



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA DEL
ESCARABAJO DEL CIPRÉS *Phloeosinus baumanni*
(Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

**PRESENTA:
SANTOS NERIA TONATIUH**

**DIRECTOR DE TESIS
Dr. ARMENDÁRIZ TOLEDANO FRANCISCO**

**MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
Dr. JIMÉNEZ SÁNCHEZ ESTEBAN
Biol. MENDOZA ESTRADA ANGÉLICA
Mtra. MUÑOZ VIVEROS ANA LILIA
Mtra. CERVANTES ESPINOZA MONTSERRAT**



Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, México.
2023.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

A el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IA201720, IA203122, y a el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), Ciencia de Frontera (139030), que con su apoyo fue posible este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y el Instituto de Biología, por recibirme en sus aulas y compartir su conocimiento, indispensables en mi formación como profesionista y persona.

Al Dr. David Cibrián Tovar, División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Al Ing. Oscar Trejo Ramírez, jefe de Departamento de Laboratorio de Análisis y Referencia en Sanidad Forestal, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Al M. en C. Luis Javier Víctor Rosas, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (IPN), por su apoyo, en el préstamo de ejemplares y colecciones.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, Laboratorio de Microscopía Electrónica, Laboratorio Nacional para el estudio de la Biodiversidad, por su apoyo y paciencia en la obtención de fotografías.

Al Dr. Francisco Armendáriz Toledano, por haber creído y confiado en mí, además de haberme otorgado la oportunidad de ser su alumno y ayudarme en la culminación de mi formación.

Al Dr. Jiménez Sánchez Esteban, la Biol. Mendoza Estrada Angélica, la Mtra. Muñoz Viveros Ana Lilia y la Mtra. Cervantes Espinoza Montserrat, mis sinodales, quienes, con su apoyo y tutela, me guiaron.

A mi familia, quienes siempre me apoyaron económica y emocionalmente, me tuvieron paciencia y estuvieron conmigo en mis mejores y peores momentos.

A mis amigos y compañeros, quienes siempre hicieron ameno el camino con sus risas y compañía.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
MATERIALES Y MÉTODOS	6
MUESTRAS.	6
CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA.	7
CARACTERES CONTINUOS.	8
CARACTERES DISCONTINUOS.	9
CARACTERES CUALITATIVOS.	10
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.	12
ANÁLISIS UNIVARIADOS	12
ANÁLISIS MULTIVARIADO.	12
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	13
POSICIONAMIENTO DE LANDMARKS	13
ANÁLISIS DE LA FORMA	15
RESULTADOS	16
ANÁLISIS UNIVARIADOS DE CARACTERES	16
ANÁLISIS MULTIVARIADO	24
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	32
DISCUSIÓN	40
DIMORFISMO SEXUAL.	40
ANÁLISIS DE CARACTERES	43
ANÁLISIS MULTIVARIADO	44
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA.	45
CONCLUSIONES	46
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

Resumen

De las nueve especies de *Phloeosinus* (Coleoptera: Scolytinae) presentes en México, se considera a *Phloeosinus baumanni* Hopkins como una de las tres especies de importancia económica debido a su incidencia en el ciprés blanco (*Hesperocyparis lusitanica*). A pesar de su relevancia, presenta un déficit de estudios taxonómicos, un sesgo en el muestreo que soporte su distribución y problemas en el reconocimiento entre especies hermanas. Por esta razón, el presente trabajo de investigación tuvo como objetivos analizar la variación morfológica de 21 sitios de colecta, para evaluar la utilidad de los caracteres propuestos y plantear nuevos atributos, y el análisis de la forma del pronoto y élitros mediante morfometría geométrica, además de examinar la posible existencia de especies no descritas.

Los resultados demostraron que 8 de los 12 los caracteres diagnósticos originales propuestos son útiles en el reconocimiento de *P. baumanni*. Además de que, se recuperaron fenotipos definidos por

discontinuidades en la variación morfológica, correspondientes a las poblaciones de Michoacán, Puebla y Nuevo León. Estas diferencias mostraron que la segregación depende del sexo y la localidad examinada. Los análisis de la forma, no mostraron diferencias significativas. Se sugiere el uso de distintas aproximaciones y técnicas en futuros estudios para el esclarecimiento de las posibles entidades taxonómicas presentes en el intervalo de distribución de *P. baumanni*.

Palabras clave: *caracteres diagnósticos, Phloeosinus baumanni, análisis multivariados, morfometría geométrica.*

Introducción

Habitualmente, se conocen como escarabajos descortezadores al grupo de coleópteros pertenecientes a la subfamilia Scolytinae (escolitinos) cuya diversidad cuantifica aproximadamente 6,000 especies, constituyéndose en una de las subfamilias con mayor diversidad en todo el mundo (Wood, 1982, 1986, 1992; Kirkendall et al., 2015). En Norte y Centroamérica habitan 1,430 especies (Wood, 1982) y en México se han descrito 870 (Knízek y Beaver, 2007; Atkinson et al., 2012; Pérez-De la Cruz et al., 2016). A diferencia del resto de la familia Curculionidae, los escolitinos poseen un rostro reducido, así como otras adaptaciones para una vida que transcurre mayormente dentro de los diversos tejidos de los principales grupos de plantas con semilla (Raffa y Berryman, 1983; Atkinson et al., 2015; Kirkendall et al., 2015; Raffa et al., 2015).

La mayoría de las especies pertenecientes a la subfamilia Scolytinae efectúan su ciclo de vida en estrecha dependencia con las plantas leñosas ya que se establecen en árboles viejos, enfermos, moribundos y/o lesionados, creando sistemas de galerías dentro de los distintos tejidos y órganos vegetales (tallos, semillas, xilema, floema, etc.), para su alimentación, reproducción y posterior desarrollo de su progenie (Wood, 1982, 1986; Raffa et al., 2015; Kirkendall et al., 2015). La relación entre escolitinos y hospederos ha permitido que se puedan distinguir gremios con un impacto amplio en la sucesión ecológica, desde saprófagos tempranos y tardíos hasta depredadores facultativos y parásitos (Lindgren y Raffa, 2013; Raffa et al., 2015). La mayoría de los escarabajos descortezadores son saprófagos al participar en la descomposición de la madera, sin embargo, aquellas especies consideradas depredadoras facultativas se agregan en grandes cantidades sobre árboles sanos o previamente estresados, ocasionando su muerte por daño directo o por transmisión de diferentes patógenos como hongos que pueden ser simbioses de los mismos escarabajos (Raffa y Berryman, 1983; Berryman et al., 1985; Raffa et al., 2015). Debido a estas interacciones, los escolitinos desempeñan una función ecológica muy importante dentro de las comunidades forestales favoreciendo el reciclaje de nutrientes y actuando como arquitectos del paisaje

(Wood, 1982, Atkinson et al., 1986; Weslien, 1992, Romero et al., 1997; Atkinson, 2012; Lindgren y Raffa, 2013; Raffa et al., 2015).

En México, menos de 30 especies de escolitinos son capaces de matar árboles sanos, en su mayoría, pero no limitados, a los géneros *Dendroctonus* Erichson (1836) e *Ips* De Géer (1775) (Cibrián-Tovar et al., 1995; Salinas-Moreno et al., 2004; Fonseca-González et al., 2008; Del-Val y Sáenz-Romero, 2017). Su comportamiento agresivo puede causar considerables impactos ecológicos y económicos a diferentes escalas, que van desde pequeñas zonas, hasta afectaciones regionales en bosques naturales y plantaciones forestales. Debido a esto son considerados de importancia económica (Romero et al., 1997; Pérez-Silva et al., 2015; Fettig, 2016; Pérez-De la cruz et al., 2016). De acuerdo a la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2017), las especies de escolitinos consideradas agresivas, constituyen el segundo agente de mayor disturbio en bosques templados, solo después de los incendios forestales, debido a la magnitud de superficie y la cantidad de arbolado afectado sobre todo en monocultivos involucrados en actividades económicas (Del-Val y Sáenz-Romero, 2017; NOM-019, 2017). Pese a la relevancia de estos escolitinos, el conocimiento de aspectos básicos referentes a su taxonomía en algunos géneros, es somero. Tal es el caso de *Phloeosinus*.

El género *Phloeosinus* Chapuis (1869) se distribuye en la región holártica, así como en algunas zonas del Pacífico e incluyen 80 especies descritas, de las cuales 66 son taxonómicamente válidas (Blackman, 1942; Wood, 1986, 1992; Faccoli y Sidoti, 2013; Kirkendall et al., 2015; Cervantes-Espinoza et al., 2022). En México, se reportan nueve especies (Atkinson y Equihua, 1985; Romero et al., 1997; Atkinson et al., 2015), de las cuales se consideran de importancia económica a: *Phloeosinus baumanni* Hopkins (1905), *Phloeosinus serratus* LeConte (1868) y *Phloeosinus tacubayae* Hopkins (1905) (SEMARNAT, 2017). Pueden ocasionar la muerte de árboles sanos o estresados en áreas naturales y urbanas. Por esta razón, se les considera plagas forestales (Blackman, 1942; Wood, 1982; Atkinson et al., 1986; Knízek y Beaver, 2007). A pesar de la relevancia de estos descortezadores, existe un gran déficit de estudios taxonómicos, así como registros escasos y esporádicos de muestreos que soporten su distribución natural. También, se desconoce la preferencia de hábitat o huésped, así como la magnitud del impacto ecológico que provocan en comunidades forestales (Wood, 1982; Atkinson y Equihua, 1985, 1986; Atkinson et al., 1986; Romero et al., 1997; Atkinson, 2012). Entre las especies del género descritas, *P. baumanni*, cuenta con varios registros de colecta en el país (Atkinson, 2022). Se distribuye desde el sureste de Arizona, USA (1968), hasta El Salvador (1979) y se ha reportado en los estados de: Nuevo León, Aguascalientes, Puebla, Hidalgo, Morelos, Tlaxcala, Estado de México, CDMX y Guerrero (Atkinson, 2022). La descripción e identificación de este taxón se basa en caracteres morfológicos externos, principalmente, de la cabeza y

del declive elitral tanto en machos como en hembras; así como de información biológica, particularmente, la especie de huésped en la que se colecta el ciprés mexicano, *Hesperocyparis lusitanica* (Mill.) Bartel, 1768(=*Cupressus lusitanica* Mill, 1768), ha sido utilizada como un criterio para su identificación (Blackman, 1942; Wood, 1982; Cervantes-Espinoza et al., 2022).

A pesar de que estos caracteres permiten un reconocimiento relativamente sencillo de la especie, en la práctica, existen dificultades tales como; *P. baumanni* mantiene una gran similitud morfológica con otras especies congénéricas como *Phloeosinus cupressi* Hopkins (1903) y *Phloeosinus variolatus* Bruck (1931), especies que poseen un patrón escultural en el declive elitral y especificidad de huéspedes muy similar a *P. baumanni* (Hopkins, 1905; Blackman, 1942; Wood, 1982). Además, la variación de sus caracteres morfológicos externos no se ha valorado más allá de una descripción morfológica inicial, ni en un contexto geográfico (Hopkins, 1905; Lanier et al., 1988; Pajares y Lanier, 1990). Todas estas circunstancias en combinación, han dificultado la posibilidad de una identificación concisa de los especímenes y han planteado dudas sobre la situación taxonómica de algunas de sus poblaciones planteando la hipótesis de la presencia de taxones no descritos dentro de esta especie. Actualmente, se han aclarado problemas taxonómicos semejantes en otros grupos de descortezadores a través de la integración de diferentes herramientas y técnicas de análisis de variación intraespecífica, como son: el análisis multivariado de múltiples caracteres morfológicos, el estudio de la variación de la forma de diferentes estructuras mediante morfometría geométrica, la inclusión de diferentes técnicas para la observación de estructuras morfológicas, la determinación de cariotipos, así como el estudio de las relaciones filogenéticas con secuencias de DNA mitocondrial (Lanier et al., 1988; Pajares y Lanier, 1990; Ruíz et al., 2009; Armendáriz-Toledano et al., 2014).

Debido a esto, el objetivo de este trabajo es analizar la variación morfológica de *P. baumanni*, en un contexto geográfico para evaluar la utilidad de los atributos propuestos para su reconocimiento y estudiar nuevos que faciliten este propósito, además de analizar la existencia de entidades taxonómicas. Para ello se estudian 40 caracteres morfológicos externos y sus relaciones, mediante análisis multivariados; así como la forma de estructuras específicas a través de la morfometría geométrica. Se espera que el análisis integral del fenotipo, en un contexto geográfico, permita determinar la existencia de entidades taxonómicas nuevas potenciales dentro de este taxón.

Materiales y Métodos

Muestras. Se analizaron un total de 268 adultos (135 ♀ y 133 ♂) procedentes de 21 sitios de colecta entre México y Guatemala (Tabla 1). Los escarabajos se colectaron directamente de árboles infestados y a partir

de especímenes depositados en cinco colecciones entomológicas: la Colección Nacional de Insectos del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (CEBAJ-INIFAP); la Colección Nacional de Referencia de Insectos de Importancia Forestal y Cuarentenaria de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (LARSF-SEMARNAT); la Colección de Insectos de importancia forestal de la Universidad Autónoma de Chapingo; la Colección Entomológica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca del Instituto Politécnico Nacional (CIIDIR); la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional (ENCB). Los registros del huésped *Cupressus lusitanica*, ahora son considerados como *Hesperocyparis lusitanica*, debido a nuevas evidencias morfológicas y moleculares que incluyen a todas las especies nativas de América de *Cupressus* L., en *Hesperocyparis* Bartel & R.A. Price (Adams et al., 2009; Terry et al., 2012, 2016). El sexado de los especímenes se realizó con base en las claves de Wood (1982). Cada ejemplar fue considerado como una unidad taxonómica operativa (OTU, por sus siglas en inglés).

Tabla 1. Localidad, coordenadas y hospedero de los 21 sitios de colecta de *P. baumanni* estudiadas.

País	Estado, municipio y localidad		Número de adultos	Latitud	Longitud	Hospedero
México						
	CDMX	Coyoacán C.U.	59	19°18'35.88"	99°10'38.29"	<i>H. lusitanica</i>
	CDMX	Cuauhtémoc Alameda central	23	19°43'44"	99°14'4"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	CDMX	Mag. Contreras C. Pedregal Sn Ang	5	19°19'59.72"	99°12'47.88"	<i>H. lusitanica</i>
	CDMX	Miguel Hidalgo Campo Militar	20	19°25'28.54"	99°11'50.34"	<i>H. lusitanica</i>
	Edo.Mx	Amecameca -	6	19°07'42.29"	98° 46'7.88"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Edo.Mx	Huixquilucan La Herradura	26	19°21'43.79"	99°20'47.40"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Edo.Mx	Iztapalapa Iztapalapa de Coas	16	19°20'31.50"	99°03'11.58"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Edo.Mx	Metepéc Rancho Gpe	1	19°14'46.61"	99°34'47.18"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Edo.Mx	Naucalpan Parque Naucalli	28	19°29'37.80"	99°14'36.57"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Edo.Mx	Nicolas Romero Granjas Esclavo	2	19°36'52.28"	99°17'43.4"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Edo.Mx	Texcoco Sn Luis Huexotla	14	19°28'50.33"	98°51'54.81"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Guerrero	Acapulco El Marqués	2	16°47'42.35"	99°49'11.78"	<i>H. lusitanica</i>
	Guerrero	Leonardo Bravo Ej. Yextla	5	17°39'33.39"	99°40'17.25"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Michoacán	Morelia Bosque Cuauhtémoc	3	19°41'48.4"	101°10'53"	<i>H. lusitanica</i>
	Michoacán	Pátzcuaro Esc. Sec. No. 3	30	19°31'21.29"	101°36'36.6"	<i>H. lusitanica</i>
	Morelos	Cuernavaca Cuernavaca	6	18° 55' 7.29"	99°13'44.57"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
	Morelos	Yecapixtla Xochitlán	1	18°52'50.95"	98°49'07.33'	<i>H. lusitanica</i>
	Nuevo León	Iturbide -	4	24°42'33.22"	99°54'18.33"	<i>H. arizonica</i>
	Puebla	Amecameca Iztaccíhuatl	14	19°10'21.78"	98°38'27.80"	<i>Hesperocyparis</i> sp.
Guatemala						
	Guatemala	Huehuetenango Huehuetenango	2	15°19'16.35"	91°28'12.96"	<i>H. lusitanica</i>
	Guatemala	Sacatepéquez La Cumbre	1	14°35'43.05"	90° 41' 9.69"	<i>H. lusitanica</i>

Caracterización morfológica. Un total de 40 caracteres morfológicos se seleccionaron y evaluaron, correspondientes a la cabeza, pronoto y élitros. De estos 40: 33 caracteres fueron cuantitativos (20 continuos y 13 discontinuos) y siete cualitativos (tres multiestado y cuatro binarios). Los especímenes se examinaron a 40X, mediante un microscopio estereoscópico y se fotografiaron con una cámara de 13 MP en vistas dorsal, lateral y ventral, incluyendo una escala de referencia. Todos los caracteres cuantitativos continuos del cuerpo se obtuvieron mediante el procesamiento de fotografías, el cual consistió en la digitalización de coordenadas cartesianas bidimensionales (landmarks-lm's), basadas en el reconocimiento de sitios potencialmente homólogos reconocibles en las imágenes, los cuales representan las distancias en micras de las estructuras y partes de interés (Fig. 1). Los lm's se digitalizaron con el programa tpsDig2 y las distancias entre pares de lm's se calcularon con el programa PAST ver. 1.95. Adicionalmente, diez individuos (5 ♀ y 5 ♂) fueron estudiados mediante microscopía electrónica de barrido, con un microscopio Hitachi S-2469N, para una mejor observación y refinamiento de los caracteres. La codificación y descripción de cada caracter se presenta a continuación:

Caracteres continuos. (1) Longitud total del cuerpo (**LT**) (Fig. 1a), (2) longitud del pronoto (**LP**) (Fig. 1a), (3) ancho posterior del pronoto (**APP**) (Fig. 1a), (4) ancho anterior del pronoto, (**APA**) (Fig. 1a), (5) longitud de los élitros (**LE**) (Fig. 1a), (6) longitud cabeza-pronoto (**LCP**) (Fig. 1c), (7) longitud del ojo (**LO**) (Fig. 1b), (8) altura de la muesca ocular (**AIM**) (Fig. 1b), (9) ancho de la muesca ocular (**ANM**) (Fig. 1b), (10) ancho inferior del ojo (**ANOB**) (Fig. 1b), (11) ancho superior del ojo (**ANOA**) (Fig. 1b), (12) longitud de la mandíbula (**LM**) (Fig. 1b), (13) ancho lateral del pronoto (**ANP**) (Fig. 1c), (14) longitud lateral de los élitros (**LEL**) (Fig. 1c), (15) longitud de la cabeza (**LC**) (Fig. 1d), (16) ancho del epistoma (**AEP**) (Fig. 1b), (17) distancia entre las muescas oculares (**DOM**) (Fig. 1b), (18) distancia entre las coxas I (**DCI**) (Fig. 1d), (19) distancia entre las coxas II (**DCII**) (Fig. 1d), (20) distancia entre las coxas III (**DCIII**) (Fig. 1d).

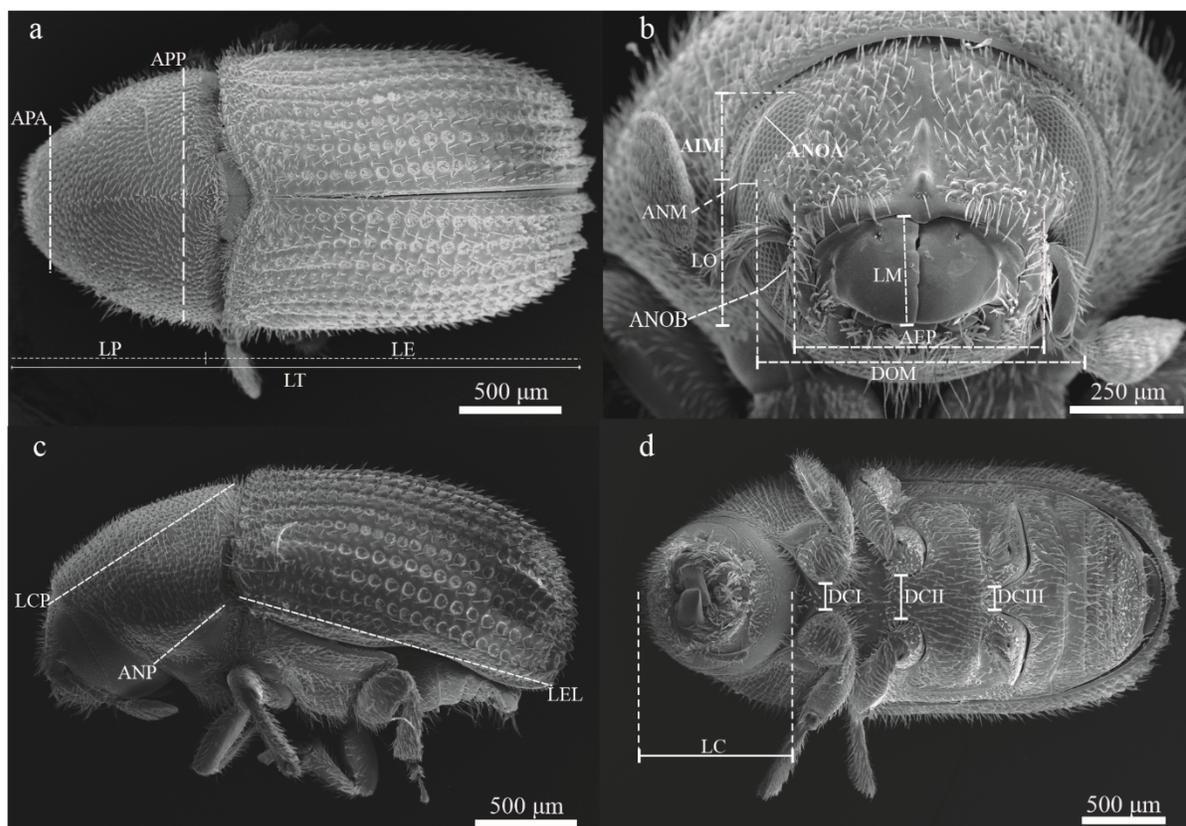


Figura 1. Caracteres cuantitativos continuos evaluados en *Phloeosinus baumanni*: hembra en vista: dorsal (a), frontal (b), lateral (c), ventral (d). **AEP:** ancho del epistoma; **AIM:** altura de la muesca ocular; **ANM:** ancho de la muesca ocular; **ANOA:** ancho superior del ojo; **ANOB:** ancho inferior del ojo; **ANP:** ancho lateral del pronoto; **APA:** ancho anterior del pronoto; **APP:** ancho posterior del pronoto; **DCI:** distancia entre las coxas I; **DCII:** distancia entre las coxas II; **DCIII:** distancia entre las coxas III; **DOM:** distancia entre las muescas oculares; **LC:** longitud de la cabeza; **LCP:** longitud cabeza-pronoto; **LE:** longitud de los élitros; **LEL:** longitud lateral de los élitros; **LM:** longitud de la mandíbula; **LO:** longitud del ojo; **LP:** longitud del pronoto; **LT:** longitud total.

