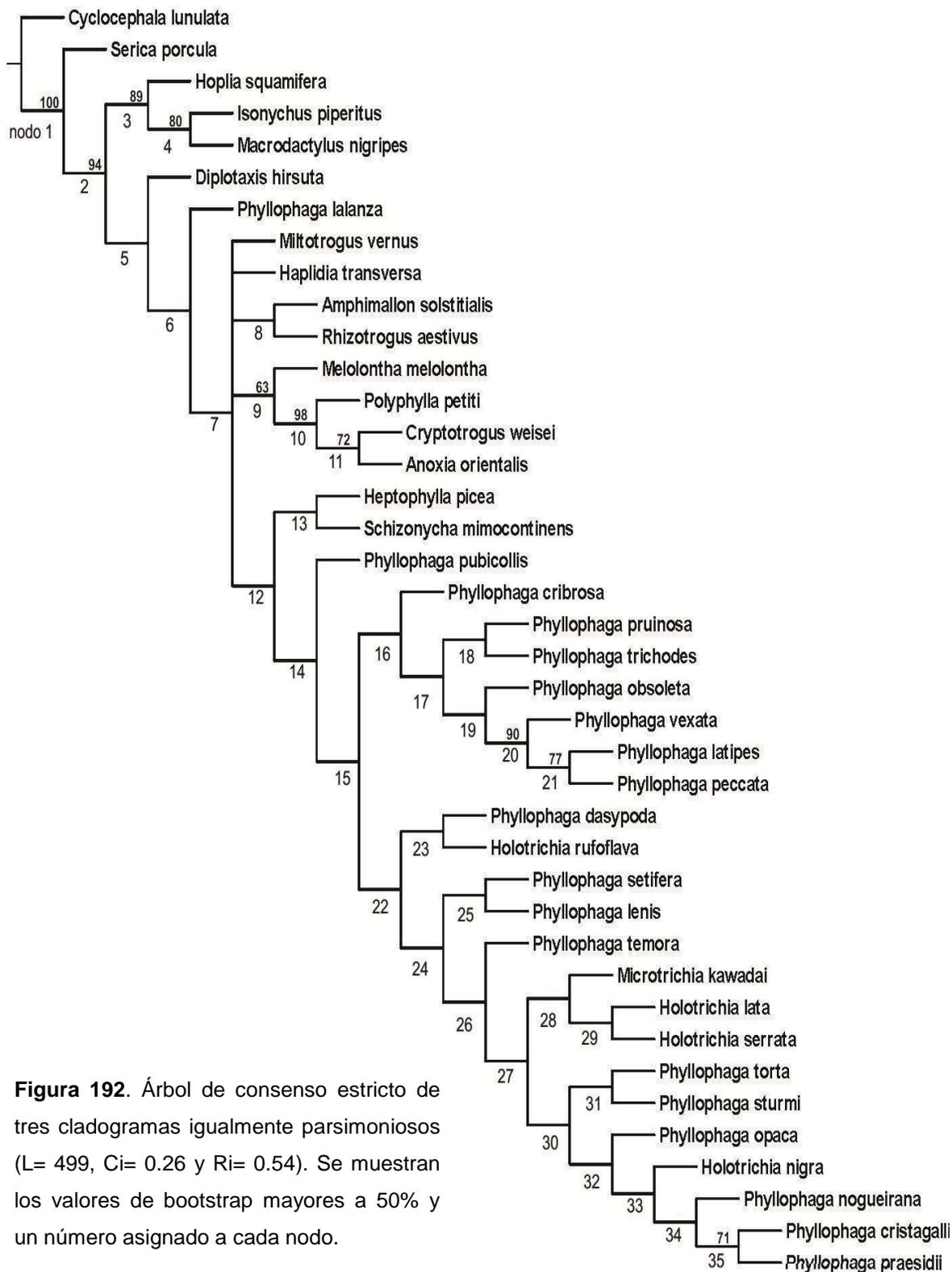


Figura 192. Árbol de consenso estricto de tres cladogramas igualmente parsimoniosos (L= 499, Ci= 0.26 y Ri= 0.54). Se muestran los valores de bootstrap mayores a 50% y un número asignado a cada nodo.

