



## Relaciones filogenéticas del género *Anomala* (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae)

### Phylogenetic relationships of the genus *Anomala* (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae)

Andrés Ramírez-Ponce y Miguel Ángel Morón\*

Departamento de Biología de Suelos, Instituto de Ecología A. C., Apartado postal 63, 91000, Xalapa, Veracruz, México.

\*Correspondencia: miguel.moron@inecol.edu.mx

**Resumen.** Se presenta un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos de adultos de varios géneros de la tribu Anomalini para redefinir al género *Anomala* Samouelle, 1819 y evaluar su situación filogenética. El análisis de parsimonia, que incluyó 46 especies de 18 géneros procedentes de varias partes del mundo, permitió poner a prueba la monofilia de algunos géneros y evaluar su posición taxonómica, además de revelar que los límites de algunos géneros no son claros. Con base en el cladograma de consenso estricto existen evidencias suficientes para considerar las especies americanas hasta ahora incluidas en *Anomala* como un género diferente, al que corresponde nombrar *Paranomala* Casey, 1915, stat. rev. También se comprobó que algunas especies americanas incluidas en el género *Callistethus* Blanchard, 1851 deben incorporarse al género *Paranomala*, con excepción de *C. viduus* (Newman), la cual fundamenta la revalidación del género *Pachystethus* Blanchard, 1851, stat. rev. También se sinonimiza el género *Anomalacra* Casey, 1915 con *Paranomala*, y se transfiere *Anomala carlsoni* Hardy, 1976 a *Leptohoplia* Saylor, 1935. Se actualizan las descripciones y diagnósicos de los géneros *Anomala*, *Paranomala*, *Callistethus* y *Pachystethus* y se incluye una clave de los géneros americanos de Anomalini que incorpora las definiciones y cambios nomenclaturales propuestos.

Palabras clave: Scarabaeoidea, *Anomala*, *Paranomala*, *Anomalacra*, *Pachystethus*, *Callistethus*, *Leptohoplia*, morfología de adultos, filogenia, taxonomía.

**Abstract.** A phylogenetic analysis based on adult morphology that includes some genera included in the tribe Anomalini is presented, to redefine the genus *Anomala* Samouelle, 1819, and evaluate its phylogenetic situation. The parsimony analysis, based on 46 species of 18 genera from several areas of the world, allowed us to test the monophyly of some genera and evaluate their taxonomic position, and to reveal that the generic limits are not clear. On the basis of the strict consensus cladogram there is reason to consider the American species heretofore included in *Anomala* as members of a different genus, *Paranomala* Casey, 1915, stat. rev. Some American species included in the genus *Callistethus* Blanchard, 1851 are transferred to *Paranomala*, with exception of *C. viduus* (Newman), a finding that supports the revalidation of the genus *Pachystethus* Blanchard, 1851, stat. rev. *Anomalacra* Casey, 1915 is synonymized with *Paranomala*, and *Anomala carlsoni* Hardy is transferred to *Leptohoplia* Saylor, 1935. The descriptions and diagnoses of the genera *Anomala*, *Paranomala*, *Callistethus* and *Pachystethus* are updated and a generic key to the New World Anomalini is provided with the new nomenclatural changes proposed.

Key words: Scarabaeoidea, *Anomala*, *Paranomala*, *Anomalacra*, *Pachystethus*, *Callistethus*, *Leptohoplia*, adult morphology, phylogeny, taxonomy.

### Introducción

El género *Anomala* Samouelle, 1819 es uno de los más diversos del reino animal, con más de 1 000 especies distribuidas por casi todo el mundo. *Anomala* pertenece a la tribu Anomalini, es una sección importante de Rutelinae por ser la más rica de las 6 tribus que componen la subfamilia, está formada por 53 géneros y cerca de

2 000 especies. En América están presentes 17 géneros y poco menos de 300 especies descritas. La diversidad, abundancia, amplia distribución y hábitos alimentarios diversos hacen que el género *Anomala* tenga notable importancia ecológica y económica. Algunas especies son invasoras y plagas agrícolas en varias regiones del mundo y para la gran mayoría de las especies no se cuenta a la fecha con trabajos taxonómicos que permitan su identificación.

Los principales problemas para el estudio del género *Anomala* son su gran diversidad, la homogeneidad de sus

caracteres morfológicos externos y genitales, la amplia variación en los patrones de pigmentación, el limitado estudio comparativo previo de los genitales, los escasos datos de su distribución y biología, así como numerosas descripciones originales basadas en pocos o un único ejemplar (Potts, 1977; Morón et al., 1997; Morón y Nogueira, 1998, 2002; Jameson et al., 2003).

Lo anterior, ha representado un problema taxonómico muy complejo, extendido a otros géneros de la tribu, que no ha permitido definir y diferenciar adecuadamente los géneros y/o especies, pues existen amplias discrepancias entre los taxónomos sobre los caracteres utilizados para su diagnóstico; por ello, se han propuesto muchos géneros y subgéneros dentro del taxón, que según Potts (1974) la mayoría de ellos serían sinonimizados con el género *Anomala*, que podría contener decenas de homonimias secundarias y sinonimias. También se ha sugerido que las especies que conforman el género podrían representar un complejo grupo a nivel de subtribu más que un género (Casey, 1915).

Es notable que de una buena parte de los géneros de esta tribu se tengan dudas sobre su monofilia, incluso sobre aquellos en los que se han desarrollado trabajos taxonómicos, y que en especial este problema se relacione en la mayoría de los casos con *Anomala*. Potts (1974) consideró la tribu como un grupo excepcionalmente grande e interrelacionado, en el que resulta difícil la separación de los géneros con las prácticas tradicionales de agrupación reconocibles por compartir caracteres diferentes a los compartidos por otros géneros.

Entre los géneros americanos relacionados con esta problemática destacan *Anomala* Samouelle, 1819, *Anomalacra* Casey, 1915, *Balanogonia* Paucar-Cabrera, 2003, *Callistethus* Blanchard, 1851, *Epectinaspis* Blanchard, 1851 o *Strigoderma* Burmeister, 1843, y debido a que algunos de ellos comparten caracteres diagnósticos, han sido considerados como grupos parafiléticos por varios autores; sin embargo, a la fecha no se han desarrollado trabajos con enfoque filogenético que traten de resolver la aparente parafilia de estos géneros (Paucar-Cabrera, 2003; Morón y Nogueira, 2002).

Un ejemplo de lo anterior es el género *Callistethus*, cuyo estatus nomenclatural también ha permanecido con problemas principalmente por su pobre delimitación taxonómica. Aunque es mucho más diverso en Asia, algunos autores como Machatschke (1957, 1972), Morón et al. (1997) y Morón y Nogueira (1998, 2002) han considerado a este género válido para el continente americano; estos últimos señalaron que ciertas especies de *Anomala* deben ser transferidas al género *Callistethus*; sin embargo, otros autores como Bates (1888-1889), Blackwelder (1944) y Potts (1974) no reconocen a este género en América y

han tratado las especies en cuestión como miembros del género *Anomala*. Una evidencia sobre este conflicto surgió cuando al realizar la descripción de los estados inmaduros de algunos Anomalini americanos, Micó et al. (2003) encontraron que debido a la falta de caracteres derivados compartidos en las larvas de *C. viduus* (Newman) y *C. cupricollis* (Blanchard), el estatus genérico de *Callistethus* no se sostiene, afirmando que la morfología larval de *C. cupricollis* se asemeja más a la de las especies de *Anomala* de América Central y del Norte que a la de *C. viduus*, por lo que la clasificación supraespecífica de Anomalini propuesta por Machatschke (1972) no es consistente con la morfología larval.

Tomando en cuenta los problemas antes mencionados, se propuso realizar un análisis filogenético para presentar una hipótesis sobre las relaciones entre *Anomala* y algunos de los otros géneros de la tribu. El análisis se basó en caracteres morfológicos y sus objetivos fueron conocer los límites genéricos de *Anomala*, corroborar la validez de los géneros de Anomalini incluidos en el estudio que han sido cuestionados, definir sus categorías taxonómicas correspondientes y evaluar sus posiciones en el esquema de clasificación actual de la tribu.

## Materiales y métodos

Con el análisis de 110 ejemplares pertenecientes a 46 especies provenientes de las colecciones del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz (IEXA); del Instituto de Biología, UNAM (CNIN) y la colección particular M. A. Morón, Xalapa (MXAL), se realizó un estudio comparativo de la morfología en adultos de especies americanas, europeas, asiáticas y africanas de Anomalini. Para asegurar la representatividad de la variación morfológica específica y evitar la sobrevaloración de caracteres, en algunas especies se revisaron series de 10 ejemplares. En el grupo interno se incluyeron 22 especies de *Anomala* representativas de 18 de los 59 grupos propuestos por Machatschke (1972), 6 de *Callistethus* y otras 15 especies pertenecientes a 13 géneros tradicionalmente considerados como Anomalini (Cuadro 1). El grupo externo estuvo formado por 2 especies de Rutelini (*Pelidnota* MacLeay, 1819) y Anoplognathini (*Platycoelia* Burmeister, 1844) y un representante de Dynastinae (*Cyclocephala* Latreille, 1829) para enraizar el cladograma, ya que dicha subfamilia ha sido considerada como el grupo hermano de Rutelinae (Jameson, 1997).

La disección y preparación de los ejemplares se hizo reblandeciéndolos en agua caliente por varios minutos (con un poco de detergente para romper la tensión superficial) para poder extraer las piezas bucales (mentón, mandíbulas,

**Cuadro 1.** Especies consideradas para el análisis filogenético, indicando en su caso, el grupo subgenérico (según Machatschke, 1972) o su ubicación tribal

Especie	Procedencia	Grupo
<i>Anomala ausonia</i> Erichson, 1847	Italia	<i>vitis</i>
<i>A. solida</i> Erichson, 1847	Bulgaria	<i>vitis</i>
<i>A. tibialis</i> Lansberge, 1886	Congo	<i>plebeya</i>
<i>A. antiqua</i> Gyllenhal, 1817	India	<i>antiqua</i>
<i>A. edentula</i> Ohaus, 1925	Japón	<i>exoleta</i>
<i>A. esakii</i> Sawada, 1950	Japón	<i>viridis</i>
<i>A. variolosa</i> Ohaus, 1928	México	<i>binotata</i>
<i>A. histrionella</i> Bates, 1888	México	<i>subaenea</i>
<i>A. discoidalis</i> Bates, 1888	México	<i>innuba</i>
<i>A. parvula</i> Burmeister, 1844	México	<i>parvula</i>
<i>A. capito</i> Ohaus, 1897	México	<i>capito</i>
<i>A. sticticoptera</i> Blanchard, 1851	México	<i>donovani</i>
<i>A. inconstans</i> Burmeister, 1844	México	<i>gemella</i>
<i>A. cincta</i> Say, 1835	México	<i>cincta</i>
<i>A. violacea</i> Burmeister, 1844	Brasil	<i>cincta</i>
<i>A. eucoma</i> Bates, 1888	México	<i>syphis</i>
<i>A. foraminosa</i> Bates, 1888	México	<i>calceata</i>
<i>A. xantholea</i> Bates, 1888	México	<i>lucicola</i>
<i>A. tenera</i> Casey, 1915	EUA	<i>antennata</i>
<i>A. carlsoni</i> Hardy, 1976	EUA	<i>atenuata</i>
<i>A. terroni</i> Morón y Nogueira, 1999	México	Sin grupo
<i>A. oreas</i> Ohaus, 1897	Costa Rica	<i>gemella</i>
<i>Callistethus pyropygus</i> Nonfried, 1891	Colombia	<i>marginatus</i>
<i>C. viduus</i> Newman, 1838	México	<i>lucicola</i>
<i>C. cupricollis</i> Chevrolat, 1834	México	<i>validus</i>
<i>C. marginicollis</i> Bates, 1888	México	<i>marginatus</i>
<i>C. tumidicauda</i> Arrow, 1912	India	<i>maculatus</i>
<i>C. auronitens</i> Hope, 1835	Nepal	<i>excellens</i>
<i>Anomalacra clypealis</i> Schaeffer, 1907	México	Anomalini
<i>Phyllopertha horticola</i> Linné, 1758	Italia	Anomalini
<i>Blitopertha orientalis</i> Waterhouse, 1875	Japón	Anomalini
<i>Strigoderma vestita</i> Burmeister, 1844	México	Anomalini
<i>S. arboricola</i> Fabricius, 1792	EUA	Anomalini
<i>Epectinaspis mexicana</i> Burmeister, 1844	México	Anomalini
<i>Dilophochila miahuatleca</i> Morón y Howden, 2001	México	Anomalini
<i>Leptohoplia testaceipennis</i> Saylor, 1935	EUA	Anomalini
<i>Mimela testaceipes</i> Motschulsky, 1860	Japón	Anomalini
<i>M. rugatipennis</i> Graells, 1849	España	Anomalini
<i>Popillia japonica</i> Newman, 1838	EUA	Anomalini
<i>Nayarita viridinota</i> Morón y Nogueira, 1999	México	Anomalini
<i>Yaaxkumukia ephemera</i> Morón y Nogueira, 1999	Guatemala	Anomalini
<i>Callirhinus metallescens</i> Blanchard, 1851	México	Anomalini
<i>Anisoplia floricola</i> Fabricius, 1787	España	Anomalini
<i>Pelidnota centroamericana</i> Ohaus 1913	México	Rutelinae, Rutelini
<i>Platycoelia humeralis</i> Bates, 1888	México	Rutelinae, Anoplognathini
<i>Cyclocephala concolor</i> Burmeister, 1847	México	Dynastinae, Cyclocephalini

maxilas y labro) y las estructuras genitales esclerosadas (edéago y *spiculum gastrale* en el caso de machos, y placas genitales en el caso de las hembras). Todas las disecciones se realizaron con ayuda de un microscopio estereoscópico Olympus SZH10. Las estructuras se pegaron en una pieza de cartulina opalina modificando el orden de éstas, según el método descrito por Ohaus (1934) y montadas en un alfiler entomológico asociándolo con el ejemplar de origen nuevamente montado y seco (Fig. 1).

Para el análisis filogenético se seleccionaron 225 caracteres morfológicos, de los cuales 25 fueron morfométricos basados en medidas y proporciones obtenidas con un micrómetro ocular. Para cada uno de estos se realizaron gráficas para evaluar diferencias significativas entre grupos de especies, principalmente al observar discontinuidades entre los valores resultantes y con ello poder establecer clases para estos valores. Finalmente, se definieron estados para cada clase al convertir los caracteres morfométricos continuos en valores discretos fácilmente codificables para el análisis filogenético. A pesar del intenso debate sobre la utilización de caracteres continuos/morfométricos en los ejercicios de inferencias filogenéticas, consideramos correcta la opinión del ajuste de las hipótesis de homología entre estos datos así como lo tiene cualquier otro carácter (Zelditch et al., 2001), pues en realidad las proporciones morfométricas obtenidas pueden derivarse de rasgos métricos entre estructuras homólogas si se realiza un análisis detallado, permitiendo observar discontinuidades en el juego de datos que tienen significado filogenético (Kitching et al., 1998; MacLeod, 2001).

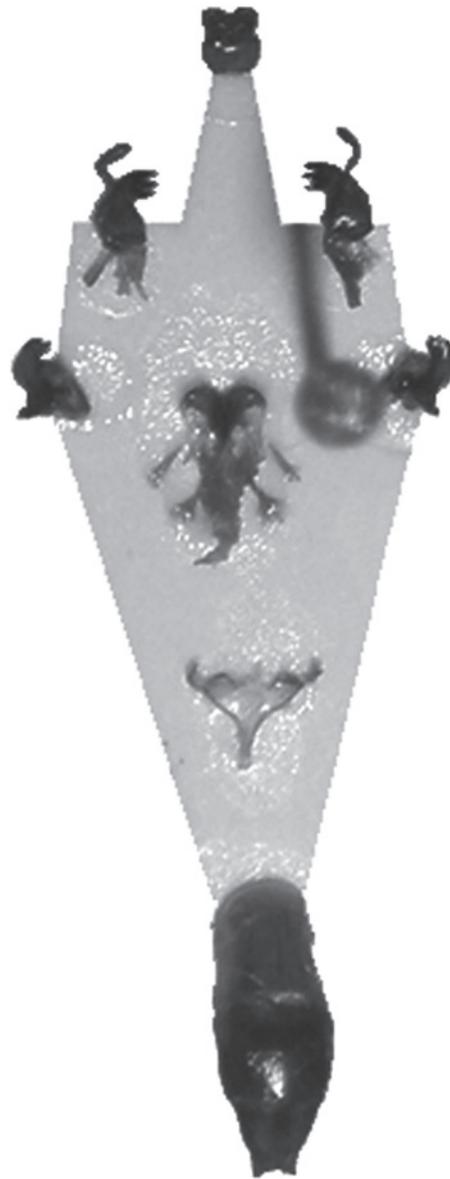
De los 225 caracteres estudiados, 136 fueron binarios y 89 multiestado, tratados como desordenados (optimización de Fitch) y con el mismo peso. Los caracteres inaplicables se codificaron con “-” y los faltantes con “?”. La elaboración de la matriz de datos morfológicos (\*Apéndice 1) y el análisis cladístico basado en parsimonia se desarrollaron con los programas Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999-2002) y NONA 2.0 (Goloboff, 1999). Los datos se analizaron mediante una búsqueda heurística por permutación de ramas con la estrategia TBR múltiple (Tree Bisection and Reconnection) haciendo 1000 réplicas y polarizando los estados de caracteres por la comparación con el grupo externo. Este procedimiento se repitió 10 veces. El cambio de estado de los caracteres entre las especies fue mapeado usando el programa Winclada ver. 1.00.08.

#### Listado de caracteres morfológicos y estados correspondientes

##### CABEZA

1. Perfil dorsal del borde anterior del clípeo: 0) escotado, 1) sinuado, 2) recto, 3) redondeado.

\*= véase versión digital.  
<http://www.ibiologia.unam.mx>



**Figura 1.** Montaje de piezas bucales y genitales para la evaluación de caracteres. De arriba hacia abajo: labio, maxilas, mandíbulas, labro, *spiculum gastrale* y cápsula genital de *Anomala ausonia*.

2. Forma del clípeo en vista dorsal: 0) semicuadrado o subtrapezoidal, 1) redondo o parabólico.
3. Superficie del clípeo: 0) convexa (Fig. 4), 1) plana (Fig. 3), 2) cóncava (Fig. 2).
4. Elevación del borde anterior del clípeo: 0) ausente o débil, al mismo nivel que la superficie dorsal del clípeo o apreciable por un delgado margen anterior (Figs. 4, 5, 6, 7), 1) moderada o pronunciada (Figs. 2, 3).
5. Reducción anterior del clípeo: 0) nula o poco

- apreciable, 1) notable.
6. Proporciones del clípeo: 0) menor a la mitad de su anchura, 1) mayor a la mitad de su anchura.
  7. Textura de la superficie del clípeo: 0) punteado, 1) rugoso-punteado.
  8. Vestidura de la superficie del clípeo: 0) glabro, 1) setoso.
  9. Borde anterior del clípeo: 0) grueso (Figs. 2, 3), 1) delgado (Fig. 5).
  10. Perfil lateral del borde anterior del clípeo: 0) vertical (Fig. 3), 1) oblicuo (Figs. 7, 21).
  11. Forma del borde anterior del clípeo: 0) recto (Figs. 2, 3), 1) acanalado (Figs. 4, 6).
  12. Ángulos anteriores del clípeo: 0) proyectados hacia fuera (Fig. 16), 1) no proyectados, continuos con los márgenes laterales (Fig. 17).
  13. Forma media de la sutura frontoclipeal: 0) recta (Fig. 8), 1) sinuada (Fig. 9).
  14. Forma de los extremos laterales de la sutura frontoclipeal: 0) rectos, 1) sinuados.
  15. Continuidad de la sutura frontoclipeal: 0) incompleta (Fig. 26), 1) completa.
  16. Superficie de la frente: 0) convexa, 1) plana, 2) cóncava.
  17. Textura de la frente: 0) punteada, 1) rugoso-punteada.
  18. Vestidura de la frente: 0) glabra (Fig. 9), 1) setosa (Fig. 8).
  19. Vestidura de la región paraocular: 0) glabra, 1) setosa.
  20. Longitud frontal respecto a la longitud clipeal: 0) más corta, 1) similar, 2) más larga.
  21. Proporciones de la frente: 0) subcuadrada, 1) subrectangular, notablemente más ancha que larga.
  22. Número de artejos antenales: 0) diez, 1) nueve.
  23. Longitud de la maza antenal respecto al funículo en machos: 0) similar (Fig. 15), 1) una y media veces más larga (Fig. 12), 2) del doble o más larga.
  24. Distribución de sensilas en cara externa del artejo distal de la maza antenal: 0) uniforme en toda la superficie (Fig. 12), 1) extendida en más de la mitad, 2) extendida en menos de la mitad (Fig. 13).
  25. Tamaño de la región genal postocular: 0) reducida (ojo grande) (Figs. 16, 17, 18), 1) amplia (ojo pequeño) (Figs. 19, 20).
  26. Distancia interocular: 0) angosta, entre 2 y 3 diámetros interoculares (Fig. 18), 1) amplia, entre 3 y 4 diámetros interoculares (Fig. 17), 2) ancha, más de 4 diámetros interoculares (Fig. 20).
  27. Forma del ojo en vista lateral: 0) redondeada (Fig. 7), 1) alargada (Fig. 4).
  28. Porción anterior del ojo: 0) visible por delante del canto ocular (Fig. 21), 1) oculta por el canto ocular (Fig. 26).
  29. Margen ocular en vista dorsal: 0) visible (Figs. 18, 19), 1) no visible (Fig. 20).
  30. Extensión ventral del margen ocular: 0) hasta la sutura gular (Fig. 10), 1) interrumpido (Fig. 11).
  31. Configuración del margen ocular: 0) pronunciado (figuras 18, 19, 23), 1) discreto (Fig. 17).
  32. Forma del ápice del canto ocular: 0) agudo, 1) redondeado.
  33. Canto ocular: 0) ancho (Fig. 27), 1) angosto (Fig. 28).
  34. Vestidura del canto ocular: 0) glabro, 1) setoso.
  35. Superficie dorsal del canto ocular: 0) afilado, con borde mesial pronunciado por la continuación del borde clipeal sobre el canto ocular (Figs. 28, 29), 1) plano (Fig. 27).
  36. Tamaño de puntuación en la frente: 0) pequeña (entre 0.01 y 0.036 mm), 1) moderada (entre 0.036 y 0.063 mm), 2) grande (mayor de 0.063 mm).
  37. Tamaño de puntuación en el clípeo: 0) pequeña (entre 0.01 y 0.036 mm), 1) moderada (entre 0.036 y 0.063 mm), 2) grande (mayor de 0.063 mm).
  38. Densidad de puntuación en la frente: 0) densa (entre 0.1 y 0.50 diámetros de distancia), 1) moderada (entre 0.51 y 1.50 diámetros de distancia), 2) esparcida (más de 1.50 diámetros de distancia).
  39. Densidad de puntuación en el clípeo: 0) densa (menor a 0.5 diámetros de distancia), 1) moderada (entre 0.5 y 1.5 diámetros de distancia), 2) esparcida (mayor a 1.5 diámetros de distancia).
- PIEZAS BUCALES*
40. Borde apical mandibular: 0) simple (Fig. 30), 1) con 2 dientes (Fig. 32), 2) con 3 dientes (Figs. 31, 33).
  41. Cuello en el lóbulo incisivo mandibular: 0) ausente (Figs. 30, 31), 1) presente (Figs. 32, 33).
  42. Tamaño del área molar mandibular: 0) amplia (Fig. 36-39), 1) reducida (Fig. 35).
  43. Disposición de quillas molares en mandíbula izquierda: 0) todas paralelas (Fig. 38), 1) las superiores oblicuas (Fig. 39).
  44. Tamaño de quillas molares inferiores diagonales de mandíbula derecha: 0) más largas que la región molar, 1) tan largas como la región molar (Fig. 36), 2) cortas o reducidas (Fig. 37), 3) ausentes.
  45. Penetración de la prosteca en región molar de la mandíbula izquierda: 0) profunda (Fig. 39), 1) superficial, solo bordeando la región molar (Fig. 38).
  46. Forma del borde externo mandibular: 0) angulado (Fig. 34), 1) curvado (Fig. 30), 2) semirecto.
  47. Vestidura mandibular: 0) glabra, 1) setosa.
  48. Lacinia maxilar: 0) amplia (Figs. 41-44), 1) reducida