Caracteres discontinuos.

(21) *Número de crenulaciones en el margen del disco elitral (NCDE).* Las crenulaciones son ornamentaciones cuticulares elevadas, aplanadas, con márgenes convexos y cóncavos en su base. El margen anterior del disco elitral, presenta crenulaciones a lo largo de todo el borde. Estas, son más grandes en la zona interna y disminuyen en tamaño conforme se acercan a los bordes laterales (Hopkins, 1905; Blackman, 1943 y Wood, 1982) (Fig. 2a).

(22, 23) *Número de crenulaciones en la interestría III del disco elitral izquierdo y derecho (NCE III izq; NCE III der).* El disco elitral, exhibe crenulaciones en la interestría III, de ambos élitros, son conspicuas en la zona anterior y conforme se acercan a la región posterior, disminuyen de tamaño hasta desaparecer. Para cada élitro, se consideraron el número total de crenulaciones de manera independiente (Fig. 2b).

(24) *Simetría de las crenulaciones en la interestría III del disco elitral (SCE III)*. Diferencia en la cantidad de crenulaciones en la interestría III del disco elitral, entre los élitros izquierdo y derecho.

(25, 26) *Número de crenulaciones en la interestría I del disco elitral izquierdo y derecho (NCE I izq; NCE I der)*. El disco elitral, exhibe crenulaciones en la interestría I, que son conspicuas en la zona anterior y conforme se acercan a la región posterior, disminuyen de tamaño hasta desaparecer (Fig. 2b).

(27) *Simetría de las crenulaciones en la interestría I del disco elitral (SCE I)*. Diferencia en la cantidad de crenulaciones en la interestría I del disco elitral, entre los élitros izquierdo y derecho.

(28, 29) *Número de dientes en la interestría III del declive elitral izquierdo y derecho (NTI III izq; NTI III der)*. Los dientes del declive elitral son el caracter diagnóstico de esta especie. Los dientes o tubérculos, son una protuberancia conspicua de la cutícula (Hopkins, 1905; Blackman, 1943 y Wood, 1982) (Fig. 2e y f).

(30) *Simetría de los dientes en la interestría III del declive elitral (STI III)*. Diferencia en la cantidad de dientes en la interestría III del declive elitral, entre los élitros izquierdo y derecho.

(31, 32) *Número de dientes en la interestría I del declive elitral izquierdo y derecho (NTI I izq; NTI I der)*. Los dientes del declive elitral son el caracter diagnóstico para diferenciar a esta especie (Fig. 2e y f).

(33) *Simetría de los dientes en la interestría I del declive elitral (STI I)*. Diferencia en la cantidad de dientes en la interestría I del declive elitral, entre los élitros izquierdo y derecho.

Caracteres cualitativos.

(34) *Forma de las puntuaciones en el disco elitral (FPE)*. La escultura del disco elitral presenta puntuaciones, estas son depresiones de diámetro y profundidad variable y pueden ser: 1) Irregulares (Fig. 2c) 2) circulares (Fig. 2d) (Hopkins, 1905; Blackman, 1943 y Wood, 1982).

(35) *Disposición de las puntuaciones de las estrías en el declive elitral (FPD)*. El arreglo de las puntuaciones, de las estrías, en el declive elitral, puede presentarse de distintas formas: 1) libres (Fig. 2f), 2) en surco 3) fusionadas (Fig. 2e).

(36) *Escultura de la frente (ECQ)*. La cutícula de la frente exhibe una quilla o carina, que se extiende desde la fóvea hasta el epistoma, esta puede ser: 1) conspicua (Fig. 2g) 2) inconspicua (Fig. 2h) (Hopkins, 1905; Blackman, 1943 y Wood, 1982).

(37) *Densidad de las escamas en el declive (DED)*. En el declive elitral, la densidad de la vestidura es variable, esta puede ser 1) escasa, arreglada en una sola fila de escamas en la interestría II, con espacio entre ellas, (Fig. 2f) 2) abundante, dos o más filas de escamas en la interestría II, con muy poco espacio entre ellas (Fig. 2e) (Hopkins, 1905; Blackman, 1943 y Wood, 1982).

(38) *Color de los apéndices (CDT)*. De acuerdo con Hopkins (1905), los apéndices son de un color negro, Blackman (1942) y Wood (1982), de café a negro, sin embargo, también se ha observado un tono rojizo, en este carácter se codificaron los siguientes estados: 1) negro 2) rojo 3) café.

(39) *Color de los élitros (CDE)*. De acuerdo con Hopkins (1905), los élitros son de un color rojizo, Blackman (1942), de café a negro y Wood (1982), de café a negro y rojizo, se codificaron los siguientes estados: 1) negro, 2) café 3) rojo.

(40) *Color de la cabeza-pronoto (CDC-P)*. De acuerdo con Hopkins (1905), la cabeza y el pronoto son de un color negro, Blackman (1942) y Wood (1982), de café a negro, por lo cual, se codificaron los siguientes estados: 1) negro 2) café.

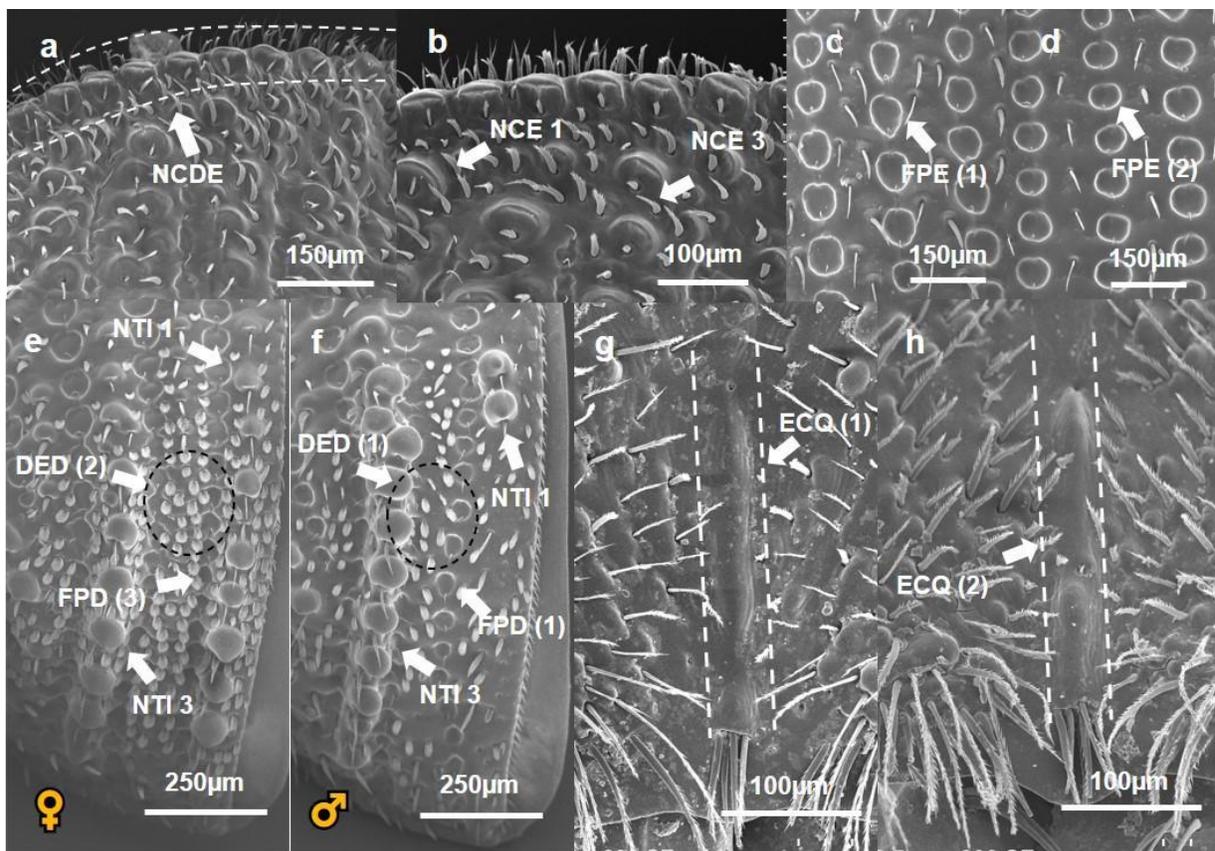


Figura 2. Elementos de la escultura y vestidura de los élitros y la frente: (a, b) borde anterior izquierdo del élitro, (c, d) disco elitral con puntuaciones irregulares y regulares, respectivamente, (e, f) declive elitral con puntuaciones fusionadas-escamas abundantes y puntuaciones libres-escamas escasas, respectivamente, (g, h) frente con quilla conspicua e inconspicua, respectivamente. **DED:** densidad de las escamas en el declive; **FPD:** disposición de las puntuaciones de las estrías en el declive elitral; **ECQ:** escultura de la frente; **FPE:** forma de las puntuaciones en el disco elitral; **NCDE:** número de crenulaciones en el margen del disco; **NCE I (izq, der):** no. de crenulaciones en la interestría I del disco elitral izquierdo y derecho; **NCE III (izq, der):** no. de crenulaciones en la interestría III del disco elitral izquierdo y derecho; **NTI I (izq, der):** no. de dientes en la

interestria I del declive eltral izquierdo y derecho; **NTI III (izq, der)**: no. de dientes en la interestria III del declive eltral izquierdo y derecho.

Análisis estadísticos. Para los caracteres continuos, se evaluó la normalidad de su distribución mediante la prueba de Shapiro-Wilkinson e histogramas de distribución; para cada atributo se calcularon los estadísticos descriptivos (mínimo, máximo, media y desviación estándar). Para los caracteres cualitativos se calcularon los porcentajes presentes en cada estado de carácter.

Análisis univariados. El dimorfismo sexual se evaluó mediante una prueba *t* de *Student* en los atributos cuantitativos con distribución normal y la prueba *U* de *Mann-Whitney* para los caracteres fuera de la normalidad, así como las variables cualitativas (Zar, 2010). La variación geográfica se examinó de manera independiente para cada sexo. Los caracteres cuantitativos se estudiaron mediante un análisis de varianza: ANOVA, para aquellos con una distribución normal y Kruskal-Wallis para aquellos fuera de esta. Aquellas variables que mostraron diferencias significativas entre las localidades, fueron analizadas mediante las pruebas pareadas de: Tukey y Mann-Whitney para los datos paramétricos y no-paramétricos, respectivamente, para determinar las diferencias entre grupos.

Análisis multivariado. Cada ejemplar fue considerado como una unidad taxonómica operativa (OTU, por sus siglas en inglés). Para explorar los patrones multidimensionales de variación de los especímenes entre sexos y localidades geográficas se realizó: Análisis de Componentes Principales (**PCA**, por sus siglas en inglés), Análisis de Coordenadas Principales (**PCoA**) y Análisis Discriminante (**DA**). Los **PCA** se realizaron a partir de una matriz de correlación de los 33 caracteres cuantitativos; en los **PCoA** se usó una matriz de similitud calculada con el índice de Gower a partir de 40 caracteres (33 cuantitativos y siete cualitativos). En los análisis en el que las OTU'S se segregaran de acuerdo a su origen geográfico, se identificaron dichos grupos a los que pertenecían, para después evaluar su consistencia, por medio de **DA**, usando los 20 caracteres continuos y clasificando a las OTU's de acuerdo con los grupos geográficos a los que pertenecen: Guatemala (**Gua**), Guerrero (**Gro**), Michoacán (**Mich**), Morelos (**Mor**), Nuevo León (**NL**), Puebla (**Pue**) y el Valle (**VM**); este último, compuesto por las localidades pertenecientes a la Ciudad de México (4 sitios) y Estado de México (8 sitios). La representación del espacio multidimensional de las OTU's se proyectó de manera pareada usando los primeros tres eigenvectores que son los que contribuyen a explicar el mayor porcentaje de la variación total (Manly, 1994). La variación de los caracteres en conjunto se comparó entre los grupos geográficos, mediante las pruebas: PERMANOVA y prueba pareada Tukey, para los análisis **PCA**, MANOVA para el **DA** y ANOSIM de una vía, para **PCoA**, con un nivel de significancia de $P < 0.05$. Todos los análisis se hicieron empleando el programa PAST ver. 1.95 (Rohlf, 1998; Hammer et al., 2001).

Morfometría Geométrica.

Posicionamiento de Landmarks. Se evaluó la variación de la forma de las siguientes estructuras-vistas: pronoto en vista dorsal (n=265) y lateral (n=266); y élitros en vista dorsal (n=264) y lateral (n=278). Para la captura adecuada de las imágenes todos los especímenes se colocaron en la misma posición, en la respectiva vista correspondiente a cada estructura morfológica. Las fotografías se obtuvieron con una cámara de 13 MP en un microscopio estereoscópico a 40X. A partir de las fotografías, se digitalizaron líneas paralelas segmentadas (“peines”) a manera que cubrieron todos los bordes de las estructuras mediante el software MakeFan. Debido a que se pudieron reconocer pocos puntos homólogos bien definidos que representaran la forma de las estructuras, se usaron lm’s tipo dos (localizados en las curvaturas máximas del margen de las estructuras), además de semilandmarks (slm’s, puntos arbitrarios designados a lo largo de una curvatura), todo esto mediante el software tpsDig 1.40 (Adams et al., 2004). Para realizar la descripción de la variación de la forma en las estructuras estudiadas se utilizó la nomenclatura y regionalización propuesta por Hopkins (1909).

Pronoto: Las configuraciones de forma del pronoto en vista dorsal (**DP**) se definieron por 30 lm’s de los cuales: cuatro son tipo II (1, 7, 16, 25) y 26 slm’s (2-6; 8-15; 17-24; 26-30). Para el posicionamiento de los slm’s se trazaron dos peines, cada uno con 10 líneas equidistantes y perpendiculares. El primer peine constó de una línea recta entre los lm’s 7 y 25, localizados en los ángulos posteriores de ambos lados y el segundo se ubicó entre los lm’s 1 y 16, situados en la sección posterior y anterior de la zona dorsal, respectivamente. Los slm’s fueron colocados en las intersecciones de estas líneas y el margen del pronoto (Fig. 3A). Las configuraciones de forma del pronoto en vista lateral (**LP**) quedaron definidas por 37 lm’s de los cuales: cuatro son tipo II (1, 12, 23, 34) y 33 slm’s (2-11; 13-22; 24-33; 35-37). Se trazaron cuatro peines: tres de ellos con 12 líneas equidistantes perpendiculares y uno con cinco. El primer peine se ubicó entre los lm’s 1 y 12, ubicados en el ángulo posterior del prosternón y en el ángulo posterior, respectivamente. El segundo peine se localizó entre los lm’s 12 y 23 este último, situado en el margen anterior. El tercer peine se colocó entre los lm’s 23 y 34, localizado en el ángulo anterior del prosternon. El cuarto peine de 5 líneas se colocó entre los lm’s 34 y 1. Los slm’s se ubicaron en las intersecciones de estas líneas y el margen del pronoto (Fig. 3B).

Élitros: Las configuraciones de forma de los élitros en vista dorsal (**DE**) quedaron definidas por 47 lm’s de los cuales: tres son tipo II (1, 8, 15) y 44 slm’s (2-7; 9-14; 16-47). Dos peines fueron proyectados con 15 líneas equidistantes y perpendiculares cada uno. El primero se ubicó entre los lm’s 1 y 15, localizados en los ángulos anteriores de las áreas laterales. El segundo peine se situó entre el lm 8, ubicado

en el escutelo y el ápice de los élitros. Los slm's se colocaron en la intersección de las líneas y el margen de los élitros (Fig. 4A). Las configuraciones de forma de los élitros en vista lateral (**LE**) quedaron definidas por 39 lm's de los cuales: dos son tipo II (1, 20) y 37 slm's (2-19; 21-39). Se trazó un único peine con 20 líneas equidistantes perpendiculares el cual se proyectó entre los lm's 1 y 20, ubicados en el ápice del élitro y en el ángulo dorsal, respectivamente. Los slm's se posicionaron en la intersección de las líneas y el margen de los élitros (Fig. 4B).

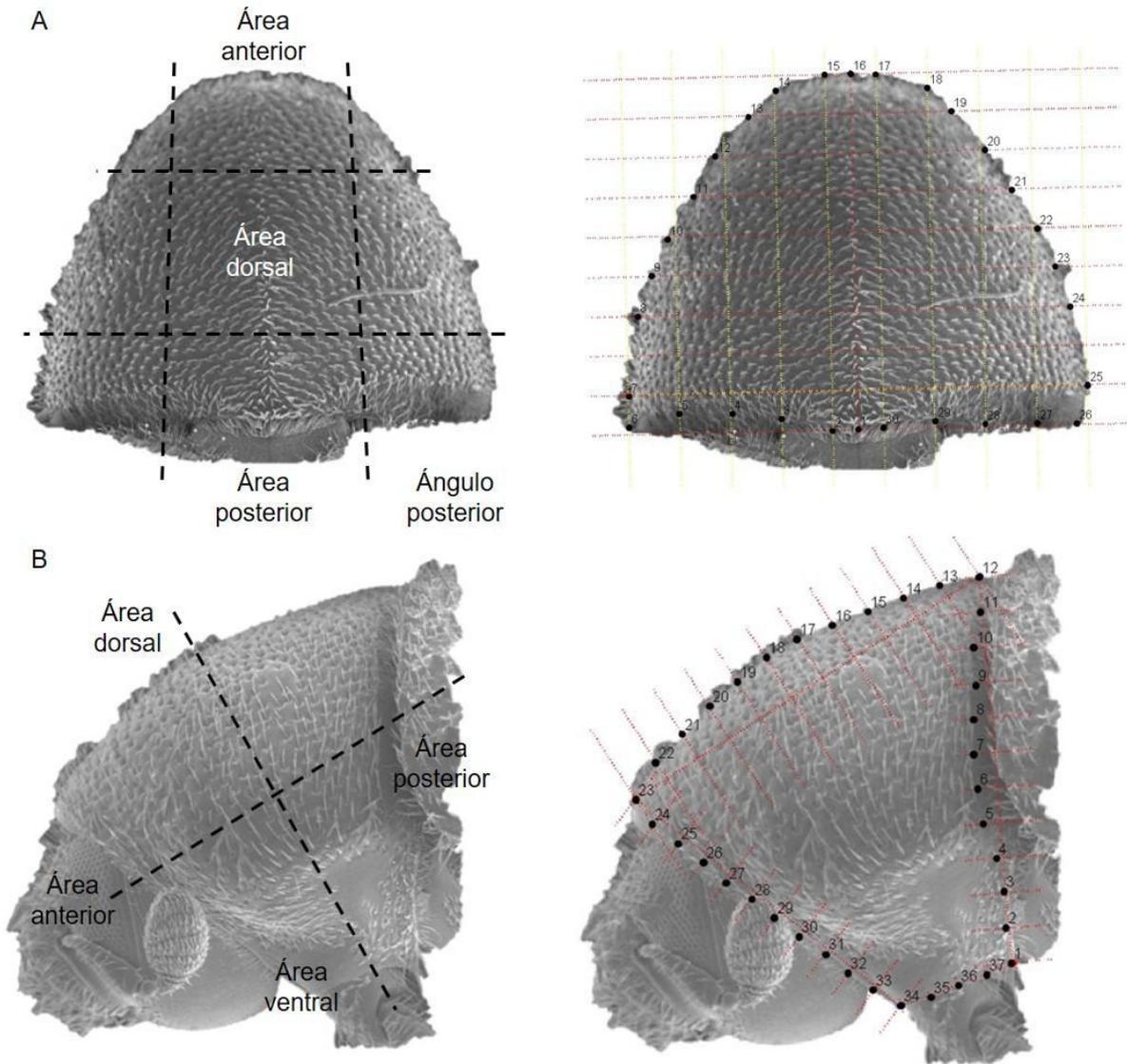


Figura 3. Anatomía, posicionamiento de landmarks, peines y configuración resultante del pronoto. A) Vista dorsal; **DP**. B) Vista lateral; **LP**.

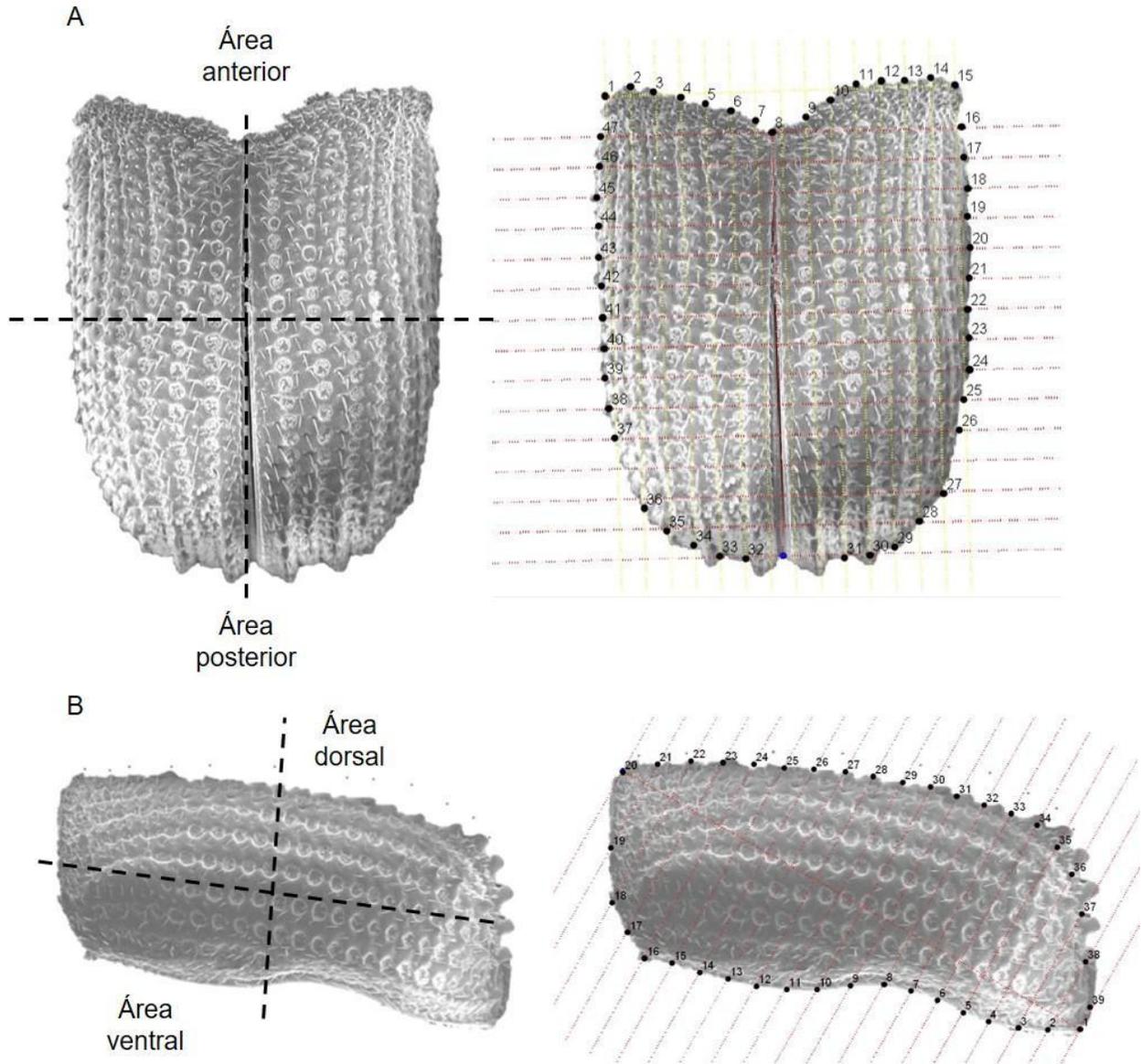


Figura 4. Anatomía, posicionamiento de landmarks, peines y configuración resultante de los élitros. A) Vista dorsal; DE. B) Vista lateral; LE.