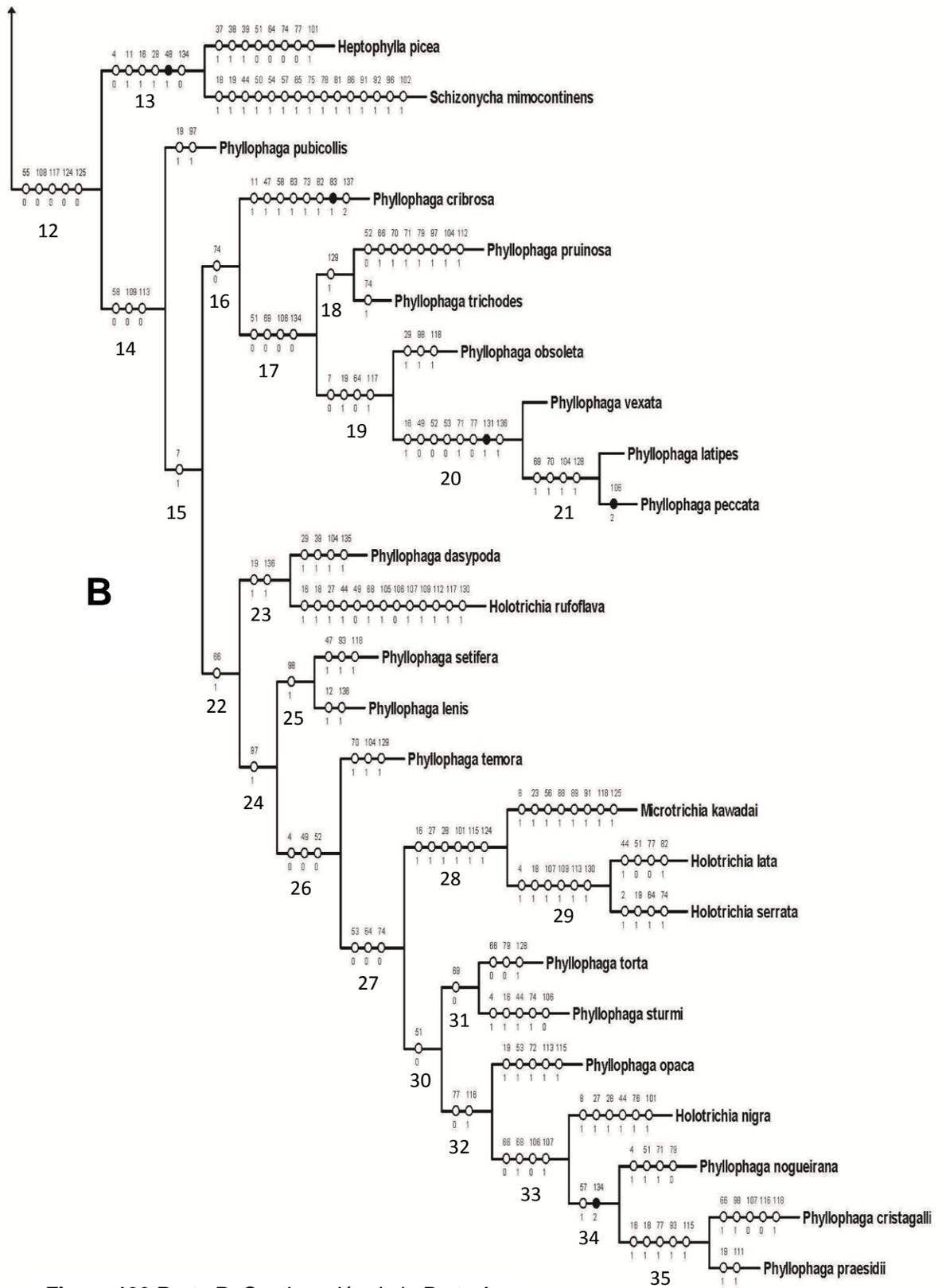


Figura 193 Parte B. Continuación de la Parte A.

APÉNDICE V. GLOSARIO DE TÉRMINOS ENTOMOLÓGICOS Y FILOGENÉTICOS

Abundante: adj. En gran cantidad, algo excesivo, copioso. Antónimos: escaso, pobre, poco.

Agudo: adj. Afilado, puntiagudo. Antónimos: obtuso, romo, achatado.

Ahumado: adj. Transparente oscurecido, grisáceo o tizado. Antónimo: claro.