- (Fig. 40).
49. Número de dientes maxilares: 0) dos (Fig. 40), 1) tres (Fig. 41), 2) cuatro, 3) seis (Fig. 44, 47).
  50. Ápice de los dientes maxilares: 0) redondeados (Figs. 41, 42), 1) agudos (Fig. 44).
  51. Tamaño de los dientes maxilares: 0) largos (Figs. 41, 43, 44), 1) cortos (Figs. 40, 42).
  52. Forma de los dientes maxilares: 0) rectos (Figs. 40-43), 1) curvos (Fig. 44).
  53. Disposición de los 2 primeros dientes inferiores maxilares: 0) unidos (Fig. 49), 1) separados (Fig. 51).
  54. Disposición del par de dientes medios maxilares: 0) unidos (Figs. 49, 50), 1) separados (Fig. 51).
  55. Vestidura de la galea: 0) glabra, 1) con algunas sedas, 2) densamente setosa.
  56. Tamaño del cuarto artejo del palpo maxilar respecto a los 2 anteriores: 0) más corto o similar (Fig. 52) 1) más largo (Fig. 53).
  57. Longitud del cuarto artejo del palpo maxilar respecto al segundo: 0) más del doble (Fig. 53), 1) similar o menor al doble de la longitud (Fig. 52).
  58. Proporciones del basiestipe: 0) más largo que ancho (Fig. 40), 1) tan largo como ancho (Fig. 42).
  59. Superficie del basiestipe: 0) plana, 1) abultada.
  60. Textura del basiestipe: 0) lisa, 1) suave y uniformemente punteado, 2) irregularmente punteado.
  61. Vestidura del basiestipe: 0) glabra (Fig. 41), 1) setosa (Fig. 40).
  62. Proximidad del basiestipe a la galea: 0) cercano (Fig. 42), 1) distante por el alargamiento de la zona de contacto entre palpífer y medioestípe (Fig. 44).
  63. Proceso dorsal del medioestípe: 0) redondo y ancho (Fig. 45), 1) agudo (Figs. 46-48).
  64. Posición del proceso dorsal del medioestípe: 0) mesial (Figs. 45-47), 1) basal (Fig. 48).
  65. Forma del borde anterior del labro: 0) recto, 1) sinuado (Figs. 54, 56, 58, 60), 2) escotado (Fig. 62).
  66. Grosor del área media anterior del labro: 0) ancha (Figs. 56, 57), 1) delgada (Fig. 54, 55).
  67. Forma del área media anterior del labro: 0) vertical (Fig. 57), 1) proyectada diagonalmente (Figs. 55, 59).
  68. Lóbulos del labro: 0) lisos (Figs. 54, 58), 1) con rebordes (Fig. 60).
  69. Amplitud de los lóbulos laterales del labro: 0) delgados, separados de la epifaringe por un área lateral membranosa (Figs. 56, 58, 60), 1) anchos, formando una amplia placa esclerosada hasta la epifaringe (Fig. 54).
  70. Perfil del margen apical del labio: 0) recto (Fig. 68), 1) sinuado (Figs. 63-67, 69, 70).
  71. Proporciones del labio: 0) más largo que ancho (Figs. 66, 69), 1) tan largo como ancho o más ancho que largo (Figs. 65, 67).
  72. Amplitud de la base del mentón respecto a su ápice: 0) más angosta (Fig. 68), 1) similar (Figs. 63-67, 69, 70).
  73. Amplitud del ápice del prementón respecto a la base del mentón: 0) amplio, más grueso que la base del mentón (Fig. 63), 1) moderado, similar al grosor de la base del mentón (Fig. 65), 2) angosto, (Fig. 68).
  74. Forma de los ángulos apicolaterales del mentón: 0) redondeados, 1) rectos, 2) agudos.
  75. Forma del borde externo del mentón: 0) redondeado (Fig. 68), 1) acuminado.
  76. Superficie del labio: 0) aplanada (Fig. 71), 1) uniformemente convexa (Fig. 72), 2) semiperpendicular (Fig. 73).
  77. Posición del prementón respecto al mentón: 0) inferior (Fig. 74), 1) al mismo nivel (Fig. 71), 2) superior (Figs. 72, 73).
  78. Superficie de la parte media del prementón: 0) convexa, 1) plana (Fig. 67), 2) cóncava (Figs. 63, 64).
  79. Textura del prementón: 0) lisa (Fig. 67), 1) punteada (Fig. 66), 2) rugoso-punteada (Fig. 63).
  80. Aspecto de la superficie del prementón: 0) uniforme, 1) irregular.
  81. Proporción del prementón respecto al mentón: 0) más corto, 1) similar (Fig. 66).
  82. Ángulos apicales del mentón: 0) notables (Figs. 64, 66, 67, 70), 1) discretos (Fig. 68).
  83. Vestidura del prementón: 0) glabra (Figs. 65, 66), 1) setosa (Figs. 64, 68, 70).
  84. Textura del mentón: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada, 3) estriada.
  85. Surco medio longitudinal del mentón: 0) presente, 1) ausente.
- TÓRAX-PRONOTO*
86. Forma dorsal del pronoto: 0) subcuadrado (Fig. 75), 1) subrectangular (Fig. 76), 2) subtrapezoidal (Fig. 77).
  87. Anchura posterior del pronoto respecto a su anchura media: 0) mayor (Fig. 75), 1) menor (Fig. 76).
  88. Anchura posterior del pronoto respecto a la base de los élitros: 0) más angosta (Fig. 83), 1) similar (Fig. 84).
  89. Proporciones del pronoto: 0) subrectangular, más ancho que largo (Fig. 76), 1) subcuadrangular, tan largo como ancho (Fig. 75).
  90. Superficie del pronoto de los machos: 0) débilmente convexo (Fig. 86), 1) fuertemente convexo (Fig. 87).

91. Bordes laterales del pronoto: 0) elevados, 1) despreciables.
92. Textura de la superficie dorsal del pronoto: 0) punteada, 1) rugoso-punteada.
93. Forma de la puntuación del pronoto: 0) circular, 1) ovalada, 2) alargada.
94. Tamaño de puntuación en pronoto: 0) grande (entre 0.051 y 0.080 mm), 1) moderada (entre 0.031 y 0.050 mm), 2) pequeña (entre 0.014 y 0.030 mm).
95. Densidad de puntuación en pronoto: 0) esparcida (más de 1.86 diámetros de distancia), 1) moderada (entre 0.86 y 1.85 diámetros de distancia), 2) densa (menos de 0.85 diámetro de distancia).
96. Vestidura de la superficie dorsal del pronoto: 0) glabra (Fig. 5), 1) setosa (Fig. 2).
97. Forma de los ángulos anteriores del pronoto: 0) redondeados (Fig. 5), 1) agudos (Fig. 7), 2) espiniformes (Fig. 2).
98. Forma de los ángulos posteriores del pronoto: 0) redondeado-obtusos (Figs. 91, 92), 1) rectangulares (Figs. 93, 94), 2) agudos (Fig. 95).
99. Extensión de la estructura laminar cuticular del margen anterior: 0) completa (Figs. 21, 22, 24), 1) incompleta (Figs. 16, 23, 25).
100. Continuidad del margen posterior del pronoto: 0) completo (Figs. 21, 25), 1) incompleto (Figs. 16, 23, 24), 2) ausente (Fig. 19).
101. Forma del borde posterior del pronoto: 0) redondeado (Fig. 78), 1) sinuado (Fig. 79), 2) emarginado (Fig. 80).
102. Forma del borde lateral del pronoto: 0) redondeado (Fig. 79), 1) angulado (Fig. 78).
103. Fosetas laterales del pronoto: 0) presentes (Fig. 24), 1) ausentes.
104. Forma lateral del pronoto: 0) abultada (Fig. 24), 1) uniformemente convexa (Fig. 23).
105. Surco medio longitudinal del pronoto: 0) presente, 1) ausente.
106. Posición de mesepímeros respecto al húmero elital: 0) interna (Fig. 88), 1) al mismo nivel (Fig. 89), 2) expuesta (Fig. 90).
107. Forma del proesternón: 0) angosto y hendido (Fig. 81), 1) amplio y poco hendido o plano (Fig. 82).
108. Borde anterior del proesternón: 0) recto (Fig. 81), 1) proyectado en el centro (Fig. 82).
109. Proyección proesternal: 0) no evidente (Fig. 96), 1) ligera, sin llegar a los trocánteres (Fig. 97), 2) conspicua, llegando a los trocánteres (Fig. 98).
110. Espacio intercoxal del mesoesternón: 0) estrecho (Fig. 99), 1) amplio (Fig. 102), 2) ancho (Fig. 104, 105).
111. Desarrollo del mesoesternón: 0) no producido, 1) débilmente producido (Figs. 100, 101), 2) producido sin sobrepasar la mesocoxa (Fig. 103), 3) producido sobrepasando la mesocoxa (Fig. 104).
112. Proyección del mesoesternón: 0) sin sobrepasar la sutura mesometaesternal (Fig. 102), 1) sobrepasando la sutura mesometaesternal (Figs. 104, 105).
113. Desarrollo del metaesternón: 0) ausente o discreto (Figs. 99, 100, 101, 102), 1) llegando al ápice del mesotrocánter (Figs. 104, 105, 106).
114. Forma de la proyección mesometaesternal de machos en vista lateral: 0) larga, aguda y curva (Figs. 105, 106), 1) discreta o notable pero no aguda ni curva (Figs. 99-104).
115. Sutura mesometaesternal: 0) bien definida (Fig. 99), 1) pobremente definida (Fig. 103), 2) ausente
116. Forma del borde posterior del metaesternón: 0) largo, con los lóbulos próximos, 1) corto, con los lóbulos separados.
117. Superficie del metaesternón: 0) plana (Fig. 102), 1) hendida (Figs. 99, 101).
- PATAS*
118. Posición de espina protibial: 0) apical, 1) subapical, 2) sin espina (Fig. 107).
119. Longitud de espina protibial en hembras: 0) sobrepasando el ápice interno de la protibia (Fig. 108), 1) no sobrepasando el ápice interno de la protibia (Fig. 110).
120. Longitud de espina protibial en machos: 0) sobrepasando el ápice interno de la protibia (Fig. 111), 1) no sobrepasando el ápice interno de la protibia (Fig. 109).
121. Número de dientes en protibias: 0) uno (Figs. 108, 109), 1) dos (Fig. 110), 2) tres (Fig. 111).
122. Ensanchamiento protibial en los machos: 0) notable (Figs. 112, 113), 1) discreto o nulo, protibias similares en forma y grosor en machos y hembras (Figs. 114, 115).
123. Número de carinas mesotibiales transversales en machos: 0) cero, 1) una (Fig. 116), 2) dos (Fig. 117), 3) tres (Fig. 118).
124. Número de carinas mesotibiales transversales en hembras: 0) cero, 1) una, 2) dos.
125. Número de carinas metatibiales transversales en machos: 0) cero, 1) una, 2) dos.
126. Número de carinas metatibiales transversales en hembras: 0) cero, 1) una, 2) dos.
127. Longitud del espolón mesotibial interno en machos respecto al externo: 0) similar o ligeramente mayor (Figs. 119, 121), 1) notablemente mayor (Fig. 120).
128. Longitud del espolón mesotibial interno en hembras respecto al externo: 0) similar o ligeramente mayor,

- 1) notablemente mayor.
129. Forma del ápice de los espolones mesotibiales masculinos: 0) agudos (Fig. 119), 1) el externo redondeado y el interno agudo (Fig. 122), 2) ambos redondeados (Fig. 120).
130. Forma del ápice de los espolones metatibiales masculinos: 0) agudos (Fig. 124), 1) el externo agudo y el interno redondeado (Fig. 123), 2) ambos redondeados (Figs. 125, 126).
131. Engrosamiento de la mesotibia: 0) continua hacia el ápice, 1) discreta en la mitad y en el ápice, 2) abrupta en la mitad y en el ápice.
132. Engrosamiento de la metatibia: 0) continua hacia el ápice (Fig. 131), 1) discreta en la mitad y en el ápice, 2) abrupta en la mitad y en el ápice (Fig. 132).
133. Carina del metafémur: 0) conspicua (Fig. 133), 1) ligera (Fig. 134), 2) sin carina (Fig. 135).
134. Dentículo del 5° protarsómero masculino: 0) presente (Figs. 136, 137), 1) ausente (Figs. 138, 139).
135. Posición del dentículo del 5° protarsómero masculino: 0) ventral, 1) lateral.
136. Posición del dentículo del quinto protarsómero masculino: 0) mesial, 1) apical.
137. Longitud del 5° protarsómero en machos: 0) similar a la suma de los tarsómeros 1-4 (Fig. 112), 1) más corto (Fig. 114).
138. Longitud del primer metatarsómero respecto a la metatibia: 0) muy largo (Fig. 127), 1) largo, 2) corto (Figs. 128-130).
139. Forma de las setas del ápice ventrolateral del 4° metatarsómero: 0) ambas setíferas, 1) la externa setiforme y la interna espiniforme (Fig. 140), 2) ambas espiniformes (Fig. 141).
- UÑAS*
140. Forma de la uña externa protarsal: 0) muy hendida (Fig. 142), 1) hendida, 2) ligeramente hendida o casi imperceptible (Fig. 143).
141. Grosor de la bifurcación inferior de la uña protarsal interna masculina: 0) similar o ligeramente mayor a la bifurcación superior (Fig. 146), 1) tres o cuatro veces mayor (Fig. 147).
142. Tamaño de la bifurcación superior de la uña protarsal interna en machos: 0) más larga que la bifurcación inferior, 1) igual que la bifurcación inferior (Fig. 146), 2) más corta (Figs. 144, 145), 3) reducida (Fig. 143), 4) ausente.
143. Tamaño de la bifurcación superior de la uña mesotarsal externa en machos: 0) más larga que la bifurcación inferior (Fig. 153), 1) igual (Fig. 154), 2) más corta (Fig. 155), 3) reducida (Fig. 156), 4) ausente.
144. Bifurcación de la uña protarsal interna en el macho 0) ausente, 1) débil y estrecha (Fig. 143), 2) profunda y estrecha (Figs. 144, 145), 3) profunda y amplia (Fig. 146).
145. Bifurcación de la uña mesotarsal externa en el macho: 0) ausente, 1) débil y estrecha (Fig. 156), 2) profunda y estrecha, 3) profunda y amplia (Fig. 154).
146. Posición de la superficie unguinal protarsal respecto a su eje longitudinal: 0) lateral (Fig. 157), 1) diagonal (Fig. 158), 2) dorsoventral (Fig. 159).
147. Forma de las uñas pro y mesotarsales: 0) similar, 1) diferente (Figs. 146, 149).
148. Forma de la uña interna mesotarsal en machos: 0) ampliamente hendida (Fig. 155), 1) poco hendida (Fig. 156).
149. Onichium del protarso: 0) expuesto (Fig. 147), 1) oculto, no sobrepasando la base de las uñas (Fig. 148).
150. Forma del onichium: 0) cilíndrico, 1) laminar.
151. Número y tamaño de las sedas del empodio del protarso: 0) dos sedas largas (Fig. 150), 1) una larga y otra reducida (Fig. 151), 2) sólo una (Fig. 152).
152. Número y tamaño de las sedas del empodio del mesotarso: 0) dos sedas largas, 1) una larga y otra reducida, 2) sólo una.
153. Número y tamaño de las sedas del empodio del metatarso: 0) dos sedas largas, 1) una larga y otra reducida, 2) sólo una.
154. Longitud de sedas del empodio del protarso en machos: 0) tan larga(s) como las uñas (Fig. 150), 1) más corta(s) (Fig. 151).
155. Longitud de sedas del empodio del protarso en hembras: 0) tan larga(s) como las uñas, 1) más corta(s).
156. Longitud de sedas del empodio del mesotarso en machos: 0) tan larga(s) como las uñas, 1) más corta(s).
157. Longitud de sedas del empodio del mesotarso en hembras: 0) tan larga(s) como las uñas, 1) más corta(s).
158. Longitud de sedas del empodio del metatarso en machos: 0) tan larga(s) como las uñas, 1) más corta(s).
159. Longitud de sedas del empodio del metatarso en hembras: 0) tan larga(s) como las uñas, 1) más corta(s).
- ÉLITROS*
160. Estrías elitrales: 0) fuertemente marcadas, 1) débilmente marcadas, 2) sin estrías.
161. Definición de las estrías: 0) por puntos, 1) por surcos.

162. Costillas elitral: 0) presentes (Fig. 160), 1) ausentes (Fig. 161).
163. Definición de la 2<sup>o</sup> estría elitral: 0) por puntos, 1) por una línea, 2) no marcada.
164. Textura elitral: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada, 3) estriada.
165. Extensión de la estructura laminar cuticular del borde lateral elitral: 0) ausente, 1) hasta la mitad anterior (Fig. 168), 2) casi completo (Fig. 169).
166. Extensión del engrosamiento del borde lateral elitral: 0) no evidente (Fig. 180), 1) hasta la curvatura apical (Figs. 176, 178), 2) en todo el margen, uniéndose con la sutura elitral (Fig. 181).
167. Forma del borde lateral elitral: 0) redondeado (Fig. 177), 1) plano (Fig. 179).
168. Vestidura del margen elitral: 0) glabro (Fig. 177), 1) con setas cortas (Figs. 179, 185), 2) con setas largas (Figs. 186).
169. Proximidad de setas del margen elitral: 0) continuas (Fig. 185), 1) esparcidas (Figs. 186, 187).
170. Figura de la superficie dorsal elitral: 0) convexa (Fig. 171), 1) plana (Fig. 170).
171. Forma general del élitro: 0) ovalado longitudinalmente (Fig. 165), 1) ensanchado hacia el ápice (Fig. 166), 2) reducido hacia el ápice (Fig. 167).
172. Vestidura de la superficie elitral: 0) glabra, 1) setosa.
173. Longitud de la epipleura: 0) amplia, 1) corta, sin sobrepasar la metacoxa.
174. Proyección del borde lateral de epipleura en hembras: 0) amplio (Fig. 162), 1) discreto (Fig. 163).
175. Cresta longitudinal epipleural: 0) presente (Fig. 173), 1) ausente, continua con la superficie elitral (Fig. 172).
176. Nivel de la sutura elitral: 0) elevada, 1) al mismo nivel que los élitros.
177. Ápice de la sutura elitral: 0) discreta, continua con el margen elitral (Fig. 182), 1) conspicua, redondeada (Fig. 183), 2) conspicua, espiniforme (Fig. 184).
178. Declive del área preapical de los élitros: 0) breve (Fig. 175), 1) extenso (Fig. 174).
179. Callos humerales: 0) notables (Fig. 175), 1) discretos.
180. Callos apicales: 0) notables (Fig. 175), 1) discretos.

#### ESCUTELO

181. Forma del ápice del escutelo: 0) agudo (Fig. 188), 1) redondeado o parabólico (Fig. 189).
182. Superficie del escutelo: 0) convexo (Fig. 190), 1) plano (Fig. 191), 2) cóncavo (Fig. 192).

183. Apariencia del margen escutelar: 0) liso (Fig. 193), 1) con reborde notable (Fig. 194).
184. Vestidura escutelar: 0) glabra (Fig. 192), 1) setosa (Fig. 188).
185. Textura escutelar: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada.
186. Proporción del escutelo: 0) más largo o tan largo como ancho, 2) más ancho que largo.
187. Surco medio longitudinal del escutelo: 0) presente, 1) ausente.

#### ABDOMEN

188. Vestidura de los esternitos abdominales: 0) glabros, 1) esparcidamente setosos (Figs. 195, 196), 2) moderadamente setosos (Fig. 197), 3) abundantemente setosos (Fig. 198).
189. Textura de los esternitos: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada, 3) estriada.
190. Crestas abdominales: 0) ausentes (Fig. 199), 1) presentes (Fig. 200).
191. Posición de la placa anal en vista lateral: 0) al mismo nivel que los esternitos (Fig. 201), 1) retraída (Fig. 202).
192. Forma del margen apical de la placa anal masculina: 0) entera (Fig. 198), 1) sinuada (Fig. 196).
193. Textura de la placa anal masculina: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada, 3) estriada.
194. Pliegue interno de la placa anal masculina en vista ventral: 0) amplio (Fig. 196), 1) corto (Fig. 195), 2) no apreciable (Figs. 197, 198).
195. Margen apical de la placa anal masculina: 0) con borde prominente (Fig. 203), 1) liso (Fig. 204).
196. Sutura pleural del 6<sup>o</sup> segmento abdominal: 0) ausente (Fig. 205), 1) ligeramente marcada (Fig. 206), 2) definida.
197. Forma del 6<sup>o</sup> espiráculo abdominal: 0) liso, 1) anular (ligeramente invertido), 2) tuberculiforme (protuberante y cilíndrico).
198. Ápice del propigidio en vista dorsal: 0) expuesto, 1) oculto por el ápice de los élitros.
199. Vestidura del propigidio: 0) glabra, 1) sedosa.
200. Textura del propigidio: 0) escasamente punteado, 1) moderadamente punteado, 2) punteadorugoso, 3) estriado.
201. Depresiones del pigidio: 0) lateroapicales (Fig. 211), 1) laterobasales (Fig. 213), 2) no deprimido (Fig. 210).
202. Vestidura del disco pigidial: 0) glabra (Fig. 209), 1) con setas cortas en toda la superficie (Fig. 210), 2) con setas largas en el ápice (Figs. 208, 212, 213), 3) con setas largas en la mitad apical (Fig. 214), 4) con

- setas largas en toda la superficie (Fig. 215).
203. Textura pigidial: 0) lisa, 1) escasamente punteada, 2) moderadamente punteada, 3) punteadorugosa, 4) estriada, 5) granulosa.
204. Pigidio en vista dorsal: 0) completamente expuesto (Fig. 164), 1) parcialmente cubierto por el ápice de los élitros (Fig. 160).
205. Perfil lateral del pigidio masculino: 0) convexo (Figs. 201, 202, 207), 1) ligeramente convexo a casi plano (Figs. 204, 206).
206. Posición de la curvatura pigidial: 0) apical (Fig. 207), 1) mesial (Fig. 205).
207. Forma del ápice del pigidio: 0) aguda (Figs. 216, 217, 219), 1) redondeada (Fig. 218).

#### CÁPSULA GENITAL MASCULINA

208. Longitud de los parámetros respecto al tecto: 0) más cortos (Fig. 221), 1) similares, 2) más largos (Fig. 220).
209. Callos laterales del tecto: 0) ausentes, 1) discretos, 2) prominentes (Figs. 220, 222).
210. Forma del ápice dorsal del tecto: 0) agudo o redondeado (Figs. 223, 224), 1) recto (Fig. 225), 2) sinuado (Fig. 226), 3) escotado (Fig. 227).
211. Longitud del tecto respecto a la pieza basal: 0) más largo (Fig. 221), 1) similar, 2) más corto (Fig. 220).
212. Placa ventral: 0) presente (Fig. 220), 1) ausente.
213. Forma del *spiculum gastrale*: 0) en forma de "T" (Fig. 233), 1) en forma de "Y" (Fig. 229), 2) en forma de "V" (Fig. 230).
214. Tamaño de la porción basal del *spiculum gastrale*: 0) larga, con longitud mayor que los brazos (Fig. 231), 1) corta (Fig. 232).
215. Constitución de la porción basal del *spiculum gastrale*: 0) por la proyección de los brazos separados (Figs. 228, 230), 1) por los brazos unidos (Fig. 229).
216. Forma de la porción basal del *spiculum gastrale*: 0) recta (Figs. 228, 231), 1) curva (Figs. 229, 233).
217. Ápice de la porción basal del *spiculum gastrale*: 0) plana (Fig. 234), 1) invertida (Fig. 235).
218. Tamaño de las placas asociadas del *spiculum gastrale*: 0) grandes, del tamaño de los brazos (Fig. 229), 1) medianas (Fig. 228), 2) chicas o reducidas (Fig. 233).
219. Forma de las placas asociadas del *spiculum gastrale*: 0) redondeadas (Figs. 229, 232), 1) subtriangulares (Fig. 228), 2) subrectangulares (Fig. 233).

#### GENERALIDADES

220. Perfil del cuerpo en vista dorsal: 0) esbelto (Fig.

- 83), 1) robusto (Fig. 85).
221. Forma corporal: 0) convexa, 1) aplanada.
222. Forma de la uña protarsal interna: 0) diferente en el macho, 1) igual en los 2 sexos.
223. Longitud de la maza antenal: 0) mayor en el macho (Figs. 12), 1) igual en los 2 sexos (Fig. 14).
224. Engrosamiento de la protibia y protarsos: 0) notable en el macho (Figs. 26, 112-113), 1) igual en los 2 sexos (Fig. 114-115).
225. Proporción corporal: 0) longitud mayor a 2 veces su anchura, 1) longitud menor al doble de la anchura.

#### Resultados y discusión

Se obtuvieron 5 cladogramas igualmente parsimoniosos, con una longitud de 1 609 pasos, índice de consistencia de 0.18 e índice de retención de 0.44. Para cada una de las 10 repeticiones de la búsqueda en parsimonia se obtuvieron los mismos valores de los estadísticos descriptivos y las mismas 5 topologías. El cladograma de consenso estricto obtenido revela que los límites genéricos de la tribu no son muy claros y algunas de las afinidades consideradas en trabajos taxonómicos previos entre géneros han sido establecidas bajo criterios cuestionables que no permiten hacer definiciones genéricas precisas; además, muchos de los clados están soportados por una combinación de caracteres y no por sinapomorfias que definan únicamente a esos grupos, salvo en los nodos basales; por ello, los índices de consistencia y de retención son bajos (Figs. 236 y 237). *Anomala* y *Callistethus* son taxones distintos, reconocibles por notables diferencias de algunas estructuras morfológicas y existen además varias evidencias que demuestran que no son monofiléticos; por ejemplo, considerar el conjunto de especies americanas de *Anomala* como un género diferente, la revalidación del género *Pachystethus* a partir de una especie considerada como *Callistethus*, comprobar la parafilia de *Callistethus* respecto de *Anomala*, la sinonimia de *Anomalacra* con *Anomala* y la parafilia de *Anomala* respecto a *Leptohoplia*.