Análisis de la forma. Las diferencias en escala y posición de las configuraciones de forma de las estructura-vista estudiadas se eliminó mediante un análisis generalizado de Procrustes (GPA), que produce nuevas configuraciones libres de estos factores (Rohlf y Slice, 1990; Rohlf y Marcus, 1993; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009). Posteriormente, se realizó un análisis de deformaciones relativas o “Relative warp analysis” (RW’s), el cual es un eigenanálisis (PCA) de las covarianzas de las coordenadas de la forma de una configuración de referencia (Procrustes) y se utiliza para describir las principales tendencias en la variación de la forma de las estructuras en las vistas consideradas (Rohlf, 1993; Rohlf y Marcus, 1993; Bookstein, 1996). Para evaluar los patrones multidimensionales de forma de las estructuras

se graficaron los tres primeros componentes de deformación relativa de cada análisis. A partir de esta, se graficaron las formas de las estructuras sobreponiéndolas y se describió la variación posicional de los lm 's para cada estructura-vista, esto mediante gradillas de deformación o “*Thin-plate spline*” (Bookstein, 1989, 1996; Rohlf y Marcus, 1993; Mitteroecker y Gunz, 2009), diferenciando sexo y localidad siguiendo el mismo orden que en el análisis multivariado. A continuación, a partir de los primeros diez **RW**'s se realizó un análisis discriminante (**DA**) para recuperar grupos discretos entre las poblaciones ya establecidas. Para evaluar las diferencias entre sexos y localidades, se realizó un análisis multivariante de la varianza (MANOVA). Todos los análisis multivariados se llevaron a cabo en el software PAST ver. 4.09.

Resultados

Análisis univariados de caracteres.

Las pruebas de t de Student y Man Whitney de los 40 caracteres examinados mostraron diferencias significativas, intersexuales e interpoblacionales. Entre sexos se presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$) en 19 caracteres (8 continuos, 9 discontinuos y 2 cualitativos). En los análisis de variación geográfica (ANOVA / K-W) las poblaciones de hembras y machos mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) en 13 y 10 caracteres, respectivamente (Tablas 2-5). Las pruebas ANOVA soportaron diferencias entre las poblaciones en ambos sexos para los caracteres: **APA**, **DCIII**, **NCDE**, **NCE III der-izq**, **NCE I der-izq**, **NTI I der** y **CDT**. Además, las hembras, exhibieron diferencias en **NTI III izq**, **FPE**, **ECQ** y **CDC-P** y los machos en **CDE**. Las pruebas pareadas (Tukey / M-W) entre localidades en las variables **NCE III der-izq** y **NCE I der-izq**, soportaron diferencias entre **Mich** y todas las demás poblaciones tanto en hembras como machos. En hembras, el número de crenulaciones en la interestría III **der-izq** (**NCE III der-izq**) fue mayor en la localidad de **Mich** (18.76 ± 0.3 ; 18.65 ± 0.55) y menor en **Mor** (13.25 ± 1.7) **izq** y **NL** (13.5 ± 0.5) **der** (Tabla 2; Fig. 5). El número de crenulaciones en la interestría I **der-izq** (**NCE I der-izq**) fue mayor en la población de **Mich** (13.76 ± 0.5 ; 13.29 ± 0.55) y menor en **NL** (5 ± 2 ; 7 ± 1) (Tabla 2; Fig. 5). En el caso de los machos, el número de crenulaciones en la interestría III **der-izq** (**NCE III der-izq**) fue mayor en la localidad de **Mich** (15.94 ± 0.43 ; 15.56 ± 0.68) y menor en **NL** (9 ± 1 ; 9.5 ± 1.5) (Tabla 4; Fig. 6). El número de crenulaciones en la interestría I **der-izq** (**NCE I der-izq**) fue mayor en la población de **Mich** (11.31 ± 0.55 ; 11.31 ± 0.44) y menor en **NL** (4.5 ± 0.5 ; 4.5 ± 0.5) (Tabla 4; Fig. 6). En cuanto a los caracteres cualitativos, las hembras mostraron una mayor cantidad de diferencias significativas en los rasgos, que los machos. Ambos sexos mostraron diferencias en los patrones de coloración del cuerpo (**CDT**^{♀-♂}). Además, las hembras mostraron diferencias en las frecuencias de la ornamentación del disco elitral (**FPE**) y la impresión del rostro (**ECQ**), entre poblaciones (Tabla 3).

Tabla 2. Estadísticos básicos y resultados del ANOVA entre localidades de los caracteres cuantitativos de hembras.

Caracter	Localidades	Media, desviación estándar, min., máx.	Estadístico <i>F/H</i>
Ancho anterior del pronto (APA)	Guerrero	682.69 ± 100.12; (568.28, 882.21)	2.76* _F
	Michoacán	744.39 ± 20.53; (558.74, 881.26)	
	Morelos	676.68 ± 29.68; (623.39, 755.55)	
	Nuevo León	811.68 ± 63.12; (748.56, 874.79)	
	Puebla	653.80 ± 29.35; (520.39, 841.4)	
	Valle	668.50 ± 9.66; (473.42, 923.1)	
Distancia entre las coxas III (DCIII)	Guerrero	411.26 ± 53.31; (333.78, 513.43)	13.21* _H
	Michoacán	528.51 ± 16.63; (427.81, 635.67)	
	Morelos	399.31 ± 41.72; (275.42, 456.8)	
	Nuevo León	422.04 ± 4.28; (417.76, 426.32)	
	Puebla	488.87 ± 12.96; (413.4, 543.24)	
	Valle	492.25 ± 7.83; (206.11, 641.25)	
Número de crenulaciones en el margen del disco (NCDE)	Guerrero	13 ± 0; (13, 13)	28.33** _H
	Michoacán	13.71 ± 0.24; (12, 15)	
	Morelos	12.25 ± 0.48; (11, 13)	
	Nuevo León	13 ± 0; (13, 13)	
	Puebla	13 ± 0.19; (12, 14)	
	Valle	12.29 ± 0.08; (11, 15)	
Número de crenulaciones en la interestría III izquierda (NCE III izq)	Guerrero	15.67 ± 1.33; (13, 17)	15.51* _H
	Michoacán	18.65 ± 0.55; (14, 21)	
	Morelos	13.25 ± 1.7; (10, 18)	
	Nuevo León	15 ± 1; (14, 16)	
	Puebla	16.27 ± 0.66; (11, 19)	
	Valle	16.52 ± 0.26; (10, 23)	
Número de crenulaciones en la interestría III derecha (NCE III der)	Guerrero	14.67 ± 1.33; (12, 16)	27.21** _H
	Michoacán	18.76 ± 0.3; (16, 21)	
	Morelos	13.5 ± 1.89; (11, 19)	
	Nuevo León	13.5 ± 0.5; (13, 14)	
	Puebla	16 ± 0.86; (11, 20)	
	Valle	16.04 ± 0.25; (10, 24)	
Número de crenulaciones en la interestría I izquierda (NCE I izq)	Guerrero	8.67 ± 0.67; (8, 10)	27.1** _H
	Michoacán	13.29 ± 0.55; (10, 18)	
	Morelos	8 ± 1.78; (5, 13)	
	Nuevo León	7 ± 1; (6, 8)	
	Puebla	12.91 ± 0.9; (9, 17)	
	Valle	10.33 ± 0.31; (5, 18)	
Número de crenulaciones en la interestría I derecha (NCE I der)	Guerrero	8.33 ± 0.67; (7, 9)	34.47** _H
	Michoacán	13.76 ± 0.5; (11, 17)	
	Morelos	7 ± 1.73; (4, 12)	

	Nuevo León	5 ± 2; (3, 7)	
	Puebla	12.45 ± 0.94; (8, 17)	
	Valle	10.19 ± 0.28; (5, 18)	
Número de dientes en la interestría III izquierda (NTI III izq)	Guerrero	8.67 ± 0.33; (8, 9)	
	Michoacán	7 ± 0.3; (5, 9)	
	Morelos	8 ± 0.41; (7, 9)	10.12* _H
	Nuevo León	8 ± 1; (7, 9)	
	Puebla	8.09 ± 0.28; (7, 9)	
	Valle	7.73 ± 0.08; (6, 10)	
Número de dientes en la interestría I derecha (NTI I der)	Guerrero	8 ± 0; (8, 8)	
	Michoacán	6.41 ± 0.27; (4, 8)	
	Morelos	6.75 ± 0.48; (6, 8)	13.23* _H
	Nuevo León	5.5 ± 0.5; (5, 6)	
	Puebla	7.09 ± 0.28; (6, 9)	
	Valle	7.16 ± 0.11; (4, 10)	

* $P < 0.05$

** $P < 0.001$

Tabla 3. Frecuencias de los estados de caracter de los atributos cualitativos femeninos, entre poblaciones.

Caracter	Localidades	Estado 1	Estado 2	Estado 3
		Puntuaciones del disco irregulares	Puntuaciones del disco circulares	
Forma de las puntuaciones del disco elitoral (FPE)	Guerrero		100%	
	Michoacán	82.35%	17.64%	
	Morelos	75%	25%	
	Nuevo León		100%	
	Puebla	45.45%	54.54%	
	Valle	28.57%	71.42%	
Escultura de la frente (ECQ)		Quilla y depresión conspicuas	Quilla y depresión inconspicuas	
	Guerrero	100%		
	Michoacán	41.17%	58.82%	
	Morelos	50%	50%	
	Nuevo León	100%		
	Puebla	90.90%	9.10%	
Color de los apéndices (CDT)	Valle	87.75%	12.24%	
		Color de los tarsos negros	Color de los tarsos rojo	Color de los tarsos café
	Guerrero	33.33%	66.60%	
	Michoacán	11.76%	58.82%	29.41%
	Morelos	25%	75%	
	Nuevo León	100%		
Color de la cabeza y pronoto (CDC-P)	Puebla		100%	
	Valle	21.42%	77.55%	1.02%
		Color de la cabeza-pronoto negro	Color de la cabeza-pronoto café	
	Guerrero	100%		
	Michoacán	76.47%	23.52%	
	Morelos	100%		
Nuevo León	100%			
Puebla	100%			
Valle	98.97%	1.03%		

Tabla 4. Estadísticos básicos y resultados del ANOVA entre localidades de los caracteres cuantitativos de machos.

Caracter	Localidades	Media, desviación estándar, min., máx.	P ANOVA/KW
Ancho anterior del pronoto (APA)	Guatemala	793.32 ± 56.74; (683.09, 871.81)	5.33** _F
	Guerrero	705.67 ± 64.37; (586.76, 882.07)	
	Michoacán	764.36 ± 26.14; (641.43, 963.2)	
	Morelos	707.09 ± 28.87; (672.45, 764.41)	
	Nuevo León	666.34 ± 7.42; (658.92, 673.75)	
	Puebla	602.82 ± 44.41; (547.85, 690.72)	
	Valle	638.16 ± 9.53; (412.17, 931.46)	
Distancia entre las coxas III (DCIII)	Guatemala	436.32 ± 16.1; (410.22, 465.69)	3.22* _F
	Guerrero	410.91 ± 16.36; (377.61, 451.8)	
	Michoacán	526.23 ± 18.59; (430.55, 679.57)	
	Morelos	335.10 ± 10.96; (314.06, 350.93)	
	Nuevo León	393.43 ± 27.56; (365.87, 420.99)	
	Puebla	498.07 ± 9.17; (479.78, 508.44)	
	Valle	472.29 ± 8.8; (234.58, 679.28)	
Número de crenulaciones en el margen del disco (NCDE)	Guatemala	12.33 ± 0.33; (12, 13)	18.33* _H
	Guerrero	12.5 ± 0.29; (12, 13)	
	Michoacán	13 ± 0.18; (12, 14)	
	Morelos	11.67 ± 0.33; (11, 12)	
	Nuevo León	11.5 ± 0.5; (11, 12)	
	Puebla	11.67 ± 0.33; (11, 12)	
	Valle	12.04 ± 0.08; (10, 15)	
Número de crenulaciones en la interestría III izquierda (NCE III izq)	Guatemala	6.67 ± 1.2; (5, 9)	29.45** _H
	Guerrero	11.25 ± 0.95; (10, 14)	
	Michoacán	15.56 ± 0.68; (8, 20)	
	Morelos	10.67 ± 1.2; (9, 13)	
	Nuevo León	9.5 ± 1.5; (8, 11)	
	Puebla	9.67 ± 0.33; (9, 10)	
	Valle	12.54 ± 0.29; (6, 20)	
Número de crenulaciones en la interestría III derecha (NCE III der)	Guatemala	7.67 ± 1.2; (6, 10)	37.42** _H
	Guerrero	10.25 ± 0.48; (9, 11)	
	Michoacán	15.94 ± 0.43; (11, 18)	
	Morelos	10 ± 1.15; (8, 12)	
	Nuevo León	9 ± 1; (8, 10)	
	Puebla	8.33 ± 0.33; (8, 9)	
	Valle	11.6 ± 0.29; (6, 19)	
Número de crenulaciones en la interestría I izquierda (NCE I izq)	Guatemala	3.67 ± 0.33; (3, 4)	37.09** _H
	Guerrero	5.75 ± 0.25; (5, 6)	
	Michoacán	11.31 ± 0.44; (9, 15)	
	Morelos	5.67 ± 0.33; (5, 6)	

	Nuevo León	4.5 ± 0.5; (4, 5)	
	Puebla	6.33 ± 0.88; (5, 8)	
	Valle	7.25 ± 0.3; (2, 17)	
Número de crenulaciones en la interestría I derecha (NCE I der)	Guatemala	4.67 ± 0.88; (3, 6)	
	Guerrero	5.5 ± 0.29; (5, 6)	
	Michoacán	11.31 ± 0.55; (7, 16)	
	Morelos	4.67 ± 0.33; (4, 5)	33** _H
	Nuevo León	4.5 ± 0.5; (4, 5)	
	Puebla	5.67 ± 0.88; (4, 7)	
	Valle	6.96 ± 0.3; (3, 18)	
Número de dientes en la interestría I derecha (NTI I der)	Guatemala	1.67 ± 0.33; (1, 2)	
	Guerrero	1.25 ± 0.25; (1, 2)	
	Michoacán	0.81 ± 0.16; (0, 2)	
	Morelos	1.67 ± 0.33; (1, 2)	12.61* _H
	Nuevo León	2 ± 0; (2, 2)	
	Puebla	2 ± 0; (1, 3)	
	Valle	1.33 ± 0.06; (0, 2)	

* $P < 0.05$

** $P < 0.001$

Tabla 5. Frecuencias de los estados de caracter de los atributos cualitativos masculinos, entre poblaciones.

Caracter		Estado 1	Estado 2	Estado 3
Color de los apéndices (CDT)	Localidades	Color de los tarsos negros	Color de los tarsos rojo	Color de los tarsos café
	Guatemala	100%		
	Guerrero		100%	
	Michoacán		68.75%	31.25%
	Morelos	33.33%	66.66%	
	Nuevo León		100%	
	Puebla		100%	
Color de los élitros (CDE)	Valle	10.78%	84.31%	4.09%
		Color de los élitros negro	Color de los élitros café	Color de los élitros rojo
	Guatemala	100%		
	Guerrero	25%		75%
	Michoacán		31.25%	68.75%
	Morelos	33.33%		66.66%
	Nuevo León			100%
Puebla			100%	
Valle	5.88%	3.92%	90.2%	

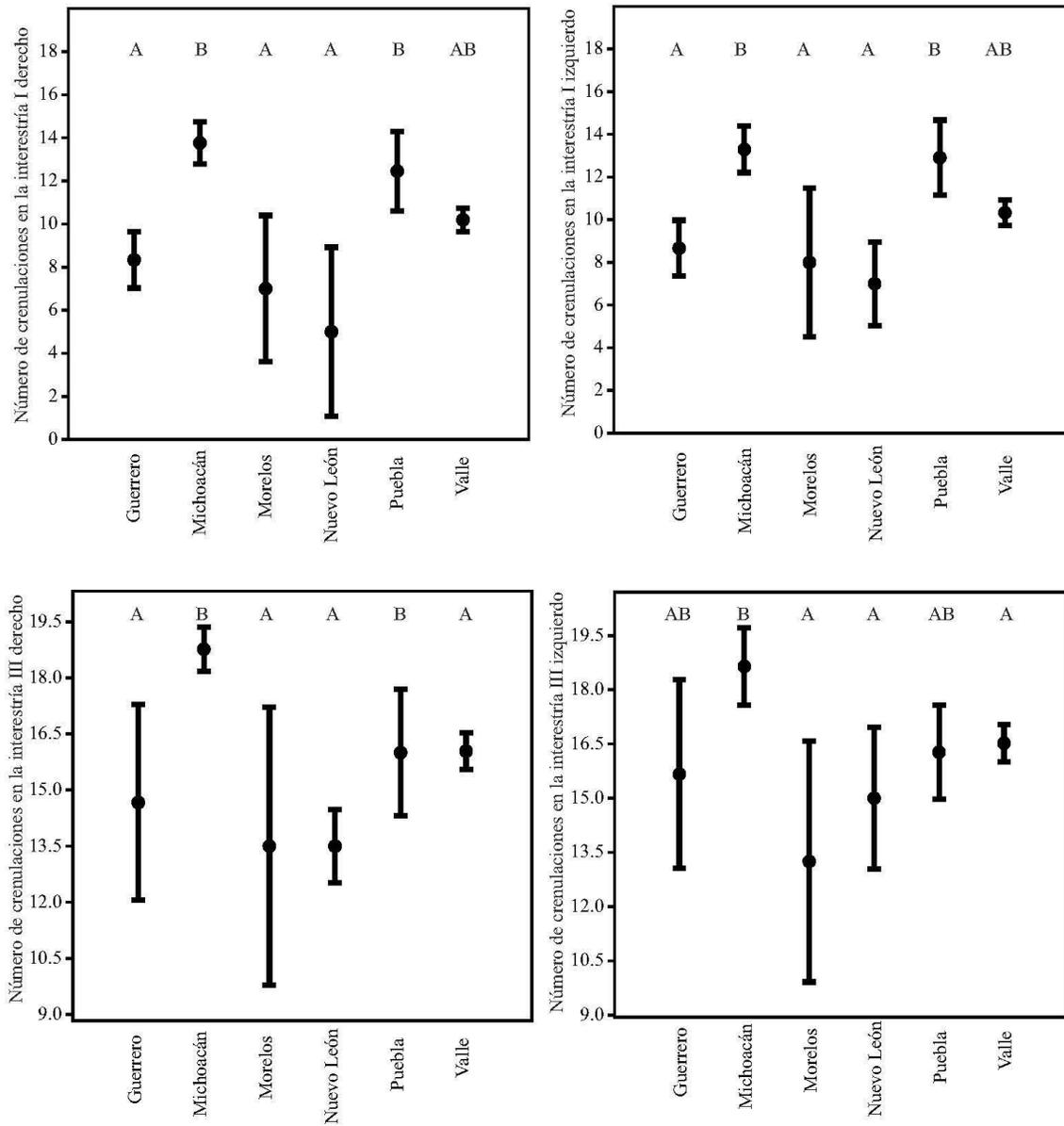


Figura 5. Diagramas de caja de los cuatro caracteres continuos de las hembras, con mayor número de diferencias entre localidades. Una letra diferente sobre las barras corresponde a diferencias significativas entre localidades.

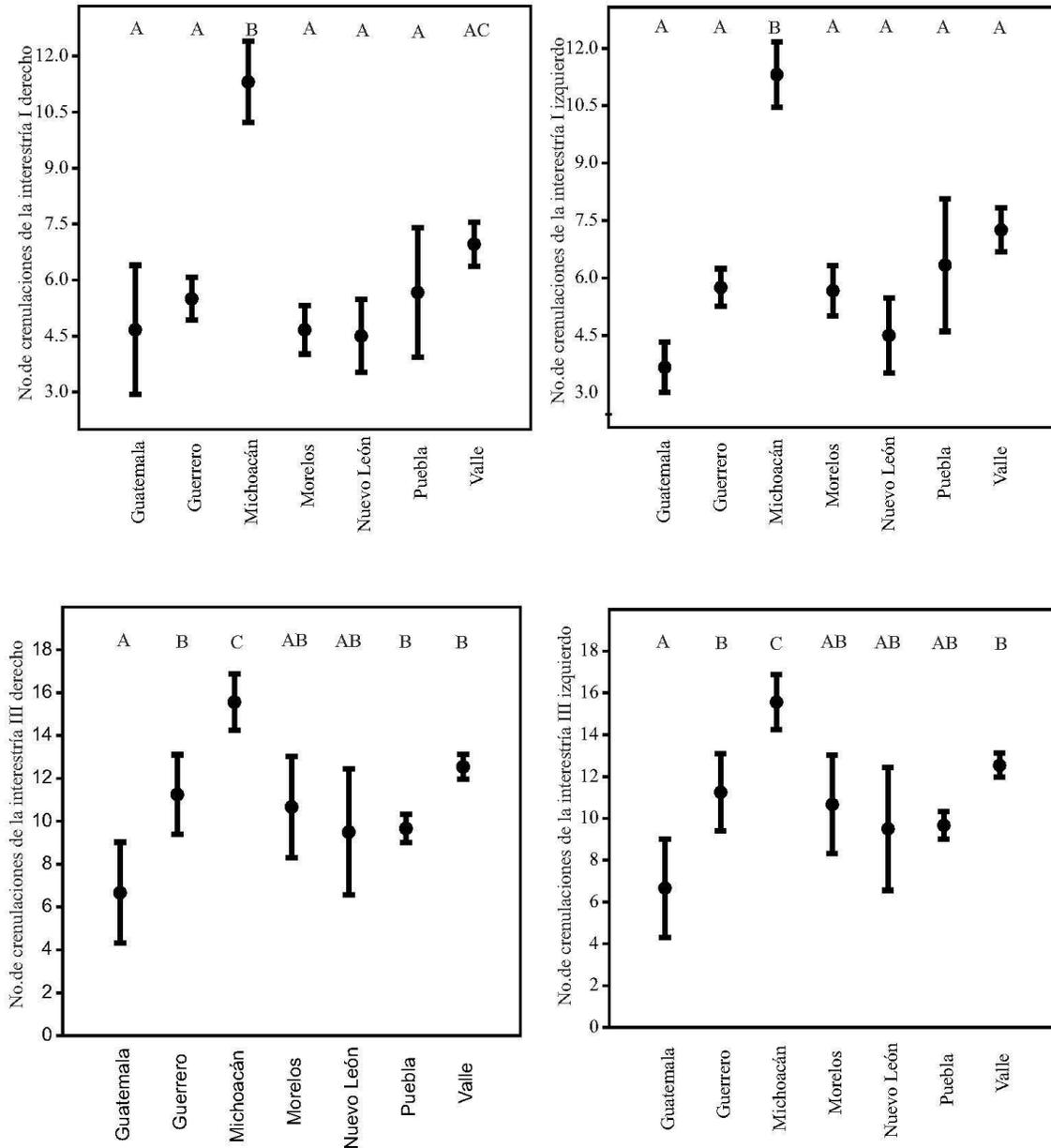


Figura 6. Diagramas de caja de los cuatro caracteres continuos de los machos, con mayor número de diferencias entre localidades. Una letra diferente sobre las barras corresponde a diferencias significativas entre localidades.