Alargado: adj. Cuerpo extendido que se aprecia más largo que ancho. Antónimos: corto, reducido.

Alas membranosas (a): f. Par de alas posteriores que se caracterizan por ser delgadas, transparentes o traslúcidas y de textura delicada (Fig. 190).

Alcance: m. Propiedad que indica hasta dónde llega la longitud de una estructura con respecto a otra que sirve de referencia.

Amplio: adj. Extenso, dilatado, espacioso. Antónimos: reducido, estrecho.

Analogía: f. Caracteres parecidos pero no homólogos, realizan las mismas funciones biológicas. Puede ser convergencia o paralelismo.

Ancestro común: m. Especie que en algún momento dio origen a dos o más especies.

Angulado: adj. Anguloso, que tiene ángulos o esquinas.

Ángulo: m. Esquina o arista.

Antena: f. En larvas e insectos adultos, el par de apéndices segmentados que nacen a cada uno de los lados de la cabeza, funcionan como órganos sensoriales (Figs. 42, 43, 189) y presentan un gran número de sensores (ej. Figs. 164 - 184).

Antenómero (ann): m. Cada uno de los segmentos o artejos que forman la antena.

Anterior: adj. Que se encuentra adelante o en la parte de delantera. Antónimo: posterior.

Apical: adj. Región que representa la punta, cima o cúspide y se encuentra más alejada de la base. Antónimo: basal.

Ápice: m. Extremo superior o punta de algún cuerpo. Antónimo: base.

Apicolateral: adj. Que se encuentra a los lados del extremo anterior.

Apomorfía: f. Estado de carácter derivado.

Árbol filogenético: m. Gráfico que representa las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxones tal como son entendidas por un investigador particular. Es una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de un taxón.

Asimétrico: adj. Desproporcionado, desigual, que carece de simetría. Antónimo: Simétrico.

Autapomorfía: f. Estado de carácter presente en un solo taxón.

Base: f. Extremo inferior u origen de algún cuerpo. Raíz, principio. Antónimo: ápice.

Basiesternón (baSt): m. Porción anterior y mayor del eusterno (Fig. 185).

Basiestipe o esclerito estipital I (ee I): m. situado en las maxilas, entre el cardo y el esclerito estipital II (Figs. 12 - 15, 187).

Bífido: adj. Dividido en dos partes. Hendido, partido.

Bilobulado: adj. Que tiene dos lóbulos.

Bipectinado: adj. Con figura de dos peines o dentado como dos peines.

Borde: m. Margen u orilla de un cuerpo. Extremo, filo.

Canto ocular (cth): m. Banda o proceso esclerosado que divide total o parcialmente el ojo compuesto de algunos insectos (Figs. 51 – 53, 185).

Carácter: m. Un rasgo que es una parte observable o un atributo de un organismo (puede ser morfológico, etológico, genómico, bioquímico...).

Carina: f. Engrosamiento del exoesqueleto en forma de cresta o quilla elevada, no necesariamente alta o aguda.

Celda: f. Área alar membranosa delimitada por venas longitudinales y transversales. De acuerdo con el sistema de Comstock, estas celdas reciben el nombre de la vena que conforma su margen anterior y se numeran a partir de la base hacia el ápice (Fig. 190).

Circular: adj. Con forma de círculo. Curvado, redondo.

Clado: m. Un grupo monofilético en un cladograma. Los clados son exclusivos de los cladogramas.

Clípeo (cp): m. Esclerito impar ubicado en la cara anterior de la cabeza, entre la frente y el labro, también llamado epistoma (Figs. 44 – 55, 185).

Cobertura: f. Revestimiento de una superficie, cubierta.

Cóncavo: adj. Línea o superficie que, siendo curva, tiene su parte más hundida en el centro, respecto de quien la mira. Antónimo: convexo.

Consenso estricto: m. (Árbol de consenso) es el más conservativo de todos los métodos. Únicamente se mantienen aquellas porciones del árbol que son idénticas en todos los árboles de origen. Lo demás queda transformado en politomías.

Conspicuo: adj. Sobresaliente, evidente.

Contorno: m. Conjunto de líneas que limitan una figura. Silueta, perímetro. Antónimo: centro.

Convexo: adj. Línea o superficie que, siendo curva, tiene su parte más prominente en el centro, respecto de quien la mira. Antónimo: cóncavo.