Se obtuvieron 3 clados principales: el clado de *Callistethus* con 2 especies asiáticas y 1 americana; el clado heterogéneo de géneros americanos y del Viejo Mundo compuesto por 2 grupos definidos, uno integrado por 4 especies, 2 de ellas muy similares a la especie tipo del género *Anomala*; y el clado conformado casi totalmente por especies americanas hasta ahora consideradas como pertenecientes al género *Anomala* pero que al parecer, como se discute y se propone más adelante, de acuerdo a las distribuciones de las especies de estos 2 últimos clados, representarían conjuntos genéricos diferentes (Figs. 236 y 237).

### *Anomala*

Las especies no americanas que componen el clado [(*A. ausonia* + *A. solida*) + (*A. edentula* + *A. esakii*)] están separadas de las otras especies no americanas (*A. antiqua* + *A. tibialis*) que se mezclan en un gran clado con las especies americanas. La distribución de *A. ausonia* (Italia), *A. solida* (Bulgaria), *A. edentula* (Japón) y *A. esakii* (Japón) corresponde a la región paleártica, mientras que la distribución de *A. tibialis* (Congo) y *A. antiqua* (India) y todas las demás especies americanas presentan una distribución que se ajusta a las condiciones tropicales o subtropicales del hemisferio sur, de tipo gondwánica, pero serán necesarios estudios más completos, que incluyan muestras más numerosas de especies del Viejo Mundo que permitan tener una mejor aproximación al origen de estos linajes.

Consideramos que las portadoras del nombre *Anomala* (*sensu stricto*) deben ser las especies paleárticas, porque la especie tipo del género, *A. dubia* Scopoli 1763, tiene gran similitud morfológica con *A. ausonia* y *A. solida* (Figs. 236, 237). Casey (1915) notó esta situación refiriéndose a *Anomala* como un complejo grupo cosmopolita de especies que debería dividirse genéricamente. El mismo autor apreció diferencias considerables en el aspecto general entre especies americanas y europeas complementadas por una diferenciación radical en los caracteres sexuales masculinos, igualmente mencionados por Ohaus (1918).

Debido a que el material proveniente del Viejo Mundo que se obtuvo para realizar el presente trabajo fue escaso y a que el principal objetivo fue el tratamiento de la fauna americana, la diagnosis y la redescrición del género *Anomala* (*sensu stricto*) que proponemos deben considerarse como preliminares. Aun cuando no fue posible estudiar la especie tipo del género, *A. dubia*, se revisó una especie afín, *A. ausonia*, que representa adecuadamente el linaje europeo. Sigue a continuación una redescrición del género *Anomala* (*sensu stricto*) y nuevas asignaciones genéricas para algunos taxones americanos basadas en la topología del cladograma y fundamentadas en aspectos morfológicos. Esto permite proponer una nueva clave de los géneros americanos de Anomalini que incorpora las definiciones y cambios nomenclaturales propuestos en este trabajo.

*Anomala* (*sensu stricto*) Samouelle 1819: 191.

Especie tipo: *Anomala dubia* Scopoli 1763: 3.

**Diagnosis.** Anomalinos con el perfil lateral del borde anterior del clípeo oblicuo; canto ocular ancho, afilado y setoso; base del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha generalmente ensanchada; medioestipe maxilar con el proceso dorsal redondeado; ángulos posteriores del pronoto

obtusos, redondeados; proyección mesometaesternal ausente o poco prominente; placa anal con textura estriada y sin borde en el margen apical; superficie del pigidio cubierta con sedas cortas; dimorfismo sexual escaso.

### Redescrición

Cuerpo robusto, notablemente convexo. Clípeo con borde anterior recto o redondeado, subtrapezoidal, convexo, puntuación grande, rugosa y densa, perfil lateral oblicuo, ángulos anteriores no proyectados. Frente convexa a casi plana, rugoso-punteada, puntuación densa y grande, región paraocular setosa, región genal postocular amplia, ojos pequeños, margen ocular discreto, canto ocular afilado y ancho, setoso. Maza antenal en machos más larga que el funículo. Mandíbula con borde apical con 3 dientes, área molar amplia, quillas molares inferiores diagonales de mandíbula derecha cortas, borde externo curvado, setoso. Lacinia amplia, con 6 dientes, agudos, largos, rectos y todos separados. Palpo maxilar con el cuarto artejo 2 veces más largo que el segundo. Basiestipe tan largo como ancho, próximo a la galea, con superficie plana, textura irregularmente punteada, setoso. Labio con borde anterior sinuado, tan largo como ancho, con base más angosta que su ápice y que el ápice del prementón. Mentón con ángulos apicolaterales redondeados, punteado. Prementón hendido, cóncavo, rugoso-punteado, irregular, setoso. Pronoto subtrapezoidal, tan ancho como largo, fuertemente convexo, textura con densa puntuación alargada y grande, ángulos anteriores agudos, ángulos posteriores redondeado-obtusos, margen anterior con estructura cuticular completa, continuidad del margen posterior incompleto o ausente, borde posterior sinuado, bordes laterales redondeados, fasetas y prominencias laterales presentes. Mesepímeros al mismo nivel que los élitros. Proesternón angosto, hendido y recto, proyección proesternal no evidente, mesoesternón amplio y débilmente producido. Metaesternón con desarrollo ausente, sutura bien definida, superficie hendida. Protibia con espina más larga que el ápice interno de ésta, generalmente con 3 dientes en margen externo, espolones mesotibiales de tamaño similar, agudos. Metafémur con carina discreta. Dentículo del quinto protarsómero masculino en posición lateral. Uña externa protarsal muy hendida y la interna con bifurcación profunda y amplia, uña interna mesotarsal ampliamente hendida. *Onychium* protarsal expuesto y laminar. Protarso con 2 sedas en empodio de diferentes longitudes, las mayores tan largas como las uñas. Élitros con estrías marcadas por surcos o puntos, textura punteada o rugoso-punteada, margen elital con sedas cortas esparcidas, superficie dorsal notablemente convexa, glabra,

ligero ensanchamiento apical, sutura elitral elevada, con el ápice redondeado, callos humerales y apicales notables. Epipleura corta. Escutelo con ápice redondeado, cóncavo, glabro, punteado, tan largo como ancho. Esternitos abdominales punteados, con sedas esparcidas. Placa anal con margen apical sinuado, liso, estriado. Sutura pleural del sexto segmento abdominal ligeramente marcado. Propigidio con ápice expuesto dorsalmente, sedoso, estriado, con depresiones lateroapicales. Pigidio amplio, sedoso, punteado-rugoso o estriado, parcialmente cubierto por el ápice de los élitros, convexo. Cápsula genital masculina con parámetros más largos o de largo similar al tecto, callos laterales discretos, tecto más corto o similar a la pieza basal. *Spiculum gastrale* en forma de “v”, con la porción basal corta y no fusionada, recta, plana. Dimorfismo sexual escaso. Distribución: Eurasia y norte de África (?).

#### *Paranomala*

Al hacer la revisión de las especies norteamericanas de Anomalini, Casey (1915) dividió al género *Anomala* en 3 grupos con categoría de subgénero. Al primero lo denominó *Paranomala* e incluyó en él a la mayoría de las especies estudiadas. Ese nombre lo sinonimizó Machatschke (1957) con *Anomala*. Justificamos en este trabajo la revalidación de este nombre en el nivel genérico para asignarlo al conjunto de especies americanas porque 2 de las especies que analizamos, *A. cincta* y *A. tenera*, fueron situadas por Casey como miembros de *Paranomala*. Es posible que durante estudios posteriores se incorporen formalmente a este género muchas de las especies tropicales o subtropicales africanas e indostánicas, que ahora se ubican dentro de *Anomala*.

*Paranomala* Casey, 1915: 12, stat. nov.

Especie tipo: *Melolontha marginata* Fabricius, 1792: 164 (por la presente designación).

Machatschke (1972) señaló a *Melolontha binotata* Gyllenhal, 1817 como especie tipo de *Paranomala* Casey, pero *Melolontha marginata* Fabricius tiene prioridad como la primera especie americana descrita asignable a *Anomala* (*s. lato*) y es un nombre válido. Según el juicio de Machatschke (1972), *M. marginata* Fabricius fue designada como especie tipo del género *Callistethus* Blanchard, pero con el criterio del presente trabajo la especie tipo de ese género debe ser una especie asiática, como se indica más adelante.

**Diagnosis.** Anomalinos con el perfil lateral del borde anterior del clípeo vertical; canto ocular angosto, afilado y setoso; base del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha

generalmente estrecha; medioestipe maxilar con el proceso dorsal agudo; ángulos posteriores del pronoto obtusos, rectangulares o agudos; proyección mesometaesternal ausente o poco prominente; placa anal lisa o punteada, con borde en el margen apical; la superficie del pigidio parcialmente cubierta con sedas largas o cortas; dimorfismo sexual escaso.

#### Redescripción

Clípeo variable, sinuado, recto o redondeado, con la superficie convexa o ligeramente plana y el borde anterior ligeramente elevado o plano, rugoso-punteado, glabro, sutura frontoclipeal completa y recta. Longitud clipeal similar o mayor a la frontal. Maza antenal de longitud similar o ligeramente mayor a la del funículo. Canto ocular con el ápice agudo y la superficie afilada. Frente con puntuación moderada o grande. Mandíbula derecha con quillas inferiores no más largas que la región molar. Mandíbula izquierda con quillas molares superiores oblicuas. Lacinia maxilar amplia con 3 a 6 dientes. Prementón con la superficie cóncava. Labio con el margen apical sinuado o escotado. Pronoto subrectangular o subtrapezoidal, con la anchura media mayor a la anchura posterior y similar a la de la base de los élitros, puntuación moderada y superficie lateral abultada. Mesepímeros internos o alineados con el húmero elitral. Mesoesternón sin desarrollo apical o desarrollado pero sin llegar a la mesocoxa. Metaesternón con desarrollo apical discreto sin llegar al mesotrocanter. Protibia con espolón en posición subapical, el margen lateral bi o tridentado, ensanchamiento en machos discreto o nulo. Protarsómero con dentículo, y con la superficie unguinal lateral o diagonal, tarsómeros no reducidos. *Onychium* del protarso expuesto, laminar, empodio con 2 sedas. Mesotibias y metatibias con 1 o 2 carinas transversales. Metafémur con carina marcada. Metatibia con engrosamiento mesial y apical. Élitros con textura lisa o punteada, borde lateral engrosado y figura general ovalada o ligeramente ensanchada apicalmente. Epipleura corta y delgada, sin sobrepasar la metacoxa, con cresta longitudinal. Callos humerales y apicales notables. Escutelo con puntuación moderada, no liso ni rugoso-punteado. Esternitos abdominales glabros a moderadamente sedosos. Propigidio, pigidio y placa anal con notable puntuación o con aspecto estriado. Cápsula genital masculina con parámetros más largos o con longitud similar al tecto. *Spiculum gastrale* en forma de “T” o de “Y”, con las placas asociadas generalmente grandes, no rectangulares. Dimorfismo sexual escaso, ligero a notable en la longitud de la maza antenal. Distribución: América, África e India (?).

Clave para los géneros de la tribu Anomalini del Nuevo Mundo (Modificada de Morón y Nogueira, 1999; Jameson et al., 2003; Paucar-Cabrera, 2003)

- 1 Clípeo de forma variable pero no estrechado en el ápice..... 2
- 1' Clípeo notablemente estrechado en el ápice y elevado. Occidente de México.....*Callirhinus* Blanchard, 1851
- 2 Espolón protibial ausente; lacinia maxilar reducida, con 2 dientes pequeños; mandíbulas con el área molar reducida; ápice del prementón estrecho.....3
- 2' Espolón protibial presente; lacinia maxilar no reducida, con más de 2 dientes desarrollados; mandíbulas con el área molar desarrollada; ápice del prementón no estrechado .....4
- 3 Mesepímeros no visibles desde el dorso; maxila con último artejo del palpo doblemente más ancho que el tercer artejo; uñas reducidas en los tarsos posteriores. Sur de EUA y Baja California, México.....*Leptohoplia* Saylor, 1935
- 3' Mesepímeros visibles desde el dorso; maxila con el tercer y cuarto artejo del palpo similar en anchura; uñas de los tarsos posteriores no reducidas. Toluca, México .....*Mazahuapertha* Morón y Nogueira, 1999
- 4 Labro claramente proyectado frente al clípeo; labio y labro notablemente escotados. Centro y sureste de México.....*Chelilabia* Morón y Nogueira, 1999
- 4' Labro oculto o parcialmente visible frente al clípeo; labio sinuado o recto; labro variable.....5
- 5 Borde anterior del clípeo recto, redondeado o proyectado; lacinia maxilar con 5 o 6 dientes.....6
- 5' Borde anterior del clípeo escotado; lacinia maxilar con 3 dientes. Sur de México, Guatemala y Honduras.....*Dilophochila* Bates, 1888
- 6 Borde posterior del pronoto triemarginado. Sureste de Canadá y este de EUA.....*Popillia* Dejean, 1821
- 6' Borde posterior del pronoto redondeado o sinuado.....7
- 7 Mesepímeros cubiertos por el húmero elital en vista dorsal.....10
- 7' Mesepímeros parcialmente visibles delante del húmero elital en vista dorsal.....8
- 8 Superficie del pronoto y élitros finamente rugoso-punteados; élitros sin estrías ni elevaciones longitudinales estrechas. Honduras.....*Rugopertha* Machatschke, 1957
- 8' Superficie del pronoto y élitros con puntuación variable pero no fina; élitros con estrías macadas por puntos, con elevaciones longitudinales estrechas o con superficie lisa.....9
- 9 Espacio intercoxal del mesoesternón ancho, con la proyección más o menos notable; superficie dorsal del élitro plana. EUA a Argentina.....*Strigoderma* Burmeister, 1844
- 9' Espacio intercoxal del mesoesternón estrecho, sin proyección; superficie dorsal del élitro convexa. Sur de México al norte de Venezuela.....*Epectinaspis* Blanchard, 1851
- 10 Lacinia maxilar con 5 dientes; borde lateral de los élitros engrosados en la zona media; borde anterior del clípeo grueso, casi de la mitad de la longitud del clípeo. Nayarit, México.....*Nayarita* Morón y Nogueira, 1999
- 10' Lacinia maxilar con 6 dientes; borde lateral de los élitros no engrosados; borde anterior de clípeo normal, no mayor a un tercio de la longitud del clípeo.....11
- 11 Sutura frontoclipeal completa; clípeo sin notable elevación en el ápice; pronoto en machos uniformemente convexo y en hembras sin el margen anterior proyectado posteriormente.....12
- 11' Sutura frontoclipeal incompleta en la región media; clípeo con el ápice notablemente elevado en los machos y ligeramente elevado en las hembras; pronoto en machos con una depresión central y hembras con el margen anterior proyectado posteriormente. Costa Rica y Nicaragua.....*Anomalorhina* Jameson, Paucar-Cabrera y Solís, 2003
- 12 Pronoto suboval, con el margen posterior redondeado; alas membranosas con la región anterior a RA 3+4 sin setas; suroeste de México.....*Balanogonia* Paucar-Cabrera, 2003
- 12' Pronoto subcuadrado o subtrapezoidal, con el margen anterior sinuado; alas membranosas con la región anterior a RA 3+4 con setas.....13
- 13 Proyección mesometaesternal alargada, con el ápice agudo y recurvado, sobrepasa los mesotrocánteres y alcanza la parte posterior de las procoxas.....4
- 13' Proyección mesometaesternal discreta o notable, de forma variable pero sin el ápice agudo ni recurvado, puede sobrepasar los mesotrocánteres pero no alcanza las procoxas.....15
- 14 Pronoto sin margen en el borde anterior; machos con el sexto par de espiráculos abdominales tuberculiformes. México, Guatemala y Honduras.....*Yaaxkumukia* Morón y Nogueira, 1999
- 14' Pronoto con margen en el borde anterior; sexto par de espiráculos abdominales no tuberculiformes. Colombia .....*Callistethus* Blanchard, 1851
- 15 Proyección mesometaesternal discreta; dimorfismo sexual escaso, rara vez notable en la maza antenal de machos; cuerpo no deprimido. Sureste de Canadá al norte de Argentina. ....*Paranomala* Casey, 1915
- 15' Proyección mesometaesternal robusta, sobresaliente; dimorfismo sexual notable en los protarsos y la maza antenal masculina; cuerpo deprimido. Centro y sureste de México.....*Pachystethus* Blanchard, 1851

*Anomalacra*

La posición taxonómica de este taxón ha sido ampliamente cuestionada por sus diferencias sutiles (principalmente en las estructuras bucales) que bajo los criterios de algunos entomólogos (e.g. Potts, 1974) justificarían su posición en este nivel, sin embargo, los cladogramas muestran que se integra bien dentro del clado del género *Paranomala*. Estos resultados apoyan en parte la idea de Casey (1915) para considerar *A. cuneata* dentro de un grupo subgenérico particular de *Anomala*; sin embargo, Casey se equivocó al describir *Anomalacra* con base en *Anomala cuneata* Schaeffer, 1907 y siguió considerando como especie válida a *Anomala clypealis* Schaeffer, con la cual después sería sinonimizada. Esto destaca la sutileza de los caracteres que se usaron para describir *Anomalacra*. Por lo tanto, proponemos el siguiente cambio nomenclatural:

*Paranomala* Casey, 1915.

*Anomalacra* Casey, 1915 syn. nov.

Especie tipo: *Anomala clypealis* Schaeffer, 1907: 68.

*Paranomala clypealis* (Schaeffer, 1907), stat. rev.

Sinónimo: *Anomala cuneata* Schaeffer, 1907 (Machatschke, 1957)

Respecto a otras 2 especies y de acuerdo con los resultados de este trabajo, es claro que *C. marginicollis* y *C. cupricollis* no son miembros del género *Callistethus* (Fig. 236), pues aunque tienen el cuerpo robusto, la puntuación en la frente es muy densa y carecen de la larga proyección metaesternal que caracteriza este género. Por ello, se transfieren estas 2 especies al género *Paranomala*.

*Paranomala marginicollis* (Bates, 1888), comb. nov.

Esta especie ha sufrido varios cambios de asignación genérica debido a sus peculiaridades morfológicas. Bates (1888) la describió como miembro de *Anomala*; posteriormente Machatschke (1957) la transfirió al género *Callistethus*; Frey (1968) la reubicó dentro de *Anomala*; y Machatschke (1972) la continuó considerando como *Callistethus*. Hasta la fecha, se ha seguido esta última idea en varios trabajos regionales faunísticos y taxonómicos (v.g. Morón et al., 1997).

*Paranomala cupricollis* (Chevrolat, 1834), comb. nov.

Originalmente fue descrita como *Anomala cupricollis*, y aunque siguió considerándose en ese mismo género por más de un siglo, Machatschke (1957, 1972) la reubicó en *Callistethus*, y en los últimos años se le ha citado como miembro de este último género (v.g. Morón et al., 1997).

*Callistethus*

Blanchard (1851), Bates (1888), Nonfriend (1891), Ohaus (1897, 1902), Blackwelder (1944), Frey (1968)

y Potts (1974) consideraron las especies de *Callistethus* exclusivamente asiáticas. Machatschke (1957, 1972) transfirió 57 especies americanas de *Anomala* a *Callistethus*, lo cual fue secundado por Morón et al. (1997) y Morón y Nogueira (1998, 2002) debido a las características morfológicas transicionales de algunas de estas especies. Basándonos en los resultados del cladograma de consenso estricto (Fig. 237), *C. pyropygus* de Colombia aparece como la especie hermana del clado de especies indostánicas *C. tumidicauda* + *C. auronites* (especie tipo del género), con lo cual se tienen las primeras evidencias para reconsiderar el género *Callistethus* como un elemento de distribución indostánica predominante, representado en América al menos con un taxón. Con los caracteres morfológicos derivados y compartidos disponibles podemos redefinir el género *Callistethus* en la siguiente forma:

*Callistethus* Blanchard, 1851: 198

Especie tipo: *Mimela auronites* Hope, 1835: 114 (por la presente designación).

*Callistethus consularis* Blanchard, 1851: 198 (sinónimo). Machatschke (1957, 1972) señaló como especie tipo a *Melolontha marginata* Fabricius, 1792, por ser la primera descrita dentro de su lista de especies de *Callistethus* asiáticas y americanas, pero con el presente criterio, tal especie americana queda ahora situada en el género *Paranomala* como se indicó en líneas anteriores. Blanchard describió el género *Callistethus* con base en una sola especie, *C. consularis* procedente del norte de la India, la cual según Machatschke (1972) está en sinonimia con *C. auronites* (Hope), especie citada de la India y sur de China. Como es el primer nombre disponible de una especie asiática incluida en *Callistethus* se propone como tipo de dicho género.

*Diagnosis.* Anomalinos con el perfil lateral del borde anterior del clípeo oblicuo; canto ocular ancho, agudo o espiniforme y glabro; base del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha generalmente ensanchado; medioestipe maxilar con el proceso dorsal ancho y redondeado; ángulos posteriores del pronoto rectangulares; proyección mesometaesternal larga, aguda y recurvada; placa anal lisa o estriada, sin borde en el margen apical; superficie del pigidio total o parcialmente cubierta con sedas largas; dimorfismo sexual escaso.

**Redescripción**

Longitud 11-15 mm. Anchura máxima elitral 5.7-7 mm. Cabeza con el clípeo semitrapezoidal, convexo y el borde anterior recto, grueso, glabro y poco elevado,

sutura fronto-clipeal definida y recta, frente convexa, con puntuación pequeña o moderada, glabra, región paraocular setosa. Frente con puntuación pequeña o moderada, esparcida o moderada pero no densa. Antenas con 9 artejos. Ojos grandes y ovalados, canto ocular ancho, glabro, con la superficie afilada. Margen ocular pronunciado. Dientes maxilares rectos y largos, todos independientes, basiestipe y galea próximos o en contacto, labro sinuado y ancho, labio sinuado, tan largo como ancho, prementón plano, punteado.

Pronoto subtrapezoidal, anchura posterior similar a la mesial al igual que a la de la base de los élitros, tan ancho como largo, superficie débilmente convexa, con puntuación fina y esparcida, glabro, ángulos anteriores agudos, ángulos posteriores rectangulares y con la estructura laminar cuticular del margen anterior completa, borde lateral ligeramente angulado. Proesternón angosto y hendido, mesoesternón con espacio intercoxal ancho, desarrollado, sobrepasando las mesocoxas y la sutura mesometasternal. Metaesternón muy desarrollado hasta la porción anterior del mesotrocánter, con la proyección anterior aguda y curvada ventro-dorsalmente, plano, borde posterior corto y con los lóbulos separados. Élitros con estrías débilmente marcadas por hileras discretas de puntos finos, sin costillas elitrales, textura interstrial lisa, sin puntos, superficie dorsal convexa, ovalados longitudinalmente, glabros, sutura elitral al mismo nivel que los élitros, con el ápice redondeado, callos humerales discretos. Epipleura amplia con la proyección lateral discreta. Escutelo con el ápice agudo, plano o excavado, glabro, liso o con puntuación ligera. Protibia con 2 dientes, escaso dimorfismo sexual notable en el engrosamiento de la protibia, protarsos masculinos bien desarrollados. Meso y metatibias ligeramente ensanchadas en la mitad y en el ápice. Uña protarsal profundamente hendida, uña mesotarsal externa profunda y ampliamente bifurcada, uña mesotarsal interna notablemente hendida. *Onychium* del protarso oculto o parcialmente oculto por el engrosamiento de la base de las uñas. Empodio del protarso con 2 sedas largas pero más cortas que las uñas. Esternitos abdominales ligeramente sedosos y ubicados en el mismo plano que la placa anal. Propigidio oculto completamente por el ápice de los élitros. Pigidio ligeramente convexo o casi plano, con el ápice agudo. *Tectum* del genital masculino con los callos laterales ligeramente marcados o ausentes. *Spiculum gastrale* con la porción basal más larga que los brazos, placas asociadas grandes. Distribución: India, Nepal, China, Sumatra, Borneo, Malaya, Colombia.

Los comentarios realizados por Micó et al. (2003) sobre la ausencia de sinapomorfias entre las larvas de *C. viduus* y *C. cupricollis*, y por lo cual era difícil apoyar su unidad genérica, fueron corroborados en este trabajo,

debido a que, como ya se argumentó, *C. cupricollis* sería una especie de *Paranomala* y *C. viduus* pertenece a un género diferente.