Análisis multivariado.

Los PCA's en ambos sexos y con 33 caracteres cuantitativos, recuperaron cerca del 50% de la variación en los tres primeros componentes ($PC1_{\text{♀♂}}$:27.43%, $PC2_{\text{♀♂}}$:15.91%, $PC3_{\text{♀♂}}$:6.45%) (Fig. 7). Los gráficos de dispersión mostraron que, el grupo de VM fue el más variable morfológicamente, ocupando la mayor parte proporción del espacio multivariado. Además, es la población que mayor perturbación abiótica presenta al encontrarse en arbolado urbano. Por esto, se decidió eliminar para tener una mejor

recuperación del resto de localidades. En ambos sexos se recuperaron más del 80% de la variación en los tres primeros componentes: hembras (PC1_♀:39.84%, PC2_♀:28.49%, PC3_♀:18.05%) (Fig. 8A) y machos (PC1_♂:42.24%, PC2_♂:22.68%, PC3_♂:16.21%) (Fig. 8B). Ambos sexos lograron segregar de manera parcial, como grupos discretos (i. e. sin sobrelaparse con OTU's de más de una localidad) la población de **NL**, en las hembras; y **Mich**, **Pue** y **NL** en los machos (Fig. 8). Los caracteres que contribuyeron en mayor proporción en los componentes principales fueron para el PC1: **NTI III izq-der^{♀-♂}**, **NTI I izq-der[♀]**, **LC[♀]**, **LT[♂]** y **APP[♂]**; y para el PC2: **NCE III der-izq^{♀-♂}**, **NCE I der-izq^{♀-♂}**, **LCP^{♀-♂}** y **LM[♀]**. Las pruebas PERMANOVA y pareadas soportaron diferencias significativas entre los grupos geográficos de hembras ($P = 0.0051$) entre las localidades de: **Mich** vs **Mor** ($P < 0.001$), **Mich** vs **VM** ($P < 0.05$), **Mor** vs **Pue** ($P < 0.001$) y **VM** vs **Mor** ($P < 0.05$). En el caso de los machos la prueba PERMANOVA no mostró diferencias significativas entre los grupos geográficos, sin embargo, la prueba pareada si mostro diferencias entre las localidades de: **Gua** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Gro** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Mich** vs **Mor** ($P < 0.05$) y **Pue** vs **Mich** ($P < 0.05$).

A

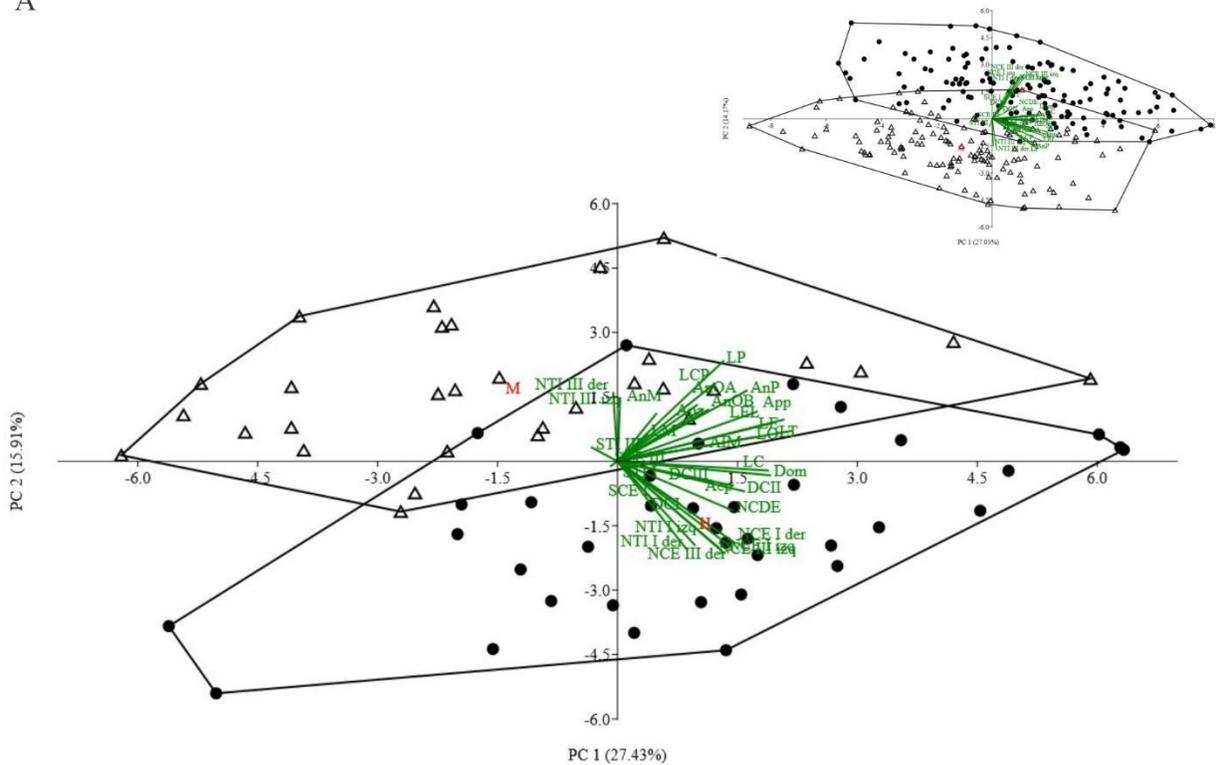
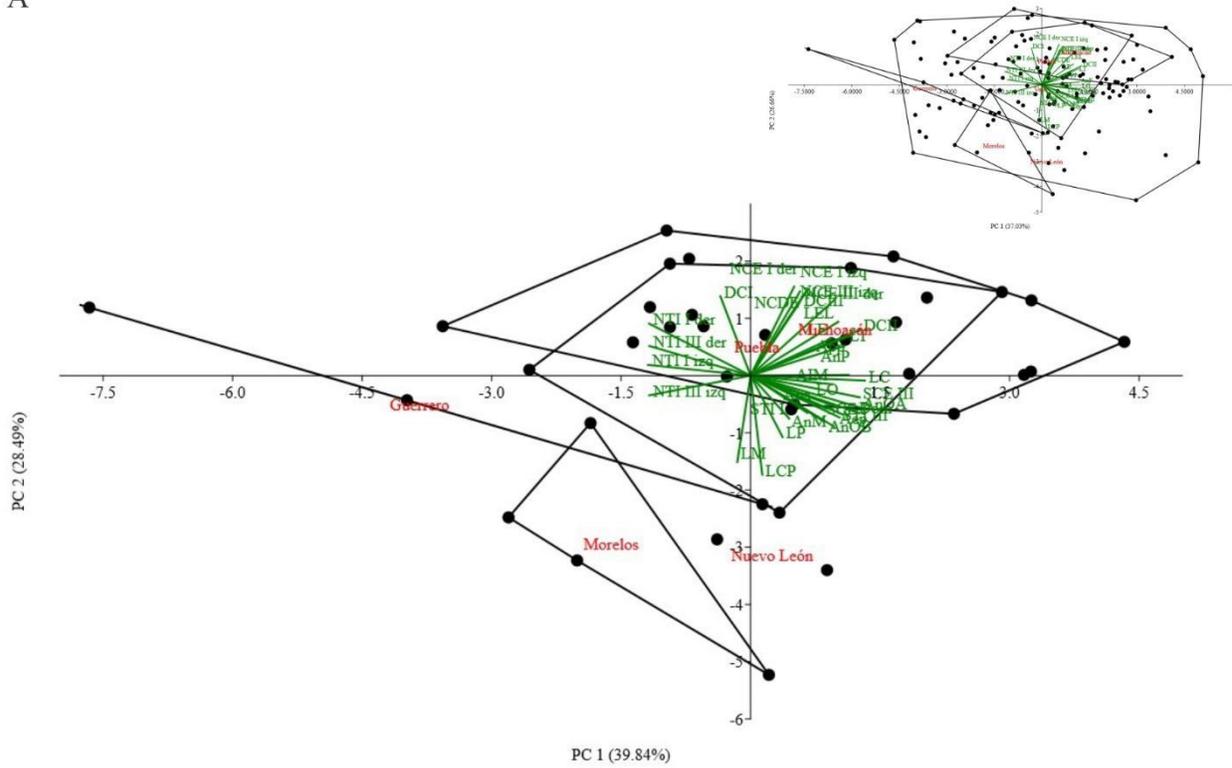


Figura 7. Gráfico de dispersión del análisis de componentes principales (PCA), de 37_♀ hembras (puntos) y 5 localidades; y 31_♂ machos (triángulos) y 6 localidades, usando 33 caracteres cuantitativos. PC1 vs PC2 (43.34% de variabilidad). A la derecha, se muestra el gráfico de dispersión del PCA, de 135_♀ hembras (puntos) y 6 localidades y 133_♂ machos (triángulos) y 7 localidades, usando 33 caracteres cuantitativos. PC1 vs PC2 (41.2% de variabilidad).

A



B

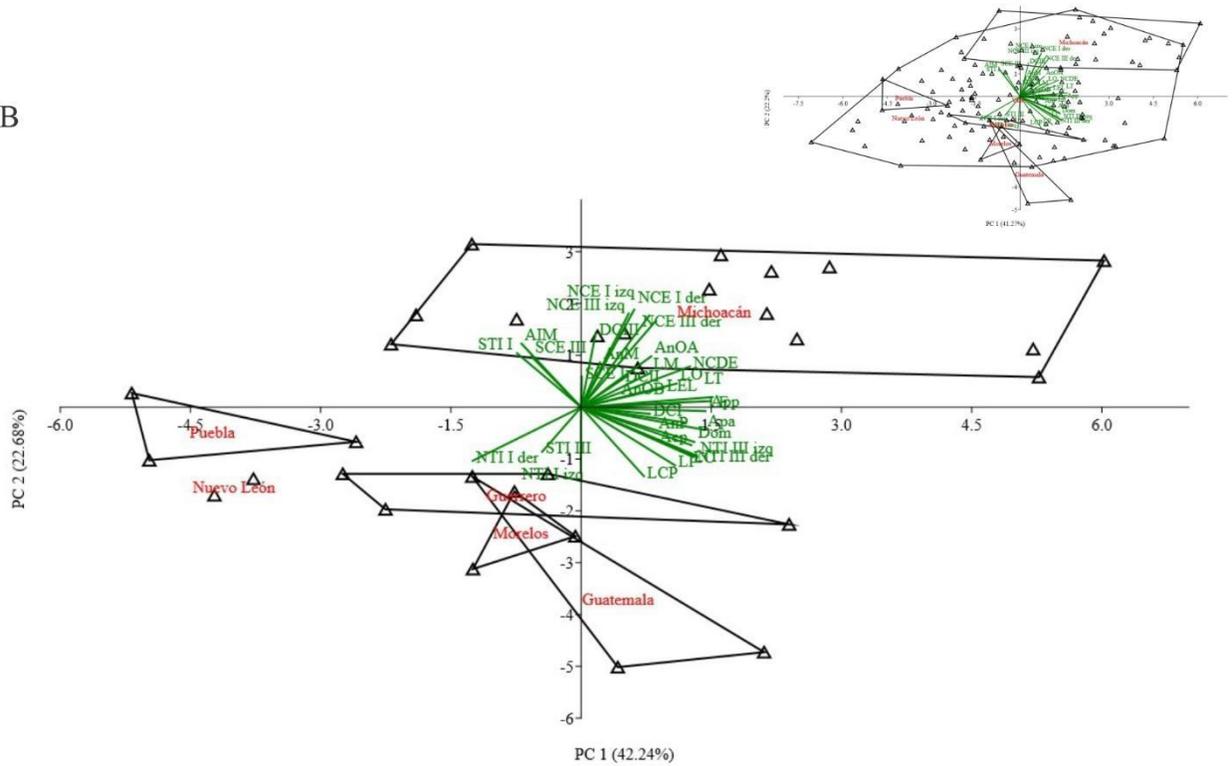


Figura 8. Gráfico de dispersión del análisis de componentes principales usando 33 caracteres cuantitativos (PCA). A) Hembras (puntos), con 37 adultos y 5 localidades, PC1 vs PC2 (68.34% de variabilidad). A la derecha, 135 adultos y 6 localidades, PC1 vs

PC2 (62.83% de variabilidad). B) Machos (triángulos), con 31 adultos y 6 localidades, PC1 vs PC2 (64.92% de variabilidad). A la derecha, 133 adultos y 7 localidades, PC1 vs PC2 (63.47% de variabilidad).

Los PCoA's en ambos sexos y usando los 40 caracteres, recuperaron más del 40% de la variación en los tres primeros componentes (PC1_{♀♂}:23.41%, PC2_{♀♂}:12%, PC3_{♀♂}:6.08%) (Fig. 9). Al igual que en el análisis PCA, el grupo del valle (VM) fue excluido. Se cuantificó el 45.23% (PC1_♀:20.25%, PC2_♀:14.95%, PC3_♀:10%) en el análisis de hembras (Fig. 10A) y el 51.08% en el de machos (PC1_♂:27.19%, PC2_♂:15.52%, PC3_♂:9.08%) (Fig. 10B). En los gráficos de dispersión se lograron separar parcialmente las localidades de **Gro** y **Mich**, en el caso de las hembras y las poblaciones de **Gua**, **NL** y **Mich** en los machos. Las pruebas ANOSIM y pareadas mostraron diferencias significativas en los grupos geográficos de hembras ($P = 0.0044$) entre las localidades de: **Gro** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Mich** vs **Pue** ($P < 0.05$), **VM** vs **Mich** ($P < 0.001$) (Fig. 11). Los machos también mostraron diferencias significativas en los grupos geográficos ($P = 0.0129$) entre las localidades de: **Gua** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Gro** vs **Mich** ($P < 0.001$), **Mich** vs **Mor** ($P < 0.05$), **NL** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Pue** vs **Mich** ($P < 0.05$) y **VM** vs **Mich** ($P < 0.05$) (Fig. 12).

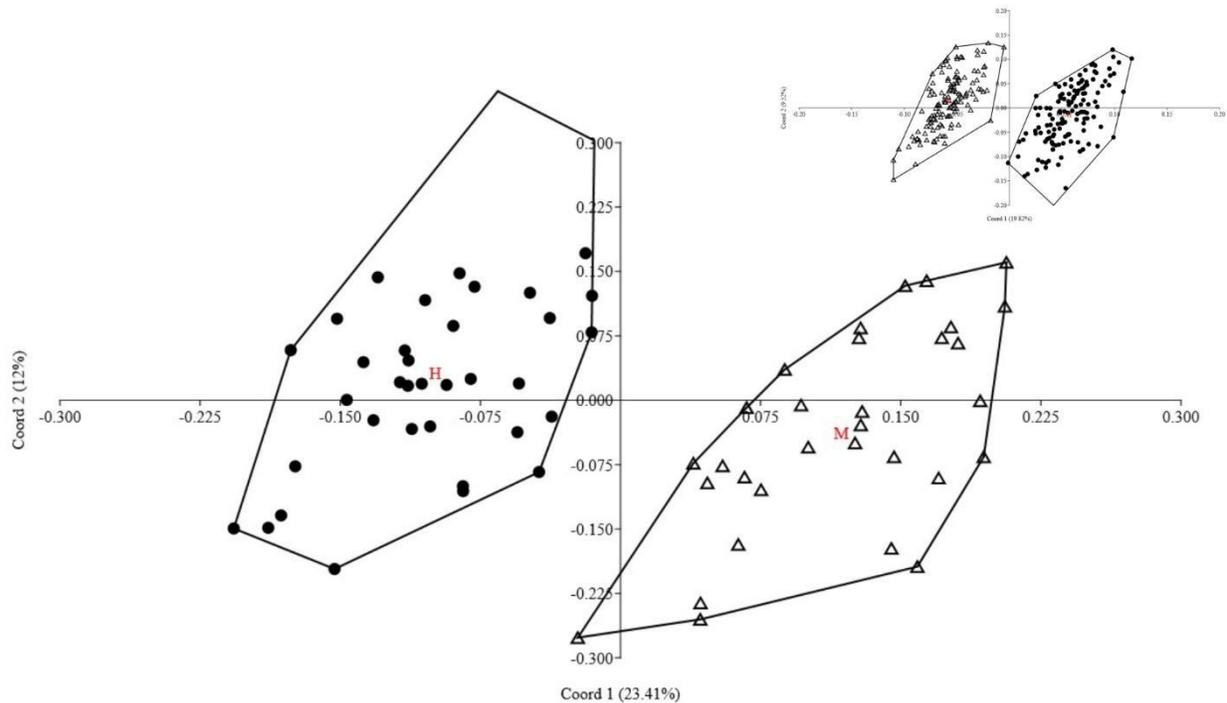
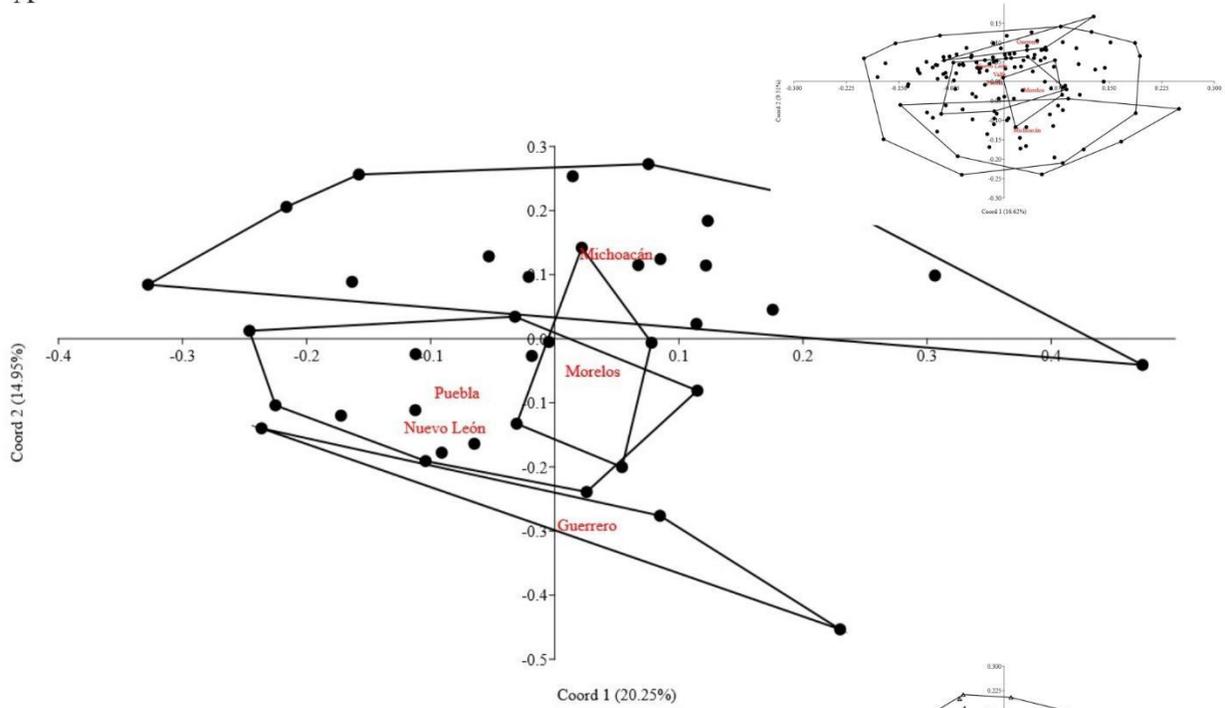


Figura 9. Gráfico de dispersión del análisis de coordenadas principales (PCoA) de 37_♀ hembras (puntos) y 5 localidades y 31_♂ machos (triángulos) y 6 localidades, usando 40 caracteres, cuantitativos y cualitativos. PC1 vs PC2 (35.41% de variabilidad). A la derecha, se muestra el gráfico de dispersión del PCoA de, 135_♀ hembras (puntos) y 6 localidades y 133_♂ machos (triángulos) y 7 localidades, usando 40 caracteres, cuantitativos y cualitativos. PC1 vs PC2 (29.34% de variabilidad).

A



B

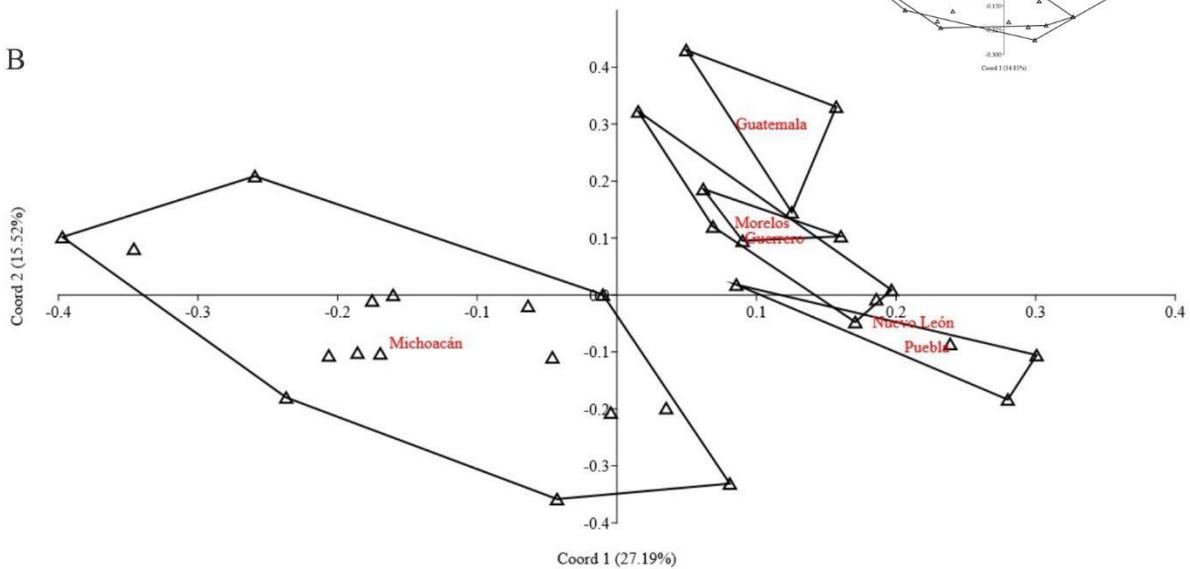


Figura 10. Gráfico de dispersión del análisis de coordenadas principales usando 40 caracteres, cuantitativos y cualitativos (PCoA). A) Hembras (puntos), con 37 adultos y 5 localidades, PC1 vs PC2 (35.2% de variabilidad). A la derecha, 135 adultos y 6 localidades, PC1 vs PC2 (26.13% de variabilidad). B) Machos (triángulos), con 31 adultos y 6 localidades, PC1 vs PC2 (42.72% de variabilidad). A la derecha, 133 adultos y 7 localidades, PC1 vs PC2 (23.16% de variabilidad).