Crenulado: adj. Que presenta crestas u olanes.

Cuello: m. Cintura angosta que se encuentra entre dos regiones más anchas.

Curvado: adj. Que tiene forma de curva. Antónimo: recto.

Delgado: adj. Esbelto, estrecho, fino. Antónimo: grueso.

Dentado: adj. Que presenta dientes o puntas similares. Serrado.

Depresión: f. Concavidad o hundimiento de una superficie. Antónimo: elevación.

Desarrollado: adj. Grande, bien expuesto o con buen grado de crecimiento. Antónimo: disminuido.

Diagnosis: f. Descripción breve de un organismo o un taxón que contiene solo sus características más destacadas, que permiten diferenciarlo de otros afines.

Dimensión: f. Longitud o extensión de una superficie o cuerpo.

Dimórfico: adj. Con dos formas; especialmente referido a los sexos, cuando el macho y la hembra presentan diferencias en su morfología.

Discreto: adj. Que no destaca. Moderado, sin exceso.

Dorsal: adj. Relativo al dorso o espalda. Antónimo: ventral.

Edeago (AE): m. Órgano copulatorio esclerosado tubular, en cuya extremidad se abre el gonoporo (Figs. 107 – 121, 191).

Elevación: f. Elevamiento o alzamiento de una superficie. Asenso, subida. Antónimos: depresión, hundimiento.

Élitro (el): m. Ala mesotorácica endurecida y modificada para proteger a las alas metatorácicas y al dorso del abdomen, propia de los coleópteros (Figs. 69 - 71, 185).

Endémico: adj. Con distribución limitada a una región o bioma en particular.

Engrosado: adj. Grueso, corpulento o espeso. Antónimo: adelgazado.

Esbelto: adj. Delgado, fino. Antónimo: robusto.

Escamiforme: adj. Seta modificada que tiene forma de escama, placa o lámina.

Escapo (sca): m. Primer antenómero o segmento basal de la antena, generalmente mayor que los restantes (Fig. 189).

Escaso: adj. Con poca cantidad de algo. Pobre, poco, limitado. Antónimos: abundante, copioso.

Esclerito: m. Cualquier porción cuticular rodeada o definida por suturas.

Esclerosado: adj. Endurecimiento de la cutícula, derivado de la presencia de proteínas estructurales que con frecuencia también se acompaña de un oscurecimiento o pigmentación.

Escotado: adj. Que presenta un escote o abertura.

Escutelo o mesoescutelo (Meso): m. Pieza triangular que se encuentra en la base y entre los élitros (Figs. 64 - 68, 185).

Espina: f. Proyección cuticular sólida, no articulada, generalmente afilada y con origen multicelular.

Espolón: m. Cada una de las cerdas fuertes o espinas gruesas en el extremo distal de las tibias (Figs. 137 - 139, 141, 143 – 150, 185).

Estado de carácter: m. El valor específico tomado por un carácter en un taxón determinado o en una secuencia.

Esternito (es): m. Cada uno de los componentes esclerosados que definen al esternón (Figs. 84 - 106, 185).

Estriado: adj. Superficie que presenta estrías, canales o marcas de rayas paralelas.

Expansión: f. Ensanchamiento, agrandamiento o dilatación de un cuerpo. Antónimo: reducción.

Falobase (FB): f. Parte basal del pene o falo, en la cual se implanta el edeago. En ocasiones se presenta como una estructura esclerosada muy notable que sostiene al edeago u órgano intromitente (Figs. 107 – 121, 191).

Frente (F): f. Esclerito impar de la cara anterior de la cabeza situado entre el epicráneo y el clípeo (Fig. 185).

Funículo (fun): m. En las antenas pediceladas, los antenómeros del flagelo, entre el pedicelo y la maza (Fig. 189).

Fusión: f. Unión de dos cuerpos. Unificación, asociación. Antónimo: separación.

Fusionado: adj. Producto de una fusión o unión. Antónimo: Separado.

Galea (ga): f. Lóbulo externo de las maxilas, originalmente formado por dos artejos (Fig. 187).

Genitalia: f. Todas las estructuras genitales, especialmente las externas y esclerosadas, tanto de machos como de hembras (Figs. 107 – 121, 128 – 133, 191).