#### *Callistethus viduus*

Con los resultados se tienen argumentos para considerar que la asignación genérica de esta especie es errónea ya que no forma parte del clado *Callistethus*; además, presenta una combinación de características únicas que permiten reconocerlo y diferenciarlo fácilmente, tal como se explica a continuación. El género *Pachystethus* Blanchard tiene como especie tipo a *Popillia vidua* Newman, ya que fue Blanchard quien reconoció esta especie como perteneciente a un género diferente, se propone la revalidación de este nombre. La escueta descripción original de *Pachystethus* no permite reconocer caracteres diagnósticos porque los que se emplean se comparten en grados variables con otros géneros de la tribu, por ello se considera necesario ampliar esta descripción para incluir caracteres diagnósticos más precisos.

*Pachystethus* Blanchard, 1851: 201, stat. rev.

Especie tipo: *Popillia vidua* Newman, 1838: 337.

*Pachystethus viduus* (Newman, 1838) comb. nov.

*Diagnosis.* Anomalinos con el perfil lateral del borde anterior del clípeo vertical; canto ocular ancho, agudo y glabro; base del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha ensanchado; medioestipe maxilar con el proceso dorsal ancho y redondeado; ángulos posteriores del pronoto agudos; proyección mesometasternal larga, ancha y redondeada; placa anal punteada y estriada, sin borde en el margen apical; la superficie del pigidio con sedas largas apicales; dimorfismo sexual acentuado en las antenas, las patas anteriores y los élitros.

#### Redescripción

Longitud 8 -12 mm. Anchura máxima elitral 5 - 6 mm. Cabeza con clípeo subtrapezoidal, convexo, elevación del borde anterior débil y gruesa, tan largo como ancho, con puntuación grande, densa y rugosa, glabro. Sutura frontoclipeal marcada y recta. Frente convexa, con puntuación moderada, densa, rugoso-punteada, glabra. Región paraocular setosa. Antena con 9 artejos, maza antenal en machos notablemente más larga que el funículo, semirectangular, no ovalada. Ojos pequeños y ovalados, distancia interocular amplia, margen ocular pronunciado y visible dorsalmente, canto ocular grueso, con el ápice agudo, glabro y superficie plana. Mandíbula con 3 dientes, área molar amplia. Maxila con 6 dientes, rectos, agudos,

largos, separados o independientes, no fusionados. Basiestipe plano, irregularmente punteado, en contacto con la galea. Labro sinuado, ancho. Labio sinuado, tan largo como ancho, con prementón rugoso-punteado, irregular y setoso. Pronoto subtrapezoidal, anchura posterior mayor a la mesial y similar a la de la base de los élitros, más ancho que largo, ligeramente convexo, puntuación con tamaño y densidad moderada, glabro, ángulos anteriores agudos, ángulos posteriores rectangulares, estructura laminar cuticular extendida en todo el margen anterior, sin margen posterior, borde lateral ligeramente angulado, con fosetas laterales, lados abultados, mesepímeros ligeramente expuestos. Proesternón angosto y hendido, borde anterior recto y proyección posterior ligera. Mesoesternón con el espacio intercoxal ancho, desarrollado, sobrepasando las mesocoxas. Metaesternón desarrollado hasta el ápice del mesotrocanter, con ápice redondeado y dirigido hacia el frente, sin sutura mesometaesternal, borde posterior corto y plano. Élitros con estrías débilmente marcadas por puntos finos, ápice de la sutura elitral angulada o espiforme, declive preapical breve, callos humerales y apicales notables, textura interestrial lisa, margen con sedas cortas y esparcidas, figura dorsal casi plana, élitros ovalados longitudinalmente, glabros, sutura al mismo nivel que los élitros. Epipleura muy desarrollada y notablemente proyectada hacia los lados. Escutelo con el ápice agudo, plano, glabro, punteado. Protarso sin denticulo ventral en el quinto protarsómero, empodio con 2 sedas largas. Protibias con 2 dientes. Mesotibias con 2 carinas transversales, espolones agudos, engrosamiento ligero en la mitad y ápice. Metatibias con 2 carinas transversales, espolones redondeados, engrosamiento discreto en la mitad y en el ápice. Metafémur con carina longitudinal. Uña externa protarsal ligeramente hendida, uña interna protarsal y externa mesotarsal con bifurcación profunda y estrecha, uña interna mesotarsal ligeramente hendida. Onychium del protarso oculto, sedas del empodio más cortas que las uñas. Esternitos abdominales punteados, con sedas esparcidas. Placa anal masculina con margen apical entero y pliegue interno corto. Propigidio oculto por el ápice de los élitros, sedoso, estriado. Pigidio uniforme, sin depresiones, estriado, parcialmente cubierto por el ápice de los élitros, convexo, ápice agudo. Parámetros más largos que el tecto. Tecto más largo que la pieza basal, con callos laterales prominentes. *Spiculum gastrale* en forma de "Y", con la porción basal recta y más corta que los brazos, placas asociadas grandes y redondeadas. Cuerpo robusto y aplanado. Dimorfismo sexual acentuado, machos con parte del pronoto y élitros negro brillante; hembras amarillo rojizo brillante, con los bordes de los élitros y los tarsos negros. Machos con la maza antenal más larga, los 4 protarsómeros basales acortados y las

protibias ensanchadas. Hembras con el borde epipleural amplio y engrosado.

*Leptohoplia* Saylor, 1935: 132

Especie tipo: *Leptohoplia testaceipennis* Saylor, 1935: 132 (por monotipia).

*Diagnosis.* Anomalinos con el perfil lateral del borde anterior del clípeo oblicuo; canto ocular ancho, redondeado y glabro; base del lóbulo incisivo de la mandíbula derecha ensanchado; lacinia reducida, con 2 denticillos redondeados; medioestipe maxilar con el proceso dorsal agudo; ángulos posteriores del pronoto redondeados; proyección mesometaesternal ausente; protibia sin espolón; primer metatarso casi de la mitad de la longitud de la metatibia; placa anal punteada, sin borde en el margen apical; la superficie del pigidio con sedas largas apicales; dimorfismo sexual acentuado en las antenas.

Designado originalmente como monotípico, este taxón está formado al menos por 2 especies, según los resultados obtenidos en éste trabajo, pues forma un clado soportado por un conjunto de sinapomorfías con una especie considerada como miembro del género *Anomala*. Hardy (1976) comentó que en muchas muestras de *Leptohoplia* había ejemplares pertenecientes a una especie mimética del género *Anomala*. Esto ejemplifica la facilidad con la que tal especie de *Anomala* se puede confundir con *Leptohoplia*; son simpátridas, tienen similar forma, tamaño, coloración y hábitos de vuelo semejantes (Hardy y Andrews, 1986). Las sinapomorfías que presenta el clado formado por *L. testaceipennis* Saylor y *A. carlsoni* (Fig. 237) son: lacinia maxilar reducida, 2 dientes maxilares, ápice del prementón estrecho, protibia carente de espolón, el escutelo no más ancho que largo, maza antenal en machos con longitud 2 veces mayor a la del funículo y el primer metatarso muy largo, las cuales justifican la transferencia de *A. carlsoni* al género *Leptohoplia*.

*Leptohoplia carlsoni* (Hardy, 1976), comb. nov.

*Paranomala carlsoni* Hardy, 1976.

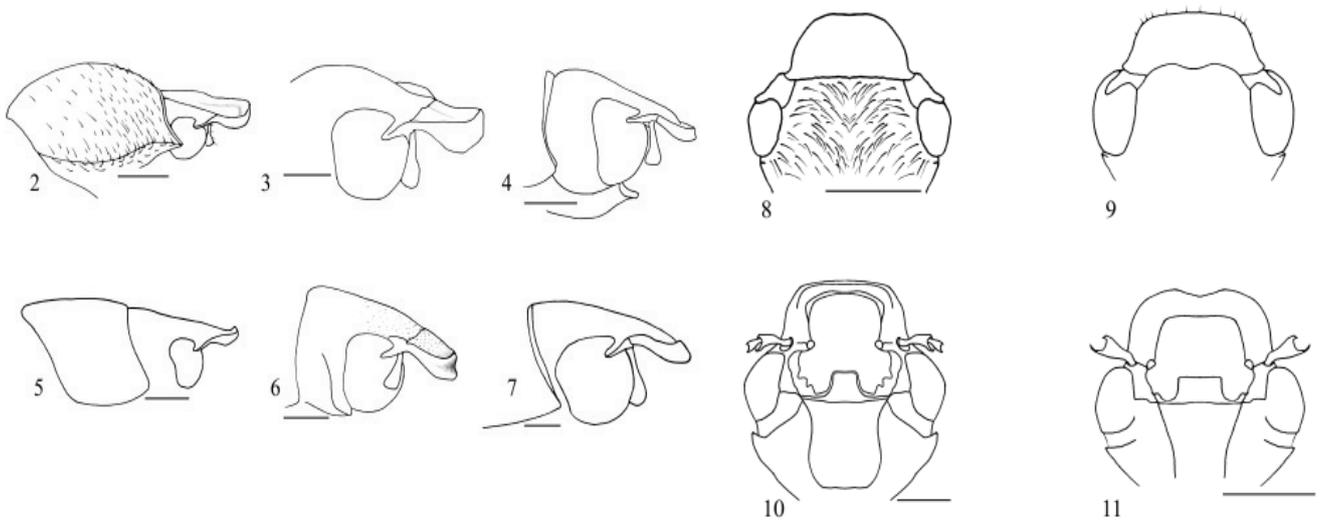
### Agradecimientos

Este trabajo se realizó como parte de los estudios del primer autor en el programa de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) de la Universidad Nacional Autónoma de México, quien agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología la beca otorgada durante tales estudios. De la misma forma, a los miembros del comité tutorial, Juan J. Morrone y Santiago Zaragoza, por compartir su experiencia permitiendo mejorar la

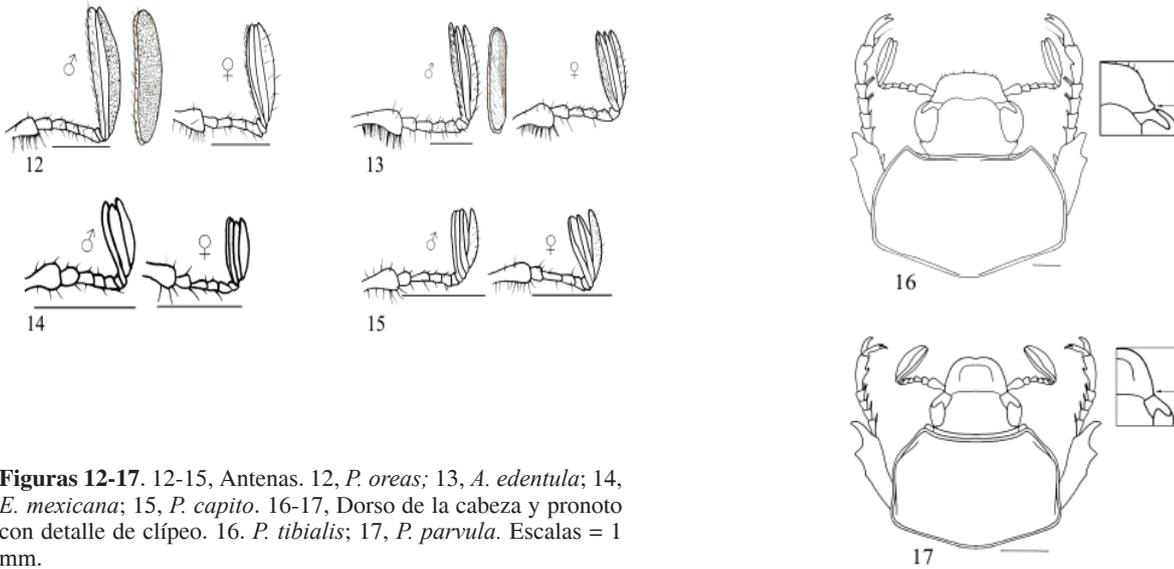
investigación significativamente; a los miembros del jurado dictaminador, Dení Claudia Rodríguez Vargas y Moisés Armando Luis Martínez, quienes ofrecieron comentarios, sugerencias y críticas oportunas. A Daniel Curoe (México, D. F.), Fernando Vaz de Mello (Universidad Federal de Lavras, MG, Brasil) y Andrew B. T. Smith (Canadian Museum of Nature, Ottawa), por proporcionarnos literatura de difícil adquisición y a Jazive Allende, el apoyo para la edición de las ilustraciones. Esta publicación representa una contribución a la línea de investigación "Sistemática y ecología de los coleópteros Lamellicornios de América Latina" apoyada por el Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz (cuenta 2000910011).

#### Literatura citada

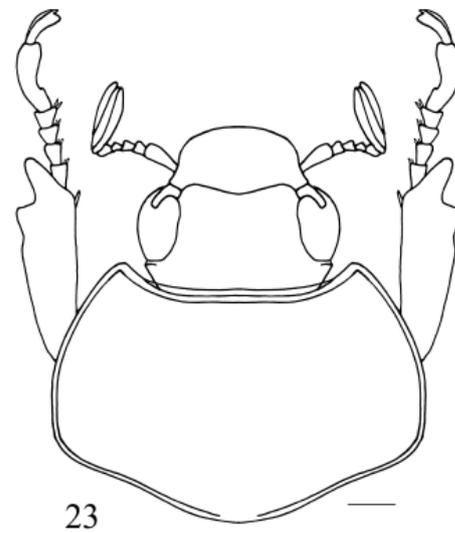
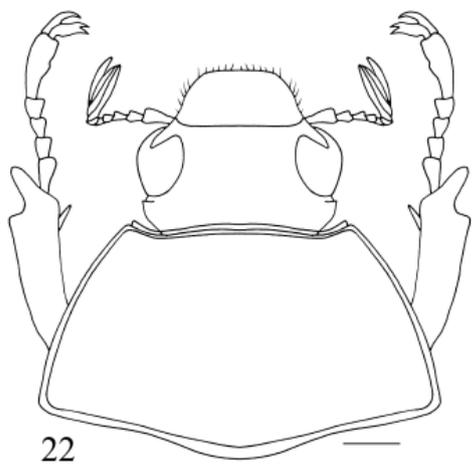
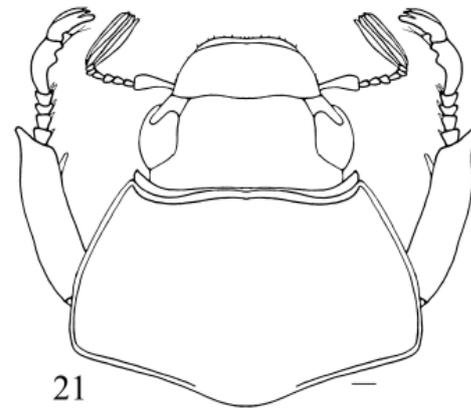
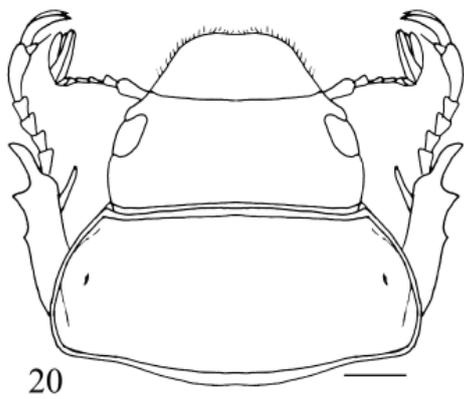
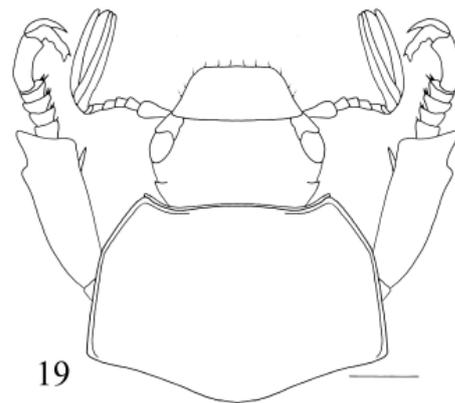
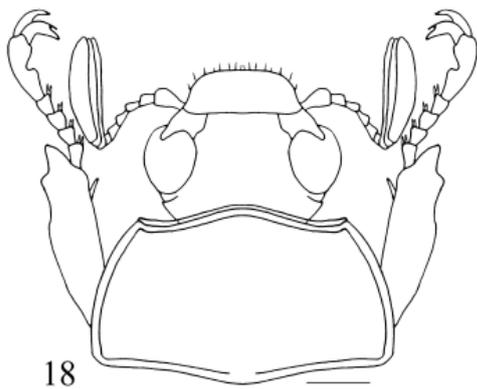
- Bates, H. W. 1888-1889. Pectinicornia and Lamellicornia, family Rutelidae. *In* *Biología Centrali-Americana. Insecta Coleoptera*, vol. II, part 2, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Taylor and Francis, London. p. 216-413.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, part 2. *Bulletin of the United States National Museum*. p. 243-245.
- Blanchard, É. 1851. *Catalogue de la Collection Entomologique du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Classe des Insectes. Ordre des Coléoptères*, t. 2. Gide et Baudry, Paris. 240 p.
- Casey T. L. 1915. A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoniinae. *Memoirs on the Coleoptera* 6:1-460.
- Frey, G. 1968. Bestimmungstabelle der zentral- und südamerikanischen Arten der Untergattung *Spilota* der Gattung *Anomala* nebst einigen Neubeschreibungen (Coleoptera, Scarabaeidae, Rutelinae). *Entomologische Arbeiten Museum Frey* 1968:1-15.
- Goloboff, P. 1999. NONA (no name) ver. 2. Publicado por el autor, Tucumán.
- Hardy, R. A. 1976. A new species of *Anomala* Samouelle from California sand dunes. *The Coleopterists Bulletin* 30:365-367.
- Hardy, R. A. y F. Andrews. 1986. Studies in the Coleoptera of western sand dunes. 2. Notes on four Scarabaeidae from the Algodones dune system. *The Coleopterists Bulletin* 40:127-139.
- Jameson, M. L. 1997. Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the *Rutela* generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 14:1-183.
- Jameson, M. L., A. Paucar-Cabrera y A. Solís. 2003. Synopsis of the New World genera of Anomalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) and description of a new genus from Costa Rica and Nicaragua. *Annals of the Entomological Society of America* 96:415-432.
- Kitching, I., L. Forey, J. Humphries y M. Williams. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*, second edition. Oxford University Press, New York. 386 p.
- Machatschke, J. 1957. Coleoptera Lamellicornia, Scarabaeidae, Rutelinae, Anomalini. *Genera Insectorum*, fasc. 199B:1-219.
- Machatschke, J. 1972. Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae. *Coleopterorum Catalogus Supplementa* 66:363-429.
- MacLeod, N. 2001. Landmarks, localization, and the use of morphometrics in phylogenetic analysis. *In* *Fossil, phylogeny and form, an analytical approach*, J. Adrain, D. Edgecombe y S. Lieberman (eds.). *Topics in geobiology*, vol. 19. Kluwer Academic/Plenum, New York. p. 186-204.
- Micó, E., M. A. Morón y E. Galante. 2003. New larval descriptions and biology of some New World Anomalini beetles (Scarabaeidae: Rutelinae). *Annals Entomological Society of America* 96:597-614.
- Morón, M. A. y G. Nogueira. 1998. Adiciones y actualizaciones en los Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae) de la Zona de Transición Mexicana (I). *Folia Entomológica Mexicana* 103:15-54.
- Morón, M. A. y G. Nogueira. 2002. Adiciones y actualizaciones en los Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae) de la Zona de Transición Mexicana (II). *Folia Entomológica Mexicana* 41:31-56.
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia, vol. I. Familia Melolonthidae. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Sociedad Mexicana de Entomología, México, D. F. 280 p.
- Nixon, K. 1999-2002. Winclada ver. 1.00.08. Publicado por el autor, Ithaca, New York.
- Nonfried, A. F. 1891. Neue afrikanische, central-amerikanische und ost-asiatische Melolonthiden und Ruteliden. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 36:221-240.
- Ohaus, F. 1897. Beiträge zur Kenntniss der Ruteliden. I. Die Gattung *Popillia* Serv. Und ihre nächsten Verwandten. *Stettiner Entomologische Zeitung* 58:341-440.
- Ohaus, F. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Ruteliden. *Stettiner Entomologische Zeitung* 63:1-57.
- Ohaus, F. 1918. Scarabaeidae: Euchirinae, Phaenomerinae, Rutelinae. *Coleopterorum Catalogus* 20:1-241.
- Ohaus, F. 1934. Coleoptera Lamellicornia, Familia Scarabaeidae, Subfamilia Rutelinae. *Genera Insectorum* 1999A:1-172.
- Potts, W. 1974. Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae 1. The genera occurring in the United States and Canada. *The Pan-Pacific Entomologist* 50:148-154.
- Potts, W. 1977. Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae 2. An annotated checklist of *Anomala* for the United States and Canada. *The Pan-Pacific Entomologist* 53:34-42.
- Zelditch, M., D. Swiderski y L. Fink. 2001. Homology, characters, and morphometric data. *In* *Fossil, phylogeny and form, an analytical approach*, J. Adrain, D. Edgecombe y S. Lieberman (eds.). *Topics in geobiology*, vol. 19. Kluwer Academic/Plenum, New York. p. 154-178.



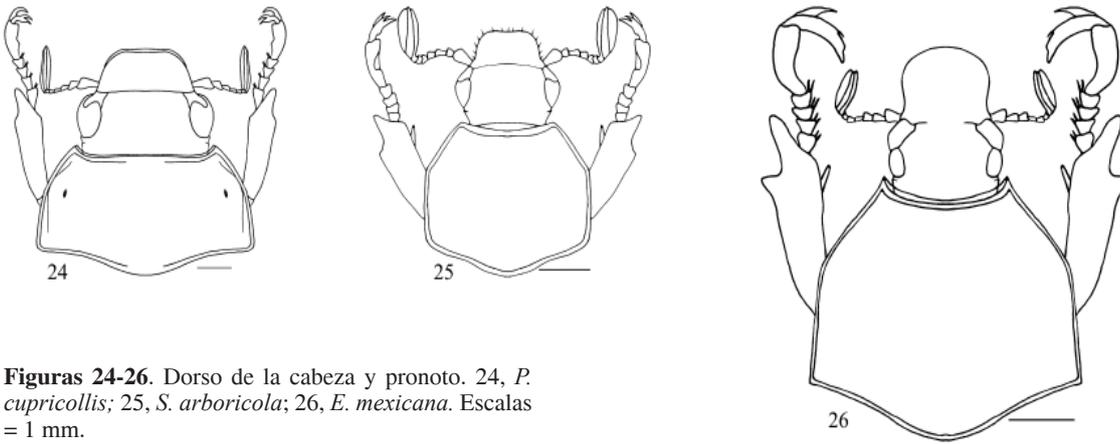
**Figuras 2-11.** 2-9, Cabeza. 2, *E. mexicana*; 3, *P. antiqua*; 4, *P. inconstans*; 5, *P. capito*; 6, *P. cupricollis*; 7, *A. edentula*; 8, *S. arboricola*; 9, *P. tibialis*. 10-11, Vista ventral de la cabeza mostrando la extensión del margen ocular. 10, *P. cupricollis*; 11, *P. parvula*. Escalas = 1 mm.



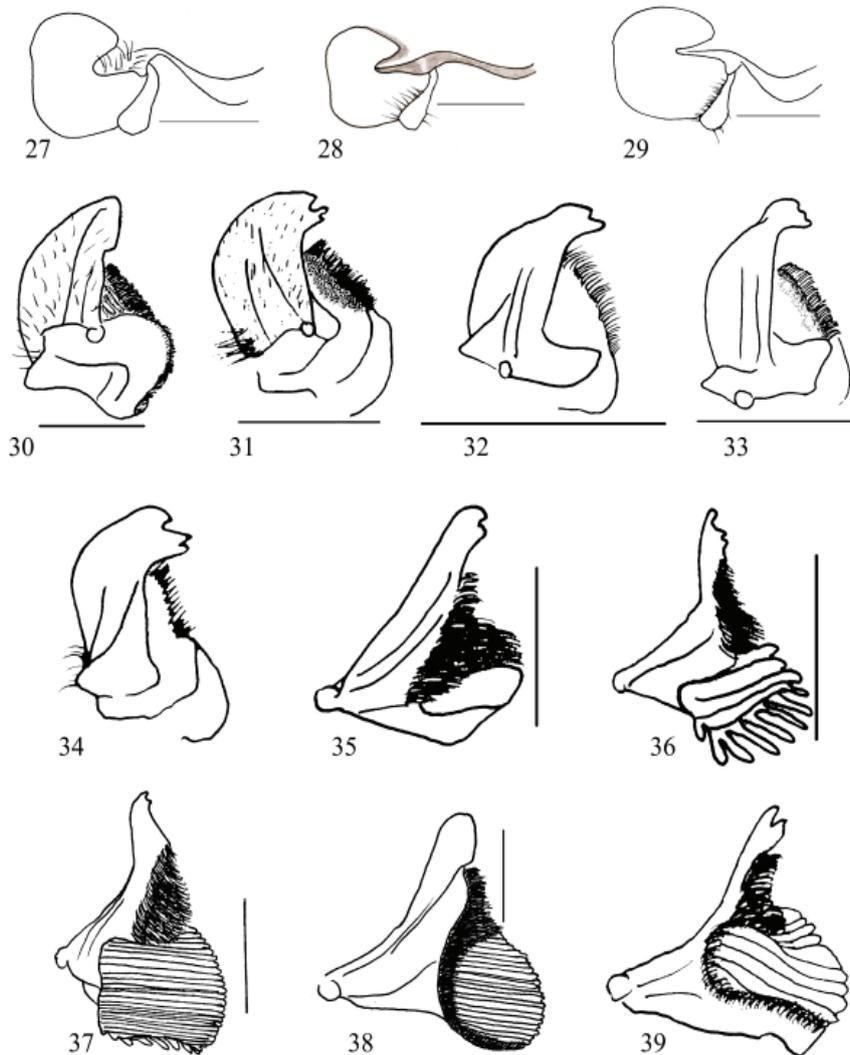
**Figuras 12-17.** 12-15, Antenas. 12, *P. oreas*; 13, *A. edentula*; 14, *E. mexicana*; 15, *P. capito*. 16-17, Dorso de la cabeza y pronoto con detalle de clípeo. 16, *P. tibialis*; 17, *P. parvula*. Escalas = 1 mm.