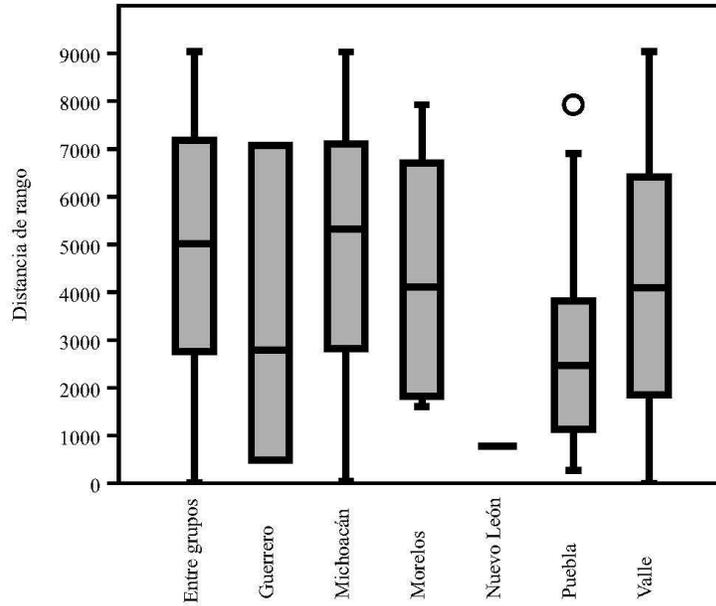


Figura 11. Diagramas de caja de las distancias morfológicas calculadas con el índice de Gower, asociados a la prueba ANOSIM, usando 40 caracteres de 135♀, provenientes de 6 localidades.

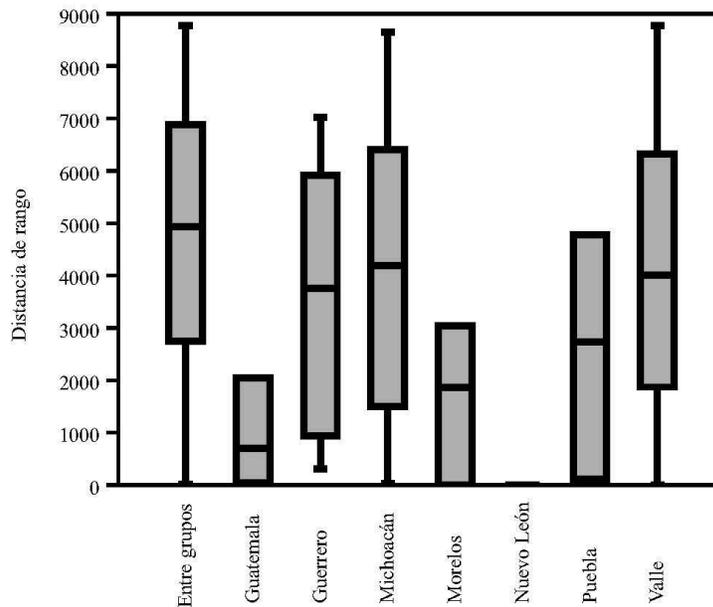


Figura 12. Diagramas de caja de las distancias morfológicas calculadas con el índice de Gower, asociados a la prueba ANOSIM, usando 40 caracteres de 133♂, provenientes de 7 localidades.

Los DA's en ambos sexos, a partir de 20 caracteres continuos y clasificando a las OTU's de acuerdo a su origen geográfico, recuperaron el 88.8% de la variación de los atributos en las tres primeras dimensiones (Axis1_{♀♂}:56.96%, Axis2_{♀♂}:21.68%, Axis3_{♀♂}:10.16%) (Fig. 13). Como en los análisis PCA y PCoA, el

grupo del valle (**VM**) fue excluido. Se cuantificó el 97.49% (Axis1_♀:62.51%, Axis2_♀:27.28%, Axis3_♀:7.7%) en el análisis de hembras (Fig. 14A) y el 91.61% (Axis1_♂:51.55%, Axis2_♂:25.51%, Axis3_♂:14.55%) en el de machos (Fig. 14B). Los gráficos de dispersión en ambos sexos, lograron segregar por completo todas las localidades, sin embargo, se observaron agrupaciones menores en ambos gráficos. Se juntaron sin traslaparse, las localidades de **Pue** y **Mich** y el resto de localidades, pero en los machos, **Mor** y **NL** cada una y **Gro** y **Gua**. La contribución de variables en la función discriminante fue en la variante 1: **APA**^{♀-♂}, **LT**[♀], **LE**[♀], **AEP**[♂] y **LCP**[♂]; y en la variante 2: **DCII**^{♀-♂} y **DCIII**^{♀-♂}. La matriz de confusión clasificó correctamente el 64.44% de las hembras (Tabla 6) y el 73.68% de los machos (Tabla 7) de acuerdo con su origen geográfico. El porcentaje de clasificación correcta de los grupos geográficos de las hembras fue de: **Gro** y **NL** en un 100%, **Mich**, **Mor** y **Pue** mayor al 70% y el **VM**, fue menor al 60% (Tabla 6). De los grupos de machos, el porcentaje de clasificación correcta fue de: **Mor**, **NL** y **Pue** del 100%, **Gro**, **Mich** y **VM** mayor al 70% y **Gua** mayor al 60% (Tabla 7). Las pruebas, MANOVA y pareada soportaron diferencias significativas entre los grupos geográficos de hembras ($P = 0.0011$) entre: **Mich** vs **VM** ($P < 0.05$) y **Pue** vs **VM** ($P < 0.05$). En los machos, la prueba MANOVA mostró diferencias significativas ($P = 2.25 \times 10^{-7}$) entre: **Gro** vs **VM** ($P < 0.05$), **Mich** vs **VM** ($P < 0.001$), **Mor** vs **VM** ($P < 0.05$) y **Pue** vs **VM** ($P < 0.05$).

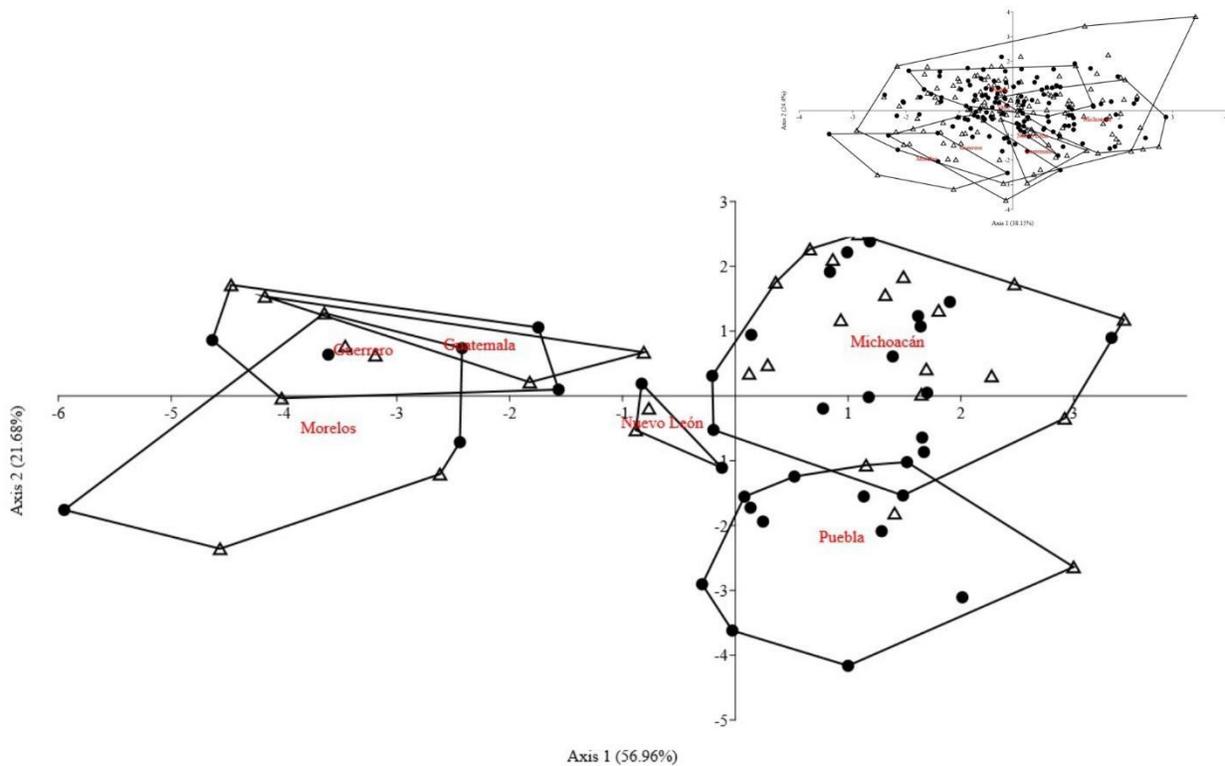
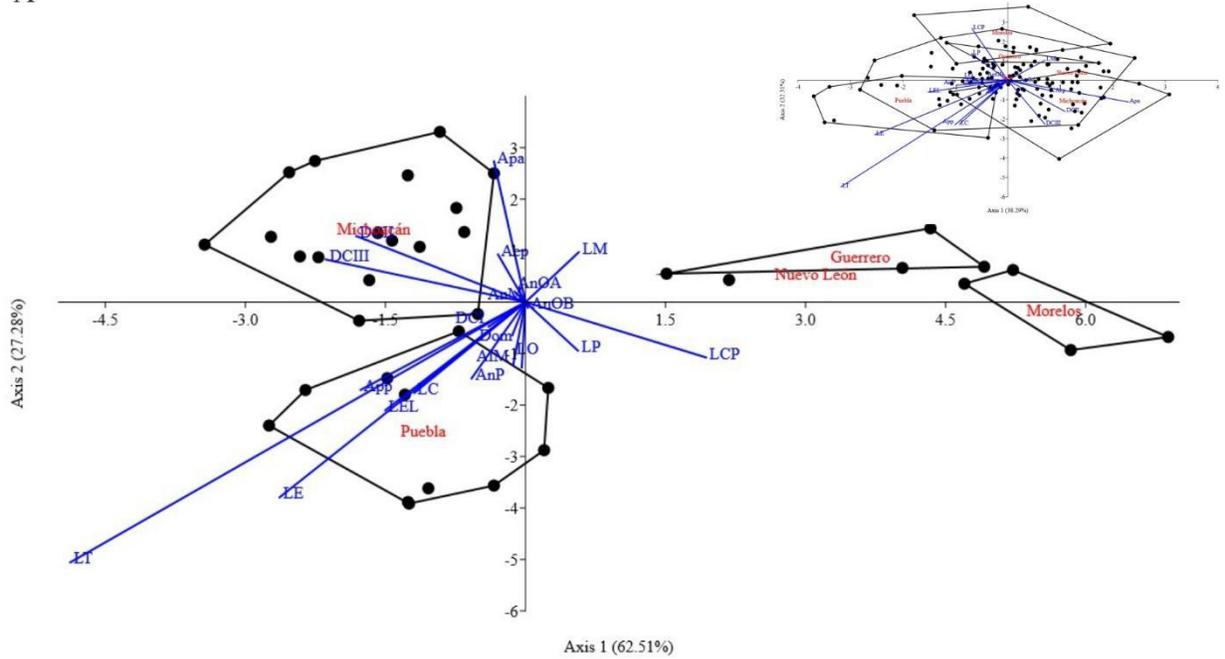


Figura 13. Gráfico de dispersión del análisis de discriminantes (DA) de 37_♀ hembras (puntos) y 5 localidades y 31_♂ machos (triángulos) y 6 localidades, usando 20 caracteres cuantitativos continuos. Axis1 vs Axis2 (78.64% de clasificación). A la derecha,

se muestra el gráfico de dispersión del DA de, 135♀ hembras (puntos) y 6 localidades y 133♂ machos (triángulos) y 7 localidades, usando 20 caracteres cuantitativos continuos. Axis1 vs Axis2 (62.55% de clasificación).

A



B

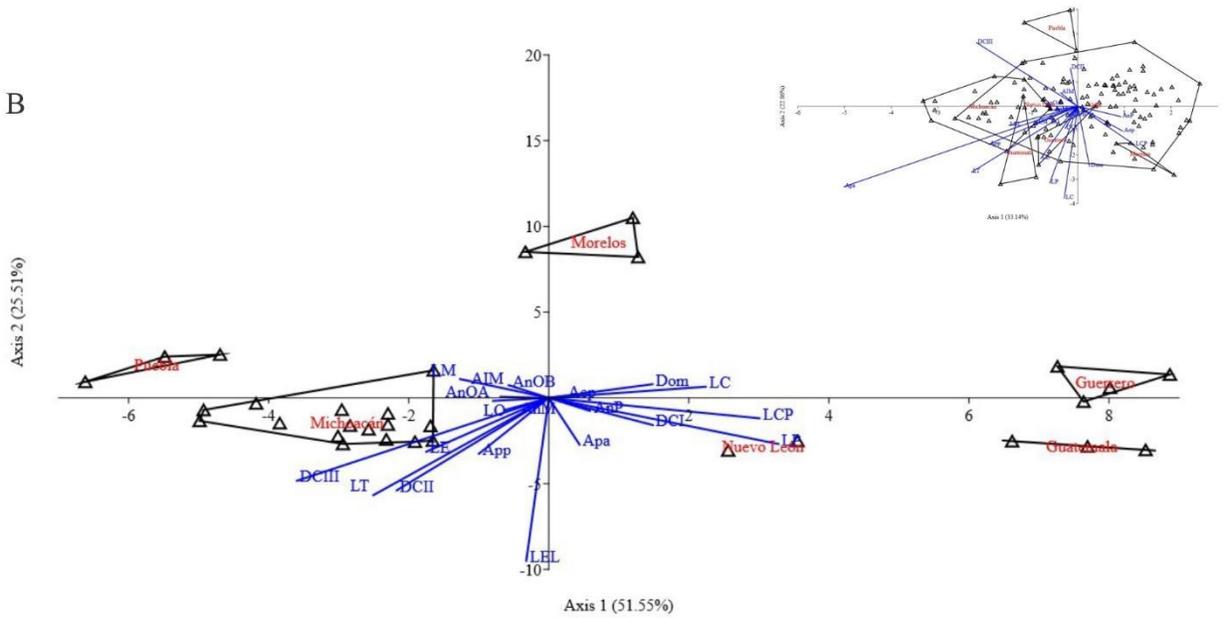


Figura 14. Gráfico de dispersión del análisis de discriminantes, usando 20 caracteres cuantitativos continuos (DA) A) Hembras (puntos), con 37 adultos y 5 localidades, Axis1 vs Axis2 (89.79% de clasificación). A la derecha, 135 adultos y 6 localidades, Axis1 vs Axis2 (70.6% de clasificación). B) Machos (triángulos), con 31 adultos y 6 localidades, Axis1 vs Axis2 (77.06% de clasificación). A la derecha, 133 adultos y 7 localidades, Axis1 vs Axis2 (55.2% de clasificación).

Tabla 6. Matriz de confusión de hembras. Las filas son los grupos dados y las columnas los grupos predichos. Los números entre paréntesis muestran los porcentajes de clasificación.

	Guerrero	Michoacán	Morelos	N. L.	Puebla	Valle	Total
Guerrero	3* (100%)	0	0	0	0	0	3
Michoacán	0	12*(70.58%)	0	0	1	4	17
Morelos	1	0	3* (75%)	0	0	0	4
N. L.	0	0	0	2* (100%)	0	0	2
Puebla	0	0	0	1	9*(81.81%)	1	11
Valle	10	12	8	2	8	58*(59.18%)	98
Total	14	24	11	5	18	63	135

*Individuos clasificados correctamente

Tabla 7. Matriz de confusión de machos. Las filas son los grupos dados y las columnas los grupos predichos. Los números entre paréntesis muestran los porcentajes de clasificación.

	Guatemala	Guerrero	Michoacán	Morelos	N. L.	Puebla	Valle	Total
Guatemala	2*(66%)	0	0	0	0	0	1	3
Guerrero	0	3*(75%)	0	0	0	0	1	4
Michoacán	1	0	14*(87.5%)	0	0	0	1	16
Morelos	0	0	0	3*(100%)	0	0	0	3
N. L.	0	0	0	0	2* (100%)	0	0	2
Puebla	0	0	0	0	0	3*(100%)	0	3
Valle	4	3	11	5	6	1	72*(70.58%)	102
Total	7	6	25	8	8	4	75	133

*Individuos clasificados correctamente

Morfometría Geométrica.

Los análisis de deformaciones relativas (**RW's**) de cada estructura-vista explicaron más del 70% de la variación total de la forma, en los tres primeros ejes. El análisis de la vista dorsal del pronoto (**DP**) cuantificó el 79.89% (**RW1**_{♀♂}=58.9%; **RW2**_{♀♂}=13.73%; **RW3**_{♀♂}=7.24%); en la vista lateral del pronoto (**LP**) el 70.79% (**RW1**_{♀♂}=40%; **RW2**_{♀♂}=21.97%; **RW3**_{♀♂}=8.8%); en la vista dorsal de los élitros (**DE**) el 81.26% (**RW1**_{♀♂}=44.33%; **RW2**_{♀♂}=26.07%; **RW3**_{♀♂}=10.85%); y en la vista lateral de los élitros (**LE**) el 86.46% (**RW1**_{♀♂}=70.25%; **RW2**_{♀♂}=9.4%; **RW3**_{♀♂}=6.79%). La superposición de las configuraciones de las estructuras-vistas mostraron zonas anatómicas específicas con variaciones en la forma (Figs. 15, 16) descritas a continuación: en la composición **DP**, las gradillas de deformación, correspondientes al **RW1** (58.9%) mostraron cambios en el margen anterior y en el área posterior. Las OTU's con valores positivos de **RW1**, exhibieron un margen anterior amplio y curvaturas pronunciadas en el margen posterior hacia el vértex, mientras que, los valores negativos presentaron un estrechamiento en el margen anterior y un margen posterior con un vértex menos pronunciado (Fig. 15a). El **RW2** (13.73%) mostró diferencias en los márgenes laterales y el vértex. Las OTU's con valores positivos de **RW2**, exhibieron márgenes

laterales con curvaturas convexas, ángulos posteriores suaves y un vértex pronunciado, mientras que, los valores negativos presentaron márgenes laterales cóncavos, ángulos posteriores casi rectos y un vértex inconspicuo (Fig. 15a).

En la configuración **LP**, las gradillas de deformación del **RW1** (40%) mostraron cambios en los márgenes dorsal, anterior y posterior. Las OTU's con valores positivos de **RW1**, presentaron un margen dorsal con un ángulo anterior pronunciado, el margen anterior con una curvatura cóncava y el margen posterior con una curvatura convexa. Las OTU's con valores negativos exhibieron un margen dorsal con un ángulo anterior suave, un margen anterior convexo y un margen posterior cóncavo (Fig. 15b). El **RW2** (21.97%) presentó diferencias en los márgenes dorsal y ventral. Las OTU's con valores positivos de **RW2**, mostraron un margen dorsal y ventral con un estrechamiento hacia la zona media, mientras que, los valores negativos presentaron un margen dorsal con un ángulo anterior redondeado y un ensanchamiento en el margen ventral (Fig. 15b).

Para la configuración **DE** las gradillas de deformación del **RW1** (44.33%) exhibieron cambios en los márgenes anterior y posterior. Las OTU's con valores positivos de **RW1**, mostraron un margen anterior con curvaturas medias entre el margen interior y los márgenes laterales y el margen posterior presentó un estrechamiento hacia la zona media, mientras que, los valores negativos exhibieron un margen anterior pronunciado continuo y un margen posterior ensanchado (Fig. 16a). El **RW2** (26.07%) presentaron cambios en los márgenes anterior y posterior. Las OTU's con valores positivos de **RW2**, exhibieron un margen anterior pronunciado continuo y un margen posterior convexo. Por otro lado, los valores negativos mostraron un margen anterior con curvaturas medias entre los márgenes interior y lateral y un margen posterior con un ensanchamiento en las zonas medias cerca del ápice (Fig. 16a).

En la composición **LE** las gradillas de deformación del **RW1** (70.25%) exhibieron diferencias en los márgenes posterior y ventral. Las OTU's con valores positivos de **RW1**, presentaron un margen posterior con ángulos redondeados y un margen ventral con una curvatura media poco pronunciada. Por otro lado, los valores negativos mostraron un margen posterior con un ángulo ventral agudo y un margen ventral con una curvatura media pronunciada (Fig. 16b). El **RW2** (9.4%) exhibió cambios en los márgenes anterior, posterior y ventral. Las OTU's con valores positivos de **RW2**, presentaron un margen anterior con un ángulo ventral redondeado, un margen posterior con un ángulo ventral agudo y un margen ventral con una curvatura media poco pronunciada. Por otro lado, los valores negativos presentaron un margen anterior con un ángulo dorsal constreñido, un margen posterior redondeado y un margen ventral con una curvatura media muy conspicua (Fig. 16b).