Glabro: adj. Desnudo, carente de pubescencia. Sin sedas. Antónimo: Pubescente.

Grupos Hermanos: m. Taxones que comparten el mismo ancestro común inmediato.

Hendida: adj. Parte dividida longitudinalmente. Abierta, rasgada.

Homoplasia: f. Similitud en una o varias especies de órganos o de partes de órganos, de los que se puede presumir que esta correspondencia no proviene de un antecesor común. Incongruencia en la transformación evolutiva de un carácter. Puede ser una analogía (convergencia y paralelismo) o una reversión.

Hundimiento: m. Depresión o concavidad de una superficie. Antónimo: elevación.

Irregular: adj. Que no es simétrica ya que tiene defectos. Desigual, discontinua. Antónimo: regular.

Labro (lr): m. Labio superior. Pieza o lóbulo impar y anterior que, articulado al clípeo cubre la base de las mandíbulas. En su parte interna se presenta la epifaringe (Figs. 35 – 39, 185).

Lacinia (lac): f. Lóbulo interno de las maxilas que se articula con el estipe, comúnmente provisto de grupos de sedas, espinas o procesos afilados (Figs. 12 - 15, 187).

Lamela (lam): f. Cada una de las láminas ensanchadas y sobrepuestas que se articulan para formar la maza antenal (Figs. 42, 43, 189).

Lamelada: adj. Tipo de antena que se caracteriza por poseer los últimos antenómeros ensanchados y comprimidos hacia un lado de su eje, en forma de láminas superpuestas (Figs. 42, 43, 189).

Lateral: adj. Que está a los lados, o a un lado. Antónimo: Central.

Liso: adj. Superficie que no presenta puntuaciones, rugosidades, asperezas, estrías y demás irregularidades. Que se observa pulido, homogéneo, terso o recto.

Lóbulo incisivo mandibular (lim): m. Región apical de las mandíbulas (Figs. 16 – 34, 188).

Lóbulo molar mandibular (lmm): m. Porción basal de las mandíbulas con superficie trituradora (Figs. 16 – 30, 188).

Mandíbulas (ma): f. Primer par de apéndices del aparato bucal (Figs. 16 – 34, 185, 188).

Margen: m. Orilla o perímetro de un cuerpo. Filo, límite.

Maxilas (mx): f. Segundo par de apéndices del aparato bucal (Figs. 12 – 15, 185, 187).

Máxima parsimonia: f. Parsimonia es un método estadístico no paramétrico usado comúnmente en filogenética computacional para estimar filogenias. Asume que el mejor árbol filogenético es aquel que requiere los menores cambios evolutivos a lo largo del tiempo.

Maza antenal (maz): f. En las antenas lameladas, el conjunto de láminas sobrepuestas que se encuentran en el ápice de la antena (Figs. 42, 43, 189).

MEB: m. Microscopio Electrónico de Barrido.

Membranoso: adj. Que se forma por membranas o que es parecido a ellas.

Mentón (mt): m. Labio inferior; porción distal del postlabio, en ocasiones provisto con estructuras especializadas sensoriales y palpos (Figs. 2– 11, 185, 186).

Mesial: adj. Que se encuentra en la parte media de una superficie.

Meso-: Prefijo que alude a las estructuras situadas en el segundo segmento torácico o mesotórax.

Meta-: Prefijo que alude a las estructuras situadas en el tercer segmento torácico o metatórax.

Metaesternón (MtSt): m. Arcada ventral del metatórax (Fig. 185).

Microtrichia: f. Estructuras setiformes, diminutas, no articuladas de la cutícula corporal o de las alas de muchos insectos.

Monofilético: adj. Grupo que comprende una especie ancestral y todos sus descendientes.

Muesca: f. Escotadura o hendidura que se presenta en un margen.

Nodo: m. Punto de ramificación de un árbol. Representa un ancestro común hipotético.

Oculto: adj. Que no se puede ver. Escondido, cubierto. Antónimo: visible.

Ojo compuesto: m. Órgano visual par constituido por numerosas facetas u omatidios (Fig. 185).

Ondulado: adj. Que presenta ondas. Antónimos: liso, recto.

Ornamentado: adj. Que presenta estructuras, accesorios o adornos como ganchos, espinas, carinas, lóbulos, dientes, cuernos, crestas..., etc. Antónimo: sencillo.