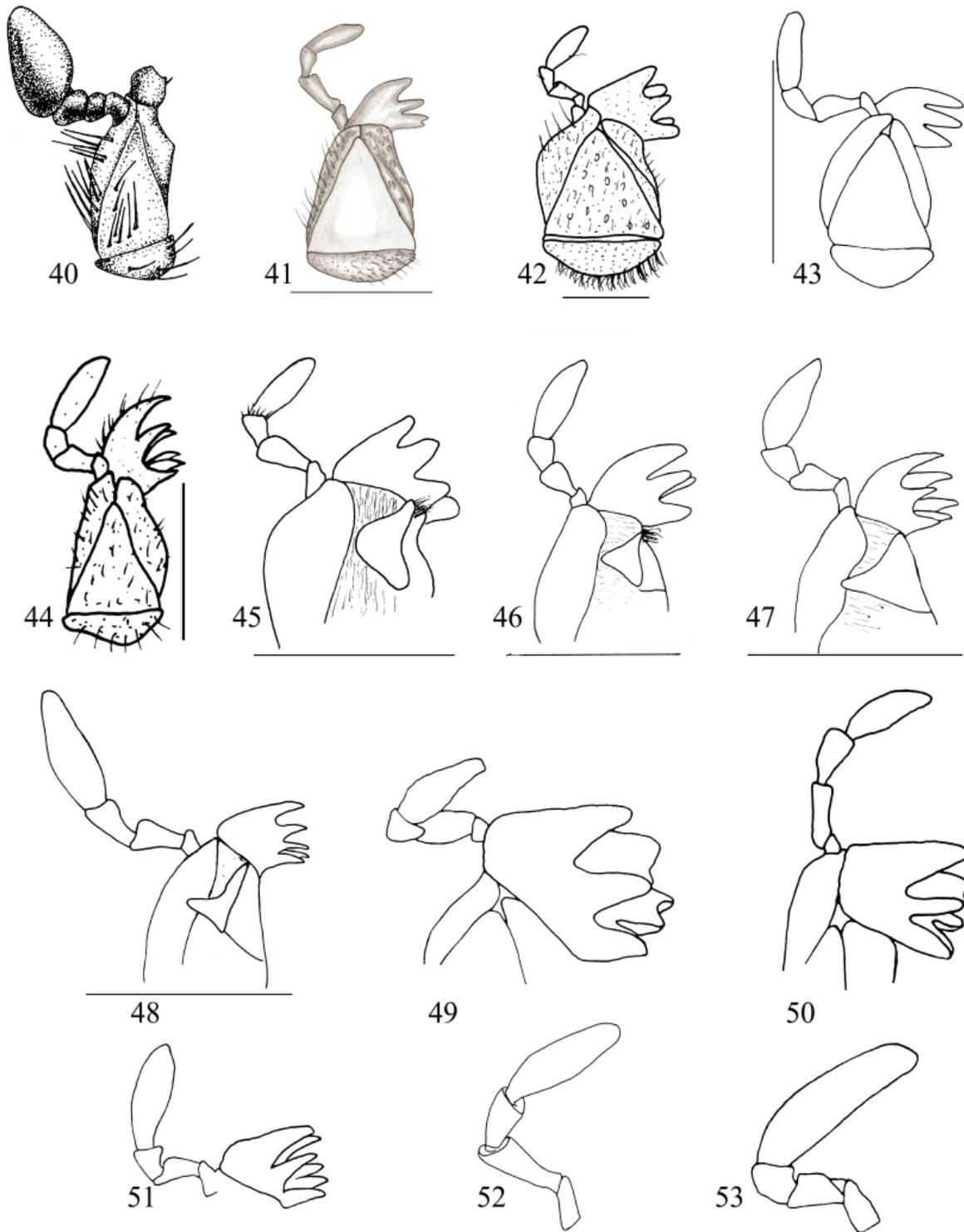
**Figuras 18-23.** Dorso de la cabeza y pronoto. 18, *P. oreas*; 19, *P. viduus*; 20, *P. capito*; 21, *P. inconstans*. 22, *A. edentula*; 23, *P. antiqua*. Escalas = 1 mm.



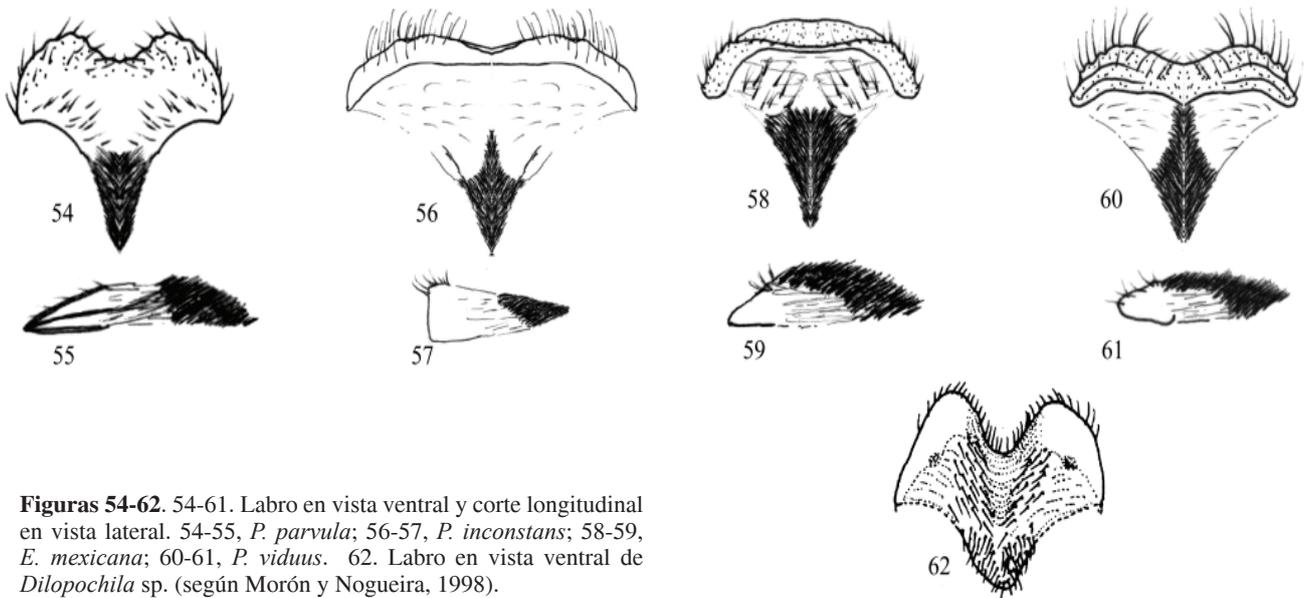
**Figuras 24-26.** Dorsal de la cabeza y pronoto. 24, *P. cupricollis*; 25, *S. arboricola*; 26, *E. mexicana*. Escalas = 1 mm.



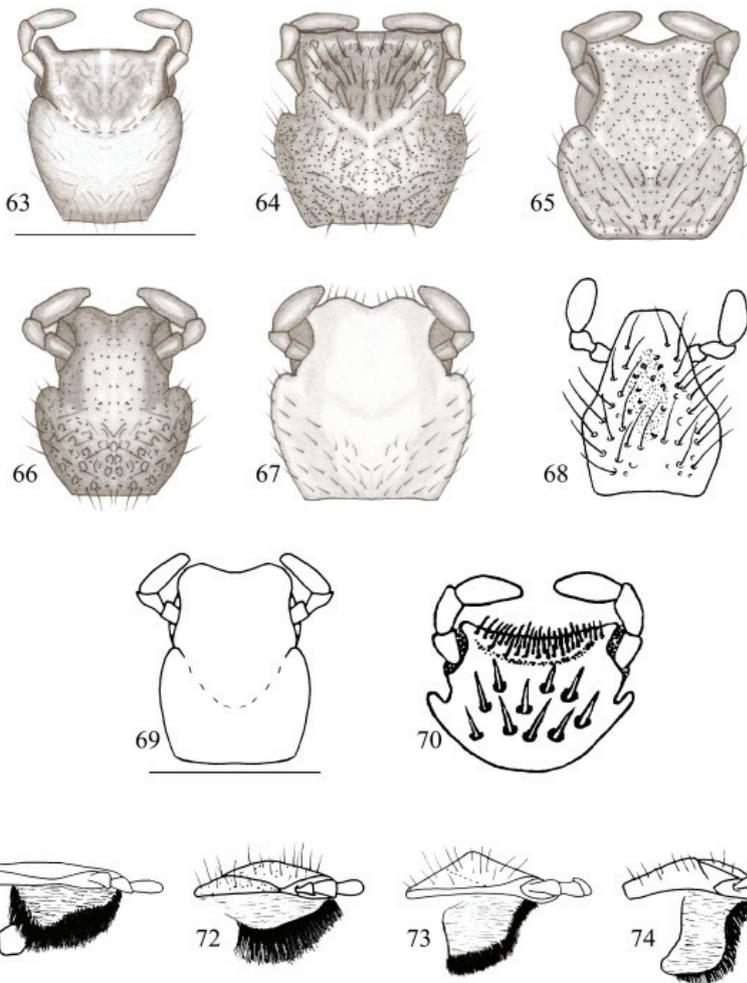
**Figuras 27-39.** 27-29. Canto ocular. 27, *A. ausonia*; 28, *P. discoidalis*; 29, *P. oreas*. 30-34. Mandíbula derecha en vista ventral. 30, *P. marginicollis*; 31, *P. antiqua*; 32, *P. xantholea*; 33, *P. hystrionella*; 34, *P. oreas*. 35-37. Mandíbula derecha en vista ventro-lateral. 35, *P. capito*; 36, *P. discoidalis*; 37, *P. cupricollis*. 38-39. Mandíbula izquierda en vista ventro-lateral. 38, *A. edentula*; 39, *P. antiqua*. Escalas = 1 mm.



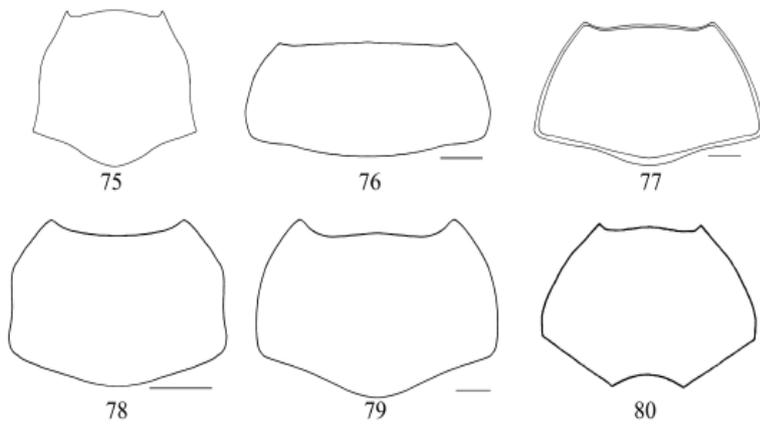
**Figuras 40-53.** 40-44. Maxila derecha en vista ventral. 40, *L. testaceipennis* (según Paucar-Cabrera, 2003); 41, *P. capito*; 42, *A. edentula*; 43, *P. viduus*; 44, *P. parvula*. 45-48. Maxila izquierda en vista ventral. 45, *A. edentula*; 46, *A. ausonia*; 47, *P. variolosa*; 48, *P. tibialis*. 49-51. Galea derecha en vista ventral. 49, *A. edentula*; 50, *P. cupricollis*; 51, *P. antiqua*. 52-53. Palpo maxilar. 52, *P. capito*; 53, *P. viduus*. Escalas = 1 mm.



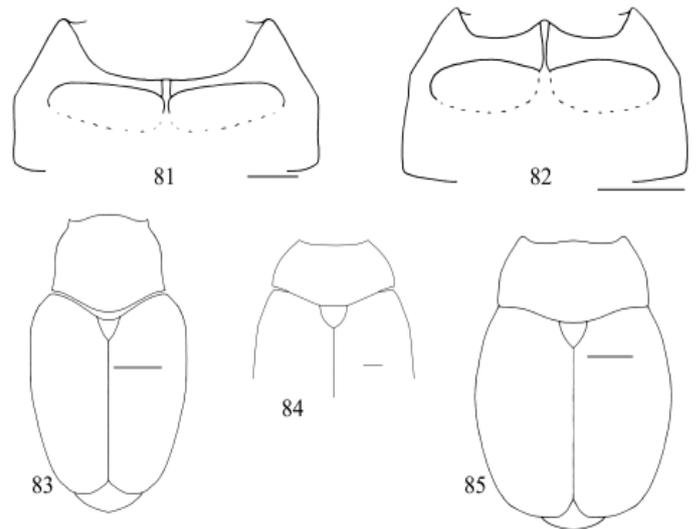
**Figuras 54-62.** 54-61. Labro en vista ventral y corte longitudinal en vista lateral. 54-55, *P. parvula*; 56-57, *P. inconstans*; 58-59, *E. mexicana*; 60-61, *P. viduus*. 62. Labro en vista ventral de *Dilopochila* sp. (según Morón y Nogueira, 1998).



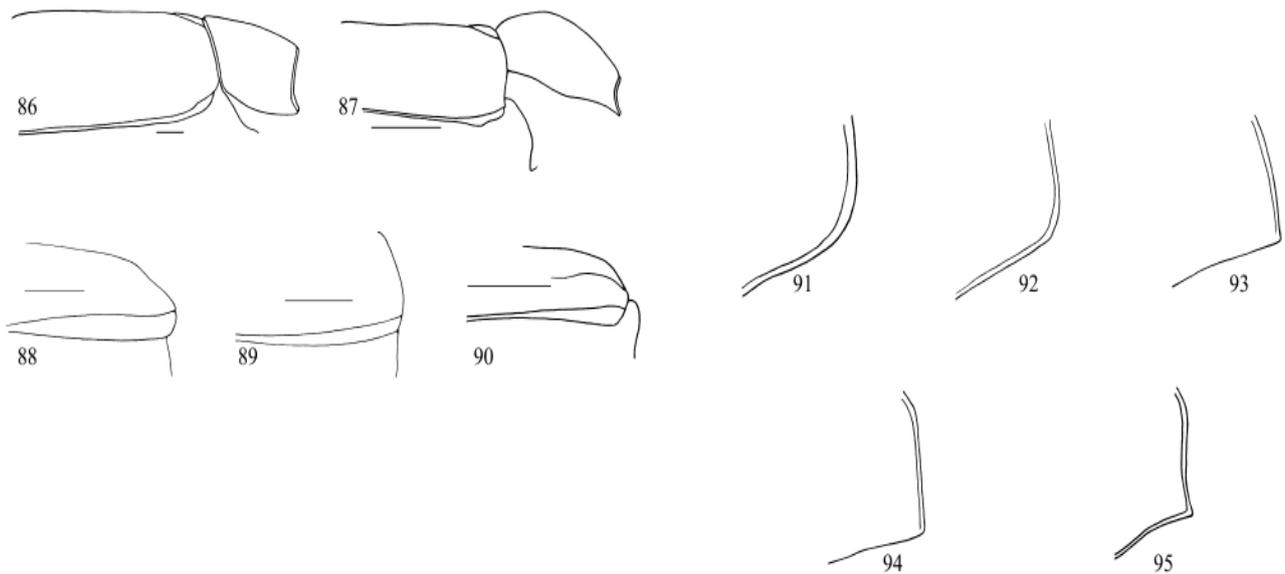
**Figuras 63-74.** 63-70. Labio en vista ventral. 63, *A. edentula*; 64, *A. ausonia*; 65, *P. xantholea*; 66, *S. vestita*; 67, *E. mexicana*; 68, *M. toluicana*; 69, *P. tibialis*; 70, *Dilophochila* sp. (según Morón y Nogueira, 2003). 71-74. Labio en vista lateral. 71, *E. mexicana*; 72, *P. tibialis*; 73, *A. edentula*; 74, *P. cupricollis*. Escalas = 1 mm.

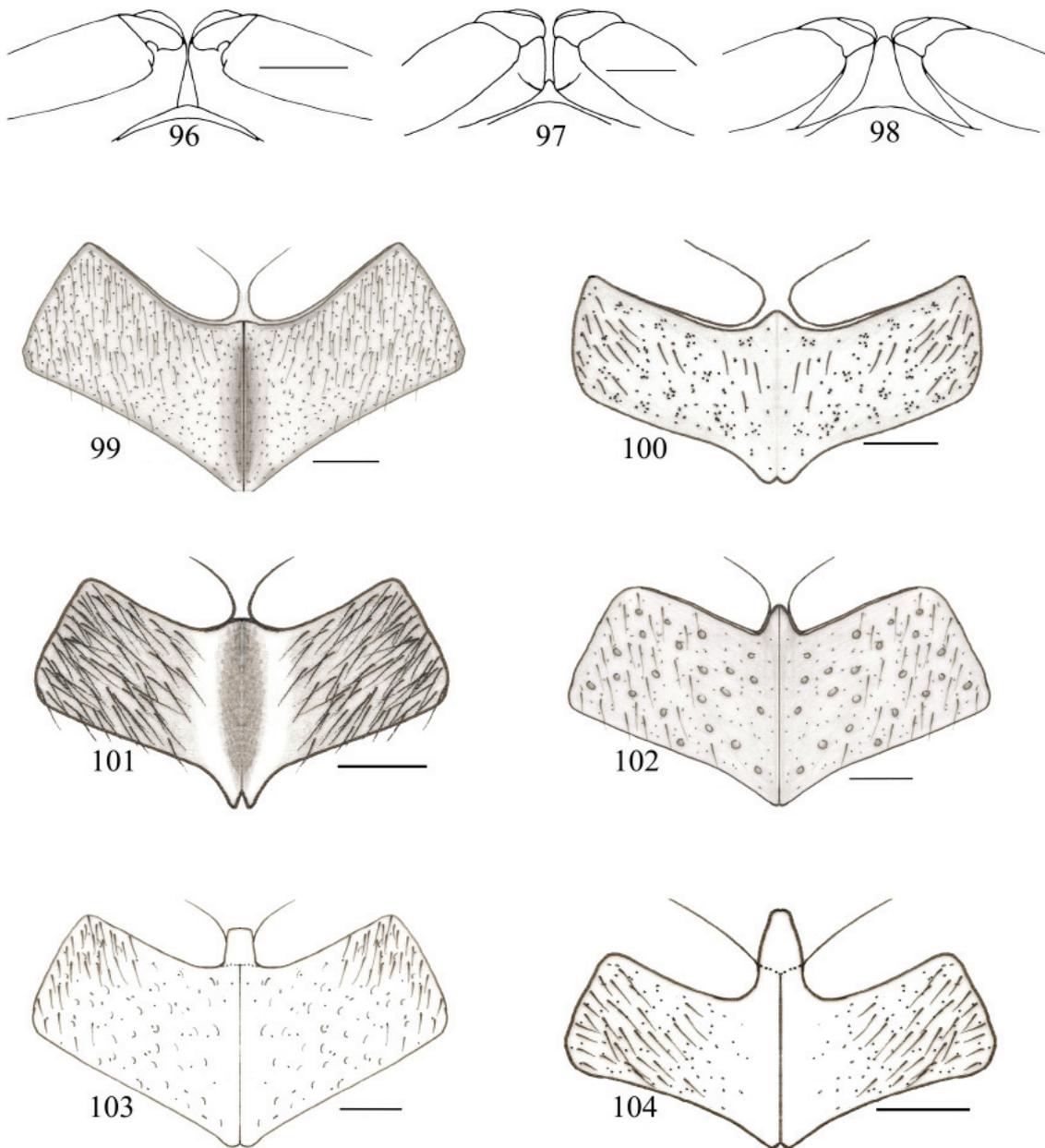


**Figuras 75-85.** 75-80. Pronoto en vista dorsal. 75, *S. vestita*; 76, *P. capito*; 77, *P. inconstans*; 78, *P. parvula*; 79, *P. tibialis*; 80, *P. japonica*. 81-82. Proesternón en vista ventral. 81, *P. cupricollis*; 82, *P. parvula*. 83-85. Aspecto dorsal del pronoto y los élitros. 83, *S. vestita*; 84, *A. ausonia*; 85, *P. viduus*. Escalas = 1 mm.

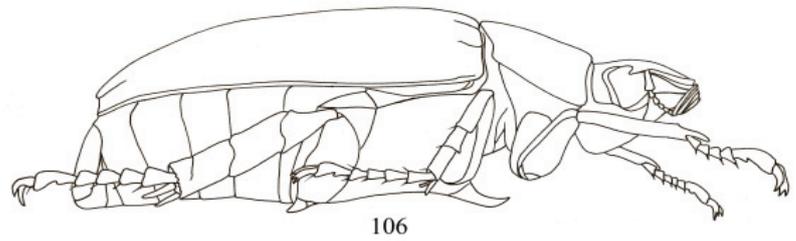
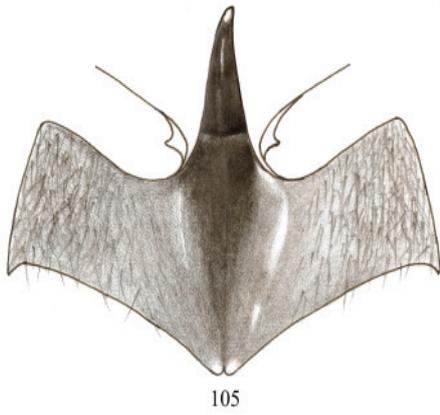


**Figuras 86-95.** 86-87. Pronoto y élitros en vista lateral. 86, *P. cupricollis*; 87, *E. mexicana*. 88-90. Posición de los mesepímeros respecto al húmero elítral. 88, *A. edentula*; 89, *A. ausonia*; 90, *S. arboricola*. 91-95. Forma del ángulo anterior derecho del pronoto. 91, *P. tibialis*; 92, *P. variolosa*; 93, *P. xantholea*; 94, *P. viduus*; 95, *S. vestita*. Escalas = 1 mm.