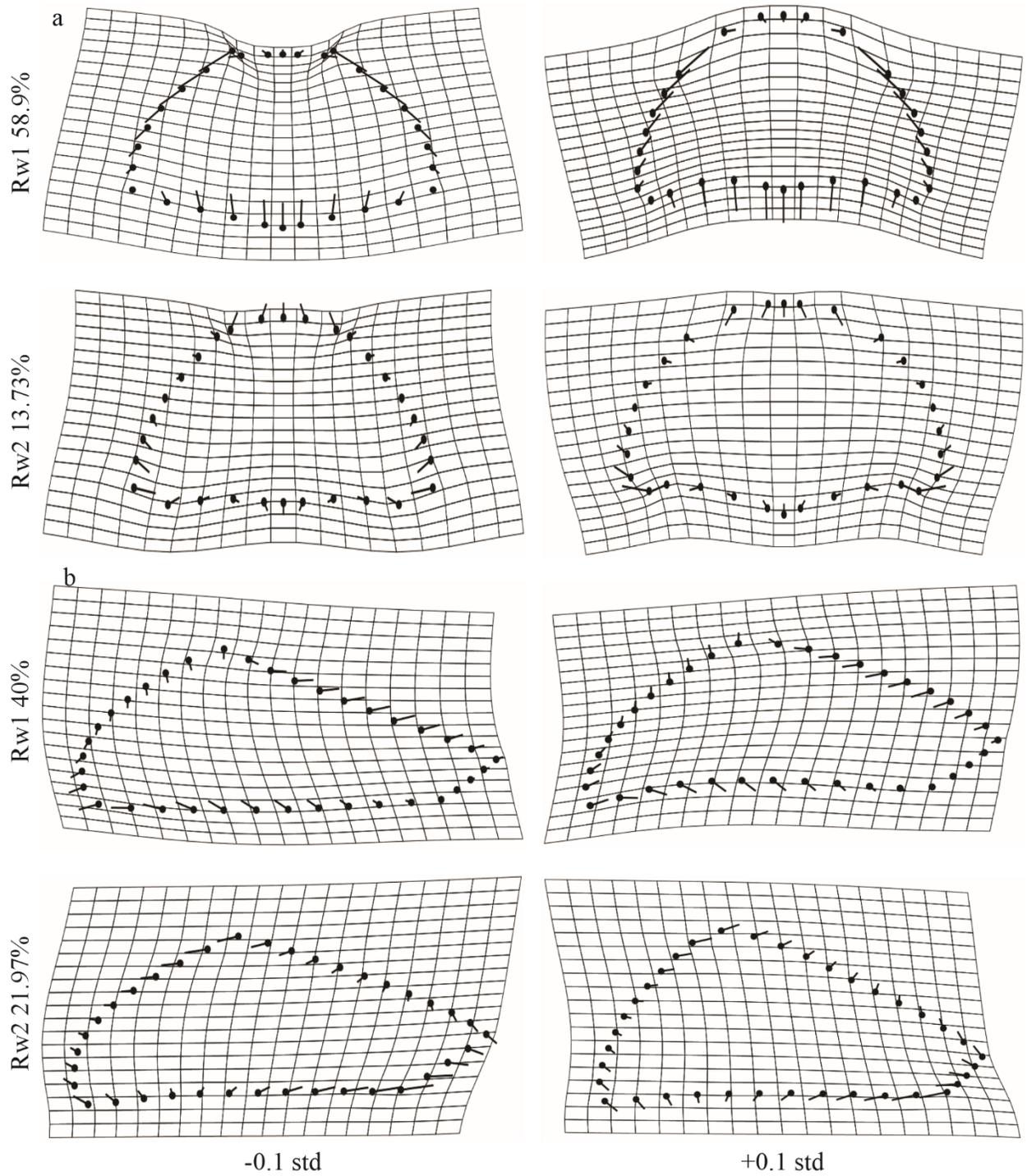


Figura 15. Gradillas de deformación, entre los dos primeros RW's ± 0.1 SD, correspondientes al análisis de la forma del pronoto en vista dorsal (a) y vista lateral (b).

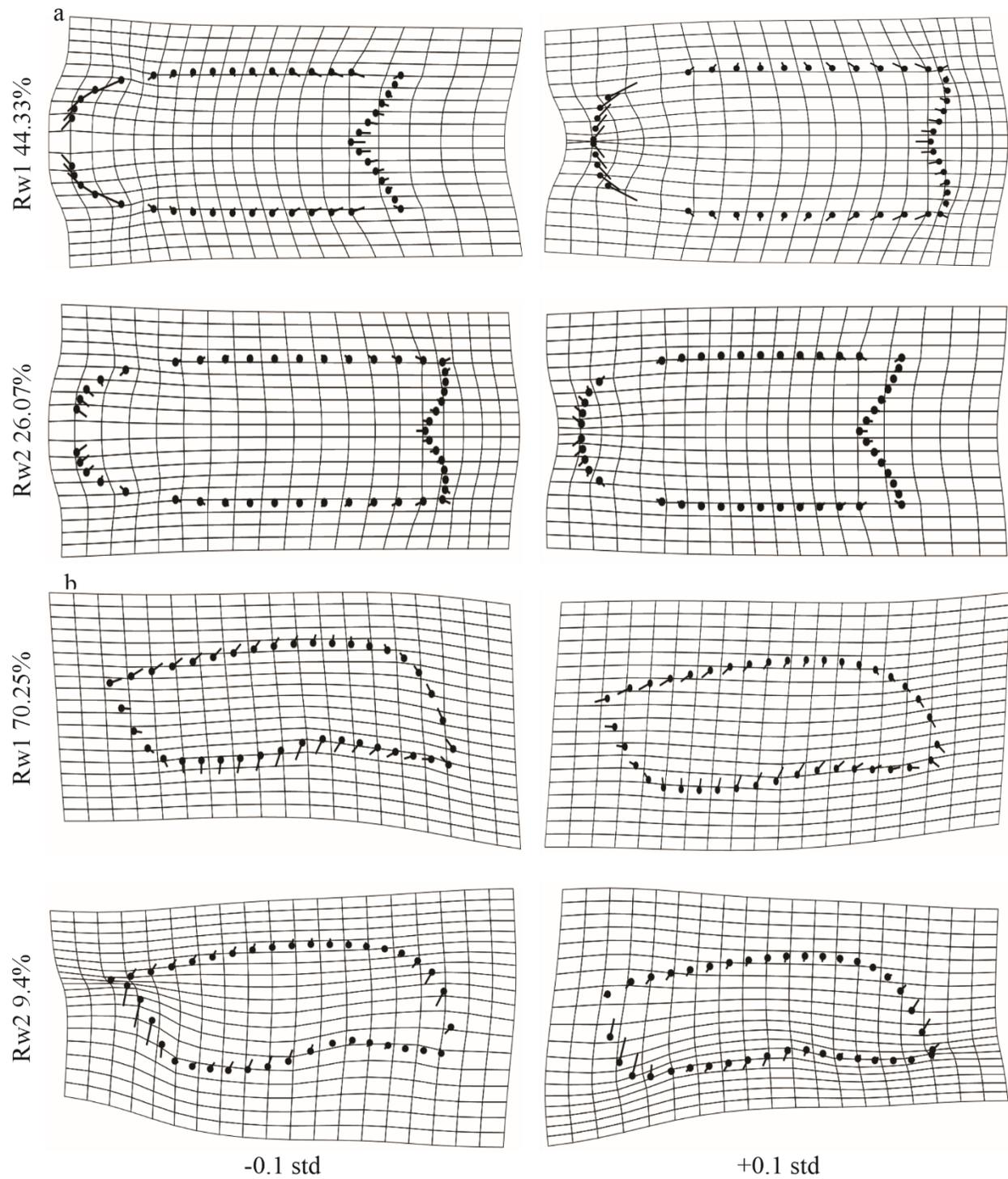


Figura 16. Gradillas de deformación, entre los dos primeros RW's ± 0.1 SD, correspondientes al análisis de la forma de los élitros, en vista dorsal (a) y vista lateral (b).

Dimorfismo sexual

La variación en la configuración de la forma (**RW's**) de las estructuras-vistas analizadas no logró segregar los sexos en el espacio multivariado (datos no mostrados). Sin embargo, el análisis estadístico (MANOVA) soportó diferencias significativas: **DP** ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.426$; $P=5.16 \times 10^{-13}$), **LP** ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.575$; $P=1.008 \times 10^{-25}$), **DE** ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.691$; $P=1.45 \times 10^{-4}$), **LE** ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.299$; $P=3.72 \times 10^{-64}$). Debido a esto, se decidió homogenizar ambos sexos para comparar la variación geográfica.

Variación geográfica.

En todos los gráficos de dos dimensiones entre los tres primeros **RW's** y en todas las comparaciones de estructuras-vistas, el grupo del valle de México (**VM**) mostró la mayor variación morfológica ocupando la mayor área del espacio multivariado, por ello, los especímenes de este grupo se excluyeron de los gráficos de dispersión para un mejor reconocimiento de las diferencias entre el resto de las localidades.

Los tres primeros **RW's** de la configuración **DP** explicaron el 86.64% de la variación total (**RW1**=65.42%; **RW2**=16.6%; **RW3**=4.61%). Los cambios en la forma correspondientes al **RW1** (65.42%) mostraron cambios en el margen anterior y en el área posterior, mientras que, el **RW2** (16.6%) mostró diferencias en los márgenes laterales y el vértex (Fig. 15a). El gráfico de dispersión **RW1** vs **RW2** (82.02%) segregó la localidad de **Pue** del resto de grupos (datos no mostrados). La prueba MANOVA y sus respectivas pruebas pareadas a partir de los 10 primeros **RW's**, mostraron diferencias estadísticas significativas ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.105$; $P=2.59 \times 10^{-9}$) entre las localidades de **Mich** vs **Gua** ($P < 0.05$), **Gro** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Mich** vs **Mor** ($P < 0.05$), **NL** vs **Mich** ($P < 0.05$) y **Pue** vs **Mich** ($P < 0.0001$). El **DA** de los 10 primeros **RW's** y asignando a las OTU's de acuerdo a su origen geográfico, cuantificó el 92.6% de la variación total en los tres primeros ejes (**Axis1**:45.99%; **Axis2**:35.61%; **Axis3**:11%). El gráfico de dispersión **Axis1** vs **Axis2** (81.6%) (Fig. 17a) recuperó las OTU's correspondientes a las localidades de **Gua**, **Pue** y **Mich**, mientras que, la matriz de confusión clasificó correctamente las poblaciones de **Gua** y **NL** al 100% y **Mich** y **Pue** a >80% (Tabla 8).

De la configuración **LP**, los tres primeros **RW's** recuperaron el 67.77% de la variación total (**RW1**=39.48%; **RW2**=18.59%; **RW3**=9.69%). Los cambios en la forma referentes al **RW1** (39.48%) mostraron cambios en los márgenes dorsal, anterior y posterior, mientras que, el **RW2** (18.59%) presentó diferencias en los márgenes dorsal y ventral (Fig. 15b). El gráfico de dispersión **RW1** vs **RW2** (58.08%) agrupó las poblaciones de **Gro**, **Pue** y **Mor** (datos no mostrados). La prueba MANOVA y sus respectivas pruebas pareadas a partir de los 10 primeros **RW's**, mostraron diferencias estadísticas significativas ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.055$; $P=6.53 \times 10^{-15}$) entre las localidades de **Gro** vs **Mich** ($P < 0.05$), **Mor** vs **Mich** ($P < 0.05$), **NL** vs **Mich** ($P < 0.0001$), **Pue** vs **Mich** ($P < 0.0001$), **Mor** vs **Pue** ($P < 0.05$), **Pue** vs **NL** ($P < 0.05$). El

DA de los 10 primeros **RW's** y asignando a las OTU's de acuerdo a su origen geográfico recuperó el 91.25% de la variación total en los tres primeros ejes (**Axis1**:53.4%; **Axis2**:27.69%; **Axis3**:10.16%). El gráfico de dispersión **Axis1** vs **Axis2** (81.09%) (Fig. 17b) rescató las OTU's correspondientes a las localidades de **NL**, **Pue** y **Gua**, mientras que, la matriz de confusión clasificó correctamente las localidades de **Gua** al 100% y **Gro**, **Mor** y **Pue** a >85% (Tabla 9).

Los tres primeros **RW's** de la configuración **DE**, explicaron el 81.34% de la variación total (**RW1**=41.73%; **RW2**=24.44%; **RW3**=15.17%). Los cambios en la forma referentes al **RW1** (41.73%) y el **RW2** (24.44%) mostraron cambios en los márgenes anterior y posterior relativos a curvaturas medias y bordes pronunciados, así como a un ensanchamiento y estrechamiento del margen, respectivamente (Fig. 16a). El gráfico de dispersión **RW1** vs **RW2** (66.17%) agrupó la localidad de **Gua** (datos no mostrados). La prueba MANOVA y sus respectivas pruebas pareadas a partir de los 10 primeros **RW's**, mostraron diferencias estadísticas significativas ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.156$; $P=1.4 \times 10^{-5}$) entre las localidades de **Mich** vs **Pue** ($P < 0.0001$). El **DA** de los 10 primeros **RW's** y asignando a las OTU's de acuerdo a su origen geográfico rescató el 90.89% de la variación total en los tres primeros ejes (**Axis1**:52.29%; **Axis2**:23.7%; **Axis3**:14.9%). El gráfico de dispersión **Axis1** vs **Axis2** (75.99%) (Fig. 17c) recuperó las OTU's correspondientes a las localidades de **Pue**, **Gro**, **NL** y **Mich**, mientras que, la matriz de confusión clasificó correctamente las poblaciones de **Gua** al 100% y **Mor**, **NL** y **Pue** a > 70% (Tabla 10).

De la configuración **LE**, los tres primeros **RW's** recuperaron el 88.25% de la variación total (**RW1**=70.7%; **RW2**=9.97%; **RW3**=7.57%). Los cambios en la forma referentes al **RW1** (70.7%) mostraron cambios en los márgenes posterior y ventral, mientras que, el **RW2** (9.97%) presentó diferencias en los márgenes anterior, posterior y ventral (Fig. 16b). El gráfico de dispersión **RW1** vs **RW2** (80.67%) recuperó las localidades de **Gro**, **Mor** y **Pue** (datos no mostrados). La prueba MANOVA y sus respectivas pruebas pareadas a partir de los 10 primeros **RW's**, mostraron diferencias estadísticas significativas ($\lambda_{\text{Wilks}}=0.254$; $P=4 \times 10^{-3}$) entre las localidades de **Gro** vs **Mich** ($P < 0.05$) y **Mich** vs **Pue** ($P < 0.05$). El **DA** de los 10 primeros **RW's** y asignando a las OTU's de acuerdo a su origen geográfico cuantificó el 90.07% de la variación total en los tres primeros ejes (**Axis1**:41.68%; **Axis2**:31.14%; **Axis3**:17.25%). El gráfico de dispersión **Axis1** vs **Axis2** (72.82%) (Fig. 17d) recuperó las OTU's correspondientes a las localidades de **Mor**, **Gro**, **Mich**, **Pue** y **NL**, mientras que, la matriz de confusión clasificó correctamente las poblaciones de **Gua** al 100% y **Pue** > 70% (Tabla 11).

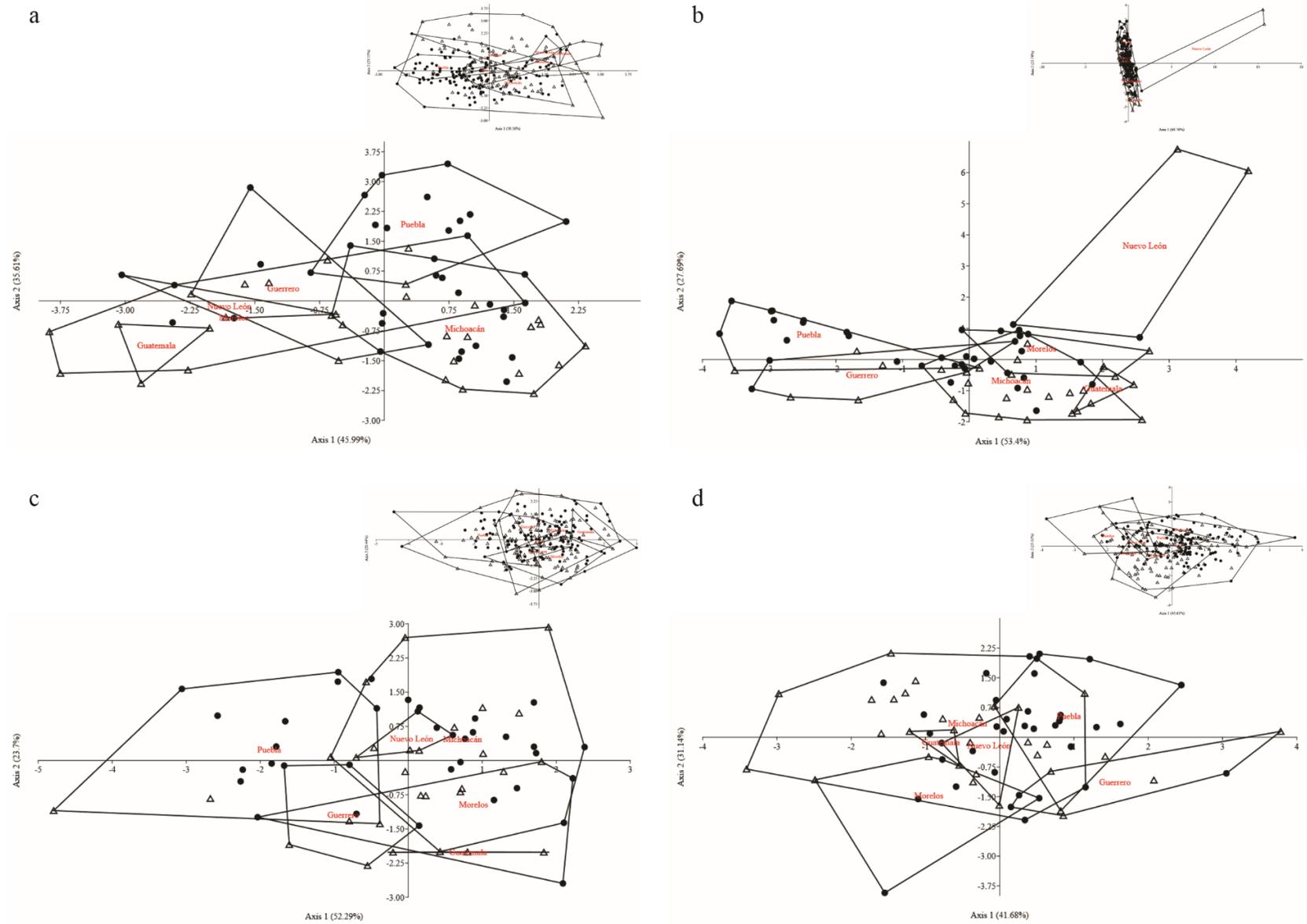


Figura 17. Gráfico de dispersión del análisis de discriminantes (DA), a partir de los 10 primeros RW's, usando hembras y machos. a) DP, b) LP c) DE d) LE.

Tabla 8. Matriz de confusión de **DP**. Las filas son los grupos dados y las columnas los grupos predichos. Los números entre paréntesis muestran los porcentajes de clasificación.

	Guatemala	Guerrero	Michoacán	Morelos	Nuevo León	Puebla	Total
Guatemala	3* (100%)	0	0	0	0	0	3
Guerrero	0	4* (57.1%)	1	2	0	0	7
Michoacán	0	0	28* (84.8%)	1	1	3	33
Morelos	2	0	1	2* (28.5%)	1	1	7
Nuevo León	0	0	0	0	4* (100%)	0	4
Puebla	0	1	0	1	0	12* (85.7%)	14
Total	5	5	30	6	6	16	68

*Individuos clasificados correctamente

Tabla 9. Matriz de confusión de **LP**. Las filas son los grupos dados y las columnas los grupos predichos. Los números entre paréntesis muestran los porcentajes de clasificación.

	Guatemala	Guerrero	Michoacán	Morelos	Nuevo León	Puebla	Total
Guatemala	3* (100%)	0	0	0	0	0	3
Guerrero	0	6* (85.7%)	0	1	0	0	7
Michoacán	3	1	25* (75.7%)	4	0	0	33
Morelos	1	0	0	6* (85.7%)	0	0	7
Nuevo León	0	0	0	2	2* (50%)	0	4
Puebla	0	1	1	0	0	12* (85.7%)	14
Total	7	8	26	13	2	12	68

*Individuos clasificados correctamente

Tabla 10. Matriz de confusión de **DE**. Las filas son los grupos dados y las columnas los grupos predichos. Los números entre paréntesis muestran los porcentajes de clasificación.

	Guatemala	Guerrero	Michoacán	Morelos	Nuevo León	Puebla	Total
Guatemala	3* (100%)	0	0	0	0	0	3
Guerrero	1	4* (66.6%)	0	0	0	1	6
Michoacán	3	2	21* (67.7%)	3	2	0	31
Morelos	0	0	1	5* (71.4%)	0	1	7
Nuevo León	0	0	0	0	3* (75%)	1	4
Puebla	0	1	1	1	0	11* (78.5%)	14
Total	7	7	23	9	5	14	65

*Individuos clasificados correctamente

Tabla 11. Matriz de confusión de **LE**. Las filas son los grupos dados y las columnas los grupos predichos. Los números entre paréntesis muestran los porcentajes de clasificación.

	Guatemala	Guerrero	Michoacán	Morelos	Nuevo León	Puebla	Total
Guatemala	3* (100%)	0	0	0	0	0	3
Guerrero	0	3* (42.8%)	0	1	2	1	7
Michoacán	5	3	15* (45.4%)	2	4	4	33
Morelos	1	0	1	4* (57.1%)	1	0	7
Nuevo León	1	0	0	1	2* (50%)	0	4
Puebla	0	1	1	0	2	10* (71.4%)	14
Total	10	7	17	8	11	15	68

*Individuos clasificados correctamente

Discusión

El análisis morfológico de *Phloeosinus baumanni* en un contexto geográfico, mediante el estudio de 40 caracteres externos y el análisis de la forma del pronoto y los élitros, reconoció que los patrones de variación fenotípica de este descortezador se han estructurado de manera diferencial entre las distintas partes del cuerpo y entre sexos. También, permitió evaluar el grado de variación de los atributos propuestos previamente para su identificación: la longitud total del cuerpo (**LT**), el ancho posterior del pronoto (**APP**), el número de dientes en la interestría III del declive elitral izquierdo y derecho (**NTI III izq** y **NTI III der**), el número de dientes en la interestría I del declive elitral izquierdo y derecho (**NTI I izq** y **NTI I der**), la forma de las puntuaciones en el disco elitral (**FPE**), la disposición de las puntuaciones de las estrías en el declive elitral (**FPD**), la escultura de la frente (**ECQ**) y la densidad de las escamas en el declive (**DED**). Además, de encontrar nuevos que permiten su reconocimiento: la distancia entre las coxas II (**DCII**), la distancia entre las coxas III (**DCIII**), el número de crenulaciones en la interestría III del disco elitral izquierdo y derecho (**NCE III izq** y **NCE III der**) y el número de crenulaciones en la interestría I del disco elitral izquierdo y derecho (**NCE I izq** y **NCE I der**).

Dimorfismo sexual. El dimorfismo sexual es un patrón frecuente en los miembros de Scolytinae, fenómeno asociado a sus hábitos en túnel, debido a que las diferencias morfológicas más pronunciadas entre sexos se localizan en la frente y el declive elitral, que son regiones del cuerpo que tienen contacto cuando las parejas están dentro de los sistemas de galerías (Wood, 1982; Sauvard, 2004; Kirkendall et al., 2015). Estas regiones del cuerpo presentan diferentes patrones de ornamentaciones cuticulares y pubescencias lo que sugiere que el estímulo táctil, es crucial en el reconocimiento interespecífico e intersexual (Wood, 1982; Kirkendall, 1983; Sauvard, 2004; Kirkendall et al., 2015). Como se ha reconocido en otras especies de escolitinos, el sexo pionero (las hembras) en *P. baumanni* presenta una

mayor plasticidad fenotípica reflejada en una ornamentación y vestidura más desarrollada (dientes, sedas y escamas más grandes y en mayor cantidad) comparado con el otro sexo (Wood, 1982; Kirkendall, 1983; Mendel, 1984; Sauvard, 2004; Kirkendall et al., 2015; Lieutier et al., 2016).