Palpos maxilares (pmx): m. Apéndices sensoriales segmentados que presentan las maxilas (Figs. 12 – 15, 185, 187).

Parafilético: adj. Grupo que comprende una especie ancestral y sólo una parte de sus descendientes.

Parámeros (PA): m. Lóbulos o procesos situados a ambos lados de la falobase de los Coleoptera (Figs. 107 – 121, 191).

Pectinado: adj. Con forma de peine.

Pedicelo (pd): m. Segundo antenómero particularmente diferenciado (Fig. 189).

Perfil: m. Postura en que solo se deja ver una de las dos mitades laterales del cuerpo; silueta de un cuerpo vista desde un lado.

Pigidio o placa pigidial (ppg): m. Segmento terminal del abdomen no cubierto por los élitros (Figs. 88 – 106, 185).

Placa anal (plan): f. Pieza externa que cubre el extremo distal del ano a manera de escudo (Figs. 84 – 87, 185).

Placas superiores o dorsales (PS): f. Estructuras apicales de los genitales femeninos, ligeramente esclerosadas, con sedas en su ápice, las cuales pueden estar fusionadas entre sí formando un proceso púbico (Figs. 128 - 133).

Placas inferiores o ventrales (PI): f. Estructuras pares y esclerosadas de la genitalia femenina, las cuales pueden ser glabras o presentar sedas escasas. Una vez expuestos los genitales de la hembra, se sitúan entre la abertura anal y las placas superiores (Figs. 128 – 133).

Plana: adj. Superficie llana, que no presenta irregularidades. Lisa, uniforme.

Plegado: adj. Que se encuentra doblado.

Plesiomorfía: f. Estado de carácter ancestral.

Pleurón (pl): m. Cada una de las caras laterales de un anillo o segmento.

Polifilético: adj. Grupo que deriva de dos o varias especies ancestrales. Está definido por al menos una convergencia. Grupo en el cual el antecesor más reciente es asignado a otro grupo y no al mismo grupo.

Politomía: f. Nodo (no resuelto) que da origen a más de dos taxa.

Posterior: adj. Que se encuentra detrás o en la parte de atrás. Zona trasera.
Antónimo: anterior.

Prementón (prmt): m. Región apical del mentón o labio (Figs. 2 – 11, 186).

Proceso: m. Prolongación de una superficie, margen o de un apéndice.

Prepigidio (pepg): m. Terguito inmediato anterior a la placa pigidial, muy esclerosado en coleópteros con élitros cortos (Figs. 88 – 91, 94 – 106, 185).

Proporción: f. Dimensión de algo, tamaño.

Pronoto (Pno): m. Parte tergal o dorsal del protórax (Figs. 56 – 63, 185).

Prosteca (pst): f. Esclerito mandibular articulado en la parte basal y provisto con un conjunto de sedas (Figs. 16 – 30, 188).

Protarsos: m. Los tarsos de las patas del protórax.

Proyectado: adj. Que se alarga y sobresale.

Pruinoso: adj. Superficie que parece cubierta por una capa microscópica de terciopelo blanquecino o de polvo fino, que no se puede quitar (*microtrichia*). Con apariencia escarchada, empañada. Por ejemplo, las cáscaras de las ciruelas y uvas tienen superficies pruinosas.

Punteado: adj. Superficie que presenta puntos, impresiones o perforaciones finas o gruesas, las cuales pueden ser superficiales o profundas y que se aprecian como pinchaduras de agujones o alfilerazos.

Quilla: f. Prolongación en forma de cresta o carina.

Raíz: f. Último ancestro común del árbol en cuestión.

Rama: f. Lapso evolutivo entre un nodo y otro.

Recto: adj. Que no tiene curvas ni ángulos. Derecho, rectilíneo. Antónimos: curvo, sinuoso.

Redondeado: adj. Con forma cercana a lo redondo. Elíptico.

Reducido: adj. Estrecho, pequeño, limitado.

Región: f. Espacio determinado de la superficie de un cuerpo.

Relieve: m. Elevaciones y depresiones que presenta una superficie.

Robusto: adj. Corpulento, fornido, rechoncho. Antónimo: esbelto.

Rugoso-punteado: adj. Superficie marcada por puntos discontinuos con profundidad variable, que juntos forman una textura parecida a pequeñas arrugas.