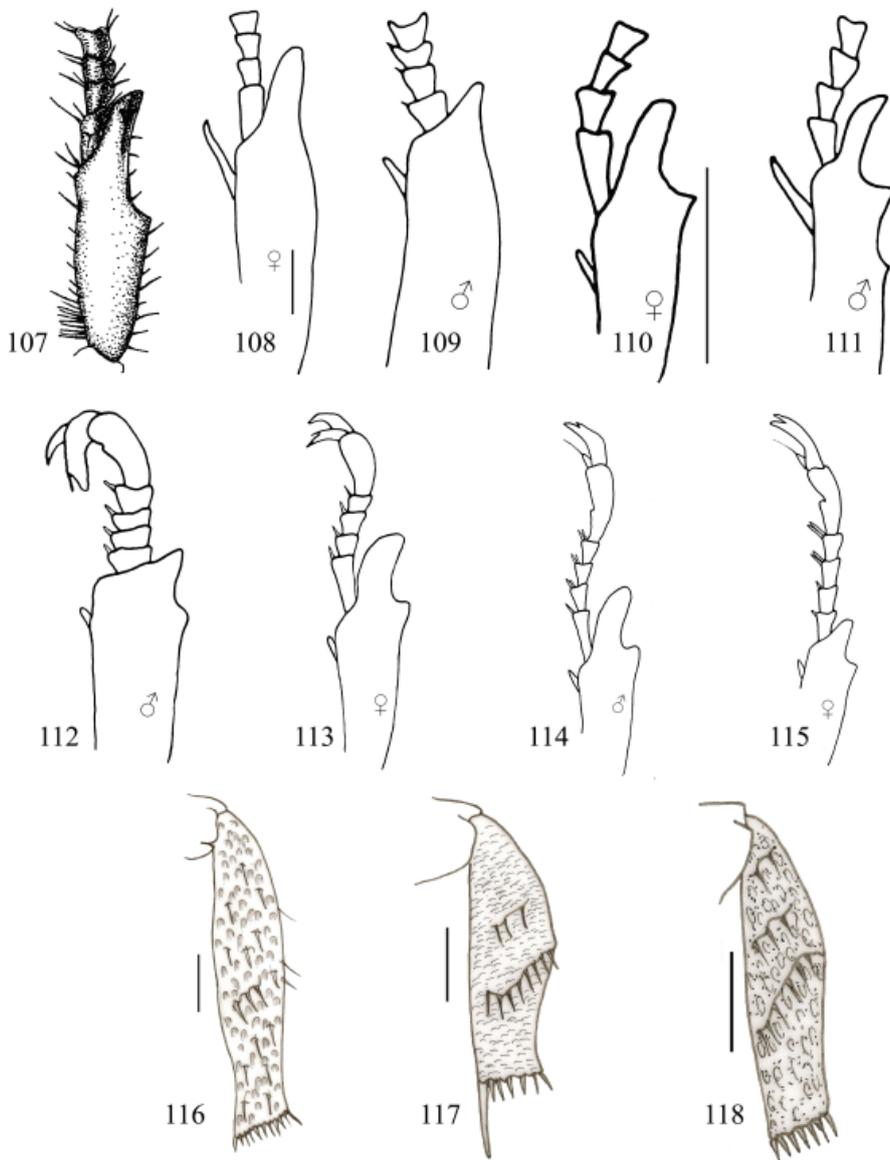




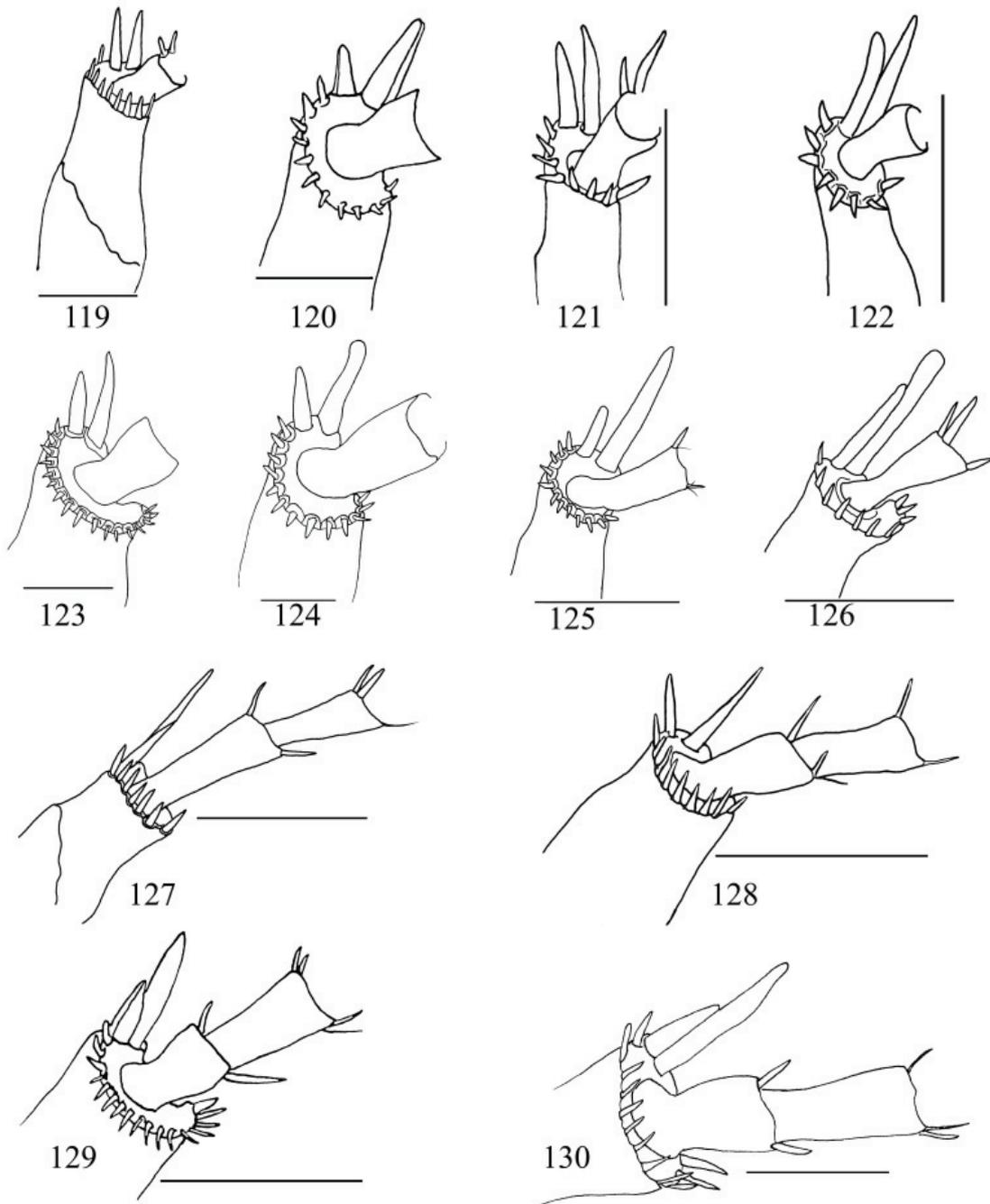
**Figuras 96-104.** 96-98. Proyección proesternal. 96, *P. oreas*; 97, *P. tibialis*; 98, *Pelidnota* sp. 99-104. Metaesternón. 99, *P. inconstans*; 100, *P. cincta*; 101, *P. parvula*; 102, *P. cupricollis*; 103, *P. marginicollis*; 104, *P. viduus*. Escalas = 1 mm.



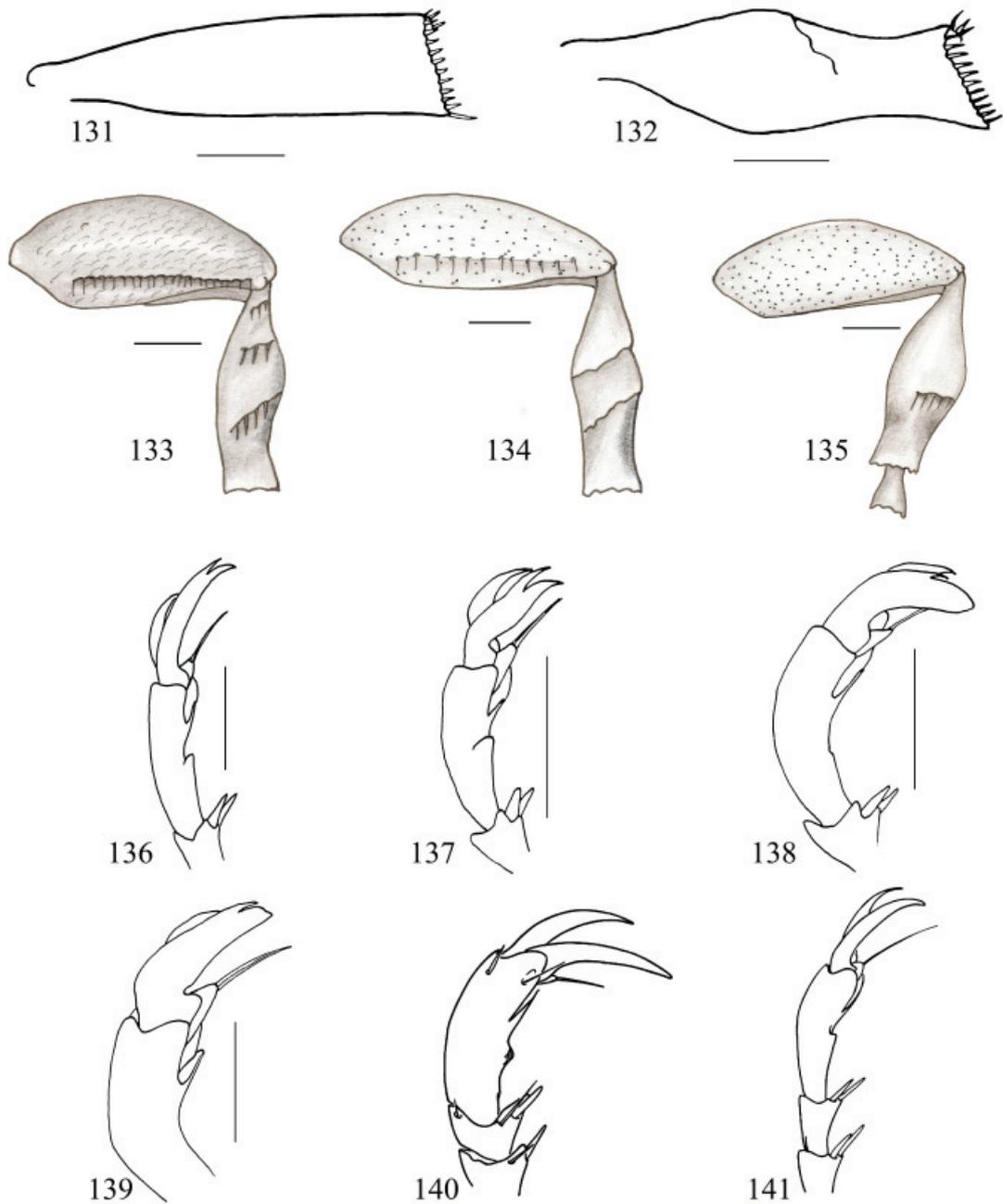
**Figuras 105-106.** *C. pyropygus*. 105, metaesternón; 106, vista lateral.



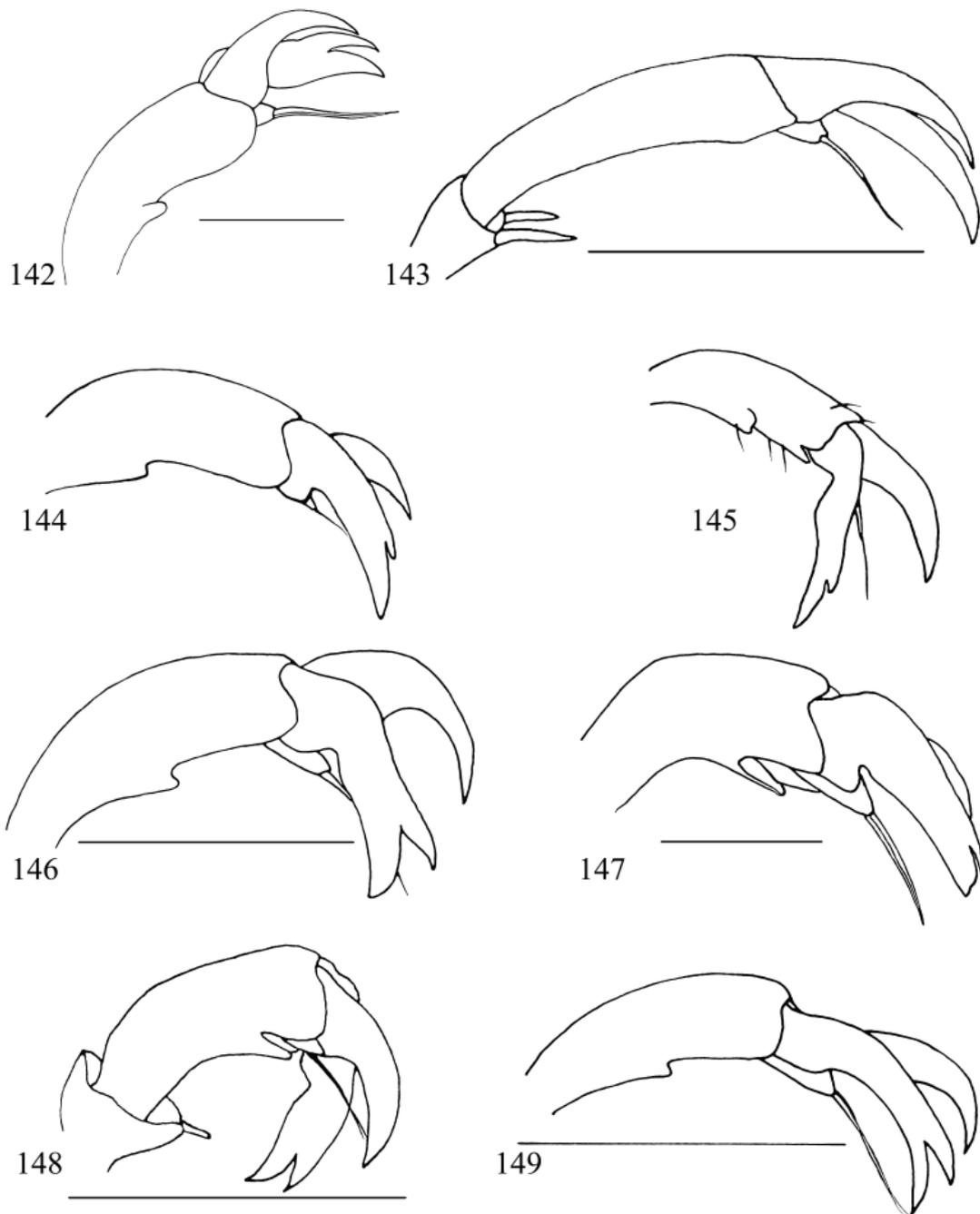
**Figuras 107-118.** 107-115. Aspecto dorsal del extremo distal de la protibia derecha y tarsos. 107, *L. testaceipennis* (Pauca-Cabrera, 2003); 108-109, *A. edentula*; 110, *P. xantholea*; 111, *P. capito*; 112-113, *P. viduus*; 114-115, *P. tibialis*. 116-118. Aspecto dorsal de la mesotibia masculina derecha. 116, *A. edentula*; 117, *P. antiqua*; 118, *A. ausonia*. Escalas = 1 mm.



**Figuras 119-130.** 119-122. Detalle de los espolones mesotibiales en machos. 119, *P. antiqua*; 120, *A. edentula*; 121, *P. capito*; 122, *P. parvula*. 123-126. Detalle de los espolones metatibiales en machos. 123, *P. antiqua*; 124, *A. edentula*; 125, *P. capito*; 126, *P. parvula*. 127-130. Aspecto y proporciones del ápice de la metatibia y los metatarsomeros proximales. 127, *P. discoidalis*; 128, *P. xantholea*; 129, *P. variolosa*; 130, *P. cupricollis*. Escalas = 1 mm.



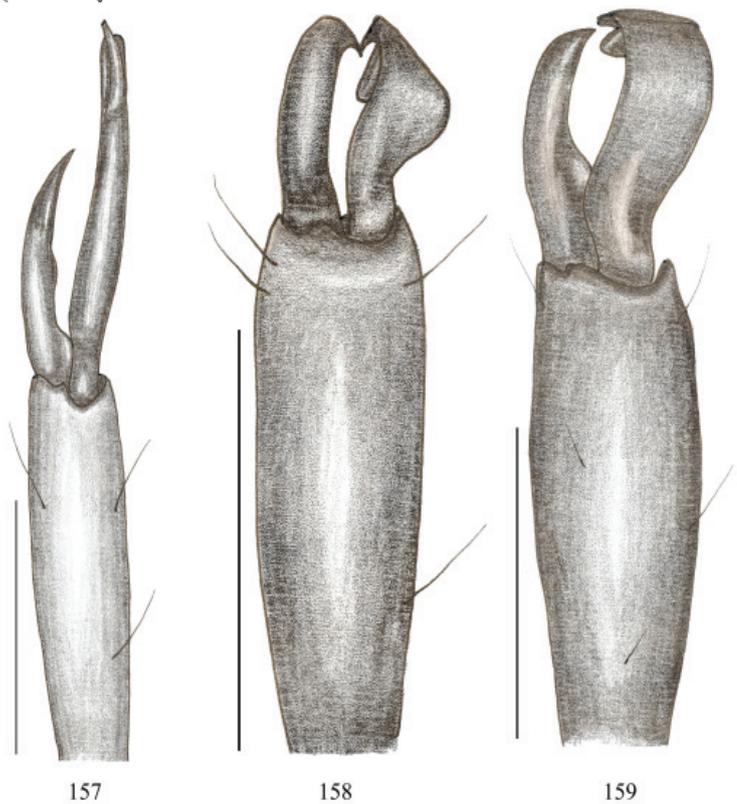
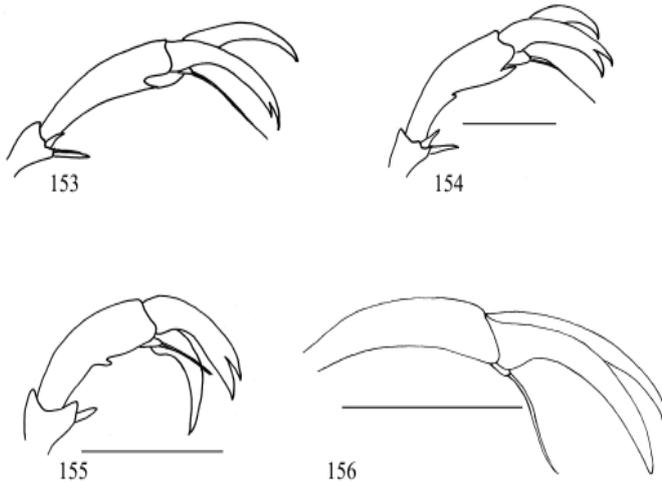
**Figuras 131-141.** 131-132. Aspecto lateral de la metatibia. 131, *S. arboricola*; 132, *P. oreas*. 133-135. Aspecto ventral del metafémur. 133, *A. ausonia* (con carina); 134, *S. arboricola*; 135, *P. marginicollis*. 136-139. Quinto protarsómero izquierdo mostrando el denticulo ventral. 136, *P. tibialis*; 137, *P. inconstans*; 138, *P. antiqua*; 139, *A. edentula*. 140-141. Quinto metatarsómero (según Jameson 1997). 140, *Plusiotis* sp.; 141, *Anomala* sp. Escalas = 1 mm.



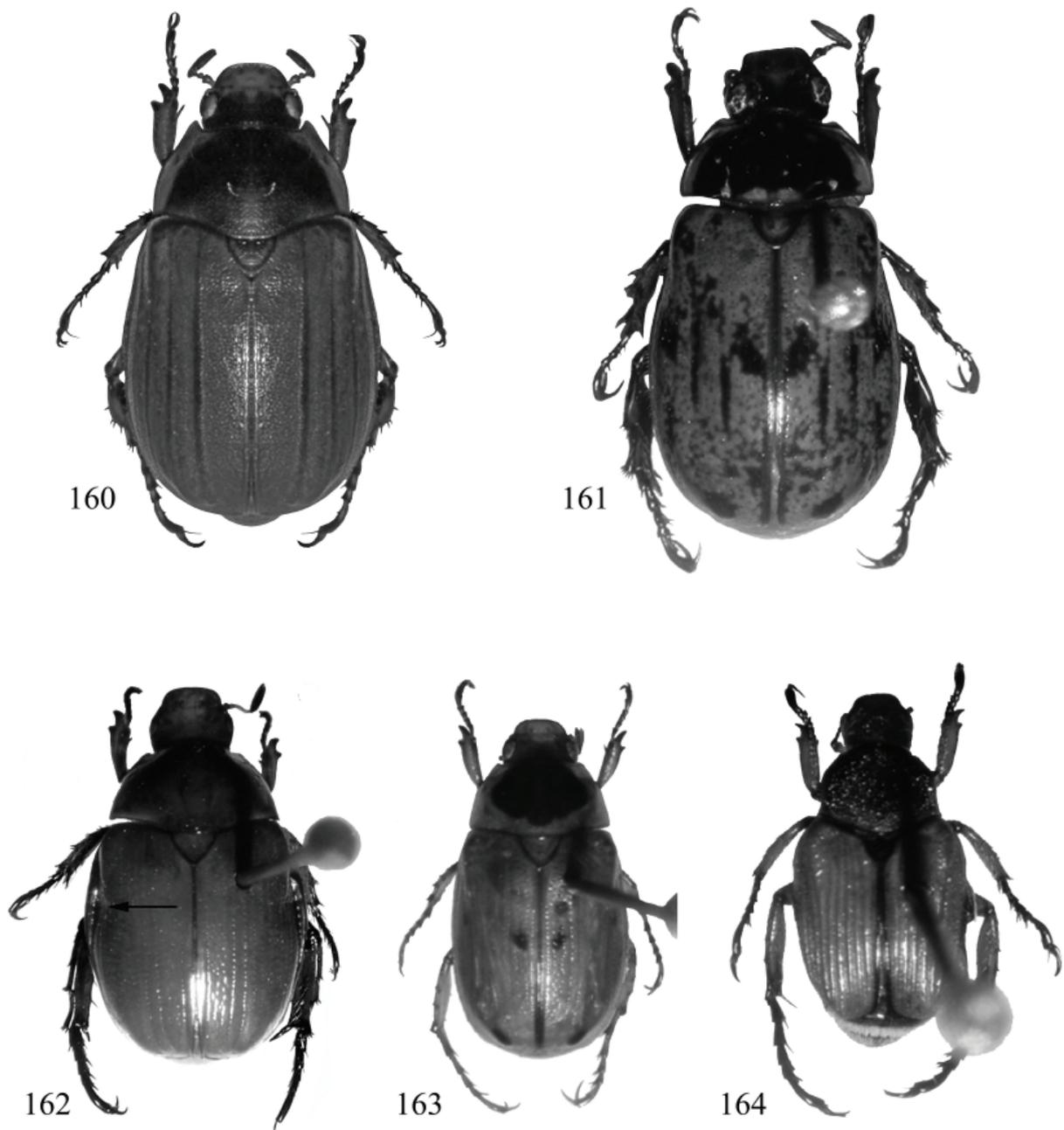
**Figuras 142-149.** 142-148. Quinto protarsómero y uñas. 142, *P. inconstans*; 143, *P. capito*; 144, *S. arboricola*; 145, *P. parvula*; 146, *P. cupricollis*; 147, *A. edentula*; 148, *P. viduus*. 149. Quinto mesotarsómero y uñas de *P. cupricollis*. Escalas = 1 mm.



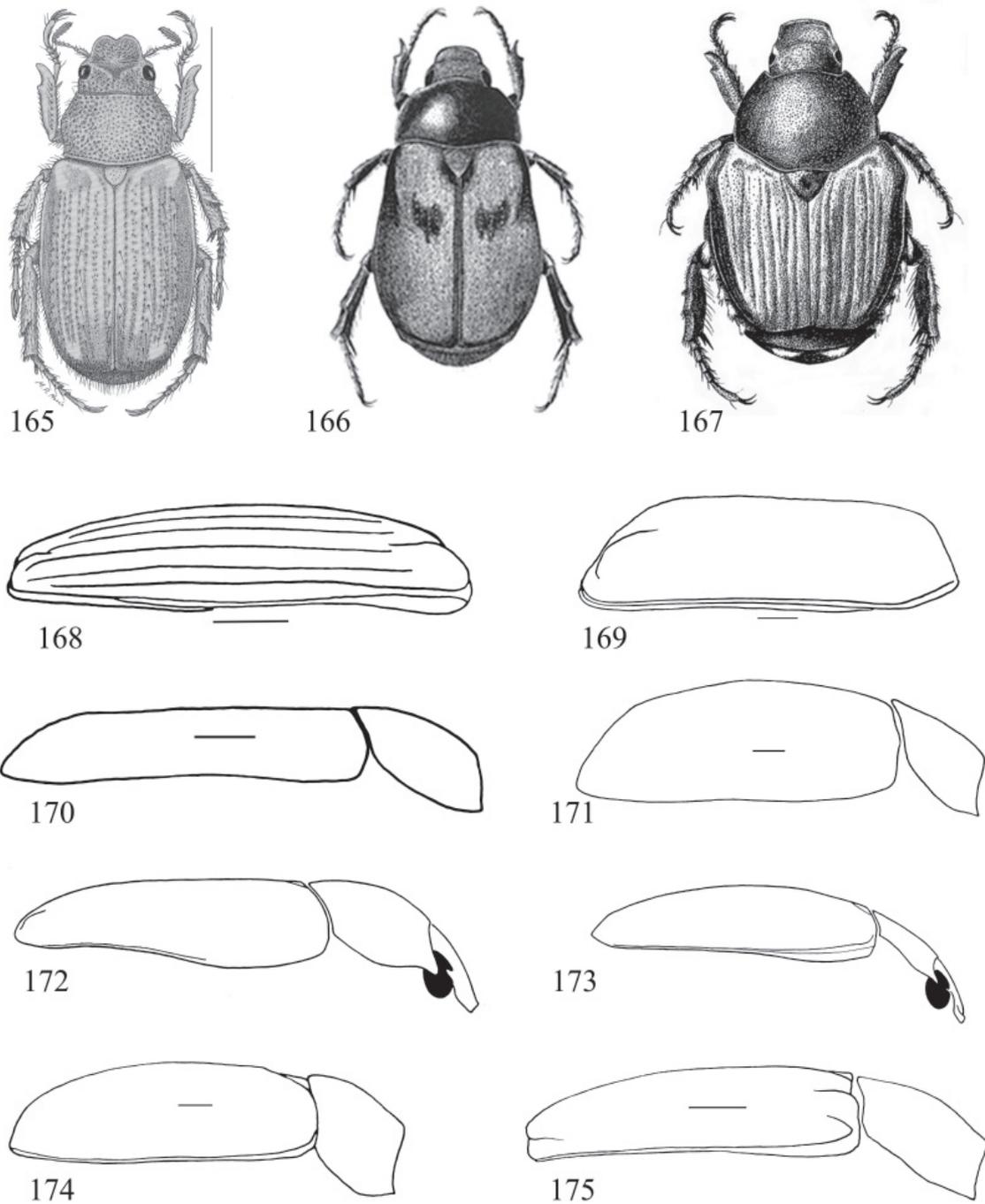
**Figuras 150-156.** 150-152. Ápice del protarso mostrando detalles del empodio y sedas 150, *P. inconstans*; 151, *E. mexicana*; 152, *P. capito*. 153-156. Vista lateral interna del quinto mesotarsómero. 153, *P. parvula*; 154, *P. cupricollis*; 155, *P. viduus*; 156, *P. capito*. Escalas = 1 mm.