El presente estudio permitió reconocer en *P. baumanni* un claro dimorfismo sexual soportado por 19 atributos morfológicos: el ancho del epistoma (**AEP**), la altura de la muesca ocular (**AIM**), la distancia entre las coxas I (**DCI**), la distancia entre las coxas II (**DCII**), la distancia entre las muescas oculares (**DOM**), la longitud de la cabeza (**LC**), la longitud del ojo (**LO**), la longitud total del cuerpo (**LT**), la disposición de las puntuaciones de las estrías en el declive elitral (**FPD**), la densidad de las escamas en el declive (**DED**), el número de crenulaciones en el margen del disco elitral (**NCDE**), el número de crenulaciones en la interestría III del disco elitral izquierdo y derecho (**NCE III izq** y **NCE III der**), el número de crenulaciones en la interestría I del disco elitral izquierdo y derecho (**NCE I izq** y **NCE I der**), el número de dientes en la interestría III del declive elitral izquierdo y derecho (**NTI III izq** y **NTI III der**) y el número de dientes en la interestría I del declive elitral izquierdo y derecho (**NTI I izq** y **NTI I der**). Ubicados en el rostro, disco y declive elitral. De estos, nueve fueron reconocidos previamente por Hopkins (1905), Blackman (1943) y Wood (1982); los cuales concuerdan con las variables de mayor relevancia en la segregación de sexos en el análisis (**LT, AEP, DOM, FPD, DED, NTI III der-izq, NTI I der-izq**). Estos caracteres, también se han señalado como diagnósticos y dimórficos en otras especies hermanas del género (i.e., *P. armatus* Reitter) (Pennacchio et al., 2013; Baruch et al., 2017).

Un patrón de dimorfismo sexual recurrente, son las diferencias en el tamaño reflejado en atributos que representan las dimensiones del cuerpo. De las variables continuas estudiadas, tres fueron mayores en hembras (**AEP, DOM, LT**). La longitud total del cuerpo (**LT**), en *P. baumanni*, se propuso como un carácter dimórfico, al ser las hembras más grandes y diagnóstico, al ser una de las especies con mayores dimensiones en el género (Blackman, 1943; Wood, 1982). Este patrón también se ha documentado en *Xyleborus ferrugineus* Fabricius (Kingsolver y Norris, 1977), *S. scolytus* (Anderbrant y Schlyter, 1987), *Dendroctonus frontalis* Zimmermann, *D. brevicomis* LeConte, (Foelker y Hofstetter, 2014) y *P. armatus* (Baruch et al., 2017), cuyas hembras presentan una mayor longitud total del cuerpo respecto a los machos. En otros escolitinos, las diferencias en tamaño de los elementos de la cabeza como el área de la frente, fue codificada como el ancho del epistoma (**AEP**) y la distancia entre los ojos (**DOM**). Se ha asociado a una mayor cantidad de elementos cuticulares en el rostro útiles durante el cortejo (Kingsolver y Norris, 1977; Sturgeon y Mitton, 1986; Anderbrant y Schlyter, 1987; Langor y Spence, 1991; Bright, 1989).

Las diferencias en el tamaño de los sexos en las especies de descortezadores se han atribuido, principalmente, a la selección sexual promovida por el reconocimiento intraespecífico dentro de los

sistemas de galería. No obstante, se ha demostrado que, tanto factores exógenos (temperatura, humedad, disponibilidad y calidad de recursos, etc.), como endógenos (acervos genéticos poblacionales, “calidad” de los padres, etc.), influyen en las larvas y posterior desarrollo de los adultos aunque, se desconoce su interacción exacta, para las diferencias entre sexos (Nilssen, 1979; Anderbrant et al., 1985; Kirkendall, 1989; Honěk, 1993; Nylin y Gotthard, 1998; Turchin et al., 1999; Lombardero et al., 2000; Bentz et al., 2001; Hofstetter et al., 2007; Graf et al., 2012; Bracewell et al., 2013; Foelker y Hofstetter, 2014).

Otros atributos relacionados con el dimorfismo sexual son las pubescencias y patrones cuticulares del declive elitral. De los caracteres cualitativos; la densidad de las escamas (**DED**) y el arreglo de las puntuaciones de las estrías (**FPD**) (ambos en el declive elitral), fueron los de mayor importancia dimórfica. La densidad de escamas en las interestrías 2, fue mayor en hembras y las ornamentaciones presentaron diferente arreglo entre sexos. En otras especies de descortezadores, las sedas son un carácter dimórfico principal de acuerdo a su ubicación, función y distribución (Page y Willis, 1983; Anderbrant y Schlyter, 1987), así como los arreglos cuticulares que suelen diferir en los extremos del cuerpo y muchas veces son complementarios a otros elementos (Kirkendall, 1983; Wood, 1982; Kirkendall et al., 2015).

En cuanto a los caracteres discontinuos; el número de tubérculos en las interestrías 1 y 3, en ambos élitros (**NTI I der-izq**, **NTI III der-izq**), presentaron diferencias. Las hembras, mostraron una mayor cantidad de elementos cuticulares en comparación de los machos. Esto puede deberse a que, la cantidad de tubérculos de la interestría 1 es el carácter diacrítico, así como dimórfico, más importante en la especie (Hopkins, 1905; Blackman, 1943; Wood, 1982). Estos elementos también se han señalado como caracteres diagnósticos en la gran mayoría de escolitinos (Kirkendall, 1983; Wood, 1982; Sauvard, 2004; Cognato y Grimaldi, 2009; Kirkendall et al., 2015) y en otras especies hermanas del género como *P. armatus* Reitter (Pennacchio et al., 2013; Baruch et al., 2017). Las diferencias en el número y variación de los elementos cuticulares entre sexos se han asociado a presiones selectivas diferenciales entre ellos (Wood, 1982; Civetta y Singh, 1999; Kirkendall et al., 2015) lo cual se ha soportado en otros descortezadores. En *D. ponderosae*, los machos al elegir pareja suelen priorizar los recursos asociados a las hembras (tamaño de los árboles, producción de resina y tamaño de las galerías) antes que las características generales de estas (tamaño, elementos cuticulares, etc.); mientras que, las hembras priorizan características morfológicas como el tamaño, eligiendo a los más grandes (Reid y Baruch 2010). Otro caso, es el género *Ips*, donde al usar caracteres sexuales secundarios relacionados con la ornamentación de la cabeza, protibia y el declive elitral (número de tubérculos, orientación y tamaño), se ha logrado el reconocimiento de la mayoría de las especies, no obstante, algunas otras resultan difícil de sexar usando estos caracteres y otras especies

muestran una mayor variación interpoblacional que interespecífica (Lanier y Cameron, 1969; Ali-Rabiai, 1972; Schlyter y Cederholm, 1981).

Análisis de caracteres. De los 40 atributos analizados, 12 fueron propuestos como caracteres diagnósticos en *P. baumanni* (Hopkins, 1905; Blackman, 1943; Wood, 1982): el ancho anterior del pronoto, (**APA**), el ancho del epistoma (**AEP**), la distancia entre las muescas oculares (**DOM**), la longitud total del cuerpo (**LT**), el número de dientes en la interestría III del declive elitral izquierdo y derecho (**NTI III izq** y **NTI III der**), el número de dientes en la interestría I del declive elitral izquierdo y derecho (**NTI I izq** y **NTI I der**), la forma de las puntuaciones en el disco elitral (**FPE**), la disposición de las puntuaciones de las estrias en el declive elitral (**FPD**), la escultura de la frente (**ECQ**) y la densidad de las escamas en el declive (**DED**).

El pronoto de acuerdo con Blackman (1942) y Wood (1982), es de 0.9 a 1.1 veces más largo que ancho y presenta un agrandamiento hacia los ángulos posteriores. El estudio soportó que esta estructura debe cuantificarse como dos caracteres aparte ya que el ancho anterior y posterior difirieron. En un contexto geográfico, el ancho anterior del pronoto (**APA**) es mucho más variable ya que se lograron encontrar especímenes de las localidades de **NL** y **Mich** (hembras) y **Gua** y **Mich** (machos), cuyas medidas fueron más grandes, a diferencia del ancho posterior de pronoto (**APP**) que no mostró diferencias. Por lo cual, este caracter no es consistente.

El ancho del epistoma (**AEP**) reportado por Blackman (1942) y Wood (1982), es muy corto sin delimitar medidas exactas. El estudio soporto que este caracter presenta diferencias entre sexos, siendo las hembras las que presentaron mayores valores. Entre poblaciones, no presento diferencias significativas lo cual lo convierte en un caracter consistente, además de dimórfico.

La distancia entre las muescas oculares (**DOM**) de acuerdo con Blackman (1942), corresponde al 0.66 tan largo como ancho. Sin embargo, el estudio mostró diferencias significativas entre hembras y machos, demostrando su utilidad como un caracter dimórfico.

El número de tubérculos en las interestrías 1 (**NTI I der-izq**) de acuerdo con Hopkins (1905), Blackman (1942) y Wood (1982), en hembras se encuentra fuertemente dentado sin intervalos específicos y los machos van de 0 a 2 tubérculos por élitro. El estudio soportó diferencias dimórficas. E interpoblacionalmente, este caracter mostró una gran variabilidad. En hembras las poblaciones de **Gro** y **NL** mostraron diferencias promedio de 8 y 5 tubérculos, respectivamente. Mientras que, en los machos, las poblaciones de **Mich** y **Pue** exhibieron valores promedio de 0 y 2 tubérculos, respectivamente. Lo cual, indica que es un caracter sometido a presiones selectivas específicas en cada población.

El número de tubérculos en las interestrías 3 (**NTI III der-izq**) reportado por Hopkins (1905), Blackman (1942) y Wood (1982), se describe como fuertemente aserrados sin ningún intervalo específico.

El estudio soportó diferencias dimórficas al mostrar valores promedio de 8 tubérculos en machos y 7 en hembras, para cada élitro. Así, como soportar diferencias geográficas ya que, especímenes de las localidades de **Mich** y **Gro** en hembras mostraron valores promedio de 7 y 8 tubérculos, respectivamente, mientras que, en machos **VM** y **Gua** exhibieron valores promedio de 6 y 9 tubérculos, respectivamente. Este carácter mostró una variación dependiente del sexo y las poblaciones.

La forma de las puntuaciones del disco elitral (**FPE**) de acuerdo con Wood (1982), presentan una forma transversalmente ovalada o circular. El estudio soportó que, este carácter es más variable en las hembras que los machos. En estas, las poblaciones de **Mich** y **VM** exhibieron un mayor porcentaje para cada atributo (80% y 100%, respectivamente).

La disposición de las puntuaciones de las estrías en el declive elitral (**FPD**) de acuerdo con Hopkins (1905), Blackman (1942) y Wood (1982), presentan dimorfismo sexual al ser el patrón de los machos granulado y puntiforme, mientras que, en las hembras se describe como estrechamente punteado. De acuerdo con el estudio, esto fue soportado al codificar este carácter en tres estadios: libres, en surco o fusionadas. Las hembras presentaron una mayor frecuencia de puntuaciones fusionadas, mientras que, los machos exhibieron puntuaciones libres. El estadio intermedio del surco contó con una frecuencia baja. Este carácter funciona como dimórfico.

La escultura de la frente (**ECQ**) de acuerdo a las descripciones previas (Hopkins, 1905; Blackman, 1943; Wood, 1982) presenta un dimorfismo sexual al mostrar las hembras una carina media inconspicua y los machos presentan una carina conspicua. El estudio mostró que este atributo tiene una mayor variación geográfica entre hembras, que de manera intersexual. Las poblaciones de **Gro** mostraron quillas conspicuas, mientras que las de **Mich**, fueron inconspicuas. Este carácter no soporta diferencias dimórficas previamente descritas, descartándose como un carácter diagnóstico y dimórfico.

La densidad de las escamas en el declive elitral (**DED**) descrito por Hopkins (1905), Blackman (1942) y Wood (1982), muestra un dimorfismo sexual al presentar las hembras una mayor densidad de escamas, que los machos en la interestría 2. El estudio soportó estas diferencias al ser un carácter dimórfico.

Análisis multivariado. El análisis multivariado de los caracteres cuantitativos y cualitativos (**PCA**, **DA** y **PCoA**) mostraron que, entre sexos se presentan fenotipos bien diferenciados con bajo o nulo grado de solapamiento (Figs. 7, 9, 13). Además, al analizar los sexos por separado, se recuperaron fenotipos definidos por discontinuidades en la variación morfológica correspondientes a las poblaciones de: **Mich**, **Pue** y **NL** (hembras y machos), **Gro** (hembras) y **Gua** (machos). Estas diferencias muestran que la variación no es continua y que la segregación depende del sexo y la localidad examinada. Estas diferencias pueden atribuirse a distintos factores como son: condiciones medioambientales específicas (Gabriel y Sokal, 1969; Gould y Johnston, 1972; Dynesius y Jansson, 2000; Bentz et al., 2001; Hofstetter

et al., 2007; Hof et al., 2012), ecología y movimientos poblacionales (Noonan, 1988; Salinas-Moreno et al., 2004, 2010; Mendoza et al., 2011), barreras naturales (Noonan, 1988; Nosil et al., 2009, 2017), desarrollo larval (Anderbrant et al., 1985; Kirkendall, 1989; Graf et al., 2012), etc.

El área de distribución de *P. baumanni* mostró poblaciones discontinuas con gradientes de interconexión al estar restringida a la distribución de su único hospedero *H. lusitanica* (Logan y Powell, 2001; Mendoza et al., 2011; Maciel-Mata et al., 2015; Cervantes-Espinoza et al., 2022). La localidad de **VM** contó con la mayor cantidad de solapamiento en todos los gráficos de dispersión, así como una mayor cantidad de diferencias en las pruebas pareadas. Al ser la población más grande, ambos sexos presentan una mayor plasticidad fenotípica. Esto puede interpretarse como un mayor flujo génico con el resto de grupos. En las periferias, las poblaciones tienden a estar más aisladas con respecto a las poblaciones centrales (Brown, 1984, Brown et al., 1996), caso que se ve reflejado en las localidades más alejadas geográficamente como **NL**, **Gua**, **Pue**, **Gro** y **Mich**; cuyas poblaciones presentaron una segregación consistente en todos los análisis. Además, se debe tener en cuenta las estrategias de historia de vida presente en *P. baumanni* ya que, su dinámica poblacional varía a lo largo de las estaciones y entre hospederos (Lindgren y Raffa, 2013; Weed et al., 2015).

Morfometría Geométrica. El análisis de la variación de la forma del pronoto y los élitros, no se habían realizado en *P. baumanni*, sin embargo, estudios similares con otros escarabajos y escolitinos han mostrado ser útiles en la diferenciación de especies emparentadas y como caracteres dimórficos (Benítez et al., 2010; García-Román et al., 2019; Regueira et al., 2020; Opina-Garcés et al., 2021). La vista-estructura lateral-élitros (**LE**) fue la única combinación que mostró diferencias significativas entre sexos. Los machos presentaron un declive elitral más pronunciado que las hembras. Estas diferencias se han reportado en descripciones previas (Hopkins, 1905; Blackman, 1943; Wood, 1982), así como en otras especies de descortezadores (Opina-Garcés et al., 2021) y coleópteros (Benítez et al., 2010; Acevedo, 2015; Zhang et al., 2019; Regueira et al., 2020). Se trata de una estructura muy variable entre escolitinos (Wood, 1982; Kirkendall, 1983; Sauvard, 2004; Kirkendall et al., 2015).

En un contexto geográfico, ninguna combinación vista-estructura logró recuperar alguna población en el espacio multidimensional. Sin embargo, la posterior recuperación de grupos (**DA**) a partir de los diez primeros **RW's**, mostró la segregación de **NL** (hembras y machos) en la configuración **LP**. Mientras que, las pruebas MANOVA y sus respectivas pruebas pareadas mostraron diferencias entre casi todas las poblaciones sobre todo en la estructura del pronoto. Estas diferencias en los diversos análisis de las estructuras sugieren algún grado de diferenciación en la forma del pronoto de manera poco evidente.

Esta casi inexistente variación en la forma de las estructuras entre sexos y poblaciones puede verse compensado gracias a las especializaciones morfológicas presentes en el declive elitral.

Las poblaciones de *P. baumanni*, presentan suficientes diferencias fenotípicas para establecer un gradiente geográfico susceptible a distintas condiciones bióticas y abióticas aún por aclarar. De acuerdo con los resultados, las poblaciones correspondientes a **Mich, Pue** y **NL** en ambos sexos, muestran una segregación en morfos o “biotipos”. Estas poblaciones, presentaron diferencias significativas en los caracteres involucrados en el reconocimiento y posible elección de pareja: el número de tubérculos en las interestrías 1 y 3 (**NTI I der-izq, NTI III der-izq**). Si bien, no se han establecido límites concretos en la categorización de los mecanismos involucrados en la creación de los biotipos, si podemos hacer un uso provisional y temporal de este término, dada la cantidad de diferencias morfológicas encontradas en la distribución de *P. baumanni* (Diehl y Bush, 1984; Downie, 2010). Finalmente, las diferencias geográficas bruscas en las frecuencias morfológicas no deben interpretarse como pruebas de aislamiento geográfico o sexual entre las poblaciones (Rice y Hostert, 1993). Hacen falta pruebas adicionales donde se consideren bases genéticas y el estatus evolutivo de las diferencias, considerando el flujo genético, la influencia de gradientes medioambientales e interacciones inter e intraespecíficas más detalladas.

Conclusiones

De los 12 atributos diagnósticos propuestos, en el reconocimiento de *P. baumanni*, ocho mostraron consistencia geográfica y carácter dimórfico: el ancho del epistoma (**AEP**), la distancia entre las muescas oculares (**DOM**), el número de tubérculos en las interestrías 1 derecha e izquierda (**NTI I der-izq**), el número de tubérculos en las interestrías 3 derecha e izquierda (**NTI III der-izq**), la disposición de las puntuaciones de las estrías en el declive elitral (**FPD**), la densidad de las escamas en el declive elitral (**DED**).

La distribución geográfica de *P. baumanni*, presenta una variación morfológica discontinua. Lo cual, permite, recuperar fenotipos de acuerdo al sexo y la población, segregando mayormente, las localidades de machos. Estas poblaciones se ven soportadas principalmente por 15 de los 40 caracteres propuestos (**AEP, AIM, DCI, DCII, DOM, LC, LO, LT, FPD, DED, NCDE, NTI III der-izq y NTI I der-izq**). El análisis integral de la variación de la forma, de las estructuras, no mostró diferencias significativas.

Los resultados obtenidos a partir de los análisis empleados en el estudio, sugieren una segregación de biotipos correspondientes a las poblaciones de **Mich, Pue** y **NL**. Se sugiere un estudio a profundidad de los factores bióticos y abióticos de las distintas poblaciones y su relación con la variación de caracteres y formas de estructuras en futuros estudios de *P. baumanni*, así como una aproximación en caracteres morfológicos internos y análisis genéticos poblacionales.

Referencias bibliográficas

- Acevedo A M T. 2015. *Geometric morphometric analysis of the head, pronotum and elytra of Brontispa longissimi (Gestro) collected in selected provinces in the Philippines*. Adv. Environ. Biol. 9(25): 18-26.
- Adams D C. y Funk D J. 1997. *Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in Neochlamisus bebbianae leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline*. Syst. Biol. 46 (1): 180-194.
- Adams D C., Rohlf F J. y Slice D E. 2004. *Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution"*. Italian Journal of Zoology. 71: 5-16.
- Adams R., Bartel J. y Price J R. 2009. *A new genus Hesperocyparis, for the cypresses of the western hemisphere (Cupressaceae)*. Phytologia. 91(1):160-185.
- Adams M., Raadik T A., Burridge C. y Georges A. 2014. *Global biodiversity assessment and hyper-cryptic species complexes: more than one species of elephant in the room?* Syst. Biol. 63(4): 518-533.
- Alibert P., Moreau B., Dommergues J L. y David B. 2001. *Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, Carabus auronitens and C. nemoralis (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach*. Zoologica Scripta. 30(4): 299-311.
- Ali-Rabiai S. 1972. *Sex differentiation in the pupae and adults of Ips sexdentatus (Coleoptera: Scolytidae)*. Can. Ent. 104(7): 1029-1031.
- Anderbrant O., Schlyter F. y Birgersson G. 1985. *Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle Ips typographus*. Oikos. 45(1): 89-98.
- Anderbrant O. y Schlyter F. 1987. *Differences in morphology and sexual size dimorphism between the Dutch elm disease vectors Scolytus laevis and Scolytus scolytus (Col., Scolytidae)*. J. Appl. Ent. 103: 378-386.
- Armendáriz-Toledano F., Niño A., Sullivan B T., Macías-Sámamo J., Víctor J., Clarke S R. y Zúñiga G. 2014. *Two Species within Dendroctonus frontalis (Coleoptera: Curculionidae): Evidence Morphological, Karyological, Molecular, and Crossing Studies*. Ann. Entomol. Soc. Am. 107(1): 11-27.
- Armendáriz-Toledano F., García-Román J., López M F., Sullivan B T. y Zúñiga G. 2017. *New characters and redescription of Dendroctonus vitei (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)*. Can. Entomol. 149: 413-433.
- Atkinson T H. y Equihua M A. 1985. *Notes on Biology and Distribution of Mexican and Central American Scolytidae (Coleoptera). I. Hylesininae, Scolytinae except Cryphalini and Corthylini*. Coleopt. Bull. 39(3): 227-238.

- Atkinson T H. y Equihua M A. 1986. *Biology of the Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera) in a Tropical Deciduous Forest at Chamela, Jalisco, Mexico*. Fla. Entomol. 303-310.
- Atkinson T H., Saucedo C., Martínez F E. y Burgos S A. 1986. *Coleópteros Scolytidae y Platypodidae asociados con las comunidades vegetales de clima templado y frío en el estado de Morelos*. Acta Zool. Me. 17: 1-58.
- Atkinson T H. 2012. *Estado de conocimiento de la taxonomía de los escarabajos descortezadores y ambrosiales de México (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)*. Memorias del XVI Simposio Nacional de Parasitología Forestal. 13-27.
- Atkinson T H. 2022. *Bark and ambrosia beetles of the Americas*. <http://www.barkbeetles.info>. (8-10-22)
- Baruch O., Mendel Z., Scharf I. y Harari A. 2017. *Mating system, mate choice and parental care in a bark beetle*. Bull. Entomol. Res. 107: 611-619.
- Benítez H A., Vidal M., Briones R. y Jerez V. 2010. *Sexual dimorphism and morphological variation in populations of Ceroglossus chilensis (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae)*. J. Entomol. Res. Soc. 12(2): 87-95.
- Benítez H A., Sanzana M J., Jerez V., Parra L E., Hernández C E. y Canales-Aguirre C B. 2013. *Sexual Shape and Size Dimorphism in Carabid Beetles of the Genus Ceroglossus: Is Geometric Body Size Similar Between Sexes Due to Sex Ratio?* Zool. Sci. 30: 289-295.
- Bentz B J., Loga J A. y Vandygriff J C. 2001. *Latitudinal variation in Dendroctonus ponderosae (Coleoptera: Scolytidae) development time and adult size*. Can. Entomol. 133: 375-387.
- Bentz B J., Bracewell R R., Mock K E. y Pfrender M E. 2011. *Genetic architecture and phenotypic plasticity of thermally-regulated traits in an eruptive species, Dendroctonus ponderosae*. Evo Ecol. 25(6): 1269-1288.
- Berryman A A., Dennis B., Raffa K F. y Stenseth N C. 1985. *Evolution of optimal attack, with particular reference to bark beetles (Coleoptera: Scolytidae)*. Ecology. 66(3): 898-903.
- Blackman M W. 1942. *Revision of the genus Phloeosinus Chapuis in North America (Coleoptera, Scolytidae)*. Proc. U.S. NAT. MUS. 92: 397-474.
- Bolnick D I. y Doebeli M. 2003. *Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological coin*. Evol. 57(11): 2433-2449.
- Bookstein F L. 1989. *Principal Warps: Thin-Plate Splines and the Decomposition of Deformations*. IEEE. 11 (4): 567-585.
- Bookstein F L. 1989. *"Size and Shape": A comment on Semantics*. Syst. Zool. 38(2): 173-180.
- Bookstein F L. 1996. *Combining the tools of Geometric Morphometrics*. In Advances in morphometrics. Springer, Boston. 131-151.