Scarabaeoidea: f. Superfamilia de Coleóptera también conocida como Lamellicornia, que agrupa a las familias Melolonthidae, Scarabaeidae, Passalidae, Lucanidae y Trogidae (según Endrödi 1966).

Seda: f. Proyección esclerosada de la cutícula con forma de pelo articulado, que se deriva de una célula de tricógena y su base está rodeada por un anillo cuticular pequeño. Estructura delgada con forma de cerda, cuyo grosor va disminuyendo gradualmente hacia una punta. *Macrotrichia*, cerda, seta.

Semicurvado: adj. Que tiene márgenes más o menos redondeados.

Sencillo: adj. Que carece de ostentación y adornos. Simple. Antónimos: complejo, ornamentado.

Sensillum: f. Órgano sensorial sencillo o, una de las unidades de un órgano sensorial compuesto.

Setífero, Setoso: adj. Que presenta sedas en abundancia. Velloso, pubescente.
Antónimos: glabro, lampiño.

Simétrico: adj. Que tiene simetría o equilibrio en la dimensión de sus lados.
Proporcionado, igual. Antónimo: asimétrico.

Simplesiomorfía: f. Estado de carácter presente en dos o más taxa.

Sinapomorfía: f. Estado de carácter derivado y compartido por dos o más taxa.

Sinuado: adj. Que forma ondas, curvas o recodos Ondulante, serpenteante.
Antónimo: recto.

***Spiculum gastrale*:** m. Pequeña columna formada por uno o dos cuerpos esclerosados, los cuales están unidos por membranas hacia el exterior del tubo genital (Figs. 122 – 127).

Subcuadrado: adj. Cuerpo cuyos márgenes se aproximan a los de un cuadrado.

Subrectangular: adj. Cuerpo que a simple vista se asemeja a un rectángulo.

Subtrapezoidal: adj. Cuerpo con silueta más o menos trapezoide.

Superficie: f. Parte externa de un cuerpo que sirve de delimitación con el exterior.

Surco: m. Depresión lineal, hendidura.

Sutura: f. Línea de unión entre escleritos inmóviles, la cual puede presentarse al ras de la superficie, como un surco o como una línea elevada. Cicatriz.

Sutura fronto-clipeal: f. Línea de unión de la frente y el clípeo (Figs. 44 – 50, 54, 55).

Tarso: m. Quinto segmento de las patas, dividido en cinco subsegmentos o tarsómeros (Figs. 151 – 159).

Taxa: m. Taxones, plural de taxón (en latín).

Taxón: m. Grupo de organismos emparentados, que en una clasificación dada han sido agrupados, asignándole al grupo un nombre en latín, una descripción y un tipo. El taxón de una especie, es un espécimen o ejemplar concreto.

Tecto (T): m. Porción de la cápsula genital situada entre la falobase y la pieza basal (Figs. 107 – 121, 191).

Tegumento: m. Cubierta superficial del cuerpo y de sus apéndices.

Textura: f. Propiedad de las superficies externas de los cuerpos, que podemos percibir por medio de la vista o el tacto, por ejemplo puntos, estrías, rugosidades..., etc.

Tibia: f. Cuarto segmento de la pata, situado entre el fémur y el tarso (Figs. 134 - 150).

Tórax: m. Segunda gran región del cuerpo, portadora de los apéndices locomotores.

Tricógena: f. Célula que da origen a una seda o *trichia*.

Uñas: f. Cada uno de los garfios postarsales, más o menos largos y puntiagudos, simples, bífidos, hendidos, pectinados, dentados... etc, que cumplen funciones de sujeción (Figs. 151 – 159).

Venas: f. Tubos capilares cuyo conjunto constituye el esqueleto, sostén o armazón de las alas y las vías por las que penetra el aire, la sangre y los filetes nerviosos. También llamadas nervios, nervuras o nervaduras (Figs. 72 – 75, 190).

Ventral: adj. Relativo al vientre. Antónimo: dorsal.

Vértice (Vertex): m. La parte superior de la cabeza, situada entre la frente, el occipucio y los ojos compuestos.

Vertical: adj. Que es perpendicular a una línea o plano horizontal.

Vestidura: f. Revestimiento de una superficie.

Visible: adj. Que se puede ver. Evidente. Antónimo: oculto.