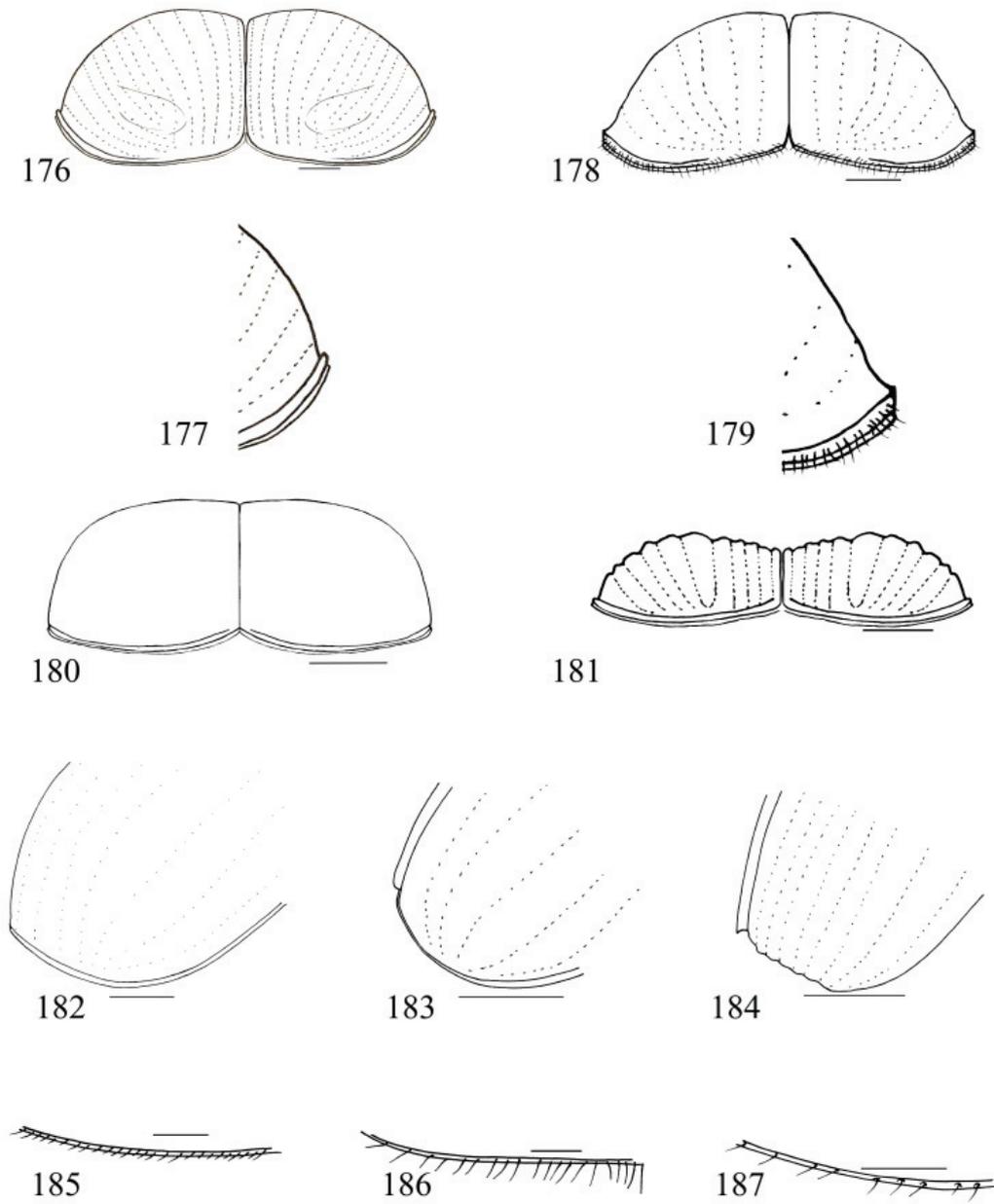
**Figuras 157-159.** Superficie unguinal respecto a su eje longitudinal. 157, *P. tibialis*; 158, *P. antiqua*; 159, *A. edentula*. Escalas = 1 mm.



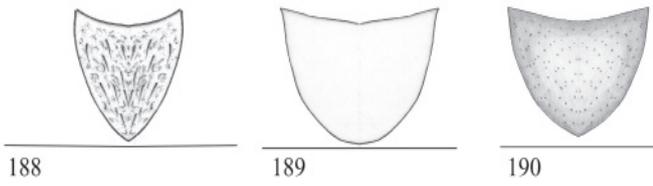
**Figuras 160-164.** Vista dorsal. 160, *P. marginicollis*; 161, *P. oreas*; 162, *P. viduus* hembra (la flecha señala el engrosamiento epipleural); 163, *P. discoidalis*; 164, *S. vestita*.



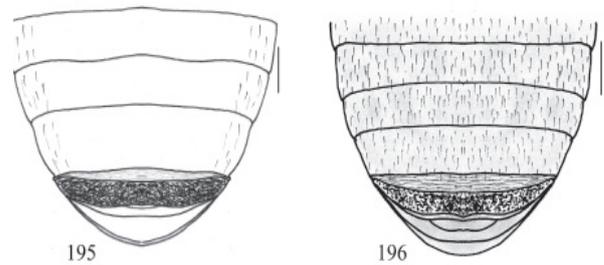
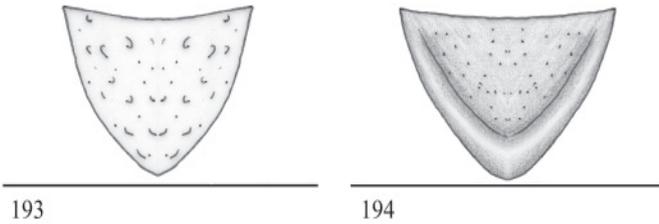
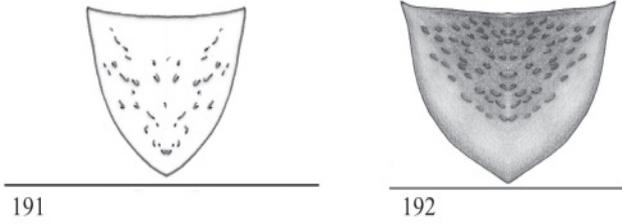
**Figuras 165-175.** 165-167. Vista dorsal. 165, *D. howdenorum* (según Morón y Nogueira, 1998); 166, *P. binotata* (pagina web: [www.museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Tribes/Anomalini/Anomalini-generic-pages/Anomala/Anomala.html](http://www.museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Tribes/Anomalini/Anomalini-generic-pages/Anomala/Anomala.html)); 167, *P. japonica* (pagina web: [www.museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae-Tribes/Anomalini/Anomalini-generic-pages/popillia/Popillia.html](http://www.museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae-Tribes/Anomalini/Anomalini-generic-pages/popillia/Popillia.html)). 168-175. Vista lateral del élitro derecho. 168, *P. xantholea*; 169, *P. tibialis*; 170, *S. arboricola*; 171, *A. ausonia*; 172, *Rutelata* sp. (según Jameson, 1997). 173, *Pelidnota* sp. (según Jameson, 1997); 174, *A. edentula*; 175, *P. viduus*. Escalas = 1 mm.



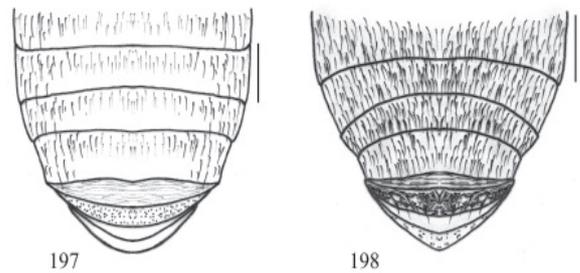
**Figuras 176-187.** 176- 179. Vista posterior de los élitros y detalle del borde lateral elitral. 176-177, *P. oreas*; 178-179, *P. capito*. 180-181. Vista posterior de los élitros. 180, *P. oreas*; 181, *P. xantholea*. 182-184. Detalle apical del élitro derecho. 182, *P. tibialis*; 183, *P. xantholea*; 184, *P. viduus*. 185-187. Detalle del borde elitral mostrando la vestidura. 185, *P. capito*; 186, *P. parvula*; 187, *E. mexicana*. Escalas = 1 mm.

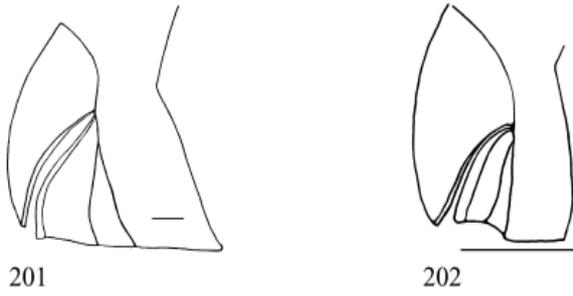


**Figuras 188-194.** Escutelo. 188, *S. arboricola*; 189, *P. tibialis*; 190, *P. viduus*; 191, *P. hystrionella*; 192, *A. ausonia*; 193, *P. xantholea*; 194, *P. variolosa*. Escalas = 1 mm.

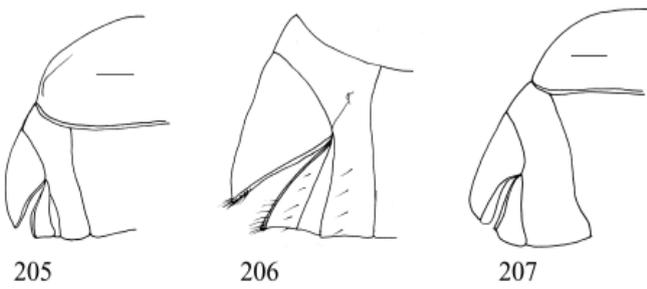


**Figuras 195-200.** 195-198. Esternitos abdominales. 195, *P. variolosa*; 196, *P. oreas*; 197, *P. cupricollis*; 198, *S. vestita*. 199-200. Vista lateral de los esternitos derechos. 199, *P. cupricollis*; 200, *P. capito*. Escalas = 1 mm.

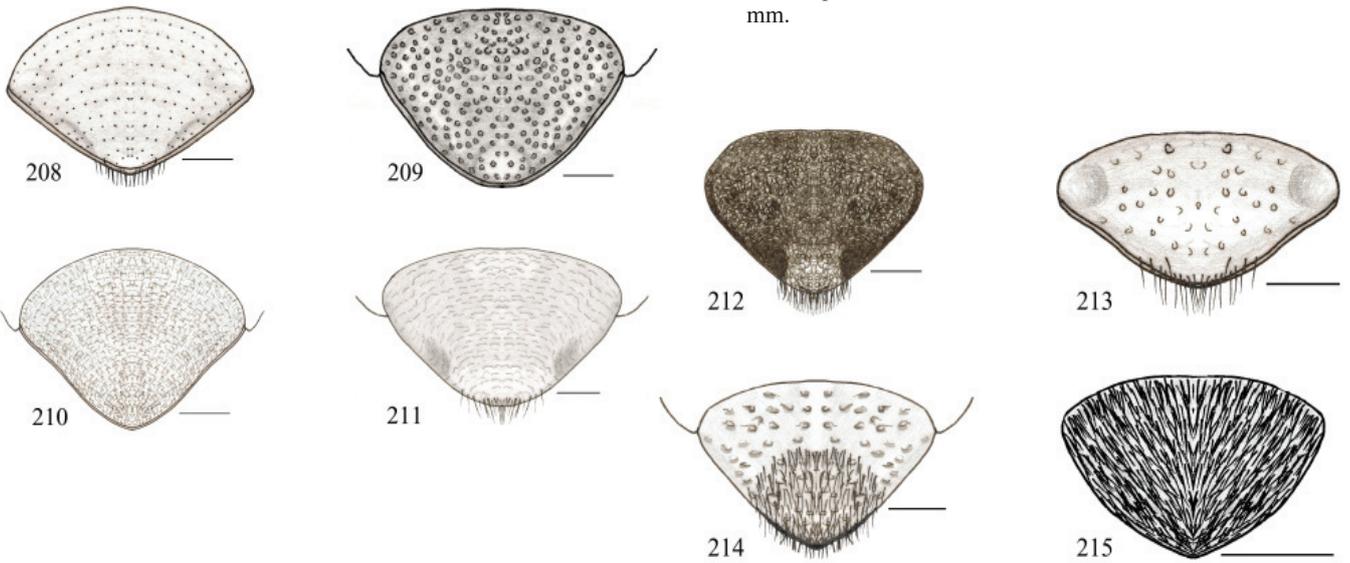


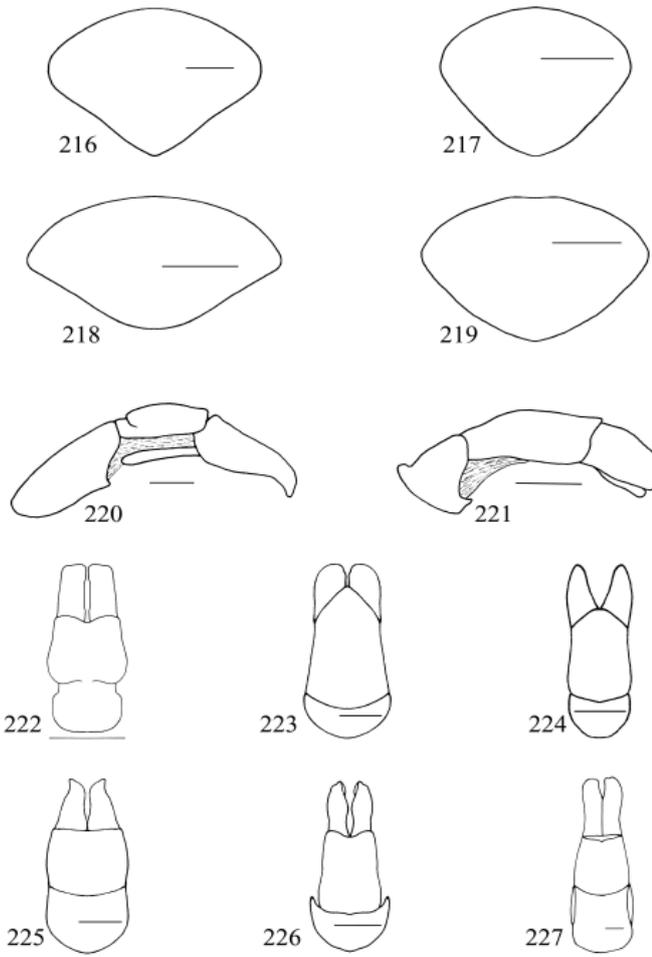


**Figuras 201-207.** Vista lateral derecha del ápice del abdomen. 201, *A. edentula*; 202, *P. capito*; 203, *P. variolosa*; 204, *A. ausonia*; 205, *P. oreas*; 206, *A. solida*; 207, *P. tibialis*. Escalas = 1 mm.

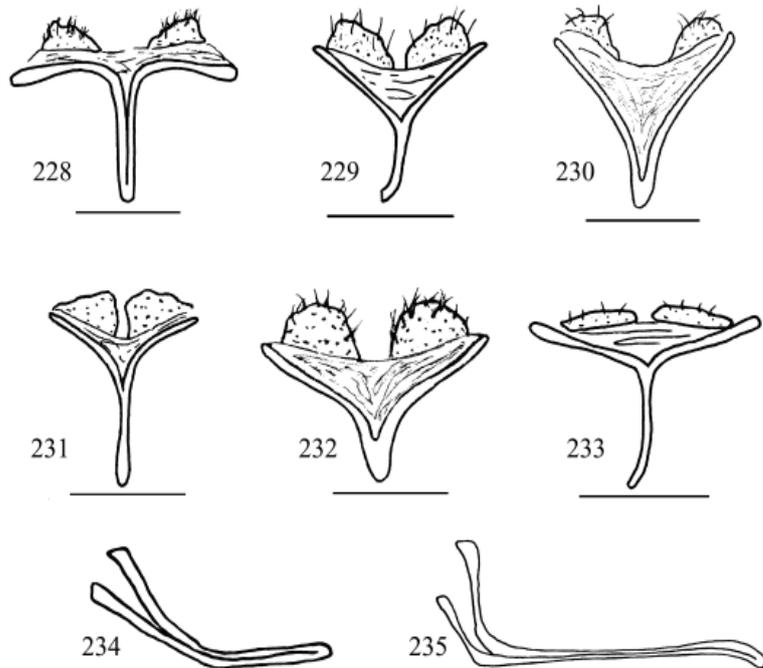


**Figuras 208-215.** Placa pigidal mostrando detalles de la superficie, puntuación y vestidura. 208, *P. cincta*; 209, *P. tibialis*; 210, *A. edentula*; 211, *A. ausonia*; 212, *P. variolosa*; 213, *P. parvula*; 214, *P. oreas*; 215, *S. vestita*. Escalas = 1 mm.

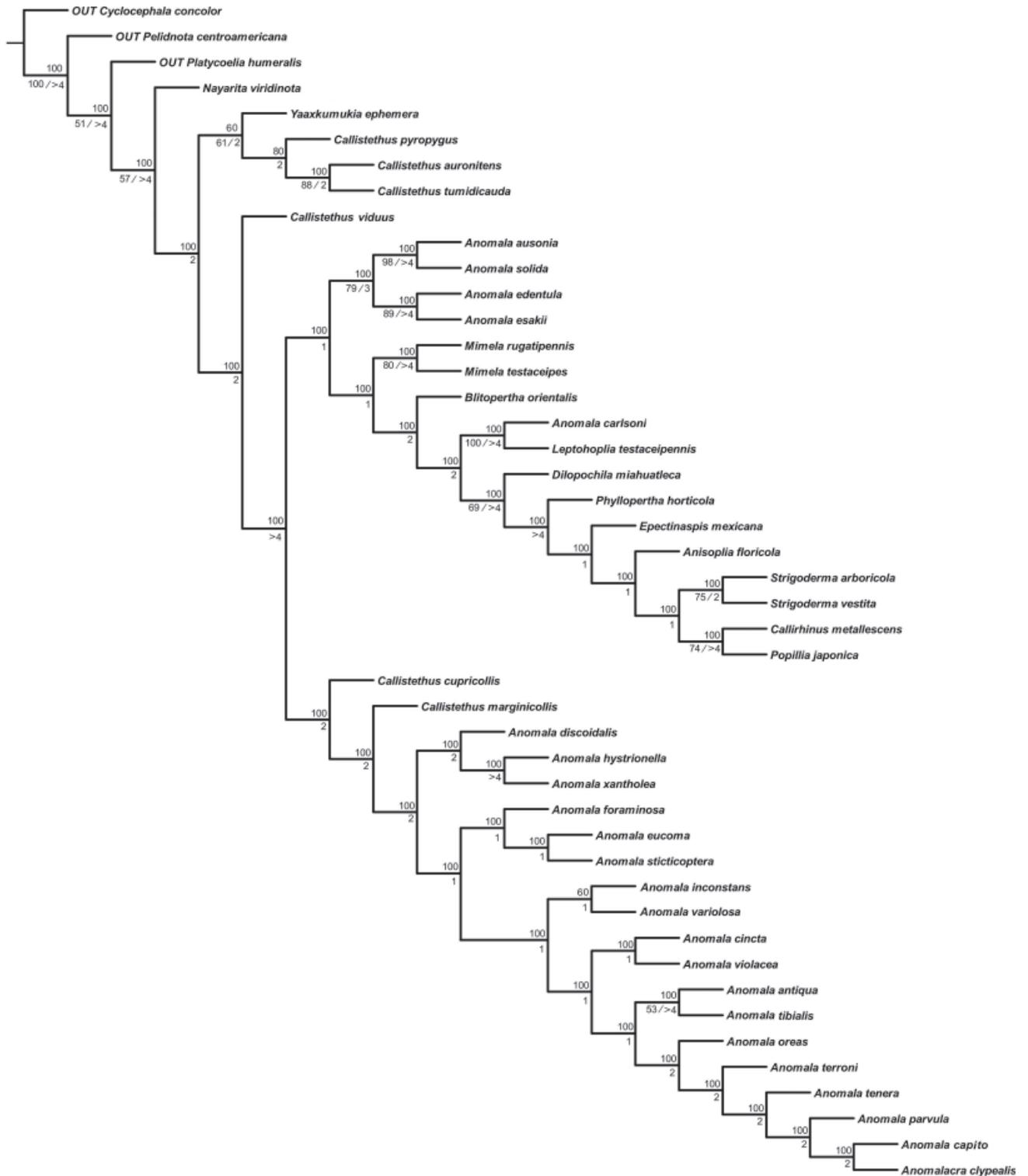




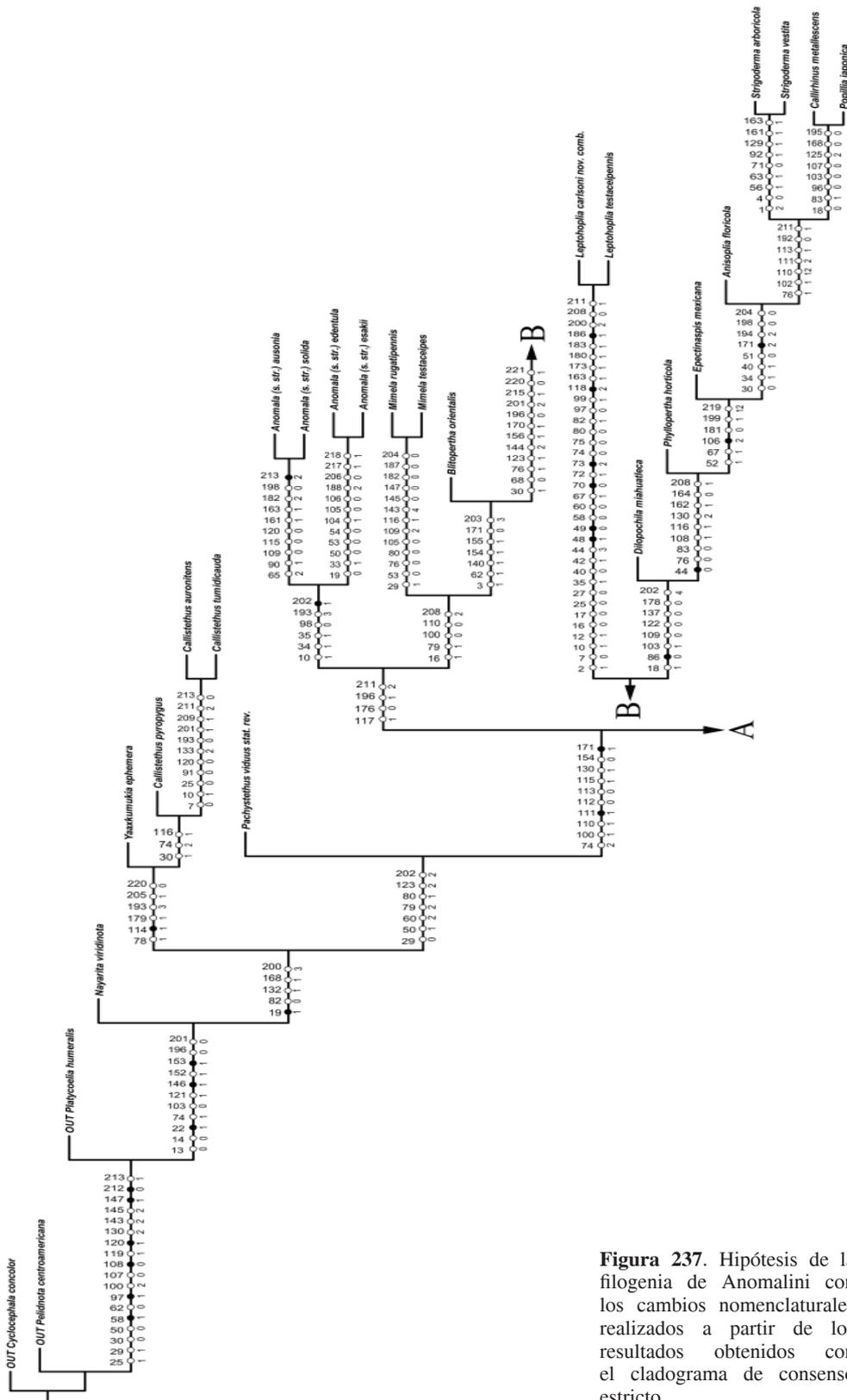
**Figuras 216-227.** 216-219. Forma de la placa pigdial en vista distal. 216, *P. cupricollis*; 217, *P. xantholea*; 218, *P. parvula*; 219, *P. viduus*. 220-221. Vista lateral de la cápsula genital masculina. 220, *A. edentula*; 221, *P. antiqua*. 222-227. Vista superior de la cápsula genital masculina. 222, *S. arboricola*; 223, *P. tibialis*; 224, *P. oreas*; 225, *A. ausonia*; 226, *P. antiqua*; 227, *A. edentula*. Escalas = 1 mm.