- Bozsik G. y Szöcs G. 2017. *Phenology, behavior and infestation levels of the invasive small cypress bark beetle, Phloeosinus aubei, on some cultivars of Thuja and Juniper spp., in Hungary.*
- Bracewell R R., Pfrender M E., Mock K E. y Bentz B. 2013. *Contrasting Geographic Patterns of Genetic Differentiation in Body Size and Development Time with Reproductive Isolation in Dendroctonus ponderosae (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae).* Ann. Entomol. Soc. Am. 106(3): 385-391.
- Brown H J. 1984. *On the relationship between abundance and distribution of species.* Amer. Naturalist. 124(2): 255-279.
- Brown H J., Stevens C G. y Kaufman M D. 1996. *The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure.* Annu. Rev. Ecol. Syst. 27: 597-623.
- Cervantes-Espinoza M., Cuellar-Rodríguez G., Ruiz E A., Atkinson T H., García O J F., Hernández-García J A. y Armendáriz-Toledano F. 2022. *Distribution of Phloeosinus tacubayae Hopkins, 1905 (Curculionidae, Scolytinae), the Cypress Bark Beetle, and new records from potential distribution models.* Check List. 18(5): 1165-1175.
- Cibrián-Tovar D., Méndez J T., Campos B R. yates III O. y Flores J L. 1995. *Insectos forestales de México/Forest Insects of Mexico.* Universidad Autónoma de Chapingo. SARH. USDA. Natural Resources Canada. Comisión Forestal de América del Norte. FAO.
- Civetta A. y Singh R S. 1999. *Broad-sense sexual selection, sex gene pool evolution, and speciation.* Genome. 42(6): 1033-1041.
- Cognato A I. y Grimaldi D. 2009. *100million years of morphologic conservation in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae).* Syst. Entomol. 34(1): 93-100.
- Del-Val E. y Sáenz-Romero C. 2017. *Insectos Descortezadores (Coleoptera: Curculionidae) y Cambio Climático: Problemática actual y perspectivas en los bosques templados.* TIP Rev.Esp.Cienc.Quím.Biol. 20(2): 53-60.
- Diehl S R. y Bush G L. 1984. *An evolutionary and applied perspective of insect biotypes.* Ann. Rev. Entomol. 29: 471-504.
- Downie D A. 2010. *Baubles, bangles and biotypes: A critical review of the use and abuse of the biotype concept.* J. Insect Sci. 10: 176.
- Doyen J T. y Slobodchikoff C N. 1974. *An operational approach to species classification.* Syst. Biol. 23(2): 239-247.
- Dynesius M. y Jansson R. 2000. *Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations.* PNAS. 97(16): 9115-9120.
- Endler J A. 1973. *Gene flow and population differentiation: studies of clines suggest that differentiation along environmental gradients may be independent of gene flow.* Science. 179(4070): 243-250.
- Endler J A. 1992. *Signals, signal conditions, and the direction of evolution.* Am. Nat. 139: 125-153.

- Erbey M. y Sarikaya A D. 2017. *Geometric morphometric approach to three species of tribe Phyllobiini (Curculionidae: Entiminae) from Turkey*. J. Entomol. 5(5): 209-213.
- Faccoli M. y Sidoti A. 2013. *Description of Phloeosinus laricionis sp. n. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), a new bark beetle species from southern Europe*. Zootaxa. 3722(1): 92-100.
- Fettig C J. 2016. *Native Bark Beetles and Wood Borers in Mediterranean Forest of California*. En *Insects and diseases of Mediterranean forest systems*. Springer, Cham. 499-528.
- Foelker C J. y Hofstetter R W. 2014. *Heritability, fecundity and sexual size dimorphism in four species of Bark Beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)*. Ann. Entomol. Soc. Am. 107(1): 143-151.
- Fonseca-González J., de los Santos-Posadas H M., Llanderal-Cázares C., Cibrián-Tovar D., Rodríguez-Trejo D A. y Vargas-Hernández J. *Ips e insectos barrenadores en árboles de Pinus montezumae dañados por incendios forestales*. Madera y Bosques. 14(1): 69-80.
- Foster S A., Scott R J. y Cresko W A. 1998. *Nested biological variation and speciation*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 353: 207-218.
- Gabriel K R. y Sokal R R. 1969. *A new statistical approach to geographic variation analysis*. Syst. Zool. 18(3): 259-278.
- García-Román J., Armendáriz-Toledano F., Valerio-Mendoza O. y Zúñiga G. 2019. *An Assessment of Old and New Characters Using Traditional and Geometric Morphometrics for the Identification of Dendroctonus approximatus and Dendroctonus parallellocollis (Curculionidae: Scolytinae)*. J. Insect Sci. 19(1): 1-13.
- G
- Graf M., Reid M L., Aukema B H. y Lindgren B S. 2012. *Association of tree diameter with body size and lipid content of mountain pine beetles*. Can. Entomol. 144(3): 467-477.
- Gould S J. y Johnston R F. 1972. *Geographic variation*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 3: 457-498.
- Habib R B., Jamâa M L B. y Nourira S. 2007. *Biological Characteristics of the Cypress Bark Beetle Phloeosinus aubei in the Kessra Forest, Center of Tunisia*. TUNIS. J. Plant Prot. 2(2): 99-108.
- Halffter G. 1987. *Biogeography of the Montane entomofauna of Mexico and Central America*. 32(1): 95-114.
- Halffter G. 2017. *La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual*. Dugesiana. 24(2): 77-89.
- Halffter G. y Morrone J J. 2017. *An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization*. Zootaxa. 4226(1): 1-46.
- Hammer O., Harper D A T. y Ryan P D. 2001. *PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. Paleontología Electrónica. 4(1): 1-9.

- Hayes J L., Johnson P L., Eglitis A., Scott D W., Spiegel L., Schmitt C L. y Smith S E. 2008. *Response of Bark and Woodboring Beetles to Host Volatiles and Wounding on Western Juniper*. West. J. Appl. For. 23(4): 206-215.
- Hof A R., Jansson R. y Nilsson C. 2012. *The usefulness of elevation as a predictor variable in species distribution modelling*. Ecol. Modell. 246: 86-90.
- Hofstetter R W., Dempsey T D., Klepzig K D. y Ayres M P. 2007. *Temperature-dependent effects on mutualistic, antagonistic, and commensalistic interactions among insects, fungi and mites*. Community Ecol. 8(1): 47-56.
- Honěk A. 1993. *Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship*. Oikos, Apr. 66(3): 483-492.
- Hopkins A D. 1905. *Notes on some Mexican Scolytidae with descriptions of new species*. Proc. Ent. Soc. Wash. 7: 7181.
- Hopkins A D. 1909a. *Contributions toward a monograph of the Scolytid beetles. I The genus Dendroctonus*. U.S. Dep. Agric. Bur. Entomol. Tech. Serv. 17.
- Hopkins A D. 1909b. *Practical information on the Scolytid beetles of North America forests. I Bark beetles of the genus Dendroctonus*. U.S. Dep Agric. Bur. Entomol. Bull. 83.
- Hulcr J., Atkinson T H., Cognato A I., Jordal B H. y McKenna D D. 2015. *Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Vega F E y Hofstetter R W. (eds). *Morphology, Taxonomy, and Phylogenetics of Bark Beetles*. Elsevier/Academic Press, London, UK. 41-84.
- Kendal D. G. 1977. *The Diffusion of Shape*. Advances in Applied Probability. 9 (3): 428-430.
- Kingsolver J G. y Norris D M. 1977. *External morphology of Xyleborus ferrugineus (Fabr.) (Coleoptera: Scolytidae). I. Head and prothorax of adult males and females*. J. Morph. 154: 147-156.
- Kirkendall L R. 1983. *The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae)*. Zool. J. Linn. Soc. 77(4): 293-352.
- Kirkendall L R. 1989. *Within-harem competition among Ips females, an overlooked component of density-dependent larval mortality*. Ecography. 12(4): 477-487.
- Kirkendall L R., Biedermann P H W. y Jordal B H. 2015. *Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Vega F E y Hofstetter R W. (eds). *Evolution and Diversity of Bark and Ambrosia Beetles*. Elsevier/Academic Press, London, UK. 85-156.
- Klingenberg C P. 2008. *Morphological Integration and Developmental Modularity*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 39: 115-132.
- Knízek M. y Beaver R. 2007. *Taxonomy and Systematics of Bark and Ambrosia Beetles*. Lieutier F. et al. (eds). *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. 41-54.
- Lande R. 1982. *Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline*. Evol. 36(2): 213-23.

- Langor D W. y Spence J R. 1991. *Host effects on allozyme and morphological variation of the mountain pine beetle, Dendroctonus ponderosae Hopkins (Coleoptera: Scolytidae)*. Can. Entomol. 123(2): 395-410.
- Lanier G N. y Cameron E A. 1969. *Secondary sexual characters in the North American species of the genus Ips (Coleoptera: Scolytidae)*. Can. Entomol. 101(8): 862-870.
- Lanier G N. Hendrichs J P. y Flores J E. 1988. *Biosystematics of the Dendroctonus frontalis (Coleoptera: Scolytidae) Complex*. Ann. Entomol. Soc. Am. 81(3): 403-418.
- Lantschner M V., Corley J C. y Liebhold A M. 2020. *Drivers of global Scolytinae invasion patterns*. Ecol. Appl. 30(5): 1-12.
- Lieutier F., Mendel Z. y Faccoli M. 2016. *Bark Beetles of Mediterranean Conifers*. En *Insects and diseases of Mediterranean forest systems*. Springer, Cham. 105-197.
- Lindgren B S. y Raffa K F. 2013. *Evolution of tree-killing by bark beetles: trade-offs between the maddening crowds and a sticky situation*. Can. Entomol. 145(5): 471-495.
- Little D P. 2006. *Evolution and circumscription of the true cypresses (Cupressaceae: Cupressus)*. Syst. Bot. 31(3): 461-480.
- Lombardero M J., Ayres M P., Ayres B D. y Reeve J D. 2000. *Cold tolerance of four species of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) in North America*. Environ. Entomol. 29(3): 421-432.
- Logan J A. y Powell J A. 2001. *Ghost forests, global warming, and the mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae)*. American Entomologist. 47(3): 160-173.
- Maciel-Mata C A., Manríquez-Morán N., Octavio-Aguilar P. y Sánchez-Rojas G. 2015. *El área de distribución de las especies: revisión del concepto*. Acta Universitaria, 25(2): 3-19.
- Mallet J. 2001. *The speciation revolution*. J. Evol. Biol. 14: 887-888.
- Manly B F J. 1994. *Multivariate Statistical Methods A primer*. Otago New Zealand. Department of Mathematics and Statistics. University of Otago.
- Mendel Z. 1984. *Life history of Phloeosinus armatus Reiter and P. aubei Perris (Coleoptera: Scolytidae) in Israel*. Phytoparasitica. 12(2): 89-97.
- Mendoza M G., Salinas-Moreno Y., Olivo-Martínez A. y Zúñiga G. 2011. *Factors influencing the geographical distribution of Dendroctonus rhizophagus (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in the Sierra Madre Occidental, México*. Environ. Entomol. 40(3): 549-559.
- Mitteroecker P. y Gunz P. 2009. *Advances in Geometric Morphometrics*. Evol Biol. 36: 235-247.
- Morrone J J. 2020. *The Mexican Transition Zone: A Natural Biogeographic Laboratory to Study Biotic Assembly*. Springer
- Nilssen A C. 1979. *Taxonomic status of Drycoetes autographus Ratz. and D. hectographus Reitt. (Coleoptera: Scolytidae)*. Ent. Scand. 10: 219-228.

- Nosil P., Harmon L J. y Seehausen O. 2009. *Ecological explanations for (incomplete) speciation*. Trends. Ecol. Evol. 24(3): 145-156.
- Nosil P., Feder J L., Flaxman S M. y Gompert Z. 2017. *Tipping points in the dynamics of speciation*. Nat. Ecol. Evol. 1(2): 1-8.
- Noonan G R. 1988. *Biogeography of North American and Mexican insects, and a critique of vicariance biogeography*. Syst. Zoo. 37(4): 366-384.
- Nylin S. y Gotthard K. 1998. *Plastic in Life-History Traits*. Annu. Rev. Entomol. 43: 63-83.
- Ospina-Garcés S M., Ibarra-Juárez L A., Escobar F. y Lira-Noriega A. 2021. *Evaluating sexual dimorphism in the ambrosia beetle *Xyleborus affinis* (Coleoptera: Curculionidae) using geometric morphometrics*. Fla. Entomol. 104(2): 61-70.
- Page R E. y Willis M A. 1983. *Sexual dimorphism in ventral abdominal setae in *Scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae): possible role in courtship behavior*. Ann. Entomol. Soc. Am. 76: 78-82.
- Pajares J. A. y Lanier G. N. 1990. *Biosystematics of the turpentine beetles *Dendroctonus terebrans* and *D. valens* (Coleoptera: Scolytidae)*. Ann. Entomol. Soc. Am. 83: 171-188.
- Palacio F X., Apodaca M J. y Crisci J V. 2020. *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. 1ed. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires. Argentina.
- Pérez-De la Cruz M., Hernández-May M A., De la Cruz-Pérez A. y Sánchez-Soto S. 2016. *Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera: Curculionidae) de dos áreas de conservación en Tabasco, México*. Rev. Biol. Trop. 64(1): 319-326.
- Pérez-Silva M., Equihua M A., Estrada V E G., Muñoz V A L., Valdez C J M., Sánchez E J. y Atkinson T H. 2015. *Sinopsis de especies Mexicanas del Género *Xyleborus* Eichhoff, 1864 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)*. Acta Zool. Mex. 31(2): 239-250.
- Raffa K F. y Berryman A A. 1983. *The Role of Host Plant Resistance in the Colonization Behavior and Ecology of Bark Beetles (Coleoptera: Scolytidae)*. Ecological Monographs. 53 (1): 27-49.
- Raffa K F., Jean-Claude G. y Lindgren S B. 2015. *Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Vega F E y Hofstetter R W. (eds). *Natural History and Ecology of Bark Beetles*. Elsevier/Academic Press, London, UK. 85-156.
- Regueira J C S., Damasceno E M. y Iannuzzi L. 2020. *Shape variation of *Cydianerus latruncularius* (Coleoptera, Curculionidae) across biomes and sexes*. Zool. Anz. 289: 96-107.
- Reid M L. y Roitberg B D. 1994. *Benefits of prolonged male residence with mates and brood in pine engravers (Coleoptera: Scolytidae)*. Oikos. 70: 140-148.
- Reid M L. y Roitberg B D. 1995. *Effects of body size on investment in individual broods by male pine engravers (Coleoptera: Scolytidae)*. Can. J. Zool. 73(8): 1396-1401.

- Reid M L. y Baruch O. 2010. *Mutual mate choice by mountain pine beetles: size-dependence but not size-assortative mating*. Ecol. Entomol. 35(1): 69-76.
- Rice W R. y Hostert E E. 1993. *Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years?* Evol. 47(6): 1637-1653.
- Robertson I C. 1998. *Flight muscle changes in male pine engraver beetles during reproduction: the effects of body size, mating status and breeding failure*. Physiol. Entomol. 23(1): 75-80.
- Robertson I C. y Roitberg B D. 1998. *Duration of parental care in pine engraver beetles: why do larger males care less?* Behav. Ecol. Sociobiol. 43(6): 379-386.
- Rohlf F J. 1988. *NTSYS-pc - Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Applied Biostatistics Inc. New York. 2.1.
- Rohlf F J. y Marcus L F. 1993. *A Revolution in Morphometrics*. TREE. 8 (4): 1-4.
- Rohlf F J. 1993. *Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings*. Contributions to morphometrics. 8: 131-159.
- Rohlf F J. y Slice D. 1990. *Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks*. Syst. Zool. 39 (1): 40-59.
- Romero N J., Anaya R S., Equihua M A. y Mejía G H. 1997. *Lista de Scolytidae y Platypodidae de México (Insecta: Coleoptera)*. Acta Zool. Mex. 70: 35-53.
- Romiti F., Redolfi D L., Piras P. y Carpaneto G M. 2016. *Shape variation of mandible and head in *Lucanus cervus* (Coleoptera: Lucanidae): a comparison of morphometric approaches*. Biol. J. Linn. Soc 120: 836-851.
- Ruíz E A., Victor J., Hayes J I. y Zúñiga G. 2009. *Molecular and morphological analysis of *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): an assessment of the taxonomic status of subspecies*. Ann. Entomol. Soc. Am. 102(6): 957-997.
- Saccheri I. y Hanski I. 2006. *Natural selection and population dynamics*. Trends. Ecol. Evol. 21(6): 341-347.
- Salinas-Moreno Y., Guadalupe-Mendoza M., Barrios A M., Cisneros R., Macías-Sámamo J. y Zúñiga G. 2004. *Aerography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico*. J. Biogeogr. 31(7):1163-1177.
- Salinas-Moreno Y., Ager A., Vargas C F., Hayes J L. y Zúñiga G. 2010. *Determining the vulnerability of Mexican pine forests to bark beetles of the genus *Dendroctonus* Erichson (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)*. For. Ecol. Manag. 260(1): 52-61.
- Sallé A., Baylac M. y Lieutier F. 2005. *Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level*. Agric. For. Entomol. 7(4): 297-306.

- Sauvard D. 2004. *General Biology of Bark Beetles*. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. 1-569.
- Schlyter F. y Cederholm I. 1981. *Separation of the sexes of living spruce bark beetles, Ips typographus (L.)*, (Coleoptera: Scolytidae). *Z. ang. Ent.* 92(1-5): 42-47.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2017. *Norma oficial mexicana NOM-019-SEMARNAT-2017, que establece los lineamientos técnicos para la prevención, combate y control de insectos descortezadores*. Diario Oficial de la Federación. México, Ciudad de México, México. 22. https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5516918&fecha=22/03/2018#gsc.tab=0 (8-10-22).
- Shapiro S S. y Wilk M B. 1965. *An analysis of variance test for normality (complete samples)*. *Biometrika*. 52 (3/4): 591-611.
- Shegelski V A., Evenden M L. y Sperling F A H. 2019. *Morphological variation associated with dispersal capacity in a tree-killing bark beetle Dendroctonus ponderosae Hopkins*. *Agric. For. Entomol.* 21(1): 79-87.
- Sturgeon K B. y Mitton J B. 1986. *Allozyme and morphological differentiation of mountain pine beetles Dendroctonus ponderosae Hopkins (Coleoptera: Scolytidae) associated with host tree*. *Evolution*. 40(2): 290-302.
- Terry R G., Bartel J A. y Adams R P. 2012. *Phylogenetic relationships among the New World cypresses (Hesperocyparis; Cupressaceae): evidence from noncoding chloroplast DNA sequences*. *Plant. Syst. Evol.* 298(10): 1987-2000.
- Terry R G., Pyne M I. y Bartel J A. 2016. *A molecular biogeography of the New World cypresses (Callitropsis, Hesperocyparis; Cupressaceae)*. *Plant. Syst. Evol.* 302(7): 921-942.
- Thorpe R S. 1976. *Biometric analysis of geographic variation and racial affinities*. *Biol. Rev.* 51(4): 407-452.
- Thorpe R S. 1987. *Geographic variation: A synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis*. *Boll. Zool.* 54: 3-11.
- Toro I M V, Manríquez S G. y Suazo G I. 2010. *Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa*. *Int. J. Morphol.* 28 (4): 977-990.
- Turelli M., Barton N H. y Coyne J A. 2001. *Theory and speciation*. *Trends. Ecol. Evol.* 16(7): 330-343.
- Turchin P., Taylor A D. y Reeve J D. 1999. *Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test*. *Science*. 285(5430): 1068-1071.
- Valerio-Mendoza O., García-Román J., Becerril M., Armendáriz-Toledano F., Cuéllar-Rodríguez G., Negrón J F., Sullivan B T. y Zúñiga G. 2019. *Cryptic species discrimination in westerns pine beetle*,

- Dendroctonus brevicomis* LeConte (Curculionidae: Scolytinae), based on morphological characters and geometric morphometrics. *Insects*. 10(11): 377.
- Van Doorn G S. y Weissing F J. 2001. *Ecological versus sexual selection models of sympatric speciation: a synthesis*. *Selection* 2: 17-40.
- Van Doreen T J M., Durinx M. y Demon I. 2004. *Sexual dimorphism or evolutionary branching?* *Evol. Ecol. Res.* 6(6): 857-871.
- Weed S A., Ayres P M. y Bentz J B. 2015. *Population dynamics of bark beetles*. In *Bark beetles* Vega F E y Hofstetter R W. (eds). *Evolution and Diversity of Bark and Ambrosia Beetles*. Elsevier/Academic Press, London, UK. 157-176.
- Weissing F J., Edelaar P. y Van Doorn G. 2011. *Adaptive speciation theory: a conceptual review*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65(3): 461-480.
- West-Eberhard M J. 1984. *Sexual selection, competitive communication and species-specific signals in insects*. In *Insect communication* (Proceedings of the 12th symposium of the Royal Entomological Society of London. 284-316.
- Wickman P O. y Karlsson B. 1989. *Abdomen size, body size and the reproductive effort of insects*. *Oikos*. 56(2): 209-214.
- Wood S L. 1982. *The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph*. *Great Basin Nat. Mem.* 6: 1-1356.
- Wood S L. 1986. *A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera)*. *Great Basin Naturalist*. 10(1): 1-111.
- Wood S L. 1992. *A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: a taxonomic index*. *Great Basin Natur. Memoirs*. 13: 1-1553.
- Zar J H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River. New Jersey. United States of America.
- Zelditch M L., Swiderski D L., Sheets H D. y Fink W L. 2004. *Introduction. Geometric Morphometrics for Biologists: a primer*. Elsevier Academic, London, United Kingdom. 1-20.
- Zhang M., Ruan Y., Wan X., Tong Y. yang X. y Bai M. 2019. *Geometric morphometric analysis of the pronotum and elytron in stag beetles: insight into its diversity and evolution*. *ZooKeys*. 833: 21-40.
- Zúñiga G., Cisneros R., Salinas-Moreno Y., Hayes J L. y Rinehart J E. 2006. *Genetic structure of Dendroctonus mexicanus (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in the Trans-Mexican Volcanic Belt*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99(5): 945-958.