**Figuras 228-235.** 228-233. Aspecto distal de los *spicula gastralis*. 228, *P. antiqua*; 229, *P. oreas*; 230, *A. ausonia*; 231, *P. marginicollis*; 232, *P. cupricollis*; 233, *S. arboricola*. 234-235. Vista lateral de los *spicula gastralis*. 234, *A. ausonia*; 235, *A. edentula*. Escalas = 1 mm.



**Figura 236.** Cladograma de consenso de mayoría que muestra una hipótesis de la filogenia de Anomalini (L= 1609, CI= 0.18, RI= 0.43. Se incluyen los valores de Bootstrap/ Bremer).



**Figura 237.** Hipótesis de la filogenia de Anomalini con los cambios nomenclaturales realizados a partir de los resultados obtenidos con el cladograma de consenso estricto.

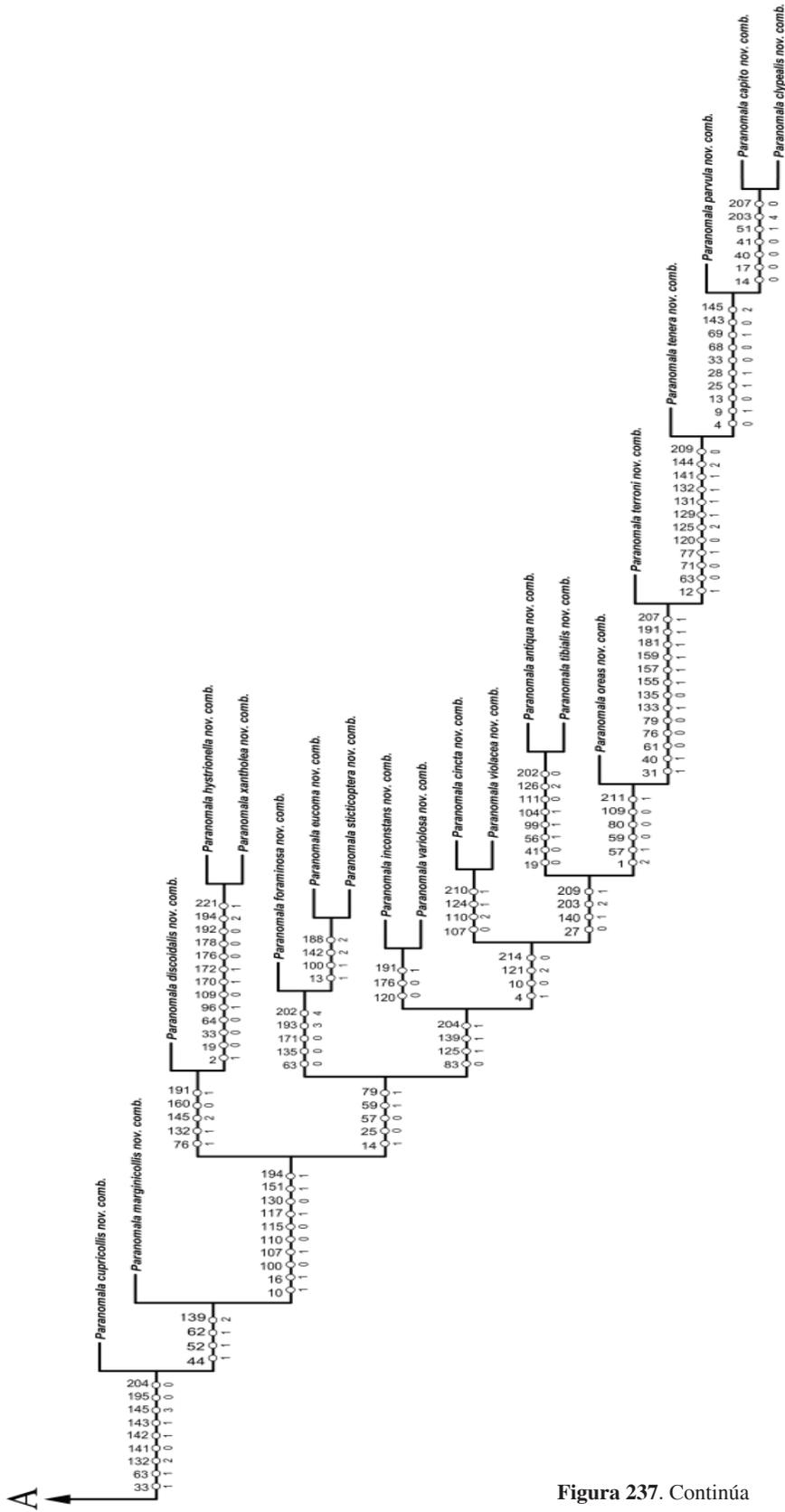


Figura 237. Continúa

Apéndice 1. Matriz de datos morfológicos para el análisis cladístico.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Anisoplia floricola</i>	3	0	-	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Anomala antiqua</i>	3	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>A. ausonia</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>A. capito</i>	2	0	0,1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0,1	0	0	1	1
<i>A. cincta</i>	2,3	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>A. clypealis</i>	3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0,1	0	0	1	1
<i>A. cupricollis</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>A. discoidalis</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1
<i>A. edentula</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>A. esaki</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>A. eucoma</i>	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>A. foraminosa</i>	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>A. hystriionella</i>	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>A. inconstans</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>A. marginicollis</i>	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0,1	2
<i>A. oreas</i>	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>A. parvula</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	2
<i>A. solida</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1
<i>A. stictoptera</i>	3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>A. tenera</i>	2	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>A. terroni</i>	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	0	1	2
<i>A. tibialis</i>	3	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2
<i>A. variolosa</i>	2,3	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2
<i>A. violacea</i>	3	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>A. xantholea</i>	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Blitopertha orientalis</i>	3	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2
<i>Callirhinus metalllescens</i>	3	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Callistethus auronitens</i>	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>C. pyropygus</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>C. tumidicauda</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>C. viduus</i>	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2
<i>Dilopochila miahuateca</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	2
<i>Epectinaspis mexicana</i>	3	0	1,2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0,2	1	0	0	1
<i>Anomala carlsoni</i>	3	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	3	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Mimela rugatipennis</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
<i>M. testaceipes</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
<i>Nayarita viridimota</i>	3	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2
<i>Phyllopertha horticola</i>	2	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1



<i>Anomala carlsoni</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Mimela rugatipennis</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	2	0	1
<i>Mimela testaceipes</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	2	2	2	0	0	2	2	0	0	2	2
<i>Nayarita viridimota</i>	0	1	0	2	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	2	2	0	0	0	2	2	0	0	1	
<i>Phyllopertha horticola</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	2	
<i>Popillia japonica</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	
<i>Strigoderma arboricola</i>	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	1	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	2	
<i>S. vestita</i>	1	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	2	2	0	0	2	2	0	0	0	1	
<i>Yaaxkamukia ephemera</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	2	0	0	1	
<i>Cyclocephala concolor</i>	0	0	0	-	0	2	0	1	0	1	1	1	0	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	
<i>Platycoclia humeralis</i>	0	0	1	-	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	2	0	0	0	
<i>Pelidnota centroamericana</i>	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	2	1	0	2	2	1	0	0	2	
41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60						
<i>Anisoplia floricola</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	
<i>Anomala antiqwa</i>	0	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	
<i>A. ausonia</i>	0	0	0	2	1	1	0	3	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	2	
<i>A. capito</i>	0	1	-	2	-	1	0	1	0	1	0	0	-	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	
<i>A. cincta</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	
<i>A. clypealis</i>	0	0	1	1	1	2	1	0	3	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	
<i>A. cupricollis</i>	0	0	1	2	1	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	2	
<i>A. discoidalis</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1,2	1	1	0	1,2	
<i>A. edentula</i>	0	0	0	1	1	1	0	3	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	2	
<i>A. esakii</i>	0	0	1	2	0	1	0	3	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	2	
<i>A. eucoma</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	
<i>A. foraminosa</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	2	
<i>A. hystriionella</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>A. inconstans</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0,1	2	1	0	0	1	2	
<i>A. marginicollis</i>	0,1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	2	
<i>A. oreas</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	
<i>A. parvula</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	
<i>A. solida</i>	0	0	1	2	0	1	0	3	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	2	
<i>A. sticticoptera</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	0	1	2	
<i>A. tenera</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>A. terroni</i>	1	0	1	2	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	
<i>A. tibialis</i>	0	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	
<i>A. variolosa</i>	1	0	1	1	0	0	0	3	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	2	
<i>A. violacea</i>	1	0	1	1	0	0	1	3	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>A. xantholea</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1,2	
<i>Blitopertha orientalis</i>	1	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
<i>Calli-hinus metallescens</i>	0	0	1	1	0	1	0	3	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	2	











	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145
<i>Anisoplia floricola</i>	1	2	1	0	1	0	0	2	2	2	1	3	3	1	1
<i>Anomala antiqua</i>	2	2	2	0	1	0	1	2	1	1	1	2	?	2	2
<i>A. ausonia</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	2	2	3	3
<i>A. capito</i>	2	2	2	0	0	0	1	2	1	2	1	3	3	1	1
<i>A. cincta</i>	2	2	2	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	3	2
<i>A. clypealis</i>	1	1	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	2	2
<i>A. cupricollis</i>	1	2	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	3	3
<i>A. discoidalis</i>	1	1	2	0	1	0	1	0	2	0	1	1	1	3	2
<i>A. edentula</i>	1	1	0,1	0	0	1	0	2	1	1	1	2	2	2	2
<i>A. esakii</i>	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	1	2	2	3	2
<i>A. eucoma</i>	2	2	2	0	0	0	1	1	2	0	0	2	1	3	3
<i>A. foraminosa</i>	2	2	1	0	0	0	1	?	2	0	0	1	1	3	3
<i>A. hystrionella</i>	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	0,1	1	1	3	2
<i>A. inconstans</i>	2	2	2	0	1	0	1	2	1	0	0	1,2	1	3	3
<i>A. marginicollis</i>	2	2	1	0	1	0	1	2	2	0	0	1	1	3	3
<i>A. oreas</i>	2	2	2	0	1	0	1	2	1	1	0	1	2	2,3	3
<i>A. parvula</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	2	0	2	2
<i>A. solida</i>	1	2	1	0	1	0	1	1	1	0	1	2	2	3	2
<i>A. stictoptera</i>	1	2	1	0	0	0	1	2	2	0	1	2	2	3	2
<i>A. tenera</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	2	1	1	2	2	2	3
<i>A. terroni</i>	2	2	1	0	0	0	1	2	1	1	0	2	2	3	3
<i>A. tibialis</i>	1	1	2	0	0	0	1	2	1	1	0	2	?	3	3
<i>A. variolosa</i>	2	2	2	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	3	3
<i>A. violacea</i>	2	2	2	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	3	3
<i>A. xantholea</i>	1	1,2	2	0	1	0	1	2	2	0	0	1	1	3	2
<i>Blitopertha orientalis</i>	1	1	1	0	0	0	1	2	2	1	1	2	2	3	2
<i>Callirhinus metallescens</i>	1	1	1	0	1	0	0	2	2	1	1	2	2	2	2
<i>Callistethus auronitens</i>	1	1	2	0	0	0	1	2	1	0	1	2	2	3	3
<i>C. pyropygus</i>	1	1	1	0	0	0	1	2	2	0	0	1	1	3	3
<i>C. tumidicauda</i>	1	1	2	0	0	0	1	2	1	1	1	2	1	2	3
<i>C. viduus</i>	1	1	2	1	-	-	0	2	1	2	1	2	2	2	2
<i>Dilopochila miahualteca</i>	1	1	2	0	1	0	0	2	1	1	1	3	2	2	2
<i>Epectinaspis mexicana</i>	1	0	1	1	-	-	0	2	2	1	1	2	1,2	2	2
<i>A. carlsoni</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	2	2	1	2	2	1	2
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	2	-	1	2	2	2	2
<i>Mimela rugatipennis</i>	1	1	1	0	0	0	0	2	2	0,1	-	4	4	0	0
<i>M. testaceipes</i>	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0	?	2	4	3	0
<i>Nayarita viridinota</i>	1	0	1	1	0	0	?	?	2	0	?	?	3	?	?
<i>Phyllopertha horticola</i>	1	0	2	0	0	0	0	2	2	1	1	2	2	2	2
<i>Popillia japonica</i>	1	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	2	2	2	2
<i>Strigoderma arboricola</i>	1	0	2	0	1	0	0	2	2	1	1	2	2	2	2



<i>Mimela rugatipennis</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>M. testaceipes</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2			
<i>Nayarita viridinota</i>	1	?	?	0	1	1	1	1	?	0	?	0	?	?	0	0				
<i>Phyllopertha horticola</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	?	1	?	1	?	1	?	0				
<i>Popillia japonica</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	?	1	?	1	?	1	?				
<i>Strigoderma arboricola</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0				
<i>S. vestita</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0				
<i>Yaaxkamukia ephemera</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?				
<i>Cyclocephala concolor</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Platycoelia humeralis</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Pelidnota centroamericana</i>	0	0	1	0	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1				

<i>Anisoplia floricola</i>	-	1	2	3	1	1	0	1	1	1	2	1	0	?	1					
<i>Anomala antiqva</i>	-	0	0	1	2	1	0	0	-	0	0	0	1	1	0					
<i>A. ausonia</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. capito</i>	0,1	1	0,1	0	1	1	1	1	0	0	0	0,1	1	1	0					
<i>A. cincta</i>	0	1	0	0,1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. clypealis</i>	0	0	0	1	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. cupricollis</i>	-	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. discoidalis</i>	0	1	0	1	2	1,2	0	1	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. edentula</i>	0	1	2	2,3	1	0	1	0	-	0	0	1	1	1	0					
<i>A. esakii</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. eucoma</i>	0	0,1	0	0,1	1	1	0	1,2	1	0	0	1	1	1	0					
<i>A. foraminosa</i>	-	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0					
<i>A. hystriionella</i>	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0					
<i>A. inconstans</i>	-	0	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0					
<i>A. marginicollis</i>	-	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0					
<i>A. oreas</i>	0	1	2	1	2	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0					
<i>A. parvula</i>	-	0	1	1,2	1	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0					
<i>A. solida</i>	1	0	1	1,2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	?	0					
<i>A. sticticoptera</i>	-	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	0	1	1	0					
<i>A. tenera</i>	0	1	0	0	1	1	0	2	1	1	1	1	1	1	0					
<i>A. terroni</i>	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0					
<i>A. tibialis</i>	0	1	0	0	2	1	0	0	-	0	1	0	1	1	0					
<i>A. variolosa</i>	0	1	0	2	2	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0					
<i>A. violacea</i>	0	1	0	0,1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0					
<i>A. xantholea</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0					
<i>Blitopertha orientalis</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0					
<i>Callirhinus metallescens</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	-	1	2	0	0	1	0					
<i>Callistethus auronitens</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	1	0					
<i>C. pyropygus</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1					



<i>A. violacea</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>A. xantholea</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Blitopertha orientalis</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Callirhinus metallescens</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	1	2	1	0	0
<i>Callistethus auronitens</i>	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>C. pyropygus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	3	0	0
<i>C. tumidicauda</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>C. viduus</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Dilopochila miahuatleca</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	3	1	1	3	1	1	0	0
<i>Epectinaspis mexicana</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	2	1	0	0	0
<i>Anomala carlsoni</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Mimela rugatipennis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>M. testaceipes</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Nayarita viridinota</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Phyllopertha horticola</i>	0	0,1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	1	1	2	1	0	0
<i>Popillia japonica</i>	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	2	1	0	0	0
<i>Strigoderma arboricola</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	2	0	2	1	0	2	1	0	0
<i>S. vestita</i>	0	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	1	3	1	0	3	1	0	0
<i>Yaaxkamukia ephemera</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	2,3	0	2	2,3	0	0	0
<i>Cyclocephala concolor</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Platycoelea humeralis</i>	1	0	1	1	1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Pelidnota centroamericana</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Anisoplia floricola</i>	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	4	3,4	0	4	3,4	0	0	0
<i>Anomala antiqua</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	0	1	2	0	2,4	1	0	2,4	1	0	0
<i>A. ausonia</i>	0	1	3	0	1	1	1	0	1	3	0	1	3	0	1	4	1	0	4	1	0	0
<i>A. capito</i>	1	0	1,3	2	0	0	1	1	1	3	0	2	3	0	2	3,4	0	2	3,4	0	0	0
<i>A. cincta</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	1	3	1	2	3	1	2	3,4	1	2	3,4	1	0	0
<i>A. clypealis</i>	1	?	2,3	?	0	0	1	1	1	2,3	1	2	2,3	1	2	4,5	1	2	4,5	1	0	0
<i>A. cupricollis</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	3	0	3	0	2	4,5	0	2	4,5	0	0	0
<i>A. discoidalis</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	0	3	0,1	2	0,1	2	4	0	0	2	4	0	0	0
<i>A. edentula</i>	0	1	2,3	0	0,1	1	1	1	1	1,3	2	1	1,3	2	1	4	1	2	4	1	0	0
<i>A. esakii</i>	0	1	3	0	1	1	1	1	1	3	0	1	3	0	1	4	1	4	4	1	0	0
<i>A. eucoma</i>	0	0	3	1	0	0	1	1	1	3	0,1	4	3	0,1	4	4,5	1	4	4,5	1	1	1
<i>A. foraminosa</i>	0	?	2,3	?	0	0	1	0	1	1	1	3	1	1	4,5	0	4	4,5	0	0	0	0
<i>A. hystriionella</i>	1	0	2	2	0	0	1	1	1	3	0	4	3	1	5	0	4	5	0	0	0	0
<i>A. inconstans</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	3	0,1	2	3	0,1	3,4	1	2	3,4	1	0	0	0
<i>A. marginicollis</i>	0	0	3	0	0	0	1	1	1	3	0	1,2	3	0	4,5	0	0	4,5	0	0	0	0
<i>A. oreas</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0,1	3	2,3	1	3	2,3	1	0	0
<i>A. parvula</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2,3	1	2	1	1	2,3	1	2	2,3	1	0	0	0

<i>A. solida</i>	0	1	3	0	1	1	1	1	0	1	3	0,1	4	3,4	1	0
<i>A. sticticoptera</i>	0	1	3	1	1	0	1	0	1	0	3	0	4	4,5	0	0
<i>A. tenera</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	2,3	2	2	2	2	2	1	0
<i>A. terroni</i>	1	1	3	0	-	0	1	1	0	1	0,1	2	2	2,3	1	0
<i>A. tibialis</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	3	0	0	2	2	1	0
<i>A. variolosa</i>	1	0	1,2	1	0	0	1	1	1	3	0	2	4,5	1	0	0
<i>A. violacea</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	3	0	0,2	4	0	0	0
<i>A. xantholea</i>	1	0	1	2	1	1	1	0	0	3	0	2	4	0	0	0
<i>Bliopertha orientalis</i>	0	1	2	0	1	1	1	0	2,3	0	2	3	1	0	0	0
<i>Callirhinus metallescens</i>	0	0	3	2	0	0	1	0	1	2	4	3,4	0	0	0	0
<i>Callistethus auronitens</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	3	1	4	0	1	1	1
<i>C. pyropygus</i>	0	0	3	2	0	0	1	1	3	0	4	4	0	1	1	1
<i>C. tumidicauda</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1
<i>C. viduus</i>	0	0	1,3	1	1	0	1	1	1	3	2	2	4	1	0	0
<i>Dilopochila miahualleca</i>	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	2	4	2	1	0
<i>Epectinaspis mexicana</i>	0	1	2	0	1	0	1	1	1	3	2	4	3,4	1	0	0
<i>Anomala carlsoni</i>	0	1	2	0	1	0	1	1	?	2	2	2	3	1	0	0
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	0	2	2	2	2	1	0	0
<i>Mimela rugatipennis</i>	0	1	1	0	-	1	1	1	0	3	0,1	2	2,4	0	0	0
<i>M. testaceipes</i>	0	1	1,2	0	-	1	1	1	0	2,3	0,1	0	2,3,4	0	0	0
<i>Nayarita viridinota</i>	0	?	1	2	1	0	0	0	0	2	0,1	3	1	0	0	0
<i>Phyllopertha horticola</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	0	2,3	1	4	3	1	1	1
<i>Popillia japonica</i>	1	0	3	2	0	0	1	0	0,1	1	2	3	2,4	0	0	0
<i>Strigoderma arboricola</i>	0	0	2,3	0	1	0	1	0	0	3	2	4	4	0	0	0
<i>S. vestita</i>	0	0	1,2	2	1	0	1	0	1	2	2	4	3	0	0	0
<i>Yaaxkamukia ephemera</i>	0	1	3	0	-	0	2	1	1	3	0,1	4	4,5	1	1	1
<i>Cyclocephala concolor</i>	1	1	1	0	1	2	1	0	1	2	2	4	3	0	0	0
<i>Platycœlia humeralis</i>	1	0	0	0	1	2	1	1	0	0	2	4	1	1	1	0
<i>Pelidnota centroamericana</i>	0	1	1	0	1	2	1	1	1	2,3	2	2	2,4	1	0	0
<i>Anisoplia floricola</i>	1	0	2	1	2	2	0	-	-	-	-	-	-	2	2	0
<i>Anomala antiqua</i>	1	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>A. ausonia</i>	1	0	1	1	1	2	0	2	1	0	0	0	2	1	1	0
<i>A. capito</i>	1	0	0	0	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>A. cincta</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,1
<i>A. clypealis</i>	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>A. cupricollis</i>	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>A. discoidalis</i>	1	0	?	0	2	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>A. edentula</i>	0	0	0	2	3	2	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>A. esakii</i>	0	0	0	2	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>A. eucoma</i>	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0

206 207 208 209 210 211 212 213 214 215 216 217 218 219 220



<i>A. chypealis</i>	0	0	?	?	?	0
<i>A. cupricollis</i>	0	0	1	1	1	1
<i>A. discoidalis</i>	0	0	1	1	1	1
<i>A. edentula</i>	0	0	1	1	1	1
<i>A. esakii</i>	0	0	1	?	?	1
<i>A. eucoma</i>	0	0	?	?	?	1
<i>A. foraminosa</i>	0	0	?	?	?	1
<i>A. hystrionella</i>	1	0,1	1	1	1	1
<i>A. inconstans</i>	1	0,1	1	1	1	1
<i>A. marginicollis</i>	0	0	1	1	1	1
<i>A. oreas</i>	1	0	0	1	1	1
<i>A. parvula</i>	1	0	1	1	1	1
<i>A. solida</i>	0	0	?	?	?	1
<i>A. sticticoptera</i>	0	0	?	?	?	1
<i>A. tenera</i>	-	0	?	?	?	1
<i>A. terroni</i>	0	0	1	1	1	1
<i>A. tibialis</i>	1	1	1	1	1	1
<i>A. variolosa</i>	0	-	?	?	?	1
<i>A. violacea</i>	0	0	?	?	?	1
<i>A. xantholea</i>	1	0	1	1	1	1
<i>Blitopertha orientalis</i>	0	0	?	?	?	1
<i>Callirhinus metallescens</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Callistethus auronitens</i>	0	0	1	1	1	1
<i>C. pyropygus</i>	0	0	1	1	1	1
<i>C. tumidicauda</i>	0	0	1	1	1	1
<i>C. viduus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Dilopochila miahuatleca</i>	1	0	?	?	?	0
<i>Epectinaspis mexicana</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Anomala carlsoni</i>	1	0	?	?	?	0
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	1	?	?	?	?	0
<i>Mimela rugatipennis</i>	0	1	?	?	?	1
<i>M. testaceipes</i>	0	0	0	1	1	1
<i>Nayarita viridimota</i>	0	0	?	-	-	1
<i>Phyllopertha horticola</i>	1	0	?	?	?	1
<i>Popillia japonica</i>	1	0	?	?	?	1
<i>Strigoderma arboricola</i>	1	0	0	0	0	1
<i>S. vestita</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Yaaxkamukia ephemera</i>	0	-	?	?	?	1
<i>Cyclocephala concolor</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Playcoelia humeralis</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Pelidnota centroamericana</i>	1	0	1	0	0	1